

Vivre dans l'impossible

Vivre dans l'impossible

*La vie dans les conditions
extrêmes*

LUCIANO PAOLOZZI

Avec la participation de Françoise Joset

The logo for 'edp sciences' features the lowercase letters 'edp' in a stylized, interconnected font, followed by the word 'sciences' in a clean, sans-serif typeface.

17, avenue du Hoggar – P.A. de Courtabœuf
BP 112, 91944 Les Ulis Cedex A

SPOT Sciences

Collection destinée à un large public qui invite le lecteur à découvrir à travers des essais toute une palette des sciences : histoire, origines, découvertes, théories, jeux...

Dans la collection

- « L'odorat des animaux – Performances et adaptations », G. Brand, 978-2-7598-2793-0 (2023)
- « La plus grande énigme de l'astronomie – De Newton et Einstein à l'énergie et matière noires », A. Maeder, 978-2-7598-2921-7 (2023)
- « L'Univers millefeuille – Le cosmos, la biosphère et la société s'auto-organisent », M. Galiana-Mingot, 978-2-7598-2749-7 (2022)
- « Les “deux nouvelles sciences” de Galilée » – Une lecture moderne, A. De Angelis, 978-2-7598-2667-4 (2022)
- « La vie ailleurs : espérances et déceptions », J. Lequeux et T. Encrenaz, 978-2-7598-2641-4 (2022)
- « Grandes controverses en astrophysique », S. Collin-Zahn, 978-2-7598-2613-1 (2021)
- « Sexualité, génétique et évolution des bactéries », J.-P. Gratia, 978-2-7598-2538-7 (2021)
- « La pensée en physique – Diversité et unité », J.-P. Pérez, 978-2-7598-2481-6 (2021)
- « L'histoire du cerveau – Voyage à travers le temps et les espèces », Y. Gahéry, 978-2-7598-2479-3 (2021)
- « Les clés secrètes de l'Univers – Émergence de l'Univers, de la vie et de l'Homme », M. Galiana-Mingot, 978-2-7598-2534-9 (2021)

Composition et mise en pages : Flexedo

Couverture : Conception graphique de B. Defretin, Lisieux

Imprimé en France

ISBN (papier) : 978-2-7598-3071-8

ISBN (ebook) : 978-2-7598-3072-5

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés, réservés pour tous pays. La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective », et d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40). Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du code pénal.

© EDP Sciences, 2024

SOMMAIRE

<i>Prologue</i>	9
<i>Avant-propos</i>	19
<i>Abréviations et sigles utilisés dans l'ouvrage</i>	21
1. Qu'est-ce qu'un organisme vivant ?	25
Unité, unicité et lois régissant le monde vivant.....	26
La cellule vivante : un mille-milliardième de tête d'épingle	31
Unicellularité et pluricellularité, deux modèles d'organisme.....	37
La classification du vivant	38
Un aperçu du monde microbien	43
Les molécules prébiotiques et l'origine de la vie	49
Qu'est-ce que la vie ?.....	51
2. Au sein du Système solaire : la Terre	55
Le Soleil.....	57
Le Système solaire : les corps en orbite autour du Soleil.....	61
Structure de la Terre : encore beaucoup à découvrir	76
L'espace interstellaire (EI).....	92
Moyens d'étude et acquis de connaissances : des histoires parallèles.....	95
3. La biosphère	101
Caractéristiques générales.....	102
Les environnements continentaux immédiats : les sols	106
Les environnements aquatiques.....	115
La zone gazeuse : la basse atmosphère.....	125
Les environnements extrêmes.....	126
4. L'énergie du vivant et la production de matière organique	129
Les besoins du vivant	130
Les voies de synthèse de la production primaire : les groupes trophiques	144
Comment les organismes vivants se construisent	149
Qui mange qui, qui est mangé à son tour ? Chaînes et réseaux trophiques.....	153
Cycles biogéochimiques et conservation de la matière	156
Des systèmes nutritifs basés sur des interactions – la symbiose	159
5. Les sols des zones tempérées, habitats d'une vie intense	169
Un écosystème complexe, riche et dynamique	170
Système racinaire des végétaux et rhizosphère	175

La faune du sol : une extraordinaire biodiversité cachée	177
Le microbiote du sol	180
6. À la découverte des fonds marins	187
Les débuts de l'exploration sous-marine	189
Voyages vers l'obscurité des abysses	193
Les paysages abyssaux	197
La vie malgré tout	202
7. Vivre dans les abysses	211
Les fonds marins : des pseudo-déserts oasis de vie	211
La maîtrise de la pression	222
Réponses à l'oligotrophie : chimio-lithoautotrophie et symbiose	228
La gestion de l'obscurité – les jeux avec la lumière	237
8. Les profondeurs terrestres	243
Les environnements hypogés en tant que biotopes	245
Des aquifères habités	247
Les grottes et leurs écosystèmes	249
Vers le centre de la Terre : une biocénose profonde	254
Et sous le plancher des océans, encore de la vie !	259
9. Là où le sel tue : les biotopes hypersalins	263
Le sel dans les écosystèmes	264
Les sels, tellement nécessaires et si dangereux pour la vie	268
Les mécanismes physiologiques de l'adaptation à la salinité	270
Les sites hypersalins : paysages et habitabilité	276
La mer Morte, un laboratoire naturel pour étudier des halophiles ...	286
10. Les déserts, là où tout semble non-vie	295
Aridité et sable, compagnons des déserts	296
Adaptation des organismes à la sécheresse	300
Quelques déserts emblématiques	304
L'Atacama, là où la pluie est plus rare	310
Le Sahara, le plus grand des déserts chauds	316
11. La vie en dessous de zéro degré	329
L'eau gelée, caractéristique principale des écosystèmes polaires ...	330
Les régions circumpolaires	337
La vie dans les régions polaires	342
Adaptation des organismes aux basses températures et à la glace ...	350
Le lac Vostok : la vie sous 4 km de glace	354
Isolées depuis 2800 ans, des bactéries sous la glace pérenne du lac Vida	356
Encore vivants presque au zéro absolu, les tardigrades	358
Le quotidien d'un explorateur en région polaire – Groenland, 1950	360
12. La vie aux « portes des enfers »	
Environnements volcaniques et hydrothermaux	363
Les environnements volcaniques continentaux	365
Les multiples facettes du volcanisme dans l'histoire de la Terre	377
Les Champs Phlégréens	385
Le parc naturel de Yellowstone : sources thermales et lacs subalpins	388

13. Sommes-nous seuls dans l'univers ?	
Voyage à la recherche de « vie »	393
L'extrémophilie, une porte d'entrée vers cette quête ?	395
Des hypothèses sur la nature de la vie possible dans l'univers	397
Conditions nécessaires au développement de la vie	403
Seuls dans le Système solaire ?	406
Et au-delà du Système solaire ?	416
<i>Épilogue</i>	423
<i>Sites Internet en relation avec les thématiques de l'ouvrage</i>	427
<i>Remerciements</i>	429

PROLOGUE

On ne connaît bien une science que si l'on en connaît l'histoire.
Auguste COMTE, *Cours de philosophie positive*, 1830

14 avril 2023, 4 h 14 (heure de Paris) : la sonde *Ariane 5*, transportant le satellite européen JUICE (*Jupiter Icy Moons Explorer*), a été lancée du centre spatial guyanais (la base française et européenne de lancement) pour une mission vers les lunes glacées de Jupiter. Le but : déterminer si les conditions dans les océans subglaciaires des trois lunes galiléennes sont favorables à la présence de vie. Son arrivée est prévue dans 7 ans, après un parcours de quelque 800 millions de kilomètres. Il est rare, face à une telle « aventure », que l'on pense au chemin historique effectué par la science pour en arriver à ce départ.

Dans l'obscurité de la nuit, le rideau se lève sur le vaste écran de la voûte céleste. Ce spectacle se perpétue depuis des milliards d'années et l'Homme, depuis son apparition sur la Terre, ne cesse de l'observer. Notre émerveillement, malgré notre appartenance à une génération qui vit les conquêtes de l'espace, est sans doute similaire à celui qu'éprouvaient nos ancêtres. Certaines réflexions ou interrogations telles « Y a-t-il de la vie quelque part parmi ces points lumineux ? »,

ou « D'où vient la vie ? » ont dû très tôt commencer à occuper leur pensée. Aujourd'hui encore, nous ne pouvons que débattre sur ces questions, rester dans le domaine des hypothèses. Mais les quelques rayons de lumière qui s'échappent de cette boîte noire percée par la science permettent un certain optimisme. C'est un parcours long, tortueux, difficile, qui a conduit à l'état actuel de notre savoir. Il a requis d'abattre des murs contre des forteresses de croyances infondées, de lutter contre des interdictions imposées par des pouvoirs religieux, pour conquérir des connaissances, et enfin de changer notre perception du monde qui nous entoure et de notre existence.

C'est entre 5000 et 6000 ans avant notre ère que de nombreuses civilisations, en Chine, Inde, Mésopotamie, Égypte, Grèce, etc., ont commencé à étudier les corps célestes directement discernables. Toutes à leur façon ont cherché à connaître les origines du monde, ont construit des cosmogonies, à partir d'observations plus ou moins rigoureuses, de croyances et d'interprétations astrologiques. Récapitulons quelques étapes importantes de ce parcours, parmi celles liées à la finalité de notre entretien.

Dans la Grèce Antique, alors que, scrutant le ciel de l'hémisphère nord, des penseurs donnaient libre cours à leur imagination, d'autres cherchaient des explications rationnelles, les causes physiques de leurs observations. Les uns, en reliant les étoiles visibles par des lignes virtuelles, ont cru y voir les contours de formes réelles, projections de leur inventivité. Ils définirent ainsi des constellations, portant des noms d'animaux, de personnages légendaires ou mythologiques, qu'ils nous ont transmis : Capricorne, Cassiopée, Centaure, etc., et y associèrent des mythes, des croyances. Les autres, héritant des savoirs des Babyloniens et des Égyptiens anciens, cherchèrent à déterminer les lois régissant le mouvement des astres, à trouver une explication rationnelle à la création du monde, jetant les fondations de l'astronomie du monde occidental. Les astronomes de cette époque savaient distinguer les étoiles des planètes, avaient démontré que la Lune est éclairée par le Soleil, que l'étoile du Berger, la première à être visible

le soir, et celle que l'on voit à l'aube ne sont qu'un seul et même astre, la planète Vénus, avaient compris que les éclipses de Soleil et/ou de Lune sont dues à l'interposition de la Lune ou de la Terre. L'établissement de la sphéricité de la Terre, bien que non daté, est un concept bien admis par les penseurs de l'époque. Thalès de Milet (né vers 625-620 av. J.-C.), mathématicien, philosophe et géomètre, a une surprenante vision rationnelle de l'Univers. Étudiant le mouvement du Soleil, il détermine à 365,25 jours la durée d'une année (les mesures actuelles donnent 365,2419 jours). Platon (428-348 av. J.-C.) distinguait les mouvements diurne et annuel de la Terre, et a développé le concept de plan de l'écliptique et son inclinaison. Vers l'an 400 avant notre ère, cette période fertile de l'astronomie va subir un lent déclin, laissant comme modèle de l'Univers une construction géocentrique, œuvre d'Aristote (384-322 av. J.-C.). Géant de la pensée humaine, Aristote, le plus brillant étudiant de Platon, domine par son savoir la scène de l'époque, avec pour conséquence que sa pensée va conditionner celle de générations de penseurs et de savants pendant plusieurs siècles.

L'œuvre d'Aristote embrasse philosophie, astronomie, physique, médecine, botanique, zoologie. Il inaugure une science de la nature fondée sur l'étude d'observations directes, d'écrits anciens, de récits de son époque. Il mêle une perception intuitive des phénomènes à l'expérience, le tout passé au filtre du raisonnement. L'Univers, selon lui, est un édifice basé sur trois fondements. (i) La Terre, formée de quatre éléments (eau, air, terre et feu), est au centre d'un univers sphérique. (ii) Deux mondes, nettement distincts, sont séparés par l'orbite de la Lune et régis par des lois différentes. Le monde terrestre, avec son atmosphère, situé sous l'orbite de la Lune, est imparfait, symbole de mouvement continu, d'instabilité, ne répond à aucune loi ; les êtres vivants y naissent, vivent et meurent. Le monde céleste (supralunaire) est immuable, parfait, éternel : rien ne peut s'y créer ni disparaître. (iii) Les mouvements célestes sont obligatoirement circulaires (le cercle étant la figure géométrique parfaite) et uniformes, dans

un modèle géocentrique : la Lune, le Soleil, les planètes et les étoiles sont fixes, sur des sphères centrées sur la Terre et distribuées à des distances fixes de celle-ci. Cette construction est en accord avec l'idée de perfection et d'immutabilité associée à la philosophie religieuse grecque, pour laquelle le ciel, parfait et sphérique, est le domaine des dieux. Un des points faibles de ce modèle est qu'il ne pouvait expliquer les variations d'éclat des planètes au cours de l'année.

Si le géocentrisme d'Aristote est la partie la plus citée de son œuvre, ses études sur la nature, en particulier la zoologie, marqueront la pensée de nombreux biologistes et philosophes. Les dix volumes de son *Histoire des Animaux* (*De motu animalium*) (dont un quart seulement nous est parvenu) ont été considérés par les historiens des sciences comme une véritable « bible », faisant de son auteur le premier et le plus grand naturaliste de l'Antiquité, et le père de la zoologie. Georges Cuvier (1769-1832) écrit de lui : « *On ne saurait concevoir, en effet, comment un seul homme a pu recueillir et comparer la multitude des faits particuliers et la grande quantité d'aphorismes renfermés dans cet ouvrage, et dont ses prédécesseurs n'avaient jamais eu l'idée. "L'Histoire des animaux" n'est pas une zoologie proprement dite, c'est-à-dire une description de divers animaux : c'est plutôt une sorte d'anatomie générale, où l'auteur traite des généralités d'organisation que présentent les animaux, où il exprime leurs différences, leurs ressemblances, appuyées sur l'examen comparatif de leurs organes, et où il pose les véritables bases des grandes classifications.* » Non moindre sera l'admiration de Charles Darwin (1809-1882) ou celle de Charles Linné (1707-1778), qui dans sa classification du règne animal, avec ses divisions et sous-divisions, conservera les grandes lignes de la structure tracée par Aristote.

Pour éclairer la portée de l'influence d'Aristote, il faut rappeler qu'à l'époque les connaissances étaient limitées aux pratiques agricoles dans le domaine de la biologie et à l'anatomie humaine en médecine, cette discipline ayant connu un certain essor en Égypte ancienne. Les processus biologiques, tels la reproduction des plantes,

des animaux et de l'Homme, étaient encore mystérieux. Pour Aristote, certains animaux dérivent d'organismes similaires, tandis que d'autres, comme les insectes ou même les oursins, apparaissent spontanément à partir de terres ou de substances en putréfaction. Cette conception alimentera, jusqu'aux XVII^e et XVIII^e siècles, le grand débat de la « génération spontanée ».

Vers le troisième siècle avant notre ère, dans la Grèce Antique, les avancées de l'astronomie vont être sporadiques. Aristarque de Samos (-320 - -230), qui fournit une bonne estimation de la distance Terre-Lune, est l'un des premiers à émettre l'idée que la Terre n'est pas immobile, devenant un précurseur de l'héliocentrisme. Ératosthène (-284 - -192) détermine avec précision le rayon terrestre. Hipparque (-190 - -120) met en évidence le phénomène de précession des équinoxes. Vers le II^e siècle de notre ère, l'astronomie grecque arrive à son apogée, avec un nom important, celui du mathématicien, astronome et géographe, Ptolémée (100-170). Il réinterprète et adapte les cosmogonies de ses prédécesseurs, y compris le géocentrisme d'Aristote, dans un modèle d'univers plus conforme aux données mathématiques. Ce nouvel édifice restera sans changement pendant quatorze siècles.

Au Moyen Âge, les travaux intellectuels sont dominés par l'étude de la Bible ; l'astrologie y trouve un terrain fertile où cultiver l'irrationnel. Précurseurs d'autres écrits, ceux d'Aristote connaissent une première censure en 1210 : la province ecclésiastique de Sens (une province de l'Église catholique romaine) interdit la lecture de ses livres ainsi que ses commentaires en public et en privé, sous peine d'excommunication ! L'astronomie est presque exclusivement réduite à l'établissement du calendrier. Les « connaissances » sont immuables ; tout mouvement « nouveau », jamais encore observé par les Hommes, survenant dans la voûte céleste, est considéré comme surnaturel. C'est le cas de l'étoile qui, selon l'Évangile de Matthieu, guida les rois mages vers Jésus ; de même le passage de la comète de Halley, décrite plusieurs fois, est un signe de la divinité, associé à un présage. Un de ces « présages » est représenté sur la célèbre tapisserie

de Bayeux. Œuvre d'art réalisée probablement au printemps 1067, elle relate les exploits de Guillaume le Conquérant et sa montée sur le trône d'Angleterre le 25 décembre 1066. Un détail frappe le visiteur : un petit groupe de personnes lèvent la tête vers le ciel, certains indiquant du doigt une sorte d'astre chevelu qui traverse le ciel. Ce phénomène est interprété comme un présage concernant le roi en place sur le trône d'Angleterre, Édouard le Confesseur, qui meurt en janvier 1066 ! Six siècles après, l'astre mystérieux de Bayeux trouvera une identité, avec la découverte de l'astronome Edmond Halley qui l'identifie comme étant la comète qui porte maintenant son nom. Cependant, de nombreux instruments construits à cette époque permettent d'effectuer des mesures et des calculs à visée astronomique ou pédagogique. Ainsi, l'*astrarium* est une horloge mécanique planétaire conçue en Italie à la fin du XIV^e siècle, qui indique, pour un lieu donné, l'heure du jour et la position dans le ciel de la Lune, du Soleil et des cinq planètes visibles à l'œil nu : une source de données mise à profit par les astrologues pour établir des prédictions !

Une révolution est, enfin, à l'horizon, au tout début du XVII^e siècle. De nombreux savants accompagnent une renaissance de l'astronomie : Nicolas Copernic (1473-1543), Tycho Brahe (1546-1601), Galileo Galilei (dit Galilée) (1564-1642), Johannes Kepler (1571-1630). Contrairement à la vision géocentrique de l'univers encore en cours à cette époque, Copernic envisage la rotation de la Terre autour du Soleil, proposition qui aura besoin d'encore un siècle pour s'imposer. Tycho Brahe découvre et décrit, dans son ouvrage *De stella nova*, une « supernova », l'explosion d'une étoile : cet événement bouleverse le concept aristotélicien d'immuabilité des cieux. Galilée, physicien, astronome et mathématicien, étudie, parmi d'autres travaux, la mécanique et la dynamique des corps en mouvement, énonce les lois du pendule simple et celles des corps flottants. Fervent défenseur des idées de Copernic et de l'héliocentrisme, il est considéré comme le père de la science moderne en ce qu'il base ses conclusions sur l'expérimentation et l'observation. En 1609-1610,

il commence à observer le ciel avec une lunette qu'il a lui-même construite. Il découvre alors les taches du Soleil, des cratères sur la Lune, les phases de Vénus, et la présence d'une multitude d'étoiles dans la Voie lactée. En observant l'alignement de Jupiter avec d'autres étoiles, il aperçoit, après plusieurs nuits d'observation, quelque chose qui semble tourner autour de Jupiter : cette découverte des satellites d'une planète remet profondément en question les théories géocentriques, et vaudra son procès en blasphème à son auteur ! Kepler, l'assistant le plus célèbre de Tycho Brahe, établit les trois lois de la mécanique céleste (1609-1619).

La publication, en 1687, par la Royal Society, de l'ouvrage *Philosophiæ naturalis principia mathematica*, d'Isaac Newton, marque la fin de la physique aristotélicienne, et de l'idée que les corps doivent se toucher pour agir l'un sur l'autre. Reprenant les travaux de Galilée, Newton établit la loi de la gravitation universelle qui permet d'expliquer les principes physiques des lois de Kepler et de l'orbite elliptique des planètes : les mouvements des corps célestes suivent les mêmes lois que celles décrivant les mouvements des objets terrestres. Il y a donc une unité des lois régissant tous les éléments de l'univers. La révolution copernicienne a ainsi acquis une assise physique qui met fin à l'aristotélisme, et préfigure la science moderne. Nous sommes au seuil du XVIII^e siècle.

Mais qu'en est-il des « sciences naturelles », selon l'intitulé des manuels scolaires du XX^e siècle ? Jusqu'au début du XVII^e siècle, l'Homme, sa santé, l'identification de nouvelles plantes pour sa nutrition ou comme remèdes sont les principales préoccupations des études concernant la « nature ». La médecine était restée plus ou moins celle de l'Antiquité gréco-romaine. Une doctrine, dite des « signatures », formulée par le médecin suisse Theophrastus von Hohenheim (1493-1541), plus connu sous le nom de Paracelse, va dominer à partir du XVI^e siècle : les plantes auraient des marques (des signes) laissées par Dieu pour indiquer dans quel but il les a créées. Ainsi, parmi d'autres exemples, une feuille en forme de cœur est le remède contre

les maladies du cœur ; des feuilles tachetées, comme l'est le foie, sont un remède contre les « trous » de cet organe (d'où le nom encore actuel d'hépatiques attribué aux plantes bryophytes). L'anatomie avait fait de grands progrès, mais sans associer les observations des organes à la compréhension de leur fonctionnement. La zoologie était un « cabinet de curiosités » dépourvu de toute vision unitaire. Ce siècle va initier de grands débats philosophiques, où animistes, mécanicistes et vitalistes vont opposer leur vision du vivant. Le mécanisme de René Descartes (1596-1650) voit les êtres vivants, animaux et Homme, comme des machines qui n'ont rien de sacré : ils sont faits de tuyaux, ressorts, etc., impliqués dans des processus (circulation du sang, mouvement) qui peuvent être expliqués par l'hydraulique et la mécanique. Il fait par contre une nette distinction entre l'Homme, qui possède une âme distincte du corps matériel, et l'animal, qui en est dépourvu. À cette vision cartésienne sera vite opposé le vitalisme, conception basée sur le postulat que le vivant a ses propres lois, le différenciant du monde inanimé. La spécificité du monde vivant résiderait dans des forces vitales qui ne peuvent pas être expliquées par la simple mécanique. Ce type de pensée est suivi en Europe par plusieurs écoles. Ainsi les êtres vivants du chimiste allemand Georg Ernst Stahl (1659-1734) ont un principe étranger à la physique et la chimie, une âme immatérielle, qui leur fournit leur force vitale. En France, Paul Joseph Barthez (1734-1806) distinguait les phénomènes de la matière, ceux de la vie et ceux de l'âme, chacun régi par des lois spécifiques. Xavier Bichat (1771-1802), fondateur de l'histologie, affirme qu'« *un immense intervalle sépare la physique et la chimie de la science des corps organisés, parce qu'une énorme différence existe entre leurs lois et celle de la vie* ». Une justification particulièrement éclairante, dont on pourrait d'ailleurs inverser l'ordre !

Et voici qu'en 1674, durant ces débats et sans aucun lien avec eux, une grande invention va bouleverser la vision du monde vivant. Le microscope, inventé par Antoni van Leeuwenhoek (1632-1723), l'équivalent de la lunette des astronomes, permet d'observer

tout ce qui est non visible à l'œil nu parce qu'extrêmement petit. On découvrira ainsi les spermatozoïdes, les cellules constituant les organes, et surtout le monde jusque-là inconnu des « animalcules », infimes corpuscules de formes variées, immobiles ou en mouvement. Considérés comme des formes inertes générées par la putréfaction d'animaux et de plantes, c'est-à-dire par la transformation de la matière organique, la « dignité » de « vivant » ne leur sera accordée qu'un siècle plus tard, en particulier avec les travaux de Charles Bonnet (1720-1793) et Lazzaro Spallanzani (1729-1799).

C'est au XIX^e siècle que naît la biologie, terme employé pour la première fois en 1802 par Jean-Baptiste de Lamarck (1744-1829) et indépendamment par Gottfried Reinhold Treviranus (1776-1837), naturaliste à l'Université de Göttingen. L'étymologie grecque du mot (*bios*, vie et *logos*, science) indique l'étude des êtres vivants, dont leurs processus vitaux. Ce changement de paradigme va caractériser cette nouvelle science, jusque-là uniquement descriptive, ne faisant que l'inventaire et la classification des plantes et des animaux, et mettant à part l'Homme comme entité « suprême ». Cette transition s'amplifiera au cours du siècle, sans parler du suivant. Le généticien Prix Nobel François Jacob décrit ainsi (en 1995) cette évolution : Le XIX^e siècle « a été, pour la biologie... l'époque des grandes théories : théorie cellulaire avec Theodor Schwann, théorie de l'évolution avec Charles Darwin, théorie des germes avec Louis Pasteur. Au début (du XX^e siècle) se sont développées deux disciplines nouvelles : la biochimie et la génétique. La biochimie cherche à analyser les constituants et les réactions de la cellule... L'originalité de la chimie des êtres vivants réside surtout dans les enzymes. C'est grâce à la spécificité de la catalyse enzymatique, à sa précision, à son efficacité que peut se tisser le réseau de toutes les opérations chimiques dans l'espace minuscule de la cellule. Peu à peu, les biochimistes en viennent à associer les activités enzymatiques à la présence de protéines. Si la chimie des êtres vivants a un secret, c'est donc dans la nature et les qualités des protéines qu'il faut le chercher... Au milieu du XX^e siècle... la naissance de la biologie

moléculaire est partie d'une idée, que l'expérimentation est venue étayer seulement après coup... que les propriétés des êtres vivants doivent nécessairement s'expliquer par la structure et les interactions des molécules qui les composent. Cette conception était due à une série de physiciens, notamment Niels Bohr, Max Delbrück et Erwin Schrödinger, pour qui toute explication biologique devait avoir une base moléculaire. Quitte à trouver des lois nouvelles qui, sans échapper à la physique, auraient pu n'être découvertes que chez les êtres vivants. Ce qui, jusqu'à ce jour, n'a pas été observé. » Malgré ces développements, on continue de découvrir des aspects de la « vie » terrestre inattendus et fascinants.

Si au cours du siècle dernier la biologie découvre les lois et les principes généraux qui gouvernent le monde vivant, la cosmologie découvre ceux de l'Univers, changeant radicalement notre perception du monde. Le développement des connaissances s'est accéléré, en raison de développements techniques impressionnants, jusqu'à conduire l'Homme sur la Lune, puis à expédier des robots mobiles télécommandés depuis la Terre, sur la surface de ce satellite et de Mars. Grâce à eux des informations précises et précieuses sont collectées sur ces environnements lointains, des échantillons de roches sont prélevés et ramenés sur Terre pour être analysés. Des télescopes orbitent maintenant dans l'espace, inspectant des mondes lointains.

L'aventure vers la compréhension des mystères de l'Univers est donc partie. Et pourtant, l'Homme, même s'il ne voit plus de divinités sur la voûte céleste, s'il n'y lit plus de présages, n'en est pas moins émerveillé par ses dimensions, son aspect inapprochable, son inconnu. Comme le disait Voltaire, « *l'univers m'embarrasse, et je ne puis songer... que cette horloge existe et n'ait point d'horloger* » (*Les Cabales*, 1772). Quelle que soit notre culture, lorsque l'on contemple le ciel, une sorte de naufrage intérieur s'empare instinctivement de notre pensée, et d'ancestrales questions nous viennent à l'esprit : Qu'y a-t-il sur ces étoiles qui brillent au loin ? Sommes-nous seuls dans cet univers ? C'est à ces questions, grâce à des détours inattendus sur Terre, que nous avons tenté ici d'apporter des éléments de réponse.

AVANT-PROPOS

Vivre dans l'impossible est un voyage virtuel à travers les confins de la biosphère, à la découverte d'environnements tels que la vie y semblerait *a priori* exclue en raison de conditions prohibitives pour la grande majorité des plantes et des animaux, et pour nous-mêmes. Déserts, lacs salés, glaciers, intérieur de roches, profondeurs terrestres, abysses océaniques, etc., en seront les étapes. Hors de ces lieux, la Terre apparaît peuplée, tant sur ses parties continentales qu'en milieu marin, d'êtres vivants des plus variés. Il y aurait donc une dichotomie entre une Terre vivante, accueillante par ses conditions « optimales » pour une large gamme d'organismes, et une Terre inanimée, aux conditions « extrêmes ». Nous découvrirons très vite que cette apparence est trompeuse. En effet, des organismes vivants, en particulier des micro-organismes, sont présents dans une variété étonnante de ces environnements qui pour nous sont « extrêmes ». En réalité, sans ces organismes, aucune autre forme de vie n'existerait sur notre planète. À notre impression initiale doit alors se substituer celle d'une Terre présentant un continuum de vie sur une très large partie de ses territoires : là où les organismes qui nous sont familiers, les « mésophiles », ne sont plus présents, des « extrémophiles » prennent la relève.

Partant des environnements mésophiles, nous nous rendons donc vers des biotopes extrêmes, pour connaître les conditions qui y règnent et les êtres vivants qui les peuplent. Ces extrémophiles, en dehors de la curiosité spontanée qu'ils peuvent susciter, sont d'un grand intérêt scientifique. En effet ils ont dû s'adapter à des lieux dont tous les critères, physiques (températures, pressions, absence de lumière) et chimiques (oxygène remplacé par du méthane ou de l'acide sulfurique, etc.), devraient en faire des sites non viables, et ceci grâce à des stratégies surprenantes par leur variété et leur originalité. À-côté non négligeable, leur étude a permis des ouvertures dans de nombreux domaines appliqués, y compris de notre vie courante.

L'existence de tels organismes soulève la question des limites qui marquent le passage entre viabilité et non-viabilité des lieux concernés sur notre planète, apportant de nouveaux éléments de réflexion à la question récurrente de l'existence, et de la nature, d'êtres vivants dans d'autres lieux de l'Univers, hors des petits « Martiens » verts ! Ceci dans le cadre de la discussion sur la notion d'« être vivant », qui marquera le début et la fin de notre voyage.

La structure du récit est celle d'un carnet de voyage, présenté dans l'esprit d'un documentaire. L'usage de termes techniques a été limité au maximum, pour ne pas alourdir le texte, mais sans compromettre la rigueur scientifique. Ce livre n'étant pas destiné à des spécialistes, un minimum de données fondamentales de biologie, nécessaires pour la compréhension du texte, sont proposées dans deux chapitres : « Qu'est-ce qu'un organisme vivant ? » et « L'énergie du vivant et la production de matière organique ». De même, quelques encadrés d'approfondissement sont inclus aux endroits opportuns. Une vaste documentation des lieux décrits est présente sur de nombreux sites Internet, dont une liste est proposée en fin d'ouvrage. Une courte annexe aide-mémoire liste la signification des noms et/ou formules chimiques, abréviations et sigles rencontrés au fil des pages.

L'auteur vous souhaite un bon voyage, plein de découvertes inattendues !

ABRÉVIATIONS ET SIGLES UTILISÉS DANS L'OUVRAGE

Symboles chimiques

C	carbone
Ca	calcium
Cl	chlore
Fe	fer
H, H ₂	hydrogène atomique, moléculaire
He	hélium
K	potassium
Mg	magnésium
N, N ₂	azote atomique, moléculaire
Na	sodium
O, O ₂	oxygène atomique moléculaire
P	phosphore
S	soufre
Si	silicium

Molécules

Acides nucléiques : ADN, acide désoxyribonucléique ; ARN, acide ribonucléique

Bases des acides nucléiques et dérivés : A, adénine ; C, cytosine ; G, guanine ; T, thymine ; U, uracile ; ATP, adénosine-triphosphate ; ADP, adénosine-diphosphate

Dérivés du carbone : CO₂, gaz carbonique ou dioxyde de carbone ; CH₄, méthane ; CH₃OH, méthanol ; H₂CO₃, acide carbonique ; CaCO₃, carbonate de calcium, calcite ; -CH₃, méthyl ; H⁻CO₃⁻, bicarbonate ; C₆H₁₂O₆, glucose ; C₂H₅OH, alcool éthylique ; CH₃COOH, acide acétique ; H₂CO, acétone

Dérivés de l'azote : NH₃, ammoniac ; NH₄⁺, ion ammonium ; NO₃⁻, nitrate

Dérivés du chlore : HCl, Cl⁻, acide chlorhydrique et chlorure ; NaCl, chlorure de sodium, halite

Dérivés du soufre : H₂S, sulfure d'hydrogène ; SO₄²⁻, sulfate ; H₂SO₄, acide sulfurique

Acide aminé : C₂H₅NO₂, glycine

H₂O, eau

SiO₂, silice

Unités

AL, année-lumière

Ga, giga-années

GtC, gigatonne de carbone

IR, infrarouge

Pa, pascal et (sous) multiples (hPa, kPa, Gpa, MPa)

UA, unité astronomique

Abréviations

ADNr 16S, 28S, gène codant l'ARN ribosomal 16S, 18S (pro/eucaryote)

av. J.-C., apr. J.-C., avant, après Jésus-Christ

Ci, Co, carbone inorganique, organique

MO, matière organique

PCR, *Polymerase Chain Reaction*

REM, rayonnement électromagnétique

UV, ultraviolet

Sigles

CEA, Centre d'Énergie Atomique

CNRS, Centre National de Recherche Scientifique

FAO, *Food and Agriculture Organization*

IFREMER, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la
Mer

INRAE, Institut National de Recherche pour l'Agriculture et l'Écologie

NASA, *National Aeronautics and Space Administration*

UNESCO, Organisation des Nations unies pour l'Éducation, la
Science et la Culture

1

Qu'est-ce qu'un organisme vivant ?

Tout est énergie, et c'est là tout ce qu'il y a à comprendre dans la vie.

Albert EINSTEIN (1879-1955)

Le concept de vie nous est intuitif ; le définir est difficile. S'y sont heurtés de tout temps philosophes et savants, nous fournissant une multitude de définitions. Aucune ne permet de saisir de façon univoque le sens du mot, et n'a donc été communément acceptée. L'astrobiologiste André Brack rapporte cette anecdote vécue au cours d'un colloque, en 2000 : « *Les organisateurs ont demandé à chacun des membres de la Société internationale pour l'étude sur l'origine de la vie d'en donner une définition. Parmi les soixante-dix-huit réponses, il fut impossible de dégager une position commune.* »

Les naturalistes des XVIII^e et XIX^e siècles débattaient de la nature du « monde vivant » à partir de deux conceptions en opposition, héritées d'un lointain passé. La théorie vitaliste attribuait aux organismes

vivants une « force vitale » ne pouvant être expliquée à partir de leurs constituants, en termes physiques et chimiques ; l'autre, mécaniste, soutenait que l'organisme est une « machine », pouvant être examinée et étudiée rationnellement dans ses moindres structures. Au début du xx^e siècle, trois théories fondamentales, les théories cellulaires, de l'évolution et de l'hérédité chromosomique, vont transformer les « Sciences naturelles » en une science rationnelle, au même titre que la chimie ou la physique : c'est la naissance de la « Biologie ». À partir de la moitié de ce même siècle, grâce à l'essor formidable de la biochimie, la génétique et la biologie moléculaire, des progrès sans précédent ont permis de découvrir les principes fondamentaux qui régissent le fonctionnement des cellules et des organismes.

La question de ce qu'est la vie, qui pourrait sembler une discussion purement académique au sein du monde des savants, continue toutefois à revêtir un intérêt scientifique. C'est en effet la question maîtresse à laquelle doivent se référer les hypothèses sur l'origine de cette vie, ce qu'étaient ses toutes premières formes sur Terre, l'existence éventuelle, ailleurs que sur notre planète, de formes de vie autres que celle que nous connaissons. Dans ce chapitre, la difficulté à saisir l'essence même de la vie sera contournée en nous limitant à identifier ses manifestations chez un organisme vivant, ou, dit différemment, ce qu'est le vivant.

UNITÉ, UNICITÉ ET LOIS RÉGISSANT LE MONDE VIVANT

La grande diversité du monde vivant nous est familière en ce qui concerne les organismes macroscopiques, les plantes et les animaux que nous voyons, qui nous entourent, depuis notre petit « bout de terre », le parc le plus proche de la maison jusqu'aux plaines, collines ou montagnes. Nos connaissances des habitants des mers proviennent beaucoup d'expositions, de musées ou de documentaires. Par contre bien peu nous est offert sur ce qui vit à quelques centimètres sous la surface du sol, sans même envisager le sous-sol profond ou nombre

d'autres environnements difficilement accessibles. Il existe en outre tout un monde d'organismes invisibles à l'œil nu, numériquement plus nombreux et d'une diversité peut-être supérieure à celle du monde macroscopique de nos « plantes et animaux » familiers. Beaucoup moins connu, ce monde est essentiel pour la continuité de la vie sur la planète.

L'ensemble des organismes, macro- et microscopiques, se compte en millions d'espèces, lesquelles diffèrent par de nombreux aspects morphologiques, physiologiques, de styles de vie ; tous toutefois partagent une caractéristique essentielle : être construits de cellules. C'est cette structure cellulaire qui fait l'unité du vivant, qui rend la vie unique au sein du système solaire.

En 1858, le médecin Rudolf Virchow, fondateur de la pathologie cellulaire, a défini trois axiomes qui constituent historiquement le noyau de la **théorie cellulaire**. Les deux premiers énoncent que « tous les organismes (animaux et végétaux) sont formés de cellules », et que « toute cellule provient d'une autre cellule » ; le troisième stipule que « toute cellule provient d'une autre par division cellulaire ». De nos jours, à la suite des développements de la biochimie et de la génétique, la théorie cellulaire peut être reformulée ainsi : la cellule est l'unité de base de tout organisme vivant. Ce dernier est formé d'une ou de plusieurs cellules, constituant respectivement des organismes monocellulaires (les micro-organismes) et pluricellulaires (l'ensemble des autres organismes vivants). Chez tous, la cellule est une unité vivante autonome qui réalise toutes les fonctions nécessaires et suffisantes à sa vie, et se reproduit par division.

Le généticien Theodosius Dobzhansky écrivait en 1973 l'aphorisme « *Rien n'a de sens en biologie, si ce n'est à la lumière de l'évolution* ». Quoi de plus clair pour affirmer l'importance de cette **théorie** pour expliquer **l'évolution des espèces** ! Le mot évolution (du latin *evolvere*, dérouler un papyrus pour le lire) est synonyme de changement permanent ; il évoque l'idée des transformations que subissent les espèces, un processus fondamental à l'origine de leur apparition

ou de leur extinction. Deux mécanismes distincts ont été proposés pour expliquer cette évolution, le lamarckisme et le darwinisme. Préalablement, était préconisée la fixité des espèces naturelles, ou invariabilité : le nombre des espèces existantes était celui des formes créées à l'origine, selon le mythe biblique de la Création. Jean-Baptiste Lamarck est le premier naturaliste à proposer, en 1809, dans sa *Philosophie zoologique*, une théorie de l'évolution. Il énonce que les espèces se transforment par un mécanisme continu d'adaptation à leur environnement. Les changements de ce dernier modifient les besoins des organismes, qui s'adaptent en modifiant leur comportement ou en utilisant certains organes préférentiellement à d'autres. La théorie de Charles Darwin, publiée en 1859, en admettant également une transformation des organismes vivants en fonction de leur environnement, propose une évolution par sélection. Au sein d'une même lignée les organismes sont différents, et une sélection naturelle permanente favorise ceux qui bénéficient d'un avantage, quel qu'il soit. Avec les modifications apportées au cours du ^{xx}e siècle, cette théorie explique l'histoire passée, les liens de parenté et les divergences génétiques entre les organismes vivants. Ces divergences ont pour origine des changements (les mutations) dans leur « matériel génétique », ou génome.

La **théorie chromosomique de l'hérédité biologique** définit le processus de transmission des gènes d'un individu à sa descendance. C'est en raison de cette transmission que les descendants ressemblent à leurs parents, et d'une façon générale que tous les individus d'une espèce montrent des caractéristiques communes, qui les distinguent de ceux d'une autre espèce. Le concept de gène a été développé à partir de 1911 par Wilhelm Johannsen comme une entité matérielle, une unité héréditaire portée par les chromosomes, remplaçant les termes « caractère » (un trait particulier d'un organisme) et « facteur » (entité corpusculaire), définis par Gregor Mendel. Le « génotype » est l'ensemble des gènes d'un organisme, son « phénotype » étant l'ensemble des caractères déployés par celui-ci. En 1915, Thomas Hunt

Morgan, Prix Nobel de Médecine (1933), développe la théorie chromosomique de l'hérédité et les règles de transmission des caractères des parents aux descendants lors de la reproduction sexuée : les chromosomes de chaque individu, support de leurs gènes, sont présents en couples homologues dans toutes les cellules d'un organisme sauf dans ses cellules germinales ; celles-ci, directement impliquées dans la reproduction, ne comportent qu'un exemplaire de chaque chromosome. Pour chaque couple de chromosomes d'une cellule somatique, l'un est d'origine paternelle, véhiculé initialement par un spermatozoïde, et l'autre, d'origine maternelle, est présent dans l'ovule qui sera fécondé par ce spermatozoïde. Étudiant la mouche du vinaigre, *Drosophila melanogaster*, un insecte de quelques millimètres qui pond ses œufs sur les fruits, Morgan montre que certains des « caractères » étudiés sont transmis de façon corrélée. Cette observation reflète des positions voisines des gènes concernés sur un chromosome, en l'occurrence dans les cas étudiés le chromosome X. Il publie ainsi, avec son étudiant Alfred Sturtevant, la première « carte génétique » de ce chromosome, et introduit les concepts de « liaison génétique » et de « groupe de liaisons », ce dernier étant similaire à un chromosome : les gènes sont ordonnés de façon fixe le long de chaque chromosome. Ces observations déboucheront sur la construction généralisée de « cartes génétiques », et jetteront conceptuellement les bases de la génétique dite formelle.

Cette théorie a été élaborée à une période où les micro-organismes, procaryotes comme eucaryotes (les protistes), étaient encore très peu connus, et en conséquence considérés un peu « à part » des autres organismes vivants. L'absence de reproduction sexuée chez tous les procaryotes et chez de nombreux protistes contribuait alors à cet ostracisme. Ce ne sera qu'une quarantaine d'années plus tard, au milieu du siècle dernier, que des processus d'hérédité similaires seront découverts chez ces organismes. Parallèlement et pratiquement simultanément, la nature physique et chimique des gènes sera élucidée (cf. Encadré 1.1).

ENCADRÉ 1.1 DU GÈNE À L'ADN

En 1928, Frederick Griffith fit une importante découverte médicale qui aura, quelques décades plus tard, un impact bien au-delà de sa discipline. Il étudiait la pneumonie provoquée chez l'Homme par une bactérie, le Pneumocoque (*Streptococcus pneumoniae*), maladie mortelle avant la découverte des antibiotiques. Griffith avait observé que les Pneumocoques d'individus infectés, étudiés en laboratoire, étaient de deux types, distinguables par l'aspect que formaient des amas (des colonies) de ces bactéries déposées sur des milieux nutritionnels solides. Le type « S », inoculé à des souris saines, provoquait la maladie et leur mort ; le type « R » était inoffensif. Mais la découverte clé a été que l'inoculation conjointe à des souris de bactéries R vivantes et de bactéries S tuées (rendues ainsi inoffensives) induisait la pneumonie chez celles-ci. L'autopsie des animaux montrait la présence unique de bactéries vivantes de type S. Ainsi les bactéries R avaient été « transformées » en bactéries S. Un hypothétique « principe transformant » devait, selon Griffith, être responsable de cette transformation.

Onze ans plus tard, Oswald Avery, Colin MacLeod et Maclyn McCarty identifièrent la nature biochimique de ce « principe transformant » : c'était de l'ADN, l'Acide DésoxyriboNucléique. Leur découverte, publiée en 1944 dans le *Journal of Experimental Medicine*, passa cependant inaperçue, malgré son importance. Celle-ci ne sera reconnue qu'en 1952, lorsqu'Alfred D. Hershey et Martha C. Chase redémontrèrent, dans une expérience conceptuellement très simple, le rôle de la molécule d'ADN comme dépositaire de l'information génétique. Ces auteurs s'intéressaient à la reproduction d'un virus bactérien, une entité composée uniquement d'un génome (dans ce cas de l'ADN) et de protéines (sa capsid, la structure qui contient le chromosome). Or seul l'ADN du virus entre dans la bactérie infectée, sa capsid restant à l'extérieur. Ceci suffit au virus pour se reproduire dans son hôte, c'est-à-dire synthétiser ses constituants, protéines de capsid et copies de son chromosome. L'information génétique nécessaire a bien été apportée par l'ADN seul. Cette expérience marque la naissance de

...

...
la biologie moléculaire. Vingt ans après, d'autres chercheurs, Morton Mandel et Akiko Higa, confirmèrent cette découverte en étudiant un autre virus infectant la bactérie *Escherichia coli*, l'organisme modèle des études de génétique des bactéries. La mise en contact de ces bactéries « perméabilisées » avec une suspension pure d'ADN du virus, dépourvue de toute protéine virale, permet bien la reproduction du virus.

LA CELLULE VIVANTE : UN MILLE-MILLIARDIÈME DE TÊTE D'ÉPINGLE

Trois propriétés sont uniques à la cellule vivante, ses capacités d'auto-construction, de reproduction et d'évolution.

Sous sa forme la plus simple, archétypale, une cellule est un organisme vivant constitué d'une membrane renfermant le cytoplasme, d'information génétique portée par son support moléculaire, l'acide désoxyribonucléique (ADN), et de systèmes permettant de récupérer de l'énergie et de l'utiliser pour convertir ses nutriments en vue d'assurer sa construction et son fonctionnement. L'ADN est une sorte de mémoire, équivalente à celle d'un ordinateur. La propriété unique de cette cellule, par rapport au monde non vivant, est qu'elle peut se reproduire en formant des cellules identiques à elle-même. Une telle définition minimale pourrait correspondre à une protocellule, celle qui a initié la vie sur Terre. De telles cellules archétypales pourraient être maintenues en laboratoire, dans des conditions environnementales rigoureusement contrôlées. Dans la nature, toutefois, cet archétype n'existe pas. En effet une cellule doit pouvoir conserver son intégrité et assurer sa survie dans un environnement en perpétuel changement (disponibilité en ressources nutritionnelles ou en eau, variations de températures, etc.). Elle doit donc être équipée de mécanismes assurant son homéostasie, son « équilibre intérieur », lui permettant de maintenir cet équilibre : par exemple la capacité d'utiliser plusieurs types de sources nutritionnelles, de se déplacer vers ces sources de nutriments ou de pouvoir fuir des zones toxiques,

d'adhérer aux parois intestinales pour récupérer les produits de la digestion pour celles vivant chez des animaux hôtes, etc. La possession de ces capacités va augmenter la « complexité » de l'archétype, en exigeant une augmentation corrélative de sa taille, pour contenir tous les composants nécessaires, et surtout, par analogie avec notre ordinateur, de sa mémoire génétique, c'est-à-dire du nombre de ses gènes.

La cellule modèle : structure et fonctionnement

Toute cellule est délimitée par une **membrane**, qui la sépare de son milieu externe et qui contrôle l'interaction avec celui-ci. Ce milieu, en effet, lui fournit les éléments chimiques nécessaires à l'ensemble de ses fonctions. La cellule doit aussi rejeter les déchets de son activité. Les échanges entre milieux externe et interne sont réalisés grâce aux propriétés physiques de la membrane et à la présence sur celle-ci de structures spécialisées impliquées dans le transport de molécules. Ces échanges sont sélectifs et régulés : seuls des éléments « choisis » traversent la membrane, et ceci seulement quand requis. Selon les cas, la membrane comprend en outre divers appendices : un appareil locomoteur, des systèmes de détection de molécules nutritionnelles (sucres, acides aminés), de produits toxiques ou d'autres cellules, des photorécepteurs permettant de se diriger ou de s'éloigner d'une source lumineuse, des systèmes de communication moléculaire avec d'autres cellules, etc. (Figure 1.1).

La membrane contient le milieu interne de la cellule, son **cytoplasme**, ou cytosol. Celui-ci est un milieu aqueux, favorisant les réactions chimiques. Il contient des milliers de constituants différents, dont des macromolécules (majoritairement protéines, acides gras et acides nucléiques). Ces dernières sont organisées en assemblages, ou complexes, ou organites (petits « organes »), formant de vraies machineries spécialisées impliquées dans la réalisation des diverses biosynthèses, et fonctionnant dans des réseaux d'interactions. Parmi ces organites, citons : les **ribosomes**, des complexes de protéines et d'acide ribonucléique (ARN), sièges de la synthèse des protéines ;

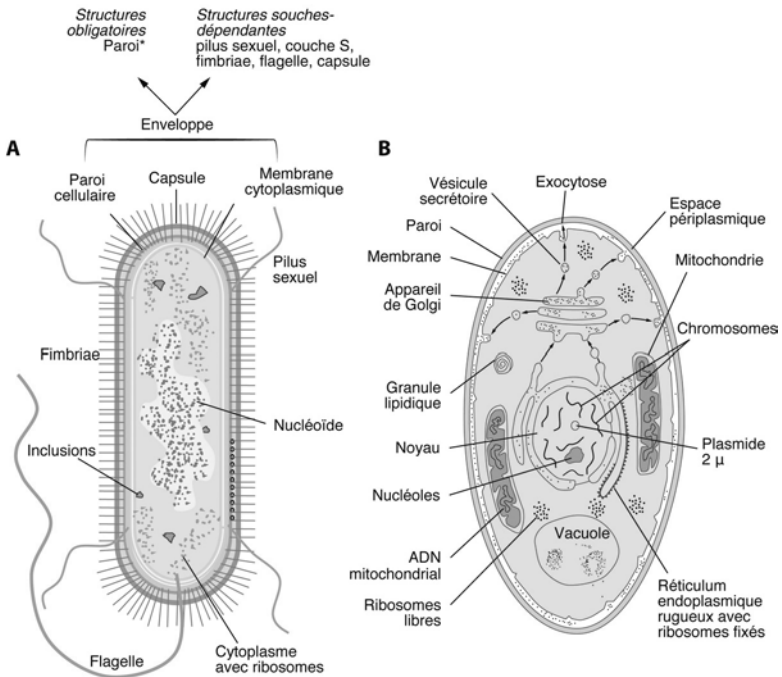


Figure 1.1 | Modèles de cellules procaryote (A) et eucaryote (B). Schéma simplifié montrant les principales différences entre les deux archétypes de cellules. La plus grande complexité structurale de la cellule eucaryote est évidente, avec ses nombreux organites (appareil de Golgi, réticulum, nucléoles, etc.), absents dans la cellule procaryote. De nombreuses différences de dimensions, formes et structures apparaissent en outre suivant l'appartenance à l'un des trois domaines du vivant, et dans chacun d'eux, à un taxon. (Modifiée d'après P. Ribéreau-Gayon et al. ; Paolozzi et al., Dunod 2023)

les **mitochondries** (chez les plantes et animaux) et les **chloroplastes** (chez les plantes et certains micro-organismes) et leurs équivalents fonctionnels chez les micro-organismes dits procaryotes, qui assurent la production d'énergie, respectivement par voie respiratoire et par photosynthèse par conversion de l'énergie lumineuse ; le **noyau** (ou son équivalent le nucléotide chez les procaryotes), qui contient le(s) chromosome(s), et bien d'autres complexes moléculaires. Les **protéines**, les constituants majoritaires des cellules, sont les « outils » qui réalisent l'ensemble des fonctions que celle-ci doit assurer. Il en

existe plusieurs milliers de types, chacune étant présente en un à plusieurs milliers d'exemplaires, et spécialisée dans une fonction. Les « patrons » utilisés pour leur construction sont les gènes portés par les chromosomes.

L'information génétique est gravée dans une ou des molécules d'ADN chez tous les organismes (ou d'ARN chez certains virus). L'ADN, en association à des protéines, est structuré en chromosomes. Le génome est le « tableau de commande » de la cellule. Il contient toute l'information qui fait qu'elle est ce qu'elle est, et qui la rend différente d'une autre. Cette information, dont le contenu est propre à chaque organisme vivant, est stockée sous forme d'un message génétique grâce à un code universel du vivant (code génétique).

En résumant, la cellule est une entité vivante dont la structure de base et le fonctionnement sont communs à tout être vivant, ce que le généticien, Prix Nobel, François Jacob a résumé ainsi : « *Avec la cellule, la biologie a trouvé son atome.* » Une paraphrase pourrait en être que, tout comme l'atome unifie la matière, la cellule unifie le vivant.

Procaryotes et eucaryotes

Durant le siècle dernier, l'amélioration de l'optique des microscopes, puis l'invention du microscope électronique en 1933, ont permis d'observer les détails structurels des cellules. En 1925, Édouard Chatton découvre qu'il existe deux catégories de cellules, selon la présence ou non d'un « noyau », une structure sphérique représentant au moins 10 % du volume de la cellule, dont il occupe la partie centrale. Il définit comme « eucaryote » (ayant un « vrai » noyau) tout organisme qui en est pourvu (plantes, animaux, protistes), et comme « procaryotes » ceux qui en sont dépourvus. Il apparaîtra plus tard que ces deux types de cellules se distinguent par nombre d'autres aspects, et représentent deux modèles de construction des organismes vivants.

Le noyau des eucaryotes est entouré d'une membrane, dite nucléaire, qui l'isole du cytoplasme tout en assurant la communication (des

échanges moléculaires) avec celui-ci. Le cytoplasme des eucaryotes présente une organisation interne complexe, formant des compartiments grâce à plusieurs systèmes membranaires, dans lesquels baignent les organites spécialisés, tels les mitochondries ou les chloroplastes. Chez les procaryotes, l'équivalent du noyau, le nucléoïde, quoique non confiné à l'intérieur d'une membrane, n'est pas libre dans le cytoplasme mais organisé en nombreux domaines structuraux et fonctionnels. Le cytoplasme n'y est pas non plus organisé en compartiments, mais ses constituants ne sont pas distribués au hasard. Ainsi les voies énergétiques, respiration et/ou photosynthèse, ne sont pas organisées dans des mitochondries et/ou chloroplastes, mais hébergées sur des systèmes membranaires.

L'ADN, molécule universelle du vivant

Une cellule, pour pouvoir fonctionner, a besoin d'un plan de commande, rôle assuré par l'ADN (l'ARN chez certains virus). Celui-ci constitue un vrai logiciel, impliqué à tous les niveaux de la construction et du fonctionnement de la vie de la cellule : synthèses de ses constituants et régulation de ces processus, contrôle du cycle de reproduction, maintien de son homéostasie.

L'ADN est une molécule de grande dimension, désignée par les termes « filament » ou « brin ». Elle est formée de trois types de molécules : un sucre (désoxyribose), des bases azotées et du phosphate. Les bases sont de quatre types : adénine (A), thymine (T), guanine (G), cytosine (C). Ces constituants sont organisés en « nucléotides », des complexes constitués chacun d'un exemplaire de chacun de ces trois groupes, associés par des liaisons chimiques. Il existe donc quatre types de nucléotides. Toutes les molécules d'ADN sont formées à partir de ces quatre nucléotides. Chaque brin est un polymère, c'est-à-dire une succession de nucléotides liés linéairement entre leurs phosphates et leurs désoxyriboses. On appelle « séquence » l'enchaînement ordonné des bases le long du brin. Un filament d'ADN est donc une chaîne, dont la dimension se compte

en milliers ou dizaines de milliers de nucléotides (certains virus et procaryotes), ou en centaines de milliers à millions chez les procaryotes et les protistes, et dizaines de millions chez les plantes et les animaux. Deux brins s'associent généralement, formant une paire, en une structure hélicoïdale dans laquelle ils sont positionnés en orientations inverses (antiparallèles). Cette hélice est stabilisée par des pontages, dits « liaisons H » (hydrogène) entre les bases de chacun des filaments. Ces liaisons s'effectuent toujours entre les mêmes paires de bases : A d'une chaîne avec T de l'autre, et G avec C (ou vice-versa pour chaque couple). L'ordre des bases sur chaque paire de filaments n'est donc pas l'effet du hasard : les chaînes sont dites complémentaires. Ainsi la séquence ACCTGCTAAA est appariée, en tenant compte de leur orientation antiparallèle, à une séquence TGGACGATTT sur l'autre brin.

La vie en langage codé

Comme pour le langage humain ou celui d'un ordinateur, basé le premier sur des mots, l'autre sur des chiffres, celui des organismes vivants utilise un vocabulaire, un « code », ici de nature chimique : les bases de son ADN. Ces langages présentent des équivalences. Les mots sont constitués d'une succession de lettres d'un alphabet (26 en français) ; le langage numérique est binaire, utilisant uniquement deux chiffres, 0 et 1 ; le langage du vivant jongle avec les quatre bases, organisées par trois, dites en triplets, qui forment ses unités de base : ATC, GTC, etc., soit 64 (4³) possibilités en tout. L'ensemble de ces triplets, appelés codons, le long de la molécule d'ADN, est organisé, avec sa ponctuation, pour désigner les gènes, chacun formé de quelques centaines à quelques milliers de nucléotides. Ce code est décrypté au niveau des ribosomes, par l'intermédiaire de molécules d'ARN, elles-mêmes équivalentes, par complémentarité, de l'un ou l'autre brin de la molécule d'ADN. Les molécules d'ARN (y compris les génomes des virus dits « à ARN ») sont constituées sur le même principe structurel que l'ADN, mais ne forment pas de double hélice.

Dans ces molécules, le sucre est un ribose (R), et une autre base azotée, l'uracile (U), remplace la thymine T.

Du message génétique à la synthèse des protéines

Le code sert à reconnaître les « mots » utilisés pour construire les protéines, soit chacun des 20 acides aminés qui constituent ces molécules. Cependant, pour être fonctionnel, le message porté par ces codons sur l'ADN doit préalablement être transféré sur un autre support moléculaire, de l'ARN, dit messenger, qui n'est autre qu'une transcription en ARN de la séquence en bases d'un des deux filaments de l'ADN, suivant la règle indiquée plus haut. Ce code dispose ainsi lui aussi de 64 codons ; or il n'y a que 20 « mots », 20 acides aminés. Les codons excédentaires ressortissent à deux catégories. Quatre ne sont pas « codant », mais ont un rôle de ponctuation : ils indiquent, pour l'un, où initier la lecture le long de la molécule d'ARN messenger, et pour les trois autres, dits codons stop, où la terminer. Ces codons jouent un rôle équivalent à celui des blancs dans un texte écrit. Les autres codons en excès sont absorbés par le fait que la majorité des acides aminés peuvent être codés par deux, trois voire quatre, triplets différents.

Chaque molécule d'ARN messenger, représentant un (ou quelques) gène(s), donc une (ou quelques) protéine(s), est prise en charge par les ribosomes, les machines chargées de traduire l'information portée par les codons en une succession d'acides aminés. Ces derniers sont soudés, bout à bout, en respectant leur séquence, formant ainsi la protéine codée par le gène correspondant.

UNICELLULARITÉ ET PLURICELLULARITÉ, DEUX MODÈLES D'ORGANISME

Une importante caractéristique de la dichotomie procaryotes/eucaryotes concerne la structure de l'organisme. L'unicellularité est l'unique modèle de construction de l'ensemble des procaryotes, mais c'est aussi celui de nombreux micro-organismes eucaryotes, appelés

globalement protistes, comprenant protozoaires, micro-algues et micro-champignons. Au modèle pluricellulaire correspondent tous les autres eucaryotes, plantes, animaux et champignons. Leur nombre de cellules diffère grandement suivant les organismes. Le ver nématode *Caenorhabditis elegans*, de structure plutôt simple, est constitué de 959 cellules somatiques (son « corps »), auxquelles s'ajoutent environ 2000 cellules germinales (à l'origine des gamètes). L'organisme humain en comprend de dix mille à 1 million de milliards (10^{13} à 10^{15}), ressortissant à au moins 200 types distincts, bien que dérivant toutes d'une unique cellule initiale, l'ovule fécondé.

Au cours de l'évolution, sont d'abord apparus sur Terre des organismes unicellulaires procaryotes, puis eucaryotes, et longtemps après des eucaryotes multicellulaires, issus d'ancêtres unicellulaires. Ces innovations successives n'ont pas été acquises d'un coup, mais sont apparues de façon indépendante, entre 16 et 25 fois, à des époques différentes. Avec la pluricellularité, les cellules des organismes concernés se sont constituées en groupes spécialisés chacun dans une fonction propre. Ceci a permis à ces organismes de développer un plus large éventail de performances, plus ou moins corrélé à l'augmentation de leur taille. La structure et le métabolisme de ces cellules se spécialisent durant l'embryogenèse afin que chaque type ait une fonction précise au sein de l'organisme. Toutes ont le même matériel génétique, mais une partie seulement de celui-ci est exprimée, de façon différentielle, dans chacun de ces types. Une coordination de leur activité et un système de communication inter-cellules sont nécessaires afin que le système fonctionne harmonieusement. Ce schéma est vrai pour tous les organismes pluricellulaires, quel que soit leur niveau de complexité.

LA CLASSIFICATION DU VIVANT

Classer les organismes vivants, c'est mettre de l'ordre dans notre vision de la nature. La discipline biologique qui s'y consacre est la **taxinomie** (ou taxonomie) systématique, s'appuyant sur les relations

évolutives (phylogénétiques) entre les organismes. Un classement consiste à grouper les objets concernés suivant un ou plusieurs critères de ressemblance, comme nous l'avons tous fait pour nos collections de timbres, fossiles ou plantes. Ceci permet aussi de retrouver rapidement un objet particulier, et de ranger un nouvel élément soit dans un groupe existant, soit dans un nouveau créé à cette occasion.

L'intérêt pour la classification du vivant a toujours présenté deux aspects, l'un pratique (et économique), l'autre scientifique. La possession d'un inventaire du monde vivant est utile en pratique pour établir des listes (les bases de la nutrition humaine ou animale, les plantes ou champignons toxiques ou vénéneux, les organismes produisant des biomolécules d'intérêt économique ou liées à la santé, etc.). Les scientifiques y voient une approche pour décrire l'histoire naturelle du monde vivant : le moment d'apparition de différents groupes, leurs liens de parenté et de divergence, assigner un nom et une place à un nouvel individu.

La classification naturelle

Aristote (III^e siècle av. J.-C.) est le premier dont l'intérêt pour cette problématique nous est parvenu. Il catégorisait les objets de la nature en quatre « règnes » : minéral, végétal, animal et humain. L'Homme, considéré comme l'être le plus complexe après les divinités, n'était pas inclus dans le règne animal. Les animaux étaient définis par leur aspect, les « semblables » étant rassemblés dans de vastes groupes, ou « genres », dont chacun incluait diverses « espèces », deux concepts qui sont arrivés jusqu'à nous.

Malgré son principe simple, la classification du monde vivant se révèle ardue. Elle rencontre deux difficultés : l'ampleur de la diversité des espèces et du nombre de paramètres qui y sont liés complexifie la tâche ; mais surtout les organismes vivants ont une histoire et évoluent, ces deux aspects étant inséparables : les degrés de parenté plus ou moins étroits reflètent l'ancienneté d'appartenance à un ancêtre commun.

La première classification « naturelle » du vivant, qui a laissé des traces profondes jusqu'à aujourd'hui, a été proposée en 1758 par Carl Linné dans son *Systema Naturae*. Il a modernisé la nomenclature biologique, jusque-là très complexe, en utilisant une dénomination latine binominale, définissant le genre et l'espèce : ainsi une abeille devient *Apis* (genre) *mellifera* (espèce) (simplifiée en *A. mellifera* s'il n'y a pas d'ambiguïté), et non plus *Apis pedibus postumus glacis* (abeille dont les pattes postérieures portent des poils durs sur le côté intérieur). Linné place les plantes et les animaux en vastes niveaux subdivisés au fur à mesure du degré de description : successivement règnes, embranchements, classes, ordres, familles, genres et espèces. Contrairement à ses prédécesseurs, il classe les plantes non plus en tenant compte de l'organisme entier, mais en examinant l'anatomie de leur système reproducteur. Cette classification est encore partiellement présente dans les livres didactiques. Les travaux de Darwin ont ensuite conduit à concevoir la classification comme une représentation des liens entre les espèces, basée sur des déterminants de l'aspect externe des organismes : physiologie (type de métabolisme), capacité et type de mouvement, mode de reproduction, niche écologique, etc. Cette méthode est discutable, car elle dépend des critères de séparation ou de regroupement. Des espèces ayant des origines distantes peuvent avoir un même « aspect », posséder des caractéristiques physiologiques semblables, suivant un mécanisme dit de « convergence » : ainsi la capacité de voler se rencontre chez les oiseaux et chez certains mammifères comme les chauves-souris. Inversement, certains aspects d'espèces proches peuvent avoir divergé, un mécanisme dit « de régression ».

La taxinomie, un édifice non encore complété

La classification actuellement admise de façon universelle place au plus haut de l'échelle du monde vivant trois domaines, Archées, Bactéries et Eucaryotes, d'où dérivent tous les niveaux inférieurs. L'ensemble des ressortissants de ces trois domaines sont issus d'un même ancêtre commun (cf. Encadré 1.2).

ENCADRÉ 1.2 UN PEU D'HISTOIRE

Les classifications proposées jusqu'au ^{xx}^e siècle reposaient sur l'existence de deux règnes, animal et végétal, les champignons étant inclus dans ce dernier. Le monde microbien était assigné à l'un ou à l'autre de ces deux règnes, donc considéré comme, soit de « petits animaux » (protozoaires), soit de « petits végétaux » (protophytes). La position des « bactéries » était assez floue. En 1957, l'écologiste Robert Harding Whittaker présente une classification à 5 règnes, basée sur le type de nutrition des organismes : Monères (Bactéries), Protistes (autres unicellulaires), Mycètes (champignons), Végétaux, Animaux. Cette classification, après de nombreuses retouches, persiste encore parfois dans l'enseignement secondaire. L'ordre hiérarchique y est le suivant : domaine (autrefois empire), règne, division (ou phylum), classe, ordre, famille, genre et espèce. Le mot « taxon » désigne un niveau quelconque de regroupement. La nomenclature est internationalisée et latinisée suivant celle proposée par Linné. Une « souris grise », par exemple, est désignée par le nom *Mus musculus*, et sa « carte d'identité » complète devient : Règne *Animalia*, Embranchement *Chordata*, Sous-embranchement *Vertebrata*, Classe *Mammalia*, Ordre *Rodentia* (Rongeurs), Sous-ordre *Myomorpha* (qui ressemble à une souris – ce qui inclut plus du quart des mammifères), Famille *Muridae* (1 500 espèces, se distinguant des autres rongeurs par l'anatomie des pattes), Sous-famille *Murinae*, Genre *Mus*, Sous-genre *Mus Mus*, Espèce *Mus musculus*. Des remaniements, proposés de façon continue, consistent en l'insertion de niveaux taxinomiques intermédiaires tels Sous-règne, Super-classe, etc.

L'espèce est définie chez les organismes à reproduction sexuée comme une communauté d'organismes naturellement interféconds. Il est donc impossible de l'appliquer telle quelle aux procaryotes, dont la reproduction est asexuée. Elle est alors définie par un critère d'identité des séquences nucléotidiques de leurs ADN : l'appartenance à une même espèce exige un minimum de 95 % d'identité des génomes. En outre un nouveau taxon, la souche, placé en dessous de celui

d'espèce, définit des organismes suffisamment proches pour que les séquences en bases de leurs génomes atteignent 97 % d'identité. Ainsi, dans le genre *Escherichia* l'espèce *coli*, en abrégé *E. coli*, comprend de nombreuses souches, portant des noms assez libres : les souches entéropathogènes EPEC ou uropathogènes UPEC, les souches non pathogènes K12, B, C ou W335. Les différences entre deux souches peuvent être importantes : ainsi la capacité de transfert d'ADN de *E. coli* K12 est absente chez *E. coli* B.

La phylogénie moléculaire

La phylogénie moléculaire cherche à construire un arbre de la vie retraçant les relations de parenté entre organismes, basé sur la comparaison des séquences nucléotidiques de leur ADN ou des séquences en acides aminés de certaines protéines. Elle repose sur l'hypothèse que deux gènes présents chez deux organismes différents sont reconnus comme dérivant d'un même gène ancestral si leur traduction en acides aminés conduit à des protéines montrant des fonctions et/ou des structures similaires. Ces gènes sont dits « homologues ». Parmi ceux-ci, ceux présents chez des espèces différentes sont dits « orthologues ». Ceux issus de la duplication d'un même gène ancestral sont dits « paralogues », les protéines codées pouvant avoir divergé vers des fonctions différentes.

Arrêtons-nous un moment sur le concept d'espèce, que nous appliquons régulièrement sans réfléchir, par exemple pour distinguer un chat domestique, *Felis silvestris catus*, d'un chien, *Canis lupus familiaris*. Les chats, comme les chiens, peuvent se croiser entre eux en produisant une descendance fertile, ce qui n'est pas possible entre chiens et chats (pas seulement pour incompatibilité de caractère !). Et pourtant les chats, comme les chiens, diffèrent entre eux.

Chez les procaryotes, bactéries et archées, la notion historique d'espèce a dû être adaptée pour désigner une série d'« isolats » (les souches) qui partagent de nombreux caractères sans être identiques.

UN APERÇU DU MONDE MICROBIEN

Rien de plus hétérogène que le monde microbien (les micro-organismes). Le mot « microbe », comme ses dérivés, est lui-même confus et imprécis. Ce terme, issu du grec ancien « *mikros* », petit et « *bios* », vie, est forgé en 1878 par Charles-Emmanuel Sédillot, médecin et chirurgien. Il apparaît dès 1883 dans l'Encyclopédie de Chimie, publiée sous la direction du chimiste Edmond Frémy, puis en 1886, dans un article de Louis Pasteur des Annales de l'Institut qui porte son nom.

Une relative unité de dimensions aux conséquences importantes

Malgré l'imprécision qui entoure le terme, tous les micro-organismes ont en commun leurs dimensions réduites, de l'ordre du micron (μm , un millième de millimètre) (cf. Encadré 1.3). Celles des protistes (entre 10 et 100 μm , voire plus) sont très inférieures à celles des plus petits organismes pluricellulaires, mais très supérieures à celles des procaryotes (de 1 à 10 μm pour les bactéries et les archées). Quelques exceptions sont connues : l'amibe *Pelomyxa palustris*, un protiste qui peut atteindre 3 mm de longueur, les mégabactéries ou bactéries géantes telles *Epulopiscium fishelsoni*, de 80 μm de diamètre et 700 μm de long (elle est visible à l'œil nu !) ; à l'opposé, les ultramicrobactéries présentent des diamètres inférieurs à 0,2-0,3 μm . Dans leur ensemble, les volumes des cellules procaryotes couvrent 10 ordres de grandeur, de moins de 0,01 μm^3 à $2 \times 10^8 \mu\text{m}^3$. Certains procaryotes modifient leurs dimensions, de manière réversible ou non, en réponse à de nombreux facteurs internes ou externes.

Et si l'on inclut à cette liste les virus, il faut encore diviser ces dimensions par un facteur d'environ 100 (on atteint le nanomètre, nm, le millième de micron).

Ces petites dimensions, trait commun au monde microbien, ont constitué une des difficultés rencontrées pour leur étude : celle-ci a nécessité le développement de méthodes appropriées ! Mais elles entraînent un nombre important de propriétés pour ces organismes.

ENCADRÉ 1.3 DE LA PETITESSE DU MICRON (μm)

Nous sommes habitués à la taille des objets qui nous entourent. En ce qui concerne le monde vivant, l'échelle de grandeur s'étend du mm pour les plus petits insectes au mètre et dizaines de mètres pour les grands animaux, ou même à la centaine de mètres pour certains arbres (le séquoia). Mais qu'en est-il pour les « microbes », dont les dimensions s'expriment en microns. Prenons le cas d'une bactérie sphérique de $1 \mu\text{m}$ de diamètre, ou d'une autre de forme cylindrique de $1-2 \mu\text{m}$ de longueur et $0,5 \mu\text{m}$ de diamètre : ces cellules sont si petites pour nos yeux qu'un verre d'eau qui en contiendrait de 1 à 10 millions par mL nous apparaîtrait limpide comme la « plus pure » des eaux ! Une légère turbidité apparaîtrait si la concentration des bactéries dépassait cent millions/mL, et il faudrait atteindre environ 100 milliards/mL pour que la turbidité atteigne celle de certains jus de fruits.

Elles facilitent les **échanges avec l'environnement**. La surface d'un objet est proportionnelle au carré de sa dimension linéaire, tandis que son volume est proportionnel au cube de cette dimension : le rapport surface/volume est donc d'autant plus grand que l'objet est plus petit. Ce fait est très important pour toutes les cellules. Leurs échanges avec l'environnement se produisant au niveau de leur surface, ceux-ci, et par voie de conséquence leur métabolisme, seront plus efficaces pour les cellules plus petites : accès à la nourriture ou à l'oxygène pour leur respiration, excrétion des produits internes toxiques, etc. Les dimensions réduites des micro-organismes (bien que celles-ci s'étendent sur une échelle de presque 1 à 1 000, hors virus) favorisent leur **ubiquité** : ils peuvent facilement être disséminés par l'air, l'eau ou tout autre support. Cette possibilité de déplacement est associée à une extrême adaptabilité à des habitats différents, laquelle résulte de leur large diversité métabolique (particulièrement chez les procaryotes) et de leurs styles de vie variés. Ils peuvent donc s'implanter dans des écosystèmes de toute nature. Il en existe en effet sous toutes les latitudes de la planète. Autre avantage d'être petit, et de structure unicellulaire, ces organismes, et ici

encore surtout les procaryotes, ont dans leur ensemble des **cycles de reproduction** extrêmement courts. Ainsi la bactérie *E. coli* double sa population en 20 minutes dans des conditions idéales, en laboratoire : après 7 heures la descendance d'une cellule atteint un peu plus d'un million d'individus. Dans la nature, leur habitat usuel, généralement moins favorable, sa biomasse peut doubler en 24 heures.

Les espèces microbiennes couvrent les trois domaines dans lesquels se répartit l'ensemble du monde vivant, Archées, Bactéries et Eucaryotes, ce qui reflète leur très grande diversité de structures, de physiologie et de modes de vie. Trait particulier, nombre de micro-organismes peuvent vivre sous forme libre et/ou, assez fréquemment, en associations, obligatoires ou non, avec d'autres organismes. Ces associations, dites symbioses (des « vies ensemble »), concernent souvent un procaryote, associé avec des protistes, des plantes ou des animaux. L'association est bénéfique et éventuellement indispensable au micro-organisme, et très souvent à son hôte. C'est le cas du microbiote pour les animaux, l'Homme ou certaines plantes. D'autres interactions peuvent inversement être néfastes à l'hôte : c'est le cas des parasites, et d'une centaine d'espèces pathogènes (une minorité de bactéries et quelques protistes tels certaines amibes ou les trypanosomes), dont une vingtaine infectant l'Homme.

De ce monde microbien immense, seule une très petite fraction, tant protistes que procaryotes, a été étudiée, ceci en raison soit de caractéristiques plus favorables à leur étude en laboratoire (cultivabilité, vitesse de croissance, possibilités d'approche génétique), soit d'un intérêt médical et/ou appliqué.

Bactéries et archées

Les procaryotes sont les premières formes de vie apparues sur Terre, un milliard d'années (1 Ga) après la naissance de celle-ci. Leurs représentants actuels en sont les lointains descendants. Ce sont actuellement les organismes prédominants sur notre planète, où ils occupent tous les écosystèmes. La moitié du carbone organique présent sur Terre, et près de 90 % de l'azote et du phosphore organiques, seraient

contenus dans des cellules procaryotes. Ils représentent cinq millions de quadrillions (5×10^{30} , soit un poids de 50×10^{24} tonnes) de bactéries, et une quantité aussi impressionnante d'archées, un total qui dépasse de loin le nombre estimé, 10^{24} , d'étoiles de l'univers. On a actuellement décrit 11 000 espèces de bactéries et 5 000 d'archées, pour un nombre estimé à probablement plusieurs millions. Ce qui fait de ces organismes le plus grand réservoir de biodiversité, majoritairement encore à explorer.

La diffusion de ces organismes est planétaire, y compris dans des habitats hostiles, souvent extrêmes, ne permettant pas la survie d'organismes macroscopiques, plantes et animaux. Ceci résulte de leur extraordinaire capacité à s'adapter à une grande variété de conditions physico-chimiques : territoires froids ou même gelés, températures dépassant $100\text{ }^{\circ}\text{C}$, sécheresse, disponibilité limitée en nutriments, large éventail de capacité métaboliques, anoxie, etc. Principaux agents de recyclage de la matière organique morte, bactéries et archées sont au centre des réactions biogéochimiques qui permettent au monde vivant dans son ensemble de se maintenir sur Terre.

Protistes

La diversité des protistes est au moins aussi vaste que celle des procaryotes, mais ils sont dans l'ensemble encore moins connus et moins étudiés, sauf quelques espèces modèles ou ayant un intérêt pratique. Tous ont une structure intracellulaire de type eucaryote. Des critères de structure et de physiologie (type de nutrition, motilité, reproduction) ont conduit à définir trois grands groupes : les protozoaires, les micro-algues et les micro-champignons. Comme les procaryotes ils sont omniprésents, à l'exception d'environnements pouvant atteindre des températures supérieures à $65\text{ }^{\circ}\text{C}$. Ces organismes sont importants pour le fonctionnement des écosystèmes, en particulier en tant que premier maillon de la chaîne alimentaire de l'écosystème marin. Comme les procaryotes, ils jouent un rôle essentiel dans les cycles biogéochimiques. Ainsi les micro-algues partageraient avec des bactéries photosynthétiques, les Cyanobactéries, la

production de la moitié de l'oxygène que l'ensemble du monde vivant consomme par la respiration.

Les **protozoaires**, un groupe de 200 000 espèces, dont 10 000 symbiotiques, ont tous le même type de nutrition et de modalités de mouvement. Leurs différences concernent leur morphologie, dont la présence d'organites complexes, internes ou externes : vacuoles pulsatiles, cils, flagelles. Ce sont des prédateurs se nourrissant en ingérant leurs proies (phagotrophie). Celles-ci sont des bactéries, d'autres protozoaires plus petits, de la matière organique dissoute et parfois des micro-algues. Des cils ou des flagelles, spécifiques à chaque espèce, exercent des fonctions de motilité et de détection sensorielle. Ces appendices diffèrent par leur structure et leur fonctionnement de leurs équivalents chez les procaryotes et d'autres eucaryotes. Les protozoaires présentent plusieurs modes de reproduction, soit asexuée, par scission binaire, soit sexuée selon des processus assez complexes. Certaines espèces disposent des deux processus.

Les **micro-algues** présentent une grande diversité, reflétée par leur appartenance à plusieurs embranchements. On en connaît environ 50 000 espèces sur un total estimé de 400 000 à 1 million. Elles ont en commun leur processus énergétique, la photosynthèse, et donc la nature de leur source d'énergie, les radiations solaires. Celle-ci est utilisée pour convertir le carbone minéral (le gaz carbonique, CO₂) en matière organique (MO). Ce mode de photosynthèse existe aussi chez un groupe de procaryotes, les Cyanobactéries, qui auraient probablement « inventé » le processus, lequel aurait ensuite été acquis par les algues et les plantes.

Les **champignons inférieurs** (ou **micro-champignons**, ou **micromycètes**) forment le règne des Mycètes, comprenant plus de 100 000 espèces. Dans les conditions naturelles leur mode alimentaire est osmotrophe, c'est-à-dire par absorption d'éléments organiques dissous, en fait les matières organiques en décomposition (saprotrophie, ou saprophagie). On distingue les levures, espèces strictement unicellulaires, et les moisissures, qui ont tendance à se développer en

multiples filaments multinucléés, les hyphes, pouvant donner naissance à de nouvelles cellules libres.

Virus

Les virus sont des entités biologiques parasites qui, contrairement aux cellules, ne contiennent qu'un type d'acide nucléique, ADN ou ARN, et sont totalement dépourvus de métabolisme propre. Ce sont tous des agents potentiellement létaux (virulents), au minimum nocifs, pour l'organisme infecté. Ils se reproduisent uniquement à l'intérieur des cellules qu'ils infectent. C'est pourquoi il a été, et est toujours, disputé de savoir s'ils doivent être considérés comme des « organismes vivants » ou non. Leurs cellules hôtes appartiennent aux trois domaines Bactéries, Archées et Eucaryotes. Cependant chaque virus a un spectre d'hôte(s) strict quant au domaine auquel celui(-)ci appartient(ment) : d'où les termes de bactériovirus (ou, plus utilisés, bactériophages ou phages), archéovirus, et eucaryovirus (ou improprement virus eucaryotes). Ce sont les entités les plus abondantes sur la planète (10^{31} particules), avec 134 familles et plus de 4000 espèces connues, dont 127 infectant l'Homme. Cependant, en raison de leurs faibles dimensions, de l'ordre du nanomètre, ils ne correspondent qu'à environ 5 % de la biomasse terrestre totale. Les bactériophages à eux seuls sont environ 10 fois plus nombreux que le nombre total des procaryotes, et représentent 96 % de l'ensemble des virus.

Les virus existent donc sous deux états, une forme extracellulaire libre, dite virion ou virus, inerte, et un état intracellulaire, transitoire, reproductif, qui à son terme produit les virions libres. La cellule infectée doit avoir un métabolisme actif pour assurer leur multiplication. Certains virus, dits tempérés, peuvent en outre se maintenir sous une forme silencieuse (dite de lysogénie ou de virus latents) dans leur cellule hôte. Cette forme, plus ou moins stable, correspond à l'insertion de leur génome dans celui de leur hôte, ou au moins à son maintien dans le cytoplasme de l'hôte. En fait les génomes de

toutes les cellules contiennent des séquences d'ADN correspondant à des vestiges d'origine virale. Ces séquences d'ADN participent à la plasticité des génomes.

Dans les environnements naturels, les virus jouent un rôle important dans l'équilibre des populations de micro-organismes. Ainsi environ 20 % de la masse bactérienne des océans est détruite chaque jour par une infection virale, les cellules non infectées se reproduisant dans le même temps.

LES MOLÉCULES PRÉBIOTIQUES ET L'ORIGINE DE LA VIE

Avant que la vie n'apparaisse sur Terre, initiant la phase biologique de son évolution, notre planète connut deux phases évolutives, géophysique puis chimique. La phase chimique correspond à l'apparition de molécules prébiotiques, précurseurs de celles constituant les organismes actuels (acides aminés, nucléotides, etc.). Ni la nature ni le mode de synthèse de ces molécules ne sont connus.

L'hypothèse d'une origine extraterrestre de la vie fut formulée par William Thomson (Lord Kelvin) qui proposa, en 1894, que des « germes » véhiculés par des météorites auraient rejoint notre planète, idée partagée par le chimiste Svante Arrhenius. Introduisant le mot « panspermie », le biologiste Hermann Richter suggéra que ces premières molécules organiques auraient été véhiculées par un bombardement de météorites. Puis le biochimiste Alexander Oparin et le biologiste John Haldane proposèrent, indépendamment et à peu près à la même époque (1924 et 1926) une théorie, généralement désignée d'Oparin-Haldane. Des molécules des gaz méthane (CH_4) et ammoniac (NH_3) et de l'eau (H_2O) sous forme de vapeur se seraient formées à partir des atomes d'oxygène (O), d'azote (N) et de carbone (C) présents dans le noyau du Soleil, combinés à l'hydrogène (H) de son atmosphère. Ces composés, en rejoignant l'atmosphère terrestre, se seraient ajoutés à ceux produits par le dégazage de la croûte terrestre, au cours de nombreuses éruptions volcaniques : ces gaz, emprisonnés à l'intérieur du globe terrestre et ainsi éjectés en

surface, auraient peu à peu formé l'atmosphère primitive, très différente de celle que nous connaissons. Ces molécules, sous l'action du rayonnement UV solaire et de décharges électriques, auraient libéré des radicaux très réactifs qui, en se combinant, auraient formé des molécules plus complexes, donc plus denses. Celles-ci, mélangées à la vapeur d'eau de l'atmosphère, seraient arrivées sur la surface de la Terre. C'est dans les océans, sorte de « bouillon primitif » ou de « soupe primitive », que se seraient formées des molécules à proprement parler prébiotiques.

Cette théorie, basée sur des hypothèses cohérentes, ne reçut une confirmation expérimentale qu'en 1953. Stanley Miller, doctorant à l'Université de Chicago, et son professeur, le Prix Nobel Harold Urey, la testèrent grâce à un système mimant les conditions d'une atmosphère primitive telle que celle suggérée par Oparin : très réductrice, riche en CH_4 , NH_3 , hydrogène moléculaire (H_2) et H_2O , semblable à celle actuelle de Jupiter. L'expérience consista à soumettre un mélange de ces gaz, enfermés dans un ballon clos, à des décharges électriques continues simulant des éclairs. Après une semaine d'un tel traitement, le milieu réactionnel s'avéra contenir de nombreuses molécules « organiques », dont 13 des 22 acides aminés présents chez les organismes actuels, avec majoritairement de la glycine ($\text{C}_2\text{H}_5\text{NO}_2$). Des développements ultérieurs de cette « chimie pré-biotique » aboutirent à la synthèse de nombreuses autres molécules biologiques (formaldéhyde, acide cyanhydrique, ribose, adénine, etc.). Ces résultats, tout en montrant une voie possible de synthèse abiotique de molécules organiques, ne prouvent pas qu'elle ait été celle suivie à l'origine. Elle est toutefois étayée par plusieurs découvertes récentes. L'analyse chimique du météorite Murchison tombé en 1969 (Victoria, Australie) a révélé la présence de plus de 90 acides aminés, dont 19 correspondant à ceux présents chez les organismes terrestres. Les comètes et autres corps extérieurs à notre système solaire peuvent donc contenir de grandes quantités de composés carbonés complexes. La détection, au cours de la dernière décade, de nombreuses molécules organiques dans

l'atmosphère d'exoplanètes et dans l'espace interstellaire confirme l'hypothèse d'une possible synthèse abiotique, et suggère que celle-ci pourrait ne pas avoir été limitée à notre petite planète.

QU'EST-CE QUE LA VIE ?

Revenons maintenant à la question d'ouverture de ce chapitre : « Qu'est-ce que la vie ? » Avons-nous une ébauche de réponse, un moyen de la reconnaître, pour savoir si la seule « vie » possible est celle que nous connaissons, ou si d'autres « vies » peuvent exister, par exemple sur d'autres planètes ?

De nombreuses définitions sont disponibles, souvent partiellement répétitives, et conditionnées par le type de caractéristiques examinées. Elles spécifient, plus que la vie, les organismes qui manifestent la capacité de « vivre ». Ainsi, les généticiens privilégient les propriétés de la molécule d'ADN de stocker de l'information et d'être capable d'auto-réplication. Les biochimistes mettent l'accent sur les caractéristiques des synthèses biologiques et le rôle des enzymes. D'autres encore font un « mix » entre ces deux approches. Deux études ont recensé et analysé les définitions présentes dans une série d'articles scientifiques sélectionnés à partir de la banque de données bibliographiques PubMed.gov.

La première étude, d'Edward N. Trifonov (2011), s'est concentrée sur les mots-clés utilisés dans 113 définitions (par exemple *vie*), ainsi que les mots ayant même signification (*vivant*, *biologique*), et leur récurrence. L'auteur a ainsi formé des groupes de mots en liaison avec des classes de définitions. On trouve par exemple dans un même groupe les mots *vie*, *vivant* et *biologique*, utilisés 199 fois, ou le groupe « *système* » (*organisation*, *organisme*, *réseau*, etc.) utilisé 155 fois ; puis viennent les mots *complexité* (*information*, *complexe*, etc.), apparaissant 74 fois, et *reproduction* (*reproduire*, *réplication*, *auto-reproduction*, etc.), avec 63 occurrences, etc. Au total, neuf groupes de mots/définitions ont été définis. À partir de ces groupes a été déterminé le nombre minimal de mots nécessaire pour obtenir une

définition à la fois concise et inclusive. Par exemple, les groupes *auto-reproduction* et *évolution* (variation) sont à la base d'une définition de type : « *Tout système capable de réplication et de mutation est vivant.* » (A.I. Oparin, 1961). Cette définition s'applique à tous les organismes vivants, mais laisse ambiguë la place des virus. Par ailleurs, cette définition ne prend en compte que deux aspects de la vie, reproduction et variation. Englober dans une même définition l'ensemble des concepts contenus dans les autres définitions a aussi été tenté ; ceci donne par exemple : « La vie est un système informationnel nécessitant de l'énergie et un environnement propice pour métaboliser de la matière, et possédant la capacité d'auto-reproduction et de changements (évolution) » (traduction libre). Des variations de cette définition se retrouvent dans de nombreux manuels.

La seconde étude, de Gilbert Lechermeier (2020), est une analyse épistémologique d'une soixantaine de définitions classées de façon thématique. Il en émerge plusieurs catégories définies par des thèmes récurrents : l'organisation et la complexité, la combinaison de plusieurs propriétés, la distinction entre vivant et non vivant, un ensemble d'éléments interagissant entre eux et avec le milieu extérieur, la vie comme agrégat particulier de la matière, l'organisme vivant comme système d'intégration, etc. Le nombre et la nature des propriétés mises en avant varient d'une définition à l'autre : six chez A.I. Oparin (1966), huit chez Ernst Mayr (1982). À chaque thème ainsi défini correspondent plusieurs définitions. Par exemple pour celui basé sur le groupe « organisation et complexité », apparaissent : « *Les organismes vivants se distinguent par leur complexité spécifique* » (Leslie Orgel, 1973), ou selon Gyula Palyi (2002), un « *système organisé* » est à opposer au « *désordre* ». Les mêmes mots-clés apparaissent dans d'autres définitions : homéostasie, réparation, régénération régulière. De même Vladimir Kompanichenko (2002) considère l'« *organisation* » par opposition « *aux processus spontanés de destruction* », développée via « *des interactions opportunes avec l'environnement et grâce à une auto-régénération régulière.* »

La notion d'échange, qui apparaît ici, se retrouve plusieurs fois, éventuellement associée à un nombre plus ou moins important d'autres caractéristiques. Chez Oparin, la vie est définie par « *l'échange de matière avec l'environnement, la croissance, la multiplication, l'auto-reproduction, le mouvement, l'excitabilité, l'interdépendance avec le milieu grâce à la présence d'une membrane* ». L'interaction d'éléments (du vivant) entre eux et avec le milieu extérieur est surtout l'approche de biochimistes. Ici le concept de « système » se substitue à celui d'« organisme ». Ainsi Ilya Prigogine (1969) examine sous le profil thermodynamique les interactions d'un tel système : « *Loin de l'équilibre thermodynamique, c'est-à-dire dans des systèmes traversés par des flux de matière et d'énergie, peuvent se produire des processus de structuration et d'organisation spontanés au sein de ces systèmes, qui deviennent le siège de "structures dissipatives"* ». Pourrait appartenir à ce groupe une définition de la vie comme « *un système ouvert, auto-répliatif, auto-régulé, recevant son énergie de l'environnement* » (Rolf Sattler, 1986). Pour Ernst Mayr (1982), la vie se caractérise par « *une organisation complexe et adaptative grâce à des mécanismes de rétroaction, par la composition chimique et la présence de macromolécules spécifiques (enzymes), la prépondérance des phénomènes qualitatifs sur les phénomènes quantitatifs, la capacité à maintenir une identité durant l'existence de l'individu tout en possédant des caractères variables dans le temps* ». Il y ajoute « *l'existence de classes d'organismes vivants définies par leurs connexions historiques, par le rôle de la sélection naturelle... et de l'indéterminisme des processus vivants* ».

La distinction entre « vivant » et « non vivant » est à la base de nombreuses définitions. Citons seulement Claude A. Villee *et al.* (1989) : « *Les organismes vivants disposent d'une forme précise d'organisation, d'une variété de réactions chimiques groupée sous le vocable "métabolisme", d'une capacité à maintenir un environnement interne même en cas de modification de l'environnement externe (homéostasie), de motilité, de réactivité, de capacité à croître, à se reproduire et à s'adapter aux changements de l'environnement.* » Tous les aspects

cités sont effectivement absents dans ce qui n'est pas vivant. Mais on a alors l'impression de tourner en rond.

De nombreuses autres définitions ont pour thème central le concept de vie comme une organisation finalisée : « *La vie est un système matériel qui peut acquérir, stocker, traiter et utiliser de l'information afin d'organiser son activité.* » (Freeman Dyson, 1999). On trouve encore de brèves définitions, telles un « *système traitant l'information* » (André Lwoff, 1962), ou, chez d'autres auteurs, « *un système qui peut se reproduire à l'aide de mécanismes génétiques* ».

Ce bref exposé, comme on le voit, a laissé encore sans réponse notre question initiale « Qu'est-ce que la vie ? ». L'observation des « organismes vivants » peut donner la même impression que la contemplation d'un polyèdre opaque : quel que soit l'angle d'approche, on ne voit à la fois qu'un nombre limité de faces, et jamais l'ensemble, ni le centre. Mais contrairement au polyèdre, dont toutes les faces sont identiques et le centre probablement creux, les parties qui constituent le monde vivant apparaissent spécifiques dès qu'on les examine séparément, sans permettre d'appréhender son essence, la notion de « vie ». Cet exposé nous a cependant conduits à énumérer les principales caractéristiques des organismes vivants, à définir les traits unifiant le « monde vivant », et à apercevoir sa diversité.

2

Au sein du Système solaire : la Terre

Bien lire l'univers, c'est bien lire la vie.

Victor HUGO, *Les Contemplations*, 1856

Vingt milliards (20×10^9) de km, c'est le diamètre du volume qu'occupe notre Système solaire. À son centre, le Soleil est notre étoile, une parmi les quelques 10^{11} autres formant la Voie lactée, notre galaxie. Aux confins de ce système commence l'espace interstellaire (EI), dont l'étoile la plus proche de nous, Proxima Centauri, est à 39 900 milliards de km du Soleil, une distance relativement petite par rapport aux 9,5 trillions ($9,5 \times 10^{18}$) de km de diamètre de l'Univers observable ! Au sein de ce milieu interstellaire, une matière cosmique en évolution permanente, des processus chimiques dits de complexification aboutissent à l'apparition de molécules de plus en plus élaborées présentant des propriétés nouvelles, dites émergentes. Ces processus continuent, comme dans le passé, à donner naissance à de nouvelles étoiles et de nouvelles planètes pendant que d'autres

meurent. Quelque part dans cet espace « infini », probablement, d'autres formes de vie sont présentes, et d'autres encore voient ou verront le jour.

Nous utiliserons ici la dénomination « système exoplanétaire » pour toute étoile autre que notre Soleil, entourée de corps célestes régis par des lois similaires, et « exoplanètes » pour ces corps en orbite. L'utilisation de majuscules, « Soleil » et « Système solaire », renverra à notre étoile (cf. Encadré 2.1).

**ENCADRÉ 2.1 PETITE « MISE EN ORBITE » PRÉALABLE
– DES UNITÉS DE MESURES APPROPRIÉES
POUR DES DIMENSIONS DÉPASSANT NOTRE IMAGINATION**

Si le Soleil était une sphère d'un mètre de diamètre, la Terre serait une bille d'un centimètre située à 107 mètres de distance, et bien plus loin, à 3 km, Neptune serait grosse comme une bille de 3,5 cm. Ni l'une ni l'autre de ces planètes ne seraient visibles à nos yeux à partir du Soleil !

Si nous concevons sans difficulté la hauteur des montagnes, les distances parcourues ou la durée d'un voyage, la perception des chiffres utilisés pour indiquer les dimensions des objets cosmiques (millions, milliards, billiards, etc., sous forme mathématique $n \times 10^6$, $n \times 10^9$, $n \times 10^{12}$, $n \times 10^n$, soit un chiffre n de 1 à 9 suivi de 6, 9, 12... zéros) est difficile, du moins pour les non-spécialistes. Face à cette difficulté (comme ce l'est d'ailleurs pour l'infiniment petit), les comparaisons nous viennent en aide : ainsi le diamètre de la Terre est 1,9 fois plus grand que celui de Mars et 11 fois plus petit que celui de Jupiter. Par commodité, les astronomes ont défini des unités appropriées. L'unité astronomique (UA) est employée surtout pour les objets du Système solaire, 1 UA étant la distance de la Terre au Soleil. L'année-lumière (AL) est la distance que parcourt la lumière en une année, soit $9,461 \times 10^{15}$ m (la lumière parcourt environ 3×10^5 km en une seconde). Les distances plus petites sont exprimées en minute-lumière ou seconde-lumière : la Terre est ainsi à 8 min 20 SL du Soleil.

Peu de temps après la naissance du Soleil, il y a 4,56 milliards d'années (ou giga-années, Ga), naissent peu à peu les planètes et les autres corps célestes qui gravitent autour, formant notre « Système solaire ». L'ensemble s'est formé à partir d'un disque de gaz et de poussières (disque protoplanétaire) qui entourait le Soleil. Autour de celui-ci orbitent actuellement huit planètes, leurs satellites naturels et des centaines de milliers d'objets plus petits. Chacun se maintient dans cet espace par un équilibre obtenu grâce à un mouvement régulier qui lui est propre, régi par deux forces : la force gravitationnelle l'empêche de s'éloigner du Soleil et des autres éléments du système, et l'inertie (une force centrifuge), qui voudrait lui donner un mouvement rectiligne, l'empêche de s'en rapprocher.

Notre planète s'est formée 118 millions d'années après la formation du Soleil. Selon un processus inconnu, la conjonction de certaines caractéristiques de la jeune Terre a été favorable à l'émergence de la vie, il y a 3,8 Ga : notamment ses dimensions et sa distance au Soleil, laquelle contrôle sa température moyenne (et ses écarts) et la présence d'eau à l'état liquide sur sa surface. Une particularité de la présence de cette vie est que, dès son apparition, les premiers « organismes vivants » n'ont pas été des entités passives, mais des acteurs de changements profonds ayant impacté toute l'histoire ultérieure de la Terre. Ils vont en effet modifier la partie superficielle et aérienne de la planète, ce qui va la doter, 700 millions d'années après sa naissance, d'une « biosphère ». Celle-ci consiste en une couche d'une épaisseur infime (10-20 km, soit environ 0,5-1 % de son diamètre), mais qui va la différencier radicalement des autres planètes du Système solaire. La Terre est la seule de ces planètes sur laquelle la vie, telle que nous la connaissons, est présente. Comprendre ce qu'est cette vie ne peut donc être dissocié de la connaissance de ce qu'est notre planète.

LE SOLEIL

Le Soleil est une gigantesque boule de gaz ionisé, ou plasma, d'un diamètre environ 100 fois celui de la Terre (Tableau 2.1). Il tourne sur

lui-même en sens antihoraire avec une période de 25 jours terrestres à l'équateur et de 36 jours à ses pôles. Cette différence résulte du fait qu'il ne constitue pas à proprement parler un corps solide ; en conséquence chacune de ses parties tourne à sa propre vitesse. Le Soleil se déplace lui-même en orbite autour du centre de la Voie lactée, à une vitesse de 850 000 km/h.

Tableau 2.1 | Le Soleil et la Terre en chiffres.

	Diamètre km	Masse kg	Volume m ³	Tempé- rature de surface °C	Rotation	
					Période (jours)	Vitesse km/h*
Soleil	$1,392 \times 10^6$	$1,989 \times 10^{30}$	$1,4 \times 10^{27}$	4 500-6 500	Pôles 36 Équateur 25	3 601,99
Terre	12 742	$5,972 \times 10^{24}$	$1,083 \times 10^{21}$	15 °C	1	1 674

* Vitesse mesurée à l'équateur.

Il représente 99,86 % de la masse totale du Système solaire, le restant, 0,14 %, consistant en tout ce qui est en orbite autour de lui. La température décroît sur une échelle de 10^4 fois entre son noyau et sa surface, la photosphère, pour ensuite remonter environ 10^3 fois dans la couronne (Tableau 2.2).

Tableau 2.2 | Les zones constitutives du Soleil.

	Soleil		Zone radiative		Zone convec- tive	Photo- sphère	Chromo- sphère	Couronne
	d	e	d	e				
Diamètre (d)/ épaisseur (e) km	$1,392 \times 10^6$	d	$2,1 \times 10^5$	$4,8 \times 10^5$	2×10^5	e	e	e
Tempé- ratures* °C			15×10^6	10×10^6 - 5×10^5	5×10^5 à 6 400	6 500- 4 500	4 000 à 10^4	1×10^6

* De l'intérieur vers l'extérieur.

La photosphère émet un rayonnement d'une puissance totale de $3,87 \times 10^{26}$ watts, l'équivalent de trois cent milliards de milliards de centrales nucléaires ! Une partie de cette énergie est à l'origine de la chaleur présente sur les planètes. Deux éléments chimiques, l'hydrogène atomique, H (74 %) et l'hélium, He (près de 25 %), en constituent l'essentiel, l'infime portion restante comprenant toute la gamme des éléments chimiques connus dans l'Univers.

Une part importante des connaissances sur les caractéristiques du Soleil provient des observations de missions solaires. La première, SOHO, du nom de la sonde utilisée, est le fruit d'une collaboration entre la National Aeronautics and Space Administration (NASA) et l'Agence spatiale européenne (ESA). Le 2 décembre 1995, la fusée *Atlas II* a mis en orbite autour de la Terre, à environ un million et demi de kilomètres, cette sonde SOHO avec à son bord douze instruments destinés à mesurer la gamme des rayonnements électromagnétiques du Soleil, des rayons X et ultraviolets (UV) jusqu'au visible. Plus proches en date, deux autres sondes ont été envoyées : *Parker*, de la NASA (envoyée le 12 août 2018), conçue pour s'approcher du Soleil à moins de 7 millions de km et étudier notre étoile jusqu'en 2025, et *Solar Orbiter*, une autre collaboration entre l'ESA et la NASA, qui devra rester en fonction jusqu'en 2030. Avec ses dix instruments, dont six télescopes, le véhicule devrait pouvoir réaliser des images détaillées de la surface solaire. En 2013 a été initiée la construction du télescope solaire Daniel-K. Inouye sur une île de l'archipel d'Hawaï : avec son miroir de plus de 4 mètres de diamètre, il représente une nouvelle ère de l'exploration solaire ; en particulier il doit permettre d'en étudier le champ magnétique, d'obtenir des images détaillées du plasma en surface et des courants de convection, à 150 millions de km au-dessus de la Terre.

La structure interne du Soleil, encore peu connue, est actuellement décrite comme comprenant 5 zones concentriques. Les deux zones radiatives internes sont invisibles et leur étude est abordée surtout par des modèles mathématiques et des données de sismologie ; des trois zones plus externes, la chromosphère et la couronne sont observables

directement mais uniquement lors d'éclipses totales (naturelles ou artificielles) de Soleil, grâce à des coronographes qui permettent d'occulter la lumière intense émise par la photosphère.

La **zone radiative**, opaque, représente 98% de la masse solaire, dont 50% correspondent au **noyau**, au centre. Le noyau est le lieu de réactions thermonucléaires de fusion qui transmutent l'hydrogène en hélium, sources de l'énergie et du rayonnement de notre étoile. Ces réactions sont confinées dans la partie centrale du noyau, un milieu à densité très élevée (150 fois celle de l'eau) où la température atteint environ 15 millions de °C et la pression $2,2 \times 10^{16}$ pascals (Pa). La matière y est dans un état particulier, appelé plasma : la structure atomique des éléments est complètement désorganisée, les atomes pouvant perdre ou gagner un ou des électrons. La perte d'un électron par les atomes d'H transforme celui-ci en protons, impliqués dans la formation de l'hélium. Ces conditions extrêmes s'estompent au fur et à mesure qu'on s'éloigne du centre du noyau ; en dessous de 7 millions de degrés, elles sont insuffisantes pour entretenir des réactions de fusion. L'énergie produite dans le noyau traverse les autres zones du Soleil pour atteindre les couches superficielles, et sera libérée sous forme de rayonnements couvrant tout le spectre que nous recevons sur Terre. La lumière blanche naturelle (le spectre visible) émise met 8 minutes pour nous arriver.

Au-dessus de la zone radiative, la **zone convective**, seulement 2% de la masse du Soleil, tire son nom des modalités de transport vers l'extérieur de l'énergie produite par le noyau, par convection, des mouvements turbulents des particules, rappelant les mouvements que l'on observe durant l'ébullition de l'eau : en montant vers la surface, elle se refroidit et redescend alors vers le fond. Ce mouvement de la matière est à la base des processus de transfert de chaleur.

La **photosphère** est une frontière virtuelle entre la zone radiative et l'atmosphère externe (chromosphère et couronne). Elle transmet 99% du rayonnement reçu de la zone radiative. Des granules apparaissent à sa surface, caractérisés par une partie centrale plus brillante

que leur périphérie. D'environ 1 000 km de diamètre et d'une durée de vie de quelques secondes, ils résultent de mouvements de matière chaude en ébullition dans la zone convective.

La **chromosphère** est une couche très hétérogène. Sa température augmente de sa base vers l'extérieur. Elle est un lieu d'activité intense, avec des éruptions pouvant se répandre à des centaines de milliers de kilomètres en quelques minutes. Sa partie supérieure forme une zone de transition dans laquelle les effets du champ magnétique sont responsables de l'augmentation de la température vers l'extérieur.

La **couronne**, la partie la plus externe, à environ un million de degrés et d'une densité 100 millions de fois inférieure à celle de la Terre, s'étend jusque dans le milieu interstellaire sur des distances de plusieurs fois le rayon solaire.

LE SYSTÈME SOLAIRE : LES CORPS EN ORBITE AUTOUR DU SOLEIL

Selon certains astronomes, la zone du Système solaire définie comme l'aire d'influence gravitationnelle du Soleil maintenant en place les corps qui gravitent autour de lui, pourrait s'étendre jusqu'à 9 600 millions de km de celui-ci (cf. Encadré 2.2).

La découverte depuis quelques décades d'un nombre croissant d'objets naturels gravitant autour du Soleil et leurs différences par rapport aux planètes connues jusqu'à présent ont conduit l'Union astronomique internationale, en 2006, à mettre de l'ordre dans la désignation des objets du Système solaire, et à établir une classification officielle. Ainsi, l'ensemble des corps de notre Système solaire sont classés dans trois catégories. **Planètes** et **planètes naines** sont des corps célestes qui (a) sont en orbite autour du Soleil, et (b) ont une masse suffisante pour que la gravité l'emporte sur les forces de cohésion régissant chacune de ses zones internes, et se maintiennent ainsi en équilibre hydrostatique, sous une forme presque sphérique. Elles se différencient, car les premières ont (c) éliminé tout corps susceptible de se déplacer sur une orbite proche, alors que les naines ne l'ont pas fait, mais (d) ne sont pas des satellites. Tous les autres objets en orbite

ENCADRÉ 2.2 MAQUETTES DU SYSTÈME SOLAIRE

En astronomie, les maquettes sont un moyen efficace de traduire les nombres manipulés. Généralement, leurs légendes soulignent : « Dans cette maquette les distances entre les planètes sont à l'échelle de... les dimensions des planètes sont à échelle de... », ou inversement « Les planètes sont à l'échelle de... les autres distances sont arbitraires ». Il n'est effectivement pas possible de représenter ces valeurs en respectant leurs proportions sur une maquette de dimension usuelle : le Soleil, avec son diamètre d'environ un million de km, est à des distances de ses planètes cent à mille fois supérieures : s'il était représenté par une sphère d'un mètre de diamètre, la Terre devrait être placée à 100 m de celui-ci, avec un diamètre inférieur à 1 millimètre !

Certaines expositions installées dans de grands espaces, comme celle des jardins de l'Observatoire de Paris à Meudon, peuvent montrer l'ensemble du Système solaire en respectant les distances relatives. Le site du Palais de la Découverte de Paris propose, dans un dossier pour enseignants, une maquette dans laquelle le Système solaire est présenté réduit de deux milliards de fois, les planètes étant néanmoins agrandies d'un facteur 2 000 : dans ces conditions, le Soleil est une boule de 70 cm de diamètre, et la Terre un rond de 6,4 mm. L'étoile la plus proche du Soleil, Proxima du Centaure, serait une balle rouge de 9,8 cm localisée à... 20 000 km ! Apparaît ainsi, de manière éclatante, le « vide » de l'Univers.

autour du Soleil, à l'exception des satellites, sont appelés **petits corps**. Parmi ceux-ci citons les comètes et les astéroïdes. Bien que de tailles semblables, ils diffèrent par leur composition et leur localisation. Les **comètes** sont composées d'une tête comprenant un noyau et une chevelure et d'une queue. Le noyau, formé de glaces et de matières agglomérées, est solide. Les glaces chauffées par le soleil libèrent des atomes de gaz et des poussières provenant de ce noyau, lesquels sont à l'origine de la chevelure, puis de la queue qui, poussée par le vent solaire, forme un plasma. Les **astéroïdes**, dits aussi planètes mineures,

sont des corps rocheux ou métalliques, composés des mêmes éléments que les planètes telluriques. Leurs dimensions vont de quelques mètres à 530 km pour le plus grand, Vesta, visible à l'œil nu dans la ceinture principale d'astéroïdes. Les comètes comme les astéroïdes percutent toutes les planètes du Système solaire. Heureusement les impacts impliquant des objets de grande dimension sont rares !

L'ensemble des planètes ainsi définies est distribué dans un intervalle de 4442 millions de km (Figure 2.1). Tous ces objets, ainsi que les autres corps du Système solaire, se distribuent dans l'espace sur un plan désigné « écliptique », le plan orbital du Soleil. Quelques exceptions sont connues, notamment pour certaines comètes.

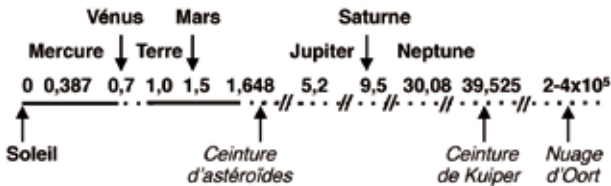


Figure 2.1 | Distances au Soleil (en UA) des corps du Système solaire.

Trois réservoirs de corps célestes, la ceinture d'astéroïdes, la ceinture de Kuiper et le nuage d'Oort peuplent aussi le Système solaire.

La **ceinture d'astéroïdes** abrite des centaines de milliers de corps parmi les plus primitifs du Système solaire. Ce pourrait être des éléments qui, lors de la formation de celui-ci, n'auraient pas réussi à former des corps plus grands du fait de l'interférence gravitationnelle de Jupiter. Certains pourraient aussi résulter de collisions ayant entraîné leur éclatement. Ils ressortissent à trois types principaux, reflétant leur richesse en carbone, silicates ou métaux. Leur nombre varie approximativement à l'inverse du carré de leur taille. Leurs dimensions varient de quelques dizaines de mètres à plus de 1 000 kilomètres de diamètre. Les plus gros ont plutôt une forme sphérique, alors qu'en dessous de 160 km de diamètre, ils deviennent allongés et irréguliers. Malgré leur grand nombre, leur masse totale, estimée à 3 à $3,6 \times 10^{18}$ tonnes, ne représente que 4 à 5 % de celle de la

Lune. Les plus grands, des astéroïdes proprement dits, incluent Vesta et Pallas (chacun 500 km de diamètre) et Cérés (950 km de diamètre).

La **ceinture de Kuiper** porte le nom du planétologue Gérard Kuiper : celui-ci, en 1951, avait prédit que cet espace devrait être constitué de fragments glacés non agglomérés au moment de la condensation des matières ayant donné naissance au Soleil et aux planètes. Pluton, identifiée en 1930 par l'astronome américain Clyde Tombaugh et incluse dans cette zone, était alors considérée comme la 9^e planète du Système solaire. Elle a depuis été reclassée parmi les planètes naines, malgré ses 2700 km de diamètre, en raison de ses caractéristiques, assez différentes de celles des autres planètes. Sa taille est en effet inférieure à celle d'un satellite comme la Lune, et son orbite plus elliptique et plus inclinée par rapport au plan des autres planètes (cf. Encadré 2.3). À partir de 1991, l'astrophysicien Alan Stern, reprenant l'idée de Kuiper, prédisait que d'autres corps trans-neptuniens de dimensions comprises entre celle de Pluton et celles de petites comètes (10 à 200 km de diamètre) devraient être présents dans cette ceinture. Un an après la mort de Kuiper (1992), fut effectivement mis en évidence le corps céleste « 1992QB1 ». D'autres seront découverts dans cette zone à partir de 2003. Parmi ceux-ci, Eris, similaire en taille à Pluton qui aurait dû être considéré comme la 10^e planète, sera, tout comme Pluton, défini comme une planète naine. Les découvertes continuent, peuplant cette zone de corps de plus en plus nombreux. Citons Makémaké et Sedna (715 et 995 km de diamètre, respectivement). L'ensemble de ces corps apparaît très hétérogène.

Le **nuage d'Oort**, parfois dénommé d'Öpik-Oort, au-delà de la ceinture de Kuiper, s'étend d'environ 2 à 4×10^4 UA du Soleil. Il s'agit donc des confins du Système solaire, hors d'atteinte des plus puissants télescopes. Ce large espace hébergerait, selon l'hypothèse formulée en 1950 par le Néerlandais Jan Oort et actuellement admise par tous les astronomes, un résidu de formation du Système solaire. Avant Oort, dès 1932, l'Estonien Ernst J. Öpik avait postulé l'existence d'un

ENCADRÉ 2.3 LE SYSTÈME PLANÉTAIRE DOUBLE PLUTON – CHARON

Du fait de sa distance à la Terre et de la petite dimension de Pluton, ce n'est qu'en 1978 que fut découvert, par l'astronome James W. Christy (Observatoire naval des États-Unis), Charon, le premier des cinq satellites de cet astre, distant seulement de 19 600 km de ce dernier. Charon a un diamètre de 1 200 km, soit presque moitié de celui de Pluton, un cas unique dans le Système solaire. Caractéristique curieuse, sa période de révolution est identique à celle de sa rotation, et à la période de rotation de Pluton. Ces deux astres sont donc en rotation-révolution synchronisées, engendrées par des forces de marées mutuelles. Cette « marée », la force qui s'exerce au niveau des couches superficielles de deux corps, résulte d'un déséquilibre entre leur force d'attraction gravitationnelle et la force d'inertie due à leur mouvement de révolution. La rotation de ces deux corps se fait ainsi autour d'un centre de gravité commun, situé légèrement en dehors de Pluton, avec pour conséquence la synchronie de leur rotation, chaque astre montrant toujours la même face à l'autre.

gigantesque nuage de comètes, similaire à la ceinture de Kuiper, orbitant à la limite du Système solaire. D'après Oort, une comète, à chacun de ses passages à proximité du Soleil, se réchaufferait au point de perdre de la matière (sa queue de gaz et de poussières), et devrait finir par disparaître. La « réserve » de comètes devrait donc se situer loin du Soleil. Leur nombre devrait être élevé, de l'ordre de plusieurs millions. L'occurrence de 46 comètes observées depuis 1850 et l'examen de leurs orbites ont suggéré que ce nuage devrait effectivement se situer à au moins 40 000 UA du Soleil. Composé d'éléments de dimensions allant du mètre à plus de 2 000 kilomètres de diamètre, formés de poussières, roches, glaces, ammoniac et méthane, ces corps auraient une masse de plusieurs fois celle de la Terre, bien supérieure à celle des corps de la ceinture de Kuiper. Selon les chercheurs de l'Observatoire astronomique de Paris, alors que les éléments de la ceinture de Kuiper seraient nés au-delà de Neptune et auraient

suivi des trajectoires relativement stables, ceux du nuage d'Oort se seraient formés près du Soleil, puis auraient été éjectés sur des trajectoires instables, loin des effets gravitationnels des planètes géantes, au début de l'évolution du Système solaire. Ce système devrait aider à comprendre l'origine des éléments du Système solaire.

Orbites et mouvements planétaires

L'orbite en mécanique céleste est la trajectoire parcourue par un corps autour d'un autre sous l'effet de la gravitation. Ce fut Joannes Kepler qui définit la forme de l'orbite des planètes, en 1609, dans la première des trois lois qui portent son nom : « *Les planètes décrivent autour du Soleil des orbites en forme d'ellipse. Le Soleil n'est pas au centre de l'ellipse mais sur le côté, en un point nommé "foyer"* ». Cette configuration conduit à définir deux « distances » par rapport à deux points extrêmes de l'ellipse solaire, désignées aphélie (le point le plus éloigné du Soleil) et périhélie (le point le plus proche) (cf. Encadré 2.4). Ainsi la distance de la planète la plus proche du Soleil, Mercure, passe de 69,817 millions de km à 45,9 millions de km entre son aphélie et sa périhélie, et celle de la plus lointaine, Neptune, de 4,5 milliards de km à 4,46 milliards. Pour la Terre, les valeurs extrêmes sont de 147,1 millions de km à la périhélie (le 3 janvier) et de 152,1 millions à l'aphélie (le 6 juillet).

ENCADRÉ 2.4 DÉFINITION DES COORDONNÉES D'UNE ELLIPSE

Il existe plusieurs définitions d'une ellipse. Celle adoptée ici la définit en géométrie plane comme un lieu où la somme des distances d'un point quelconque de celle-ci à deux points fixes, appelés foyers, est constante. Toute ellipse pouvant être inscrite dans un rectangle, le grand axe de l'ellipse est le segment égal à la longueur du rectangle, et son petit axe le segment égal à la largeur du rectangle. Les deux foyers sont situés sur le grand axe. L'excentricité d'une ellipse caractérise son aplatissement par rapport à un cercle dont le diamètre serait de la même longueur que le grand axe de l'ellipse.

Les mouvements des planètes et leurs trajectoires dépendent de nombreux paramètres. Et de leur mouvement dépendent nombre de leurs caractéristiques, incluant l'alternance jour/nuit, les saisons et le climat. Ce dernier aspect sera examiné plus précisément en ce qui concerne la Terre (Chapitre 3). À titre d'exemple, l'orbite de la Terre, la plus étudiée, est sur un plan écliptique incliné par rapport à l'orbite du Soleil. Un axe virtuel qui joindrait son pôle Nord à son pôle Sud et se prolongerait vers un point du ciel dit « pôle céleste nord », situé près de l'étoile polaire, serait donc « incliné ». L'obliquité de cet axe varie d'environ 1° , suivant un cycle de 41 000 années. Quatre caractéristiques peuvent être définies : les périodes de rotation synodique (un jour) et de révolution sidérale autour du Soleil (l'année), et deux mouvements à longue échelle temporelle, la précession (associée à l'inclinaison de l'axe écliptique) et la nutation.

La période de rotation (ou **période diurne**) est la durée permettant un tour complet du corps considéré sur lui-même, autour de son axe. Ce mouvement explique la succession jour/nuit que nous connaissons. Cette période est indépendante de la distance du corps au Soleil, mais liée à plusieurs facteurs, dont son histoire depuis sa formation, ses interactions avec le Soleil, et dans le cas des planètes avec d'éventuels satellites naturels. Dans le passé tous ces facteurs ont contribué à allonger la période de rotation des planètes. La Terre accomplit actuellement ce tour sur elle-même (le jour terrestre) en 23 h 56 min, et Mars en 24 h 37 min ; les périodes diurnes des autres planètes vont de 9 h 56 min (Jupiter) à 58 jours 15 h 30 min (Mercure). Toutes les planètes exceptées Vénus et Uranus ont le même sens de rotation, dit prograde ou direct (inverse des aiguilles d'une montre lorsqu'on l'observe vu de leur pôle Nord, autrement dit au-dessus de leur plan de l'écliptique).

Sur la Terre une conséquence de la présence d'un satellite est l'existence de marées, dont les effets sont principalement visibles en surface des eaux liquides. Elles font très légèrement ralentir sa vitesse de rotation, de l'ordre de 2 ms par siècle.

La période de révolution est le temps employé par un astre pour accomplir sa trajectoire, autour du Soleil pour les planètes, autour de sa planète pour un satellite. La durée de révolution des planètes est liée à leur distance au Soleil, comme l'a établi Kepler dans sa troisième loi, dite « Loi des périodes » : le carré de la valeur de la période de révolution est proportionnelle au cube de la valeur du grand axe de l'orbite. Cette loi a permis d'établir la distance des planètes au Soleil, à partir des périodes de révolution, faciles à déterminer.

La période de précession des équinoxes et la nutation. Une conséquence des forces centrifuges agissant à la surface de la Terre est une déformation de sa forme sphérique, avec un aplatissement aux pôles et un renflement équatorial. La Terre donc n'est pas vraiment une sphère, mais un géoïde. Les forces d'attraction de la Lune et du Soleil sur ce corps ont pour effet de provoquer un changement cyclique graduel d'orientation de son axe de rotation, suivant un angle fixe. Cet axe décrit ainsi un cône au cours du temps, comme le ferait celui d'une toupie ou d'un gyroscope en rotation. On donne le nom de précession à ce mouvement. Sa périodicité pour la Terre est de 25 800 ans. Ce mouvement est complexifié sur Terre par un autre effet, la **nutation**, un mouvement périodique (18,6 ans) que subit l'axe de rotation de la Terre autour de sa position moyenne qui s'ajoute à la précession. Il résulte de la gravité lunaire, et provoque une modification cyclique de l'orientation du pôle Nord par rapport aux étoiles.

Brève planétologie comparée

Les planètes du Système solaire sont les corps les mieux connus de l'univers. Avec de nombreuses ressemblances liées à leur origine commune, elles montrent cependant une étonnante diversité : celle-ci concerne leur taille, leur masse, leur densité, leur composition chimique, leurs paramètres orbitaux, leur température de surface, leur atmosphère (composition et pression), leur champ magnétique (Tableau 2.3). Nous nous limiterons ici à une brève analyse

comparée destinée à montrer, plus que les différences entre les planètes, les caractères qui les distinguent ou les rapprochent de la Terre, dans l'optique de présumer l'absence ou la potentielle présence de « vie ».

Tableau 2.3 | Les planètes du Système solaire.

	Diamètre km	Densité g/cm ³	Temp. de surface °C	Caractéristiques principales			
				Groupe**	PO jours/ ans	Nombre de satel- lites	Masse en % ou multiples de celle de la Terre
Mercure	4 879,4	5,43	+430/ -+185 *	T	88 j	0	5 %
Vénus	38 025	5,24	+470	T	224,7 j	0	Rr ; 82 %
Terre	12 742	5,51	+15	T	365 j	1	Eau à l'état liquide, gazeux et solide ; vie
Mars	6 779	5,24	-63	T	687 j	2	10 %
Jupiter	139 822	1,33	-161/ -108*	G ga	11,8 a	92	317 fois 2,5 fois la masse de toutes les planètes
Saturne	116 460	0,69	-189/ -139*	G ga	29,5 a	145	95 fois
Uranus	50 724	1,27	-226/ -197*	G gl	84 a	27	Rr ; 3 anneaux ; 14,5 fois
Neptune	49 244	1,64	-220*	G gl	165 a	79	17 fois

** T : tellurique ; PO : période orbitale (durée de l'année) ; G ga : Géante gazeuse ;
G gl : Géante glacée ; Rr : Rotation rétrograde ; * diurne/nocturne.

Une **classification « physico-chimique »** conduit à établir deux groupes, les planètes telluriques et les planètes joviennes. L'origine latine du mot tellurique (*tellus*, terre ou sol) souligne que ces planètes

ressemblent à la Terre. Le terme « jovien » (du latin *jovis*) renvoie à la planète Jupiter, le modèle de ce groupe.

Les planètes telluriques, Mercure, Vénus, la Terre et Mars, les quatre plus proches du Soleil, ont une surface solide composée de roches et de métaux, avec des densités similaires (environ 5 g/cm³). Leur structure à enveloppes emboîtées, de type terrestre, comprend en général un noyau central métallique (le plus souvent du fer), un manteau silicaté et une croûte, ou écorce. Elles possèdent aucun ou peu de satellites : un seul pour la Terre et deux pour Mars (Phobos et Déimos), plus petits que la Lune et ressemblant plutôt à des astéroïdes.

Les planètes joviennes, ou géantes gazeuses, les plus éloignées du Soleil, sont caractérisées par leur grande taille et leur faible densité, de 0,69 (Saturne) à moins de 2 g/cm³. Elles sont composées surtout d'éléments gazeux légers, dont hydrogène et hélium, comme pour le Soleil, qui peuvent représenter jusqu'à 90 % de leur masse (Jupiter et Saturne) ; elles ont probablement un noyau central solide, rocheux ou métallique. Certains astronomes proposent de distinguer un sous-groupe, les planètes géantes glacées (ou planètes de glace) comprenant Uranus et Neptune. Celles-ci ont en effet une composition différente : l'hydrogène et l'hélium ne sont pas leurs constituants principaux, et elles comprennent des éléments volatils tels eau, méthane et ammoniac. Ces molécules sont appelées en astrophysique « glaces », indépendamment de leur état, solide, liquide ou gazeux.

L'**atmosphère planétaire** est la couche de gaz qui enveloppe la planète et voyage avec celle-ci durant ses mouvements de rotation et de révolution. Toutes les planètes du Système solaire ont une atmosphère à l'exception de Mercure, la plus proche du Soleil. Les analyses spectrales effectuées à partir de télescopes et de satellites artificiels ont révélé leur grande variété de composition.

L'atmosphère constitue une sorte de bouclier qui protège la planète contre l'impact de météorites. Mais surtout son interaction éventuelle avec la surface de la planète joue un rôle climatique important. En effet, suivant sa composition chimique, l'enveloppe peut introduire

un effet de serre, influant ainsi sur la température de surface en fonction du niveau de renvoi vers l'espace qu'elle provoque d'une partie de l'énergie arrivant (phénomène d'albédo ; voir Encadré 2.5). Ainsi, sans son atmosphère, la température moyenne à la surface de la Terre passerait des 15 °C actuels à -18 °C. L'absence quasi totale d'atmosphère de Mercure explique les écarts de 615 °C entre ses températures diurne et nocturne.

La stabilité d'une atmosphère résulte d'un équilibre entre la force gravitationnelle (attraction universelle) et la température locale. L'élévation de la température entraîne une augmentation de la vitesse de déplacement des particules gazeuses, qui peuvent fuir hors de leur atmosphère. La force gravitationnelle, d'autant plus importante que la masse de la planète est élevée, s'oppose à cette fuite. Ceci explique que les corps à faible masse, et donc à faible gravité, n'ont pas conservé une atmosphère appréciable, à l'exception du planétoïde Pluton. Ce dernier a une atmosphère ténue ; sa pression de surface aurait augmenté entre 1988 et 2015. Les planètes ou satellites à masse intermédiaire ou ayant une très basse température, Vénus, la Terre, Mars et Titan (un satellite de Saturne), ont conservé des gaz plus lourds comme le CO₂, l'azote moléculaire N₂ ou la vapeur d'eau, et ont perdu leur hydrogène et hélium primordiaux. Jupiter, Saturne, Uranus et Neptune, très massifs, ont pu retenir tous les types de gaz, en particulier l'hydrogène et l'hélium. Les atmosphères des géantes gazeuses sont majoritairement constituées de ces deux gaz, reflétant leur composition globale. Leurs températures, d'autant plus froides qu'elles sont plus loin du Soleil, transforment les gaz en nuages : ainsi des nuages d'ammoniac, formés à environ -123 °C, présents à 25 km de la surface de Jupiter et à 100 km de celle de Saturne. L'absence de surface solide de ces planètes empêche une interaction avec leur atmosphère.

Des **nuages** sont aussi présents sur d'autres planètes. Sur Vénus, les images montrent une surface entièrement recouverte d'une enveloppe fluide épaisse qui se déforme rapidement et empêche de

distinguer le sol. Des vents latitudinaux puissants circulant d'est en ouest déplacent des nuages constitués de gouttelettes d'acide sulfurique. Sur Mars, des brumes matinales et des tempêtes de sable ont été observées en surface, suggérant l'existence d'une atmosphère qui ici laisse percevoir le sol. Ces brumes matinales, observées au début des années 1970, forment un curieux nuage, long de 1 800 km, qui s'élève jusqu'à une quarantaine de kilomètres d'altitude. Il apparaît quotidiennement pendant plusieurs mois de l'année, et reste stable pendant environ deux heures au-dessus de l'un des plus grands volcans de la planète, avant d'être entraîné vers l'ouest par les vents et de disparaître sous les rayons du Soleil. Il est composé de vapeur d'eau et de glace, dont l'origine est pour l'instant inconnue. L'atmosphère de la Terre, notre « air », est composée en majorité de diazote, N_2 , dioxygène, O_2 , gaz carbonique, CO_2 et vapeur d'eau, celle-ci en quantités variables suivant les régions. Cette composition particulière, associée à une température « moyenne », favorisant la présence de vapeur d'eau et d'eau liquide en surface, est à l'origine de l'apparition et de la conservation de la vie (cf. Encadré 2.5 et Chapitre 3).

ENCADRÉ 2.5 ÉNERGIE DISPONIBLE EN SURFACE ET TEMPÉRATURES DES PLANÈTES – ALBÉDO

La température de l'espace sidéral dans lequel « baignent » les corps du Système solaire est de l'ordre de -270 °C , un peu au-dessus du zéro absolu (-273 °C), alors que les températures moyennes des surfaces planétaires sont supérieures, souvent de beaucoup. L'énergie qui « réchauffe » ainsi les planètes provient du Soleil. Sans celle-ci, toutes les planètes auraient une température proche de celle de l'environnement sidéral ; la chaleur propre provenant de leur centre est négligeable. Ainsi, le noyau de la Terre, à $5\,400\text{ °C}$, émet vers la surface un flux de chaleur de $0,06$ à $0,08\text{ W/m}^2$, soit $0,02\%$ de la puissance reçue du Soleil : sans l'énergie solaire, sa température serait de -240 °C ; il en serait plus ou moins de même pour Saturne, malgré ses $15\,000\text{ °C}$ de température interne !

...

...
 La température de surface des planètes résulte d'un équilibre entre l'énergie du rayonnement solaire absorbée et l'énergie réfléchiée par la planète. L'une et l'autre dépendent d'un autre paramètre, l'albédo. Celui-ci est une grandeur sans dimension, exprimée suivant des valeurs de 0, celui d'une surface qui absorbe toute l'énergie qu'elle reçoit, à 1, celui d'une surface qui réfléchit toute cette énergie (c'est le cas d'un miroir). Plus l'albédo tend vers 1, plus la température est basse. Les caractéristiques de surface d'une planète (composition chimique, relief, présence de calottes de glace) et son atmosphère (nature, couverture de nuages, présence d'aérosols) déterminent son albédo global. Les albédos de quelques matériaux présents à la surface de la Terre, glace, nuages, eau de mer, sont respectivement de 0,60, entre 0,5 et 0,8, et entre 0,05 et 0,15, résultant en un albédo moyen de 0,3 : 30% de l'énergie solaire qu'elle reçoit est réfléchiée, et 70% en est absorbée.

La détermination des énergies absorbées et réfléchies répond à deux formules connues sous le nom de lois de Stefan-Boltzmann, dans lesquelles interviennent le rayon, la distance au Soleil et l'albédo de la planète. Une détermination approximative de la température, T (en degré kelvin), de surface d'une planète peut être obtenue suivant la formule :

$$T = 280 \times [(1 - a) / D^2]^{1/4}$$

a étant l'albédo et D la distance (en UA) Soleil-planète.

Cette formule n'est pas rigoureuse car elle ne tient pas compte d'autres paramètres, en particulier l'effet de la présence d'atmosphère et les caractéristiques orbitales des planètes. Ces derniers interviennent aussi sur les écarts de température associés au cycle jour/nuit, sur l'alternance et la durée des saisons et leurs caractéristiques climatiques. Mars a une température de surface très proche de celle obtenue par cette formule, et la Terre apparaît un peu plus chaude, alors que les écarts sont beaucoup plus significatifs pour Mercure (température diurne de 430 °C, trop élevée), ou Vénus (température diurne trop faible, température nocturne, -185 °C, beaucoup trop basse).

Les lunes du Système solaire

La Lune, avec un L majuscule, est le satellite naturel de notre Terre ; par extension, on désigne par le même nom, sans majuscule, les satellites naturels de tout corps céleste. Les premières lunes, découvertes par Galilée en 1610, Io, Europe, Ganymède et Callisto, gravitant autour de Jupiter, ont modifié la perception de l'Univers de son époque, suivant laquelle tous les corps célestes tournaient autour de la Terre. Depuis cette découverte se sont ajoutées plus de 200 autres lunes, orbitant autour de Mars, Saturne, Uranus, Neptune et Pluton. Seules Mercure et Vénus n'en ont pas. Le nombre de lunes orbitant autour d'Uranus et de Neptune, déjà élevé, augmente au fur à mesure des observations de ces planètes. Le corps trans-neptunien Eris, comme nous l'avons vu, n'est maintenant plus considéré comme une lune de Pluton. Deux lunes ont été découvertes autour d'une planète naine, Hauméa (cf. Encadré 2.6). On estime qu'il doit en exister beaucoup (dites exolunes), autour des exoplanètes.

ENCADRÉ 2.6 LA PLANÈTE NAINÉ HAUMÉA ET SES DEUX LUNES

Hauméa (du nom d'une déesse hawaïenne) est une planète naine située dans la ceinture de Kuiper, de 816 km de rayon et de forme ellipsoïdale. Découverte en 2005 par l'équipe de José Luis Ortiz Moreno (Observatoire de la Sierra Nevada, Espagne), c'est la seule planète naine connue entourée de satellites naturels, Hí'iaka et Namaka. Hauméa possède en outre un anneau dense et compact, de 70 km de large, situé à 1000 km de sa surface, fait plutôt nouveau pour une planète naine. Les surfaces d'Hauméa et de sa lune Hí'iaka sont couvertes de glace d'eau en phase dite cristalline (solide, avec un arrangement tridimensionnel régulier des atomes à symétrie hexagonale). Ce type de glace, dans les conditions présentes sur Hauméa, suppose un apport de chaleur que l'on attribue à la désintégration radioactive d'isotopes de potassium (^{40}K), de thorium (^{232}Th) et d'uranium (^{238}U), ainsi que des forces de marée mutuelle entre la planète et ses satellites.

Les hypothèses cherchant à expliquer l'origine des satellites sont de trois types. Notre Lune ainsi que les plus grosses autres lunes seraient nées d'impacts entre corps célestes, produisant des débris qui se seraient agglomérés dans la zone du champ gravitationnel des planètes correspondantes. Une autre hypothèse propose une formation simultanée à celle de leur planète, par accréation de gaz, de poussières et de roches autour d'un noyau rocheux : ces corps, sous l'effet de l'attraction de la planète proche, plus massive, se seraient stabilisés en se satellisant. Un troisième scénario envisage la présence de petites lunes dérivant d'astéroïdes qui en s'approchant d'une planète, auraient été captés dans le champ gravitationnel de celle-ci (cf. Encadré 2.7).

ENCADRÉ 2.7 LA LUNE, UNIQUE SATELLITE NATUREL DE LA TERRE

La Lune est le seul satellite naturel sur lequel 12 hommes ont posé le pied et dont une centaine de robots ont analysé la surface. Elle parcourt son orbite en 27 jours 7 heures 43 minutes. Sa distance à la Terre est d'environ de 405 500 kilomètres à l'apogée et 363 300 au périégée. Son diamètre est d'environ 3 480 km et sa masse 1% de celle de la Terre. Sa surface est riche de cratères, de poussières et de débris de comètes, astéroïdes et météorites. La température y est de 150 °C de jour en plein soleil et d'environ -150 °C la nuit ; des températures de -240 °C, parmi les plus froides du Système solaire, ont été enregistrées au niveau de ses pôles et dans certains cratères toujours dans l'ombre. Sa gravité est de l'ordre d'un sixième de celle de la Terre. L'atmosphère lunaire, très ténue, est composée d'He (25%), néon (25%), H₂ (23%) et argon (2%), et de traces d'ammoniac et de CO₂. La présence de ce satellite a de nombreuses conséquences pour notre planète, dont le phénomène bien connu des marées. En maintenant la Terre sur un axe légèrement incliné sur le plan de l'écliptique, elle joue un rôle stabilisateur sans lequel la rotation terrestre sur elle-même serait chaotique, comme l'est celle de Mars, et les saisons terrestres seraient perturbées : la vitesse de rotation de la Terre serait plus élevée et la durée du jour plus courte.

L'espace interplanétaire

L'espace interplanétaire, dans lequel tournent les planètes, et où sont positionnées les sondes spatiales, est constitué d'éléments « solides » comprenant des poussières de la nébuleuse qui a donné naissance à l'ensemble des corps du Système solaire, et de gaz ionisés, formant un plasma de particules appelé Vent solaire. À ces produits, il faut ajouter deux composantes provenant du Soleil : les rayonnements électromagnétiques et de photons et un champ magnétique. Des particules fortement énergétiques, sous forme de rayons cosmiques, provenant du Soleil et de l'espace hors Système solaire, sont aussi présentes. Cet espace a une forme de bulle allongée, façonnée en raison de sa rotation, de son déplacement et du champ magnétique. Sa limite, l'héliopause, correspond à la limite du Système solaire, là où le Vent solaire est arrêté par le milieu interstellaire.

STRUCTURE DE LA TERRE : ENCORE BEAUCOUP À DÉCOUVRIR

Le modèle actuel de structure de la Terre est celui d'un système de couches concentriques de propriétés physiques (densité, température, pression, état de la matière, propriétés mécaniques) et de compositions chimiques différentes (Figure 2.2). La Terre est subdivisée en un noyau interne, entouré d'un manteau, lequel supporte la croûte, ou écorce. Cette couche, la plus externe, comprend à sa surface le sol, la partie « vivante » de la Terre. Celle-ci, sur laquelle nous marchons et qui tapisse les fonds marins, a une épaisseur de quelques dizaines de centimètres à une dizaine de mètres, et sa composition dépend de la nature de la roche mère sous-jacente. La surface de la Terre a été explorée dans la majorité de ses recoins. Ceci est vrai aussi pour la partie souterraine la plus superficielle. L'étude des couches plus profondes ne peut être qu'indirecte, ce qu'on désigne sous le terme de « problème inverse » : déterminer la structure interne d'un corps uniquement à partir de données disponibles à sa surface. Ceci est maintenant possible grâce à des approches pluridisciplinaires nouvellement disponibles, dont des expériences

en laboratoire sur le comportement des matériaux de ces couches dans des conditions mimant celles des profondeurs terrestres, et des modélisations mathématiques permettant de déduire le nombre des couches, leur épaisseur, composition, température, pression (cf. Encadré 2.8).

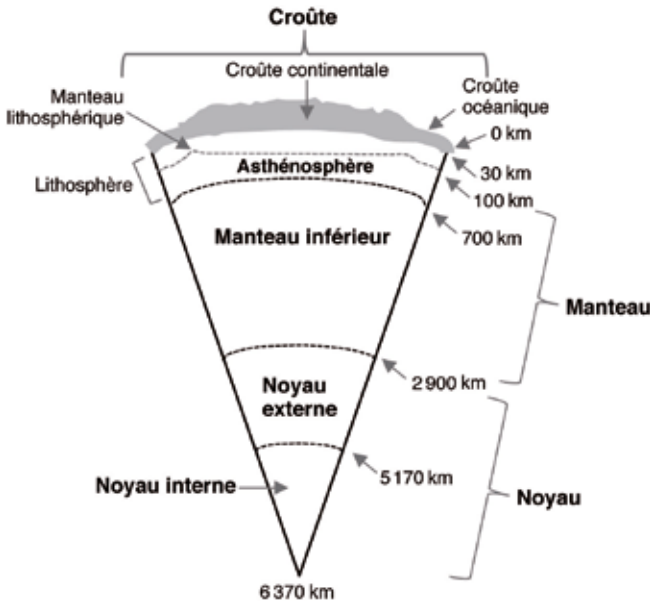


Figure 2.2 | Structure en couches du globe terrestre. L'échelle des profondeurs n'est pas régulière. (Modifiée d'après www2.ggl.ulaval.ca).

Noyau et manteau

Les connaissances disponibles concernant ces deux couches les plus internes de la Terre sont déduites principalement de deux techniques, actuellement les plus performantes, l'imagerie sismique et la tomographie 3D. La première exploite deux approches complémentaires, dites sismique-réflexion et sismique-réfraction, qui s'appuient sur les propriétés de propagation d'une onde acoustique à travers des matériaux (eau, roches). Des ondes produites artificiellement rencontrent différentes interfaces en se propageant.

ENCADRÉ 2.8 L'EXPLORATION DES PROFONDEURS TERRESTRES

Difficile de savoir jusqu'où il est possible de creuser pour explorer la croûte terrestre. Deux sites sont actuellement considérés comme les plus profonds connus. Le gouffre de Krubera, ou Voronya Cave (la « grotte des corbeaux » en russe), est situé dans le massif de l'Arabika (Géorgie), l'un des plus grands massifs karstiques du Caucase occidental. Ces montagnes comptent des centaines de grottes, datées de plus de 5 millions d'années, dont cinq sont profondes de plus de 1 000 mètres. Celle de Krubera atteint 2 197 m. La mine d'or Tautona, en Afrique du Sud, représente la limite de profondeur que l'homme est arrivé à atteindre pour l'extraction de l'or : 3,9 km de profondeur ; la température des roches y est de 60 °C.

Hors l'exploration de tels sites, les records de profondeur atteints à ce jour sont associés à l'observation de matériaux issus de galeries, puits et perforations creusés dans le sol. Les couches explorées au cours de travaux publics, de quelques dizaines à 3 000 m, concernent des puits d'eau (jusqu'à 400 m pour le plus profond, creusé à la main en Angleterre), des mines de charbon (à en moyenne un peu plus de 1 000 m) et des puits de pétrole (à environ 3 000 m).

Au-delà de cette profondeur, l'observation directe est faite par forages. Le forage sous-marin le plus profond, effectué dans la fosse du Japon, était destiné à comprendre les conditions du séisme dévastateur du 11 mars 2011. Initié à -6 883 m (le sol de la fosse), il atteint 857 m sous le plancher marin. Le forage terrestre le plus profond, à -12 262 m, est situé dans la péninsule de Kola, au nord-ouest de la Russie (par comparaison la fosse des Mariannes atteint 10 994 m). Ce puits, réalisé en 9 ans à partir de 1970, avait comme objectif principal d'enrichir les connaissances sur la croûte terrestre. Trois observations importantes et surprenantes ont en effet été obtenues : (i) la présence d'une faune microscopique abondante et variée ; (ii) la présence d'« eau souterraine », sous forme d'atomes d'hydrogène et d'oxygène emprisonnés dans des roches, et qui pourraient être libérés sous forme de gaz et transformés en eau ; (iii) le fait que le gradient de température augmente à un rythme

...
 plus élevé qu'attendu, pour atteindre 180 °C au fond du trou, contre 100 °C prévu. (Le gradient géothermique décrit l'augmentation de la température en profondeur dans le sous-sol : il est généralement de 10 à 30 °C/km dans les régions non volcaniques et supérieur au voisinage de volcans. Ce gradient est dû au fait que les roches, chauffées par les couches plus profondes de la Terre, cèdent cette chaleur vers les zones superficielles, plus froides.)

La profondeur atteinte dans ce puits, la limite actuelle de l'observation directe de la croûte terrestre, correspond à 1/3 de l'épaisseur de celle-ci, à peine deux millièmes du rayon terrestre. La réalisation de forages plus profonds présente des difficultés majeures : il faudrait en effet disposer de matériaux résistant à des températures supérieures à 1 000 °C. D'autres approches sont donc nécessaires.

Elles peuvent alors être réfléchies vers la surface, où elles sont analysées par des capteurs et transmises sous forme de « traces sismiques » (sismique-réflexion). Le traitement informatique de ces traces fournit une image à haute résolution du sous-sol, sous forme d'une coupe verticale 2D. Les ondes peuvent être réfractées, suivant une vitesse de propagation qui dépend de la nature du milieu traversé (sismique-réfraction). Le couplage des deux méthodes permet d'obtenir une image 3D du sous-sol. La tomographie sismique permet de cartographier en images 3D la structure interne de la Terre grâce aux enregistrements des grands tremblements de terre par de nombreuses stations disséminées autour du globe. L'ensemble de ces données a conduit à considérer la structure interne de la Terre comme constituée de deux couches principales, le noyau et le manteau (Tableau 2.4).

Le noyau, le centre de la Terre, représente 17% de son volume. Les données de sismologie classique ont indiqué qu'il est constitué de deux couches : le noyau interne (ou graine), constitué d'une masse solide formée de 80% de fer et 20% de nickel (d'où parfois le nom de NiFe de cette partie de la Terre), et le noyau externe, une couche liquide constituée de 80-85% de fer, 5% de nickel et de traces d'autres éléments (soufre, S, O et silicium, Si). La pression y varie de

3,5 millions de fois (noyau interne) à 2,7 millions (à l'interface entre les deux couches) celle de l'atmosphère. Ces calculs ont été corroborés par des travaux utilisant d'autres approches (cf. Encadré 2.9).

Tableau 2.4 | Caractéristiques des couches constituant le Terre.

Couche	Noyau		Manteau			Croûte	
	interne	continental	inférieur	supérieur		océanique	terrestre
				asthénosphère	lithosphère		
Rayon (km)	2 300	1 220	2 815	550	30**	~10	~30
Densité	112	11,5/9,5	5,5	3,3	2,7-3	2,7	3,2
Température (°C)	5500	3800	3700	1300*	gp	s 15-20 ; p 1000	

* à la limite avec la lithosphère ; ** valeur moyenne ; gp, gradient en fonction de la profondeur ; s, surface ; p, profondeur.

ENCADRÉ 2.9 LA TEMPÉRATURE DU NOYAU DE LA TERRE

L'équipe de Simone Anzellini (Commissariat à l'énergie atomique, CEA), en collaboration avec l'European Synchrotron Radiation Facility (ESRF) de Grenoble, le CNRS et l'Université Pierre et Marie-Curie de Paris, a déterminé (publication dans *Science*, 2013) la température du centre de la Terre en se basant sur l'idée que, au niveau de la frontière entre le noyau externe et la graine, à 5 155 km de profondeur et sous une pression de 273,57 GPa, la température devait être proche de celle qui permet la fusion du fer dans les mêmes conditions. Cette approche a consisté à soumettre des grains de fer de quelques microns à une pression atteignant 202,65 GPa entre deux « enclumes » de diamant, puis à chauffer l'échantillon par un faisceau laser. L'état de l'échantillon, solide ou liquide, est déterminé par diffraction d'un faisceau de rayons X émis par le synchrotron ESRF. Les résultats, confrontés aux données théoriques fournies par la sismologie, ont mené à une température du noyau comprise entre 3800 et 5500 °C, suivant la profondeur.

Le manteau représente 81 % du volume terrestre. Il est différencié en deux sous-couches. Le manteau inférieur, quoique solide, est animé de courants de convection qui évacuent la chaleur et sont responsables des déplacements des plaques tectoniques. Le manteau supérieur, plus ductile, constitué de l'asthénosphère surmontée par la lithosphère, est composé de roches appartenant au groupe des péridotites (olivine, grenat).

La croûte, ou écorce

Paradoxalement, on connaît mieux l'univers que cette couche, pourtant presque directement sous nos pieds. Son exploration a été initiée dès l'Antiquité, en vue d'accéder aux ressources qu'elle renferme (minéraux, métaux précieux, combustibles fossiles), et seulement beaucoup plus tard comme objet d'études de géologie.

La croûte, la partie rocheuse la plus superficielle, est une structure rigide répartie en deux ensembles, une croûte continentale (les continents), ou terrestre, et une couche océanique (sous les océans) d'un volume correspondant à environ 2 % de celui de la partie terrestre. La couche continentale, de plus faible densité, est formée principalement de roches granitiques composées de silicium-aluminium, d'où son autre nom de SIAL. La couche océanique est formée de roches basaltiques composées de silicium-magnésium, d'où son autre nom de SIMA.

Une couche superficielle, le sol, recouvre la croûte terrestre, ce que nous appelons familièrement « terre », la partie « vivante » de la Terre. Son épaisseur varie de quelques centimètres à quelques mètres, et sa densité de 0,5 à 2,2. Elle est formée de matériaux de transformation de la roche mère résultant de son interaction avec l'atmosphère et l'hydrosphère, et de l'activité des organismes vivants (Chapitre 3). La partie océanique de la croûte est aussi recouverte d'une couche de sédiments pouvant atteindre jusqu'à une centaine de mètres d'épaisseur.

L'hydrosphère

Vue de l'espace, la Terre apparaît comme la « Planète bleue », une sphère dont la surface bleue est interrompue par des zones sombres, les continents. Cette couleur bleue est due principalement à la réfraction et la réflexion de la lumière solaire par ses océans, qui couvrent 75 % de sa surface, ainsi qu'à la diffusion de la lumière blanche par l'atmosphère. Les longueurs d'onde correspondant au rouge, orange et jaune du rayonnement solaire sont absorbées par les molécules d'eau, tandis que le bleu est réfléchi et dispersé jusqu'à nos yeux.

Malgré la grande surface des océans et des mers, et leur profondeur (en moyenne de 3 800 m), la masse d'eau qui couvre la Terre est seulement de 0,1 % en poids (soit 10^{21} kg) de la masse terrestre, mais 300 fois celle de l'atmosphère. Cette eau, principalement concentrée en surface, est pour l'essentiel à l'état liquide (Tableau 2.5 ; Encadré 2.10). Les océans et les principales mers sont en communication : ils constituent une seule masse d'eau, l'« océan mondial » (1 365 millions de milliards de m^3).

Tableau 2.5 | Répartition de l'eau sur la Terre.

Eaux salées*		Eaux douces*				
97,5		2,5				
Océans	Autres	Surface	Sols	Glaciers et banquises	Atmosphère	
97,5	2,5	1,2	30,1	68,7	~ 0,0001	
Répartition des eaux douces*						
Atmosphère	Lacs	Glaciers – permafrosts	Marais – étangs	Eaux courantes	Sol	Organismes vivants
3	20,9	69	2,6	0,49	3,8	0,21

* en % du total.

ENCADRÉ 2.10 LA TERRE, UNE PLANÈTE BLEUE, MAIS SI PAUVRE EN EAU

Paradoxalement, la Terre est moins riche en eau que d'autres corps du Système solaire. Les noyaux des quatre planètes géantes, où l'eau est sous forme de glace et de vapeur, et les satellites Ganymède de Jupiter et Encelade de Saturne en contiennent davantage. D'après les données obtenues avec le télescope Hubble, Ganymède est formé en quantités plus ou moins semblables de roches silicatées et d'eau, celle-ci sous forme d'un océan salé sous une croûte glacée épaisse de 100 km, dont le volume total pourrait être supérieur à celui des océans terrestres. La sonde *Voyager* (1980) indiquait pour Encelade une probable épaisse couche de glace d'eau autour d'un noyau rocheux ; des observations récentes obtenues avec le télescope spatial James-Webb ont montré un gigantesque panache d'eau jaillissant à 500 km de hauteur. Mais ce n'est pas tout : les surfaces de Pluton, Charon, des comètes et d'autres petits corps du Système solaire sont partiellement constituées de glace d'eau qui représenterait entre 30 et 90% de leur masse.

Les états physiques et chimiques de l'environnement aquatique

La **température moyenne de l'eau** dans environ 90% des milieux marins superficiels est inférieure à 5 °C, celle des régions tropicales pouvant atteindre 30-40 °C. À ces écarts de température liés à la géographie s'ajoutent les variations saisonnières, surtout pour l'eau des lacs et des rivières. Des températures extrêmes de l'ordre de 350 °C peuvent être observées dans certains abysses marins, où l'eau reste cependant liquide en raison de la forte pression à ces sites. Ailleurs, dans l'intervalle de températures de 0 °C (eaux superficielles des régions polaires) à 75 °C (sources thermales), l'eau est à l'état liquide.

La **pression hydrostatique**, de 1 013 hPa (hectopascal) à la surface, augmente approximativement de 1 000 hPa tous les 10 mètres.

La **composition chimique** de l'eau dépend de la nature des matériaux environnants. La température et la pression influent sur la

solubilité des substances dissoutes, donc sur l'équilibre chimique de l'eau, contribuant à des variations du pH.

L'eau peut être riche en constituants minéraux dissous provenant du sol, en substances organiques d'origine animale ou végétale, et/ou en micro-organismes en suspension. Sont aussi présents actuellement, en particulier à proximité des côtes, beaucoup de déchets artificiels issus des activités terrestres, dont humaines (agricoles, industrielles, ménagères). Ceux-ci sont une source intermittente de substances nutritives, mais aussi de produits toxiques (mercure, antimicrobiens, etc.) dont la présence va, bien sûr, favoriser ou inhiber le développement de la vie, en particulier des micro-organismes.

La teneur de l'eau en gaz dissous dépend de son contact avec l'atmosphère, de l'activité biologique locale (par exemple du plancton). Ainsi la teneur en oxygène diminue avec la profondeur, d'abord lentement dans la zone du thermocline (la zone de transition entre les eaux de surface, plus chaudes et celles de profondeur, plus froides), pour atteindre des pressions partielles très basses dès 1 000 mètres de profondeur. De 21,2 kPa (kiloPascal) au niveau de la mer, elle est estimée à 0,8 kPa à 700 mètres de profondeur. Les mouvements globaux des masses d'eau sembleraient jouer un rôle important dans l'oxygénation. L'eau proche des côtes, où arrivent les fleuves, est plus aérée et souvent plus riche en oxygène.

La **salinité** (définie à partir de la teneur en chlorure de sodium, NaCl) de l'eau varie d'environ zéro pour les eaux douces à la saturation (360 g/L) dans le cas de certains lacs salés ; celle de la mer, relativement constante au-delà des 1 000 premiers mètres littoraux, se tient autour de 33-37 g/L. Les principaux sels dissous sont des chlorures, sulfates et carbonates de Na, K, Ca et Mg.

Le **pH** est relativement constant en mer, entre 7,5 et 8,5, donc proche de la neutralité (la mesure de l'acidité/basicité d'un liquide en général est exprimée sur une échelle logarithmique allant de 1 à 14) en raison du brassage continu de l'eau. Des niveaux plus élevés, et surtout plus variables, peuvent être observés dans les lacs et les fleuves.

La **lumière** qui pénètre dans l'eau dépend en premier lieu des propriétés physiques de ce rayonnement, puis de multiples facteurs géographiques (mers ouvertes, estuaires, lacs, fleuves), de la latitude, des saisons, mais surtout de la présence éventuelle de matériaux en suspension, causes de turbidité. Lorsque des rayons lumineux rencontrent un plan d'eau, ils subissent deux types de modifications : une diffusion par les éléments en suspension, qui dispersent le rayonnement dans toutes les directions, et une absorption par l'eau et les substances dissoutes ou en suspension, l'énergie radiative devenant thermique. Les longueurs d'onde absorbées par l'eau se situent aux alentours de 720 nm, d'autres sont absorbées par les substances en suspension. La quantité de lumière absorbée est fonction de l'épaisseur d'eau traversée. En milieu marin, on distingue généralement trois zones. Dans la zone photique, la plus proche de la surface (de 0 à 250 m de profondeur), le rouge du spectre visible disparaît dès 25 m, le jaune est visible jusqu'à 100 m et le vert jusqu'à 250 m. Dans la zone de 250 à 1000 m, dite disphotique, la lumière (surtout les longueurs d'onde courtes, le bleu) ne pénètre que de façon très restreinte. Au-delà de 1000 m de profondeur règne l'obscurité. Cette disparition progressive de la lumière a d'importants effets sur la distribution des organismes photosynthétiques d'abord, puis de ceux qui en dépendent pour leur nourriture.

Le cycle de l'eau – Son rôle régulateur

De par sa diversité, l'hydrosphère n'est pas une simple masse d'eau, mais un système complexe, mettant en jeu, à travers un cycle global, les différents compartiments de la biosphère (atmosphère, eaux douces et océaniques, eau contenue dans les organismes vivants), chacun ayant sa dynamique propre, liée aussi au climat local. Ainsi, une molécule d'eau présente dans l'atmosphère y passe en moyenne une dizaine de jours ; l'eau qui ruisselle vers les rivières atteint la mer après environ 18 jours ; la neige arrivant sur les glaciers polaires peut y séjourner des dizaines voire des centaines de milliers d'années ; une

goutte d'eau océanique de surface peut y rester très peu de temps avant de s'évaporer dans l'atmosphère, tandis qu'une goutte en profondeur peut n'en pas bouger pendant des siècles ou des milliers d'années. Au niveau des sols, l'eau disponible pour les organismes vivants terrestres est véhiculée, *via* le réseau hydrographique, vers les océans et mers. En surface de ceux-ci, l'eau chauffée par l'action du Soleil passe à l'état gazeux, et se déplace vers l'atmosphère. Là, elle se refroidit, forme les nuages, et retombe sur la surface de la Terre sous forme de précipitations (pluie, neige, grêle). La « régulation » de l'ensemble de l'hydrosphère dépend de celle de chacun de ses compartiments, et des mouvements de l'eau entre ceux-ci. Ainsi, l'eau contenue dans l'atmosphère, bien que très minoritaire quantitativement (si elle précipitait sur Terre en une seule fois, cela représenterait une couche de 2,5 cm d'épaisseur), si elle ne retombait pas sur terre, provoquerait une augmentation de salinité des océans, qui à terme deviendraient non habitables.

L'hydrosphère joue aussi un rôle primordial dans la régulation thermique de surface de la Terre, rendant ainsi possible son habitabilité. Ce rôle est la conséquence des différences de capacités thermiques entre atmosphère et hydrosphère. L'atmosphère, malgré son important volume, a une capacité de stockage d'énergie (de chaleur) dans un rapport de 1 à plus de 1 200 par rapport à celle de l'océan. L'atmosphère réajuste sa température dans un intervalle de temps d'environ un mois. Ainsi les différences de température entre l'eau évaporée, plus chaude, et les nuages provoquent, à une échelle de temps brève, des phénomènes météorologiques (vents, tornades, ouragans, etc.) qui ont pour conséquence une redistribution vers les régions tempérées et polaires de la chaleur reçue en « excès » dans les zones tropicales.

Des modèles ont cherché à simuler l'état climatique d'une Terre sans ses océans, ou encore avec des océans ne communiquant pas, donc conservant chacun la chaleur accumulée et l'échangeant uniquement avec l'atmosphère. Les résultats montrent que les contrastes de

températures seraient de plusieurs centaines de degrés, rendant la Terre invivable, tout comme sa planète sœur Mars.

L'origine de l'eau terrestre, interne ou extraterrestre ?

L'origine de l'eau terrestre est inconnue. Deux principales théories s'opposent, celle d'une origine interne des couches de la Terre, et celle d'un apport externe. Selon la première, l'eau proviendrait du dégazage du manteau pendant la période dite de l'Hadéen, il y a plus de 4 milliards d'années. Des éruptions volcaniques riches en vapeur d'eau auraient alors été à l'origine des premiers nuages et des premières pluies résultant de leur refroidissement ; ce processus, au fil du temps, aurait créé des océans. La seconde théorie fait appel à un apport externe à partir d'intenses bombardements par des comètes de glace et des astéroïdes riches en eau. Elle s'appuie sur la comparaison des abondances relatives en deutérium (D, ou hydrogène lourd, ^2H) et hydrogène des météorites et comètes et des roches du manteau terrestre. Rappelons que le deutérium, comme l'hélium, est un isotope stable de l'hydrogène : le noyau de D contient un proton et un neutron, contre seulement un proton pour H. La présence de D forme de l'eau « lourde » (notée $^2\text{H}_2\text{O}$, ou D_2O). Sur Terre, la proportion D/H dans des échantillons d'air ou de molécules organiques est assez homogène, autour de 120-170 parties pour 1 million (ppm), et au contraire très faible dans l'eau (environ 1 partie pour vingt millions). Or le rapport D/H est de l'ordre de 140 ppm dans les météorites qui parviennent de la Ceinture d'astéroïdes, et de 150-300 ppm pour certaines comètes. Une origine extraterrestre de l'eau terrestre semble donc exclue, au moins comme source principale.

L'« écosphère terrestre », une « couche » de structure complexe

Il est utile de définir une « couche » particulière de la partie la plus externe de la Terre, correspondant non à une structure géologique proprement dite, mais à l'ensemble de l'environnement associé à la présence de la vie telle que nous la connaissons. Il s'agit d'une zone

qui inclut la partie la plus externe du manteau supérieur et la croûte, dont sa couche directement extérieure, le sol. Définie en géologie par le terme d'« écosphère terrestre », un système clos comprenant des éléments fonctionnellement indissociables, elle inclut plusieurs niveaux présentant d'éventuelles interactions. Elle résulte de la longue histoire géologique de la planète, initiée 500 millions d'années après la naissance de celle-ci, au moment de la création des plaques continentales. Les mouvements ultérieurs de ces dernières (la tectonique des plaques) ont provoqué de grands bouleversements de l'écorce, ayant conduit à la formation des terres émergées et du relief de surface actuel, et se traduisant par une activité volcanique et hydrothermale responsable de l'éruption de matériaux issus du manteau vers la surface (Chapitre 12).

L'écosphère terrestre a une épaisseur très variable et une structure complexe. S'y chevauchent quatre types de formations : lithosphère (la partie supérieure du manteau supérieur), croûte, hydrosphère (l'ensemble des eaux à l'état liquide et solide, présentes sur la surface de la planète et de l'eau sous forme de gaz de l'atmosphère) et biosphère (l'ensemble des lieux où résident des organismes vivants (Chapitre 3). De façon restreinte, le terme « écosphère » peut devenir synonyme de biosphère. Les deux notions ont en commun la présence d'eau.

L'atmosphère terrestre – Composition, propriétés physiques et structure

L'atmosphère terrestre a une profondeur d'environ 80 km. Les conditions gravitationnelles et de températures en font une structure stable. En raison de sa composition, sa structure, son fonctionnement et sa résilience, elle conditionne d'importantes propriétés physiques et climatiques de la surface de l'écorce, et contribue à y rendre la vie possible. Elle comprend des gaz, principalement du diazote (N_2 , 78 %) et du dioxygène (O_2 , 21 %), le 1 % restant incluant dioxyde de carbone (0,035 %), hydrogène, ozone (O_3), hélium, et gaz rares

(argon, néon, krypton, xénon et radon). Les concentrations en ozone et en gaz plus légers (H_2 et hélium) augmentent avec l'altitude. Jusqu'à 3 km au-dessus du sol, on trouve en outre des poussières. Il faut ajouter de l'eau, dont les formes (gouttelettes de bruine ou de pluie, cristaux de glace, embruns) changent constamment, et dont la quantité, elle aussi variable, décroît avec l'altitude et la latitude (de 3-4 % à $< 0,5$ % de l'équateur aux pôles).

La température de l'atmosphère diminue en moyenne de $6,5$ °C par km vertical ascensionnel.

Ces caractéristiques et la capacité des différents composants à absorber le rayonnement solaire ont conduit à distinguer cinq sous-couches principales.

La **troposphère**, ou basse atmosphère, d'une épaisseur variant de 13-16 km à l'équateur à 7-8 km aux pôles, en passant par environ 10 km dans les zones tempérées, est la couche en contact avec la surface terrestre. Elle représente 85 % de la masse totale de l'atmosphère, dont 99 % de sa masse de vapeur d'eau. La température y diminue progressivement, pour arriver, à son altitude maximale, à -45 °C au-dessus de l'équateur et environ -80 °C au-dessus des pôles. La vigueur des turbulences et de forts courants de convection y créent un brassage d'air élevé, qui peut atteindre la partie basse de la couche supérieure, la stratosphère. L'instabilité de l'air et l'importance de la masse de vapeur d'eau sont parties prenantes de la majorité des phénomènes météorologiques. Enfin, elle est d'une importance fondamentale pour l'existence et le maintien de la vie sur la Terre. À sa limite supérieure, une bande étroite, appelée tropopause, la sépare de la stratosphère.

La **stratosphère** s'étend d'environ 10-12 km à 50 km d'altitude. Les gaz y sont organisés en strates, les plus lourds dans la partie inférieure. Cette organisation lui confère une grande stabilité, avec pour conséquence qu'elle est peu affectée par les perturbations de la troposphère. La température y est relativement constante jusqu'à une hauteur de 20 km, puis augmente régulièrement pour atteindre

-3 °C à 50 km. Cette augmentation résulte de la transformation par le rayonnement UV provenant du Soleil du dioxygène en ozone, une réaction exothermique (dégageant de la chaleur). La quasi-totalité de l'ozone se trouve donc dans la stratosphère, où sa concentration est en moyenne 250 fois supérieure à celle de la troposphère.

Une zone de transition, la stratopause, conduit à la troisième couche, la **mésosphère**, située entre 50 et 80 km d'altitude. L'observation de cette couche est très difficile du fait qu'elle est située trop en altitude pour que des avions classiques puissent y effectuer leurs mesures, et trop basse pour recevoir des satellites artificiels. Seules des fusées-sondes permettent de l'étudier. C'est la couche la plus froide de l'atmosphère, avec une température minimale de -100 °C. À cette altitude se forment des nuages de glace d'eau particuliers, les plus hauts connus, dits noctulescents. Ils ont l'aspect de fins filaments, de couleur bleu argenté en raison de la réflexion de la lumière du Soleil sur les cristaux de glace de moins de 10 nanomètres qu'ils contiennent. Dans l'hémisphère nord, ces nuages s'observent plus fréquemment durant le solstice d'été, période où la mésosphère est la plus froide. Une autre propriété importante de cette couche est sa capacité de conduction. L'air des 70 premiers kilomètres de l'atmosphère n'est pas conducteur (on parle de neutrosphère) : les molécules comme l'azote et l'oxygène étant électriquement neutres, l'air est dépourvu de charges électroniques disponibles qui permettraient de le rendre conducteur. Au-delà, les gaz, à très faible concentration, deviennent fortement ionisés (cf. Encadré 2.11).

Une dernière couche intermédiaire, la mésopause, introduit la **thermosphère**. Celle-ci, dite aussi haute atmosphère, est située entre 70-100 km et 350-800 km d'altitude. Elle inclut l'ionosphère. La pression y est très faible. Les rayons UV et X à haute énergie d'origine solaire commencent à être absorbés par les molécules présentes, provoquant une augmentation progressive de la température, de -120 °C à son niveau le plus bas à 2000 °C aux plus hautes altitudes.

ENCADRÉ 2.11 DE LA COMMUNICATION RADIO À LA DÉCOUVERTE DE L'IONOSPHERE

À partir de 70 km et jusqu'à 800 km d'altitude, s'étend une région, dite **ionosphère**, présentant des températures allant de $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ à $+1000\text{ }^{\circ}\text{C}$, et contenant des gaz en très faible quantité mais fortement ionisés. En 1901, le physicien et inventeur Guglielmo Marconi, Prix Nobel, réussit à établir une liaison radio entre l'Angleterre et le Canada. Cet exploit a ouvert l'ère des télécommunications. Les données disponibles à l'époque concernant la propagation des ondes électromagnétiques en ligne droite (du moins dans un milieu homogène) ne permettaient pas d'expliquer ce résultat. Il fallait en effet supposer que les signaux émis avaient pu suivre la rotondité de la Terre. Deux physiciens, Oliver Heaviside en Angleterre et Arthur N. Kennelly en Amérique, ont proposé l'existence à très haute altitude dans l'atmosphère de couches pouvant réfléchir les ondes radio vers la Terre. L'existence de ces couches ne fut confirmée qu'en 1925, par le physicien anglais Edward V. Appleton. Ces couches, aujourd'hui dites « d'Appleton », correspondent à l'ionosphère. En 1931, Sidney Chapman, géophysicien et astronome britannique, a expliqué leur formation par l'action du rayonnement UV solaire.

La thermosphère se termine au niveau de l'**exosphère**, dernière couche de l'atmosphère. D'une façon générale, l'exosphère d'une planète est définie comme la zone de son atmosphère où les molécules légères échappent à la force de gravitation et sont attirées vers l'espace interplanétaire. L'exosphère terrestre se poursuit jusqu'à 50 000 km d'altitude. L'hélium et l'hydrogène atomique y sont les éléments prépondérants, constituant une enveloppe. L'atmosphère à ces hauteurs est cependant si raréfiée que les collisions entre atomes deviennent très rares. On estime qu'à 500 km la distance que parcourt une particule entre deux collisions est en moyenne de 10 km, contre un dixième de micron au niveau du sol !

C'est dans cet espace qu'orbitent de nombreux satellites artificiels, les plus bas étant à 250 km.

L'ESPACE INTERSTELLAIRE (EI)

Pendant longtemps on a pensé que les étoiles étaient séparées les unes des autres par d'énormes espaces vides. Un des plus importants astrophysiciens du XX^e siècle, Arthur S. Eddington, soutenait en 1926 « *qu'il est difficile d'admettre l'existence de molécules dans l'espace interstellaire, parce qu'une fois qu'une molécule est dissociée il semble n'y avoir aucune chance pour que ses atomes se rejoignent à nouveau.* » On avait à son époque toutes les raisons de penser ainsi, d'autant plus si l'on considère les températures qui y règnent.

La matière du milieu interstellaire

On sait depuis que cet espace n'est pas totalement vide, mais hôte d'un mélange très dilué de gaz, « poussières » et glaces, et d'un rayonnement électromagnétique. La densité des particules y est de l'ordre de 10^6 par centimètre cube dans les zones très denses, dites nuages, à comparer aux $2,5 \times 10^{19}$ particules/cm³ présentes dans l'atmosphère terrestre au niveau de la mer : un écart de 13 ordres de grandeur ! On serait effectivement tenté d'affirmer que l'espace interstellaire est chimiquement « très pur » ! Les particules présentes, qui constituent environ 10% de la masse des galaxies, sont catégorisées suivant leur densité ou leur température.

Les **grains** de poussière sont des particules de silicates ou de matériaux carbonés probablement sous forme amorphe (désordonnée), du nanomètre au micromètre. Ils se formeraient par agrégation au niveau des enveloppes externes des étoiles et pourraient jouer un rôle important dans l'évolution de la matière moléculaire de l'EI. Les **glaces** (nom impropre, mais utilisé) constituent une grande partie de la matière interstellaire. Elles se forment à partir de grains de poussière par accréation, en raison du froid extrême, de molécules d'eau et d'autres substances (CO, CO₂, H₂CO, CH₃OH, NH) présentes dans la phase gazeuse. Les grains seraient en quelque sorte des supports catalytiques favorisant des réactions chimiques. Ils pourraient ainsi être à l'origine de molécules organiques plus complexes présentes

dans l'espace interstellaire, formées sous l'effet d'un rayonnement énergétique (UV, chaleur, rayons cosmiques).

Le rayonnement électromagnétique de l'EI couvre toutes les longueurs d'onde, des rayonnements gamma et X, les plus énergétiques (les très courtes longueurs d'onde), jusqu'au rayonnement radio (le moins énergétique, aux plus grandes longueurs d'onde), en passant par les rayonnements UV, visible et infrarouge. Il faut y ajouter un « rayonnement de nature corpusculaire », en fait des particules animées de très grandes vitesses proches de celle de la lumière. Ces particules sont des noyaux d'atomes chargés positivement (protons d'H et noyaux d'atomes d'hélium) ou négativement (électrons). Toutes sont produites lors d'explosions de supernova (le stade final de l'évolution des étoiles).

Les molécules du milieu interstellaire et l'origine de molécules prébiotiques

La première identification de molécules, c'est-à-dire d'assemblages stables de plusieurs atomes, dans l'EI remonte à 1941, lors d'une étude par spectroscopie de l'étoile Dzeta Ophiuchii. Il s'agissait de molécules diatomiques simples, CH, CH⁺ et CN. Environ vingt ans après, on découvrait le radical hydroxyl OH⁻ (1963) et les premières molécules polyatomiques : l'ammoniac, NH₄⁺ (1968), l'eau et le formaldéhyde, H₂CO (1969). Avec l'essor de la radioastronomie (vers 1970), le catalogue de ces molécules s'est enrichi en nombre et variété. Est alors découvert le monoxyde de carbone, CO, la molécule la plus abondante après l'hydrogène. À ce jour, 200 molécules ont été identifiées, dont des molécules simples telles le chlorure de sodium, NaCl, et de nombreuses molécules organiques comprenant, parmi les plus courantes, le méthane, CH₄, l'alcool éthylique, C₂H₅OH, l'acide acétique, CH₃COOH, l'acétone, CH₃COCH₃, le dihydroxyacétone, (CH₂OH)₂CO. On y trouve aussi des molécules plus complexes, telles des cyanopolynes, dont le cyanodécapentayne, HC₁₁N, comportant une chaîne de 11 atomes de carbone.

Une double découverte datant de 2014, peut-être fondamentale pour comprendre l'origine de la vie, est l'identification de phosphore (P) et d'un acide aminé, la glycine, l'un des acides aminés participant à la construction des protéines. Le phosphore est un élément essentiel des cellules de tous les organismes terrestres. Il intervient dans la structure des acides nucléiques, des membranes et de molécules à haute énergie, telles l'ATP (adénosine-triphosphate), à la base de nombreuses réactions enzymatiques. La présence de glycine avait déjà été signalée en 2004 dans les poussières de la comète Wild 2 ramenées sur Terre dans le cadre de la mission Stardust de la NASA, sans qu'il soit alors possible d'écarter l'hypothèse d'une contamination terrestre. Une nouvelle détection de cette molécule ainsi que de phosphore, réalisée grâce au spectromètre transporté par la sonde *Rosetta* de l'ESA, a été faite sur la comète 67P/Tchourioumov-Guérassimenko. La mise en orbite de cette sonde autour de la comète avait pour but de confirmer que « *les noyaux cométaires pouvaient être des réservoirs de matériaux primitifs du Système solaire* » et que « *de telles molécules auraient pu être transportées sur la Terre* » (Matt Taylor, responsable de la mission).

Une observation récente (2020) va dans le même sens. En 2019, un astéroïde, Ryugu, orbitant à 440 millions de km de la Terre, entre celle-ci et Mars, est détecté par la mission Hayabusa, qui réussit à y prélever des échantillons de surface. Ryugu est un énorme caillou à peu près sphérique, de 900 mètres de diamètre, dont la température de surface est d'environ +89 °C de jour et -43 °C au crépuscule. Il se serait formé environ 5 millions d'années après la naissance du Système solaire. L'analyse des échantillons prélevés, publiée en 2020, a révélé la présence de 23 acides aminés et d'autres molécules organiques fondamentales dans la composition de la matière vivante terrestre. Ces résultats, selon Jean-Pierre Bibring, « *peuvent apporter des informations essentielles sur les origines et l'évolution du Système solaire, de la Terre et de la vie qu'elle abrite* ».

Ces découvertes sont effectivement en faveur de l'hypothèse d'une origine cosmique possible des acides aminés présents sur Terre. La

question de quand et comment ces molécules auraient été générées reste débattue. Dans une publication de 2012 (*Nature Astronomy*), Sergio Ioppolo et son équipe proposent « ... *une formation préstellaire de glycine sur des grains de glace fournissant la base d'une chimie prébiotique complexe et omniprésente dans l'espace, enrichissant le contenu chimique du matériau formant la planète* », sans l'intervention d'une irradiation « énergétique ». Des expériences réalisées par d'autres équipes ont conduit à la synthèse d'hexaméthylènetétramine, un composé hétérocyclique, modèle expérimental de simulation de réactions chimiques pouvant se produire à partir de précurseurs simples présents sur ces particules uniquement par réchauffement des glaces interstellaires.

MOYENS D'ÉTUDE ET ACQUIS DE CONNAISSANCES : DES HISTOIRES PARALLÈLES

Vers la fin du xx^e siècle, l'astronomie connaît une grande révolution : la lunette astronomique cède la place à des télescopes de plus en plus performants grâce à la présence de grands miroirs permettant de scruter un univers plus lointain. Ceux-ci sont en outre pourvus d'autres instruments, dont des spectrographes capables de détecter des composants « invisibles » présents dans la matière de l'univers. Le rayonnement lumineux qui nous parvient des corps célestes est en effet un « messager », porteur d'informations dont le décryptage nous fournit de nombreux renseignements sur sa source émettrice (planète, étoile ou autre corps céleste). En outre, les télescopes ne sont plus localisés seulement sur Terre : des télescopes spatiaux tels Hubble sont mis en orbite autour de la planète. Ces moyens permettent d'observer la Terre et l'espace en s'affranchissant des perturbations liées à la présence de la basse atmosphère terrestre.

Des missions spatiales ont ouvert la voie à une exploration plus directe et plus rapprochée des éléments ciblés grâce à des « engins » aux capacités variées : atterrissage (sur les sols de la Lune, Mars et Vénus), mise en orbite sous forme de satellites (Lune, Mars, Vénus,

Jupiter), survol de durées variables (Vénus, Jupiter, Saturne, Mercure, comète de Halley). Ces machines transmettent par radio un éventail d'informations (présence d'une atmosphère, composition du sol, etc.) et des images de haute qualité. La Terre est bien sûr la planète qui possède le plus grand nombre de satellites artificiels, mis en orbite dans différents buts. On en comptait 2 063 opérationnels en 2019, dont 40 % dédiés à l'observation de la planète (climat, précipitations, surveillance), 38 % aux services de communication, 14 % seulement à but scientifique ou technologique, et 8 % utilisés pour la navigation.

La course vers l'espace va de plus en plus loin. La sonde *Parker Solar Probe*, lancée par la NASA en 2018, a pour but d'étudier la couronne du Soleil. Initialement en orbite à « seulement » 18,6 millions de km de ce dernier, soit un peu plus du dixième de sa distance à la Terre, cette sonde doit effectuer 24 survols du Soleil, en modifiant son orbite à chaque passage afin de s'en approcher toujours plus, pour arriver en 2025 à 6,16 millions de km de l'astre. Un écran thermique a été prévu pour maintenir une température interne de la sonde à environ 30 °C, permettant à l'appareillage scientifique de fonctionner, la température externe à cette distance devant atteindre 1 370 °C.

Parallèlement, l'augmentation quasi exponentielle de la puissance de calcul des ordinateurs permet de stocker et d'analyser une quantité croissante d'images numériques, et d'élaborer des modèles mathématiques complexes intégrant les nouvelles données acquises sur l'univers.

Nature de la lumière et étude des spectres

La « lumière », c'est-à-dire le « spectre visible », rend accessible à nos yeux le monde qui nous entoure ; elle est en outre la source de l'énergie qui permet la vie des organismes photosynthétiques, et de ceux qui en dépendent, soit à peu près tous les autres. Le spectre de cette lumière solaire visible, dite lumière blanche, est continu ; il couvre toutes les longueurs d'onde (des « couleurs ») dans l'intervalle de 380 à +/-760 nanomètres. On peut l'observer lorsqu'on décompose

cette lumière à l'aide d'un prisme : les couleurs se succèdent du violet, au bleu, vert, etc., jusqu'au rouge, par une série de « tonalités » intermédiaires. Cette lumière ne représente en fait qu'une petite partie du spectre électromagnétique total.

Des rayonnements invisibles à nos yeux, tels les infrarouges ou les UV, émis par les corps qui nous entourent, sont détectés par quelques animaux.

De l'énergie, sous forme de rayonnement électromagnétique (REM) est émise par tout corps possédant une température thermodynamique (résultant de l'agitation moléculaire) supérieure à 0° kelvin, le zéro absolu (-273,15 °C). Ces rayonnements, qu'ils soient visibles à nos yeux ou non (rayons gamma, X, UV, infrarouge), se propagent dans l'espace sous forme d'ondes, définies par leurs « longueurs ». Chacun des éléments constituant la matière, répertoriés dans le Tableau périodique de Mendeleïev, émet un « spectre » d'ondes spécifique, sa « signature ». Ces rayonnements constituent donc des sources importantes d'information pour l'étude de la composition des corps célestes de l'univers.

En astronomie, de nombreuses analyses sont basées sur les caractéristiques de la lumière émise par les corps célestes. En 1893, le physicien Wilhelm Wien établit la relation entre la longueur d'onde du rayonnement principal émis par de nombreux objets et leur température. L'analyse de ces émissions de lumière fournit des indications sur la température, la composition chimique (abondance d'un élément dans leur atmosphère) d'une étoile, ainsi que sur sa vitesse de rotation sur elle-même, sa taille, sa distance à la Terre, son champ magnétique. La détection de vents, de turbulence des gaz du cosmos, ou l'analyse de la nature de la matière interstellaire, sont des indices pouvant mener à des découvertes, par exemple celles d'exoplanètes.

La spectroscopie et ses applications en astronomie

L'appareil utilisé en astronomie pour l'analyse des REM est le spectrographe, dont les télescopes modernes sont tous équipés. Ces

appareils permettent non seulement d'effectuer des observations classiques (optique), mais aussi d'analyser les spectres de rayonnement dans toutes les longueurs d'onde. Ces instruments sont puissants : ils peuvent détecter des émissions provenant de lieux aussi lointains que l'atmosphère de planètes et d'étoiles, les nuages interstellaires, la composition de galaxies.

La détermination de la **température des couches externes des éléments de l'Univers** peut être obtenue en appliquant la loi de Wien, par détermination de la « couleur » des photons qui s'en échappent pour parvenir jusqu'à nous : une étoile plus « bleue » sera plus chaude. C'est ainsi qu'a été déterminée la température de la photosphère, la zone la plus superficielle du Soleil. Il faut tenir compte du fait que ces photons, pour parvenir jusqu'à nous, ont traversé des espaces pouvant contenir de la matière (principalement des milieux gazeux), où certains peuvent avoir été absorbés, et donc ne pas nous parvenir, ce qui peut modifier la « couleur » de la lumière reçue.

C'est encore grâce à leur « couleur », leur spectre d'émission, que peut être analysée la **composition chimique des éléments de l'Univers** : c'est ainsi que l'hydrogène a été détecté dans le Soleil par Anders J. Ångström, en 1862. Des spectres similaires ont aussi été établis pour de nombreuses nébuleuses, étoiles, atmosphères planétaires. Ces connaissances sont complétées par l'analyse directe des météorites qui arrivent sur Terre.

L'observation classique de planètes situées hors du Système solaire est extrêmement complexe. La **recherche d'exoplanètes** n'a donc débuté qu'à la fin du xx^e siècle grâce au développement de nouvelles méthodes de détection. La méthode dite de la vitesse radiale, ou encore spectroscopie Doppler, a permis à deux astrophysiciens suisses, Michel Mayor et Didier Queloz (prix Nobel de physique en 2019) la détection, en 1995, de la première exoplanète, 51Pegb. Cette méthode utilise de petites oscillations provoquées par les forces gravitationnelles qui s'établissent entre deux corps : une étoile, plus massive qu'une planète, entraîne un effet plus important que l'effet réciproque

de cette planète sur son étoile. Ces mouvements, indiscernables à l'œil nu, sont aussi à peine perceptibles par les télescopes, mais accessibles par spectroscopie Doppler. Le spectre lumineux d'une étoile est enregistré pendant plusieurs nuits et à plusieurs époques de l'année. Une anomalie observée grâce à l'analyse exhaustive des spectres obtenus peut révéler la présence d'une planète, pour nous une exoplanète, et fournir sa masse approximative et des informations sur son orbite.

3

La biosphère

C'est l'innocent forfait de la nature que d'avoir composé les êtres avec la substance des choses.

Jean ROSTAND, *Pensées d'un biologiste*, 1960

La biosphère peut être définie, d'après l'étymologie du mot, comme la zone superficielle du globe où se déploie la vie et qui contient les matériaux liés à son activité. Cependant cette définition ne tient pas compte des interactions que les organismes vivants contractent entre eux et avec leur environnement. Sur cette base, une formulation plus complète serait « l'ensemble dynamique des êtres vivants et des éléments du milieu au sein duquel se déroulent les échanges d'énergie et de matière qui en assurent le fonctionnement ». Le mot « biosphère » représente en fait le niveau d'organisation le plus élevé d'une série hiérarchisée incluant un ensemble d'écosystèmes impliqués. Chaque écosystème est formé de deux éléments en interaction, le **biotope** et la **biocénose**. Le premier définit le milieu

physico-chimique hôte d'organismes vivants ; le second englobe l'ensemble des organismes vivants abrités par un biotope.

L'histoire géologique « récente » de la partie la plus externe de la Terre, l'écorce, ou croûte, est indissociable de celle de la biosphère ; c'est en fait l'histoire de la co-évolution des deux systèmes. Elle débute il y a environ 3,8 Ga, quand les premiers soubresauts de vie commencent à se développer. La biosphère commence alors à se former à travers une myriade d'interactions biotiques (entre « systèmes » vivants) et abiotiques (entre ces derniers et leur environnement). Ces deux processus vont modeler l'aspect externe de la planète, qui deviendra peu à peu telle qu'elle apparaît aujourd'hui. On leur doit les particularités de son atmosphère, des effets sur le climat, un rôle dans les cycles géochimiques, la fertilité des sols, une protection contre l'érosion des terres émergées (actuellement souvent une sur-érosion). L'histoire des roches elle-même est aussi en grande partie associée à l'activité de la vie, particulièrement celle des micro-organismes.

CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES

La biosphère est structurée en quatre compartiments : (i) le sol et les sédiments non indurés (c'est-à-dire la couche meuble, non compacte), interface entre la lithosphère et l'atmosphère ou la lithosphère pour les sites marins, (ii) la partie superficielle de la lithosphère, où la température est comprise entre 100 et 120 °C, (iii) l'hydrosphère, et (iv) la basse atmosphère (la troposphère et une partie de la stratosphère).

Les **dimensions** de la biosphère sont peu précises. Elles sont basées sur l'estimation de la hauteur maximale de l'atmosphère et de la profondeur maximale du sol et des fonds marins où la vie a été détectée. Actuellement les limites de la partie « terrestre » sont référencées par rapport à l'altitude des plus hautes montagnes (8848 mètres, au Tibet), et à une profondeur de 5 à 6 km pour la zone lithosphérique (en estimant le gradient thermique à +20 °C par km de dénivélé dans cette zone) ; dans les fonds marins, la limite correspond à celle

des fosses océaniques (au moins 10 000 m). C'est donc une zone d'une vingtaine de km de hauteur qui confère à la Terre son attri-but de « vivant », soit environ 0,1 % de son diamètre ! Mais qu'en est-il au-delà de ces limites, dans le sous-sol terrestre ou le plancher des océans ? Les paramètres physiques (pression, température, etc.) et/ou chimiques (anoxie, pH extrêmes, etc.) de tels environnements semblent *a priori* difficilement compatibles avec le développement de la vie. Les connaissances actuelles concernant d'éventuels « habitants » dans ces endroits sont très restreintes, mais pas totalement négatives. Ainsi des descriptions de vie à plus de 2 000 mètres dans le sous-sol terrestre suggèrent que la biosphère pourrait s'étendre davantage.

Les biotopes continentaux comme océaniques présentent une forte **diversité** : l'altitude pour les terres émergées et la bathymétrie (profondeur) pour les fonds marins, la présence éventuelle d'une activité tectonique, reflétée par la présence de volcans actifs, en surface ou sous-marins, et/ou de chaînes montagneuses, la composition chimique des sols, les conditions de température, de pression, d'ensoleillement, d'hygrométrie pour les biotopes terrestres, la salinité, le pH, etc. Par contre, comme nous le verrons, un élément essentiel est la présence d'eau à l'état liquide. Ainsi, les valeurs extrêmes de pression et de température compatibles avec la présence de vie en fonction du critère de l'état de l'eau forment un « espace » s'étendant de -15 à $+115$ °C et de 0,3 à 1 000 atmosphères (Figure 3.1). Cependant la zone où la vie de type « terrestre » prospère n'occupe qu'une minuscule surface de cet espace. Nous verrons que des organismes moins « usuels » peuvent pourtant coloniser des environnements plus « extrêmes ». Il s'agira surtout d'organismes unicellulaires, eucaryotes ou procaryotes, dont la connaissance ouvre de nouveaux horizons en biologie.

Le **fonctionnement** de la biosphère est lié à sa dualité de nature entre biotope et biocénose. Le biotope est constitué de matières organiques d'origine biotique, les productions et déchets des organismes vivants, et inorganiques (d'origine minérale, abiotique). Leur

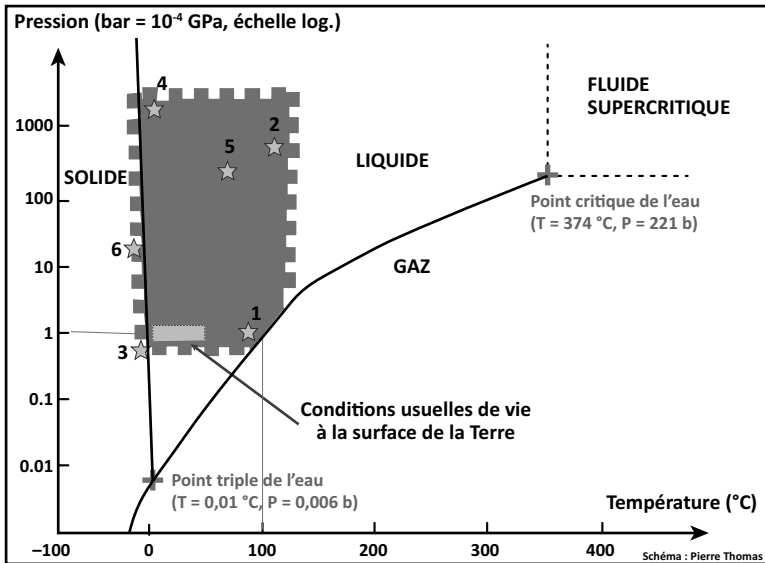


Figure 3.1 | L'état de l'eau en fonction de la pression et de la température. *Rectangle cranté* : la zone permettant la vie ; *rectangle « gris clair »* inclus dans le précédent : zone hébergeant la vie « usuelle ». Les étoiles indiquent les conditions correspondant à certains environnements cités dans ce chapitre : (1) sources chaudes en surface, (2) fumeurs noirs, (3) lacs sur-salés de l'Himalaya, (4) fosse des Mariannes, (5) bactéries endogées de type *Bacillus infernus*, (6) lacs sous-glaciaires antarctiques. (Source : © Pierre Thomas, <http://planet-terre.ens-lyon.fr> ; figure modifiée)

rôle dans l'équilibre général de la biosphère permet de classer les organismes de la biocénose en trois catégories. Les **producteurs** de matière organique (MO) transforment la matière minérale en molécules organiques : par exemple, le carbone minéral (le CO_2) par les organismes « photosynthétiques », ou l'azote moléculaire N_2 par les « fixateurs d'azote moléculaire ». Les **consommateurs** de la matière ainsi fournie incluent les animaux, carnivores comme herbivores, et les micro-organismes. Les **décomposeurs** (champignons, bactéries, archées) utilisent des molécules minérales et la MO provenant des organismes morts de l'ensemble des maillons précédents, qu'ils transforment en éléments plus simples, éventuellement jusqu'à leur minéralisation totale. Les matériaux résultants seront réutilisés par

des producteurs. Ces activités de transformation de la matière par l'ensemble des organismes se produisent au sein de « cycles », tels celui du carbone, de l'azote, etc., aboutissant à un équilibre général et un renouvellement des ressources.

La biosphère est en permanente **évolution** par action conjointe de deux types d'agents. Les agents abiotiques incluent l'érosion liée à l'activité de l'eau (liquide ou glace) et des vents, les états climatiques, chimiques (salinité, etc.), géologiques (volcans, variations du niveau

ENCADRÉ 3.1 COMMENT L'ÉVOLUTION DE L'« ACTIVITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE » A PROFONDÉMENT IMPACTÉ L'ATMOSPHÈRE

Deux groupes de bactéries, dites pourpres (Rhodobactéries) et vertes (Chlorobactéries), possèdent une activité photosynthétique ne comportant qu'un centre d'absorption de la lumière, utilisant des longueurs d'onde différentes. Ces activités photosynthétiques sont non oxygéniques. Chacun de ces centres est analogue, respectivement, à chacun des deux centres (ou systèmes) de la chaîne photosynthétique présente chez un autre groupe de bactéries, les Cyanobactéries, et chez les plantes. Les deux systèmes y fonctionnent en cascade, augmentant ainsi la capacité d'utilisation de l'énergie solaire, et aboutissant à la production d'oxygène moléculaire. Ce serait celui-ci qui, en modifiant profondément l'atmosphère terrestre, aurait permis le développement des organismes aérobies.

Chez les Cyanobactéries, cette chaîne (comme leur chaîne respiratoire d'ailleurs) est localisée dans la membrane plasmique. Il est probable que c'est à la suite de deux événements de « fusion cellulaire », dans un premier temps entre deux bactéries respectivement verte et pourpre, engendrant un ancêtre des Cyanobactéries, puis dans un deuxième temps entre une de celles-ci et une cellule eucaryote « primitive », qu'est apparue la chaîne à deux systèmes, avec la création des Cyanobactéries dans un premier temps, puis celle des végétaux, chez lesquels la Cyanobactérie « phagocytée » aurait elle-même été transformée en chloroplaste.

de la mer, isolements ou regroupements de biotopes, etc.) des environnements concernés. Les agents biotiques, par le rôle des « producteurs », sont aussi à l'origine de transformations des biotopes. Ainsi une des étapes fondamentales de ces transformations correspond à l'apparition, il y a environ 3,5 Ga, de bactéries connues grâce à leur fossilisation sous forme de constructions carbonatées, les stromatolithes. Ces organismes ont développé une activité biochimique permettant, par dissociation du CO₂ en ses éléments, la libération d'oxygène moléculaire dans l'atmosphère, une sorte de photosynthèse oxygénique « primitive ». Ceci aura pour conséquence, 1 milliard d'années plus tard, une oxydation généralisée des matériaux de la croûte terrestre, la création de nouvelles molécules organiques, et peu à peu l'apparition de la biocénose que nous connaissons, avec ses organismes aérobies. La biosphère doit donc continuellement s'adapter en fonction de ces transformations, contribuant à l'équilibre (ou au déséquilibre) de l'ensemble. Actuellement, par exemple, l'intense activité anthropique affecte cet équilibre, au moins dans certaines zones (cf. Encadré 3.1).

LES ENVIRONNEMENTS CONTINENTAUX IMMÉDIATS : LES SOLS

Mince couche, la plus externe de l'écorce terrestre, en contact avec l'atmosphère, **le sol** est une formation naturelle qui recouvre la surface de la plupart des terres émergées, hors déserts, roches nues, etc. Bien que nous le pensions généralement au singulier, la surface sur laquelle nous vivons, il est plus exact de parler de sols au pluriel, puisque leur grande géodiversité de structure, composition, etc., recouvre une vaste gamme d'écosystèmes, très complexes et les plus divers. Les sols résultent de l'altération et des remaniements des roches mères sur lesquelles ils reposent, par les agents atmosphériques et les organismes vivants, sur des profondeurs de quelques centimètres à quelques mètres.

Une tranchée un peu profonde creusée dans un sol, dans un jardin (ou un terrain agricole, une prairie, une forêt) d'une région tempérée

semble à première vue n'offrir que l'intérêt pour lequel elle a été prévue. Au-dessus de la tranchée, tout respire, bouge, vole, croît, se reproduit, évolue : en d'autres termes, la vie se déploie. En haut de celle-ci, où se trouvent des argiles, des grains de sable et autres composés, et sur ses flancs, ces matériaux apparaissent organisés en strates parallèles, diverses en couleurs, dimensions et nature. Dans ces couches ainsi qu'au fond et dans le tas de terre retirée, tout semble *a priori* inerte. Pourtant, en regardant de plus près, les flancs montrent des racines variées coupées par l'excavation ; parmi celles-ci et dans le tas de terre, apparaissent des larves, de petits insectes, des vers et autres invertébrés ; enfin, d'un échantillon de cette terre suspendu dans une goutte d'eau, le microscope offre à nos yeux un monde nombreux et varié d'êtres microscopiques.

Le sol est effectivement extrêmement vivant : il abrite en fait deux univers vivants, les racines des plantes et des communautés d'organismes divers, qui contribuent lentement à le façonner, y créant le sol dit arable, et qui en assurent le parfait mais délicat fonctionnement.

Structure

Les strates visibles sur ses flans de notre tranchée sont les témoins des stades de formation du sol (la pédogenèse). Elles forment des couches parallèles, dites horizons. Du haut vers le bas, en envisageant un sol « complet », la partie superficielle (immédiatement sous le niveau 0 du sol) constitue l'horizon humifère, ou organique, O. L'horizon A, ou organo-minéral ou arable, d'environ 25 cm d'épaisseur, est constitué de matière minérale contenant un gradient décroissant de matière organique transformée. Il est parfois sous-divisé en deux sous-horizons, A1 et A2, selon la présence ou non de cette MO. L'horizon B, ou horizon minéral, dont la présence n'est pas systématique, épais d'environ 50 cm, forme une zone intermédiaire dite d'accumulation, dans laquelle peuvent se concentrer les éléments lessivés de A (MO, états ionisés de Fe, Ca, etc.). L'horizon C, la roche mère plus ou moins altérée, est constitué des matériaux à partir desquels se forment les

horizons A et B. Enfin l'horizon R, ou « substratum rocheux », est constitué par la roche mère (ou roche primaire). Certains sols très différenciés présentent d'autres horizons, tels que E (caractérisé par l'appauvrissement d'un horizon supérieur), ou S, les déserts de pierre tels le reg du Sahara, dépourvus des éléments fins emportés par le vent (déflation éolienne). Ce schéma appelle cependant quatre remarques.

1. Les sols présentant un couvert végétal important (bois, sols forestiers, prairies, savanes et steppes) sont recouverts par une « litière », posée sur l'horizon O, l'ensemble des feuilles et débris végétaux et animaux en décomposition sur la surface.

2. L'horizon O est subdivisé en plusieurs niveaux par les spécialistes, reflétant le degré de transformation des débris qui le constituent, principalement végétaux : OL, des débris peu transformés, dont l'origine (feuilles, tiges, etc.) est encore reconnaissable ; OF, des débris encore reconnaissables mélangés à de la matière organique fine sous forme de boulettes fécales ; OH, la majorité de la matière organique fine, constituée de microdébris non identifiables à l'œil nu et de boulettes fécales.

3. Généralement les sols sont hétérogènes dans l'espace et varient au cours du temps. Les hétérogénéités, qui reflètent une distribution non uniforme des matériaux et/ou de leur structure, peuvent être horizontales et/ou verticales : les premières conditionnent la capacité des végétaux à s'implanter, les deuxièmes la capacité de leurs racines à rejoindre les différents horizons en raison de différences de granulométrie. Les fluctuations temporelles, biotiques et abiotiques, résultent des cycles journaliers, annuels, voire plus longs, sous l'influence du climat et des éléments vivants eux-mêmes (végétation, microfaune, activité microbienne).

4. Le profil de notre tranchée est celui d'un sol de climat tempéré. Chaque sol a sa spécificité, liée à sa localisation géographique (latitude et altitude, relief, climat, composition et âge des roches mères, couverts végétaux, etc.), et à sa différenciation depuis sa naissance. Les sols peuvent ainsi être caractérisés par leur nature chimique (argileux,

calcaire, etc.), leur couleur (brun, rouge, jaune), leur structure (agrégats, aération, circulation de l'eau), leur épaisseur, etc.

Formation d'un sol

La formation d'un sol est un processus lent et complexe. Elle est initiée par la transformation de la roche mère au contact de l'atmosphère, sous l'action de facteurs physiques (température, pluviométrie, érosion) et chimiques (altération des roches). Ces processus aboutissent à l'apparition de matériaux de textures variées, sables, graviers, éléments non consolidés, cendres volcaniques. La durée de ce stade se mesure en centaines à millions d'années, suivant la nature initiale des roches et les caractéristiques météorologiques du lieu. Ainsi, alors que des millions d'années peuvent être requis pour façonner un milieu aride, quelques centaines d'années peuvent suffire pour un milieu humide intertropical.

Interviennent ensuite les facteurs biologiques, l'activité des organismes vivants. Après sa première phase d'altération, la surface est progressivement colonisée par des organismes dits pionniers (bactéries, lichens, etc.), qui préparent la colonisation par des producteurs primaires de MO, capables de vivre et de se reproduire entièrement à partir de matériaux minéraux : suivant les sites, ce sont des plantes herbacées et/ou des arbres. Apparaissent ensuite des animaux. Une population microbienne accompagne cette évolution dès son début.

La richesse et la diversité de ces biocénoses engendrent une série de modifications physiques et chimiques qui contribuent à cette formation. Les produits chimiques solubles circulent dans les deux sens : vers le bas par infiltration, et vers le haut par remontée capillaire et remontée biologique à travers les racines, les filaments mycéliens ou le transport par des animaux, tels les lombrics pour les climats tempérés ou les termites en climat tropical. Cette présence enrichit progressivement le sol en MO, tout en contribuant à sa transformation permanente. Petit à petit, un horizon d'humus (horizon A) apparaît sur la roche altérée. C'est le profil, de type AC, d'un sol jeune.

Au fil du temps se constitue l'horizon B, formant alors un profil ABC. L'épaisseur de ce « sol » augmente peu à peu, parallèlement à son évolution, jusqu'à atteindre un équilibre.

Caractéristiques physiques et composition chimique

Les caractéristiques physiques d'un sol sont essentiellement définies par la texture, ou granulométrie, de ses constituants, autrement dit la taille et la structure des matériaux qui le constituent. La structure résulte d'interactions chimiques et physiques de la MO (en particulier des polysaccharides et acides humiques) avec des particules d'argile, contribuant à leur agrégation. On subdivise conventionnellement les agrégats, suivant leur taille, en matériaux grossiers, représentés par les cailloux (2-20 cm) et les graviers (2 mm-2 cm), et en terre fine, constituée d'éléments de 2 mm à moins de 1 mm. Celle-ci est formée de sables grossiers, sables fins, limons grossiers, limons fins et argiles.

Un rôle important est exercé par les agrégats. Leurs dessiccations et réhumidifications successives, associées au mouvement des organismes vivants présents, les façonnent en unités de plus en plus grandes, séparées par des pores. La porosité d'un sol, exprimée en pourcentage du volume vide par rapport au volume total, est un paramètre important de sa structure : en effet elle conditionne la pénétration de l'eau et de l'air, facteurs indispensables à l'activité des organismes (en particulier le di-oxygène pour les organismes aérobies), et ainsi la formation de MO. La porosité varie beaucoup d'un sol à l'autre : elle va de 30-35 % pour les sols à structure fine et très tassés et jusqu'à 70 % pour les sols riches en sels de calcium et humus.

Autant texture que structure sont des caractéristiques dynamiques, qui évoluent à une échelle de temps moyen de l'ordre du millier d'années.

La composition chimique des sols est très variée. Schématiquement, un sol comprend une matrice solide constituée d'éléments minéraux (45-50 %) et de MO (4-5 %), et d'un mélange liquide-gaz (eau

20-30 %, air 10-30 %). La nature des éléments minéraux dépend de celle des matériaux sous-jacents dont ils dérivent. La majorité des roches mères peut être classée en deux familles reflétant leur composition minéralogique majeure et leur granulométrie interne : les roches silicatées, formées en majorité de dioxyde de silicium, la silice (SiO_2) et d'autres oxydes métalliques, et les calcaires, formés essentiellement de carbonate de calcium (CaCO_3).

La MO est issue de l'ensemble des constituants organiques (animaux, végétaux, micro-organismes) vivants et morts présents dans ce sol. Malgré son faible pourcentage volumique, elle représente au niveau mondial une quantité de carbone organique d'environ 1 500 GtC pour le premier mètre de profondeur de sol. Cette valeur, variable spatialement et temporellement, est environ deux fois supérieure à celle présente dans l'atmosphère, et trois fois celle de la végétation terrestre. Ce carbone, minéralisé sous l'action de micro-organismes, retourne à l'atmosphère ou est stocké dans le sol pour des durées très variables, qui dépendent des conditions locales.

Des niveaux d'intervention essentiels

Le sol intervient à de nombreux niveaux liés à la présence et au maintien de la vie. À sa surface, il apparaît comme le substrat nutritif des plantes et des animaux, dont l'Homme. Mais en fait son rôle principal, et essentiel au maintien de la vie, se situe en dessous de la surface : c'est un véritable « pôle industriel » fournissant les éléments nutritifs nécessaires à la vie de tous les organismes. C'est le lieu où la matière organique morte subit une dégradation complète (minéralisation) en ses éléments simples, H_2O , CO_2 , ions divers (ammonium, phosphate, sulfate, etc.). Ces éléments, ainsi que l'eau, peuvent alors être recyclés et circuler, permettant de véhiculer les éléments nutritifs et l'oxygène, et d'assurer la dispersion de la biocénose microbienne locale. L'ensemble de ces opérations est réalisé par une population souterraine riche et variée d'invertébrés, de petits mammifères et de micro-organismes, associés ou non aux racines des plantes.

La nature du sol, et surtout son bon fonctionnement dans cette « usine » de transformation et de circulation des matériaux, conditionnent sa durabilité écologique, et influent ainsi sur le climat, le développement de l'agriculture (végétale et animale), et jusqu'à la production de molécules d'intérêt industriel et/ou pharmaceutique.

Diversité des sols et adaptabilité des biocénoses

Le sol en général, particulièrement certains sols (désertiques, salés ou autres) n'est pas forcément un environnement « facile » pour le monde vivant. Chaque sol a ses caractéristiques : granulométrie, niveau d'humidité, composition chimique, disponibilité en MO, circulation des nutriments, profondeur. En outre, sa structure triphasique (eau, solides et gaz) rend cet environnement malléable. Ces caractéristiques engendrent des contraintes pour les organismes : une plus ou moins grande difficulté de mouvement, le degré de compaction de l'environnement exigeant une importante consommation d'énergie ; une hétérogénéité en disponibilité et en nature des ressources nutritionnelles dans les différentes strates ; une variabilité de l'hygrométrie, et éventuellement de la température.

Malgré tout, la vie y est partout présente, modeste ou abondante. Les espèces qui les colonisent ont su s'adapter, au cours de **l'évolution**, à ces environnements divers et peu stables, et aux **conditions climatiques locales**. Cette biocénose est constituée de faune, racines, champignons et micro-organismes, dont on connaît encore mal la nature et le nombre des espèces, ainsi que les conditions de leur présence et de leur maintien. Les dimensions de chaque population, encore mal définies, représentent cependant des quantités bien supérieures à celles des organismes de surface. « *Il y a plus d'organismes vivants dans une cuillère à soupe de sol que d'humains sur Terre* », signale la FAO (Food and Agriculture Organization) ! Les sols constituent en effet un réservoir important de biodiversité de la planète. Les organismes telluriques représenteraient 25 % du total de la population du globe, pour une surface de terres émergées de 1/3. À ce jour, probablement

95 % des espèces concernées n'ont pas encore été décrites, et nombre d'autres, pas uniquement microbiennes, restent à découvrir.

Les menaces au délicat équilibre de la santé des sols

Les sols sont cependant une ressource fragile, liée au délicat équilibre entre composants abiotiques et biotiques. Cet équilibre une fois rompu, sous l'effet de causes naturelles ou anthropiques, ou des deux à la fois, leur résilience est alors fortement compromise. Ils risquent de s'épuiser, de se dégrader, ou de « mourir », c'est-à-dire de perdre leur capacité de transformateur chimique. Une fois enclenchée, une telle dégradation suit un processus univoque de détérioration coordonnée, physique, chimique et finalement biologique. Sur un sol ainsi dégradé, les cycles naturels d'humidification-dessiccation en modifient la structure, qui devient plus compacte, réduisant ainsi la rétention de l'eau, diminuant l'aération, accélérant l'érosion, et interdisant ou compromettant toute activité biologique.

L'**érosion** constitue la première cause de dégradation des sols. Les deux formes principales en sont l'érosion hydrique et l'érosion éolienne. Dans la première, le ruissellement de l'eau de pluie et de neige fondue déplace les particules de sol et les éléments dissous. Ce processus s'accroît avec toute exploitation du sol conduisant à une diminution de la pénétration de l'eau en profondeur. On l'estime, pour les zones tempérées, à une perte d'environ 1 m³ de terre par hectare par an, non compensée par la re-création de sol. L'érosion éolienne est la conséquence de l'action mécanique du vent. À partir d'une vitesse seuil, le vent exerce une contrainte supérieure aux forces qui maintiennent les particules dans le sol. Ce type d'érosion est très marqué dans les zones péri-désertiques d'Afrique (Maghreb, Soudan, Sahel), du Moyen-Orient, d'Asie (désert de Gobi) et d'Amérique du Nord (Death Valley en Californie) et du Sud (Patagonie). En Europe, environ 12 % du territoire sont menacés par l'érosion hydrique, et 8 % de ceux-ci sont touchés par la désertification, dont l'origine est principalement anthropique. Les régions les plus concernées sont

le Portugal, l'Espagne, l'Italie du Sud, le Sud-Est de la Grèce et les régions proches de la mer Noire. En France, l'érosion des sols affecte 5,5 millions d'ha sur un total de 26,8 millions d'ha de terres agricoles.

La **salinisation** est l'accumulation graduelle de sels solubles de diverses natures dans le sol ou à sa surface. Cette accumulation agit négativement sur la fertilité. On estime à l'échelle mondiale à 15 % des terres utilisées pour les cultures arables permanentes (100 millions d'hectares) les sols affectés par la salinisation. La salinisation naturelle, ou primaire (80 % des cas), résulte de l'altération et de la dissolution de minéraux présents dans le sol et les roches sous-jacentes, ou apportés par l'érosion éolienne. Les sels ainsi libérés sont transportés par le vent, les pluies, les eaux souterraines ou marines, et accumulés ailleurs. Ceci est particulièrement vrai dans les régions à climat sec. La salinisation secondaire, anthropique (le restant des cas) est la conséquence de l'utilisation répétitive de l'irrigation des sols destinés à une culture intensive. Cet apport d'eau (presque douce) entraîne une forte évapotranspiration (l'évaporation directe et la transpiration des plantes). Ce processus aboutit à charger les sols en sels, auxquels s'ajoute l'accumulation d'intrants (engrais et traitements divers).

En outre, les sels présents en profondeur tendent à s'accumuler en surface en raison de leur dissolution dans l'eau, laquelle remonte par osmose ou capillarité, avant de subir l'évapotranspiration.

L'**acidification** résulte d'un déséquilibre entre les minéraux du sol absorbés par la végétation et ceux fournis artificiellement (fumier, compost, engrais). Elle est la conséquence des pluies acides et de rejets liés à la pollution atmosphérique, causée principalement par les activités humaines. Le sol tend alors à s'appauvrir en cations Ca_2^+ , Mg_2^+ , K^+ , etc., qui sont remplacés par des ions H^+ , conduisant à cette acidification.

La **diminution de porosité** du sol peut résulter de tassements mécaniques provoqués par les machines agricoles ou par l'excès de bétail en pâturage. Les conséquences en sont la réduction de la faune et de la microfaune naturelles, qui se traduisent par une diminution

du rendement agricole, et une augmentation du lessivage et de l'érosion. Cette situation concernerait environ 4% des sols cultivés en Europe.

L'**activité anthropique** intensifie donc les processus naturels de dégradation, surtout sur les terres agricoles : exploitation excessive, incessante, et souvent déséquilibrée, destinée à l'agriculture et aux pâturages, apport intensif de nitrates, d'herbicides et de pesticides qui pour augmenter les rendements amenuisent le taux de MO. Interviennent aussi la déforestation, la pollution industrielle, l'artificialisation de sols pouvant conduire à une imperméabilisation accrue (urbanisation, construction de routes, parcs artificiels) liée à l'augmentation de la démographie humaine (cette population devrait atteindre 9,5-10 milliards d'ici 2050, selon la FAO).

Le renouvellement d'un sol dégradé ou mort se mesure sur une échelle de temps bien supérieure à celle d'une vie humaine. Il faut environ 100 ans afin qu'une roche nue soumise à des agents d'agression permette l'installation d'une végétation pionnière dans ses fissures, puis de 100 à 1 000 ans pour l'altération des matériaux et la première accumulation de MO, et environ 10 000 ans ou plus pour que le sol atteigne une épaisseur permettant la différenciation en horizons.

Connaître le sol, comprendre son fonctionnement, conserver sa santé et gérer au mieux ce bien précieux et unique dans notre Système solaire est une priorité pour le futur de la vie, pas seulement humaine, sur notre planète. Définir et résoudre les périls auxquels les sols, et à leur suite l'ensemble de la biocénose, sont soumis, est le grand défi que l'Humanité, en partie grâce à la science, doit affronter.

LES ENVIRONNEMENTS AQUATIQUES

Quasiment tout plan d'eau ou lieu humide, même artificiel, peut héberger de la vie. Ainsi la bactérie *Legionella pneumophila*, responsable d'infections des voies respiratoires entraînant une forme grave de pneumonie, qui vit normalement dans l'eau douce de lacs, rivières et sols humides, s'est rapidement adaptée à des environnements

artificiels, malgré leur pauvreté nutritionnelle apparente. Ainsi, une fuite de gouttelettes résultant de l'endommagement d'un circuit de chauffage ou climatisation d'une habitation véhicule suffisamment d'eau pour que ces bactéries s'y installent et deviennent un danger pour la santé humaine.

De nombreux organismes, en particulier des bactéries et des plantes, montrent une capacité à survivre sous forme de « vie en suspens » en absence d'eau. Certains auteurs ont imaginé, en forme de science-fiction, l'existence de vies sans eau quelque part dans l'univers. En tout cas, sur notre planète, l'eau a eu, et continue d'avoir, un grand succès pour l'émergence et la perpétuation de la vie, même si l'environnement aquatique n'est pas toujours un habitat facile ! C'est elle qui véhicule, dissouts ou en suspension, les nutriments nécessaires aux organismes vivant en surface. Elle reçoit l'énergie solaire et l'emmagasine sous forme de chaleur ; ces radiations sont aussi disponibles pour les organismes photosynthétiques se développant en milieu aquatique. Elle est en outre indispensable à toutes les cellules pour réaliser les réactions biochimiques liées à leur métabolisme, et à leur vie (Chapitres 1 et 4).

L'eau présente sur la planète, envisagée sous l'aspect « environnement aqueux », se répartit en eaux marines et eaux douces, définies sur la base de la quantité de sels dissous qu'elles comportent. La salinité moyenne de l'eau de mer est de 35 g/kg d'eau, les eaux considérées comme douces ayant de presque 0 à moins de 1 g/kg de sels. Ces deux catégories d'étendues d'eau, dans leur majorité, sont interconnectées et participent au cycle global de l'eau (Chapitre 2). La répartition des environnements aqueux sur la planète est très hétérogène ; elle est liée à l'orographie et la géologie des lieux, ainsi qu'à leur pluviométrie. Outre les volumes d'eau impliqués et leur renouvellement (pluviométrie, ruissellement), d'autres paramètres, quantité de lumière reçue, pression hydrostatique, composition en éléments chimiques dissous, nature des constituants en suspension, etc., caractérisent chacun des lieux concernés. Ces paramètres déterminent la biodiversité de

chaque lieu, laquelle contribue à son tour à les différencier. Le terme « environnement aquatique » recouvre ainsi de nombreux types de biotopes. Dans leur ensemble, il s'agit de milieux complexes, possédant des propriétés de résilience contre les perturbations de structure et de composition survenant à l'échelle des temps géologiques, mais dont la stabilité est fragile à l'échelle de temps de l'Humanité.

L'environnement marin

Les mers et les océans représentent 90 % en volume des habitats naturels. Ils constituent de nombreux types de paysages en raison de la variété du relief sous-marin, lié à d'importantes irrégularités du plancher océanique. Il présente d'autre part, dès que l'on se dirige vers les profondeurs de la colonne d'eau, une variété de caractéristiques physiques, chimiques et biologiques, entraînant une large biodiversité.

Structure des zones marines

La topologie du plancher a conduit à distinguer deux zones, définies horizontalement, les provinces (ou zones) néritique (proche des côtes, peu profondes) et océanique. Cette dernière est subdivisée verticalement en cinq étages suivant la profondeur et la pente du plancher (Figure 3.2). Les zones côtières ne seront pas considérées dans ce chapitre. Deux termes, « pélagique » et « benthique », se réfèrent pour le premier à la colonne d'eau elle-même, pour le deuxième aux surfaces des fonds marins, quelle que soit leur profondeur. Il en est de même des matériaux et des organismes présents dans chacune de ces zones.

La **province néritique**, proche de la côte mais n'ayant pas de contact avec celle-ci, représente 7 à 10 % de la surface totale des milieux aquatiques ; elle atteint, de la côte et vers le large, de 10 à 200 mètres en dessous du niveau de la surface. C'est la **zone photique**. Ses eaux peuvent être turbides parce que chargées de matières en suspension riches en nutriments provenant des continents. La température, l'agitation de l'eau, et donc son oxygénation, y sont plus élevées qu'au large, et constituent autant de facteurs propices à sa richesse biologique, tant végétale qu'animale, et à sa biodiversité.

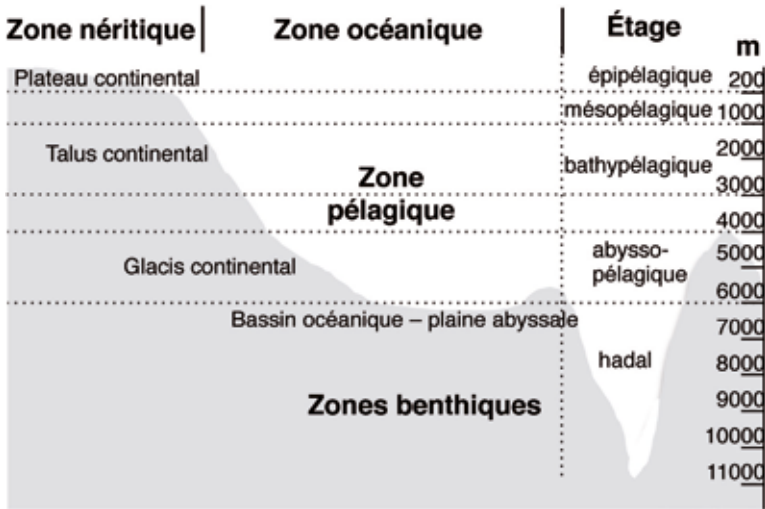


Figure 3.2 | Zones et étages océaniques. Le bombement visible à l'extrémité du glacis indique le dépôt de sédiments (Modifiée d'après VectorMine via iStockPhoto).

Le premier étage de la province océanique, le plus superficiel, la zone **épipélagique**, ou **littorale**, repose sur le **plateau continental**. Il représente 7% de la surface océanique. Large de quelques km à plus de 1 000 km, il constitue le prolongement en mer d'un continent, caractérisé par une très faible pente (de l'ordre de 0,2°). À sa limite inférieure, la profondeur maximale atteint 150-200 m. Le deuxième étage, **mésopélagique**, ou **bathyal**, s'appuie sur le **talus continental**, de pente plus marquée quoique seulement de 4-5°, et s'étend jusqu'à environ 1 000 m. Cette limite initie l'étage **bathypélagique**, la « zone de minuit », jusqu'à la profondeur de 4 000 m, appuyé en partie sur le **plateau continental** et en partie sur le **glacis continental**. Sur ce dernier, de pente douce (de l'ordre de 1°), s'accumule un flux de sédiments provenant du continent et du plateau continental. Puis commencent les grands fonds marins, les étages **abyssopélagique** et **hadal**. Au premier correspond la **plaine abyssale**, ou **bassin océanique**, d'une profondeur moyenne de 4 000 à 6 000 m. Enfin, au-delà de 6 000 m, l'étage **hadal**, celui des grandes **fosses océaniques**,

correspond à 1,2 % de la surface marine, et peut descendre jusqu'à près de 11 000 m.

En poursuivant vers le centre d'un bassin océanique, on atteint une **dorsale océanique**, dite aussi ride ou rift. Il en court une dans la partie centrale de chaque océan. Ce sont de gigantesques chaînes de montagnes résultant d'activités volcaniques, larges de 1 500 km et s'élevant à environ 1 500 m au-dessus du sol de la plaine abyssale. L'ensemble de ces dorsales représente plus de 70 000 km de long, et constituent le relief le plus important du globe.

Biodiversité marine

L'« océan » au sens large a toujours exercé une forte attraction pour les populations humaines. D'après l'Union internationale pour la conservation de la nature, 3,8 milliards de personnes sur les 8 milliards actuels résident à moins de 150 km d'un rivage, et la moitié de la population mondiale dépend des produits de la pêche.

L'environnement marin semble d'une richesse infinie, dont l'essentiel, d'une biodiversité actuellement bien connue, est concentré au niveau des zones côtières, qui sont aussi les plus explorées. La partie végétale ne représente qu'une très faible proportion de la biomasse végétale terrestre totale, tant quantitativement qu'en termes de diversité. Cette flore est essentiellement constituée d'algues, brunes et vertes. Inversement, la majorité de la biomasse marine est animale, mais ne représente qu'une très faible quantité de l'ensemble de la biomasse animale terrestre. D'après l'Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer (IFREMER, données de 2019), 240 000 espèces marines, animales et végétales, sont actuellement répertoriées, soit 15 % de la totalité des espèces recensées sur Terre. Cependant, malgré sa biodiversité réduite au niveau des espèces, l'environnement marin présente une grande diversité de groupes des niveaux taxinomiques supérieurs. Du total estimé de 35 à 40 phyla d'animaux, 14 sont endémiques du domaine marin (c'est-à-dire vivant strictement dans des biotopes marins) contre 11 spécifiques des habitats terrestres (cf. Encadré 3.2).

ENCADRÉ 3.2 L'OXYGÈNE QUE NOUS RESPIRONS

La production globale actuelle d'O₂ est assurée pour plus de 50 % par les micro-organismes des océans (diatomées et cyanobactéries), le restant l'étant par l'ensemble des plantes. Les 20 % légendaires produits par la forêt d'Amazonie, non seulement ne sont que 10 à 12 %, mais ne tiennent pas compte du bilan net (proportion d'arbres nouveaux/arbres mourants et consommation nocturne par respiration). L'oxygène que nous respirons, qui provient essentiellement des océans, s'est accumulé dans l'atmosphère au cours de l'évolution du monde vivant. La forêt amazonienne ne s'est formée qu'il y a 55 millions d'années. Son rôle est toutefois fondamental non comme « poumon », comme on le lit souvent, mais comme régulateur climatique dans le cycle de l'eau, la protection du sol contre l'érosion, etc.

Chaque année environ 2 000 nouvelles espèces marines sont découvertes, un rythme bien supérieur à la capacité des chercheurs à les décrire afin de leur assigner une appartenance à un groupe taxinomique défini. De grands progrès ont été réalisés grâce aux méthodes d'identification de biologie moléculaire, avec actuellement un rythme d'environ 250 espèces génétiquement identifiées par an. Le registre mondial d'espèces marines WoRMS (*World Register of Marine Species*) fournit une description de toutes les espèces recensées.

L'environnement marin héberge aussi un nombre prodigieusement élevé d'**organismes unicellulaires** (protistes, bactéries, archées, virus), d'une diversité remarquable (cf. Encadré 3.3). Malgré leurs petites dimensions, ces organismes représentent 70 % de la biomasse marine contre 30 % de celle de l'ensemble des arthropodes et des poissons. D'une façon générale, la faible diversité en espèces actuellement décrite pour le monde marin peut être expliquée en premier lieu par une connaissance encore partielle des zones profondes, en particulier en ce qui concerne le monde microbien. La seconde raison est liée aux caractéristiques des écosystèmes marins et aux modes de vie des organismes qui les peuplent.

ENCADRÉ 3.3 LES SURPRENANTS NOMBRES D'ESPÈCES ESTIMÉES DES MILIEUX MARINS

Les nombres d'espèces décrites et estimées présentes dans les milieux marins surprennent toujours plus. Pour 11 000 espèces de protistes planctoniques connues, 100 000 sont estimées exister. Avec de l'ordre de 10 000 virus connus, il en existerait 20 fois autant encore à découvrir. Encore plus impressionnant, le nombre total des espèces procaryotes serait de 10^{12} (en majorité des bactéries), alors que sont actuellement répertoriées 11 000 bactéries et 5 000 archées (Kenneth J. Locey et Jay T. Lennon, 2016). Le nombre total d'individus procaryotes sur Terre est estimé à environ 10^{29} unités, dont 14 % dans les 10 centimètres supérieurs des sédiments. Par comparaison, le nombre total d'arbres dans le monde est de 3×10^{12} , soit environ 10^{17} fois moins !

Le milieu marin est favorable à la dispersion des cellules sexuelles et des stades larvaires, ce qui, comme le note le biologiste Giles Bœuf, « *prédispose moins à l'endémisme strict que dans les biotopes terrestres... Ceci entraîne des différences importantes en matière de diversité spécifique, les niches écologiques marines au large n'atteignant pas la richesse des niches terrestres, beaucoup plus morcelées et favorisant beaucoup plus les spéciations nouvelles* ».

Les écosystèmes d'eau douce

Les écosystèmes d'eau douce (dits aussi aquatiques terrestres, ou dulçaquicoles, ou plans d'eau intérieurs) regroupent tous les systèmes aquatiques dont la concentration en sels dissous (chlorures de sodium et de magnésium, sulfate de magnésium, etc.) est comprise entre 0 et 1 g/L d'eau. L'ensemble couvre environ 1 % de la surface terrestre, et ne constitue que 2,5 % de l'eau présente sur Terre. Cependant, malgré leurs dimensions modestes, ils constituent un ensemble d'habitats uniques et hébergent une remarquable biodiversité.

On regroupe généralement ces écosystèmes en trois grands types, suivant l'état de leurs eaux : stagnantes (68,7 %), courantes (0,4 %)

et souterraines (30,9%). Les **eaux stagnantes** se subdivisent en plusieurs catégories : les lacs, dont les profondeurs, supérieures à 10 m, permettent une stratification thermique de l'eau, au moins à certaines périodes de l'année ; les étangs, des étendues de dimensions et profondeurs inférieures ; les marais, des zones peu profondes, recueillant l'eau de pluie et de ruissellement, envahis par de la végétation (roseaux, aulnes, etc.) ; les mares, de petites surfaces d'eau peu profonde ; les zones humides, recouvrant différents milieux peu profonds à végétation exubérante, telles les tourbières, les marécages, les bras morts des plaines inondables. Les **eaux courantes** regroupent tous les systèmes où l'eau est en mouvement le long d'une pente : torrents, ruisseaux, rivières, fleuves, et la neige et les glaciers dont ces eaux proviennent. Les **eaux souterraines**, alimentées par l'infiltration par gravité de l'eau de surface (pluies, ruissellement, recharge par des rivières, etc.), forment en sous-sol des nappes et des cours d'eau. Elles fournissent l'eau que nous utilisons dans nos usages courants. C'est le compartiment dulçaquicole le moins connu, en particulier dès qu'il s'agit de sites profonds. Les estimations de leur volume, très approximatives (de 7 à 330 millions de km³), concordent toutefois pour une valeur équivalente au volume d'eau douce total disponible en surface, hors calottes glaciaires, glaciers et neiges persistantes.

Ces eaux souterraines comprennent l'ensemble des eaux présentes dans la partie superficielle de la croûte, jusqu'à quelques centaines de mètres au maximum. En raison de la diversité de nature et de structure des matériaux rencontrés, l'interface entre l'eau et ces matériaux conduit à différents types de formations. Si elle rencontre des matériaux perméables présentant des cavités, l'eau peut s'y accumuler sous forme de nappes phréatiques. Si les matériaux sont en outre meubles, elle peut y circuler librement, y former des aquifères, à partir de quelques centaines jusqu'à plusieurs milliers de mètres sous le sol. Ces nappes, selon la composition des sols et leur formation, s'étendent de quelques hectares à des milliers de km², sur des épaisseurs de quelques mètres à des centaines de mètres. Les aquifères dits

libres sont des nappes d'eau présentes sous des terrains perméables ou des zones non saturées, alors que ceux dits « captifs » se situent sous des couches imperméables et sont à l'origine des puits artésiens. La nature des matériaux conduit à la formation d'aquifères « poreux » ou « fissurés ». Les premiers sont des agrégats (sables, graviers) dont l'eau occupe les interstices et à travers lesquels elle circule. Les seconds sont des roches dans lesquelles l'eau ne peut que s'écouler au niveau de fissures, fractures ou joints. C'est souvent le cas des roches calcaires, dont les cavités peuvent s'agrandir pour former des réseaux de conduits, de chenaux, cavernes et karsts.

Biodiversité des écosystèmes d'eau douce

La biodiversité des écosystèmes d'eau douce est étonnante. On y recense actuellement 130 000 espèces animales et 14 000 espèces végétales, soit 2,4 % du nombre total d'espèces connues. Cette valeur, bien que faible par rapport à celle des milieux terrestres et marins (respectivement 85 % et 15 %), représente une forte « richesse relative » : ce rapport (le pourcentage d'espèces rapporté au pourcentage de superficie occupée par l'écosystème) est de 3, contre 2,7 et 0,2 pour les milieux terrestres et marins. Ainsi, la richesse relative en espèces de poissons connues est de 1 pour 15 km³ dans les eaux continentales contre 1 pour 100 000 km³ dans l'océan.

La faune des eaux douces comprend pratiquement tous les grands groupes taxinomiques d'animaux, quel que soit leur rapport avec le milieu aquatique : présence permanente (poissons, crustacés, mollusques, arachnides, vers, etc.) ou ponctuelle (amphibiens, insectes, etc.), source de nourriture (loutre), refuge permanent (castor) ou temporaire (halte de migration), lieu de reproduction (grenouilles, crapauds, tritons, saumon atlantique), ou de développement (anguille). De nombreux oiseaux dits « d'eau » (870 espèces, dont 150 en France) visitent quotidiennement ces environnements, qui leur servent d'habitats et de sources de nourriture. Les eaux douces hébergent aussi une mégafaune, des animaux de plus de 30 kg, dont

les dauphins d'eau douce (le seul cétacé de ce type d'environnement), les castors, crocodiles, tortues géantes, esturgeons, etc.

La flore est bien sûr limitée à la zone photique. Elle comprend deux catégories. Les plantes hydrophytes se développent entièrement dans l'eau ou en surface, leurs tiges et feuilles étant, soit sous l'eau, soit flottantes (nénuphars, myriophilles, élodées, renoncules aquatiques) ; elles se distinguent par de nombreuses exigences spécifiques : profondeur, luminosité, température, courant de l'eau, nature des substrats nutritifs. Les plantes hélophytes vivent sur les berges ou à proximité d'eaux stagnantes, mais avec des racines en permanence dans l'eau, ou peuvent être temporairement immergées (roseaux, laïches, baldingère, joncs, faux roseaux, massettes, etc.).

De nombreux sites à accès libre donnent des compléments d'informations sur les espèces des environnements d'eau douce. Celui de l'Office international de l'eau regroupe sous forme cartographique les connaissances scientifiques existantes. Des modèles spatiaux présentent la diversité des écosystèmes aquatiques, les tendances de leur évolution, les perturbations subies et les initiatives de conservation. D'autres sites sont riches en documents sur la biodiversité des milieux aquatiques et humides continentaux, littoraux, marins, montagneux, forestiers, etc.

Rôle des systèmes d'eau douce dans les cycles biologiques

Tout comme les autres environnements, les écosystèmes d'eau douce participent aux grands cycles des éléments nutritifs (carbone, azote, phosphore, etc.). Par exemple, les eaux stagnantes, en permettant la sédimentation de déchets ou de débris en suspension, participent à l'absorption et la modification de ces matières organiques. Ainsi l'azote « organique » stocké dans les débris végétaux ou animaux, une fois transformé par des bactéries, est restitué dans l'environnement sous forme de diazote gazeux, lui-même réinséré dans le cycle sous forme réduite (méthyl, $-CH_3$) par d'autres bactéries. Les eaux courantes jouent évidemment un rôle important de transporteurs de matériaux nutritifs variés.

Une hydrosphère profonde encore toute à découvrir

L'« eau profonde » de l'écorce et du manteau terrestre pourrait résulter d'échanges entre l'hydrosphère et le manteau se produisant lors de phénomènes volcaniques, au niveau des dorsales océaniques. Depuis longtemps, l'observation de la présence d'une importante quantité d'eau dans les nuages de fumées libérés par les volcans en activité avait suggéré que de l'eau devait être présente à plusieurs kilomètres de profondeur dans la croûte terrestre. L'analyse d'échantillons provenant du manteau et des magmas et laves rejetés lors de certaines éruptions volcaniques a confirmé cette présence jusqu'à 300 km de profondeur. Cette eau est présente sous forme de gouttes, incluses dans certains minéraux. Certains chercheurs pensent que l'eau piégée dans ces matériaux pourrait représenter une quantité au moins égale à celle présente en surface.

LA ZONE GAZEUSE : LA BASSE ATMOSPHÈRE

Cette zone est indispensable à nombre de catégories d'organismes en raison de sa composition en gaz, plus particulièrement oxygène, azote, CO₂ et vapeur d'eau. Son état physique et chimique est lié à celui des autres couches. Aucun organisme vivant n'en est un résident permanent, mais elle en contient en permanence une grande quantité : ceux-ci doivent leur présence, soit à un effet passif (transport par les courants atmosphériques), soit en raison de leur capacité à voler.

Parmi ces derniers, les insectes se maintiennent, pour la majorité, dans la zone de 10 mètres à partir du sol. Les oiseaux peuvent atteindre des hauteurs supérieures, mais généralement ne dépassant pas 1 000 mètres. Toutefois deux espèces détiennent un record d'altitude. Les oies à tête barrée (*Anser indicus*) migrent au-dessus des sommets de l'Himalaya, à plus de 9 000 mètres, malgré la rarefaction de l'oxygène. Un vautour de Ruppel (*Gyps rueppelli*) a été décrit comme responsable d'une collision aérienne à 11 300 mètres en Afrique de l'Ouest, en 1973.

Des pollens (de 7 à 20 μm de diamètre) sont transportés à des hauteurs élevées de l'atmosphère et sur des distances de plusieurs dizaines de kilomètres. Les graines peuvent y être nombreuses, disséminées suivant des mécanismes variés, parfois surprenants : les oiseaux en emportent efficacement sur de longues distances ; des animaux en libèrent lorsqu'ils défèquent, ou en transportent sur leur fourrure ; ou encore le vent les disperse lorsqu'elles tombent (barochorie).

Des micro-organismes sont présents partout dans l'air, associés à des corpuscules de terre ou des gouttes d'eau transportés par les courants d'air. On y trouve ainsi des espèces tant aquatiques que terrestres. Leurs concentrations varient selon les lieux, la période du jour et de l'année, et les conditions atmosphériques : de quelques dizaines loin des centres urbains à plusieurs dizaines de milliers dans l'air de villes très peuplées. Des sondes en ont prélevé à 9000 mètres d'altitude au large de l'Atlantique nord. Des bactéries des espèces *Micrococcus* et *Bacillus* et des champignons microscopiques (*Penicillium*) ont été trouvés jusqu'à 40500 et 49500 m, respectivement. La présence de micro-organismes, en particulier à de très hautes altitudes, est d'un grand intérêt : en effet leur survie indique qu'ils doivent présenter des capacités d'adaptation physiologique à la raréfaction de l'air et à la diminution des températures : il s'agit essentiellement de formes dormantes, des spores, capables de se « réveiller » dès qu'elles retrouveront un contexte favorable.

LES ENVIRONNEMENTS EXTRÊMES

Comment définir un environnement extrême ? Le concept d'extrême est assez flou, mais les conditions responsables d'états extrêmes sont bien définies : les valeurs « limites » des paramètres environnementaux (température, pression, pH, salinité, etc.) définissant les zones de vie usuelle, dite « mésophile », servent de référence pour constituer les limites des zones « extrêmes ». Un même écosystème peut être caractérisé par plusieurs paramètres « limitants ». Ainsi, dans les profondeurs marines coexistent l'absence de lumière, la

pauvreté en matière organique, de basses températures et une haute pression hydrostatique.

Le concept d'extrême est relatif : l'inhabitabilité d'un environnement pour certaines espèces ne l'est pas pour d'autres. Les limites varient en effet selon les groupes taxinomiques considérés. Ainsi la limite de salinité peut se situer à 100 à 250 g/L ; mais certains organismes vivent dans des eaux saturées en NaCl, soit autour de 370 g/L suivant la température, des valeurs dix fois supérieures à celle des océans. Le pH peut être trop acide dès 4 pour certains organismes ou trop alcalin dès 8 pour d'autres, les températures trop élevées dès 55 °C ou trop basses dès 20 °C. Quelques exemples parmi des animaux familiers donnent une idée de la diversité de la notion d'« habitat limite » : les mammifères d'élevage exigent des températures supérieures à -5 °C et inférieures à +32 °C : les bovins de -5 à +20, les chevaux de -5 à +25, l'Homme, s'il porte des vêtements, définit comme idéale une température de 20 à 26 °C ; une canicule à 35 °C est difficilement supportable pour un individu des zones tempérées, et « normale » pour quelqu'un vivant sous l'équateur. Les poissons peuvent vivre à quelques degrés en dessous de 0, les amphibiens jusqu'à -5 °C, et les reptiles s'abritent contre le froid dès 8 °C. Un environnement anoxique pour un micro-organisme aérobic devient favorable, et même indispensable, à des bactéries et archées anaérobies.

Il existe cependant des limites à partir desquelles l'inhabitabilité semble totale : ainsi, des températures supérieures à 121 °C semblent incompatibles avec la stabilité de la majorité des molécules organiques. Deux archées se développent juste en dessous de cette limite, *Pyrolobus fumarii* à 113 °C et *Methanopyrus kandleri* à 116 °C, et ne tolèrent que des valeurs légèrement inférieures !

Des conditions « extrêmes » existent même dans des environnements directement sous nos pieds, au-delà des premières dizaines de centimètres sous la surface du sol où tout apparaît *a priori* sans vie. Il en est de même dans l'environnement marin dès que l'on abandonne

la zone photique, dans les profondeurs où la lumière ne pénètre plus, où les températures diminuent tandis que la pression hydrostatique augmente énormément. En réalité, nombre de ces lieux, définis de façon anthropocentrée comme hostiles, ne sont jamais totalement exempts de vie. D'une façon générale, presque partout où la vie d'organismes macroscopiques se raréfie ou ne montre pas de traces, des organismes, en particulier microscopiques, dévoilent leur présence. Les espèces pour lesquelles de telles conditions extrêmes sont optimales, ou même indispensables, sont dites extrémophiles, par opposition à celles dites mésophiles, associées à des conditions qui nous sont habituelles, ou proches de celles-ci.

La vie dans tout environnement implique que les espèces qui s'y développent aient acquis au cours de l'évolution des mécanismes adaptatifs appropriés et efficaces. Ceux développés par les espèces extrémophiles sont originaux. Le monde des extrémophiles, dont les conditions de vie, physiques et/ou chimiques, présentent des similitudes avec celles de la Terre à ses origines, est d'un grand intérêt pour la compréhension de ces mécanismes. Les connaissances déjà acquises ont même généré des applications en biotechnologie. C'est à la description de cette partie de la biosphère que vont nous conduire les prochains chapitres.

4

L'énergie du vivant et la production de matière organique

Rien ne se perd, rien ne se crée : tout se transforme.

Antoine Laurent DE LAVOISIER.
Traité élémentaire de chimie, 1789

Les organismes vivants s'auto-construisent. Leur existence dans un environnement donné signifie que les conditions qui y règnent sont favorables à la production des matériaux nécessaires à leur construction : il s'agit de la disponibilité en éléments chimiques appropriés et en source d'énergie, et de conditions compatibles avec le déroulement de leurs activités physiologiques. Le corollaire est qu'un organisme résidant d'une façon stable dans un environnement donné est adapté aux conditions qui y règnent et à ses fluctuations.

La chimie des êtres vivants concerne principalement des molécules dont l'élément central est le carbone (C), auquel se fixent d'autres atomes de carbone et d'autres éléments principaux (H, N,

O, etc.). L'aspect le plus surprenant de cette chimie est la singularité du niveau de complexité de ses produits, inexistante dans le monde non vivant. Cette singularité est aussi celle de la Terre, seule planète connue au sein du Système solaire où existent des molécules carbonées aussi complexes, résultant de processus liés à la vie. Bien que d'une grande unicité de composition, puisque construites à partir d'un petit nombre d'éléments de base, ces biomolécules présentent une grande diversité d'organisation et de structure, et conséquemment de propriétés physiques et chimiques. Elles appartiennent à plusieurs familles : sucres (ou glucides), lipides, protéines, acides nucléiques (ADN et ARN), etc. La famille des protéines, de longues chaînes formées de successions spécifiques des vingt acides aminés, est la plus abondante, et aussi la plus variée, reflétant la diversité des espèces. Chaque cellule en compte plusieurs milliers de types. Une bactérie en possède, selon l'espèce, entre 2 000 et 10 000 différentes, une cellule de levure environ 6 275 et une cellule humaine au moins 20 000 (certaines estimations donnent 60 000 ou même 100 000). L'ensemble des protéines d'une cellule forme son protéome. Les molécules d'acides nucléiques, ces longues chaînes de nucléotides, forment la myriade de génomes caractérisant génétiquement chaque espèce.

Les organismes ont appris à maîtriser diverses sources d'énergie et à les exploiter pour produire leur matière organique à partir d'éléments minéraux simples fournis par l'environnement. La compréhension des mécanismes impliqués fait partie des grandes découvertes de la biochimie et de la biologie moléculaire de la seconde moitié du siècle dernier. Ces mécanismes sont présentés ici, en corrélation avec les notions utiles à la lecture des chapitres suivants.

LES BESOINS DU VIVANT

L'élément chimique de base avec lequel sont construites toutes les biomolécules est bien le carbone. Les voies de biosynthèse et de transformation de ces molécules sont très diversifiées. La réalisation

de ces processus exige, outre leurs éléments constitutifs, de l'énergie, et des « transporteurs » de cette énergie : ceux-ci sont constitués des couples donneurs/accepteurs d'électrons qui alimentent les réactions biochimiques.

La nature de la chimie au moment du passage non-vie à vie est encore une boîte noire auréolée d'une multitude d'hypothèses, dont quelques-unes seront envisagées à la fin de cet ouvrage. Toutefois trois observations peuvent être soulignées ici. (i) Dès son apparition sur Terre, la chimie du vivant sera une **chimie du carbone**. Ce sont en effet les propriétés structurales uniques de cet élément qui ont permis la construction de molécules de plus en plus complexes à partir d'un nombre limité d'éléments simples. (ii) Une caractéristique fondamentale de certaines molécules des organismes vivants (acides aminés, sucres) est leur **chiralité**, c'est-à-dire leur existence sous une seule de deux formes possibles, gauche et droite, dont l'une est l'image symétrique de l'autre (cf. Encadré 4.1). L'origine de l'homochiralité est objet d'hypothèses allant de biotique à abiotique, voire cosmique. (iii) L'invention de la **catalyse**, c'est-à-dire l'augmentation de millions de fois de la vitesse des réactions biochimiques grâce à l'aide de molécules protéiques, les enzymes, a permis que des réactions hautement improbables puissent s'effectuer rapidement.

ENCADRÉ 4.1 L'HOMOCHIRALITÉ, UNE PROPRIÉTÉ INDISPENSABLE AUX SYSTÈMES BIOLOGIQUES ?

Le terme chiralité (du grec *keir*, main) indique que certaines structures du monde vivant, mais pas seulement, sont organisées, comme nos mains ou nos pieds, sous deux formes structurales, gauche et droite, non superposables quoique construites des mêmes éléments. Cette asymétrie se manifeste à différents niveaux d'organisation d'un organisme vivant, ses organes, ses molécules, et jusqu'à des objets non vivants comme les minéraux, ou encore des particules élémentaires. Chez ces dernières, l'asymétrie devient la règle générale jusqu'à l'échelle cosmique.

Quoique connue depuis l'Antiquité, la chiralité n'est étudiée qu'à partir de 1840, avec les travaux de L. Pasteur, qui à cette date s'intéresse à la nature de dépôts, qu'il appelle tartrates, présents dans les tonneaux lors de la vinification. Ce sont des sels de calcium ou de potassium de l'acide tartrique, présents chez de nombreuses plantes dont le raisin. Ces sels, à partir d'une certaine concentration, précipitent sous forme de cristaux. Pasteur avait décelé que l'un d'eux, le bi-tartrate de potassium, est constitué d'un mélange de deux types de structures, dont il arriva à séparer les cristaux. Ces deux types, ou énantiomères I et II, avaient la propriété de dévier spécifiquement le plan de polarisation d'une lumière incidente polarisée linéairement, vers la droite pour le type I (forme dextrogyre, D), ou la gauche pour le type II (forme lévogyre, L), par rapport à un observateur qui reçoit la lumière. Cette propriété, la chiralité, liée à la nature des molécules concernées, existe chez plusieurs familles de molécules biologiques, comme on le découvrira plus tard : les acides aminés (sauf la glycine), les sucres, les lipides, l'ADN, etc. Dans ces molécules, chaque atome de C, s'il est lié à quatre atomes ou groupes d'atomes différents, acquiert une structure asymétrique, sous les deux configurations dites gauche et droite. Malgré leur identité chimique, les deux énantiomères ont des propriétés biologiques différentes, pouvant aller d'active à non active, et même à nocive. Des atomes de carbone liés à des éléments de même nature, tels le méthane, CH_4 , conservent une structure ayant un plan de symétrie, et sont donc non chirales.

La synthèse biologique ne forme que l'une des deux formes chirales, une propriété appelée « homochiralité », contrairement aux synthèses abiotiques qui produisent un mélange équimoléculaire des deux formes. Ainsi les acides aminés des organismes vivants sont majoritairement synthétisés sous la forme L, les sucres sous la forme D. Cependant des acides aminés de type D sont produits par de nombreuses plantes (riz, ail, pois) et certaines bactéries. Ils peuvent présenter une activité antibiotique. Chez l'Homme, certains acides aminés D comme la sérine et l'aspartate ont un rôle important dans le système nerveux central, d'autres sont impliqués dans certaines pathologies comme la schizophrénie.

Le carbone, élément central de toutes les molécules biologiques

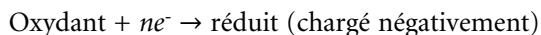
Le carbone présent dans l'environnement existe sous deux formes : minérale, ou inorganique (Ci), et organique (Co), celui de la matière organique (MO), spécifique de l'ensemble des organismes, actuels comme fossiles. Le Ci est omniprésent (atmosphère, sol, environnements aquatiques) sous forme de gaz, le CO_2 , ou hydraté sous forme de bicarbonate (ou hydrogénocarbonate HCO_3^-) quand il est dissous dans l'eau. Le Ci n'est directement utilisable que par les organismes producteurs primaires, dits **autotrophes** (des racines grecques « auto » : soi-même, par opposition à « hétéro » : autre, et « trophé » : se nourrir), l'ensemble des plantes et algues, le phytoplancton, certains organismes du bactérioplancton et de l'archéoplancton. Tous les autres organismes, animaux, champignons, protozoaires, autres espèces bactériennes et archées, dits **hétérotrophes**, ne peuvent utiliser que la forme Co, fixée dans des molécules synthétisées par d'autres organismes, raison pour laquelle ils sont dits « **producteurs secondaires** » de MO. Ces deux systèmes trophiques, auto- et hétérotrophie, se diversifient en fonction des sources d'énergie et des transferts et processus d'oxydo-réduction utilisés pour les synthèses.

L'énergie : nature et transferts

Les organismes vivants ont recours à deux sources d'énergie, définies par les préfixes « photo » et « chimio ». Les **phototrophes** exploitent les radiations lumineuses (photons) reçues du Soleil, selon des processus de **photosynthèse**. Les **chimiotrophes** utilisent l'énergie contenue dans les liaisons chimiques selon des processus de **chimiosynthèse**, c'est-à-dire d'oxydation de molécules inorganiques simples (hydrogène, sulfure d'hydrogène) ou de méthane. Les phototrophes sont l'ensemble des végétaux et certains micro-organismes (diatomées, certaines bactéries et archées), les chimiotrophes, tous les autres.

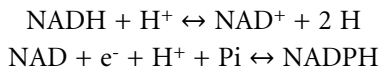
Les échanges et transferts d'énergie sous forme chimique associés à l'ensemble des réactions biochimiques correspondent à des réactions

dites d'**oxydoréduction**, ou **redox** (cf. Encadré 4.2). Les fonctions cellulaires comme la respiration et les fermentations sont des réactions de ce type. Leur fonction, primordiale, est de libérer l'énergie contenue dans certaines molécules pour l'utiliser pour promouvoir d'autres processus chimiques (synthèse d'autres biomolécules) ou physiques (contraction musculaire, mouvement, bioluminescence, etc.). Leur désignation dérive de l'observation faite au moment du décryptage du processus, qui montrait que la combinaison d'une molécule à de l'oxygène est toujours accompagnée d'une réaction dans laquelle une autre molécule perd l'oxygène auquel elle était associée. Dans ce processus, on définit comme « oxydée » la molécule qui reçoit l'oxygène et « réduite » celle qui le perd. La réaction d'oxydoréduction est associée à un échange irréversible d'électrons : une espèce chimique donne un ou plusieurs électrons à une autre qui le/les accepte. En fin de transfert, celle qui a donné est dite oxydée, celle qui l'/les a capté(s) est réduite. L'espèce susceptible de perdre un ou plusieurs électrons est le réducteur, celle qui les accepte est l'oxydant. Ces deux processus peuvent être schématisés par les demi-réactions suivantes :



L'échange peut aussi concerner des protons, particules chargées positivement : la molécule donneuse dans ce cas sera l'oxydant (en perdant une/des charge/s positive/s, il devient chargé négativement, donc réduit), et celle qui le/les accepte le réducteur. Ainsi un type de réaction redox fréquent dans les processus métaboliques de tous les systèmes vivants est le transfert d'hydrogène. Ce processus est réalisé (catalysé) grâce à une enzyme appelée déshydrogénase. La réaction enlève un H (déshydrogénation) à un donneur pour le transférer à un accepteur. Au cours de la réaction, H est décomposé en son électron et son proton. Ce dernier participera à la formation de molécules énergétiques. L'électron est capté par des molécules spécialisées dans ce type de réactions, groupées sous le terme « coenzymes » (« aides à l'enzyme »), qui les transfèrent à d'autres molécules *via* des chaînes

de transport d'électrons. Plusieurs coenzymes de ce type sont fondamentales en biologie, en particulier au cours de la respiration cellulaire : le NAD (Nicotinamide-Adénine-Dinucléotide) ou sa forme phosphorylée NADP, et la FAD (Flavine AdénosineDiNucléotide) :



Le symbole Pi désigne une molécule phosphorylée inorganique.

ENCADRÉ 4.2 HISTORIQUE DU CONCEPT D'OXYDORÉDUCTION – UNE ÉLUCIDATION LABORIEUSE

C'est dans la seconde moitié du XIX^e siècle que la chimie formalise le concept de réaction d'oxydoréduction. Justus Liebig montre, en 1830, que les agents dits de « combustion » (oxydation) conduisent à une perte d'hydrogène, tandis que ceux définis comme de « réduction » peuvent fixer cet hydrogène sur des substances organiques. Le chimiste Charles Gerhardt, son élève, définit ces notions dans son traité de *Chimie organique* de 1853 : oxyder une molécule organique, c'est la « ramener à des formes de plus en plus simples » en lui faisant perdre des atomes de C et de H. Ainsi, durant la respiration, une molécule de glucose, contenant 6 atomes de carbone, est d'abord transformée en deux molécules d'acide pyruvique, à 3 carbones chacune, puis celles-ci en molécules de CO₂. La réduction, au contraire, « consiste à compliquer des molécules simples » en leur ajoutant des atomes de C et de H. Quelques années après, en 1860, Marcelin Berthelot, dans son traité *Chimie organique fondée sur la synthèse*, définit l'oxydation comme une perte d'H sous forme d'eau ou d'acide carbonique (H₂CO₃). Les agents pouvant jouer le rôle d'oxydant sont nombreux : l'O₂ libre, des substances capables d'emprunter l'O₂ de l'air et de le céder à des matières organiques, des composés oxygénés de l'azote tels l'acide nitrique, etc. Les agents de réduction sont l'hydrogène libre, les hydracides (acides sans oxygène) H₂S, HCl, etc. Enfin, à la fin du XIX^e siècle, la réduction est aussi définie comme l'« électronégativité », une grandeur physique qui indique la capacité d'un atome à attirer ou à fixer des électrons provenant d'un autre atome.

Un donneur d'électrons est bien sûr l'oxygène. Mais d'autres molécules peuvent avoir des capacités similaires de perte d'électrons. Tout comme celles impliquant l'oxygène, ces réactions sont des oxydoréductions. Les différents donneurs d'électrons sont, soit des molécules minérales (H_2O , H_2 , H_2S ou d'autres composés soufrés, l'ion ferreux Fe^{2+} , ou ammonium, NH_4^+), soit de nombreuses molécules organiques (sucres, acides aminés, acides organiques, etc.). Les organismes utilisant ces donneurs sont dits **lithotrophes** dans le premier cas et **organotrophes** dans le second. Parmi les premiers, on trouve de nombreux procaryotes. Chez la grande majorité des végétaux et chez les Cyanobactéries, le donneur d'électrons est toujours l'eau. Chez les autres bactéries et les archées, ce n'est jamais l'eau mais des molécules minérales ou organiques, suivant les espèces.

Les voies énergétiques

Les quatre voies énergétiques utilisées dans le monde vivant sont la photosynthèse, les respirations aérobie et anaérobie, et la fermentation. Toutes transfèrent l'énergie initialement captée à des molécules d'ATP (Adénosine-TriPhosphate), universelles. L'énergie est ensuite libérée par hydrolyse d'une liaison phosphate, l'ATP étant alors convertie en ADP (Adénosine-DiPhosphate), et en phosphate inorganique (Pi) libéré (Figure 4.1). Chaque cellule ne possède que peu de molécules d'ATP, et en consomme de façon permanente ; elle doit donc les régénérer en continu par ajout d'un phosphate à l'ADP.

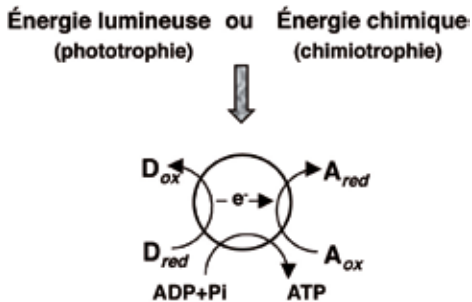
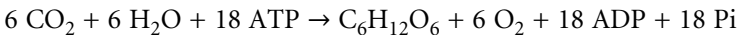


Figure 4.1 | Couple donneur D – accepteur A d'électrons et source d'énergie.

La photosynthèse : premier maillon de toutes les chaînes trophiques

Le processus photosynthétique permet aux organismes qui possèdent cette capacité de convertir l'énergie lumineuse en une énergie contenue sous forme de liaison chimique dans une molécule organique, en l'occurrence un carbohydrate (un sucre), le glucose. L'énergie accumulée dans ce sucre sera ensuite extraite et utilisée par l'organisme par le biais de l'une de deux voies possibles, la respiration cellulaire ou la fermentation. La réaction photosynthétique se déroule en deux phases. La première, dite claire, correspond à la captation de photons dont l'énergie, *via* un ensemble de réactions photochimiques, aboutit à la production de molécules d'ATP. La seconde, dite obscure, conduit à la synthèse de glucose (C₆H₁₂O₆) à partir de CO₂ en utilisant l'énergie fournie par l'ATP. La synthèse d'une molécule de glucose est représentée par l'équation globale :



Elle indique que pour former une molécule de glucose, il faut 6 molécules de CO₂ et 6 molécules d'H₂O et de l'énergie sous forme de 18 ATP. Lors de cette synthèse, 6 molécules de dioxygène (un déchet à ce niveau, mais un élément clé pour la vie sur notre planète !) sont relâchées. Le glucose, la molécule riche en énergie formée, joue ensuite un double rôle, en alimentant en énergie les réactions métaboliques cellulaires et en fournissant du carbone organique pour la création d'autres molécules biologiques (cf. § « Le double rôle du glucose : source d'énergie et de carbone organique »). Il peut aussi être mis en réserve, sous forme d'amidon chez les végétaux.

C'est chez les plantes, où il se déroule généralement dans les feuilles, que ce processus a été initialement compris. Là comme chez les algues, il y est réalisé au sein d'organites intracellulaires spécialisés dans cette fonction, les chloroplastes. Le nombre de ceux-ci varie de un par cellule chez les algues monocellulaires à une cinquantaine par cellule chez les plantes herbacées et jusqu'à 500 000 par mm² de feuille chez les autres plantes. De l'énergie lumineuse reçue par les feuilles,

10% sont réfléchis, 27% les traversent en raison de leur transparence partielle, soit environ 1/3, et sont donc perdus. Des 63% absorbés, 99% sont perdus sous forme de chaleur et seulement 1% participe à la photosynthèse. Le bilan énergétique est cependant très efficace puisque 40% de cette dernière portion de lumière sont convertis en énergie chimique. Pour comparaison, le rendement de cellules solaires à base de silicium des panneaux photovoltaïques n'est que de 15% des photons captés.

On estime à 450 GtC la quantité de carbone présente dans les végétaux terrestres, dont 15 GtC contenue dans les algues. Un arbre absorbe en moyenne entre 10 et 40 kg de CO₂ par an, et l'ensemble des végétaux terrestres 120 milliards de tonnes, soit à chaque seconde un total de 3 805 tonnes de carbone. La moitié en est incorporée en biomasse végétale, l'autre moitié retourne dans l'atmosphère à la suite de la respiration nocturne des végétaux qui, comme toute respiration aérobie, libère du CO₂. Le phytoplancton océanique absorbe chaque jour environ 30 millions de tonnes de CO₂, produisant ainsi environ 50% de l'O₂ que nous respirons (cf. Encadré 4.3).

ENCADRÉ 4.3 LA PHOTOSYNTÈSE « NON OXYGÉNIQUE »

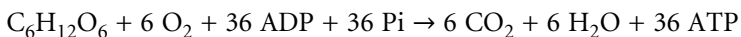
Les Thiorhodacées, ou bactéries pourpres, désignées ainsi en raison de leur forte teneur en carotènes, réalisent une photosynthèse « non oxygénique », c'est-à-dire ne libérant pas d'oxygène. Les pigments leur permettant d'utiliser la lumière sont des chlorophylles particulières, dites bactériochlorophylles. Ce sont des anaérobies strictes, phototrophes obligatoires. Elles forment deux sous-groupes, définis par leurs sources d'électrons : les pourpres sulfureuses utilisent des sulfites, sulfures, thiosulfates, les pourpres non sulfureuses de l'hydrogène. Parmi ces dernières, on peut citer *Rhodospseudomonas viridis*, l'espèce la plus étudiée de ce groupe, et *Rhodospirillum rubrum*. Deux groupes de procaryotes, les Cyanobactéries et, en conditions aérobies, les Chlorobactéries, ou bactéries vertes, réalisent une photosynthèse oxygénique.

La respiration aérobie

La respiration aérobie, une voie de fourniture d'énergie nécessaire au fonctionnement de nombre d'organismes, dont l'Homme, nous semble familière. C'est *a priori* une notion simple, mais dont le vrai sens est difficile à appréhender : on dit en effet que l'Homme et les animaux respirent, que l'on respire de l'oxygène, que l'Amazonie est le poumon de la Terre, etc. La chose se complique un peu puisque les plantes respirent la nuit. Puis on est dérouteré lorsqu'on apprend que l'oxygène est toxique pour certaines bactéries et archées qui elles aussi respirent. Tout devient plus cohérent lorsque le processus de respiration est examiné au niveau des réactions chimiques impliquées.

L'énergie est fournie par une chaîne de réactions d'oxydoréduction, dont la source d'énergie est ici des molécules organiques réduites, telles le glucose, dont la provenance initiale résulte du fonctionnement des organismes photosynthétiques, les producteurs primaires.

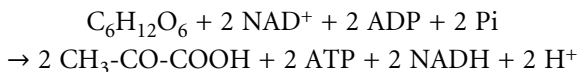
Les animaux, les plantes et les autres organismes aérobies utilisent l'oxygène atmosphérique de l'air ou celui dissous dans l'eau pour oxyder une molécule réduite, par exemple le glucose. L'oxydation libère l'énergie accumulée dans les liaisons entre les atomes de cette molécule. L'énergie récupérée est transférée à la molécule énergétique universelle, l'ADP. Le processus de respiration produit en outre des molécules « déchets », du dioxyde de carbone et de l'eau. L'oxydation d'une molécule de glucose peut se résumer par l'équation :



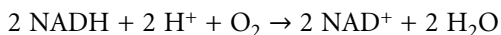
Cette réaction indique clairement que la respiration est la réaction inverse de celle de la phase obscure de la photosynthèse présentée plus haut.

La **phosphorylation oxydative** (ou chaîne respiratoire aérobie de transport d'électrons) participe à l'oxydation du glucose. Elle se déroule dans la membrane des mitochondries, où se trouve leur « chaîne respiratoire » chez les eucaryotes, et chez les procaryotes dans leur membrane cytoplasmique, qui abrite leur chaîne respiratoire.

C'est un processus complexe faisant intervenir la ré-oxydation des coenzymes réduits. L'oxydation complète du glucose est accompagnée de la réduction de NAD^+ . Il faut donc compléter la formule précédente suivant la réaction globale :



Au niveau de la membrane, les protons H^+ forment un « gradient de protons » qui permettra la synthèse d'ATP. L'oxygène intervient alors pour réoxyder les molécules de coenzymes selon la réaction :



Le double rôle du glucose : source d'énergie et de carbone organique

Le processus global des étapes suivantes se déroule en deux phases principales, la glycolyse et le cycle de Krebs. Chez les organismes eucaryotes, chacune de celles-ci se déroule dans un compartiment cellulaire précis, respectivement le cytosol, puis la matrice et la membrane des mitochondries, où se trouve leur « chaîne respiratoire ». Les procaryotes réalisent les deux premières phases dans leur cytosol, la troisième dans leur membrane cytoplasmique, qui abrite leur chaîne respiratoire.

La **glycolyse** est, comme l'indique son nom, la rupture d'une molécule de glucose, ceci afin d'en libérer l'énergie. Elle se déroule à peu près de la même manière chez presque tous les organismes. Elle consiste en une série de dégradations biochimiques, c'est-à-dire catalysées par des enzymes, aboutissant à l'obtention de deux molécules à 3 carbones, l'acide pyruvique, $\text{CH}_3\text{-CO-COOH}$. Le bilan énergétique global est de deux molécules d'ATP.

Le **cycle de Krebs** (dit aussi cycle de l'acide nitrique, ou des acides tricarboxyliques) prend la suite : en huit étapes, il aboutit à la dégradation de l'acide pyruvique. Au terme de ce cycle, les deux molécules d'acide pyruvique (donc la molécule de glucose initiale) auront produit 6 molécules de CO_2 . Sont aussi produits des intermédiaires

énergétiques et des molécules utilisées comme précurseurs pour la synthèse d'autres métabolites. Les intermédiaires énergétiques sont à la base de la fabrication de molécules d'ATP, qui représentent 90 % de l'énergie disponible au niveau cellulaire. Les molécules précurseurs sont à la base de la synthèse de cinq acides aminés, et d'autres voies de biosynthèse.

« La vie sans air » : respiration anaérobie et fermentation

« *La fermentation est la vie sans air* », écrivait Pasteur en 1857. L'air, ou plus exactement son oxygène, réputé à la base de la vie, ne l'est pourtant pas pour certains organismes, qui peuvent ou doivent s'en priver, du moins sous sa forme libre, c'est-à-dire non combiné à d'autres éléments. Les « anaérobies » sont tous des micro-organismes, bactéries et archées. Ils utilisent comme source d'énergie et de carbone des matériaux carbonés provenant de la décomposition partielle de la MO, éventuellement laissés comme déchets par des organismes aérobies. Ils sont classés, soit sur la base de leur besoin et/ou leur tolérance à l'oxygène, soit sur la base du produit final pour les voies fermentaires.

Le rapport à l'oxygène permet de distinguer trois catégories. Les aérobies facultatifs sont capables de vivre, soit en aérobiose (par respiration en présence d'O₂), soit en anaérobiose (par métabolisme fermentaire). Les microaérophiles ont besoin, selon les espèces, d'une quantité d'O₂ comprise entre 2 et 10 %, donc inférieure à celle de l'atmosphère (21 %). Les anaérobies obligatoires, ou stricts, pour qui l'oxygène libre est toxique, n'en tolèrent pas plus de 0,5 %, soit 42 fois moins que sa concentration dans l'air.

La **respiration anaérobie** est réalisée par certaines bactéries : il s'agit de l'oxydoréduction de sucres simples (monosaccharides) ou d'autres composés organiques, dans laquelle l'accepteur terminal d'électrons est en général une molécule minérale autre que l'oxygène : nitrate (NO₃⁻), dioxyde d'azote (NO₂), sulfate (SO₄²⁻), ion ferrique (Fe³⁺). Elle emprunte, comme la respiration aérobie, la voie de la

glycolyse. Les chaînes aérobies et anaérobies se distinguent aussi au niveau de leur dernière étape : la dégradation du glucose est moins complète ; cette chaîne énergétique est donc moins efficace.

Cette forme de respiration ne doit pas être confondue avec la **fermentation**, réalisée par de nombreux micro-organismes aérobies facultatifs et/ou obligatoires, qui utilisent comme accepteur final d'électrons une molécule organique comme le pyruvate. Ce processus conduit généralement à la conversion de glucides en acides, en gaz (principalement CO_2 et H_2 , en moindre quantité méthane, N_2 et O_2), ou encore en alcools pour produire de l'énergie (cf. Encadré 4.4). La dégradation de la matière à fermenter est donc partielle et le rendement énergétique, en termes d'ATP, plus limité que celui des autres voies énergétiques. Les matériaux de base pouvant être variés, les voies d'oxydo-réduction sont donc nombreuses. Le produit final de la dégradation sert à définir chacune de ces voies.

Les organismes fermentaires sont des procaryotes, bactéries et archées, et un nombre important de levures, qui ont diversifié leur capacité à utiliser de nombreuses sources énergétiques, grâce à une pléthore d'enzymes pouvant agir sur une large gamme de substrats organiques, multipliant ainsi les types trophiques. Un certain nombre de ces voies, et les micro-organismes concernés, sont bien connus, car intervenant dans des productions alimentaires et/ou industrielles. On parlera de fermentation lactique (les bactéries *Lactobacillus* et *Streptococcus*), alcoolique (les levures *Saccharomyces cerevisiae*, la levure de bière, ou *Candida utilis*), butyrique (la bactérie *Clostridium butyricum*), propionique (la bactérie *Propionibacterium*), acétique, etc., avec pour produit final, respectivement, l'acide lactique, l'alcool éthylique, l'acide butyrique, etc. Le microbiote intestinal, dont l'environnement est anoxique, concentre un ensemble de tels micro-organismes (cf. § « Le microbiote de l'Homme, son second intestin »). Les cellules musculaires peuvent aussi y avoir recours en condition de manque d'oxygène (anoxie). De grandes quantités de méthane sont produites par certains micro-organismes marins

anaérobies, à partir de gaz localisés dans les fonds marins. En fait, tout site où sont disponibles des composés organiques et d'où l'air est absent constitue un environnement favorable : les couches superficielles du sol, les sédiments marins, certains environnements corporels de nombreux animaux, dont l'Homme.

ENCADRÉ 4.4 LA FERMENTATION DE LA CELLULOSE

Une place spéciale, en raison de son importance écosystémique, revient à la fermentation de la cellulose, un complexe de chaînes de glucose. Principal constituant des parois des cellules végétales, elle représente 50% de la masse du bois (ou xylème) d'un arbre. On estime que 50% de la production mondiale annuelle primaire nette de biomasse est fixée sous forme de cellulose, soit 30 milliards de tonnes dans les environnements terrestres et 26,5 dans les environnements marins. La cellulose est le constituant le plus abondant de l'alimentation des herbivores.

La cellulose est le complexe le plus stable et l'un des plus résistants de la biosphère, d'où sa tendance à s'accumuler. Cette molécule est composée de molécules de cellobiose, un dimère de glucose, associées en longues chaînes pouvant atteindre jusqu'à 15 000 unités. Ces chaînes à leur tour forment des microfibrilles et des feuillets, qui se superposent dans les parois des cellules végétales, leur conférant une forte capacité de résistance.

La dégradation de la cellulose est le résultat de l'action de micro-organismes cellulolytiques aérobies et anaérobies, protozoaires, moisissures et bactéries. La plus grande partie de la cellulose est déposée dans la couche supérieure du sol, la litière, riche en micro-organismes aérobies. Des moisissures telles *Trichoderma reesei* et des bactéries du genre *Cellulomonas*, l'oxydent en CO₂. Puis, à quelques centimètres sous la surface du sol, en conditions d'anaérobiose, ce CO₂ est transformé en méthane par des archées du sol. Chez les herbivores, la cellulose absorbée dans leur bol alimentaire est décomposée par un consortium de micro-organismes présents dans leur tube digestif (cf. § « Le rumen, un fermenteur naturel de digestion de la cellulose »).

LES VOIES DE SYNTHÈSE DE LA PRODUCTION PRIMAIRE : LES GROUPES TROPHIQUES

La diversité des capacités métaboliques des organismes actuels est le reflet de la diversité des conditions existant sur notre planète. Elle nous offre un tableau, complexe mais cohérent, du fonctionnement de la biosphère. Cette diversité est le fruit d'une longue coévolution, chimique pour l'écosphère et biologique pour les organismes, construite au cours de l'histoire de la planète. C'est cette histoire, avec ses grands bouleversements physiques et chimiques, qui a créé la multitude d'environnements actuels. La diversité du métabolisme, et donc des organismes, trouve ainsi son origine dans l'adaptation de ces derniers à ces écosystèmes.

Pendant longtemps, la production de MO à partir du Ci présent dans l'environnement (l'autotrophie) et de l'énergie fournie par le Soleil a été considérée comme l'apanage des seuls végétaux (photoautotrophes). Ce concept, utilisé comme critère séparant le monde végétal du monde animal, s'est toutefois avéré insuffisant pour représenter l'ensemble du monde vivant. En effet, les phototrophes comprennent de nombreux micro-organismes, qui ne sont cependant pas des plantes, et les chimiotrophes incluent les champignons, qui ne sont pas des animaux. Par ailleurs, des organismes planctoniques récemment décrits, dits mixotrophes, présents dans tous les océans, ont la capacité d'utiliser les deux formes d'énergie, photo- et chimio-, pour leurs synthèses.

D'autre part, l'étude du monde microbien a montré l'existence d'une diversité métabolique plus ample que celle divisant le monde vivant en végétaux et animaux. En particulier, la complexité de leurs voies de production primaire de MO a nécessité d'enrichir les catégories initiales. Un nouveau critère, reflétant la nature des donneurs d'électrons, minéraux ou organiques, impliqués dans les voies d'oxydoréduction, a été introduit : respectivement, la lithotrophie et l'organotrophie. La combinaison de ces trois facteurs permet de distinguer les différentes voies de production de MO, les groupes trophiques.

On distingue ainsi 5 principaux groupes, définis, dans l'ordre, par la source d'énergie (chimio-, photo- ou mixo-), la source d'électrons (litho- ou organo-), et enfin la source de carbone (auto- ou hétéro-) (Tableau 4.1).

Tableau 4.1 | Les groupes trophiques.

Groupe trophique	Source d'énergie	Donneur d'électrons	Source de carbone
Photo-litho-autotrophie	lumière (photo-)	minéral (litho-) H ₂ O, H ₂ S, H ₂	inorganique (auto-)
Photo-organo-hétérotrophie		organique (organo-)	organique (hétéro-)
Chimio-litho-autotrophie	chimique (chimio-)	minéral (litho-) H ₂ S, H ₂ , Fe ²⁺ , NH ₃	inorganique (auto-)
Chimio-litho-hétérotrophie			organique (hétéro-)
Chimio-organo-hétérotrophie		organique (organo-)	organique (hétéro-)
Mixotrophie	lumière et/ou chimique	minéral et/ou organique	inorganique et/ou organique

Ces groupes trophiques sont les plus communs. Il est possible qu'il existe d'autres systèmes trophiques encore inconnus.

Les caractéristiques de deux groupes énergétiques, les phototrophes et les chimiotrophes, sont décrites ici. Certains processus spécifiques seront examinés suivant les besoins, dans les chapitres concernés.

Les phototrophes

Ces organismes forment la grande majorité de la biomasse totale présente sur la Terre. Les plantes représentent à elles seules 82 % du total de cette biomasse (450 GtC), les animaux n'en constituant que 0,3 %.

Des organismes phototrophes sont présents dans tous les écosystèmes recevant le rayonnement solaire, et dans les conditions artificielles utilisées dans certaines exploitations agricoles. Les végétaux peuvent en effet être cultivés sans terre à l'aide de solutions exclusivement minérales, processus dit d'hydroponie, ou culture hors-sol. Les milieux de culture hydroponiques contiennent tous les éléments chimiques (C, H, N, P, S, etc.) nécessaires aux synthèses de la plante, sous forme de composés minéraux. Ceux-ci sont distribués sur des matériaux inertes comme du sable lavé (pour en éliminer les contaminants) ou du gravier, qui jouent strictement un rôle de support physique, sans participation au métabolisme du végétal. Pour se développer sur de tels milieux, les plantes doivent être exposées à la lumière. Il s'agit donc là de photo-lithoautotrophie.

Les photo-lithoautotrophes comprennent tous les végétaux chlorophylliens, les Cyanobactéries, les Thiorhodacées et les Chlorobactéries (cf. Encadré 4.5). Le groupe des photo-lithohétérotrophes est représenté par un seul genre, *Thiobaca*, de la famille des *Chromatiaceae*.

La photosynthèse nécessitant la présence de lumière, tous les phototrophes doivent recourir, pendant les périodes obscures, à une autre voie énergétique, en l'occurrence la respiration aérobie. Ils utilisent alors comme source d'énergie une molécule organique, glucose ou autre, qu'ils ont précédemment produite. Ils sont donc photoautotrophes la journée, et chimiohétérotrophes la nuit.

Certaines plantes cependant peuvent vivre sans lumière, sous forme de parasites. Par exemple, *Monotropa uniflora* est une herbacée sans chlorophylle, donc incapable de réaliser une phototrophie ; elle se développe en parasitant un champignon ; celui-ci, aussi non phototrophe, dépend pour ses besoins en MO primaire d'un arbre (un conifère), à qui il fournit en retour des minéraux puisés dans le sol ; c'est une symbiose mutualiste. La mort de l'arbre entraîne celle du champignon, ce qui conduit à la disparition de *M. uniflora*. D'autres espèces végétales non chlorophylliennes, de la famille des Orobanches, vivent en parasites, chacune avec un hôte spécifique (colza, chanvre, tabac, melon, tournesol, tomate, etc.).

**ENCADRÉ 4.5 INVISIBLES ET SI IMPORTANTS
À LA SURFACE DES OCÉANS : LE PHYTOPLANCTON**

Le phytoplancton, un groupe de micro-organismes eucaryotes photoautotrophes, présente une grande importance écosystémique en tant que responsable de l'absorption journalière de 100 millions de tonnes de CO₂, libérant presque la moitié de l'oxygène produit au niveau planétaire. Son importance écosystémique tient au fait que la MO qu'il produit constitue la base de la chaîne alimentaire des organismes pélagiques, bien sûr, mais aussi des animaux benthiques. En effet, une partie de la matière libérée à la mort de ces micro-organismes sédimente en profondeur. Là, stockée pendant des centaines d'années, elle constitue une source d'énergie et d'aliments pour de nombreux organismes vivant sur le fond des océans.

Le phytoplancton couvre une diversité taxinomique de l'ordre de 40000 espèces, de dimensions entre le micron et quelques millimètres. Les plus petits sont pélagiques, flottant à la surface des eaux ; les plus grands forment des colonies gélatineuses fixées sur des sédiments ou sur les roches côtières découvertes par les marées. Il inclut les micro-algues, les diatomées et les dinoflagellés. Les Cyanobactéries ont longtemps été incluses dans le phytoplancton en raison de leur capacité phototrophique (elles étaient anciennement appelées algues bleues-vertes). Elles sont actuellement classées dans le bactérioplancton.

Les organismes du phytoplancton sont sujets à une forte poussée printanière en raison de la luminosité croissante de cette saison, et d'une augmentation de la richesse en sels nutritifs résultant des crues hivernales des fleuves. Ceux-ci déversent en effet dans les mers les sels dont ils se sont chargés, en particulier des nitrates et des phosphates.

La photo-organoautotrophie constitue un type métabolique peu répandu. La source d'énergie est toujours la lumière et le CO₂ la source de carbone, mais la source de protons et d'électrons est un composé organique (alcool, acide acétique ou autre molécule) présent

dans l'environnement. Y appartiennent essentiellement des bactéries, les Athiorhodacées, des organismes peu connus présents dans des environnements aquatiques. Certains organismes photolithotrophes y ont recours de manière transitoire. Un exemple en est la bactérie pourpre non sulfureuse *Rhodospseudomonas viridis*.

Les chimiotrophes

La chimiotrophie est utilisée par l'ensemble des animaux, les champignons, tous les micro-organismes eucaryotes non phototrophes et de nombreuses bactéries et archées. Selon les organismes, les donneurs d'électrons sont plus ou moins nombreux.

Les **chimiolithotrophes** ne sont représentés que par des procaryotes, bactéries comme archées. Certains animaux de la macrofaune, comme des vers tubulaires et des mollusques bivalves, utilisent indirectement ce métabolisme grâce à des associations « symbiotiques » avec des bactéries, comme nous le verrons (cf. § Cycles biogéochimiques et conservation de la matière ; Chapitre 7).

Les bactéries et archées chimiolithotrophes se distinguent par la nature de leur donneur d'électrons. Celui-ci est du soufre (espèces sulfoxydantes), chez de nombreuses espèces du genre *Thiobacillus*, ou chez l'archée *Sulfolobus acidocaldarius*, qui se développe dans des sites volcaniques riches en soufre, à haute température (80-95 °C) et forte acidité. Le fer ferreux (Fe^{2+}) est utilisé par des bactéries ferroxydantes comme *Thiobacillus ferroxydans*, l'ammonium (NH_4^+) ou le dioxyde d'azote (NO_2^-) (bactéries nitrifiantes) par le genre *Nitronomas*. Ces organismes sont généralement autotrophes. Cependant, certains utilisent l'oxydation de molécules organiques simples réduites comme le méthane. C'est le cas des genres bactériens *Methylomonas* et *Methylococcus*, et des archées de la famille des Méthanosarcinales, des organismes très peu connus. Cette voie est particulièrement importante dans les fonds océaniques, où les suintements de méthane sont abondants : s'y développent des communautés très nombreuses, qui, grâce à cette capacité métabolique, sont des producteurs primaires dans des chaînes trophiques variées.

Les **chimioorganotrophes** ont à leur disposition comme donneurs d'électrons une longue liste de composés organiques réduits, reflétant le vaste nombre d'habitats qu'ils peuvent occuper. Leur source primaire d'énergie est une molécule organique. Ils utilisent l'une ou l'autre de deux voies énergétiques, la respiration et la fermentation. En général, ces organismes n'assimilent pas le CO_2 , mais recourent à du Co produit par d'autres organismes. Ils sont donc hétérotrophes. À ces types trophiques appartiennent l'ensemble des animaux, les champignons, de nombreux micro-organismes eucaryotes non phototrophes et de très nombreuses bactéries et archées.

COMMENT LES ORGANISMES VIVANTS SE CONSTRUISENT

Chez tous les organismes, le cycle de vie d'une cellule est le résultat de milliers de réactions biochimiques qui s'entrecroisent et sont régulées dans le « but » de la construire, la faire fonctionner, l'entretenir et la reproduire dans l'environnement dans lequel elle se trouve. Sa production de MO procède dans des sites cellulaires variés : cytoplasme, membrane, organites plus ou moins spécialisés. Ce schéma très général, vrai pour toute cellule, couvre beaucoup de variantes selon les catégories (plantes, animaux, et surtout micro-organismes). De ce vaste domaine, seuls quelques principes régissant les mécanismes de production de MO primaire, les voies de sa transformation, et la nature de l'énergie utilisée, seront présentés. Nous aurons recours, de temps en temps, à quelques notions enfermées... dans nos livres du lycée ! Le lecteur peut décider de survoler cette partie, quitte à y revenir ultérieurement !

Le métabolisme : synthèses et transformations des molécules biologiques

L'ensemble des réactions chimiques impliquées dans la production et la transformation de MO constitue le métabolisme, un processus à deux faces, l'anabolisme et le catabolisme (des racines grecques « ana », en haut, construire, et « cata », en bas, détruire). Toutes ces réactions biochimiques sont réalisées grâce à des enzymes.

Le catabolisme est l'ensemble des réactions permettant la dégradation de composés organiques complexes (protéines, ADN, lipides, glucides, parois de peptidoglycane ou de cellulose, etc.) en molécules simples, organiques et/ou minérales. Les éléments utilisés pour la construction des organismes, initialement puisés dans l'environnement, sont restitués aux écosystèmes à leur mort, et seront recyclés pour l'édification de nouveaux organismes. Ainsi, les chaînes protéiques sont fragmentées en chaînes plus courtes (peptides), puis en leurs acides aminés constitutifs. Les petites molécules (acides aminés, sucres ou autres) ainsi libérées peuvent être réutilisées comme métabolites, ou subir un catabolisme complet jusqu'au niveau de molécules élémentaires minérales comme le CO_2 et l'eau. La finalité du catabolisme est simple : détruire pour reconstruire en recyclant les matériaux de base.

Un aspect fondamental du catabolisme est que toutes les réactions de dégradation sont accompagnées d'une libération d'énergie, dont une partie est utilisée par l'organisme, et l'autre dissipée sous forme de chaleur. L'énergie produite est stockée dans des molécules d'ATP et des transporteurs d'électrons (NAD et FAD), utilisées comme « monnaies d'échange » pour la réalisation de la majorité des réactions biochimiques, comme nous l'avons vu. La chaleur générée par le catabolisme joue un rôle important chez les animaux endothermiques (oiseaux et mammifères dits à « sang chaud ») : elle leur permet de maintenir constante leur température corporelle, permettant ainsi à leur métabolisme de fonctionner en condition optimale.

L'anabolisme est l'inverse du catabolisme : c'est la construction des constituants cellulaires (des précurseurs puis des macromolécules) à partir de molécules simples, minérales ou organiques. L'anabolisme est réalisé à travers de nombreuses « voies », ou « cycles », universels ou spécifiques à certains groupes d'organismes (en particulier de micro-organismes), activés selon les molécules primaires disponibles. Ces processus nécessitent un apport d'énergie, laquelle est généralement fournie par l'hydrolyse d'ATP ou le pouvoir réducteur accumulé dans les molécules de NAD et de FAD.

De la synthèse des matériaux à l'édification d'une cellule

Comment se bâtit une cellule ? Nous prendrons comme exemple celui de la bactérie très étudiée et relativement simple *E. coli*, modèle qui peut être représentatif de nombreux aspects de la construction des cellules en général. Son habitat naturel est l'intestin de mammifères. C'est une cellule microscopique en forme de bâtonnet, d'environ 1 micron de long. *E. coli* est chimio-organohétérotrophe aérobie facultative. L'oxydation de Co et l'énergie qui en est libérée, convertie en ATP, sont les points de départ d'une série de réactions métaboliques similaires à celles qui sont présentes dans toute cellule vivante.

Notre petite *E. coli* possède un remarquable « pôle industriel ». Ainsi dans des conditions où 40 minutes suffisent pour sa reproduction (durée d'un cycle moyen), à chaque seconde sont produites 6 000 molécules de lipides, 1 500 de protéines, 5 d'ARN, et tant d'autres. Pendant ce cycle, se sont déroulées quelque 2 000 réactions métaboliques ; 22 millions de molécules de lipides et 2,4 millions de protéines, de 1 800-1 900 types différents, ont été synthétisées ; 4,6 millions de nucléotides ont été polymérisés pour produire une deuxième molécule d'ADN. De tous ces produits, une partie est destinée au fonctionnement proprement dit de la machinerie cellulaire : entretien, réparations d'éventuels dégâts structurels, transport de produits là où leur présence est requise, assemblages des complexes protéiques pour la construction des structures cellulaires (membranes, appendices, ribosomes, etc.). C'est de cette complexité qu'émerge la vie. Mais aussi admirables que puissent paraître ces chiffres, un autre aspect ne l'est pas moins, celui de la qualité des produits synthétisés. Les machineries cellulaires qui produisent chacune des protéines et molécules d'ADN ne le font pas sans quelques imperfections. Ainsi un gène quelconque, soit environ 1 000 nucléotides, a une fréquence de mutation de l'ordre 1×10^{-7} , soit 1 mutation de ce gène dans une population de 10^7 cellules. Ces erreurs sont relativement fréquentes, par exemple de l'ordre 1 pour 10^6 nucléotides assemblés dans un chromosome. En fait elles sont reconnues, prises en charge et donc

la plupart du temps corrigées par d'autres machineries cellulaires spécialisées dans les fonctions de contrôle de qualité et de réparation.

Microscopique ne signifie donc pas nécessairement simple ! Et c'est aussi le cas du cycle de division d'*E. coli*. Quelques dizaines de minutes suffisent pour qu'elle se reproduise dans des conditions favorables, c'est-à-dire des nutriments appropriés présents en abondance, une température de 37 °C et une bonne oxygénation. Dans des conditions moins favorables mais encore permissives, ce temps s'allonge jusqu'à atteindre une dizaine d'heures ou même plus. C'est le cas par exemple dans le côlon des mammifères, dont celui de l'Homme. Cette reproduction, apparemment simple lorsqu'on l'observe au microscope optique, est à l'échelle moléculaire d'une complexité prodigieuse. Dès sa naissance, la bactérie synthétise et assemble tous ses constituants pour doubler ses structures et ses organites, dont son chromosome. Au terme de ces synthèses, elle atteint une dimension « critique », double de celle de départ. Devenant alors « cellule mère », elle se divise en deux cellules « sœurs » identiques, héritant chacune d'un chromosome. Chacune de celles-ci parcourra le même cycle tant que des nutriments seront disponibles (cf. Encadré 4.6).

Si chacune des sœurs reproduit le même processus en 20 minutes, la population passe alors à 4 cellules, puis 8, et ainsi de suite. C'est une croissance exponentielle. Il est souvent difficile de comprendre sans le recours à quelques images ce que représenterait une telle croissance si ces bactéries pouvaient disposer d'une quantité illimitée de nutriments dans des conditions restant stables : notre petite cellule, de 10^{-12} cm³ (mille milliardièmes de cm³) aurait produit après 45 heures 4×10^{39} descendantes, soit un volume de biomasse de 4×10^{27} cm³, l'équivalent du volume terrestre !

Ce cycle est remarquable aussi par la coordination nécessaire entre les processus de « croissance » proprement dite et de contrôle de l'héritage chromosomique, ceci en absence de tout système de reproduction sexuée. Ainsi, à une même température de 37 °C, la durée nécessaire au doublement de taille peut varier, en fonction des

ENCADRÉ 4.6 RÉALISATION DE CONDITIONS DE CULTURE EN LABORATOIRE – L'EXEMPLE DE LA BACTÉRIE *ESCHERICHIA COLI*

Malgré la complexité de composition des molécules organiques d'une cellule bactérienne telle *Escherichia coli*, les nutriments nécessaires à leur synthèse sont simples (N, P, S, K, Fe, Na, Ca, Mg, Cl, etc.). Fournis sous forme minérale (par exemple KH_2PO_4 , $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, CaCl_2 , MgSO_4), ils forment le « milieu » de culture. Un certain nombre de micronutriments (ou oligoéléments) exigés en quantités très restreintes, sont normalement présents en concentration suffisante dans l'eau utilisée comme solvant général. Une source de carbone, qui ici doit impérativement être organique, doit être fournie : ce peut être un sucre (généralement du glucose), de l'acétate, ou encore des triglycérides. Elle est en général aussi utilisée comme source d'énergie et de pouvoir réducteur (donneur d'électrons). Certains mutants ayant perdu la capacité de synthèse d'un ou plusieurs intermédiaires métaboliques (acides aminés, vitamines, etc.) exigent l'ajout de ces produits. Enfin, *E. coli* étant aérobic facultative, l'oxygène est l'accepteur d'électrons préférentiel pour sa croissance. Il est fourni grâce à l'insufflation d'air stérile. Le pH du milieu est ajusté à la neutralité. La croissance a lieu habituellement à 37 °C.

conditions, de 20 minutes à plusieurs heures, pendant que la durée de reproduction de l'ADN reste assez fixe à 40 minutes. Un contrôle minutieux entre ces deux aspects est donc indispensable.

QUI MANGE QUI, QUI EST MANGÉ À SON TOUR ? CHAÎNES ET RÉSEAUX TROPHIQUES

Tous les organismes photo-lithoautotrophes, en tant que producteurs primaires (P) de MO, forment le niveau premier d'un classement des organismes sur la base de leurs besoins nutritionnels. Les autres, dits consommateurs, ou producteurs secondaires, sont divisés en plusieurs ordres en fonction de leurs relations de prédation. Ceux appartenant à l'ordre C1, les herbivores, se nourrissent directement

de la MO primaire ; l'ordre C2 inclut des carnivores qui se nourrissent d'organismes de l'ordre C1 ; l'ordre C3, aussi appelé superprédateur, correspond à d'autres carnivores se nourrissant d'organismes du groupe C2. Un superprédateur est placé à l'extrémité d'une chaîne alimentaire, donc ne constitue pas lui-même une proie, au moins dans son aire naturelle de répartition. Les décomposeurs prennent la matière que représente l'ensemble des producteurs primaires et consommateurs, pour la transformer, permettant son recyclage.

Caractéristiques des réseaux trophiques

Tous les organismes d'une biocénose d'un écosystème, flore, mégafaune, et micro-organismes, participent donc à un réseau, ou chaîne, trophique. Ces liens trophiques sont souvent représentés sous forme d'une chaîne dont la suite des maillons indique les flux de nutriments et d'énergie impliqués. Une autre représentation est une pyramide à quatre étages qui, de la base au sommet, représentent la succession producteurs, C1, C2 et C3. À chaque étage peut être indiqué le nombre d'individus, la biomasse et/ou l'énergie correspondant. Cette représentation permet une visualisation des changements quantitatifs associés à la chaîne. Il s'agit, dans les deux types de représentation, de schémas simplifiés des interactions existant au sein des écosystèmes naturels, où le nombre de chaînes est beaucoup plus élevé. En outre ces chaînes ne sont pas isolées, mais interconnectées, formant des réseaux dont la complexité peut être difficile à représenter sans le recours à une modélisation informatique.

Ces réseaux trophiques constituent en fait des cycles fermés, puisque la matière transformée (minéralisée) par les décomposeurs retourne aux producteurs. Au total, au cours du processus, aucune énergie n'est créée ni détruite. Cependant, à chaque passage d'un maillon vers le suivant, la quantité d'énergie transmise, accumulée sous forme de biomasse, diminue d'environ 10%. En effet seule une partie de l'énergie entrant à chaque maillon est convertie en biomolécules, l'autre, liée aux processus métaboliques mis en jeu, est dissipée sous forme de chaleur.

ENCADRÉ 4.7 LE COÛT ÉCOLOGIQUE DE LA PRODUCTION DE VIANDE POUR LA NUTRITION HUMAINE

D'après l'Institut national de recherche pour l'agriculture et l'écologie (INRAE), la production de 1 kg de viande bovine est associée à l'émission de 27 kg de gaz à effet de serre (la fonction de rumination des bovins) et, en France, à environ 50 litres d'eau. Les estimations qui donnent un chiffre de 15 000 litres d'eau par kg de viande comptabilisent le total de l'eau nécessaire, soit, outre l'abreuvement des animaux, l'irrigation des cultures fourragères qui les nourrissent, et la transformation de la viande (environ 3-4% du total).

Ainsi une biomasse initiale d'une tonne d'herbe ne permet d'obtenir au niveau C3 que 1 kg de biomasse (cf. Encadré 4.7). Cette perte apparente d'énergie à chaque passage entre niveaux trophiques limite le nombre d'individus au sein des maillons de la chaîne.

Le principe des réseaux trophiques est le même pour tous les écosystèmes, forêt, sol, environnement marin, etc. Leurs différences tiennent aux mécanismes de production de MO primaire, au nombre et à la nature des organismes impliqués, à la longueur des chaînes trophiques, etc. Par exemple, dans un réseau d'environnement marin, les producteurs primaires seront des algues, du phytoplancton et/ou des bactéries phototrophes. Les consommateurs diffèrent selon la nature du producteur primaire, reflet d'un environnement particulier, comme le montrent les quelques exemples suivants :

- Algues (P) → Mollusques (C1) → Chabot (poisson carnivore) (C2) → Saumon royal (C3)
- Diatomées (P) → Krill (C1) → Baleine bleue (C2) → Orque (superprédateur) (C3)
- Phytoplancton (P) → Zooplancton (C1) → Sardine (C2) → Thon (superprédateur) (C3)
- Gland de chêne (P) → Écureuil (C1) → Buse (oiseau rapace) (C2)

– Feuilles (P) → Chenille (C1) → Oiseau (C2) → Chat domestique (prédateur) (C3)

Les biomasses du monde vivant – Quelques chiffres et réflexions

Les biomasses mondiales varient énormément suivant les types d'organismes (Tableau 4.2). La biomasse d'un groupe ne reflète pas le nombre d'individus de ce groupe, la masse individuelle étant très variable selon les espèces : par exemple un chêne pèse 1 tonne et une cellule bactérienne 1×10^{-13} g. Le nombre total d'arbres sur Terre est de 30 000 milliards (dont 390 milliards pour la forêt amazonienne, et environ 11,5 milliards pour celles de France). Or un seul gramme de sol de ces forêts héberge de l'ordre d'un milliard de bactéries. Et la biomasse de l'ensemble des procaryotes (bactéries plus archées), soit 14 % de la biomasse totale, dépasse de loin celle des animaux qui pourtant, quels qu'ils soient, sont chacun plus gros de plusieurs ordres de grandeur !

Tableau 4.2 | Biomasses mondiales de divers types d'organismes.

Organismes	Plantes	Bactéries	Champignons	Archées	Protistes	Animaux	Virus
Masse en GtC	450	70	12	≥ 7	4	2	0,2
en % du total	82	13	2	≥ 1	0,7	0,3	0,03
Population totale	30×10^9	$\geq 5 \times 10^{30}$	inconnue	$\geq 5 \times 10^{29}$	inconnue	inconnue	$\geq 1 \times 10^{31}$

CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES ET CONSERVATION DE LA MATIÈRE

La vie, pour être perpétuée sur la planète, nécessite que les matériaux prélevés dans l'écosphère par les organismes vivants y retournent au terme de la vie de ces derniers. De tels processus impliquent l'existence de cycles de construction/transformation/dégradation de la MO, dont l'échelle de temps peut être très variable selon l'origine de la biomasse et l'écosystème considéré.

La biosphère comme système fermé

Les échanges de matériaux intra-biocénose et environnement/biocénose intervenant au cours de ces cycles sont complexes en raison de la structure de la biosphère, avec ses nombreux compartiments interconnectés, et de la diversité des types trophiques des organismes résidants. Deux règles s'appliquent cependant à l'ensemble : au cours de ces cycles : (i) les éléments minéraux et ceux constituant la MO voyagent d'un compartiment à l'autre au fur et à mesure de leurs transformations ; (ii) la biosphère est un système clos, c'est-à-dire que ces transformations n'entraînent pas de perte de matière ni d'énergie, ou, formulé autrement, la masse de chaque élément reste constante.

L'eau, par exemple, subit des transformations abiotiques (évaporation-condensation) et biotiques (assimilation par les organismes vivants), mais sa masse globale reste constante. Sous forme libre, elle chemine, suite aux précipitations et à la fonte des neiges et des glaces, depuis les surfaces continentales, *via* rivières et fleuves, jusqu'aux mers et océans. Durant ce parcours, l'évaporation en reconduit une partie vers l'atmosphère sous forme de vapeur, dont les gouttelettes se condensent pour finalement retomber sur la surface de la Terre. Intégrée dans la matière vivante de la biocénose, elle sera libérée suite à la dégradation de cette biomasse.

Il en est de même pour le CO_2 : les végétaux l'absorbent comme base de synthèse de molécules de glucose (photosynthèse), puis, au cours de leur métabolisme, en une kyrielle de molécules organiques. Celles-ci sont elles-mêmes substrats de nouvelles transformations qui, chez les végétaux comme chez leurs consommateurs, le ramènent à sa forme initiale, libéré dans l'atmosphère.

Chacun des éléments chimiques participant à la formation et au fonctionnement des organismes vivants est soumis à un tel cycle, dont la complexité et la durée dépendent de sa nature. Le cycle du carbone, l'élément de base des biomolécules, illustre ces caractéristiques.

Le cycle du carbone

Le carbone occupe le seizième rang d'abondance relative des éléments de la croûte terrestre. Sa répartition est fortement inégale, les deux plus grands réservoirs étant les roches sédimentaires et l'océan, la partie superficielle de la Terre étant la plus pauvre, hors atmosphère. Comme nous l'avons vu, il est présent dans toutes les molécules biologiques.

Tableau 4.3 | Masses de carbone dans les compartiments terrestres.

Compartiment	Lithosphère	Hydrosphère	Atmosphère	Bio-sphère	MO
Masse (GtC)	50-100 × 10 ⁶	39 000	760	5 000	610

Le carbone est présent sur Terre sous deux formes, inorganique et organique. Les composés minéraux sont le CO₂ gazeux, ou sous forme de carbonate dissous dans l'eau, et le calcaire (carbonate de calcium, CaCO₃) des roches. Le carbone organique, l'élément de base de l'ensemble des molécules organiques, y est lié à d'autres atomes de C et/ou d'autres éléments (H, O, N, P, etc.). Il circule entre les différents réservoirs de la biosphère à travers des processus physicochimiques et biologiques. Ces derniers le font passer de formes minérales à molécules organiques (photosynthèse) et inversement (respiration et certaines fermentations) (Figure 4.2). Il est présent sous forme insoluble (carbonate de calcium) dans les coquilles (mollusques, etc.) et les os des organismes à squelette solide.

La vitesse de recyclage d'un état à un autre dépend des compartiments considérés. Le carbone stocké dans les roches sédimentaires, en particulier les schistes, formés au cours des temps géologiques, suit un cycle long, ou lent, se déroulant sur des milliers ou millions d'années ; il ne nous concerne pas ici. Le cycle court (inférieur au siècle) impliquant les êtres vivants, est directement lié aux processus biologiques qui interviennent dans ses transformations entre formes organiques et Ci, dont le CO₂ atmosphérique. Sa durée varie entre quelques

mois (environnements marins) et quelques années (environnements terrestres avec des sols actifs). Ces différences reflètent la durée de vie des organismes vivant dans ces environnements : un arbre vit de quelques années à plus d'un siècle, pour certains jusqu'à 1 000 ans, tandis que la durée de vie d'un organisme du phytoplancton est de l'ordre d'une journée.

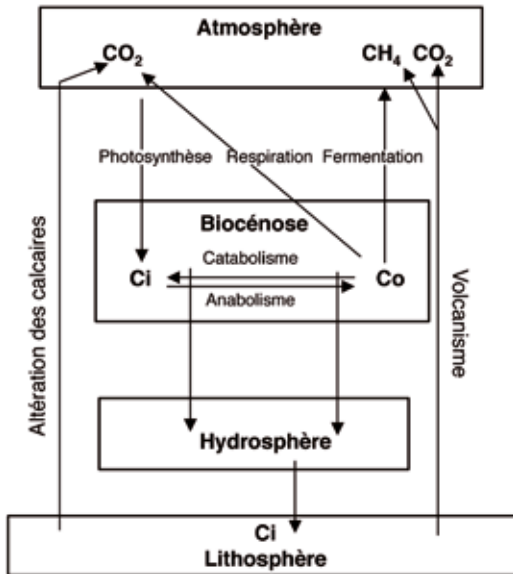


Figure 4.2 | Le cycle du carbone (Modifiée d'après <http://www2.ggl.ulaval.ca>).

DES SYSTÈMES NUTRITIFS BASÉS SUR DES INTERACTIONS – LA SYMBIOSE

Les cohabitations d'organismes divers ont engendré une invention qui s'est avérée fructueuse, la syntrophie (selon l'étymologie, se nourrir ensemble). Il s'agit d'une interaction nutritionnelle obligatoire à bénéfices réciproques entre deux organismes : une espèce excrète un nutriment issu de la dégradation d'un aliment primaire nécessaire à une autre espèce qui ne sait pas le synthétiser, permettant ainsi son développement. La consommation de cet élément équilibre

l'environnement, permettant au processus de continuer. Au cours de l'évolution, avec la diversification des espèces, se sont développées diverses formes associatives. Une forme d'association étroite, établie de façon durable, est appelée symbiose, littéralement « vie ensemble ». L'un des partenaires est un procaryote, l'autre (ou les autres) pouvant appartenir à des catégories différentes. Le symbiote procaryote peut être fixé à l'extérieur de son partenaire (ectosymbiote) ou être établi dans l'un de ses organes internes (endosymbiote). Si tous les membres de l'association tirent avantage de l'association, on parle aussi de mutualisme. Ce rapport peut être obligatoire ou non, et peut concerner de façon différente chacun des partenaires.

La forme qui nous intéresse ici est la symbiose nutritionnelle, qui permet le déroulement d'une voie nutritionnelle dont chacun des membres ne sait l'accomplir que partiellement. Les cas de symbioses de ce type sont fréquents et essentiels non seulement pour les partenaires, mais aussi pour l'équilibre de l'ensemble de la chaîne trophique. Un exemple courant en est les lichens, des associations stables et reproductives entre un champignon et une algue ou une Cyanobactérie. Dans ce cas, le rapport est si efficace qu'il a permis à ces organismes d'être ubiquitaires. Un autre cas est la symbiose entre des bactéries du genre *Rhizobium* et des légumineuses : les premières, capables de transformer l'azote gazeux en molécules organiques, transfèrent cet aliment à la plante (une sorte d'engrais naturel), qui en retour fournit à la bactérie un habitat protégé au sein de ses racines. Ce processus revêt une importance primordiale dans l'équilibre du cycle de l'azote de la biosphère.

D'autres types de rapports ne sont pas caractérisés par un bénéfice réciproque : le **commensalisme** permet à un seul des partenaires de tirer avantage de l'association, mais sans nuire à son(ses) associé(s). Le **parasitisme** fonctionne au strict bénéfice de l'un des partenaires. C'est le cas de beaucoup d'infections microbiennes et virales : l'agent infectieux ne peut se développer qu'au sein d'un hôte, lequel dans beaucoup de cas meurt au cours de l'infection.

Des symbioses successives à l'origine des eucaryotes ?

Les cellules eucaryotes sont apparues sur Terre au cours du Précambrien, il y a environ 1,5 milliard d'années, soit un milliard d'années après les cellules procaryotes. Deux types d'hypothèses initiales ont été proposés pour expliquer leur origine : une émergence à partir d'une lignée ancestrale unique du monde vivant, qui se serait différenciée au cours de l'évolution à la suite d'accumulations de mutations, ou une (des) association(s) symbiotique(s) entre cellules procaryotes, qui auraient ensuite évolué vers la forme eucaryote. Ces hypothèses sont basées principalement sur des comparaisons entre les deux types de cellules : traits originaux *versus* traits communs. Il est actuellement admis qu'il n'y a pas eu de véritable intermédiaire monocellulaire de la transition procaryote-eucaryote. L'hypothèse la plus largement admise propose l'endosymbiose d'une archée hébergeant une α -protéobactérie (une bactérie pourpre). Cette capacité de symbiose concorde avec la capacité des archées actuelles à établir des relations étroites avec d'autres cellules, y compris eucaryotes. L'archée aurait pu exploiter l'hydrogène pour produire du méthane, un déchet métabolique que l'endosymbiote, un méthylotrophe aérobie facultatif, aurait pu fermenter avec production d'hydrogène : un scénario idéal d'échanges entre partenaires ! La bactérie possédant une voie respiratoire classique, la symbiose pourrait avoir entraîné sa transformation, au cours de l'évolution, en mitochondrie, siège de l'activité respiratoire de la nouvelle cellule hôte.

Récemment (2020), cette théorie a été revue par Purificación Lopez-Garcia et David Moreira (CNRS et Université Paris-Saclay) sur la base des propriétés d'une d'archée nouvellement décrite, Asgard. Celle-ci a été découverte et identifiée en 2015 par l'équipe de Thijs Ettema (Université d'Uppsala), par reconstitution de son génome à partir d'extraits de sédiments profonds d'une source hydrothermale de l'océan Arctique. Cet organisme constituerait un super-embranchement présentant certaines caractéristiques jusque-là considérées comme exclusives des eucaryotes. D'après les auteurs,

une première endosymbiose se serait établie entre une Asgard productrice d'hydrogène et une δ -Protéobactérie sulfato-réductrice, suivie d'une seconde endosymbiose avec une α -Protéobactérie aérobie facultative utilisant le soufre comme accepteur d'électrons. Cet assemblage permet le recyclage des divers produits métaboliques. L' α -Protéobactérie se serait ensuite transformée en mitochondrie.

Au futur le dernier mot ?

Le rapport mutualiste entre un puceron et une bactérie

Arcytophron pisum, le puceron, se nourrit exclusivement de sève de pois. Or ce nutriment est pauvre en composés azotés ; en particulier, il ne contient que quatre des vingt acides aminés nécessaires à la synthèse des protéines. L'insecte peut en synthétiser onze ; mais les neuf autres, très rares dans la sève, lui sont pourtant indispensables. C'est une bactérie, *Buchnera aphidicola*, qui vient à son secours. Celle-ci réside dans des organes spécialisés de l'insecte, dits bactériocytes, situés de part et d'autre de son tube digestif. Au nombre d'environ une centaine, ils hébergent plus de 10 millions de cellules de *Buchnera*. La symbiose établie entre ces bactéries et le puceron conduit la première à fournir au puceron les 9 acides aminés critiques, ainsi que des vitamines. La bactérie, au cours de l'évolution consécutive à cette symbiose, a perdu les gènes codant pour les 11 acides aminés fabriqués par le puceron, gènes devenus non essentiels puisque leurs produits lui sont fournis par ce dernier. En revanche, elle a conservé les gènes codant pour les 9 acides aminés essentiels au puceron. L'étude du génome des deux organismes a montré que le processus de partage de l'information génétique entre eux est très développé, cette coévolution rendant leur symbiose non seulement nécessaire mais aussi très spécifique. *Buchnera* possède un des plus petits génomes connus pour un procaryote, moins de 400 gènes. Considérant la dimension moyenne d'un génome bactérien, on peut estimer qu'elle a perdu plus de 2 000 gènes.

La symbiose est donc ici un mutualisme obligatoire puisque les deux partenaires ne peuvent pas vivre l'un sans l'autre. Le processus

s'est développé jusqu'à assurer la transmission des bactéries aux futures générations de pucerons : la descendance du puceron reçoit les bactéries directement de la mère.

Ménages à plus de trois : les termites

Les termites sont des organismes sociaux comptant dans le monde environ 2 600 espèces, dont 70 % en régions tropicales et 30 % en zones subtropicales. Quatre groupes, définis en fonction de leur type nutritionnel, ont cependant un point commun, une nutrition basée sur la ligno-cellulose : les « termites inférieurs » sont xylophages, littéralement consommateurs de bois mort et d'herbes ; les membres des trois autres groupes, « supérieurs », se nourrissent pour les premiers de bois mort, lichen, herbe et feuillage, pour les deuxièmes de la MO superficielle de la litière, et enfin pour les troisièmes de la couche minéralisée de la litière. On doit à ces organismes la dégradation d'environ 30 % de la production primaire terrestre, associée à environ 2 à 4 % des émissions totales de CH_4 et CO_2 . La ligno-cellulose, le constituant principal du bois, forme les parois des cellules végétales, et est responsable de leur forme et de leur rigidité ; elle est constituée de polysaccharides (> 80 %), protéines et lignines (10 à 20 %). Les polysaccharides comprennent cellulose, hémicellulose et pectines. La cellulose est formée de fibres de chaînes pouvant inclure jusqu'à 15 000 unités de glucose par chaîne. L'hémicellulose, un groupe hétérogène de polysaccharides ramifiés, permet le pontage entre les fibres de cellulose. La lignine est composée de macromolécules polyphénoliques. Les pectines sont des polysaccharides de structures complexes.

Malgré leur renommée de xylophages, les termites ne savent pas digérer le bois ! L'insecte assure, par broyage grâce à ses mandibules, la réduction du bois en fragments qu'il peut avaler. La digestion est réalisée grâce à des symbiontes microbiens logés dans la section moyenne de leur intestin, hypertrophiée et pauvre en oxygène. Ces microorganismes savent cataboliser les constituants de la ligno-cellulose. Leur symbiose avec les termites permet de convertir en énergie 95 % de la nourriture de ces derniers en 24 heures. La population microbienne

responsable de cette minéralisation inclut plus de 300 espèces, réparties entre bactéries, archées, protozoaires et champignons. Les rapports entre ces diverses populations sont complexes, avec des bactéries libres dans l'intestin postérieur, d'autres attachées aux protozoaires et d'autres encore hébergées dans leur cytoplasme. Chez les termites inférieurs, elle est dominée par des protozoaires flagellés d'une dizaine d'espèces pouvant représenter 30% du poids sec d'un termite. La communauté bactérienne (10^7 - 10^{11} cellules/animal) est majoritairement représentée par des Spirochètes (genre *Treponema*) et des *Fibrobacteria*, libres ou eux-mêmes ectosymbiotes des flagellés. Le protozoaire *Trichonympha agilis*, endosymbionte du termite inférieur *Reticulitermes speratus*, héberge de façon permanente deux espèces de bactéries, *Candidatus Endomicrobium trichonymphae* et *Candidatus Desulfovibrio trichonymphae*. Ces deux bactéries contribuent de façon spécifique, l'une à la fermentation des monosaccharides en acétate, CO_2 et H_2 , l'autre à la biosynthèse de plusieurs acides aminés et co-facteurs (produits facilitant des processus biochimiques, tels les ions métalliques, les co-enzymes), et à l'oxydation de l'hydrogène.

Chez certains termites supérieurs, dits champignonnistes, la population est divisée en ouvriers bâtisseurs ou foreurs, qui assurent la survie de la colonie et nourrissent les larves, et en soldats, qui protègent les œufs. Les ouvriers ingurgitent les matériaux végétaux, en prédigèrent partiellement la cellulose avec leurs propres enzymes, et rejettent ce digest sous forme de boulettes. L'accumulation des boulettes forme une sorte de « meule » sur laquelle se développe un champignon du type *Termitomyces*, que les termites « cultivent ». Le champignon dégrade la MO de la meule, et les produits ainsi formés sont absorbés par les ouvriers. Les enzymes du tube digestif de ces derniers et de leurs bactéries symbiotiques achèvent la digestion.

Le microbiote de l'Homme, son second intestin

Un exemple important de symbiose est celui de la flore du côlon (microbiote) de nombreux animaux dont l'Homme. Il s'agit ici aussi d'une relation entre un hôte et une population variée de symbiotes.

L'Homme ne peut digérer ni les polysaccharides des fibres végétales (cellulose et pectines), dont les produits de fermentation (comme le butyrate) sont une source d'énergie importante, ni les produits libérés par la desquamation naturelle des cellules de l'intestin. Ces digestions sont réalisées par une riche flore intestinale constituée de bactéries, archées, protozoaires et champignons. Les bactéries, anaérobies obligatoires, et les archées, méthanogènes anaérobies, sont largement majoritaires. Leur nombre total est de l'ordre de 10^{12} /g de matière fécale. Parmi les 160 espèces bactériennes dominantes, représentant de très nombreux genres, la moitié est présente de façon régulière, avec un socle de 15 à 20 espèces, appartenant en particulier aux genres *Faecalibacterium* et *Ruminococcus*, commun à tous les individus. Ces organismes trouvent dans l'intestin une riche source d'aliments (amidon, cellulose, nombreux polysaccharides, lipides et protéines), et un environnement présentant des paramètres de température, pH et niveau d'hydratation favorables. Ces symbiotes synthétisent certaines vitamines (du groupe B et K) et trois acides aminés « essentiels » (*i.e.* que l'Homme ne sait pas produire), leucine, isoleucine et valine. Ils interviennent aussi dans l'absorption d'autres constituants, dont les acides gras.

Les produits finaux de ces fermentations sont surtout de l'acétate, du propionate et du butyrate. Ces molécules sont absorbées par les cellules de la muqueuse du côlon et utilisées par celles-ci comme source complémentaire de carbone et d'énergie. Ce processus produit 7 à 10 % de l'énergie totale fournie par la digestion, une quantité correspondant au « seuil de survie ». Par ces activités, la flore du côlon est ainsi un second site de digestion, un organe en soi.

La complexité des interactions entre les populations des différents genres du microbiote est loin d'être appréhendée. Des études récentes ont montré que chaque individu a son propre microbiote, vraie empreinte personnalisée à côté de celle de son génome, complétant sa « carte d'identité biologique ». Ces études suggèrent que l'on pourrait distinguer des groupes de populations selon la nature des espèces dominantes de leur microbiote.

D'autres organes ont aussi leur propre microbiote. Chez l'Homme, des déséquilibres dans sa composition sont à la base de pathologies non seulement métaboliques mais aussi immunitaires, neurologiques ou du développement. Ceci montre l'importance, et le côté obligatoire, de la relation entre les partenaires de cette symbiose.

Le rumen, un fermenteur naturel de digestion de la cellulose

Une particularité des ruminants par rapport à d'autres herbivores (chevaux, lapins, etc.) est qu'ils disposent d'un estomac à plusieurs compartiments, spécialisés chacun dans l'une des étapes de la transformation du fourrage, et constituant un système très efficace de digestion, en particulier pour la cellulose. Une autre caractéristique de ce processus de digestion est que les aliments sont transférés de nombreuses fois entre l'estomac et la bouche de l'animal, étape de rumination. Cette rumination permet d'assurer un fin broyage des matériaux ingérés. Le système digestif d'une vache est ainsi constitué de quatre compartiments (parfois dénommés estomacs). Le premier, le plus proche de la bouche, est le rumen (ou panse). Le plus grand en taille (environ 200 litres, il occupe les deux tiers de la cavité abdominale de l'animal), il permet à la vache d'ingérer, au cours d'une seule nutrition, de grandes quantités de nourriture : environ 70 kg d'herbe en été par jour, et pour certains élevages bien plus, et 50-80 litres d'eau. La nourriture arrive peu mâchée dans le rumen, où elle ne séjourne que le temps d'être transformée en petites boules, ou bols alimentaires, qui sont alors recouvertes de micro-organismes formant le microbiote du rumen (cf. Encadré 4.8). Ce contenu stomacal fait des allers-retours entre rumen et bouche jusqu'à ce que les fragments atteignent environ 0,5 mm, soit pendant 8 à 12 heures. Ce processus, en augmentant l'interface entre aliments et micro-organismes, favorise les activités enzymatiques de dégradation de ces derniers. Peut alors commencer la digestion proprement dite, grâce aux enzymes dégradatives de ce microbiote.

ENCADRÉ 4.8 LE MICROBIOTE DU RUMEN

Ce microbiote est riche et diversifié : des bactéries, pour plus de la moitié (environ 200 espèces pour un total de 10^{10} à 10^{11} /mL de liquide du rumen), des archées, en nombre minoritaire, des protozoaires (10^4 à 10^6 /mL ; 40% de la biomasse), des champignons (10^3 à 10^5 /mL) et des virus, dont des bactériophages (de l'ordre de 10^7 à 10^9 /mL).

Les bactéries peuvent être définies par l'activité enzymatique impliquée et le substrat métabolisé : glucidolytique (dégradation des glucides), fibrolytique (digestion des fibres de cellulose, hémicellulose et pectines : *Fibrobacter succinogenes*, *Ruminococcus albus* et *flavefaciens*, *Butyrivibrio fibrosolvens*), amylolytique (conversion de l'amidon en sucres : *Streptococcus bovis*, *Ruminobacter amylophilus*, *Succinomonas amylolytica*, *Selenomonas ruminantium* et *Prevotella ruminicola*), etc. Dans le rumen, ces populations sont constamment ingérées par prédation par les protozoaires, qui s'en nourrissent. Toutefois leur vitesse de multiplication, bien supérieure à celle des protozoaires, assure le maintien du système. Les archées, peu abondantes, ne participent pas directement à la digestion ruminale. Néanmoins, en incorporant l'hydrogène produit au cours du métabolisme méthanogène des bactéries, et en réduisant du CO_2 , elles ont un rôle fondamental, sans lequel l'excès d'hydrogène inhiberait les activités fermentaires et perturberait le fonctionnement du rumen : un bel exemple de syntrophie. Les protozoaires, dans leur majorité, secrètent des enzymes protéolytiques, fibrolytiques et amylolytiques, contribuant à la digestion des particules ingérées. L'espèce *Endotinium caudatum* est une des plus abondantes. Les champignons, des genres *Neocallimastix*, *Piromyces* et *Caecomyces*, secrètent des enzymes participant à la digestion des glucides, selon des mécanismes peu connus. Enfin les virus présents dans le rumen y jouent un rôle encore bien indéterminé.

Les conditions physicochimiques du rumen, un pH compris entre 5,5 et 7, une anoxie totale et une température comprise entre 39 °C au début de la digestion (environ 1 °C au-dessus de la température corporelle de l'animal), et 41 °C au cours des fermentations suivant le repas, sont favorables au développement des organismes anaérobies stricts du microbiote. Cette étape dure 24 à 48 heures. Intervient alors le second compartiment de l'appareil digestif, le bonnet (ou réticulum, ou réseau) : il s'agit en fait d'un tamis qui trie les aliments entrant dans le compartiment suivant, le feuillet (ou omasum), le troisième estomac. Là, à partir de la « bouillie » qui arrive, l'eau, le sodium, le phosphate, et d'autres substances volatiles sont assimilés, et les aliments insuffisamment fermentés retournent vers le réticulum. Les aliments suffisamment fermentés passent dans la caillette (ou abomasum), le véritable estomac, les trois autres étant considérés comme des pré-estomacs car ils n'assurent que la digestion microbienne. Les dernières étapes sont assurées par les sécrétions biliaires et pancréatiques de l'animal, et l'acide chlorhydrique présent dans la caillette, puis par l'intestin. La MO synthétisée par les micro-organismes du rumen y est digérée, fournissant à l'animal la majeure partie des acides aminés dont il a besoin. Le processus dans sa totalité nécessite environ trois jours depuis l'ingestion du fourrage. Les gaz érucés, principalement du méthane, représentent une perte de l'ordre de 10 % de l'énergie ingérée. Ils contribuent en outre à augmenter la concentration des gaz à effet de serre autour de notre planète.

5

Les sols des zones tempérées, habitats d'une vie intense

« Placenta » de l'humanité... cathédrale du vivant
qui abrite des micro-organismes, des insectes, des bactéries,
des virus, essentiels à la vie des plantes et à la production
d'oxygène.

Marc-André SELOSSE¹, 2022

Avant d'amorcer notre voyage à la découverte de lieux lointains et plus ou moins inhospitaliers de la biosphère, cette première étape nous conduira à explorer l'espace le plus proche de nous, le sol, inséparable de notre existence : celui que nous foulons tous les jours pour nous rendre au travail, à l'école, ou lors de promenades dans les parcs ou les bois. Le mot « sol » désigne la très mince couche de terre recouvrant les roches émergées. Les sols décrits dans ce chapitre sont

1. Muséum d'histoire naturelle de Paris.

ceux des zones tempérées, situées, dans chaque hémisphère, entre le tropique (latitude 23° 26') et le cercle polaire (66° 33').

Lorsqu'on se promène dans un bois, on est accompagné du bruissement des feuilles mortes foulées par nos pieds, du craquement de brindilles de bois écrasées, ou du bruit assourdi de fruits mûrs qui tombent, préambule à la libération de leurs graines. On a rarement la perception que ces bruits sont ceux de la litière, une mince couche (quelques centimètres d'épaisseur). Celle-ci, présente dans la majorité des sols tempérés, est fortement associée au sol sous-jacent : dans ces deux espaces, vie et mort se succèdent dans un cycle répété à l'infini. Un tel sol est en effet un lieu plein de surprises et de merveilles si on le regarde d'un peu près. C'est aussi, ou malgré cela, encore un grand inconnu.

UN ÉCOSYSTÈME COMPLEXE, RICHE ET DYNAMIQUE

Tout sol d'une zone tempérée est un écosystème complexe par sa composition, riche en biodiversité, et dynamique en raison des activités abiotiques et biotiques qui s'y déroulent de façon permanente. Les caractéristiques des sols (composition chimique, disponibilité et circulation des nutriments organiques, granulométrie, hygrométrie, épaisseur, etc.) et leur relative instabilité, liée à leur constitution en trois phases (liquide, solide et gazeuse) créent des conditions difficiles pour ses habitants, même dans des sols de zones tempérées : des déplacements laborieux, une hétérogénéité des ressources nutritionnelles, une hygrométrie variable (Chapitre 3). En outre, le fonctionnement et la stabilité de ces biomes sont liés aux interactions qu'établissent les populations de surface (la litière) et celles proprement telluriques, au sein de réseaux trophiques.

Le nombre d'espèces, sans parler du nombre d'individus, des populations des sols tempérés est loin d'être connu avec précision. On estime qu'en ont été décrits à ce jour qu'environ 5%. L'ensemble des organismes vivant dans le sol est souvent regroupé sous le terme « édaphon ». Cependant la définition de ce mot peut prêter

à confusion, puisqu'elle prend la signification de biocénose, soit de l'ensemble des organismes vivants, ou représente seulement les animaux et les végétaux. Nous utiliserons donc les termes de faune pour le monde animal, flore pour celui des végétaux, et micro-organismes pour l'ensemble des protistes, micro-champignons, procaryotes (bactéries et archées) et virus.

***Des fonctions multiples réalisées en coordination
par des populations diversifiées***

Au sein de tout écosystème, des relations trophiques s'établissent entre producteurs primaires de MO et consommateurs. Ici, des circuits plus complexes doivent s'établir puisque ces relations concernent non seulement les populations à l'intérieur de chacun des compartiments, hypogé (de surface, la litière) et épigé (du sol), mais aussi entre les populations de ces deux compartiments, qui doivent fonctionner de façon synergique. L'absence permanente de lumière dans le sol implique qu'il n'existe pas d'organismes photosynthétiques, autotrophes, donc producteurs primaires, strictement telluriques. Les plantes ne sont pas *stricto sensu* des organismes du sol puisque vivant aussi dans le compartiment aérien, mais participent à sa « vie » à travers leurs racines. La MO du sol est donc principalement produite par les plantes *via* la photosynthèse de leurs parties aériennes, et par l'ensemble des populations, plantes incluses, *via* la décomposition de leur matière organique (feuilles, débris, arbres morts, etc.).

Les populations du sol, y compris dans sa litière, comptent des animaux (herbivores, carnivores, nécrophages), des champignons, des protistes et des procaryotes (bactéries et archées), les trois dernières catégories étant les plus abondantes et les plus diversifiées. Tous sont des consommateurs, et certains en outre des décomposeurs.

Le tableau global est donc celui d'échanges permanents et obligatoires d'énergie et de nutriments entre le compartiment aérien, la litière, et celui du sol. Différents rôles peuvent être répertoriés, réalisés dans chaque cas par des catégories spécifiques d'organismes

ou de réseaux entre ceux-ci (Tableau 5.1). Les micro-organismes, en particulier procaryotes, tiennent une place essentielle dans ces chaînes nutritionnelles.

Tableau 5.1 | Rôles des divers constituants du sol (*Modifié d'après M.C. Girard et al., Sols et Environnement, 2005 ; Dunod*).

Fonction	Nature des organismes
Décomposition de la matière organique	Invertébrés détritivores, champignons, bactéries (dont Actinomycètes)
Recyclage de la MO et des nutriments	Racines, insectes, vers de terre, petits vertébrés, mollusques, micro-organismes variés
Échanges gazeux et séquestration du carbone	Principalement micro-organismes et racines, agrégats créés par la méso- et la macrofaune
Entretien de la structure du sol	Invertébrés fouisseurs, racines, mycorhizes, micro-organismes
Régulation des processus hydrologiques	Invertébrés fouisseurs, racines
Relations, symbiotiques ou non, avec les plantes, dont leurs racines	Micro-organismes de la rhizosphère (<i>Rhizobium</i> , Cyanobactéries, mycorhizes), Actinomycètes, fourmis
Dépollution	Phytoremédiation (systèmes racinaires des végétaux) Détoxification (principalement micro-organismes)
Suppression d'organismes nuisibles	Plantes, mycorhizes, autres champignons, bactéries, nématodes, collemboles, vers de terre, prédateurs

Litières et sols : des usines de transformation et de recyclage de la MO

Dans les sols surmontés d'une litière, l'ensemble des feuilles mortes, tiges d'arbres, fragments de branches, d'écorces, déchets et

cadavres d'animaux en décomposition constitue un substrat désigné par l'expression « matière organique fraîche » (MOF). Dans les sols dont les retombées de matériel végétal sont faibles et/ou variables (sols à végétation spontanée, prairies, sols cultivés), la litière est beaucoup moins abondante ou pratiquement inexistante. Leurs matières organiques proviennent essentiellement des parties aériennes éventuelles et des racines, des déjections et cadavres d'animaux, et éventuellement d'engrais (cf. Encadré 5.1).

La MOF est un ensemble de produits de dimensions, de nature et de complexité variées. Sa transformation en une MO directement assimilable passe par de nombreuses étapes, dont chacune met en jeu des groupes d'organismes spécialisés. La première consiste en la fragmentation de ses éléments. Cette opération est effectuée par une faune d'« ingénieurs des litières », constituée d'une sous-classe

ENCADRÉ 5.1 LES LITIÈRES : ABONDANCE ET PARAMÈTRES DE DÉCOMPOSITION

La production annuelle de litière varie en fonction d'un grand nombre de paramètres : climat, saisons, altitude, latitude, fertilité du sol, biome, âge et peuplement des communautés végétales et, non moins important, gestion des sols par l'Homme. La production moyenne est estimée, en tonnes par hectare, à 1 à 3,5 (forêt boréale ou alpine), 5,5 (zone tempérée), 11 (zone intertropicale), et 1 à 7 (prairie).

La litière est considérée comme la principale source de nutriments des écosystèmes terrestres. La quantité disponible en est cependant généralement faible, sa consommation étant plus rapide que sa production. En effet sa vitesse de décomposition dépend de nombreux facteurs de nature biotique (composition et abondance des populations de décomposeurs, valeur nutritive de la MOP) et abiotique (climat, caractéristiques physico-chimiques des sols, dimensions des fragments de la MOF). Elle varie de moins d'un jour à plusieurs mois, voire milliers d'années, engendrant de grandes différences spatio-temporelles de disponibilité.

d'araignées microscopiques, les acariens, et d'une sous-classe de myriapodes, les chilopodes ou centipèdes. Ils piétinent la MOP au cours de leurs déplacements, la découpent grâce à leurs systèmes buccaux et/ou leur appareil digestif, la dispersent au sein de la litière et à différents niveaux du sol par leurs déplacements et l'élimination de leurs boulettes fécales. Cette phase aboutit à la formation de MOP (MO particulière), des agrégats de dimensions microscopiques. La seconde phase, dite d'incorporation, correspond au transfert de la MOP dans les premières couches des horizons du sol. Dans ce processus interviennent des « ingénieurs du sol », une macrofaune de vers de terre anéciques (des vers endogés), des termites et des fourmis.

La décomposition de la MOP va alors commencer. Elle consiste en la transformation de molécules organiques en molécules minérales (minéralisation) en deux étapes : une minéralisation primaire de la MOP dite « jeune », et une minéralisation secondaire, dite aussi « des produits stables », comme l'humus. La première étape est rapide ; elle conduit à la libération de substances nutritives par désagré-gations et dépolymérisations successives des matières organiques. Elle fait intervenir la faune du sol et des micro-organismes décom- poseurs (champignons, bactéries et archées) organisés, soit en colonies isolées, chacune formée de centaines de milliers d'individus, soit en biofilms, recouvrant la surface de la MOP. Ces organismes excrètent des enzymes qui détruisent les liaisons chimiques des constituants de la MOP, libérant des molécules plus simples (H_2O , CO_2 , acide nitrique, sulfates, phosphates, sucres, molécules azotées telles l'am-moniac, etc.). Ils utilisent les sucres comme source de carbone et d'énergie. Cette matière peut aussi être assimilée par les plantes et les micro-organismes autotrophes.

La MO « moléculaire » ainsi obtenue peut aussi migrer en profon- deur, pour constituer l'humus. L'étape de minéralisation secondaire concerne cet humus, éventuellement formé depuis de nombreuses années. C'est un processus très lent. On estime que 2 à 3% en sont

traités par an. Elle aboutit à la production de molécules minérales, dont le carbone sous forme de CO_2 .

La minéralisation de la MO peut être ralentie ou bloquée par son adsorption sur les minéraux du sol, dont la fraction argileuse. Elle devient alors réfractaire à la dégradation enzymatique, et peut rester dans cet état pendant des durées plus ou moins longues.

L'ensemble de ces processus peut être considéré comme l'équivalent de l'activité d'un pôle industriel, d'une usine de prétraitement puis de décomposition de la MOF. Cette activité aboutit à la restitution au sol de tous les éléments qui y ont été prélevés par les organismes qui se sont développés dans celui-ci ou sur sa surface.

SYSTÈME RACINAIRE DES VÉGÉTAUX ET RHIZOSPHERE

Avec leurs 386 000 espèces connues, les plantes représentent 82 % de la biomasse de l'ensemble de la biosphère, dont 20 % forment leur partie racinaire. Elles jouent un rôle crucial dans le fonctionnement et la structuration du sol : leur partie aérienne, par son activité photosynthétique, produit de la MO ; leurs racines s'y ancrent pour leur permettre de résister au vent et aux pluies intenses, et y prélèvent leurs éléments nutritifs, hors CO_2 . Le système racinaire est si important pour la vie de la plante et la qualité du sol qu'il est considéré par certains comme un « nouveau continent ». Il présente une grande diversité de structure et d'architecture selon les espèces et la nature du sol.

Une racine principale émet des radicelles de premier, deuxième, troisième, etc., ordres, jusqu'à formation d'un réseau. Des poils absorbants, constitués d'une unique cellule, apparaissent sur les derniers centimètres de ces racines. Ils y forment un écheveau qui assure le ravitaillement de la plante en eau et éléments minéraux. Cette extension du système racinaire correspond à un développement considérable de l'interface racine-sol. Pour certains arbres ayant plusieurs millions de poils absorbants, leur longueur totale atteint 10 à 15 km. Le réseau des betteraves sucrières représente 10 km sur 1 m² de sol.

Celui de certains blés atteint 30 km par km² ; si on le considère jusqu'à une profondeur de 1 m, un hectare de blé peut contenir jusqu'à plus de 300 000 km de système racinaire.

Les racines sont aussi d'importants « ingénieurs » de la structuration du sol. Elles constituent une sorte de filet dans lequel restent bloqués des agrégats de particules minérales et de matière organique. Ceci non seulement évite l'érosion et le tassement du sol, mais crée entre les agrégats une aération essentielle aux organismes aérobies, en particulier microbiens, y résidant.

Le compartiment du sol à proximité ou en étroit contact avec les racines, la **rhizosphère**, est un environnement complexe. C'est un habitat très riche en invertébrés, procaryotes et micro-champignons (100 à 1 000 fois plus que dans un sol nu sans racines). L'ensemble des interactions du système racinaire avec ces organismes constitue la première étape de la chaîne trophique du sol. Les racines constituent un réservoir de carbone organique et d'éléments minéraux qui seront ensuite restitués au sol. Elles contribuent aux équilibres hormonaux qui contrôlent la croissance et le fonctionnement de la plante, assurent un stockage de nourriture, et sont le siège de synthèses et de sécrétions d'une grande variété de métabolites tels polysaccharides, acides aminés, acides organiques, vitamines, et d'enzymes diverses. Les molécules excrétées sont utilisées par des micro-organismes de la rhizosphère. Réciproquement, ceux-ci, par leurs nombreuses activités, participent à l'équilibre des plantes : solubilisation d'éléments nutritifs permettant leur absorption ; synthèse de substances de croissance (hormones) ; fixation symbiotique de l'azote atmosphérique, éventuellement par le biais d'associations symbiotiques (cf. Chapitre 4, « Des systèmes nutritifs basés sur des interactions – La symbiose ») ; « biocontrôle » contre des pathogènes végétaux. La présence d'une rhizosphère active est indispensable aux plantes ; son absence (par exemple dans les sols recevant de façon intensive des produits phytosanitaires) nécessite des apports extérieurs des nutriments que celle-ci lui fournit naturellement.

LA FAUNE DU SOL : UNE EXTRAORDINAIRE BIODIVERSITÉ CACHÉE

Les animaux vivant sur ou sous la surface du sol représentent, en nombre, 80 % du total de ceux de la planète. Le sol d'un milieu tempéré abrite ainsi, outre des racines et des micro-organismes (5-15 % et 75-90 % en biomasse, respectivement), une faune variée malgré sa faible biomasse (5-10 %) (Tableau 5.2) : elle peut atteindre un millier d'espèces animales par mètre carré (jusqu'à une profondeur de 20 cm) dans un sol forestier, et pas moins de 260 millions d'invertébrés dans une prairie. Ces valeurs varient fortement suivant les lieux, mais aussi dans le temps. Les lombriciens (lombrics ou vers de terre) peuvent atteindre le million d'individus par hectare, soit une biomasse de 2 à 4 tonnes de matière fraîche (22 % de la biomasse totale des organismes du sol !). Les chiffres disponibles sont certainement très sous-estimés, étant donné que nombre d'espèces n'ont pas encore été décrites : ainsi on ne connaît que 3 300 espèces de vers de terre sur un nombre probablement double, et les 25 000 espèces d'acariens décrites ne représenteraient que 3 % de leur nombre total.

Tableau 5.2 | Principaux groupes d'animaux d'un sol de milieu tempéré.

Groupe d'animaux	Nématodes	Lombriciens	Acaréens	Larves d'insectes	Myriapodes	
					Chilo-podes	Iso-podes
Quantité nombre/m ²	1 à 30 millions	50 à 400	20 000 à 400 000	jusqu'à 500	20 à 700	100 à 400

On regroupe généralement ces organismes en catégories en fonction de leurs dimensions, de leurs modalités d'occupation du sol ou de leurs types de nutrition et d'activités vis-à-vis de leur habitat. Ces regroupements n'ont aucune valeur taxinomique, des organismes phylogéniquement différents pouvant avoir des caractéristiques similaires ; mais ils sont néanmoins importants, car ils mettent en avant les modalités d'adaptation, morphologique et physiologique, que ces

organismes ont développées pour s'acclimater aux contraintes imposées par les conditions particulières du sol.

Le critère de dimension aboutit à répartir ces animaux en quatre groupes :

1. La microfaune regroupe des invertébrés et des unicellulaires. Les premiers, rotifères, tardigrades, petits nématodes dont certains parasites des plantes, de taille inférieure à 0,2 mm, vivent dans les espaces poreux contenant de l'eau. La seconde catégorie, des protozoaires de l'ordre d'une centaine de microns, vivent dans l'eau et dans les sols humides.

2. La mésofaune est constituée d'habitants permanents de la litière et des interstices très aérés du sol. Ce sont des micro-arthropodes (collemboles, acariens, pseudoscorpions, protozoaires et diploures, petits oligochètes, petits myriapodes) et des nématodes de 0,2 à 4 mm.

3. La macrofaune inclut tous les organismes de tailles comprises entre 2 mm et 8 cm, présents dans la litière ou le sol profond : larves d'insectes (taupin, hanneton, etc.), cloportes, myriapodes (centipattes, scolopendres, iules), limaces et escargots, lombriciens, araignées, fourmis, hyménoptères, courtilières (cf. Encadré 5.2).

4. La mégafaune est représentée par des organismes de dimensions supérieures à 10 cm : lapins, marmottes, campagnols, mulots, présents en général en nombres très réduits.

La majorité des animaux du sol vit de façon permanente sous sa surface, les autres n'y résidant que transitoirement. Les premiers jouent un rôle prépondérant dans la décomposition de la MO souterraine. Ils participent largement à l'élaboration de constructions souterraines, galeries, pores, agrégats, qui contribuent à structurer le sol et à assurer son oxygénation et le transport de l'eau et des nutriments. Les occupants temporaires séjournent dans ces lieux dans des buts différents et pour des durées variables selon les espèces. Certains creusent des galeries, essentiellement pour construire un terrier (lapin de garenne) ou un nid (guêpe commune). D'autres ont des comportements plus inattendus. Les chenilles de certaines espèces de Noctuelles vivent en

surface mais se cachent dans le sol la nuit, tandis que d'autres vivent en permanence dans le sol. Les insectes d'une façon générale habitent dans le sol pendant au moins une partie de leur cycle vital, la plupart pendant le stade larvaire, dont la durée varie selon les espèces. Le cas de la cigale est extrême : sa larve vit 4 ans dans le sol, où elle creuse des galeries pour se nourrir de racines ; à son dernier stade, la larve grimpe sur les plantes pour réaliser sa mue imaginale ; l'insecte adulte ne vit que quelques semaines, durant lesquelles il se reproduit. Ces exemples n'illustrent que quelques-uns parmi de nombreux types de comportements de vie souterraine.

ENCADRÉ 5.2 LES LOMBRICIENS

Parmi les 6 000 espèces décrites, une centaine se trouve en France. Ce sont les plus grands invertébrés de la macrofaune. Leur distribution en taille est si large qu'on les subdivise en trois groupes. Les **espèces endogées** (de 1 à 20 cm et de 2 à 4,5 mm de diamètre) vivant de 3 à 5 ans, représentent 20% de la masse des lombrics ; ils ne sont jamais présents en surface mais creusent dans le sol des réseaux de galeries horizontales très ramifiées ; ils se nourrissent pour 10% de MO dégradée par d'autres organismes et pour 90% de minéraux. Les **espèces épigées**, moins nombreuses, de petite taille (de 1 à 5 cm de long pour 1 à 2,5 mm de diamètre), sont présentes entre la litière et la surface du sol, dont ils brassent et fractionnent la MO. Ces vers se nourrissent de matière végétale en décomposition. Ils vivent en moyenne 1 ou 2 ans, dans des galeries creusées par d'autres vers de terre, des fissures du sol, sous des écorces et dans la litière. Enfin les **vers anéciques**, les plus grands (entre 10 et 110 cm pour 4 à 8 mm de diamètre), dont le lombric classique est un représentant, peuvent vivre de 4 à 8 ans. Ils constituent environ 80% des lombriciens du sol ; ils creusent des galeries verticales pouvant atteindre 3 m de profondeur ; ils sont très actifs dans leur capacité à mélanger les matières minérales et organiques et rejettent leurs déjections en surface (les turricules) ; ce faisant, ils participent à l'aération du sol et au transport de l'eau et des matériaux véhiculés par celle-ci.

La majorité des connaissances concernant l'importance fonctionnelle de la faune des sols provient d'études d'agrosystèmes. Celles-ci montrent une forte corrélation entre l'activité de cette faune et la production primaire de biomasse. Chaque type d'organismes participe à un ou plusieurs niveaux d'activité. Les acariens et les collemboles agissent en amont, en fragmentant les feuilles mortes du tapis végétal. Certains acariens sont en outre des prédateurs qui se nourrissent de petits insectes, y compris d'autres acariens ou même de sang d'hôtes multicellulaires (ils sont dits hématophages). La présence de vers de terre permet d'augmenter de 25 % le rendement en biomasse, tant aérienne que souterraine, des plantes cultivées. La décomposition de la MO (structuration des sols, formation des détritiques de la litière, de déjections et de cadavres, minéralisation) est le fait des champignons, nématodes, et bien sûr micro-organismes, les ingénieurs chimistes de cette décomposition.

LE MICROBIOTE DU SOL

Une place d'honneur doit être accordée au monde microbien par sa richesse numérique et sa biodiversité. Comme les autres organismes, mais davantage en raison de leur réactivité aux variations chimiques de leur environnement, les micro-organismes sont des agents fondamentaux de la qualité et de la structure des sols. Ce monde regroupe une pléthore d'organismes unicellulaires, très hétérogènes par leurs appartenances taxinomiques comme par leurs caractéristiques (morphologie, structure cellulaire, physiologie, mode de vie). Il recouvre en effet les trois domaines du vivant (bactéries, archées et eucaryotes), auxquels s'ajoutent des virus.

Quelques chiffres suffisent pour montrer la dimension des populations du monde microbien des sols : un gramme de sol sec d'une zone tempérée à couverture végétale diversifiée peut contenir 10^4 à 10^6 protozoaires, 10^7 à 10^{10} bactéries, et environ 10^6 à 10^8 archées, ce qui représente 2 tonnes de biomasse par hectare, concentrées dans les tous premiers centimètres de ce sol. Il hébergera aussi des centaines de

mètres de filaments mycéliens (la partie végétative des champignons), et entre 10^{10} et 10^{11} virus. Ces densités varient de façon marquée selon les lieux. Les bactéries peuvent être de l'ordre 5×10^9 pour un sol forestier, 2×10^7 pour une prairie et 2×10^{10} dans un terrain cultivé. Ces densités varient aussi verticalement dans un sol donné, leur valeur diminuant au fur et à mesure de l'éloignement de la surface.

L'unité de ce monde, nonobstant ces diversités, est leurs dimensions très réduites (cf. Encadré 5.3). Cet aspect est important : il leur permet une capacité adaptative puissante.

ENCADRÉ 5.3 L'AVANTAGE D'ÊTRE PETIT

Les protistes en général, et plus particulièrement les procaryotes, sont de dimensions 10 à 100 fois inférieures aux cellules des eucaryotes pluricellulaires.

Si surface (S) et volume (V) d'une cellule changent avec sa dimension linéaire, sa surface est proportionnelle au carré de cette dimension et son volume à son cube. Le rapport S/V varie donc très rapidement dès que la dimension change. Dans le cas d'une cellule, ce rapport conditionne son efficacité d'interaction avec son milieu extérieur. Il intervient d'une façon générale dans tous les processus impliquant la relation entre surface et volume : la capacité de transport et d'échange de tous les produits liés au métabolisme, la captation d'oxygène pour la respiration des organismes aérobies, l'excrétion de déchets et produits toxiques internes, les échanges thermiques, etc., tous processus impliquant la membrane cytoplasmique, donc la surface. La valeur plus élevée du rapport S/V chez les cellules de petites dimensions a pour conséquence une meilleure efficacité de leurs échanges avec leur environnement. Un autre avantage d'être de petite taille est de pouvoir investir et se développer dans des sites beaucoup plus nombreux, donc potentiellement plus variés.

Les cellules des organismes eucaryotes « supérieurs », animaux comme végétaux, ont compensé leur handicap de taille par le développement, au cours de l'évolution, d'un certain nombre d'adaptations anatomiques de leur structure cellulaire, visant à augmenter toutes

...

...
 leurs surfaces interactives : muqueuse intestinale plus ou moins plissée et comportant des villosités ; poumons présentant des milliers d'alvéoles ou de lamelles branchiales ; reins structurés par des milliers de néphrons ou de néphridies ; feuilles planes donc ayant un rapport S/V très élevé.

En revanche, on connaît moins la diversité des espèces présentes ; il est en conséquence plus difficile d'affecter à chacun son rôle écosystémique. On ne sait pas cultiver en laboratoire la quasi-totalité de ces micro-organismes, ce qui ne facilite pas leur étude. Depuis une vingtaine d'années, l'avancée de méthodes de biologie moléculaire, les disciplines « -omiques » (génomique, protéomique, etc.), a cependant permis une accélération des recherches dans ce domaine. Ainsi il est établi que les bactéries sont représentées, dans un gramme de sol, par environ 10^4 génomes différents de sol forestier, 3 500 à 8 800 dans une prairie, et 140 à 350 pour un sol cultivé.

Un rôle primordial dans la minéralisation de la MO

Les micro-organismes du sol, par leur densité et leur diversité, sont au centre des activités contrôlant la préservation et la qualité des sols, en liaison avec les processus de transformation et de minéralisation de la MO. En l'absence d'un tel recyclage, le carbone disponible pour les plantes (le gaz carbonique présent dans l'atmosphère) serait épuisé en vingt ans. De nombreuses études ont montré que la diminution de leur présence, en diversité et/ou en quantité, réduit la minéralisation de la MO, et affecte la productivité du couvert végétal.

La diversité des fonctions réalisées dans la chaîne de décomposition de la MO permet de définir des groupes fonctionnels. Les organismes impliqués sont essentiellement des bactéries et des champignons. Les différents polymères carbonés structuraux présents dans les cellules végétales sont pris en charge, selon leur nature, par des organismes cellulolytiques, lignolytiques, pectinolytiques ou chitinolytiques. Les réactions liées au cycle du soufre font intervenir des organismes

sulfoxydants, sulfato-réducteurs, etc. Le cycle de l'azote nécessite une cascade de réactions particulièrement complexe, dont chaque étape est réalisée par des organismes spécifiques (cf. « Les multiples acteurs du cycle de l'azote », ci-après).

Par la diversité de leurs capacités métaboliques, les micro-organismes jouent aussi un rôle crucial dans la dégradation de polluants des sols, contribuant ainsi à diminuer leur flux vers les nappes phréatiques et l'atmosphère.

Les différentes communautés bactériennes impliquées présentent des effectifs variables suivant les espèces. Seules quelques espèces sont numériquement dominantes, sans qu'une explication de ce fait n'ait encore été proposée. Toutefois la présence d'une grande biodiversité semble importante pour assurer la pérennité de l'équilibre global des sols. Les capacités physiologiques et le rôle des espèces rares sont peu connus. Elles pourraient prendre la relève des populations dominantes en cas de perturbations entraînant une diminution d'effectifs de celles-ci, ou apporter des fonctions peu ou pas réalisées par celles-ci dans des conditions de modifications importantes de l'environnement. Elles pourraient ainsi constituer un « réservoir d'information génétique » qui assurerait l'adaptation de l'ensemble des populations à de nouvelles conditions.

En raison de l'ensemble de ses propriétés, la « biomasse microbienne » présente dans un sol et sa diversité peuvent servir d'indicateur de la qualité de celui-ci. Ces deux paramètres sont actuellement évalués par la quantité d'ADN d'origine microbienne présente, et par séquençage des ADN présents dans ce sol.

Les multiples acteurs du cycle de l'azote

L'azote est un élément essentiel pour tous les organismes vivants en tant que constituant des acides aminés des protéines et des nucléotides des acides nucléiques, ADN et ARN.

Il est largement présent dans l'ensemble de la biosphère. La plus grande partie (78 % en volume) se trouve dans l'atmosphère, le restant

se distribuant entre le sol, l'eau et la biomasse. Dans l'atmosphère, il est majoritairement sous forme de diazote (N_2), un gaz peu réactif en raison de sa structure présentant une triple liaison qui stabilise les deux atomes de la molécule. Dans les autres biotopes, il est lié à d'autres atomes, formant des molécules diverses. Sous forme gazeuse, il est non utilisable par la plupart des organismes vivants. Pour le devenir, il doit préalablement être lié à d'autres atomes, par exemple de l'hydrogène dans l'ammoniac (NH_3) ou de l'oxygène dans l'ion nitrate (NO_3^-). Cette « fixation » peut être réalisée selon deux voies, physico-chimique ou biologique. Dans le premier cas, les éclairs et la lumière ultraviolette le transforment en monoxyde d'azote (NO), lequel est ensuite oxydé en dioxyde d'azote (NO_2) puis en ion nitrate (NO_3^-), toutes molécules qui atteignent le sol avec les pluies. Ce mode de fixation est toutefois très minoritaire et se rencontre surtout dans les régions tropicales. La fixation biologique est la voie principale. Celle-ci correspond à la fixation de protons, aboutissant aux formes réduites NH_3 et NH_4^+ , qui pourront être incorporées dans des molécules organiques. On estime qu'environ 175 millions de tonnes d'azote de l'atmosphère sont ainsi annuellement « fixées », une quantité aussi importante que celle du carbone (fixé par photosynthèse), assurant le maintien de la vie sur notre planète.

Les transformations de l'azote entre sa forme gazeuse dans l'atmosphère et ses diverses formes « complexes » présentes dans les environnements terrestres et chez les organismes vivants font partie, comme pour d'autres éléments chimiques, d'un cycle biogéochimique, dit cycle de l'azote. Il inclut toutes les étapes de transformation entre ses formes minérales et organiques : diazote, nitrate, nitrite, ammoniac, acides aminés, nucléotides, etc. La fixation biologique du diazote atmosphérique permet l'entrée de cet élément dans le cycle. La nitrification/nitratation, des réactions d'oxydation, transforme les produits résultant de la fixation (NH_3 , NH_4^+) en nitrites (NO_2^-) et nitrates (NO_3^-). La dénitrification est une suite de réactions de réduction aboutissant au retour sous la forme moléculaire N_2 , dissipé dans

l'atmosphère, et d'un produit secondaire, l'oxyde d'azote N_2O , un gaz toxique.

Diverses bactéries, archées du sol et champignons interviennent, de façon spécialisée, à chacune des étapes du cycle. La fixation est réalisée strictement par différents types de bactéries, à vie libre ou symbiotiques, appartenant à différents groupes énergétiques ou nutritionnels (*Rhizobium*, Cyanobactéries). Plusieurs groupes bactériens peuvent effectuer les étapes d'oxydation (*Azotobacter*, *Pseudomonas*, *Azomonas*). La méthanogenèse implique des archées du sol (des *Thaumarchaeota*), capables d'oxyder l'ammonium pour réduire du CO_2 .

6

À la découverte des fonds marins

La mer est tout !... Son souffle est pur et sain.

C'est l'immense désert où l'homme n'est jamais seul, car il sent frémir la vie à ses côtés.

La mer n'est que le véhicule d'une surnaturelle et prodigieuse existence ; elle n'est que mouvement et amour.

Jules VERNE, *Vingt mille lieues sous les mers*, 1870

Les abysses marins, comme les profondeurs terrestres, ont énormément alimenté notre imaginaire et nos fantasmes. Les mystères qui y sont liés ont inspiré une profusion d'œuvres littéraires ou de science-fiction, récits captivants, représentations graphiques et cinématographiques fantastiques, en bref toute une production qui a accompagné les rêves d'aventure de générations de jeunes et la stupéfaction des adultes. L'imagination a peuplé ces mondes, restés longtemps insondables, de monstres, géants et créatures étranges dont certains auraient fui la surface de la Terre au cours de cataclysmes

géologiques, pour y trouver refuge. Jules Verne nous dit dans *Vingt mille lieues sous les mers* que « *l'esprit humain se plaît à ces conceptions grandioses d'êtres surnaturels. Or la mer est précisément leur meilleur véhicule, le seul milieu où ces géants, près desquels les animaux terrestres, éléphants ou rhinocéros, ne sont que des nains, puissent se produire et se développer.* » Petit à petit, au fur et à mesure des études scientifiques, aux mystères s'est substituée une image plus proche de la réalité. Les monstres imaginaires ont été remplacés par des créatures réelles, jusque-là inconnues, mais non moins spectaculaires quant à leur intérêt intrinsèque et leur importance dans le schéma de la vie sur la planète.

L'exploration de ces environnements est difficile et n'a débuté qu'il y a environ 150 ans. Initialement, elle naît d'une nécessité liée à la pose de câbles télégraphiques sous-marins et à l'exploitation de mines de charbon et de métaux précieux. Le premier câble sous-marin, posé en 1850, reliait Calais à Douvres, puis en une dizaine d'années d'autres ont commencé à parcourir les planchers transatlantiques. Parallèlement, se développe un intérêt scientifique pour ces lieux. Depuis, les avancées techniques dans la construction de sous-marins d'exploration ont rendu possibles des observations *in situ*. Premières confirmations dès que l'on se dirige vers la profondeur : les abysses sont caractérisés par la diminution puis la perte totale de lumière, l'abaissement de la teneur en dioxygène libre, l'augmentation de la pression hydrostatique et la pauvreté en éléments pouvant constituer des nutriments pour des organismes vivants.

Généralement, le mot abysse est utilisé pour décrire des fonds marins profonds d'au moins 1 000 m, plutôt en référence aux conditions environnementales existant à partir de cette profondeur. Les scientifiques distinguent souvent différents étages, désignés sous les termes de zones sublittorales (de 0 et 200 m), bathyales (de 2 000 à 4 000 m), abyssales (de 4 000 à 6 000 m) et hadales, ou ultra-abyssales (de 6 000 à 11 000 m). Ici le terme « abysse » sera utilisé au sens proche de son étymologie, « qui évoque une profondeur insondable » ; il

désignera donc les zones abyssales et hadales. Il s'agit de vastes environnements présentant des conditions « extrêmes », incompatibles avec la vie de la majorité, sinon de la totalité, des espèces de surface, animales et végétales, dont l'Homme.

LES DÉBUTS DE L'EXPLORATION SOUS-MARINE

Malgré les nombreuses missions océanographiques internationales réalisées ces dernières décades, l'exploration des grands fonds marins en est encore à ses débuts. « À ce jour, (2019) écrit Sylvie Rouat, journaliste scientifique et écrivaine, *plus de 6 000 personnes ont gravi l'Everest, 12 hommes ont foulé le sol lunaire... mais seuls trois hommes ont plongé jusqu'au point le plus profond de la planète, à 10 900 mètres de profondeur au fond de la fosse des Mariannes. Les premiers furent le Suisse Jacques Piccard et l'Américain Don Walsh à bord du bathyscaphe Trieste en 1960. Et le troisième le réalisateur James Cameron, seul à bord du petit sous-marin Deepsea Challenger, en 2012.* »

Premières observations – Lenteur et difficultés

Les premières observations à caractère scientifique d'eaux marines profondes et de la vie qu'elles hébergent remontent à 1844. À cette date, le naturaliste anglais Edward Forbes notait, durant une campagne de dragage en mer Égée, une diminution du nombre d'animaux remontés en surface au fur et à mesure que l'on s'enfonçait en profondeur. Le maximum de profondeur atteint ne dépassait pas 440 m ! Ces données le conduisirent à tracer une courbe théorique de distribution des animaux dans la mer qui indiquait 550 m comme la profondeur maximale pour toute vie animale et végétale. On savait à l'époque que la lumière ne pénètre plus à ce niveau. Un an plus tard, le physicien et médecin allemand Julius Robert von Mayer, décrivant le principe de base du processus de photosynthèse, indique que « ... les plantes prennent une force, la lumière, et engendrent une force, l'énergie chimique ». Les conclusions de Forbes sur l'absence d'animaux à ces

profondeurs de la colonne d'eau étaient en accord avec l'absence de végétation.

L'idée que des animaux auraient pu s'adapter aux difficiles conditions de ces environnements n'était pas encore « dans l'air ». *L'Origine des espèces* de Charles Darwin, définissant le rôle des changements héréditaires et de la sélection dans l'adaptation et l'évolution des espèces, ne sera publiée qu'en 1859. Mais en 1860, le hasard devait montrer la présence de vie dans les abysses : le naturaliste français Alphonse M. Edwards détectait des coraux et des vers sur la surface d'un tronçon de câble sous-marin. Ce câble, qui reliait la Sardaigne à l'Algérie, reposait avant sa rupture à plus de 2000 m de profondeur. Des animaux vivaient donc à des profondeurs bien au-delà des prévisions de Forbes. Puis, en 1864, un pasteur et zoologue norvégien, Michael Sars, découvrit à 550 m de profondeur au large de l'archipel des îles Lofoten, un spécimen vivant de crinoïde pédonculé (un échinoderme) que l'on connaissait à l'époque seulement sous forme fossile, suggérant l'hypothèse que les mers profondes abriteraient des « fossiles vivants ».

Cet ensemble d'observations animait les discussions entre zoologues de la seconde moitié des années 1800. On cherchait à établir la profondeur maximale à laquelle la vie serait possible dans les océans, et si ceux-ci auraient pu servir de refuge à des espèces du passé ayant fui les bouleversements successifs de l'histoire de la Terre. C'est dans ce climat intellectuel que les premières expéditions marines allaient être lancées. Ainsi le 23 décembre 1872 démarrait la première campagne, organisée par la Marine royale anglaise et dirigée par Charles Wyville Thompson, naturaliste et explorateur écossais, sur le voilier *HMS Challenger*. L'expédition parcourut en trois ans plus de 177 792 km, soit l'équivalent de 4,4 fois le tour de la Terre, et recueillit, à partir de 362 stations, une collection d'animaux marins prélevés à des profondeurs allant jusqu'à 5 500 m. Un vrai record pour l'époque.

D'autres expéditions allaient suivre. Un des précurseurs de tout premier plan en est le Prince Albert 1^{er} de Monaco, qui organisa

vingt-huit campagnes océanographiques entre 1885 et 1915. De durées de 7 à 14 semaines selon les années, toujours en été, ces campagnes ont concerné 3 698 stations distribuées entre Atlantique nord (Açores, golfe de Gascogne, Terre-Neuve, la traversée entre Lorient et cette île), Méditerranée et la proximité de l'île norvégienne du Spitzberg. L'océanographie va très vite devenir une science.

Les campagnes d'Albert 1^{er} de Monaco – Innovations techniques et conceptuelles

À la fin du XIX^e siècle, l'existence d'une faune abyssale, au moins en pleine eau à des niveaux intermédiaires (entre 1 000 et 4 000 m, exceptionnellement jusqu'à 6 000 m) était bien établie. Elle était cependant encore très peu décrite, et objet de vifs débats. C'est surtout vers elle que vont s'orienter les programmes d'études des campagnes d'Albert 1^{er} de Monaco (cf. Encadré 6.1).

Les travaux à bord des navires explorateurs avaient pour but d'établir un inventaire descriptif des formes animales et microbiologiques récoltées en parallèle des écosystèmes les hébergeant, pour analyser l'adaptation du vivant aux conditions extrêmes des abysses. Cette approche dénote les conceptions nouvelles de collecte, conservation et étude des échantillons. Tout échantillon biologique est accompagné d'une description de son milieu de prélèvement : température (en surface et à différentes profondeurs), salinité, circulation des masses d'eau, position géographique précise du navire. Les animaux prélevés sont classés en groupes zoologiques directement sur l'embarcation. Leur étude approfondie sera complétée à terre par de nombreux spécialistes, français et étrangers. Une « équipe scientifique », comprenant des savants couvrant au moins quatre domaines d'expertise, est constituée pour chaque mission en fonction du but prévu. La liste complète des spécialités comprend zoologie, algologie, planctonologie, physiologie, biochimie, océanographie, météorologie, un médecin, et, à partir de 1888, un artiste dont la tâche principale est de noter la couleur des organismes dès leur sortie de l'eau, avant que les nuances d'origine ne s'altèrent.

ENCADRÉ 6.1 ALBERT 1^{ER} DE MONACO, « PRINCE DES MERS »

« Prince des mers » pour sa passion pour les océans et ses abysses, mais aussi « Prince savant » pour son érudition et son intérêt éclectique pour les sciences (géographie, géologie, minéralogie, botanique et paléanthropologie), Albert 1^{er} Grimaldi de Monaco (1848-1922) est aussi un humaniste. On lui doit la fondation de l'Institut océanographique de Paris (1906), la création du Musée océanographique de Monaco (1910), du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco (1902), ainsi que de l'Institut international de la Paix (1903), dissous en 1924, mais dont les principes annoncent la Société des Nations qui verra le jour en 1919.

La contribution scientifique d'Albert 1^{er} à l'océanographie est à plusieurs niveaux. Elle couvre l'amélioration des techniques de dragage, sondage et chalutage, des méthodes de récolte afin d'assurer la fiabilité des échantillons, et des instruments océanographiques, dont certains inventés par lui. Plusieurs de ces nouveaux appareils seront adoptés ultérieurement. Une grande importance est accordée à la divulgation scientifique. Les résultats des travaux effectués feront l'objet de publications recueillies en 110 fascicules (13000 pages) comptant des centaines de planches. Il publie aussi en 1905 la « Carte générale bathymétrique des océans », qui offre une vision globale du relief océanique. Elle deviendra un instrument précieux, en particulier pour la pose de câbles sous-marins. Albert 1^{er} aura aussi été un précurseur de la protection de l'environnement.

Cette multidisciplinarité préfigure la recherche biologique moderne en océanographie.

En 1901, au cours d'une de ces expéditions, des poissons et des crustacés sont récoltés jusqu'à 6035 m de profondeur. Pendant 40 ans, la majorité des biologistes considérera cette profondeur comme la limite de présence de vie dans les abysses.

L'océanographie, grâce aux travaux d'Albert de Monaco, de ses collaborateurs et de nombreux chercheurs dispersés dans le monde, devient une science solide, dont vont bénéficier non seulement la

biologie mais aussi de nombreux domaines des sciences appliquées telles biotechnologies et pharmaceutique.

VOYAGES VERS L'OBSCURITÉ DES ABYSSES

Durant tout le ^{xx}^e siècle, les expéditions océanographiques vont se multiplier, mais jusqu'en 1960 les études concernant l'aspect biologique des zones profondes sont principalement limitées à des observations d'animaux récoltés par dragages et autres techniques, et remontés en surface. Deux innovations vont être déterminantes dans la conquête des abysses, permettant aux explorateurs de descendre à ces profondeurs pour observer directement ces environnements et les organismes qui y vivent. La construction en 1932 d'une bathysphère permet de commencer à se déplacer en profondeur sous l'eau. Et celle du bathyscaphe *Trieste* abrita la plongée de Jacques Piccard et Don Walsh dans la fosse des Mariannes, en 1960.

Des observations indirectes aux premières études in situ : l'épopée des bathysphères

En 1952-1953, des animaux sont découverts à plus de 10 000 m de profondeur. La vie existe donc dans de tels abysses ! On doit cette découverte à la mission océanographique du navire danois *Galathea*. Un premier voyage autour du monde permet la récolte de 115 espèces d'animaux à plus de 6 000 m de profondeur. Au cours d'un autre voyage, un chalutage effectué à plus de 10 900 m, au niveau de la fosse des Mariannes, permet de remonter de nombreux invertébrés et des bactéries contenus dans des sédiments. Cependant la plupart des animaux ne sont représentés que par des fragments, et les animaux intègres sont sans vie.

La description de cet écosystème va exiger des études *in situ*, permettant de filmer les organismes en activité, d'effectuer des prélèvements en évitant la décompression au moment de la remontée. En tout premier lieu, il faudra donc disposer d'engins submersibles habitables. Plonger dans les grands fonds marins s'avère encore aujourd'hui plus difficile que marcher sur la Lune ! Pourtant, la

plongée d'Auguste Piccard et Don Walsh a eu lieu neuf ans avant cette promenade extraterrestre historique. Plusieurs étapes ont été parcourues avant cette grande aventure.

Durant les années 1920, les plongeurs, équipés de scaphandres, descendaient jusqu'à environ 30 m sous l'eau. Au-delà, la pression exercée sur leur corps devenait très élevée. Les sous-marins de cette époque pouvaient descendre à 160 m. La date de début de l'exploration directe des eaux « profondes » est sûrement l'année 1932, quand William Beebe et Otis Barton, à bord d'une bathysphère, plongent au large des Bermudes. Ils atteignent 243 m, malgré des entrées d'eau et un court-circuit dans leur engin. Deux ans plus tard ces deux auteurs plongent à 922 m, et en 1949 Otis Barton, à bord d'un engin similaire, pénètre aux « portes des abysses », à 1 380 m. La bathysphère, dans sa version finale, était une structure sphérique en fonte de 1,4 m de diamètre entourée d'une paroi en acier de 40 cm d'épaisseur, le tout pour un poids de 1 800 kg. Un hublot de 38 cm de diamètre permettait d'observer l'extérieur. Cet engin était relié par un câble en acier long de 1 000 m au navire de surface, et comportait une ligne téléphonique permettant de communiquer et de transmettre au bateau les observations des explorateurs. L'absence d'autonomie par rapport à son bateau de traînage, et la fragilité à la pression constituaient les deux principaux handicaps de la bathysphère.

La construction de submersibles sera le troisième grand événement de l'océanographie.

C'est de l'espace qu'est partie la conquête des abysses !

Le 27 mai 1931, le savant suisse Auguste Piccard (cf. Encadré 6.2) et son coéquipier Paul Kipfer s'élèvent dans le ciel à bord d'une nacelle sphérique en aluminium de 2,10 m de diamètre, suspendue à un ballon de 30 m de diamètre gonflé à l'hydrogène. Ils atteignent 15 781 m d'altitude, une hauteur jamais encore côtoyée. Ils restent 17 heures dans la stratosphère, et y effectuent une série de mesures sur le rayonnement cosmique.

ENCADRÉ 6.2 UNE FAMILLE DE SAVANTS ET D'EXPLORATEURS DE L'ESPACE ET DES ABYSSES

Un triptyque de la famille Piccard devrait présenter Auguste au centre du panneau, et sur les espaces latéraux son fils Jacques et son petit-fils Bertrand, symbolisant Science, Aventure, Nature et Société en un tout harmonieux. **Auguste Piccard** (1884-1962), ingénieur mécanicien et physicien, fait partie d'une famille de scientifiques, avec un père, **Jules**, chimiste, élève de Robert Bunsen, un frère jumeau, **Jean-Félix**, chimiste et explorateur, un fils **Jacques** (1922-2008), économiste puis explorateur passionné par la nature, et un petit-fils **Bertrand** (né en 1958), médecin psychiatre, passionné d'avions et pilote d'ultralégers, qui se consacrera à la construction d'avions propulsés par l'énergie solaire, dont un prototype lui permettra, en 2015, de réaliser un tour du monde, soit environ 35 000 km, en cinq mois de vol et 17 escales.

Auguste, après une thèse sur les rayons cosmiques (dont A. Einstein est rapporteur), est professeur à l'Université de Bâle jusqu'en 1920, puis à l'Université de Bruxelles en 1922. Là, il conçoit et fait construire un aérostat, un « ballon à gaz », une nacelle étanche munie d'un système de sustentation à hydrogène et de lest destiné à contrôler l'altitude. Il effectue une première ascension à 4 500 m d'altitude, en 1926, puis une autre, avec un coéquipier, P. Kipfer, en 1931, qui les fera monter à plus de 15 000 m. Ce record est d'autant plus extraordinaire que, lors de cette deuxième ascension, les deux explorateurs ont dû maîtriser une cascade d'ennuis techniques : une erreur de contrôle et un vent fort arrachent le ballon du sol avant l'horaire prévu, endommageant l'appareil à oxygène et la cabine. Malgré ces ennuis, ils atteignent 15 500 m, et après avoir lâché un peu de lest s'approchent des 16 000 m. Ils sont ainsi les premiers hommes à accéder à la stratosphère. Leur descente sera retardée par une avarie de la soupape destinée à libérer de l'hydrogène pour faciliter la perte d'altitude, puis une autre du système d'orientation de la nacelle par rapport au Soleil, destiné à régler la température interne de celle-ci. Enfin, après un vol de 17 heures, ils atterrissent sur le glacier Gurgl,

...
 dans le Tyrol, à 1950 m d'altitude ! Leur retour sera un vrai triomphe. Auguste Piccard devient « l'homme de la stratosphère ». Le journal *Le Monde* le décrit comme « *un des esprits les plus féconds et les plus inventifs de notre siècle* ». Auguste Piccard continue sa prodigieuse activité avec son fils Jacques, cette fois au fond des mers. Il va appliquer le principe du ballon stratosphérique à la construction d'un « bathyscaphe » pour explorer le monde sous-marin. Ce sera le *Trieste*. Charles Dolfus, un de ses collaborateurs, dit que « *c'est l'homme au monde qui a à la fois été le plus loin du centre de la Terre et le plus près de ce centre* ».

Jacques, économiste de formation, s'intéresse à la recherche scientifique et aux innovations technologiques. Il collabore au projet de son père, et en 1953 père et fils descendent, à bord du *Trieste*, à la profondeur de 3 150 m, un exploit pour l'époque. Le bathyscaphe, racheté par les États-Unis en 1958, continue ses plongées. Le 23 janvier 1960 a lieu la plongée historique dans la fosse des Mariannes, avec à bord Jacques et l'officier américain Don Walsh. Puis, à partir des années 1960, attiré par les problèmes écologiques et la préservation des océans, Jacques participe à la création d'un submersible touristique destiné à sensibiliser le public à la fragilité de l'écosystème aquatique. Environ 33 000 passagers par an découvrent ainsi les fonds du lac Léman, à 310 mètres de profondeur.

« *Mon but, dit Piccard, n'est pas de battre, ni de garder, des records, mais d'ouvrir un nouveau domaine à la recherche scientifique et à la navigation aérienne.* » A. Piccard, également intéressé par la plongée en grande profondeur, projette avec son fils Jacques de construire un sous-marin pour explorer les profondeurs marines. Le premier bathyscaphe, *Trieste*, piloté par Jacques et son père, plonge finalement, le 30 septembre 1953, à 3 150 m dans la mer Tyrrhénienne. C'est un premier record ! Suivra le record absolu du 23 janvier 1960, quand Jacques, accompagné de Don Walsh, descend à 10 916 m, dans la fosse des Mariannes, le site océanique le plus profond connu. « *Au moment où nous arrivâmes, décrit J. Piccard, nous eûmes la chance immense de*

voir... un poisson ; ainsi donc en une seconde, nous pouvions répondre à la question que des milliers d'océanographes s'étaient posée depuis des dizaines d'années ! La vie... était donc possible partout en mer, quelle que soit la profondeur. » Cette découverte aura deux conséquences : les États-Unis, qui cherchaient un site sous-marin en vue d'en faire un dépôt de déchets nucléaires, renoncèrent à ce projet ; et ces environnements commenceront à attirer la communauté scientifique.

Les bathyscaphes ont révolutionné l'océanographie, permettant l'examen direct des environnements sous-marins, en continu durant la descente et une fois au fond. Il est aussi devenu possible d'enregistrer les sons émis par certains animaux et, en éteignant les phares de l'appareil, la bioluminescence émise par nombre de grands animaux des fonds et par le plancton. Les dispositifs de prélèvement actuels permettent de ramener des échantillons d'animaux, de plancton et d'eau. De nouvelles espèces ont ainsi été observées et décrites. L'océanographie physique a aussi bénéficié de ces expéditions : observations du relief sous-marin, études des courants, enregistrement des propriétés de l'eau (salinité, électromagnétisme, radioactivité, quantité d'oxygène dissous, etc.). Enfin, ou surtout, ils ont permis de répondre à la question initiale : des animaux et des organismes microbiens sont bien présents dans l'océan, et ce, à toutes les profondeurs.

LES PAYSAGES ABYSSAUX

Les zones abyssopélagiques et hadales des océans, ou abyssales pour simplifier, situées à partir de 4000 m de profondeur, représentent la plus vaste région de l'Océan, soit 83% de sa surface, et 60% de celle de la Terre. Les fonds océaniques hébergent une série de reliefs, montagnes, dorsales, bombements, volcans, fosses, cheminées hydrothermales, etc., séparés par de larges espaces du plancher océanique où s'étendent les plaines les plus plates de la planète. Celles-ci reposent sur la croûte océanique, et sont limitées en profondeur par la rencontre, souvent mouvementée, de plaques tectoniques. Les déplacements de ces plaques libèrent, dans leurs zones de contact,

des matériaux du manteau. Ceux-ci, par un processus d'accrétion, aboutiront à la formation d'une nouvelle croûte s'ajoutant à la croûte préexistante. Se forme ainsi une nouvelle lithosphère océanique. Ces deux types de relief, zones tectoniques et plaines, correspondent à des biotopes extrêmement différents, et par voie de conséquence à des densités et des types de peuplements fortement contrastés.

Le **plancher océanique** est une couche de sédiments, absente près des dorsales médio-océaniques, mais s'épaississant jusqu'à 400 à 800 m plus elles sont éloignées de leur crête. Elle se compose de matériaux non consolidés ou semi-consolidés, de deux origines distinctes : la principale source est l'Océan lui-même, qui reçoit des matériaux provenant de l'érosion des continents ; une autre partie est d'origine biologique : dans certains endroits, son épaisseur peut dépasser 100 m.

Les **monts** sous-marins, d'origine souvent volcanique, atteignent des altitudes de 1 000 à 3 000 m au-dessus de la plaine abyssale, mais n'arrivent pas jusqu'à la surface de l'eau (ils seraient alors considérés comme des îles). Présents dans tous les bassins océaniques, leur majorité se situe le long de la dorsale médio-atlantique, où plus de 800 ont été identifiés, et moins de 0,1 % ont fait l'objet d'études. Souvent associés aux zones plus minces de la croûte terrestre, d'où le magma peut s'échapper, ils sont généralement coniques, avec une base circulaire ou elliptique. Leurs flancs abrupts, avec une déclivité pouvant atteindre 60°, engendrent la présence de courants marins qui les entourent en circuits fermés. Ces mouvements ont pour conséquence une remontée des eaux profondes, chargées de sédiments, ce qui contribue à enrichir ces habitats en nutriments.

Les **dorsales** sous-marines sont de longues chaînes qui délimitent des continents sous-marins. Celle de l'océan Atlantique, d'une altitude moyenne de 2 351 m au-dessus des fonds, s'étend du pôle Nord à l'Antarctique, passant entre les côtes euro-africaine et américaine. L'océan Pacifique en héberge plusieurs, dans les zones sud et sud-est. Elles représentent un total de 60 000 km de longueur sur 1 500 km de largeur moyenne à leur base. Leur sommet, souvent entaillé, donne

naissance à des vallées axiales (rift) dont la profondeur peut atteindre 1 800 m. Des discontinuités, ou failles, les interrompent tous les 10 à 100 km.

Les **bombements** correspondent à des soulèvements de la surface de la lithosphère sous l'effet d'une accumulation de chaleur sous une plaque continentale. Ils peuvent atteindre des largeurs de 2 000 km, et des hauteurs de 2 000 à 3 000 mètres au-dessus du plancher de l'océan.

Les **fosses océaniques** se rencontrent au niveau des zones de subduction d'une plaque lithosphérique le long de certains continents, ou encore en bordure d'archipels volcaniques. Elles peuvent atteindre des centaines ou milliers de km de long, jusqu'à 100 km de large et plusieurs milliers de mètres de profondeur. Parmi les dix plus grandes, la moins profonde est la fosse de l'Atacama, à -8 060 m, située au large de la zone Pérou-Chili, et la plus profonde, et aussi la plus explorée, celle des Mariannes, à l'ouest de l'océan Pacifique, avec ses 11 034 m sous le niveau de la mer, 2 550 km de longueur et 69 km de largeur. Le fond de ces fosses est couvert de sédiments comprimés. Les progrès dans les connaissances de ces régions sont très lents en raison des difficultés liées à leur exploration.

Les **sources hydrothermales**, ou **fumeurs**, se situent entre -1 500 et -2 500 m dans le Pacifique, et jusqu'à -4 500 m dans l'Atlantique. Elles ont été découvertes en 1977 sur les dorsales médio-océaniques atlantique, pacifique et indienne, dans les tranchées abyssales proprement dites. De nombreuses missions océaniques conduiront à la découverte d'environ 10 000 sites, dont certains, situés aux Galápagos, sont devenus célèbres, tels le Four à coquillage, le Jardin de l'Éden, le Banc aux moules, rassemblant une faune d'organismes pluricellulaires d'au moins 5 000 espèces, et de nombreuses bactéries et archées hyperthermophiles.

Des ouvertures formées au niveau des zones d'activité tectonique entraînent des remontées de matières qui, en refroidissant, génèrent des crevasses peu épaisses. De la lave magmatique s'infiltré dans ces

fractures, monte en surface et les comble partiellement. De l'eau de mer, plus froide (entre 2 et 4 °C) et donc plus dense que celle proche de ces orifices, s'engouffre dans les crevasses, où elle descend à des profondeurs de plusieurs centaines de mètres (peut-être jusqu'à 2 km) sous le plancher de l'océan. À ce niveau, au contact des roches en fusion, cette eau se réchauffe jusqu'à atteindre 300-400 °C, ceci sans bouillir en raison de la pression élevée. L'augmentation de la température entraîne une diminution de la densité de l'eau, la conduisant à remonter. À ce stade, elle se charge de nombreux constituants issus des roches côtoyées. Elle forme alors le fluide hydrothermal, qui finit par jaillir au-dessus du plancher, soit sous forme diffuse (les diffuseurs), soit à travers un conduit, ou cheminée, des fumeurs, sous l'aspect de panaches.

La composition du fluide hydrothermal est très variable et complexe. Elle dépend de la nature des roches traversées et des échanges effectués avec celles-ci. En effet, durant son parcours de remontée, l'eau percole à travers des roches, qu'elle lessive. Elle se charge ainsi de minéraux et s'enrichit de nombreux gaz. À la sortie du fluide, le contact entre celui-ci, chaud, et l'eau froide extérieure, engendre des modifications physiques et chimiques, simultanées, telles que dissolutions, précipitations, absorptions, oxydations-réductions, redissolutions. Ceci concerne en particulier les métaux et les sels métalliques. D'une façon générale, on distingue, sur la base de la composition et de la température du fluide, et de l'aspect de la cheminée, deux types de fumeurs. À sa sortie, si le fluide ne subit pas de dilution dans l'eau de mer ambiante, c'est un liquide anoxique, de salinité variable et acide (pH proche de 3). Il contient principalement des sulfures (HS^- et surtout H_2S , le sulfure d'hydrogène), du méthane, du gaz carbonique, de l'hydrogène, de l'hélium ainsi que de nombreux éléments métalliques (lithium, fer, manganèse, baryum, cuivre, zinc, plomb, uranium) qui ne sont généralement pas présents dans l'eau de mer. Il ne contient que très peu de sulfates, nitrates et phosphates, pas de magnésium. Sa température typique

est de 350 °C, mais elle peut atteindre plus de 400 °C. Sa couleur est due à la présence d'H₂S, noir. Il forme alors des « fumeurs noirs ». Ceux-ci ne sont actifs que pendant une vingtaine d'années : l'instabilité du plancher, lieu de séismes et d'éruptions volcaniques fréquents, peut entraîner un changement d'orientation ou de composition du fluide, ou même l'extinction du fumeur. Dans les « fumeurs blancs », le fluide est dépourvu de sulfure d'hydrogène, contient peu de CO₂ et seulement des traces d'hydrogène et de méthane. Son mélange avec l'eau environnante provoque la précipitation de calcite, d'aragonite (CaCO₃) et de brucite (Mg[OH]₂). La température y est de l'ordre de 150 à 250 °C, le pH alcalin (entre 9 et 11). La couleur est due à la précipitation de sulfate de calcium, de particules de nature siliceuse et de baryte. Leurs panaches peuvent atteindre une hauteur de 60 m.

Les **suintements froids** doivent leur nom au fait que leurs températures dépassent rarement 20 °C. Le premier a été découvert en 1979 au niveau de la faille de San Clemente, au large de la Californie, à 1 800 m de profondeur. Situés en zones benthiques ou parfois sur les flancs d'un mont sous-marin, ce sont des émanations, à partir du plancher océanique, de produits réduits (hydrogène sulfuré et méthane). Ceux-ci proviennent d'hydrocarbures accumulés dans les couches proches de la surface, comprimés sous d'énormes quantités de sédiments par des forces de subduction résultant du glissement des plaques tectoniques. Contrairement aux sources hydrothermales, les suintements froids ont une distribution bathymétrique plus ample, comprise entre 600 et 6 000 m. Plusieurs autres caractéristiques différencient ces deux structures. Les métaux sont en plus faible quantité dans les suintements froids. L'hydrogène sulfuré, dont la teneur varie beaucoup en fonction de sa dilution avec l'eau de mer dans les sources hydrothermales, y est moins dilué. Enfin, conséquence de leurs différences physiques et chimiques, les biocénoses des deux types de structure diffèrent largement. Mais malgré leur pauvreté en carbone organique, les suintements froids sont caractérisés par une riche faune.

Des **champs de nodules polymétalliques** recouvrent certaines zones de la plaine abyssale, entre 4 000 et 6 000 m de profondeur. Ce sont des galets de 5-10 cm de diamètre, de couleur brun-noir, dont 50 % de la surface est poreuse. Ces nodules sont riches en métaux tels que manganèse, zinc, cobalt, cuivre, nickel, aluminium, en minéraux comme le silicium, et en terres rares.

Leur origine et les conditions de leur formation sont peu élucidées. Une section de ces galets montre une structure en couches concentriques, traduisant des phases successives de croissance à partir d'un noyau, souvent très petit, d'origine variée (fragments d'anciens nodules, débris rocheux, etc.). Les couches successives sont constituées d'hydroxydes de manganèse et de fer plus ou moins cristallisés. La croissance des nodules est très lente, de l'ordre du centimètre en quelques millions d'années. Ceux du Pacifique datent d'environ 2-3 millions d'années. Les hypothèses tentant d'expliquer leur formation postulent l'une ou l'autre des origines abiotique ou biotique. Les zones riches en nodules se sont effectivement révélées riches en vie, avec une biodiversité de l'ordre de deux fois celle des zones sans nodules des plaines sous-marines.

Ces formations présentent, outre leur intérêt scientifique, une potentielle valeur économique en tant que nouvelle source de métaux prisés. Trois de ces derniers, cobalt, nickel et cuivre, sont particulièrement importants et de plus en plus requis pour la fabrication de téléphones numériques et de batteries de voitures électriques. La quantité totale de nodules est actuellement estimée à plusieurs centaines de milliards de tonnes. Le plus grand gisement, dont la concentration peut atteindre 10-15 kg de nodules/m², situé dans la zone Clarion-Clipperton, entre l'archipel d'Hawaï et la côte ouest du Mexique, s'étend sur environ 7 000 km, à des profondeurs allant de 4 000 à 5 500 m.

LA VIE MALGRÉ TOUT

La vie dans l'environnement marin est connue principalement dans les zones côtières. Au large, jusqu'à 600 et même 1 200 m, à côté des

poissons bien connus, la faune s'enrichit d'espèces diverses, dont des prédateurs (l'espadon, *Xiphias gladius*, le requin blanc, *Carcharodon carcharias*). Les difficultés rencontrées pour l'exploration des zones profondes des océans ne sont qu'un faible reflet des contraintes que rencontrent les êtres vivant dans ces environnements. Et pourtant ceux-ci y sont nombreux et variés.

Les contraintes de vie engendrées par les biotopes océaniques

Quels qu'ils soient, les environnements aquatiques engendrent, pour les organismes qui s'y développent, des contraintes qui reflètent leur spécificité, eaux douces ou salées, biotopes superficiels ou profonds, etc. Les milieux abyssaux accumulent beaucoup de ces contraintes, à des niveaux qui en font des habitats extrêmes.

Apparemment homogène en surface, l'océan dans sa dimension verticale est un environnement physiquement et chimiquement complexe. Ses propriétés physiques (pression, température, etc.) et chimiques (gaz dissous, nutriments) varient en particulier avec la profondeur. La vie qui s'y développe (nature, nombre d'espèces, biologie de ces organismes) est strictement liée à cette structure en « couches ». Par ailleurs, la salinité du milieu impose à l'ensemble des organismes marins des mécanismes d'adaptation particuliers.

La **salinité** de l'eau marine représente un même problème pour les organismes vivant en milieux marins, abyssaux comme de surface, problème hypertrophié dans le cas de certains sites tels les lacs hypersalés sous-marins. Rappelons que toutes les cellules doivent maintenir leur homéostasie, l'équilibre entre leur pression osmotique interne et la pression externe (Chapitre 1). Une forte salinité, en augmentant la pression osmotique externe, risque d'impacter la concentration intracellulaire en solutés et par conséquent le degré d'hydratation des cellules.

La **pression hydrostatique** est un important paramètre de la biosphère, en particulier aquatique (Chapitre 3). Une forte pression sur une cellule provoque une déstabilisation, qui peut être létale, de

ses membranes et de la structure de ses macromolécules. Les êtres vivants marins doivent s'armer pour ne pas être écrasés sous le poids d'eau, et pour pouvoir flotter sans dépenser trop d'énergie. Plusieurs mécanismes, adaptés à la pression locale subie, leur permettent d'assurer un équilibre entre pressions interne et externe (*i.e.* d'être hydrostatiques).

La **température** de l'eau décroît avec la profondeur. La couche superficielle, chauffée par le Soleil, circule en raison des vents et des vagues, homogénéisant la température sur une profondeur de quelques dizaines de mètres. Au-delà, une couche de transition thermique rapide, la thermocline, correspond à une chute de 20 °C. Puis la température chute moins rapidement, pour atteindre entre 0 et 3 °C, sauf vers les hautes latitudes, où elle est légèrement plus basse, autour de -2 °C. Les abysses sont ainsi caractérisés par des basses températures, sauf aux abords des cheminées et fumeurs, où des valeurs positives élevées sont atteintes, avec de l'eau pouvant jaillir à 400 °C.

La **disponibilité en oxygène** dissous dans l'océan dépend de nombreux facteurs (température, salinité, diffusion, brassage de l'eau, etc.). Les eaux superficielles (au-dessus de 500 mètres) en sont plutôt riches. À partir d'environ 1 000 mètres, l'apport d'O₂ de l'atmosphère et de la couche supérieure tend à diminuer, en même temps que sa consommation par la faune et la flore microbiennes marines augmente. Lorsque la consommation devient supérieure à l'apport, s'installent des conditions d'hypoxie, voire de quasi-anoxie, qui limitent puis interdisent la vie d'organismes aérobies. Cette hypoxie peut être transitoire, saisonnière ou permanente, en fonction des conditions océanographiques locales.

La **lumière** ne pénètre pas à plus d'environ 200 mètres, définissant la zone photique. Ce critère permet de sous-diviser la colonne d'eau, de la surface vers le fond, en deux étages, très inégaux en dimensions, caractéristiques et fonctionnement écosystémique. L'étage supérieur, cette zone photique, est le lieu de production de MO primaire par voie

photosynthétique. L'étage inférieur, aphotique, qui s'étend jusqu'au fond des océans, est subdivisé en trois zones définies en particulier par des critères de température et de disponibilité en nutriments.

La **disponibilité en nutriments** varie énormément en quantité et en nature, avec la profondeur. Le premier étage, en tant qu'interface avec l'atmosphère, contribue à la production primaire de MO et à l'enrichissement du milieu aqueux en gaz (O_2 , N_2) essentiels pour les organismes à vie « en surface ». La première zone de l'étage inférieur, jusqu'à 1 000 m de profondeur, ressent encore les courants de surface, ce qui l'homogénéise en température, en teneur en gaz dissous et en ressources nutritionnelles. La deuxième zone, aussi relativement stable, ressent peu les apports de l'étage supérieur, et la quantité de MO provenant de la surface y est très limitée (moins de 5%). Enfin, au-delà de 3 000 m commence la troisième zone, les abysses, où l'anoxie est quasi totale. La quantité de nutriments disponibles est limitée, créant des conditions d'oligotrophie. Ces nutriments sont constitués presque totalement de sédimentations d'éléments des zones supérieures : liquides biologiques, détritiques, cadavres d'animaux pélagiques (poissons, mammifères marins) et organismes planctoniques. La sédimentation de ces matières, toujours lente, demande, pour les produits les plus lourds (cadavres de grands animaux) quelques dizaines d'heures pour atteindre 5 000 m de profondeur ; des temps bien plus longs sont nécessaires pour les éléments légers (petits débris ou particules de MO). L'arrivée sur le plancher abyssal d'un cadavre de baleine, soit selon l'âge de l'animal une biomasse de 30 à 160 tonnes, équivaut à 2 000 ans de flux de sédimentation des autres particules organiques.

Une fois arrivés au fond, ces matériaux sont dégradés par des bactéries et archées chimiohétérotrophes, qui sont elles-mêmes proies de la faune abyssale, crustacés, vers polychètes ou bivalves. Le développement de relations symbiotiques (Chapitre 4) entre bactéries et animaux abyssaux, qui favorise la disponibilité réciproque en nutriments, semble fréquent dans ces environnements.

Une explosion de vie à 400 °C, dans l'enfer du fond de l'océan

Lors d'une mission du sous-marin d'exploration *Alvin* (du nom de son concepteur, Allyn Vine) au large des îles Galápagos, en février 1977, les deux géologues à bord, Jack Corliss et Tjeerd H. Van Andel, observèrent une augmentation brusque d'une dizaine de degrés de la température de l'eau, restée fixe à 2 °C durant l'immersion. Ils venaient de découvrir, à 2 500 m de profondeur, une source hydrothermale de la dorsale est-pacifique. Cette observation indiquait qu'il existait bien des échanges de chaleur entre la lithosphère et l'Océan. Encore plus surprenant, le site découvert était entouré d'une profusion d'organismes vivants (bivalves, crustacés, annélides, etc.) d'une extrême diversité de morphologies. Le nom « Jardin de Roses » (*Rose Garden*) lui fut attribué en raison de cette richesse. La profondeur du site excluant que des processus de type photosynthèse puissent s'y réaliser, ceci questionnait la nature de l'équilibre nutritionnel de cet écosystème.

Deux ans plus tard, une autre campagne de l'*Alvin*, avec à bord Bill Normark et Thierry Juteau, reviendra sur le site. En approchant le sous-marin du plancher du site, le pilote note un tourbillon qui s'élève, « une sorte de locomotive » : il venait de découvrir la « cheminée » d'un fumeur, d'où sortait un panache dense de couleur noire, le fluide hydrothermal. La température mesurée à la surface du panache était de 37,2 °C ; mais à la fin de la plongée la coque en PVC de la sonde thermique avait fondu, ce qui indiquait une température au moins égale à celle de fusion du PVC, soit 180 °C. En fait cette température était de l'ordre de 350 °C ! La zone choisie pour l'exploration était particulièrement riche en grandes moules, communément appelées bénitiers (des clams, *Tridacna crocea*, de l'ordre des *Veneroïda*). Celles qu'observent les chercheurs présentent une coquille allongée pouvant atteindre 1,5 m et peser 250 kg. Autre grande surprise : à proximité du fumeur, une vie foisonne, et ce, malgré cette température élevée. Parmi cette population se trouvent nombre d'espèces animales insolites, dont plusieurs annélides polychètes : le ver spaghetti (*Terebellidae*), le

ver de Pompéi (*Alvinella pompejana*), qui vit sous une pluie constante de cendres, ou le ver géant *Riftia pachyptila*, long de 1 m, sans appareil digestif (cf. Chapitre 7). Parallèlement, tout un monde microbien trouve là des conditions propices à sa vie.

Difficultés et développements des études des biomes abyssaux

La méiofaune, et encore davantage la microfaune, des fonds abyssaux forment des peuplements nombreux, de centaines, milliers ou plus encore, d'espèces différentes réunies dans une même communauté. Ils sont très peu connus, en particulier parce que majoritairement de dimensions microscopiques. En particulier, l'étude des procaryotes et des virus souffre du fait que les méthodes classiques de microbiologie leur sont généralement pas ou peu applicables. En effet celles-ci nécessitent l'« isolement » de cellules individuelles vivantes à partir des échantillons, puis leur « mise en culture » afin de disposer d'une quantité suffisante du « matériel » biologique à étudier, sous forme de populations homogènes, « clonales », c'est-à-dire dérivant chacune d'une unique cellule (d'un unique virus) d'une unique espèce. Or on estime, au moins en ce qui concerne les procaryotes, que sont actuellement cultivables en laboratoire moins de 1 % des espèces présentes dans les environnements naturels, particulièrement abyssaux. Dans ce dernier cas, cette limitation résulte en partie des difficultés à réaliser en laboratoire des manipulations exigeant des pressions élevées, parfois dans des conditions de hautes températures. D'autre part, il est encore souvent difficile de définir les besoins nutritionnels appropriés à ces organismes. En conséquence, les études concernant ces procaryotes sont relativement peu nombreuses, ont utilisé des méthodologies variées, et concernent un faible nombre de sites, de caractéristiques différentes.

Cependant, la dernière décade a permis un développement sans précédent, pour deux raisons. D'une part, ont été effectuées quelques missions d'une ampleur proche de celles concernant la prospection de la zone photique. D'autre part, le développement des méthodes

de biologie moléculaire, grâce aux puissants moyens fournis par la métagénomique et la bio-informatique, a permis l'étude de données, expérimentales ou d'observation directe, uniquement en recourant à l'analyse d'échantillons d'ADN (cf. Encadré 6.3).

ENCADRÉ 6.3 LA RÉVOLUTION DE LA MÉTAGÉNOMIQUE, LE « MICROSCOPE DU III^e MILLÉNAIRE », ET DE L'ADNe

La métagénomique est l'analyse, réalisée à partir du séquençage de tous les acides nucléiques récoltés dans un environnement donné, dits ADNe ; c'est donc l'élargissement de la génomique, qui consiste à séquencer le génome d'un unique individu d'une espèce donnée. La métagénomique, d'après le D^r Colombar de Vargas (Station biologique de Roscoff), spécialiste du plancton des écosystèmes marins, est « *le microscope du III^e millénaire* ». Généralement, les gènes de référence servant de base à l'identification des organismes sont ceux qui codent pour les ARN ribosomiaux (ADNr, 16S et 18S, respectivement, pour les organismes pro- et eucaryotes), car leur spécificité de séquence et de structure permet d'assigner les organismes non seulement à un domaine, mais à des niveaux phylogéniques assez précis (genre, espèce).

Cette approche a par exemple été appliquée à l'étude du microbiote (bactéries, archées, virus) de l'intestin humain. En microbiologie environnementale, elle revêt une importance fondamentale pour déterminer la biodiversité d'un milieu donné et l'abondance relative de ses divers constituants. Cela favorise la découverte éventuelle d'espèces nouvelles, et permet de déceler des fonctions biologiques potentiellement présentes. Cette approche a en outre le grand avantage d'éviter les manipulations *in vivo* du matériel biologique à étudier, parfois complexes, laborieuses et rarement applicables en écologie. Dans le cas d'études d'organismes vivant dans des sites peu accessibles, l'utilisation de cette approche permet en outre de s'affranchir des contraintes liées aux difficultés d'observations directes, et d'éviter des biaisages dus à la non-détection d'espèces rares ou cachées, ou invisibles directement. L'ADNe, l'ADN total prélevé dans

...

...
un environnement, comprend, outre celui des organismes décelés, vivants ou non, celui contenu dans les tissus d'organismes morts ou libéré par les fluides corporels d'organismes vivants. Les séquences obtenues permettent, par des méthodes de phylogénèse moléculaire, de définir leurs espèces ou taxons d'appartenance. Cette technique, mise au point dans les années 1980, a donné ses premiers résultats il y a une vingtaine d'années. Elle s'est avérée particulièrement précieuse dans le domaine microbien.

Un monde microbien encore à découvrir dans la zone hadale

On estime que 75% de la biomasse procaryote des océans réside dans les étages les plus profonds, mais qu'ils sont aussi les moins connus. Alors que les études des eaux profondes, en particulier des cheminées hydrothermales et de la plaine abyssale ont largement progressé, celle des organismes microbiens de la zone hadale reste peu développée en raison des difficultés associées à leur exploration. Il est établi que les communautés microbiennes y sont distinctes de celles des autres étages, et principalement riches en taxons hétérotrophes, tels *Marinimicrobia* (particulièrement abondants dans la zone hypoxique), *Bacteroidetes*, *Chloroflexi* et *Thaumarchaeota*. La majorité de ces études, basées sur la phylogénie moléculaire, ne permet pas de distinguer les communautés vivantes d'autres dormantes ou mortes, ou même présentes sous forme de traces d'ADN libre.

Le rôle de ces organismes est central dans la minéralisation du carbone organique et son stockage à long terme. Mais rien ou très peu n'est connu concernant l'importance relative des différents taxons, leur physiologie et les interactions biotiques et abiotiques de ce biotope. La microbiologie hadale nous réserve certainement des surprises.

7

Vivre dans les abysses

Il fait noir, il fait froid, il fait faim, il fait profond, dans les abysses.

Théodore MONOD, 1954

Les contraintes liées à ces environnements sont en effet drastiques ; ce sont des conditions extrêmes, à la limite du maintien de la vie, et où pourtant celle-ci est prolifique. Nous examinerons ici trois aspects particulièrement caractéristiques de ces habitats, l'adaptation à la haute pression hydrostatique (piézophilie), au niveau de l'organisme entier et au niveau moléculaire, et les réponses aux problèmes de l'oligotrophie et de l'absence de lumière. Des associations symbiotiques diverses semblent être un moyen fréquent pour pallier l'oligotrophie. Certains organismes tirent en outre parti de l'obscurité ambiante en développant des processus originaux de jeux avec la lumière.

LES FONDS MARINS : DES PSEUDO-DÉSERTS OASIS DE VIE

Plus on approche des eaux pélagiques profondes, plus la diversité et la densité des espèces animales diminuent, mais apparemment sans

qu'existent des zones totalement désertes. Les études quantitatives sur les espèces vivant en profondeur sont assez rares. Il est accepté que tous les niveaux supérieurs de la classification (embranchements, classes, ordres, familles) représentés dans les zones côtières le sont aussi au large, à tous les niveaux de la colonne d'eau. Cependant les profondeurs où certaines espèces ont été observées peuvent être peu indicatives étant donné qu'il s'agit souvent d'espèces mobiles, y compris verticalement. Certaines espèces peuvent se trouver au-delà de leur profondeur optimale pour une durée variable, à la recherche de proies. Ainsi, parmi les poissons, on observe le requin lézard (*Chlamydoselachus anguineus*) à plus de 1 500 m de profondeur, le poisson vipère (du genre *Chauliodus*) jusqu'à 4 000 m, des poissons Crocs (du genre *Anaplogaster*, famille des *Anoplogastridae*), dont le plus décrit, *Anoplogaster cornuta*, présent à 5 000 m, et le poisson limace (*Pseudoliparis wirey*), qui tiendrait le record de profondeur : plusieurs spécimens en ont été pêchés à 6 900 et 7 900 m de profondeur, et un membre de cette même espèce a été filmé à 8 178 m près de Guam, la plus grande des îles Mariannes. Il se peut que le poisson aperçu par Jacques Piccard et Don Walsh lors de leur plongée dans la fosse des Mariannes à bord du *Trieste* (Chapitre 6) en ait été un. Or au moins certains de ces poissons ne vivent probablement pas constamment à ces profondeurs.

Quant à la faune proprement abyssale, sa définition souffre de l'ambiguïté déjà évoquée concernant la définition du terme abysse. S'y ajoute, comme précédemment, la difficulté à associer une zone précise de la colonne d'eau à un organisme pélagique, en raison du grand éventail de profondeurs où ces animaux peuvent vivre. La faune abyssale sera donc considérée ici, de façon pratique, comme celle des animaux pouvant vivre ou ayant été observés ou récoltés au-delà d'une profondeur de 4 000 m. Malgré l'aspect arbitraire de cette définition, les animaux correspondant à ces habitats montrent des caractéristiques adaptatives très différentes de celles de leurs équivalents des profondeurs plus faibles.

Les zones benthiques profondes, des déserts pas si déserts

À ce jour, seulement environ 15 % des zones profondes de l'océan ont été cartographiées de façon précise, et seulement 2 % en ont été explorées grâce à divers engins permettant de descendre à plus de 3 000 m. Les régions visitées sont principalement les plaines abyssales entre 3 000 et 6 000 m, et exceptionnellement les fosses. Ces régions se sont révélées loin d'être des déserts, comme on l'a longtemps pensé en raison de la rare présence de grands animaux. Des organismes de « petites » dimensions récoltés dans les sédiments peuvent représenter des populations de 5 000 à 50 000 individus par m². Leurs dimensions se distribuent dans un intervalle allant du micron au mètre, soit un facteur de 100 000 entre les plus petits, les plus nombreux mais invisibles à l'œil nu, et les plus grands. Sur ce critère de dimensions, les zoologistes subdivisent en général la faune marine en quatre groupes, dont la majorité des représentants n'a pas encore été décrite.

La **mégafaune**, comme le nom l'indique, regroupe les plus grands habitants de ces espaces (mammifères, requins, poissons osseux) ; elle est plutôt rare aux grandes profondeurs, en raison de la paucité de nourriture disponible.

La **macrofaune** est définie par des dimensions allant de 0,25 mm (250 µm) à 2 mm (remarquons que le terme de « macrofaune » n'a pas ici la même signification que pour la faune de surface). Sa densité varie entre quelques dizaines et quelques milliers d'individus par m². Ces organismes appartiennent à de nombreux embranchements d'invertébrés. Les annélides polychètes à eux seuls en constituent entre 50 et 75 %. Le restant comprend des crustacés (amphipodes, isopodes, tanaïdacés), des mollusques (gastéropodes, bivalves, scaphopodes) et plusieurs espèces d'organismes vermiformes (nématodes, échiuriens, siponcles, etc.).

La **méiofaune** inclut tous les organismes de dimensions comprises entre 40 µm et 1 mm. Leur densité varie de 3 à 100 individus par cm². Ce sont des invertébrés, principalement des nématodes, petits crustacés (copépodes et ostracodes) et protistes, comme les foraminifères.

Leur activité dans la chaîne nutritionnelle globale de ces environnements est considérable. Par exemple, les petits invertébrés jouent un rôle de premier ordre au sein des réseaux trophiques en participant au recyclage de matière organique particulaire, et en servant eux-mêmes de nutriment à la macrofaune et aux stades juvéniles de nombreux poissons. Les foraminifères participent largement au recyclage du carbone sédimentaire, par exemple en fixant une partie importante du carbone organique sous forme de tests calcaires sédimentant dans les fonds.

Il faut ajouter à ces catégories la **microfaune**, le monde des procaryotes (bactéries et archées), bien plus nombreux et plus variés, et celui des virus. Ici les densités s'expriment en millions, voire dizaines de millions, par gramme de matériel déposé sur le plancher et dans les premiers centimètres de profondeur des sédiments. Probablement aucune vie abyssale n'existerait sans eux. Ils sont impliqués dans le recyclage de matériaux organiques (déchets et cadavres) et l'assimilation de substances minérales grâce à leur capacité de chimiosynthèse.

L'étonnante biodiversité des méiofaune et microfaune des sédiments abyssaux

Les animaux peuplant les étages abyssal et hadal nous sont connus par les échantillonnages effectués à partir des années 1950. Un inventaire des grands groupes taxonomiques, encore de nos jours considéré comme assez complet, apparaît en 1959 (nouvelle édition en 1970) (Torben Wolff, Musée zoologique de Copenhague). Cette étude décrit une collection de 33 000 spécimens prélevés indépendamment dans 16 fosses des océans Pacifique, Indien et Atlantique, à des profondeurs allant de 6 100 m à 10 210 m. T. Wolff avait noté qu'au-delà de 6 000 m, au passage de l'abyssal à l'hadal, la composition de la faune changeait progressivement ; il attribuait ces différences à l'augmentation de la pression hydrostatique et à la diminution de la disponibilité de nutriments. En revanche, les caractéristiques morphologiques générales des animaux étaient semblables à tous les

étages. Il notait aussi un niveau d'endémisme élevé pour l'étage hadal. Cet étage était caractérisé par des pourcentages importants d'amphipodes, polychètes, bivalves, échinodermes et holothuries, et des pourcentages plus faibles d'astéroïdes, échinoïdes, siponculides et ophiures. D'autres groupes d'animaux, certains coelentérés, bryozoaires et poissons étaient par contre moins représentés, et les crustacés décapodes totalement absents. Les différentes fosses océaniques montraient une grande similarité de fréquence et de composition générale, à parité de profondeur.

Il existe peu de publications à caractère général plus récentes ; la plupart sont centrées sur les poissons. Une publication de 2013 de Imants G. Priede (Université d'Aberdeen, Écosse) et Rainer Froese (Helmholtz Center for Ocean Research, Kiel, Allemagne) montre une diminution globale de 11 952 espèces de poissons marins en fonction de la profondeur, selon un taux proche de ceux des estimations mondiales, indiquant que le facteur limitant peut être la disponibilité en aliments. Les profondeurs maximales recensées pour les Myxinidés (animaux anguilliformes), Actinoptérygiens (poissons osseux), Chondrichtyens (poissons cartilagineux) étaient respectivement de 2743, 4156 et 8370 m. Les espèces endémiques des fosses hadales sont abondantes à 7800 m, mais semblent absentes à plus de 9000 m de profondeur.

À partir de ces travaux récents, apparaît une ébauche de schéma global de la vie dans les abysses. La revue *Science Advances* (février 2022) a publié une analyse à échelle mondiale, la plus grande à ce jour, destinée à déterminer la diversité de la méiofaune eucaryote des sédiments abyssaux et bathyaux, pour la comparer à celle des couches pélagiques des zones photiques comme aphotiques. Cette étude, qui a regroupé 24 laboratoires distribués dans 8 pays, représente un tournant méthodologique dans ce type de recherches. Les travaux, coordonnés par Tristan Cordier et Jan Pawlowski (Université de Genève) et Andrew J. Gooday (National Oceanic Center de Southampton), ont consisté à comparer les ADN d'organismes eucaryotes présents dans les

divers environnements étudiés. Les chercheurs ont ainsi examiné 1 685 échantillons collectés sur plus de 400 stations, au cours de 13 missions en Arctique, océan Atlantique nord et sud, océan Pacifique et mer Méditerranée. Les échantillons ont été collectés à différentes profondeurs de la colonne d'eau : en surface et à des profondeurs de 400, 800, 1 600, 4 000, 5 600 m. L'analyse, qui a compris deux mille milliards de séquences d'ADN, a porté sur de nombreux paramètres. Près des deux tiers des séquences examinées indiquent des espèces non seulement abondantes, mais aussi inconnues. Découverte importante de ce travail : contrairement à ce qui était admis jusqu'à présent, les sédiments du plancher océanique profond présentent une diversité génétique élevée d'organismes eucaryotes, jusqu'à trois fois celle des eaux pélagiques. Ce sont des invertébrés, principalement des nématodes, petits crustacés (copépodes et ostracodes) et protistes, comme les foraminifères. Leur activité dans la chaîne nutritionnelle globale de ces environnements est considérable. Les petits invertébrés jouent un rôle de premier ordre au sein des réseaux trophiques en participant au recyclage de matière organique particulière, et en servant eux-mêmes de nutriment à la macrofaune et aux stades juvéniles de nombreux poissons. Les foraminifères jouent un rôle important dans le recyclage du carbone sédimentaire, par exemple en fixant une partie importante du carbone organique sous forme de tests calcaires (donc sous forme C_i) sédimentant dans les fonds.

Plusieurs autres travaux récents utilisant des approches similaires ont révélé une biodiversité aussi grande en ce qui concerne les procaryotes abyssaux. Une étude coordonnée par Clemens Schaubberger (University of Southern Denmark, 2021) comprenant plusieurs instituts et universités européennes, dont l'IFREMER et le CNRS en France, a analysé des échantillons d'ADNe provenant des sédiments de deux fosses océaniques, Kermadec (Pacifique Sud, au nord-est de la Nouvelle-Zélande), et Atacama (Pérou-Chili). Les sédiments de la fosse Kermadec ont été collectés sur quatre sites répartis sur 200 km et à des profondeurs comprises entre 9 300 et 10 010 m, et sur un

site adjacent, à 6080 m de profondeur. Ceux de la fosse Atacama proviennent de 6 sites répartis sur une distance de 430 km et à plus de 8000 m de profondeur. Trois échantillons ont systématiquement été prélevés par tranche de profondeur (0-1 cm, 1-3 cm, etc., jusqu'à 15-30 cm), soit au total plusieurs centaines d'échantillons. L'analyse, concentrée sur le gène ADNr 16S, a montré une grande similitude de composition des communautés microbiennes des deux sites, malgré les différences de bathymétrie des prélèvements et l'hétérogénéité d'épaisseur des dépôts concernés. Un résultat plus qu'inattendu, considérant la distance séparant ces sites. Les communautés d'un horizon sédimentaire donné sont plus similaires entre les deux sites que, pour chacun, celles des horizons adjacents, même si séparés seulement de quelques centimètres. Dans les deux sites, le nombre de phylums répertoriés varie fortement avec la profondeur des sédiments, en liaison avec le niveau de stratification, indiquant trois étages : oxygène, azoté et ferrugineux. Ainsi la principale force de sélection qui structure la composition des communautés dans les sédiments hadaux est la stratification des matériaux qui les composent. La teneur en carbone organique aurait seulement une influence limitée à l'intérieur de chaque tranchée examinée, et ne serait pas la cause des différences observées entre horizons hadaux et peu profonds. L'influence d'autres facteurs, tels l'isolement géographique, la pression hydrostatique, la stabilité des dépôts, reste à l'heure actuelle inconnue.

Les « oasis de vie » des sources hydrothermales

On connaissait déjà, dans les années 1970-1975, l'existence, parmi les bactéries et les archées, de quelques organismes extrêmophiles. Mais c'est à partir de 1977 que l'étude de la biologie et de la géochimie des sources hydrothermales, et d'autres environnements extrêmes, va prendre son envolée, jusqu'à être actuellement les environnements extrêmes les mieux connus. La découverte de la première source hydrothermale se trouva être concomitante du moment où

de nombreux changements de paradigmes en biologie se produisaient. C'est en effet en 1977 que Carl Richard Woese et George Fox proposent que les procaryotes (à l'époque essentiellement des bactéries étaient connues) ne forment plus un groupe unique, mais soient classés en deux lignées évolutivement séparées, issues d'un géniteur commun. Ces deux lignées, actuellement acceptées par la communauté des biologistes, sont les *Eubacteria* et les *Archaeobacteria*, noms remplacés ensuite par, respectivement, *Bacteria* (Bactéries) et *Archaea* (Archées). Tous les organismes vivants, dans cette classification basée sur la phylogénie, ressortissent à trois grandes lignées, ou domaines : Eucaryotes, Bactéries et Archées.

Certaines sources hydrothermales présentent des conditions apparemment si prohibitives qu'il est surprenant d'y trouver de la vie : des températures passant de 410 à 2 °C sur quelques dizaines de cm à partir de la source, une anoxie totale, la présence de gaz toxiques tels l'hydrogène sulfuré (H₂S) émis par le fluide hydrothermal. Cependant ces lieux semblent être des oasis de vie. Accéder aux nutriments disponibles suppose de se fixer dans les zones de contact entre le fluide hydrothermal et l'eau de mer, donc de supporter ces températures élevées et la présence des composants toxiques. Le maintien dans ces conditions difficiles est en fait lié à la possession de caractéristiques anatomiques et/ou physiologiques particulières, propres à chaque espèce. La présence d'associations symbiotiques, qui concernerait les trois quarts des animaux des sources hydrothermales, démontre le succès de ce mode d'adaptation à ces environnements. Parmi les cas les plus représentatifs, citons une dizaine d'espèces de crabes blancs formant de gigantesques groupes, les crevettes *Rimicaris exoculata* ou les colonies de vers *Riftia*, tous associés à des bactéries, lesquelles vivent libres ou/et en symbiose avec ces animaux.

La distribution des types d'organismes sur ces sites est non aléatoire, mais liée à leurs capacités adaptatives et à la concentration en nutriments, laquelle diminue avec la distance au fumeur. Elle

est espèce-spécifique. Près de la sortie du fluide hydrothermal, se développe une riche biocénose constituée en majorité d'organismes endémiques (environ 90 % des 445 espèces animales répertoriées en 2015). La partie externe de la paroi de la cheminée (où la température du fluide hydrothermal va de 110 à 80 °C) abrite des communautés de bactéries et d'archées. Puis les communautés animales se distribuent en cercles concentriques le long du gradient décroissant de température. Le profil de biocénose de la dorsale et de l'océan Pacifique est typique. Non loin du fluide hydrothermal (températures comprises entre 40 et 20 °C), se trouvent des annélides polychètes (les genres *Alvinella*, *Paralvinella* et *Hesiolyra*), des arthropodes (le crabe *Cyanagraea praedator*), et des crustacés de la classe des Malacostracées. Dans la zone en aval (températures entre 20 et 8 °C), se répartissent la majorité des vers vestimentifères tubicoles, un petit embranchement d'annélides polychètes de la classe des Pogonophores (genre *Riftia*), des crustacés décapodes (des Galathées, le crabe *Cyanagraea praedator*), des poissons Zoarcidés. Plus loin (températures entre 8 et 2 °C), vivent de nombreux mollusques bivalves (moules du genre *Bathymodiolus* avec leur commensal *Branchiopolynoe*) et des gastéropodes (différentes espèces de patelles). Quelques-uns de ces organismes, particulièrement bien documentés, sont décrits plus loin.

Les autres sites abyssaux, tout aussi prolifiques

Des peuplements de **suintements froids** ont été observés pour la première fois en 1984, à 3270 m de profondeur, au site de l'escarpement de Floride, une falaise calcaire qui chute abruptement sur le fond marin, passant sur une courte distance de moins de 300 à 3000 m de profondeur. Une liste plus complète des espèces présentes sur ce site, puis sur d'autres suintements, suivra assez rapidement. Ces espèces, divers invertébrés dont la survie est essentiellement liée à l'activité de bactéries endosymbiontes chimio-lithotrophes, étaient majoritairement encore inconnues. Elles se répartissent en cercles

concentriques à partir des sorties de fluides, de manière à profiter des produits réduits émis par les suintements. En 2013, on y avait dénombré 210 espèces d'invertébrés, dont à peine la moitié identifiées, à comparer aux 500 connues dans les sites hydrothermaux. Les principaux groupes d'animaux consistaient en colonies de vers vestimentifères et de grandes moules, se développant à proximité de la sortie d'un fumeur dégageant un fluide hypersalé contenant principalement des composés réduits (ammoniac, hydrogène sulfuré, méthane) et des chlorures.

Les **monts sous-marins** sont des environnements très particuliers. L'eau, en circulant sur leur pourtour, remet en suspension des sédiments profonds, s'enrichit, en particulier en nitrates et phosphates, favorables au développement du plancton, qui sera lui-même source de nutriments pour de nombreuses espèces. En outre, leur isolement par rapport aux côtes favorise le développement d'espèces endémiques, qui pourraient représenter 15 à 35 % de toutes les espèces endémiques. La macrofaune y est particulièrement riche en coraux, éponges, hydroïdes, mollusques et crustacés. De nombreuses populations de poissons y vivent en étroite association avec des communautés benthiques, et des espèces migratrices, telles thons, tortues de mer, requins, baleines, s'y rassemblent, attirées par l'opportunité de nourriture.

Les biotopes à **nodules polymétalliques** sont habités par une riche faune, dominée par des foraminifères et des métazoaires variés (éponges, hydrozoaires, scyphozoaires, mollusques, annélides polychètes, crustacés, bryozoaires, brachiopodes et ascidies), et largement peuplée de protistes et procaryotes. Certains biologistes la considèrent comme une communauté écologique distincte de celle des sédiments. Une étude a été réalisée dans la zone dite Clarion-Clipperton, une fracture du plancher de l'océan Pacifique au large des îles hawaïennes, couvrant 7 240 km de long pour une surface de $4,5 \times 10^6$ km², par Christine N. Shulse et ses collaborateurs (Center for Microbial Oceanography, Hawaiï,

États-Unis, 2017). Elle a comparé les communautés microbiennes présentes sur des échantillons de sédiments, de nodules et de colonnes d'eau, prélevés de façon aléatoire sur une surface de 30×30 km, à 8 différentes profondeurs et provenant de 11 stations. Les micro-organismes associés aux nodules présentent une richesse en nombre d'espèces et d'individus supérieure à celle de la colonne d'eau correspondante. En particulier, archées de l'embranchement des Thaumarchées, γ -Protéobactéries, Cryptomonadales, et algues unicellulaires sont extrêmement abondantes. Inversement, les *Alveolata*, des protistes dont les ciliés (pourvus de flagelles) et les dinoflagellés (cellules entourées d'une membrane complexe et pourvues d'un flagelle) sont relativement plus présents dans les sédiments et dans les colonnes d'eau. Ces différences de présence n'ont actuellement pas d'explication. La source d'énergie nécessaire au maintien de ces populations n'est pas connue. Des études sont en cours pour connaître la résilience microbienne de l'habitat nodulaire, ceci dans l'optique de minimiser les risques de perturbation ou de destruction de cet écosystème unique en cas de future exploitation de ces « champs » de nodules.

Les **fosses océaniques**, les « *ultimes frontières de notre planète* » selon un document de l'IFREMER, encore très méconnues, seront sans doute riches de surprises. Les quelques données disponibles ont révélé des aspects pour le moins inattendus. Les différentes expéditions dans la fosse des Mariannes ont montré la présence jusqu'à 10 000 m d'un certain nombre d'animaux, dont la plupart n'ont été observés que grâce à des images prises par des robots téléguidés. Peu de spécimens ont pu être récoltés vivants. Parmi cette faune, citons le poisson plat, de grandes crevettes, d'énormes crustacés, et le poisson limace, ou escargot des Mariannes (*Pseudoliparis swirei*), le seul organisme de cet environnement pour lequel on dispose de quelques publications scientifiques. Découvert en 2014 dans cette fosse à 7 860 m de profondeur, et filmé à plus de 8 000 m dans une fosse située près de Guam, son nom est un hommage à Herbert Swire,

l'explorateur qui en 1875 a découvert les fosses des Mariannes. Son corps (5 cm environ) est dépourvu d'écaillés. Observé vivant, il est de couleur blanc rosé avec une peau et un péritoine transparents qui laissent percevoir le foie, l'estomac, le caecum pylorique et les muscles de la paroi abdominale. Certains spécimens plus gros ont la tête plus sombre. Ces grandes profondeurs, exemptes d'autres prédateurs mais riches en invertébrés, lui fournissent un important avantage sélectif. L'intérêt scientifique de cette espèce est sa capacité à survivre aux énormes pressions de ces environnements, capacité qui n'a jusqu'à présent reçu aucune explication.

LA MAÎTRISE DE LA PRESSION

La découverte, à la fin du XIX^e siècle, de l'effet létal des hautes pressions hydrostatiques (HPH) sur des bactéries devint très vite un moyen de préserver les aliments frais de contaminations bactériennes. Puis, entre les années 1930 et 1950, se développent des appareils permettant de générer des pressions atteignant 2500 MPa. Ces appareils s'avèreront précieux, ou même indispensables, dans de nombreux domaines de recherche fondamentale (physique, chimie, géoscience, biologie) et appliquée (pharmaceutique, biotechnologies), et pour des procédés industriels (synthèses chimiques, production de nouveaux matériaux).

On sait aujourd'hui que les systèmes biologiques soumis à des perturbations de température, pression ou autres facteurs, répondent à une loi générale, dite des équilibres chimiques, énoncée par Henri Le Chatelier en 1884. Cette loi prédit que toute modification d'un système chimique en équilibre conduit à un ensemble de réactions qui s'oppose partiellement au changement imposé, jusqu'à l'établissement d'un nouvel état d'équilibre. Ainsi une augmentation de la pression déplace l'équilibre vers un état permettant au système de diminuer son volume.

Dans les environnements naturels tels l'océan profond, les effets de la pression doivent être envisagés conjointement à ceux de la

température. En effet la température moyenne y est de 2 à 4 °C. Les organismes peuplant ces lieux seront donc piézophiles (ou barophiles), et cryophiles (ou psychropiézophiles). Par contre, au niveau des formations hydrothermales, pour une même pression, la température peut fluctuer horizontalement de quelques degrés à quelques dizaines ou centaines de degrés sur quelques centimètres de distance. Existeront ainsi, parmi les piézophiles, des espèces thermophiles et même hyperthermophiles (supportant des températures comprises entre 41 et 122 °C).

Cibles moléculaires des HPH et mécanismes d'adaptation

Les principales molécules biologiques sensibles aux HPH sont les lipides et les protéines ; les effets des HPH sur les acides nucléiques sont indirects. Ces effets, seulement partiellement connus, affectent dans l'ensemble la structure des molécules cibles, ou des organites cellulaires dont ces molécules sont les composants (complexes multiprotéiques tels que membranes, ribosomes, etc.). Les données disponibles concernent principalement des micro-organismes modèles, procaryotes et eucaryotes.

Les **lipides** sont les cibles les plus sensibles aux effets des HPH. Constituants majeurs des membranes cellulaires, ils interviennent dans la perméabilité, le transport (entrée des substrats nutritifs, sortie des déchets cellulaires), la motilité cellulaire. Dans les conditions physiologiques, la membrane est une structure organisée et fluide. Les lipides y sont positionnés en deux longues chaînes formant une structure bicouche, dont la stabilité est assurée par des liaisons de faible énergie (liaisons hydrogène). Celles-ci peuvent facilement être rompues, entraînant un changement de conformation des lipides. Une augmentation de la température ou une diminution de la pression favorisent leurs mouvements, conduisant à une désorganisation de la structure de la membrane ; des changements inverses diminuent les capacités de mouvement des lipides, entraînant une rigidité de la membrane (gélification). Ces deux types de modifications

structurelles se traduisent par une perte des fonctions membranaires. Une des bases de l'adaptation des organismes piézophiles aux HPH consiste en la présence dans leurs membranes de lipides particuliers qui la rendent plus stable.

L'autre catégorie de macromolécules sensibles aux HPH, les **protéines**, et en particulier celles impliquées dans des complexes multimériques, répondent à une augmentation de pression, comme les lipides, par une réduction de leur volume, entraînant un changement de conformation, d'encombrement et d'hydratation. Toutes ces modifications affectent l'assemblage, l'organisation, la stabilité et le fonctionnement catalytique de ces complexes.

La structure bi-caténaire de l'ADN sera figée par les HPH par le fait que la compression s'oppose à la rupture des liaisons hydrogène stabilisant l'association entre les deux brins. En conséquence, les fonctions vitales impliquant une rupture de ces liaisons (réplication, transcription) sont affectées par cette rigidification. L'expression des gènes sera donc perturbée, ce qui bloquera nombre d'activités cellulaires telles métabolisme ou division (processus qui implique aussi la membrane).

Les piézophiles pluricellulaires : des adaptations morphologiques et physiologiques

Plusieurs stratégies d'adaptation à la pression sont à l'œuvre suivant les espèces.

En général, les animaux pélagiques sont bien adaptés jusqu'à environ 3 000 m de profondeur, et la pression exercée par la colonne d'eau (environ 29,4 MPa) a des effets peu significatifs. Ils sont toutefois sensibles à des variations brusques de pression qui se produiraient au cours de leurs plongées. Ainsi, les anguilles, qui vivent dans les eaux de surface et descendent à 2 000 m durant leur période de reproduction, meurent si leur descente est trop rapide. Malgré les effets des HPH sur les macromolécules, et par suite sur le fonctionnement des processus cellulaires, des représentants de nombreuses

espèces pluricellulaires vivent dans ces environnements au-delà de 3 000 m, donc tolèrent ces pressions élevées. Ce sont des piézophiles, par opposition aux piézosensibles qui ne supportent pas de pression supérieure à 0,1 MPa (1 atmosphère). Certains peuvent même exiger une HPH, et mourir s'ils sont soumis à des pressions inférieures : c'est le règne des hyperpiézophiles tels quelques espèces de poissons, de crustacés et d'échinodermes de la classe des Holoturiers, vivant jusqu'à 11 000 m dans les grands fonds. Bien qu'ils présentent un intérêt scientifique majeur, ces organismes sont encore peu étudiés en raison des difficultés d'approche inhérentes à leurs conditions de vie.

De nombreuses caractéristiques anatomiques et physiologiques de ces animaux ont pour but de réduire leur **densité**, qui est normalement supérieure à celle de l'eau, afin de les maintenir dans un état hydrostatique, c'est-à-dire de mettre leurs cellules à la même pression que celle de l'environnement. La majorité des poissons osseux (Ostéichthyens) sont pourvus d'un organe hydrostatique, la vessie natatoire, ou vessie gazeuse, l'homologue évolutif des poumons des vertébrés. Située dans la cavité abdominale, sous la colonne vertébrale, il s'agit selon les espèces d'une ou de deux poches membraneuses reliées à l'œsophage. Remplie des gaz dissous dans la colonne d'eau, la vessie natatoire gonfle donc durant une remontée de l'animal, et se rétracte durant une plongée. Elle permet ainsi à ces poissons de réguler les effets de la pression, et de se positionner à une profondeur appropriée. Les poissons cartilagineux (Chondrichthyens), dépourvus de vessie natatoire, ont développé plusieurs processus originaux : leur squelette cartilagineux, beaucoup plus élastique et plus léger que l'os, peut changer de forme ; leurs tissus sont riches en eau ou en matériaux gélatineux ; le foie, très volumineux, contient une grande quantité de squalène, une huile de densité inférieure à celle de l'eau, qui contribue à diminuer leur densité corporelle. Enfin d'autres groupes dépourvus de squelette osseux ou cartilagineux, comme les invertébrés (cnidaires, annélides), disposent d'un hydrosquelette

flexible sur lequel reposent les muscles. Ce n'est pas un organe au sens propre, mais un système plus primitif qui assure les mêmes fonctions que la vessie natatoire. Constitué d'un fluide sous pression localisé dans la cavité interne (coelome), il permet par ajustement de sa quantité, de contrer les effets de la pression.

Piézophilie et thermophilie chez les procaryotes

Les espèces procaryotes piézotolérantes vivent en général dans l'intervalle de 0 à 2 000 m, soit de 0,10 à 20,26 MPa. Les piézophiles stricts, ou obligés, ont une croissance optimale à une pression égale ou supérieure à 65,86 Mpa (au-delà de 6 500 m de profondeur).

L'étude des effets des HPH au niveau cellulaire est essentiellement restreinte aux micro-organismes piézophiles, en particulier aux procaryotes, surtout pour des raisons pratiques. En effet, les conséquences éventuellement mortelles d'une décompression exigent qu'ils soient récoltés et maintenus dans leurs conditions de vie. Ceci nécessite des appareillages très coûteux et des dispositifs expérimentaux moins difficiles à réaliser pour cette catégorie d'organismes.

Des micro-organismes piézophiles présents à ces niveaux de la colonne d'eau se répartissent en quelques dizaines d'espèces connues, formant essentiellement deux groupes : les psychropiézophiles, en particulier obligatoires, sont majoritairement des bactéries ; les hyperthermopiézophiles, eux aussi obligatoires, vivant dans des sources hydrothermales, comptent essentiellement des archées, et quelques familles bactériennes dont des *ε-Proteobacteria*. Chacun de ces groupes témoigne d'une importante biodiversité.

La majorité des bactéries psychropiézophiles identifiées à ce jour appartiennent à l'un des cinq genres de la classe des *γ-Proteobacteria* : *Shewanella*, *Photobacterium*, *Colwellia*, *Moritella* et *Psychromonas*. Ces bactéries sont présentes à toutes les profondeurs à partir de 2 500 m, soit dans un grand intervalle de pressions de 24,5 à 107 MPa, et un intervalle de températures compris entre -2 et +15 °C. Chaque

genre a son propre intervalle de pression et de température (celui-ci plus restreint), et chaque espèce a son optimum propre de ces deux paramètres. C'est le cas d'espèces du genre *Colwellia*, associées à des amphipodes (de petits crustacés abondants dans les environnements marins), isolées dans différentes fosses : *Colwellia sp.*, présente dans la fosse des Mariannes à 10476 m de profondeur, croît entre 30 et 120 MPa, et entre -2 et +10 °C, avec un optimum à 120 MPa et +8 °C ; ces paramètres sont, respectivement, pour *Colwellia haladensis*, isolée dans la Fosse de Puerto Rico (-7410 m) et *Colwellia piezophila*, de la Fosse du Japon (-6278 m), 90 MPa et +10 °C, et 60 MPa et +10 °C.

Les quelques bactéries thermopiezophiles isolées, différents genres de l'ordre des *Thermotogales*, proviennent d'environnements variés (réservoirs pétroliers naturels, zones volcaniques continentales ou sous-marines, sources hydrothermales). Ce sont des thermophiles modérés, à l'exception des représentants du genre *Thermotoga*, qui contient des hyperthermophiles. Au moins certaines espèces sont piézophiles obligatoires : ainsi les conditions de vie optimales de *Marinitoga piezophila*, isolée à 2600 m de profondeur dans la dorsale du Pacifique est, sont de 40 MPa et +65 °C.

Les hyperthermopiezophiles vivent au niveau des sources hydrothermales. Ces archées appartiennent à l'ordre des *Thermococcales*, avec trois genres dominants : *Thermococcus*, *Palaeococcus* et *Pyrococcus*. Parmi ces dernières, seule une souche de *P. yayanosii*, isolée sur le site Ashadze de la dorsale médio-Atlantique, à 4100 m de profondeur, est piézophile obligatoire : avec un optimum de pression de 52 MPa, elle tolère 130 MPa, mais ne croît pas à 20 MPa ! Ces archées incluent des souches méthanogènes, dont *Methanocaldococcus yannaschii* : son unique source de soufre et d'énergie est le sulfite. Plus de 200 de ses gènes sont impliqués dans la méthanogenèse.

Une autre archée, *Pyrolobus fumarii*, isolée d'un fumeur noir à 3650 m de profondeur dans l'océan Atlantique central, est actuellement

considérée comme le procaryote le plus thermorésistant connu. Elisabeth Blöchl et ses collaborateurs (Université de Regensburg, Allemagne) ont montré qu'elle peut croître sous une pression de 25 MPa, et supporte une température de 113 °C, avec un optimum à 106 °C, mais cesse de se développer en dessous de 90 °C. De type chimio-lithotrophe, elle utilise comme source d'énergie l'oxydation de l'hydrogène, comme accepteur d'électrons le thiosulfate.

Il est intéressant de noter que l'absence de lumière de ces habitats abyssaux n'a pas privilégié leur adaptation à diverses radiations. Ainsi la piézophilie est associée à une sensibilité aux UV.

RÉPONSES À L'OLIGOTROPHIE : CHIMIO-LITHOAUTOTROPHIE ET SYMBIOSE

Deux processus complémentaires et imbriqués ont été développés permettant aux organismes pélagiques de remédier à l'oligotrophie des fonds marins. Une capacité de chimio-lithoautotrophie chez nombre de procaryotes fournit la plus grande partie de la MO nécessaire. Leur source d'énergie est l'oxydation de composés minéraux réduits variés disponibles dans ces lieux, tels le sulfure d'hydrogène ou le méthane (Chapitre 4). Méga- et macrofaunes abyssales profitent de cette capacité, souvent à travers des rapports symbiotiques avec ces procaryotes. Leurs stratégies d'adaptation, impliquant des formes particulières de symbiose, montrent un équilibre régi par les rapports étroits entre les organismes impliqués, et pour chacun des organismes, avec l'environnement abiotique. Quatre exemples illustreront l'ingéniosité des organismes concernés.

Les vers annélides des sources hydrothermales

Deux annélides, *Alvinella pompejana* et *Riftia pachyptila*, allient trois processus de survie : la synthèse d'un tube protecteur (cf. Encadré 7.1), la capacité à former des colonies stables qui maintiennent l'environnement dans un état plus favorable, et une symbiose obligatoire avec un groupe ou une espèce bactériens définis.

ENCADRÉ 7.1 DANS UN ENVIRONNEMENT « INFERNAL », DES TUBES FIBREUX PROTECTEURS

Certains annélides polychètes sédentaires construisent des tubes pour se protéger des prédateurs et limiter leur dessiccation. Ces tubes varient en morphologie, structure et composition selon les espèces. Ils peuvent être droits, sinueux, coniques, lovés, adhérer à un substrat ou totalement ou partiellement enfouis dans les sédiments. Leur structure, fibreuse, résulte de la présence d'un ensemble de sous-couches de fibrilles de formes sigmoïdales et paraboliques, disposées perpendiculairement les unes par rapport aux autres, rappelant la texture du contreplaqué. Le nombre de couches et de sous-couches varie d'un tube à l'autre. Ces sous-couches sont liées entre elles ainsi qu'à des strates de bactéries symbiotiques mortes, qui avaient adhéré à la surface interne du tube et y étaient restées piégées.

La protection contre la température élevée de la cheminée est intimement liée à la composition chimique et à la structure du tube, ainsi qu'à la circulation d'eau à l'intérieur de celui-ci. Françoise Gail (CNRS) et S. Hunt (Université de Lancaster) ont montré que les tubes sont constitués de mucus, de grains de sédiments minéraux collés par des protéines, et souvent de polysaccharides (glucosaminoglycans sulfatés). Les tubes d'*A. pompejana* sont caractérisés par une concentration élevée en hexoses naturels et en protéines riches en trois acides aminés, sérine, glycine et alanine ; ceux de *R. pachyptila*, sont constitués de chitine et de protéines. Celles-ci, associées grâce à des liaisons covalentes ou de multiples interactions faibles, permettent au tube de gonfler en limitant les perturbations de sa paroi, ce qui le rend chimiquement et thermiquement stable. Des éléments minéraux, majoritairement soufre (de 12 à 25% du total des minéraux), phosphore et calcium, et en moindre quantité fer, zinc et magnésium, sont inclus. Du soufre élémentaire a effectivement été observé dans les cellules bactériennes présentes sur la surface interne du tube.

***Alvinella pompejana*, un record de résistance aux températures extrêmes**

Cet organisme, découvert en 1980 par les chercheurs Daniel Desbruyères et Lucien Laubier, est l'eucaryote le plus thermorésistant connu, grâce au tube à l'intérieur duquel il vit, qui constitue un revêtement protecteur.

A. pompejana se développe dans le Pacifique, à 2 500 m de profondeur, fixé par l'extrémité postérieure de son tube au flanc des fumeurs, où il est soumis à une pluie de cendres de sels issues du fluide hydrothermal. Long de 10-15 cm, ce ver apparaît de couleur gris pâle sur son corps, hérissé de longs filaments gris cendrés, et rouge vif sur sa partie antérieure, où sont localisées des branchies à l'aspect de tentacules. Plusieurs vers s'associent en colonies denses, les tubes formant une sorte de « revêtement isolant » créant des conditions stables et plus permissives, où d'autres espèces animales vont s'installer. La disparition du fumeur entraîne celle de la colonie qui y est liée. Des œufs fécondés, libres, arriveront par hasard à d'autres cheminées, et y développeront une nouvelle colonie.

Le tube d'*A. pompejana* joue aussi un rôle protecteur contre la forte concentration en produits toxiques (sulfure d'hydrogène, métaux toxiques, radicaux libres, etc.) de l'environnement. Le fluide hydrothermal sortant de la cheminée du fumeur, à environ 120 °C, et refroidi à 80 °C suite à son mélange à l'eau de mer, est aspiré dans le tube grâce à des pores positionnés à son extrémité postérieure. Il traverse le tube, et est éliminé *via* une ouverture située à l'extrémité antérieure du tube. Son parcours dans la longueur du tube entraîne son refroidissement jusqu'à environ 20 °C. La circulation du fluide assure en outre un apport d'eau plus riche en oxygène et l'élimination des sulfures du fluide, créant ainsi un habitat favorable pour des bactéries. Celles-ci sont constituées en colonies tapissant des glandes muqueuses localisées sur la surface dorsale du ver. De nombreuses études de ces colonies, dont des analyses métagénomiques, ont mis en évidence un complexe de 12 à 15 phylotypes

(ensembles d'individus phylogénétiquement proches), dont plus de 98% sont des ϵ -*Proteobacteria*, un groupe taxinomique dominant dans les cheminées hydrothermales. Ces bactéries vivent en symbiose (ectosymbiose) avec le ver, dans un rapport encore inconnu. Selon certaines études, elles fourniraient à *A. pompejana* une source stable de nutriments, et pourraient aussi détoxifier l'environnement en absorbant des métaux lourds réactifs et du sulfure d'hydrogène libre. Le rôle du ver dans la survie des bactéries n'est pas connu.

***Riftia pachyptila*, une vie liée à l'acquisition aléatoire de son symbiote**

R. pachyptila, découvert en 1977 lors de l'expédition de l'*Alvin*, est un ver géant (pouvant atteindre 1,5 à 2 m de long), de 4-5 centimètres de diamètre, qui forme des colonies comprenant jusqu'à 100-200 individus par m². Ces colonies, qui peuvent recouvrir une grande surface du fumeur, apparaissent comme une série de tubes adjacents de couleur blanc nacré. Ces tubes sont fixés par une extrémité à un substrat solide ; à l'autre extrémité se déploie, vers l'extérieur du tube, un bouquet de couleur rouge, les branchies.

Chaque ver est enfermé à l'intérieur d'un tube, et n'apparaît à l'extérieur que le panache des branchies. Celles-ci, le principal organe de l'animal en contact direct avec l'environnement, lui permettent d'y puiser ses nutriments. En cas de danger, comme la menace d'un prédateur, le panache se rétracte à l'intérieur du tube, grâce à une structure musculaire, le vestimentum, située à sa base. La partie distale du tronc, l'opisthosome, courte et segmentée, porte des soies en forme de crochets dont le rôle est de maintenir le ver dans son tube. Cette région du tronc, ainsi que le vestimentum, sont riches en glandes sécrétant de la chitine. L'ensemble des organes du tronc baigne dans le liquide de la cavité interne, ou coelome. À la hauteur du vestimentum est situé le cœur, d'où part un système circulatoire complexe, dont le tissu sanguin possède trois types d'hémoglobines (cf. Encadré 7.2). Le corps de l'animal, à l'intérieur de son

tube, est protégé par une paroi épaisse constituée principalement de cuticule, qui empêche sa déshydratation. De nombreux organes (bouche, appareil digestif, anus), présents dans la larve, sont absents chez d'adulte. Le tronc est ainsi réduit à une grande poche, le trophosome, qui occupe entre 15 et 35 % du volume total de l'animal ; il est constitué de cellules spécialisées, les bactériocytes, où se trouvent les symbiontes bactériens, présents en densité élevée (10^9 bactéries par gramme de tissu), dans un environnement riche en cristaux de soufre. Le trophosome est organisé en lobules autour desquels des capillaires sanguins véhiculent les nutriments. Entre les lobules du trophosome et le coelome sont localisées les gonades (glandes sexuelles), mâles ou femelles, reliées par des tubes (gonoductes) conduisant à l'orifice génital (gonadopore). L'ensemble des organes du tronc baigne dans le liquide de la cavité coelomique, qui forme un système permettant le drainage des métabolites, lesquels sont transférés *via* le sang vers les cellules de l'organisme, et inversement pour l'élimination des déchets.

ENCADRÉ 7.2 LES TROIS HÉMOGLOBINES DES ANNÉLIDES

R. pachyptila, comme les autres annélides, a trois types d'hémoglobines. Celles-ci ne sont pas contenues dans des globules rouges, qui sont ici absents : deux sont dissoutes dans le sang, la troisième dans le liquide coelomique. Toutes trois transportent aussi bien l' H_2S que l' O_2 des branchies jusqu'au trophosome. Les trois hémoglobines permettent à *Riftia* de lier simultanément et de façon réversible ces deux molécules, car celles-ci se fixent sur des sites différents, sur l'hème (le site actif) de l'hémoglobine et sur les chaînes protéiques (les globines) associées. Ceci pourrait contribuer à protéger l'hème de l'hémoglobine du sulfure d'hydrogène sans que celui-ci entre en compétition avec l' O_2 . Le rôle respectif de chacune des trois hémoglobines est inconnu. Rappelons que, pour la plupart des animaux, le sulfure d'hydrogène est mortel car il entre en compétition avec l' O_2 en bloquant de façon irréversible le site de fixation de ce gaz sur l'hémoglobine, ce qui, à haute concentration, inhibe la respiration.

C'est dans le milieu externe, par nature dispersif, où le « hasard » est déterminant pour la rencontre entre ovules et spermatozoïdes, qu'a lieu la fécondation. Les femelles *Riftia* libèrent des ovules riches en lipides, ce qui permet leur flottaison, et les mâles des paquets de sperme, chacun contenant des centaines de spermatozoïdes. L'embryon qui naît suite à une fécondation mesure, au stade larvaire, quelques centaines de microns. La larve est aposymbiotique (dépourvue de bactéries). Elle possède un système digestif très simple, transitoire, formé d'une bouche conduisant à une petite cavité ventrale, un tube digestif et un anus. Elle se nourrit de toutes les sortes de bactéries que lui offre le milieu. Très tôt, elle se fixe près des événements hydrothermaux, sur des matériaux retombés du fumeur et refroidis par l'eau de mer. La suite de son cycle vital exige la rencontre avec *Candidatus Endoriftia persephone* (une γ -*Proteobacteria*, un groupe d'espèces relativement ubiquistes, chimiosynthétiques), l'unique bactérie spécifique de sa symbiose. La densité bactérienne dans cet environnement rend ces rencontres probables. Les bactéries, au contact de la paroi du corps de la larve, pénètrent (par un processus de vacuolisation) dans les cellules du tissu mésodermique, le tissu qui donnera naissance au trophosome. Cet organe se différencie suite à la fixation du symbionte. À partir de cette étape les organes de la larve seront dégradés, et une symbiose stricte sera instaurée. Celle-ci permettra la croissance du ver, un processus rapide puisqu'il peut atteindre 80 cm de long en un an.

L'association symbiotique représente alors l'unique mode de nutrition de chacun des deux partenaires. Elle est du type mutualiste, mais affecte différemment chacun des partenaires : elle est obligatoire pour le ver adulte mais facultative pour la bactérie, qui peut vivre libre. Le ver, grâce à son panache branchial, « respire » dans le milieu externe trois molécules essentielles au métabolisme, du carbonate comme source de carbone, de l'oxygène et du sulfure d'hydrogène comme sources d'énergie. Transportés jusqu'au trophosome, ces molécules arrivent au niveau des symbiontes. Ceux-ci respirent grâce à l'H₂S

et l'O₂, produisent de l'ATP, acquérant ainsi l'énergie nécessaire à la synthèse de l'ensemble de leurs molécules organiques à partir du carbonate.

À la mort du ver, les bactéries, libérées dans l'environnement, s'y multiplient jusqu'à former des populations de grande densité.

***Kiwa hirsuta*, le crabe Yéti – Une symbiose de type commensal ?**

La mission océanographique *Pacific-Antarctic Ridge* organisée en 2005 par Robert Vrijenhoek (du Monterey Bay Aquarium Research Institute, Californie, États-Unis), dont le navire *Atlantis* portait le sous-marin *Alvin*, avait pour but l'exploration de la dorsale du Sud-Est du Pacifique. Au cours d'une plongée du sous-marin au sud de l'île de Pâques, le biologiste spécialiste d'environnement marin Michel Segonzac (de l'IFREMER) avait observé un crabe d'aspect nouveau. Son aspect était en effet plutôt inhabituel par ses dimensions, 15 cm de long, mais surtout par la présence d'une dense couverture de soies sur les appendices portant les pinces. En raison de cette toison, le crabe fut surnommé Yéti, comme l'« abominable homme des neiges » de l'Himalaya. D'autres crabes aux morphologies nouvelles furent observés au cours d'autres plongées, conduisant à l'idée que la plupart des crabes qui vivent à des profondeurs de l'ordre de 2 200 m dans des zones de coulées de lave ou de sites hydrothermaux représentaient de nouvelles espèces.

Le crabe Yéti, ou Galathée yéti (*Kiwa hirsuta*), a donné naissance à la nouvelle famille des Kiwidae. Le nom de genre *Kiwa* est celui de nombreux gardiens des crustacés et coquillages de la mythologie polynésienne, et le nom d'espèce *hirsuta* se réfère à son aspect « chevelu ».

Mais qu'a-t-il de si particulier, ce crabe ? À côté de nombreux aspects morphologiques spécifiques (citons seulement des yeux réduits à un vestige membranaire, l'animal étant aveugle), c'est la présence des soies qui a retenu l'attention des chercheurs. Leur observation au microscope a révélé la présence de nombreuses bactéries

filamenteuses. L'examen de ces dernières en microscopie électronique a montré qu'elles forment des grappes attachées au revêtement de chitine des soies. Les analyses de phylogénie moléculaire ont indiqué que ces bactéries appartiennent à différents genres dont les principaux sont des *ε-Proteobacteria* (~56 %), des *γ-Proteobacteria* (~25 %) et des *Bacteroidetes* (~10 %). La nature du rapport (symbiotique ?) entre l'hôte et les bactéries est inconnue. Toutefois des enzymes clés impliquées dans le métabolisme du carbone et de l'oxydation des sulfites ont été détectées dans la microflore bactérienne. Celle-ci pourrait donc constituer des ectosymbiontes qui transformeraient et consommeraient les produits nocifs présents, et serviraient elles-mêmes d'aliments pour l'hôte en l'absence d'autres sources de nutriments.

L'astuce des palourdes géantes Bathymodiolus pour rendre comestibles des gaz toxiques

Les palourdes géantes du genre *Bathymodiolus* (famille des Mytilidés) sont des mollusques bivalves, habitués des habitats marins de 150 à 6 000 m de profondeur et en particulier des cheminées hydrothermales et des suintements froids, où elles vivent en symbiose avec une ou plusieurs espèces de bactéries. Selon les espèces et la nature du milieu, ces moules peuvent utiliser différentes sources d'énergie.

Les moules *B. thermophilus* constituent la faune dominante des sources hydrothermales de l'est de l'océan Pacifique, à des profondeurs de 2 500 m. De 30 cm de long, elles forment des colonies de 400-700 individus par m². Dépourvue de canal intestinal et d'appareil digestif, *B. thermophilus* peut cependant ingérer et assimiler des bactéries et des particules de matière en suspension passées à travers le filtre des branchies. Toutefois la plus grande partie de ses nutriments lui est fournie, sous forme de produits réduits, par ses hôtes symbiotes, *Candidatus Thioglobus thermophilus* (des *γ-Proteobacteria*). Ceux-ci sont des endosymbiotes qui s'implantent dans les bactériocytes de l'épithélium branchial. Dans ceux-ci les bactéries occupent des vacuoles, à raison d'une vingtaine par vacuole, ce qui correspond

à 10^{10} à 10^{11} bactéries par gramme de tissu branchial. Les vacuoles sont situées principalement dans la région apicale des bactériocytes, plus proches du fluide extérieur. Le symbionte utilise comme source d'énergie les composés soufrés émanant de l'évent thermal. Il s'est avéré impossible de cultiver le symbionte en laboratoire, ce qui pourrait refléter une symbiose obligatoire avec l'hôte. Cette difficulté a été contournée grâce à des approches de biologie moléculaire, effectuées par le groupe de Stéphanie Market (Institute of Pharmacy, Ernst Moritz Arndt University, Greifswald, Allemagne) en 2017. Le séquençage du génome de la bactérie a montré la présence de 3 045 gènes codants, dont effectivement ceux permettant l'utilisation du sulfure et du thiosulfate comme sources d'énergie pour la réduction du CO_2 en molécules organiques, confirmant sa physiologie chimio-lithotrophe. Les enzymes classiques nécessaires à la synthèse d'oxaloacétate et de succinate, des intermédiaires du métabolisme carboné, sont absentes, ce qui suggère que ces intermédiaires pourraient être remplacés par des métabolites provenant de sources externes, ou qu'ils résultent d'autres voies de biosynthèse encore inexplorées. Deux séries de gènes originaux ont été identifiées : les premiers sont associés à l'adhésion de la bactérie à la surface des cellules de l'hôte ; les autres permettent une forme d'immunité de ces bactéries vis-à-vis de virus qui pourraient les infecter (des bactériophages). Ces fonctions jouent-elles des rôles spécifiques dans la symbiose ?

Chez des espèces de moules colonisant des fumeurs et/ou des sites hydrothermaux de la dorsale médio-atlantique, *B. boomerang* (habitant principal des fumeurs), *B. puteoserpentis* et *B. azoricus*, la symbiose met en jeu différentes espèces bactériennes cohabitant dans le même bactériocyte, des méthanotrophes et des sulfoxydantes. Les premières utilisent le méthane comme source d'énergie et de carbone, les secondes le sulfure d'hydrogène comme source d'énergie et le CO_2 ou le bicarbonate comme source de carbone. Certaines des bactéries sulfoxydantes sont également capables d'utiliser l'hydrogène comme source d'énergie, dans certains sites qui en sont riches.

La composition gazeuse du site Logatchev d'un champ d'événements de la dorsale médio-atlantique, dans lequel vivent des moules du genre *Bathymodiolus*, a été déterminée par Nicole Dubilier (Max Planck Institute for Marine Microbiology, Brême, Allemagne) et des chercheurs de différents instituts allemands, français et des États-Unis (travail publié en 2011 dans la revue *Nature*). Ce site se trouve dans un segment de crête caractérisé par des affleurements de roches magmatiques à caractère basique, très pauvres en silice et contenant des minéraux riches en fer et en magnésium. Les fluides émanant des événements sont caractérisés par de fortes concentrations en méthane et en hydrogène (la plus élevée de tous les sites hydrothermaux connus), et une faible teneur en H₂S. La production de H₂ est due à l'interaction de substances issues du manteau rocheux avec l'eau de mer. Ce gaz constitue ainsi une abondante source d'énergie pour les symbiotes bactériens chimio-lithotrophes de la moule. Un gène clé nécessaire à l'oxydation de l'hydrogène a effectivement été identifié dans le génome de ces bactéries. Un gène du même type (un orthologue) a été identifié chez des symbiotes d'autres animaux d'événements hydrothermaux, tels ceux du ver *R. pachyptila* ou de la crevette *Rimicaris exoculata*. La capacité à utiliser l'hydrogène comme source d'énergie pourrait donc être répandue dans les symbioses hydrothermales, en particulier sur les sites où ce gaz est abondant.

LA GESTION DE L'OBSCURITÉ – LES JEUX AVEC LA LUMIÈRE

La capacité à gérer l'absence de lumière, voire même à l'exploiter en produisant sa propre luminosité (bioluminescence), constitue un avantage mis à profit par un certain nombre d'organismes pélagiques, ceci suivant des scénarios variés. Cette capacité demeure une des énigmes de la vie abyssale.

Une faible lueur persiste dans l'obscurité abyssale. Il ne s'agit pas d'un résidu de lumière provenant de la surface, mais d'une émission locale de bioluminescence produite par des organismes vivants, le plus souvent dans des longueurs d'onde correspondant au bleu-vert. Cette propriété, développée par quelques espèces animales terrestres (les

lucioles), est présente chez la majorité des espèces marines vivant en profondeur. Il s'agirait de 75 % des espèces vivant entre 100 et 4 000 m, de 95 % de celles présentes à 4 000 m et d'environ la moitié de celles des fonds marins ! Bien que représentant les principaux embranchements du monde animal, leur répartition y est inégale : à côté de quelques espèces de vertébrés (des poissons) se trouvent de nombreuses classes d'invertébrés : crustacés, cnidaires (méduses), mollusques (calamars), etc. Le monde microbien (micro-algues, autres organismes du plancton, bactéries) en fournit de nombreuses espèces.

Produire de la lumière pour survivre dans l'obscurité, tel semblerait être le rôle de la bioluminescence, le conditionnel s'imposant malgré tout ici. Nul doute toutefois que, par rapport à l'obscurité totale où les opportunités de rencontre peuvent être minimales faute de percevoir la présence des autres, produire un peu de lumière peut devenir crucial pour survivre ! L'étude de quelques cas indique que la capacité de bioluminescence remplirait des rôles de défense (en repoussant un prédateur), d'attaque (pour se nourrir), de communication (pour se reproduire), de survie (pour établir un rapport symbiotique). Plusieurs de ces fonctions peuvent être liées : l'organisme producteur de bioluminescence, en éblouissant son vis-à-vis, lui devient invisible (camouflage) et peut le capturer s'il représente une proie. Aux effets potentiellement néfastes du rôle attracteur de la bioluminescence, l'organisme récepteur peut répondre par des contre-mesures. Ainsi certains poissons accumulent de grandes quantités de mélanine dans leurs cellules cutanées, devenant ainsi ultra-noirs : en absorbant la presque totalité de la lumière incidente, ils se rendent invisibles (cf. Encadré 7.3). Les animaux qui vivent dans l'obscurité ne peuvent pas, en général, percevoir des formes, mais peuvent capter des intensités lumineuses. Ainsi le petit poisson du Pacifique *Macropinna microstoma*, grâce à des yeux tubulaires positionnés dans la partie antérieure de sa tête, elle-même transparente, peut percevoir des rayonnements émis par de petits crustacés ou des méduses bioluminescentes, dont il se nourrit.

ENCADRÉ 7.3 QUELQUES CRÉATURES « INVISIBLES » DIGNES DU « MONDE DE NEMO »

Trois exemples de telles créatures illustrent deux types des stratégies d'adaptation à l'obscurité.

Anoplogaster cornuta, le **Poisson ogre ultra-noir**, est appelé ainsi en raison de son aspect monstrueux, avec une tête bien plus grande que le reste de son corps, et la couleur ultra-noire de sa peau. *A. cornuta* (famille des *Anoplogastridae*), long d'environ 16 cm, descend jusqu'à 5 000 m durant sa phase de développement. Il est pourvu de longues dents, disproportionnées au point de l'empêcher de fermer complètement la mâchoire. C'est un prédateur piscivore, mais qui se nourrit de tout ce qui passe devant ses dents. Sa peau porte une couche de mélanosomes, des corpuscules bourrés de mélanine qui lui confèrent cette couleur noire qui le rend invisible aux autres prédateurs.

Le **Dragon noir** du Pacifique, *Idiacanthus antrostomus* (famille des *Stomatidae*), vit dans les zones tropicales et tempérées de l'est du Pacifique, à plus de 1 000 m de profondeur. Il présente un dimorphisme sexuel très accentué, les femelles pouvant atteindre 40 cm, soit quatre fois la dimension des mâles. Serpentiniforme, il est lui aussi équipé de dents extrêmement longues et pénétrantes, lesquelles peuvent subir une rotation lui permettant de fermer la bouche. Il peut saisir des proies aussi grandes que lui. C'est un chasseur nocturne qui remonte vers la surface pour capturer de petits poissons et des crustacés. Le corps, complètement noir, réfléchit moins de 0,05% de la lumière reçue.

La **Baudroie abyssale de Johnson**, *Melanocetus johnsonii* (famille des *Malanocetidae*) est probablement le poisson abyssal le plus connu, en raison de sa présence comme poisson lanterne dans le film d'animation *Le Monde de Nemo* (A. Shanton et L. Unkrich, 2003). On le trouve dans les océans Atlantique, Pacifique et Indien, entre 2 000 m et 4 500 m de profondeur. Les femelles mesurent jusqu'à 20 cm, les mâles atteignant en moyenne 3 cm. Au moment de la reproduction, plusieurs mâles s'accrochent à la peau d'une femelle, où ils se nourrissent de son sang. Leur survie après la libération de paquets de

...

...
 sperme, est très courte. La femelle, d'un aspect terrifiant, a une tête deux fois la dimension de son corps, et une gueule dont l'ouverture lui permet d'avaler un poisson deux fois sa taille. Ses longues dents peuvent se replier à l'intérieur de la bouche. Elle possède un « organe lumineux », bioluminescent, situé au bout d'une sorte d'épine (une modification de l'épine dorsale) à la hauteur du nez. Cet organe fournit ainsi un leurre pour attirer les proies vers sa bouche.

Le succès de la stratégie de bioluminescence peut se mesurer par la quantité d'animaux dépourvus de cette fonction qui ont développé un rapport symbiotique avec des bactéries bioluminescentes. Le cas le plus connu est celui du couple *Euprymna scolopes/Alivibrio fischeri*. *E. scolopes* est un mollusque céphalopode de la famille des Sépioïdes, originaire des mers de l'archipel d'Hawaï. Il vit en eau peu profonde, enfoui sous le sable pendant la journée. Bien que n'étant pas une espèce des grands fonds, il constitue un exemple intéressant d'adaptation à l'obscurité. Dans son habitat, les nuits de clair de lune projettent son ombre sous son corps, le rendant ainsi visible aux prédateurs nocturnes remontant de nuit vers la surface. Il possède un organe lumineux constitué d'« yeux » ayant subi une évolution morphologique et physiologique : celui-ci fonctionne comme une torche, projetant et orientant de la lumière de façon à créer une contre-illumination qui rend sa silhouette invisible. La production de lumière est due à des bactéries endosymbiotes bioluminescentes, *Alivibrio fischeri* (autrefois nommées *Vibrio fischeri*), abritées dans des cryptes de l'organe lumineux. Vivant sous forme libre, quelques centaines ou milliers parmi plusieurs milliards de bactéries planctoniques par mL d'eau, *A. fischeri* est acquise efficacement et de façon spécifique par les jeunes calamars dès l'éclosion des œufs. La bactérie colonise les futures cellules de l'œil de l'animal. Dans la crypte de cet organe, elles trouvent des substrats nutritifs et énergétiques leur permettant d'atteindre de l'ordre de 10^{12} cellules/mL. Leur production de lumière est contrôlée par un mécanisme dit de « *quorum sensing* » :

elle est déclenchée à partir d'un seuil de concentration de la population bactérienne. Cette symbiose est de type mutualiste : elle favorise la reproduction du partenaire bactérien en lui fournissant une niche favorable, et elle protège l'hôte, la bioluminescence servant de camouflage par contre-illumination.

Autre cas singulier, la bactérie *Photobacterium phosphoreum* ANT-2200, parfaitement adaptée à des pressions de 10 à plus de 20 MPa (1 000 à plus de 2 000 m de profondeur), exploite pression et absence de lumière : son émission de bioluminescence croît avec la pression. D'après Severini Martini (Institut méditerranéen d'océanographie), ces bactéries s'offriraient comme proies à tout organisme d'un niveau supérieur de la chaîne alimentaire, qu'elles attirent par leur bioluminescence. L'hôte leur fournit une température appropriée et des ressources nutritives favorisant leur reproduction. Éliminées avec les pelotes fécales de l'hôte, elles reprennent leur vie libre jusqu'à la rencontre avec un nouveau prédateur.

8

Les profondeurs terrestres

C'était un champ immense et tout couvert de sable, sable brûlant, épais et tout à fait semblable à celui qui jadis fut par Caton foulé...

Lentement par flocons, tombaient de larges flammes, comme par un temps doux la neige sur les monts...

Comme on voit s'allumer l'amorce sur la pierre, le sable prenait feu, doublant les cris des morts.

Dante ALIGHIERI, *La Divine Comédie*, 1300¹

Les profondeurs terrestres (l'environnement hypogé) ont été pendant longtemps considérées comme le domaine de la mort, du démon et de l'enfer, si l'on en croit Dante, la littérature et les traditions occidentales, avec son feu purificateur, mais aussi son peuple de créatures bizarres, dont celles imaginées par Jules Verne dans son *Voyage au centre de la Terre* (1863) : on y rencontre des « *monstres, ... avec le museau d'un marsouin, la tête d'un lézard, les dents d'un crocodile,...*

1. Traduction en vers de Louis Ratisbonne, 1859.

le plus redoutable des reptiles antédiluviens, l'ichtyosaure, ... un serpent caché dans la carapace d'une tortue, le terrible ennemi du premier, le plesiosaurus » ! Conceptions entretenues par l'impossibilité d'observer ces lieux, et par les conditions prévisibles de température, pression et pauvreté en nutriments qui incitaient à les considérer comme incompatibles avec la vie d'organismes tels ceux connus à l'époque. Ces idées étaient confortées par le fait que, à partir de quelques mètres de profondeur sous la surface du sol, aucun organisme n'est visible à l'œil nu. Les développements techniques et scientifiques ultérieurs ont bien sûr invalidé ces conceptions. Pas de monstres dans ces profondeurs ! Mais tout un peuple de micro-organismes, d'un grand intérêt scientifique en raison de leur adaptation aux conditions rencontrées.

Le sous-sol profond, comme nous l'avons vu, présente une variété d'écosystèmes liés aux différentes structures géologiques, et ceci à toutes les profondeurs de l'écorce terrestre. Il ne commence à être étudié par les géologues que vers la deuxième moitié du XIX^e siècle. Les premiers carottages étaient exclusivement continentaux, d'autres seront ensuite effectués sous le plancher des fonds marins. Ces forages étaient liés à la prospection et l'extraction de métaux précieux puis de pétrole, et à des études de stratigraphie et de dynamique de la croûte terrestre. Commence alors l'observation d'échantillons de matériaux provenant de ces profondeurs. Mais c'est surtout durant le XX^e siècle que la prospection du sous-sol connaîtra un grand essor, grâce à des carottages de plus en plus profonds. Au début des années 1980, l'amélioration des techniques permet de récupérer des matériaux exempts de contaminations externes, conduisant à la découverte de l'ubiquité d'organismes autochtones dans le monde souterrain profond. Ces recherches restent pourtant liées aux limites de performance des carottiers et à la qualité des échantillons prélevés, en particulier la possibilité de les préserver de toute contamination externe. Ceci nécessite de disposer d'équipements spécialisés extrêmement coûteux, d'où une certaine lenteur de l'avancement des connaissances. La mise au point de conditions culturelles appropriées a permis d'étudier en laboratoire certains des organismes isolés, révélant alors des caractéristiques originales.

LES ENVIRONNEMENTS HYPOGÉS EN TANT QUE BIOTOPES

Jusqu'à récemment, il était admis que la vie sous terre était essentiellement limitée à une couche de sol de, au maximum, quelques mètres de profondeur, correspondant en particulier à la rhizosphère, et à une couche équivalente dans les cavités naturelles à ciel ouvert comme les grottes. Cette conviction était supportée par l'observation de la rapide diminution du nombre d'individus, toutes espèces confondues, dès que l'on s'enfonce à partir de la surface. Dans les grottes hypogées explorées, dès quelques dizaines de mètres de profondeur, les conditions ne semblaient permissives que pour quelques types d'organismes particulièrement adaptés à cet environnement. Dans les autres environnements terrestres profonds, en particulier au-delà d'un millier de mètres, les conditions physico-chimiques constituaient des arguments *a priori* pour exclure la possibilité d'y trouver des formes de vie : une température excessive (en raison du gradient géothermique, celle-ci augmente de 3 °C tous les 100 mètres à partir de la surface), l'absence de lumière, une teneur en dioxygène libre faible ou nulle, une forte pression lithostatique (liée à la présence des roches), une pauvreté en ressources nutritionnelles, et, condition essentielle, une disponibilité problématique de l'eau à l'état liquide.

L'absence de lumière, condition intrinsèque des environnements hypogés, a des répercussions sur la nature des ressources trophiques disponibles, dont la teneur en oxygène, et en conséquence sur la biodiversité des espèces présentes. La production primaire de MO par voie photosynthétique est évidemment impossible dans les écosystèmes souterrains (cf. Encadré 8.1). Ceux-ci sont alimentés principalement par les flux d'énergie et de nutriments provenant de la surface, pour beaucoup sous forme de MO dissoute, qui pénètrent dans le sol par gravité, entraînés par l'eau, le vent, ou des animaux tels que chauves-souris, oiseaux ou rongeurs. Les molécules utilisées comme accepteurs et donneurs d'électrons par les organismes de surface, tels le dioxygène, les nitrates, et le C_i , sont en très faibles concentrations dans ces environnements, abondant l'idée longtemps admise d'une quasi-impossibilité d'implantation de vie.

ENCADRÉ 8.1 UNE PHOTOSYNTHÈSE ADAPTABLE À L'ABSENCE DE LUMIÈRE VISIBLE

Il est surprenant de trouver dans nombre de grottes, des habitats recevant *a priori* peu ou pas de lumière, une riche biodiversité de micro-organismes photosynthétiques, donc exigeant de l'énergie lumineuse pour effectuer leurs synthèses primaires. Les Cyanobactéries en sont les principaux représentants, comme l'a montré la présence de plus d'une cinquantaine d'espèces dans une dizaine de grottes européennes. Une situation similaire a été reportée dans des isolats du permafrost sibérien.

Les organismes photosynthétiques captent l'énergie lumineuse grâce à plusieurs sortes de pigments. Le principal, celui qui participe directement à la conversion de cette énergie en pouvoir réducteur, est la chlorophylle. Les autres servent d'« antennes », leur permettant d'élargir la gamme de lumière utilisée. Le spectre global couvert s'étend d'environ 430 nm (le bleu) et 650-670 nm (le rouge), mais chaque espèce ne possède qu'un ou quelques-uns de ces pigments annexes, dont chacun a son propre spectre d'absorption. Ceux des Cyanobactéries, les phycobilines, sont particulièrement efficaces dans la gamme de lumière rouge, orange, jaune et verte, non absorbée par la chlorophylle. Plusieurs types de chlorophylle sont connus, suivant les organismes : *a* absorbant aux longueurs d'onde 430 nm (bleu) et 660 nm (rouge) chez la plupart des végétaux, *b* à 445 nm (bleu) et 645 nm (rouge) (végétaux supérieurs et algues vertes), *c* (algues brunes), *d* absorbant à 400-470 et 690 nm (Cyanobactéries), et enfin *f*, découverte en 2010 dans des stromatolithes, absorbant vers 400 et 700 nm, cette longueur d'onde étant nettement décalée vers le rouge lointain. Cette chlorophylle *f* était jusqu'à récemment considérée comme un pigment minoritaire, une « antenne » non directement impliquée dans la chaîne réactionnelle, laquelle fonctionnait avec les autres formes de chlorophylle, toujours présentes. Des travaux récents (Dennis Nürnberg *et al.*, 2018) ont montré que la Cyanobactérie *Chroococcidiopsis thermalis*, un organisme très répandu dans de nombreux types d'environnements, est capable d'utiliser

...

...
spécifiquement cette chlorophylle sous une lumière strictement infra-rouge (720-745 nm). À cette nouvelle s'est vite associée l'idée qu'une photosynthèse pourrait se produire même en absence de lumière « visible ».

En fait les organismes résidants ont recours à d'autres molécules pour assurer ces fonctions. Les organismes présents (animaux, champignons, micro-organismes) sont principalement hétérotrophes, donc consommateurs primaires, secondaires et tertiaires de MO. Ils dépendent donc, outre des ressources de surface drainées vers les profondeurs, de la fraction de micro-organismes chimiotrophes présents qui recyclent les nutriments disponibles, et constituent ainsi un élément clé de viabilité de ces environnements.

La densité des populations présentes y est mal connue, et de toute façon faible comparativement à celle présente en « surface ». Cependant leur biomasse totale est importante étant donné les grands volumes de lithosphère et croûte concernés. Elle pourrait en fait être équivalente, voire supérieure, à celle de surface.

Le terme « environnement hypogé » rassemble de nombreux biotopes, eaux souterraines, cavités naturelles (grottes), fissures de roches, tunnels, etc., dont le point commun est l'obscurité permanente, et qui se différencient en particulier par leur profondeur.

DES AQUIFÈRES HABITÉS

Les aquifères, quoique peu explorés, sont surprenants par la présence de populations d'organismes unicellulaires variés. Ces lieux sont caractérisés par une circulation de l'eau variable, faible ou lente, et même dans certains cas stagnante, isolée de la surface depuis peut-être des centaines de milliers d'années. Initialement, ce sont des bactéries qui y ont été détectées : *Pseudomonas stutzeri*, une espèce ubiquitaire, à 621 m de profondeur d'un aquifère granitique en Suède, des communautés microbiennes à 450, 1500 et 2516 m de profondeur (un record) en Finlande, ou encore l'espèce halophile

Holomoas sulfidaeris (aussi rencontrée dans les sources hydrothermales profondes) à 1 800 m de profondeur aux États-Unis, et *Candidatus Desulforudis audaxviator*, isolée vivante d'un aquifère à 2 000 m de profondeur en Sibérie occidentale.

ENCADRÉ 8.2 À 2 000 m DE PROFONDEUR, UNE SOUCHE VIVANTE DE *CANDIDATUS DESULFORUDIS AUDAXVIATOR*

La bactérie *Candidatus Desulforudis audaxviator*, hyperthermophile et hyperbarophile, a été découverte en 2008 par le groupe de Tullis Onstott (Princeton University). Elle a en fait été isolée dans plusieurs sites variés. Des chercheurs ont réussi à définir des conditions permettant la multiplication en laboratoire de la souche sibérienne, en particulier son besoin en fer élémentaire, et ont pu ainsi l'étudier. Dans les conditions ainsi définies, la bactérie peut utiliser comme donneur d'électrons non seulement H_2 mais également diverses molécules organiques. Elle présente un temps de doublement de 25,8 heures à 55 °C, la température de son habitat naturel. La cellule contient des vésicules gazeuses, et serait capable de sporuler, c'est-à-dire de former des cellules en « vie latente », en attente de conditions favorables. Elle est en outre thermorésistante. La comparaison de son génome avec ceux de souches de *C. Desulforudis audaxviator* isolées de biotopes « tempérés » a montré une occurrence minime de différences, liées principalement à la présence d'éléments génétiques annexes, dont des génomes de virus tempérés. Ce sont sa capacité à sporuler et la possession de vésicules gazeuses qui, en favorisant ses déplacements, auraient pu contribuer à une large distribution d'un ancêtre commun, suivie d'adaptations ayant permis la colonisation d'environnements divers.

Une température de 115 °C et une pression lithostatique environ 700 fois celle de la surface du sol (environ 7×10^3 Pa) correspondent aux limites acceptables par *Candidatus Desulforudis audaxviator*. Ces valeurs sont actuellement considérées comme les plus extrêmes supportables par un organisme vivant. Mais peut-être que ce record sera battu par une prochaine découverte ?

LES GROTTES ET LEURS ÉCOSYSTÈMES

Les grottes sont définies comme des cavités souterraines naturelles ayant au moins une ouverture vers l'extérieur (certaines, cependant, sont complètement isolées de l'extérieur). On estime à 10 000 le nombre de grottes connues dans le monde, ce qui ne représenterait probablement qu'environ 10 % du total. Leur formation résulte de deux types de processus : les grottes « épigées » ont été creusées par l'érosion de roches souvent carbonatées (grottes karstiques) mais pouvant être aussi constituées d'autres minéraux (gypse, sel gemme, grès, quartz, conglomérats, sulfate de calcium anhydre). L'agent d'érosion est pour la majorité l'eau de surface (précipitations et rivières) qui s'infiltré dans la roche. Les grottes « hypogées », dont seulement un faible nombre est connu, résultent de la dissolution de la roche par des fluides et gaz ascendants venant des profondeurs (par exemple, des eaux thermales).

Les grottes constituent un biotope particulier : absence de lumière dès que l'on s'éloigne de la zone d'accès, humidité généralement proche de la saturation, constance des températures de l'air et de l'eau éventuellement présente, pauvreté en MO. Les nutriments et l'énergie disponibles dans les grottes épigées proviennent de la surface. Dans les grottes hypogées, des gaz ascendants, tels le sulfure d'hydrogène et/ou le méthane, peuvent constituer des sources d'énergie et de carbone pour des communautés bactériennes.

Les grottes épigées et leur faune

Ces grottes hébergent un certain nombre d'espèces animales se répartissant en trois groupes définis par leur type d'adaptation à cet environnement. Les espèces « troglodytes », majoritaires, ne présentent aucune adaptation anatomique ou physiologique particulière. Elles vivent essentiellement en espace libre, et ne « visitent » la grotte que temporairement, cherchant de la nourriture ou un refuge, et souvent lors de périodes d'activité physiologique réduite : reproduction, hibernation, diapause (arrêt temporaire du

développement de l'œuf ou de la larve). C'est un groupe hétérogène, incluant papillons, chauve-souris, mollusques, amphibiens, diptères, rongeurs, phryganes. Les « troglaphiles », environ 20-30 % de la faune cavernicole, sont plus ou moins spécialisés dans l'aptitude à vivre en milieu souterrain : une partie ou la totalité de leur cycle vital se déroulent sous terre. Ce sont les collemboles, coléoptères, quelques diptères et des mollusques gastéropodes. Enfin les « troglobies », une minorité d'organismes, sont des cavernicoles obligés, qui accomplissent tout leur cycle vital dans une grotte. Ces organismes présentent une adaptation anatomique, physiologique et éthologique très spécialisée et irréversible : absence ou réduction des yeux, perte des pigments cutanés, métabolisme, croissance et développement extrêmement lents (jusqu'à mille ou un million de fois par rapport à ceux des espèces vivant en environnements non confinés). Quelques exemples : le batracien urodèle *Proteus*, la crevette aveugle blanc translucide *Niphargus*, longue de 1 à 3,5 cm, qui se nourrit de bactéries et de débris végétaux, le poisson aveugle *Astyanax*, de 9 à 12 cm, très faiblement pigmenté, et possédant un organe typique de nombreux poissons, dit ligne latérale, qui, en percevant les vibrations de l'eau, lui permet de s'orienter, de repérer des proies ou des obstacles.

Une grotte hypogée isolée depuis 5 millions d'années : Movile

Nombre de grottes sont fameuses en raison de leur extraordinaire beauté de couleurs, formes ou sculptures naturelles. La grotte de Movile, située près de la ville de Mangalia, en Roumanie, à 3 km de la mer Noire, est hors de tout circuit touristique, mais unique pour son extraordinaire importance scientifique.

En 1986, lors d'une prospection pour déterminer l'emplacement d'une future centrale thermique, des ouvriers découvrirent par hasard l'accès à une grotte souterraine. Celle-ci était inconnue jusque-là car elle n'avait aucune communication avec la surface, étant enfouie à 21 mètres sous le sol. À part le puits creusé en 1986, la grotte est

restée entièrement isolée de l'extérieur. Un témoignage de cet isolement : après l'accident nucléaire de Tchernobyl, survenu peu après le forage, des nucléides artificiels radioactifs ^{90}Sr et ^{137}Cs libérés lors de l'explosion étaient détectés en fortes concentrations dans toute la région (sol, lacs, sédiments d'autres grottes locales, mer Noire), mais aucun n'était présent dans la grotte de Movile.

Le premier à explorer la grotte, le géologue spéléologue Christian Lascu, se rendit très vite compte qu'il se trouvait face à un site unique, d'un grand intérêt scientifique. Son isolement fait de Movile un écosystème exceptionnel : les organismes y résidant vivent confinés depuis la formation de la grotte, soit, selon les géologues, lors d'un séisme ou d'un éboulement il y a environ 5 millions d'années. Son atmosphère est irrespirable pour des organismes aérobies (dont l'Homme). Mais y grouille une faune insolite, dont de nombreux micro-organismes chimio-lithotrophes, faisant de cette grotte un modèle pour l'étude des interactions trophiques liées à ces populations. Cette grotte est l'unique site totalement souterrain connu à ce jour où se développe de la vie. Les connaissances actuelles sur ses antécédents ne permettent pas de définir son évolution.

Longue de 240 m avec un dénivelé de moins de 8 mètres, la grotte se développe sur deux niveaux dans un plateau calcaire épais de 25 mètres, lui-même dans une couche d'argile (Tableau 8.1). La partie supérieure est totalement sèche. Le niveau très élevé de CO_2 de son atmosphère résulte de l'érosion des parois calcaires. La zone inférieure, saturée d'eau, comprend de nombreuses galeries noyées, une série de « cloches à air » partiellement noyées, et un lac souterrain. Le H_2S dissous dans l'eau de la partie inférieure, en se combinant avec l'oxygène de la couche supérieure, a formé de l'acide sulfurique, lequel rend l'atmosphère de cet étage très agressive et est responsable de la forte corrosion des parois de la grotte. Un voile épais de 1-3 mm, hypoxique, à l'interface entre l'atmosphère et la surface de l'eau, héberge de nombreuses populations et des cadavres de petits organismes et détritus.

Tableau 8.1 | Constituants des différents compartiments de la grotte de Movile.

Étage	supérieur	inférieur		
	atmosphère*	cloches à air	galeries et lac	atmosphère
Produits présents (% du total)	N ₂ (78), O ₂ (20-21), CO ₂ (1-2)	N ₂ (≈ 90), O ₂ (7-10), CO ₂ (2,5), CH ₄ (1-2)	NaCl (1-1,5), O ₂ (0) NH ₄ ⁺ , CH ₄ , H ₂ S	H ₂ SO ₄

* À comparer aux 20,95 % de O₂ et 0,041 % de CO₂ de l'atmosphère externe.

Aucune donnée ne semble publiée quant à une éventuelle présence de vie dans sa partie supérieure. En revanche, la partie inférieure abrite une faune unique, riche et diversifiée. Des études paléogéographiques ont suggéré que certaines des espèces actuellement présentes auraient été piégées au moment de l'isolement de la grotte, et auraient, au fil du temps, évolué pour s'adapter aux conditions ainsi engendrées.

La méiofaune compte des invertébrés (vers, insectes, arachnides et crustacés), dont les principaux taxons sont des amphipodes, annélides, copépodes, gastéropodes, hétéroptères, isopodes, nématodes, myriapodes (5 espèces différentes), ostracodes, rotifères et turbellariés. À ce jour, 37 des 52 espèces identifiées sont endémiques, une situation similaire à celle existant dans d'autres grottes analogues non isolées de l'extérieur mais présentant un environnement riche en H₂S : les caves Frasassi (Italie) (16 espèces endémiques sur 56), Melissotrypa (Grèce) (8 espèces sur 30), Ayyalon (Israël) (7 espèces sur 8), et Tashan (Iran) (3 espèces sur 3). Parmi les invertébrés de Movile, certaines espèces présentent un nombre d'adaptations spécifiquement liées à une vie troglobie : décoloration, réduction ou absence d'yeux, présence d'antennes sensorielles très développées, dimensions restreintes, etc. Ont ainsi été découverts une punaise (appelée scorpion d'eau) aveugle, *Nepa anophthalma*, des araignées *Liocranides kyptonesticus*, *Agraecina cristiani* et *Lescona cristians*, de 3 mm, une sangsue des cavernes *Haemopsis caeca*, des pseudoscorpions, et une nouvelle espèce d'isopode, *Armadillidium tabacariui*. Un millepattes

centipède (ordre des *Scolopendromorpha*, genre *Cryptops*) présente des caractères morphologiques suggérant une appartenance probable à une espèce distincte de *Cryptops anomalans* vivant en surface. Cette hypothèse a été renforcée par une analyse phylogénétique de l'ADNr de 29 spécimens provenant de différentes régions d'Europe, dont deux de la grotte de Movile : ces derniers appartiennent bien à une nouvelle espèce, nommée *Cryptops speleorex* sp.

La microfaune présente un éventail étonnant d'espèces. Le voile microbien en contient une grande diversité. Des études récentes de métagénomique montrent qu'il est composé, en % d'espèces, de bactéries (96,5%), protistes (1,8%), archées (1,3%) et virus (0,2%). Les phylums bactériens les plus abondants sont des Protéobactéries (60%), des Bactéroïdètes (12,1%) et des Firmicutes (7,6%). Parmi celles-ci ont été identifiées par des observations microscopiques des bactéries filamenteuses des types *Thiothrix* et *Beggiatoa* oxydant le soufre, une souche de *Thiobacillus thioparus*, chimiolithotrophe obligatoire, et d'autres, caractérisées par des approches moléculaires, dont des bactéries pouvant réduire le sulfate en H_2S . Les cloches à air hébergent des bactéries méthanotrophes (*Methylomonas*, *Methylococcus* et *Methylocystis*) et des bactéries et archées fixatrices d'azote gazeux.

En raison de l'absence de disponibilité en carbone organique « naturel », la source de nutriments et d'énergie de tous les organismes de la grotte provient de l'activité de la microfaune du voile. Les premières études avaient montré une fixation chimiotrophique de C, sous forme d'incorporation de bicarbonate dans des lipides de microorganismes présents dans ce voile. Les bactéries impliquées, chimioautotrophes méthanogènes, produisent de l'énergie par oxydation de l'hydrogène sulfuré, et de la MO grâce à la synthèse de méthane à partir du CO_2 . Premier maillon de la chaîne trophique de la grotte, elles assurent l'alimentation, sous forme de cadavres et de détritiques, des bactéries hétérotrophes et des champignons présents dans le voile, lequel devient lui-même une riche source de nutriments. La MO ainsi produite est utilisée par des bactéries hétérotrophes présentes à

la surface de l'eau et sur les parois de la grotte. Des consommateurs primaires aquatiques de petites dimensions (copépodes, rotifères) ou présents sur le bord du lac (gastéropodes, isopodes, *Niphargus*, un petit crustacé des grottes hypogées et des aquifères), se nourrissent de ces bactéries, et deviennent à leur tour proies d'animaux plus grands, des carnivores logeant à proximité de l'eau ou sur les parois (sang-sues, nêpes, araignées, pseudoscorpions, etc.).

La faune de la grotte de Movile formerait ainsi un écosystème auto-entretenu, qui dépend de la fixation chimioautotrophe de C par une catégorie des micro-organismes présents. Aucune donnée n'est disponible quant à la nature de la source d'azote incorporé disponible, malgré la présence de bactéries fixatrices et la richesse en azote de l'atmosphère.

VERS LE CENTRE DE LA TERRE : UNE BIOCÉNOSE PROFONDE

Les premières découvertes d'organismes vivant dans des conditions « infernales » ont incité à poursuivre la recherche dans les profondeurs terrestres elles-mêmes. Une question préliminaire, essentielle, doit être posée : un organisme trouvé dans un site profond est-il indigène de cet environnement ou présent là accidentellement ? Deux critères peuvent être pris en compte pour répondre à cette question : (i) l'origine de l'eau présente dans le site : est-elle indigène ou provient-elle d'un écoulement de surface ? (ii) la présence de caractères requis pour vivre dans cet environnement, distinguant les « vrais » résidents d'autres présents accidentellement, qui pourraient y survivre transitoirement. Cette approche a été appliquée par G. Borgonie et ses collaborateurs (2019) au cas d'organismes trouvés dans des fissures de deux mines souterraines d'Afrique du Sud, la mine d'or de Kopanang et celle de diamant de Zondereinde, respectivement à 1,4 et 1,7 km de profondeur. Des études antérieures, étalées sur une période de 10 ans, avaient conclu que les échantillons d'eucaryotes prélevés dans l'eau des fissures étaient exempts d'organismes provenant du sol immédiatement supérieur. G. Borgonie et ses collaborateurs

ont comparé la nature chimique de l'eau circulant en surface des deux mines (les rivières Vaal et Bierspruit, respectivement) et celle des fractures où les organismes ont été trouvés, ainsi qu'un certain nombre de caractères biologiques des organismes « de la mine » et de « parents » vivant en surface à proximité des mines. Les trois insectes collectés dans le sous-sol minier ne provenaient effectivement pas de la surface, mais avaient été véhiculés à travers le sol par des canaux d'eau. Deux étaient indigènes de l'eau des fissures, le troisième, un petit coléoptère, *Hydroglyphus pusillusi*, serait arrivé accidentellement d'une source non identifiée. Un enregistrement vidéo sur la capacité d'adaptation de ce dernier à l'environnement de la fissure a montré qu'il pouvait y survivre au moins 25 jours.

Où l'on retrouve C. Desulforudis audaxviator à 2 800 m de profondeur

En 2008, des fragments d'ADN ont été trouvés à 2,8 km de profondeur dans un filtrat provenant d'émanations de fluide et de gaz d'une faille d'une mine d'or de la région de Mponeng, à 240 kilomètres au sud de Johannesburg, en Afrique du Sud. Aucune cellule elle-même n'a été récupérée. Le séquençage de ces fragments d'ADN a montré une faible biodiversité. Leur assemblage a permis de reconstruire un génome complet, assigné à une seule espèce bactérienne, *Candidatus Desulforudis audaxviator*, la même que celle décrite plus haut isolée de l'aquifère de Sibérie occidentale. Ici elle semble représenter plus de 99,9 % des micro-organismes de cet habitat. Son génome indique un organisme chimio-autotrophe, de type sulfato-réducteur, capable de fixer l'azote gazeux, et en outre de sporuler. Ces caractères, associés à d'autres, sont compatibles avec un style de vie libre bien adapté à cet environnement.

Des micro-fossiles à 12 km sous terre, dans le « super-forage » pionnier de Kola

À l'extrême nord-ouest de la Russie, sur la péninsule de Kola, près de la ville de Mourmansk, un trou de forage de 12 centimètres de

diamètre pénètre dans la terre jusqu'à 12 262 mètres de profondeur. Ce forage, initié en 1971, avait pour but d'étudier la croûte terrestre. Le projet initial prévoyait d'atteindre 15 000 mètres, mais les travaux ont dû être interrompus en 1992 en raison de l'excessive température rencontrée à partir de 12 000 mètres (180 °C, contre 100 °C prévus). Cependant ce forage a permis d'importantes découvertes d'intérêt géologique et biologique : (i) la température de la Terre en profondeur est deux fois plus élevée que celle estimée par les calculs ; (ii) de l'eau est encore présente à l'état liquide à plusieurs milliers de mètres de profondeur ; (iii) des roches datées de plus de 2,7 milliards d'années ont pu être remontées des profondeurs pour être étudiées ; (iv) enfin des microfossiles d'organismes planctoniques unicellulaires auraient été trouvés à 7 000 mètres, indiquant une vie microbienne, la plus profonde connue à ce jour. Malheureusement, cette découverte n'a pas été confirmée par une publication dans une revue scientifique spécialisée.

Des eucaryotes affrontent les profondeurs de la Terre

Après Kola, d'autres forages ont été examinés à la recherche des traces de vie non seulement fossile mais éventuellement actuelle. En voici les principaux résultats.

Halicephalus mephisto est le premier organisme pluricellulaire complexe découvert capable de vivre au niveau de la croûte terrestre. Il a été trouvé en 2011 dans de l'eau circulant dans les fractures de la roche d'une mine d'or de la région de Mponeng. Cet organisme, prélevé à 1,3 km sous la surface du sol, est un petit nématode d'environ 1 millimètre de long, qui vit entre 900 et 3 600 mètres de profondeur. Baptisé *mephisto*, en l'honneur de Méphistophélès, le démon des profondeurs de la légende de Faust, il mérite bien son nom : en effet, à cette profondeur, la température peut atteindre 48 °C, soit 37 °C au-dessus de la température tolérée par les nématodes de surface ; le taux d'oxygène de l'eau y est de l'ordre de 1 % de celui de la plupart des océans. *H. mephisto* se nourrit de bactéries qui partagent le

même habitat et se multiplie asexuellement. La datation des éléments organiques présents dans l'eau a conduit à l'hypothèse qu'il vivrait et aurait évolué dans cet habitat depuis une période comprise entre 3 000 et 12 000 ans, et serait donc indigène de ce site. Sa présence dans la faille de la mine africaine pourrait être due à un transport ancien par de l'eau d'infiltration provenant de la surface lors de ruptures de l'écorce terrestre.

Cette possibilité laissait envisager la présence d'autres animaux multicellulaires de même origine, ayant également acquis la capacité de vivre dans les profondeurs terrestres. *H. mephisto* vit effectivement en compagnie d'autres « démons » ! Une vaste campagne, réalisée par une équipe coordonnée par Gaétan Borgonie, a montré la présence dans plusieurs mines d'or sud-africaines d'une importante faune prospérant à 1,4 km de profondeur, dans de l'eau de fissures paléométéoriques vieilles de 12 000 ans (publication dans *Nature Communications*, 2015). Les organismes identifiés sont des plathelminthes, rotifères, annélides et arthropodes, auxquels s'ajoutent, en bien plus petit nombre, des protozoaires et des champignons. Une grande partie des espèces représentées dans deux des sites explorés sont des opportunistes, des organismes capables d'occuper des habitats très variés et de s'adapter aux ressources alimentaires offertes par ces lieux. L'utilisation, pour la première fois, d'une technologie vidéo insérée dans un trou de forage a permis de voir que tous les organismes présents vivent sous forme d'agrégats, des sortes de biofilms, accrochés aux parois fissurées de la roche. Ce qui limite le développement de ces populations n'est pas le manque d'oxygène, mais l'apport de nutriments, qui proviennent de populations microbiennes. Des analyses biologiques et chimiques (teneurs en ^3H et ^{14}C de l'eau suintant des fissures des parois) ont confirmé que l'eau des fissures n'est pas contaminée par des apports extérieurs, et que les spécimens récupérés sont bien de nature indigène. Une majorité (11 sur 17) des espèces examinées sont opportunistes. Étant donné que les espèces observées en profondeur sont représentées par des « parents » à la

surface des mines, l'identification des organismes souterrains représente une importante opportunité pour étudier les caractéristiques qui leur ont permis de coloniser le sous-sol profond. On ne connaît pas encore les mécanismes moléculaires permettant cette plasticité. Pour quelques espèces que l'on peut comparer à ces « parents » vivant en surface, certains caractères peuvent être considérés comme des avantages adaptatifs : une plus petite taille, une tolérance à des températures élevées, le cannibalisme, un mode de reproduction asexué (l'hermaphroditisme). La plasticité élevée qu'ont pu développer ces organismes, en leur permettant d'occuper ces lieux, pourrait expliquer l'absence d'espèces nouvelles dans ces grottes, contrairement à ce qui s'est déroulé, par exemple, dans la grotte de Movile. L'étude de la physiologie de ces espèces est maintenant une priorité pour comprendre leur mode de vie dans ces environnements.

Vers une image de la biosphère profonde ?

Malgré le peu de données disponibles et leur hétérogénéité, une « image » de la biosphère profonde commence à se profiler.

Selon des études récentes, environ 70 % des micro-organismes existant vivraient en profondeur et dans des fissures de roches, pour une masse totale de 15 à 23 milliards de tonnes de carbone.

La détection de nématodes a constitué un vrai tournant dans notre conception des limites de la vie sur notre planète. Ces animaux, les plus abondants sur Terre, sont connus pour leurs grandes capacités d'adaptation à des environnements très diversifiés, sources chaudes, glaces polaires, sols, eaux douce et salée, suintements acides. La présence de « *Méphisto* » dans les profondeurs de la croûte terrestre élargit l'éventail de ces capacités. Les mécanismes d'adaptation de cet organisme sont considérés comme des modèles pour envisager l'adaptation d'autres pluricellulaires à des environnements de ce type.

Les connaissances sur les faunes eucaryotes des zones terrestres profondes sont encore limitées aux espèces prélevées dans quelques sites, comme ceux décrits dans ce chapitre. Il s'agit exclusivement

d'invertébrés (insectes, arachnides, mollusques, annélides). L'aspect principal est leur taux d'endémisme élevé, avec la présence d'espèces inconnues dans les environnements de surface. Les études actuelles ont concerné principalement leurs caractéristiques anatomiques. Aucune étude physiologique n'est documentée, à part quelques aspects concernant les modes nutritionnels dans la grotte de Movile, qui constitue cependant un environnement particulier.

ET SOUS LE PLANCHER DES OCÉANS, ENCORE DE LA VIE !

Et pourquoi la vie se serait-elle limitée aux sous-sols terrestres ?

En 1968, naissait le *Deep Sea Drilling*, le premier projet scientifique international pour l'exploration et l'étude de fonds situés sous le plancher sous-marin. C'était un projet de grande portée, de durée pluriannuelle, auquel d'autres ont succédé. Le plus récent, l'*Integrated Ocean Drilling Program* (IODP), regroupe 27 pays dont 13 européens, et devra terminer ses travaux en 2024. Il se différencie des précédents par sa finalité. Il s'agit d'essayer de répondre à plusieurs questions : connaître la stratigraphie des roches qui résultent de la solidification du magma sous l'effet de l'action conjointe de la chaleur et de la pression dans les couches profondes de l'écorce terrestre et dans la couche supérieure du manteau ; élucider les modes de transport de la matière fondue dans et à travers la croûte inférieure ; définir le rôle de la croûte inférieure et du manteau peu profond dans le cycle mondial du carbone ; enfin, plus proche de l'objet de ce livre, savoir s'il y a de la vie dans la croûte inférieure et dans le manteau hydraté. Les forages prévus sous le plancher océanique sont destinés à atteindre la surface du manteau supérieur, soit 5-10 km sous le fond des océans. Pour réaliser ces objectifs, l'IODP dispose de deux navires océanographiques, l'un américain, l'autre japonais, équipés pour les forages en profondeur de la lithosphère océanique et pour le prélèvement d'échantillons de roches de l'écorce terrestre. L'ensemble des données obtenues, présentées dans de nombreuses publications scientifiques, a largement contribué à la compréhension de la dynamique interne du globe, en particulier des

processus tectoniques et climatiques. Les échantillons recueillis ont permis la réalisation d'une « carothèque », mise à la disposition de la communauté scientifique. D'autres études sont en cours pour des forages au large d'Hawaï, de Costa Rica et du Mexique.

Le navire japonais *Chikyu* a participé, en 2012-2017, à plusieurs expéditions de forages océaniques de l'IODP. Doté des équipements les plus modernes en matière de forages océaniques, ce navire a été projeté pour atteindre des profondeurs de 2 500 m à 7 000 m sous le fond océanique. En 2014, il a établi le record actuel de profondeur de forage scientifique sous-marin en atteignant 3 058 mètres sous le fond de la mer. Il devrait pouvoir descendre jusqu'à 5 200 mètres, lui permettant de toucher le niveau supérieur du manteau. La perforation de la croûte a été prévue à partir du plancher marin. En effet, celle-ci est beaucoup moins épaisse sous l'océan (seulement 6 km en moyenne) qu'au niveau des continents (70 km). Et en conséquence, la chaleur n'y est que de l'ordre de 100 °C, contre le double ailleurs. Deux sites localisés dans le Pacifique ont été choisis.

Le premier, au large de la péninsule de Shimokita, au nord de l'île japonaise Honshū, est un bassin sédimentaire ancien de charbon pouvant produire du gaz naturel. Le but de la mission était de déterminer la géologie du bassin, de comprendre la formation du charbon enfoui en profondeur, et d'y rechercher la présence éventuelle de micro-organismes. Au premier point de forage, des carottages traversant le plancher marin ont été effectués à différentes profondeurs entre 1,5 et 2,4 km dans l'écorce terrestre. Des communautés bactériennes y ont effectivement été récupérées. Il a été possible de cultiver certaines de ces bactéries en laboratoire, et ainsi de commencer leur étude. Ces communautés sont dominées par des bactéries à Gram positif, piézophiles comme prévisible, et sporulantes. Des endospores ont effectivement été observées dans les échantillons, suggérant que des communautés microbiennes auraient été enfouies dans des sédiments charbonneux vieux de 20 millions d'années, et auraient survécu sous forme de spores.

L'autre site, plus au sud, sur la faille de Nankai, correspond à la zone où la plaque tectonique de la mer des Philippines s'enfoncé sous celle de l'Eurasie, processus à l'origine de tremblements de terre dévastateurs d'une périodicité de 100 à 150 ans. Il a été exploré en 2017. Des carottes des sédiments récupérés entre 1 276 et 2 466 m sous le fond marin ont permis là aussi de remonter des micro-organismes. Des conditions de pression, température et milieu de culture en laboratoire ont été trouvées pour permettre leur croissance sous forme de clones, permettant leur identification et leur étude. L'analyse de ce matériel a montré que contrairement à la biosphère de surface, où prédominent des bactéries à Gram négatif, ici les bactéries à Gram positif sont les plus abondantes. Celles-ci, de type piézophiles, capables de sporuler et anaérobies facultatives, sont étroitement liées aux espèces *Virgibacillus pantothenicus* et *Bacillus subtilis* du phylum des Firmicutes. Actuellement le repérage définitif du site où effectuer le forage profond, prévu en 2030, n'est pas encore établi.

9

Là où le sel tue : les biotopes hypersalins

Tous les chemins mènent à Rome.

Dicton bien connu

La plupart des voies de la Rome antique devaient leur nom au consul qui les avait fait construire ou au lieu de leur destination. Mais la *Salaria vetus* (aujourd'hui *Via Salaria*) devait le sien à sa finalité : elle servait à transporter le sel (*sal*) provenant des salines de l'Adriatique ; c'est encore aujourd'hui la route qui mène à cette mer.

Le sel, monopole d'État, était un bien précieux. Les soldats romains en recevaient une ration journalière comme paie (le « salaire »). Son utilisation est attestée dès le Néolithique, probablement pour l'alimentation. Il devient symbole de purification et de destruction chez les Grecs : il aurait aidé à nourrir, tonifier et détoxifier la peau. Les Romains l'utilisaient pour l'alimentation, la tannerie, ou la conservation d'aliments (viandes, poissons et autres) pendant l'hiver, un

procédé transmis jusqu'à nous. À côté de ces « vertus », le sel était aussi moyen de destruction. De nombreux livres d'histoire relatent que les Romains, après avoir détruit Carthage, en 146 av. J.-C., disséminèrent du sel sur le sol de la ville afin que rien n'y puisse ressurgir (rite pratiqué aussi chez d'autres peuples de l'Antiquité). Il n'existe aucune preuve historique de cet épisode, mais les effets négatifs de la salinisation des sols sur les rendements agricoles sont bien connus.

Les organismes vivants ont besoin d'ions minéraux, qui leur sont en général apportés par leur alimentation. Presque partout les concentrations naturelles en sels sont même au-dessus de ces besoins. Les êtres vivants ont ainsi développé des mécanismes de contrôle qui maintiennent la concentration interne de ces ions compatible avec leur physiologie. Il faudra attendre plusieurs siècles, avec le développement des études de physiologie au XVIII^e siècle, de microbiologie au XIX^e siècle et, plus proches de nous, de biologie moléculaire, pour que l'on comprenne les multiples effets du sel (des sels) sur les organismes vivants.

LE SEL DANS LES ÉCOSYSTÈMES

Le terme « sel », pris au sens large, peut désigner différentes molécules minérales, souvent présentes sous forme de mélanges : chlorures, nitrates, sulfates, de sodium, potassium, calcium ou magnésium, pour ne citer que les plus fréquents. Sur notre planète, des sels sont présents dans tous les environnements, aqueux comme terrestres, mais leurs natures et leurs concentrations sont très variables.

Le constituant le plus abondant est le chlorure de sodium, NaCl, le sel usuel ou sel de cuisine. Dans les eaux douces, soit 2,5 % des eaux de la planète, sa teneur varie de 0 à 0,5 %, suivant les sols traversés et les matériaux transportés issus de l'érosion. Dans les 97 % des autres eaux, les eaux salées, il est présent à hauteur, en moyenne, de 3,5 % (les océans), sauf dans 2,5 % de celles-ci, correspondant aux eaux hypersalées, qui nous intéresseront dans ce chapitre.

Dans des sols, les teneurs en sels et leur nature, très variables, dépendent essentiellement de la roche mère sur laquelle ils reposent,

de l'accumulation des produits d'érosion des roches de surface, des précipitations et du drainage par l'eau. La teneur en sels, sous forme soluble, de chaque écosystème est un paramètre important pour sa biocénose. Dès 0,5 g/L, elle conditionne fortement les rendements agricoles et la nature des plantes. Un sol est dit « salé » à partir de 1 à 2 % dans ses 20 cm supérieurs. La FAO estime que 3 à 7 % des sols de la planète, soit 833 millions d'hectares, présentent déjà une salinité excessive. Ces sols se situent essentiellement au Proche-Orient, en Afrique du Nord, en Asie centrale et du Sud et en Amérique latine, intéressant environ 1,5 milliard d'humains. La fertilité réduite qui en résulte constitue une menace pour la lutte mondiale contre la faim et la pauvreté.

Concepts de salinité et d'hypersalinité

La salinité d'un milieu est la masse en sels et/ou en composés ioniques de ce milieu. Dans le cas d'un milieu aquatique, elle est définie comme la quantité de sels par litre d'eau. Dans les sols, constitués de quatre composantes, de l'eau, de l'air, des minéraux (dont les sels solubles) et de la MO, la salinité se réfère à la masse des sels solubles présents dans un échantillon. La méthode la plus courante pour déterminer cette salinité est de mesurer la conductivité électrique (CE), ou conductance, de la solution obtenue après libération des sels de l'échantillon analysé dans de l'eau pure. Les sels ainsi libérés (solubles) sont alors sous forme d'ions (cations, à charge positive, et anions, à charge négative), et présentent donc une capacité à conduire le courant électrique. On mesure la CE de la solution saline obtenue à partir de l'échantillon imprégné d'eau à saturation, ce que l'on appelle une « pâte de terre ». La CE, directement liée à la concentration en ions, est mesurée grâce à un conductimètre. Elle est généralement donnée en Siemens par mètre (dS/m) ou en ses sous-multiples, 1 dS/m équivalant à 1 g/L de sels. Certains conductimètres fournissent directement la conversion des valeurs Siemens en concentrations en sels.

Sur la base de leur concentration en sels, on classe les environnements aquatiques en eau douce (salinité inférieure à 1 g/L, 0,1 %), eaux salées (salinité supérieure à 10 g/L, 1%) comprenant mers et océans, et eaux saumâtres, soit les zones de transition entre eaux douces et salées, telles les embouchures de fleuves (la salinité est comprise entre 1 et 10 g/L). Sur ce même critère, les sols sont divisés en cinq classes : non salés (CE comprise entre 0 et 500 mS, soit moins de 1 g/L, à 25 °C), légèrement salés, salés (1 000-2 000 mS, soit 1 à 2,5 g/L), très salés, et extrêmement salés, ou hypersalés (plus de 4 000 mS, soit 4 g/L).

L'hypersalinité d'un environnement, aquatique ou terrestre, peut *a priori* être définie qualitativement comme l'état d'un milieu dans lequel le développement d'organismes vivants est fortement réduit en raison de cette concentration en sels. Le seuil de concentration saline non permissive diffère d'une espèce à l'autre. Ainsi une concentration de 10 g/L définit déjà un environnement hypersalin en zone continentale, alors que 35 g/L (l'eau de mer) est un milieu « normal » pour les espèces marines. L'halophilie, subdivisée en plusieurs classes, désigne le niveau de tolérance au sel d'un organisme.

Milieux thalassohalins et athassohalins

Outre leurs différences de concentrations en solutés, les environnements salins diffèrent par la nature des ions (positifs : Na⁺, K⁺, Mg⁺⁺, Ca⁺⁺, etc.) et négatifs (Cl⁻, SO₄²⁻, CO₃²⁻, etc.) de leurs sels. On distingue, sur la base de leur composition ionique, deux groupes de milieux salins.

Les **milieux thalassohalins** sont ceux dont la composition et la proportion en cations et anions reflètent celles de l'eau de mer, avec une prédominance du NaCl. Cependant au cours d'événements successifs d'évaporations et de précipitations, cette composition peut changer, jusqu'à ce que, pour chaque sel, son seuil de concentration soluble soit atteint, entraînant sa précipitation. Un classement par ordre de solubilité maximale croissante présente la séquence

suivante : le Ca^{2+} sous forme de calcite (CaCO_3) puis souvent de gypse ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$), le Na^+ sous forme de halite (NaCl), le K^+ en sylvite (KCl) et enfin en carnallite ($\text{KCl} \cdot \text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$).

Les milieux thalassohalins naturels sont de divers types. Les lagons sont les eaux situées dans un atoll (c'est-à-dire entre la terre et un récif corallien). Les sebkhas sont des dépressions à fond plat, parfois reliées à la mer ou qui l'ont été dans le passé. Elles sont généralement inondables de façon périodique, et l'eau en s'évaporant y laisse les sels dissous. De telles formations se trouvent dans toutes les régions désertiques chaudes, comme le Maghreb ou à proximité de la mer Rouge (sebkha Gavish). Les lacs salés, en raison de leurs caractéristiques minéralogiques, représentent des conditions extrêmes pour des organismes vivants. Ils sont minoritaires par rapport à ceux d'eau douce. Citons le Grand Lac Salé (Utah, États-Unis), et les lacs hypersalés situés sous la calotte glaciaire de l'Antarctique.

Certains de ces environnements sont d'origine anthropique : les marais salants, ou salines, les bassins d'évaporation pour la production de sel par évaporation de l'eau de mer.

Les environnements thalassohalins sont colonisés par une végétation spécialisée (plantes halophytes), si la salinité n'est pas trop élevée.

Les **milieux athalassohalins** sont générés par la re-dissolution de dépôts de sels fossiles. L'évaporation complète d'eaux de ruissellements de formations géologiques et/ou issues du lessivage des roches entraîne des dépôts de sels qui au cours du temps forment des évaporites. Leur re-dissolution par les eaux de pluie ou de ruissellement (torrent de montagnes, rivières, fleuves) conduit à la formation de milieux athalassohalins, c'est-à-dire dont la composition chimique, différente de celle de l'eau de mer, dépend de la nature des roches dont dérivent les évaporites. Elles sont riches en chlorures et sulfates, mais aussi en carbonates et bicarbonates, avec une dominance d'ions divalents tels Mg^{2+} et Ca^{2+} . Leur pH peut être faible (entre 5 et 8) ou inversement très alcalin (10-11 ou plus). Des exemples de tels milieux sont la mer Morte, le lac Rose Salé du Sénégal, certaines sebkhas

situées en zones arides ou semi-arides, les lacs Magadi au Kenya et Waadi Natrum en Égypte.

LES SELS, TELLEMENT NÉCESSAIRES ET SI DANGEREUX POUR LA VIE

Par la suite, le mot « sel » sera utilisé, sauf précision autre, pour désigner le chlorure de sodium, NaCl, qui nous intéressera plus particulièrement. Celui-ci, en milieu aqueux, se décompose en ses deux ions constitutifs, le sodium, Na⁺, et le chlore, Cl⁻. Ceux-ci, ainsi que l'ion potassium, K⁺, sont essentiels au fonctionnement de tous les organismes vivants. Leur intervention se manifeste au niveau de toutes les cellules. L'ion potassium, proche de l'ion Na⁺ sous l'aspect physique et chimique, fonctionne au niveau cellulaire comme son antagoniste, en contrebalançant les effets délétères d'une concentration trop élevée de ce dernier. La quantité d'ions K⁺ dans les organismes est plusieurs fois supérieure à celle de Na⁺.

Les rôles des ions Cl⁻, Na⁺ et K⁺

Le mode d'action de ces ions est commun à tous les organismes. L'ion Na⁺, en association avec l'ion K⁺, prévient la déshydratation en participant au contrôle de la pression osmotique intracellulaire de l'organisme. Il intervient dans l'absorption des sucres et des acides aminés, dans l'équilibre acido-basique. En outre, chez les animaux pluricellulaires, le sodium est présent dans le milieu extracellulaire, dans lequel baignent les cellules : c'est l'ion le plus abondant dans le sang. Il participe au contrôle de la pression artérielle (par sa rétention ou son élimination). Il est associé à la conduction de l'influx nerveux et à l'excitabilité des muscles.

L'ion Na⁺ devient toxique à partir d'un seuil de concentration dont la valeur dépend des organismes. Il entraîne alors la précipitation des biomolécules, en particulier de l'ADN et des protéines, et provoque une déshydratation des cellules entraînant leur dessiccation et la mort de l'organisme. La majorité des plantes sont halofuges, c'est-à-dire

sensibles à cet effet toxique. Certaines, cependant, ainsi que certains micro-organismes, sont halophiles, pouvant tolérer des quantités élevées de Na^+ . Ces plantes, à l'aspect de plantes grasses, vivent dans les eaux saumâtres ou près de la mer. Ces organismes sont pourvus de mécanismes d'adaptation à cet ion.

L'ion Cl^- , chez les animaux pluricellulaires, intervient dans l'équilibre du pH de l'estomac sous forme d'acide chlorhydrique (HCl , présent sous sa forme ionisée Cl^- , H^+), en tant qu'un des composants importants du suc gastrique, et dans le système immunitaire. Il joue aussi un rôle lors des échanges aqueux, et dans l'absorption des sucres et des acides aminés.

L'ion K^+ est le principal cation minéral du cytoplasme. Outre intervenir dans la régulation de la pression osmotique interne des cellules et de la pression artérielle chez les animaux, il participe au contrôle de la contraction musculaire. Sa carence peut être mortelle. Chez les plantes, le potassium est un élément essentiel qui contribue à renforcer leurs parois cellulaires, augmenter la surface foliaire et la teneur en chlorophylle, participant au contrôle de la sénescence des feuilles.

Le large éventail de l'halophilie

La tolérance au sel varie énormément au sein des espèces, allant de l'ordre de 10 g/L (le niveau acceptable pour les non halophiles) à plus de 300 g/L pour les halophiles. Ces derniers sont subdivisés en quatre sous-groupes (Tableau 9.1). Pour les micro-organismes, la tolérance en sel est définie comme l'éventail de concentrations permettant leur temps de reproduction (temps de doublement du nombre de cellules) optimal, tous autres paramètres étant eux aussi optimaux.

Tableau 9.1 | Niveaux de tolérance au sel (NaCl), ou halophilie.

Classe d'halophilie	non halophilie	légère, ou halotolérance	modérée	limite d'extrême	extrême
Tolérance en % (g/100 g d'eau)	1	1-3	3-15	9-23	15-32

Des organismes halophiles sont rencontrés dans un éventail phylogénétique couvrant les trois domaines du vivant. Chez les eucaryotes, ils sont présents parmi les animaux, certaines plantes, et des micro-organismes tels que champignons et protistes (dont des ciliés et des flagellés). Les procaryotes sont représentés par des bactéries comme des archées.

Les milieux hypersalins sont souvent extrêmes par un ou plusieurs autres paramètres tels que l'absence de lumière, une température extrême (basse ou élevée), une forte pression, de l'anoxie, un pH extrême, la présence de métaux lourds et/ou de composés toxiques, etc. Les halophiles extrêmes, en majorité des micro-organismes, sont de ce fait fréquemment des polyextrémophiles.

LES MÉCANISMES PHYSIOLOGIQUES DE L'ADAPTATION À LA SALINITÉ

La capacité des halophiles à vivre dans un environnement riche en sel(s) dépend de mécanismes qui leur permettent de contrôler la concentration intracellulaire de ce(s) sel(s) et l'hydratation de leurs cellules. Les mécanismes impliqués étant variés, seuls quelques exemples seront décrits ici.

Le concept de pression osmotique

L'eau est un solvant pouvant héberger une ou plusieurs substances chimiques à l'état dissous, appelées alors solutés. Elle a aussi la propriété de pouvoir migrer entre deux compartiments séparés par une membrane dite semi-perméable, qui par contre ne laisse pas passer les solutés (cf. Encadré 9.1). Si les concentrations d'un soluté sont différentes dans les deux compartiments, de l'eau va migrer du compartiment le moins concentré (dit hypotonique) vers le plus concentré (ou hypertonique), ceci jusqu'à atteindre des concentrations identiques dans les deux compartiments ; les deux solutions sont alors dites isotoniques. La pression osmotique est la pression qu'il faudrait appliquer dans le compartiment hypertonique pour stopper l'entrée de l'eau.

ENCADRÉ 9.1 L'OSMOSE, UN PHÉNOMÈNE FAMILIER

L'osmose est en fait un phénomène familier, que nous avons tous eu l'occasion d'observer sans en connaître le nom, un peu comme Monsieur Jourdain (le Bourgeois gentilhomme, de Molière) : « *Par ma foi ! Il y a plus de quarante ans que je dis de la prose sans que j'en susse rien.* » Nous avons tous pratiqué des expériences d'osmose : il était courant de saupoudrer de sel des aubergines ou des concombres pour les faire « dégorger », c'est-à-dire perdre leur eau. En augmentant la teneur externe en sel, cette opération cherchait en fait à éliminer, en même temps que l'eau, les substances les rendant amers (la solanine, un alcaloïde, chez l'aubergine et la cucurbitacine chez le concombre). Les variétés modernes de ces plantes sont en grande partie dépourvues de ces produits, cette opération devenant inutile. Il a pu nous arriver de laver avec de l'eau une petite blessure qui laissait fuir quelques gouttelettes de sang : l'eau se colore immédiatement. Seules une ou deux gouttes de sang suffisent à rendre rouge intense un lavabo mi-plein d'eau ! L'explication de ce phénomène est la suivante. Les globules rouges (hématies), dont la coloration est due à leur contenu en hémoglobine, sont, dans notre sang, en équilibre osmotique avec le plasma : la quantité d'eau qui entre dans ces globules à travers leur membrane est identique à celle qui en sort. Pour les globules rouges placés dans l'eau « pure » du lavabo (un milieu hypotonique), leur pression osmotique interne (compartiment hypertonique) déclenche une entrée massive d'eau dans ces cellules, entraînant leur gonflement jusqu'à leur éclatement (hémolyse). L'hémoglobine, libérée, diffuse librement dans l'eau et la colore uniformément. Inversement, si les globules rouges étaient placés dans une solution hypertonique, leur eau interne sort des cellules, lesquelles se rétracteraient.

Les membranes cellulaires de tous les êtres vivants, animaux, végétaux et micro-organismes, sont semi-perméables, et se comportent donc exactement selon le mécanisme expliqué ci-dessus (p. 270). Une cellule est effectivement un compartiment séparé par sa membrane de l'autre

compartiment qu'est son environnement immédiat ou le milieu extérieur. Si la concentration en un sel, par exemple NaCl, de ce milieu est supérieure à sa concentration interne, ce milieu sera hypertonique, dans ce cas hypersalin, pour cette cellule. Elle subira donc une pression osmotique interne tendant à faire sortir son eau intracellulaire. Sans mécanismes aptes à contrer cet effet, elle tendra par conséquent à perdre son eau interne, cytoplasmique, donc à se déshydrater, et risque de mourir. À l'opposé, mise dans un milieu hypotonique, la cellule va gonfler sous l'effet de l'entrée d'eau cherchant à équilibrer les concentrations externe et interne du soluté. Cette augmentation de volume peut entraîner son éclatement (plasmolyse), donc aussi sa mort.

Les systèmes d'osmorégulation

Divers organes sont impliqués dans le processus d'osmorégulation. Chez les animaux, ce sont les branchies, poumons, néphridies (organes excréteurs présents chez plusieurs embranchements d'invertébrés). Des « glandes à sels » sont présentes au niveau de divers organes : le nez chez les oiseaux et les reptiles marins, l'orbite chez les chéloniens (tortues terrestres et aquatiques), la région sublinguale chez les ophidiens (serpents), la langue chez les crocodiles, le rectum chez les élasmobranches (une sous-classe de poissons cartilagineux). Chez les mammifères, le rein est l'organe excréteur principal. Par contre la plupart des plantes supérieures sont dépourvues d'organes d'osmorégulation spécifiques. Elles laissent l'eau s'évaporer au niveau des stomates situés en surface des feuilles, et doivent donc absorber de l'eau pour compenser cette perte. Plusieurs systèmes d'osmorégulation se rencontrent chez les organismes unicellulaires eucaryotes. Les paramécies, les amibes et certaines algues possèdent dans leur cytoplasme des vacuoles contractiles, des cavités qui recueillent l'eau puis l'éliminent par contraction, à travers un pore ou par exocytose (la membrane de la vacuole fusionne avec la membrane cytoplasmique, et la vésicule y déverse son contenu en eau). Enfin chez les procaryotes, l'organe d'osmorégulation est constitué par la membrane cellulaire, qui régule l'entrée et la sortie des solutés et de l'eau.

Certains micro-organismes peuvent en outre répondre à un stress salin selon deux autres mécanismes. L'un consiste à exclure le sodium en excès, l'autre à synthétiser et/ou accumuler des osmoprotecteurs (des solutés rendant compatible la présence de sels). Le premier de ces mécanismes est adopté par des bactéries phylogénétiquement éloignées, les Halobactériales, des halophiles anaérobies, et l'espèce *Salinibacter ruber* (du genre *Rhodothermus*, mais proche des Halobactéries). Ces cellules accumulent du chlorure de potassium, KCl, quand la concentration extracellulaire en Na⁺ atteint environ 230 g/L. L'exclusion du Na⁺ est réalisée grâce à un mécanisme dit d'antiport Na/H : chaque ion K⁺ entre dans la cellule grâce à un échange avec un ion Na⁺ qui en sort. L'afflux d'ions K⁺, chargés positivement, est compensé par l'afflux d'un nombre équivalent d'ions chargés négativement, en l'occurrence des ions Cl⁻. Le second mécanisme est l'accumulation de molécules jouant le rôle d'osmoprotecteurs ressortissant à de nombreux types : des sucres (saccharose, tréhalose) ou leurs dérivés (glucosylglycérol, sulfotréhalose), certains acides aminés (acide glutamique, proline) ou leurs dérivés (glycine-bétaïne), l'acide aminobutyrique, et des dérivés de polyalcools (glycérol, arabitol, mannitol). La molécule la plus fréquente est la glycine-bétaïne, trouvée chez des bactéries aérobies hétérotrophes, les Cyanobactéries et des archées méthanogènes. Chez d'autres organismes (levures, champignons inférieurs, la micro-algue *Dunaliella*), ce rôle est surtout rempli par le glycérol. Le mécanisme d'action de ces osmoprotecteurs est actuellement peu connu. Ce pourrait être la protection des protéines par un soluté compatible, contre la perte de la couche d'eau qui les recouvre naturellement.

L'interface eau-protéine, une association essentielle perturbée par l'excès de sel

Les protéines sont des molécules complexes, dans lesquelles les aspects structure-dynamique-fonction sont en relation et dépendent de l'état de leurs couches d'hydratation. Les protéines solubles, dont

toutes celles impliquées dans le métabolisme et la croissance, ont une structure globulaire. Cette forme condensée résulte du repliement ordonné de la chaîne polypeptidique, aboutissant à une structure dans laquelle les atomes sont presque en contact les uns avec les autres. Cette proximité facilite l'établissement d'interactions intra- et intermoléculaires, en particulier avec l'eau intracytoplasmique. L'eau est présente dans différentes zones des protéines. Une petite quantité, enfermée dans des cavités internes de ces molécules, où elle établit des liaisons faibles (dites liaisons « hydrogène ») avec les acides aminés, est considérée comme partie intégrante de leur structure. Cette eau participe à la stabilisation des protéines et joue uniquement un rôle de maintien structural dans les réactions chimiques effectuées par celles-ci. La majorité de l'eau est distribuée sur la surface des protéines, où elle est organisée en moyenne en deux couches autour de la molécule. C'est une eau d'hydratation. Elle joue un rôle important dans la stabilité de la structure, et surtout dans l'activité des protéines. Plus loin de la surface des protéines, l'eau dite « de volume » constitue le milieu dans lequel les protéines déroulent leur activité. L'eau d'hydratation réside entre un milliardième de nanoseconde (10^{-9} seconde) et un millième de seconde. L'eau de surface a un temps de résidence 10 fois supérieur. La couche d'hydratation confère à la protéine sa flexibilité, condition essentielle à la base des changements dynamiques de sa conformation nécessaires à la réalisation de son activité. Plusieurs facteurs agissent dans cette interaction : la rugosité locale de la surface de la protéine, la température, la nature des acides aminés qui composent la séquence de la protéine, *via* la présence de sites hydrophobes, polaires ou chargés.

L'effet létal de la salinité est dû en particulier à des changements de structure des protéines. En présence de concentrations élevées en sel, celles-ci perdent tout ou partie de leurs molécules d'eau. Cette perte modifie leur structure native et leur stabilité, ce qui peut entraîner leur incapacité à établir des interactions avec les autres protéines avec lesquelles elles forment normalement des complexes, voire même

leur dénaturation totale, aboutissant à la formation d'agrégats. Une conséquence indirecte importante, parmi d'autres, d'une sur-salinité, concerne la molécule d'ADN : les nombreuses protéines liées à cette molécule, dont l'interaction est nécessaire pour permettre sa condensation dans la cellule, s'en détachent, entraînant sa déstructuration. Les fonctions, telles la réplication et la transcription, qui exigent des interactions entre acides nucléiques et protéines, toutes vitales pour la cellule, sont alors inhibées.

Certaines protéines d'organismes halophiles surmontent une présence élevée de sel, ou ont même besoin de sel pour fonctionner. En 1995, le biophysicien Henryk Eisenberg (Institut Weizmann) élucide la structure cristallographique de deux protéines de l'archée halophile *Halorcula marismortui* isolée dans la mer Morte, la malate déshydrogénase et la ferrédoxine. La comparaison de ces structures avec celles d'homologues d'espèces non halophiles a montré une proportion plus élevée d'acides aminés acides, portant une charge négative, exposés en surface de leur structure tridimensionnelle. Des analyses ultérieures de dizaines de séquences de protéines d'organismes halophiles ont confirmé cette observation chez plus de 90 % de celles-ci par rapport à leurs homologues issues d'organismes non halophiles.

L'interprétation de ces observations est la suivante : si l'on immerge dans un solvant contenant une forte concentration de KCl une protéine « non halophile » native (c'est-à-dire sous sa forme fonctionnelle), celle-ci devient « insoluble » et « précipite ». Les molécules d'eau qui la recouvraient ont disparu, car piégées par le KCl ; l'équivalent de 10 % de la masse protéique se retrouve associé à des ions K^+ . Les protéines « halophiles » concentrent près de leur surface les molécules de KCl, retenues par les charges négatives des aminoacides acides. Cette couche de sel forme une sorte de cage qui permet à la protéine de maintenir captive son eau d'hydratation, assurant ainsi la stabilité de sa structure, sa solubilité et sa capacité fonctionnelle. Certaines protéines peuvent même avoir besoin de

cette association pour maintenir leur stabilité : elles se dénaturent (perdent leur conformation naturelle) et deviennent insolubles, et donc non fonctionnelles, dès que la concentration en KCl est abaissée.

LES SITES HYPERSALINS : PAYSAGES ET HABITABILITÉ

De nombreux sites distribués sur tous les continents et sous tous les climats entrent dans la catégorie des environnements naturels hypersalins. Ceux qui nous intéressent ici comptent parmi les environnements habités les plus extrêmes. En outre, aspect au moins aussi important à considérer, certains constituent des réservoirs facilement accessibles de matériaux à haute valeur économique (lithium, borates, potasse, carbonates, sulfates de sodium, etc.). Le lithium, par exemple, est un élément indispensable pour les batteries de nouvelle génération.

Des organismes halophiles extrêmes, essentiellement des micro-organismes eucaryotes (protistes) et procaryotes (bactéries et archées) et leurs virus, peuvent se développer à des concentrations salines proches de celle de la précipitation du sel (358 g/L à 20 °C). Pour cette raison, ils sont, dans leur ensemble, d'un grand intérêt scientifique. Des approches classiques et moléculaires ont montré leur appartenance à plusieurs branches phylogénétiques, témoignant ainsi de leur grande diversité. Il s'agit essentiellement des Bacteroidètes, Cyanobactéries, Protéobactéries et Firmicutes chez les bactéries, et des membres des groupes *Methanosarcina* et Halobactéries chez les archées.

Nous examinerons plus particulièrement des sites terrestres hypersalins, les « lacs roses » et le Salar du désert d'Uyuni en Bolivie, des lacs salés sous-marins, une curiosité inattendue, les cristaux de sel, et bien sûr le cas particulier de la mer Morte.

Les lacs hypersalins

Lacs hypersalés et déserts ou croûtes de sel, dont les formes, tailles et profondeurs varient en fonction de la topographie du terrain,

résultent tous, d'une façon très simplifiée, de la présence d'une dépression naturelle endoréique, c'est-à-dire n'ayant aucun écoulement vers un niveau inférieur : l'eau qui y arrive, chargée de sels minéraux prélevés sur son parcours, ne peut être évacuée que par évaporation ou infiltration. L'eau qui s'évapore étant exempte de sel, le bilan salin du bassin ne cesse d'augmenter, alors que son volume reste constant, autour des fluctuations saisonnières. Ce mécanisme, dit de salinisation, peut se produire en théorie sous tous les climats, mais est de fait plus fréquent dans les zones désertiques chaudes.

Des lacs salés, dont nombre ont une concentration jusqu'à plus de 10 fois celle de l'eau de mer, se trouvent sur tous les continents et à toutes les latitudes. Certains ont des concentrations proches de la limite de solubilité du NaCl : les lacs Kara-Bogaz-Gol au Turkménistan (avec 350 g/L), Assal à Djibouti (348 g/L), mer Morte (337 g/L), Grand Lac Salé aux États-Unis (317 g/L) ou Manitou au Canada (180 g/L). D'autres dépassent ces concentrations. Ainsi le lac Don Juan en Antarctique, qui malgré des températures pouvant atteindre $-53\text{ }^{\circ}\text{C}$, n'est jamais gelé en raison de ses 474 g/L de sel. À l'extrême opposé en température (entre 50 et 55 $^{\circ}\text{C}$), le lac Gaet'ale, en Éthiopie, présente une concentration moyenne en sel de 433 g/L, laquelle peut, selon les saisons, être supérieure à celle du lac Don Juan, ce qui en fait alors l'un des lacs les plus hypersalés du monde. La composition minérale de l'eau de ces lacs (chlorures, sulfates, nitrates, borates, etc.), dépend de plusieurs facteurs, dont la géochimie du bassin de drainage, la dissolution sélective des matériaux des sols, la solubilité des sels (ou leur seuil de précipitation), et la contribution d'eaux souterraines.

Une catégorie de lacs hypersalins a attiré la curiosité des touristes par l'extraordinaire beauté de leur eau, teintée de rose ou parfois de rouge, et celle des savants qui cherchaient à comprendre l'origine de ces couleurs. De tels « **lacs roses** » sont présents sur tous les continents ; citons les plus « spectaculaires » : le lagon Hunt et le lac Hillier en Australie, le lagon de la péninsule du Yucatan au Mexique,

la Laguna Colorada en Bolivie, le lac Retba au Sénégal, le Salt Pounds à San Francisco, le lac Rose Dusty au Canada, le lac Tuz Golu en Turquie, le lac Burlinskoye en Russie, le lac Mazir en Azerbaïdjan. Plus proches de nous sont les salines d'Espagne et de France, telles le Salin de Gruissan (Aude). Partout, la pigmentation rose est associée à la présence d'organismes microbiens, et parfois d'invertébrés. L'archipel de la Recherche, au sud de l'Australie occidentale, est un ensemble de 105 îles et 500 récifs s'étendant sur 230 km, pour une surface de seulement 97 km². L'une de ces îles abrite, entre une forêt dense et l'océan, le lac hypersalé Hillier et sa splendide pigmentation rose permanente. C'est une petite lagune de 250 m sur 600, dont la concentration en sel est de 340 g/L d'eau. Dès 1802, les scientifiques avaient émis l'hypothèse que la coloration serait due à des micro-organismes vivant dans la croûte de sel. Une étude métagénomique récente a effectivement révélé la présence d'une population microbienne constituée d'archées, bactéries, micro-algues et virus, adaptés à cette concentration saline. Deux de ces micro-organismes sont responsables de la coloration rose : la bactérie *Salinibacter ruber*, par la présence d'un pigment rouge, et l'algue *Dunaliella salinai*, en raison de sa grande teneur en bêta-carotènes, dont la couleur varie du jaune à l'orange selon sa concentration. Ces carotènes protègent l'algue de la déshydratation résultant de la salinité.

Déserts de sels – Le Salar d'Uyuni

Quand la quantité d'eau arrivant dans un bassin endoréique est inférieure à celle perdue par évaporation, le lac initial s'assèche et disparaît en tant que tel, laissant des déserts ou des croûtes de sel. De tels processus sont à l'œuvre dans des lacs très peu profonds. L'assèchement peut être permanent (régions semi-arides ou arides) ou temporaire, et dans ce cas les dimensions du bassin changent en fonction de l'hygrométrie. Leurs surfaces comprennent divers sels (chlorures, sulfates, borates, nitrates, etc.), suivant la nature des sédiments liés à leur formation.

Les plus grands déserts de sel sont situés en Amérique du Sud (Argentine, Bolivie, Chili), où ils portent le nom de salar. D'autres existent en Afrique du Nord (chotts), en Turquie, en Iran, en Australie et aux États-Unis. Le plus grand désert salé temporaire, ou marais salé saisonnier (de 30 000 km² de surface) est le Grand Rann de Kutch, au nord de l'Inde, proche du Pakistan. Malgré leurs conditions de salinité, ces sites abritent pourtant parfois un peu de vie.

Le **Salar d'Uyuni** est le plus grand désert de sel du monde, avec une surface de 10 500 km². Il est, avec le Salar d'Atacama (Chili), un des environnements les plus hostiles de la planète en raison de son aridité. Fascinant par ses paysages surréels, il a un aspect lunaire, sans vie apparente à part sur de rares îlots rocheux de quelques mètres à plus d'1 km carré, disséminés sur sa surface. Il se trouve au sud de la région Lipez, en Bolivie, presque à la frontière chilienne. Il est situé à une altitude moyenne de 3 658 m, avec, sur son côté sud-ouest, le volcan Tunupa, aujourd'hui inactif, culminant à 5 321 m. Il y a 15 000 ans, à la place de ce salar se trouvait un lac, d'une surface supérieure à celle du désert actuel. Son assèchement a laissé une couche de sel de 140 km de long sur 110 de large, pouvant atteindre 120 m d'épaisseur. Le Salar d'Uyuni présente une grande importance économique ; en effet il contient plus de 50 % des réserves de lithium facilement exploitables de la planète, et bien sûr des dizaines de milliards de tonnes de sel.

Il pleut peu sur ce désert, 200 mm par m²/an, uniquement à la saison des pluies, soit entre décembre et février (par comparaison la pluviométrie en France varie entre 500 et 2 000 mm/m²/an selon les régions). Les températures, en raison de l'altitude et des conditions de sécheresse, peuvent atteindre 40 °C de jour et descendre jusqu'à -30 °C de nuit. Les indices UV atteignent des valeurs de 14 ou 15 (en France ils sont de 6-7 dans les zones les plus ensoleillées en été, des valeurs supérieures à 11 étant considérées comme trop extrêmes par leur effet sur la peau). L'association de ces conditions climatiques et de la forte salinité font de ce salar un écosystème unique,

peu accueillant dans son ensemble pour des êtres vivants. Les îlots rocheux présentent une salinité plus faible en leur centre, où des plantes, et même des animaux, sont présents. La richesse en espèces augmente avec leur dimension et leur localisation, ceux situés au sud étant les plus riches. La majorité des végétaux présents sont pourvus d'épines et émettent de fortes odeurs, deux caractères particuliers aux plantes d'habitats désertiques. Le manque d'eau conduit en effet ces végétaux à réduire leur appareil foliaire pour éviter l'évapotranspiration, en remplaçant les feuilles par des épines. Celles-ci, en outre, constituent une protection contre les herbivores, qui ainsi ne peuvent pas les brouter (cf. Encadré 9.2). Ces animaux sont d'autre part tenus éloignés par des substances répulsives présentes dans les effluves émis. Ces végétaux comptent quelques plantes herbacées, des lichens, et essentiellement des cactus géants. Cependant, à part une riche documentation photographique destinée aux touristes, qui témoigne effectivement de la biodiversité aux marges du Salar, et malgré l'intérêt de cet écosystème si particulier, très peu est connu sur son écologie et sur la biologie des plantes et des animaux de ces lieux.

L'un de ces îlots (ou plus exactement un pseudo-îlot), Isla Incahuasi (ou Inkawasi, la Maison des Incas), de 24 hectares, se transforme en île lors de la saison des pluies, quelques jours par an. Il présente un sol de sédiments calcaires marins et volcaniques, suffisamment fertile pour que des cactus géants et quelques plantes herbacées s'y développent. Plus de 5 000 cactus y ont été dénombrés, appartenant aux deux seules espèces *Echinopsis atacamensis* et *Cumulopuntia boliviana* ssp. *ignescens*. Les représentants de l'espèce *E. atacamensis*, hauts en moyenne de 4 m, croissent à raison de 1 cm par an. Le plus grand, de 12 m de haut, devrait ainsi être âgé de 1 200 ans (d'autres sources fournissent une estimation proche de 300 ans). Sont présents aussi sur cet îlot des rongeurs (des viscaches) et même des vigognes (une sorte d'antilope) de la famille des Camélidés.

ENCADRÉ 9.2 UNE FLORE MÉCONNUE

La flore du Salar comprend à la fois des espèces de régions semi-désertiques et des plantes halophiles. Elle est dominée par les Cactacées, des plantes succulentes (à feuilles charnues capables de retenir l'eau). *Echinopsis atacamensis* a la forme d'un cierge arborescent pouvant atteindre 10 m de haut. Le tronc épais, plus ou moins ramifié, porte des tiges de 7-30 cm et des épines marron ou blanchâtres. Les fleurs, nocturnes, blanches teintées de rose, ont la forme d'un entonnoir de 10-14 cm de long. Les fruits, comestibles, sont sphériques, de 3-4 cm de diamètre, de couleur verte. *Cumulopuntia boliviana* forme des coussins denses de 75 à 100 cm de diamètre, constitués de segments ovoïdes de 5-7 cm de haut et 3,5-4 cm de diamètre de couleur vert clair, sur une racine épaisse. Des épines de 50 à 100 mm de long sont implantées sur les segments supérieurs ; de couleur jaune lorsqu'elles sont jeunes, elles deviennent grises puis noires avec l'âge. Les fleurs, de 50 à 60 mm de diamètre, présentent quelques pétales externes légèrement teintés de rouge ou de jaune clair. Le fruit, d'environ 3 cm de diamètre, est globuleux et garni de soies épineuses et flexibles d'une vingtaine de mm. *Echinopsis ferox* vit sur des fissures de roches ou entre des galets, sur des substrats volcaniques acides, à des altitudes de 1800 à 4000 m. De 25 cm de hauteur, cette plante est complètement recouverte d'épines. *Tunilla* (ou *Opuntia*) *soehrensii* présente de belles fleurs jaunes ou grenat. *Trichocereus atacamensis* ssp *pasacana* croît généralement sur les flancs de régions semi-désertiques jusqu'à 4000 m d'altitude. Pouvant atteindre jusqu'à 10 m de hauteur et 30 à 40 cm de diamètre, avec des épines jaunes atteignant 15 cm, elle s'érige en colonnes. Ses fleurs sont nocturnes. Un oiseau s'alimente de ses fruits, et participe très probablement à la dispersion des graines, voire même à la pollinisation des fleurs.

Quelques rares espèces de Solanacées poussent sur ces sols salins. Une espèce, toutefois, est endémique de cette région : *Lycium humile* est pourvue de mécanismes très efficaces pour absorber l'eau des racines. Parmi d'autres espèces fréquentes de cet environnement, citons des Astéracées (*Haplopappus rigides*, *Senecio potosianus*) ; des Caryophycées (*Frankenia triandra*), des Chénopodiacées (*Suaeda foliosa*), et des Fabacées (*Hoffmannseggia minor*).

Les lacs hypersalés sous-marins

Les lacs sous-marins, ou bassins ou fosses anoxiques hypersalés profonds (DHAB, *Deep Hypersaline Anoxic Basin*), sont encore relativement peu étudiés par les scientifiques, bien que très particuliers et de grand intérêt. Découverts au début des années 1980 en Méditerranée orientale, puis dans le golfe du Mexique, dans la mer Rouge et en mer Noire, ce sont des dépressions ou des vallées en forme de bol présentes dans les fonds marins, de structure très variable, caractérisées principalement par l'hypersalinité de leur eau. On en a à ce jour identifié une quarantaine. Leurs diamètres vont de quelques centaines de mètres à plusieurs kilomètres, et leurs profondeurs de 10 à 500 mètres. Positionnés sous la surface de la mer, à des profondeurs de 2 000 à 4 000 m, ils sont tous situés sur des dépôts salins de faible hauteur du plancher marin. Certains DHAB présentent même des dômes de sel durci, qui contribuent à alimenter leur saumure.

Leur formation résulte pour la plupart de la re-dissolution, plus ou moins importante, de minéraux évaporitiques d'halite (NaCl) et de kiserite ($MgSO_4$) présents sur le plancher océanique. La concentration saline de leur eau peut atteindre jusqu'à 10 fois celle de l'eau de mer en surplomb, leur conférant une densité élevée : 1,13 pour Urania et 1,33 pour Discovery, deux bassins méditerranéens. Par comparaison, la mer Morte (un des lacs les plus hypersalins) a une densité de 1,2, la mer Méditerranée de 1,03 et l'océan Atlantique un maximum de 1,028. Conséquence de cette densité élevée, les eaux des DHAB forment une couche stable, ne se mélangeant pas aux eaux supérieures. Cette stratification explique aussi leur anoxie. À l'interface entre l'eau du bassin et celle de la mer, se forme une « tranche » d'eau, de quelques centimètres pour les petites dépressions à près de 2 mètres pour les plus grandes, présentant un profil de composition chimique à variation abrupte (chimiocline). En effet, sur ce faible dénivelé, la concentration en sel et le taux d'oxygène passent des valeurs de l'eau de mer à celles du bassin. Beaucoup d'entre eux contiennent des molécules gazeuses toxiques, telles le sulfure

d'hydrogène ou le méthane, issues d'une activité géothermique. Ces gaz, accumulés sous le fond marin sous forme de poches, évoluent en provoquant la formation d'un dôme de sédiments. Ceux-ci éclatent lors de petites éruptions, libérant des boues formées de vapeur d'eau chargée de sédiments et de gaz.

L'ensemble des caractéristiques des DHAB, absence de lumière, haute pression hydrostatique, haute concentration en sel, anoxie, présence de molécules toxiques, les classe parmi les environnements les plus extrêmes connus de notre planète. Pendant longtemps, on a pensé qu'ils ne pouvaient être habités que par... des virus ! Et pourtant la vie n'y est pas totalement absente ! En effet, au début des années 1990, des micro-organismes y ont été découverts. Plusieurs études réalisées depuis ont montré que les DHAB sont des points chauds de biodiversité, hébergeant des organismes polyextrémophiles, pour la plupart des espèces nouvelles. Des prélèvements effectués à 3000 m de profondeur dans cinq DHAB méditerranéens ont montré une présence microbienne variant entre $1,6 \times 10^4$ et $3,9 \times 10^4$ cellules/mL, et au moins 10 fois plus à l'interface eau salée-saumure, pour atteindre $5,5 \times 10^5$ cellules/mL dans le bassin athalassique Kryos, en Méditerranée orientale. Or la concentration en Mg de ce site, de 107 g/L, représente la limite au-dessus de laquelle la structure des molécules organiques est détruite en absence de mécanismes de protection.

La proportion de bactéries et d'archées diffère d'un bassin à l'autre ; en Méditerranée orientale, les bactéries dominent dans les bassins d'Atalante (à 192 km de l'île de Crète), de Bannock, de Discovery et de Médée (au sud-est de Kryos), et les archées dans le bassin d'Urania. La majorité de ces procaryotes n'a pu jusqu'ici être cultivée en laboratoire, ce qui limite les possibilités d'études. Des micro-organismes eucaryotes, des protozoaires ciliés et des foraminifères ont été isolés dans ces bassins, et même en 2010 des métazoaires proches de certains nématodes microscopiques (entre 80 et 800 μm) du phylum *Loricifera*. Ce phylum, très diversifié, est rencontré dans

des sédiments marins tels la boue, le sable coquillier et le gravier. Leur habitat le plus extrême connu est le bassin de l'Atalante. Les connaissances les concernant sont très fragmentaires. Ce sont les seuls organismes multicellulaires connus pouvant vivre en permanence en anoxie et dans un environnement sulfuré. Seul un autre animal connu, *Henneguya salminicola*, un cnidaire du sous-groupe des Myxozoaires, parasite du saumon, vit en condition d'anoxie ; il a même perdu les gènes impliqués dans la respiration aérobie, et a donc recours à d'autres voies énergétiques (D. Huchon, Université de Tel Aviv, 2020).

Encore vivants, des micro-organismes prisonniers de cristaux de sel ?

Des découvertes sont encore d'actualité, souvent pleines d'intérêt pour les scientifiques, et d'étonnement pour tous ! Les médias ont en effet affiché des titres à grand impact : « *Des bactéries encore vivantes piégées dans des cristaux de sels datées de centaines ou millions d'années* », ou encore « *Des bactéries ressuscitées après des millions d'années* », etc. Que des micro-organismes aient été emprisonnés dans des cristaux de sel n'est pas surprenant, mais qu'ils puissent être vivants après de si longues périodes serait un grand défi. Qu'en est-il exactement ?

Les cristaux de sel se forment à partir de saumures, par exemple de marais salants, à la surface du plan d'eau. Les molécules de sel se rapprochent en raison de l'évaporation de l'eau, pour finir par former de minuscules cristaux de 1-2 mm. Le cristal forme un cube ayant un chlore à ses 8 sommets et au centre de ses 6 faces, et un sodium au centre et au milieu de chacune de ses 12 arêtes. Flottant à la surface de la saumure, ces cristaux continuent leur croissance par empilement régulier de cubes, jusqu'à ce que leur poids les fasse tomber au fond de la saumure. Certains peuvent alors atteindre 1 à 2 cm de côté. Des spécimens d'au moins 10 cm d'arête ont été trouvés dans des minières d'halite en Pologne. Lors de leur accroissement, les cristaux peuvent

s'organiser en structures pyramidales avec une zone centrale creuse de petite dimension, à l'intérieur de laquelle il arrive que de l'eau de saumure reste emprisonnée. C'est dans de telles poches qu'ont été trouvées des cellules de bactéries et d'archées halophiles. Certains auteurs de ces découvertes soutiennent que ces procaryotes auraient survécu pendant des dizaines de milliers d'années grâce à la présence de traces d'eau à l'état liquide et à l'utilisation de métabolites issus d'autres micro-organismes, tels l'algue *Dunaliella*, morts et piégés dans le cristal. Cette hypothèse est actuellement contestée pour au moins deux raisons : il faut pouvoir prouver que les structures observées dans les cristaux sont réellement des cellules, et, bien plus difficile, que ces cellules sont vivantes. Pour cela, il est nécessaire de prélever l'organisme piégé et d'observer, sinon sa multiplication après ensemencement dans un milieu approprié, au moins des traces d'activité métabolique. Ceci, bien sûr, en ayant évité toute contamination de l'échantillon.

Une autre question est de déterminer combien de temps une cellule peut rester vivante dans les conditions internes de ces cristaux. En 2006, l'équipe de James C. Adamnski et ses collaborateurs (Département de Géologie, Université du Kansas, États-Unis) a génétiquement modifié la bactérie pathogène *Pseudomonas aeruginosa* en lui greffant le gène d'une protéine produisant une fluorescence verte, sans effet sur son métabolisme. La détection de fluorescence sert d'indice de signal de vie, ou au moins d'activité métabolique. Les bactéries ont été piégées dans des cristaux d'halite par évaporation de la solution saline dans laquelle elles avaient été introduites. Des émissions de fluorescence ont été observées jusqu'à 13 mois après le piégeage (publications dans la revue *Astrobiologie*). Ce résultat, s'il ne renseigne pas sur la durée maximale de survie dans ces cristaux, fournit des indications intéressantes quant à l'adaptabilité de micro-organismes à des milieux aussi restrictifs, étape importante dans notre compréhension des possibilités de vie dans les confins inhospitaliers de notre planète.

LA MER MORTE, UN LABORATOIRE NATUREL POUR ÉTUDIER DES HALOPHILES

La mer Morte est sans doute le lac hypersalé le plus étudié en raison de son histoire ancienne, de sa géologie et de son degré de salinité. En outre cette salinité augmente progressivement depuis plusieurs décennies, ce qui offre des conditions d'étude *in situ* de l'adaptation à l'halophilie.

La mer Morte, à la frontière entre Israël, la Jordanie et la Cisjordanie, est encastrée entre les collines de Judée, mais correspond à l'un des points les plus bas de la surface de la planète, à environ 400 mètres sous le niveau de la mer. Elle est divisée en deux bassins de tailles inégales séparés par la péninsule d'Al-Lisan. C'est un lac endoréique, de 50 km de long sur 15 km de large, pour une surface de 605 km². Au nord de la péninsule d'Al-Lisan s'étend le plus grand bassin (les 3/4 de la superficie totale), aussi le plus profond (jusqu'à 360 m). Le petit bassin, au sud, atteint moins de 3 m de profondeur en moyenne. Le débit du Jourdain, sa principale source d'alimentation, est très faible, de l'ordre de 32 m³ par seconde (pour comparaison, celui de la Seine, un fleuve à bas débit, est d'environ 75 m³/s à Paris et 480 m³/s à son embouchure).

Le paysage autour de la mer Morte est celui d'un désert chaud. Loin des rives s'observent des plantes sporadiques adaptées à la sécheresse. La bordure du lac est généralement nue en raison de la forte salinité du sol, à part une végétation discontinue le long des rives de la bordure septentrionale, côté Israël. Celle-ci est constituée essentiellement d'arbustes, tels *Calotropis procera*, le « pommier de Sodome », haut de 2 à 5 m et à feuilles persistantes. Ses fruits, de grands follicules de 3 à 10 cm, ont une forme ovoïde, rappelant un scrotum, d'où l'origine du nom commun de l'arbre, ainsi que d'autres encore plus imagés ! C'est un arbre aux milles vertus, qui, bien que très toxique, produit du latex à vertus désinfectantes utilisé pour soigner les plaies des dromadaires, un suc antivomitif, des racines diurétiques, et des feuilles utilisées comme vermifuges.

Le plan d'eau lui-même ne montre à première vue aucune trace de vie macroscopique, animale ou végétale. Des poissons éventuellement transportés par le Jourdain ou d'autres petits cours d'eau y trouvent leur lieu de mort. Cet aspect de désolation, sans vie animale ni végétale, a inspiré sa désignation, dès l'Antiquité grecque et romaine, de « mer Morte », ou « mer Salée », ou encore « La Mort » dans le texte en hébreu de la Bible.

Origine de la salinité et composition de l'eau

Malgré le faible débit du Jourdain, cette source d'eau douce apporte néanmoins chaque année à la mer Morte près de 850 000 tonnes de sel provenant des roches érodées de son bassin-versant. L'origine de l'excès de sel tient, comme pour les autres lacs hypersalés, à son état endoréique. Intervient aussi une forte évaporation naturelle liée aux températures élevées de l'atmosphère et de l'eau. Un touriste souffrant de la chaleur après une visite du désert de Judée puis des ruines de l'ancienne Masada, la forteresse située sur le massif dominant la mer Morte, à 400 m de hauteur, serait déçu par une baignade ! En effet pendant le mois le plus chaud (août), la température atteint 31-38 °C aux abords du lac et 33 °C dans l'eau. Les températures hivernales sont plus tempérées, avec une moyenne de 16 à 21 °C pour le mois le plus froid, février. Actuellement, s'ajoute à ces processus naturels le fait que 90 % de l'eau qui devrait alimenter la mer Morte est détournée à des fins d'irrigation.

La composition en sels de la mer Morte inclut principalement du chlorure de magnésium (45,9 g/L) et du sulfate de calcium (63,97 g/L), puis des chlorures de Na⁺ (38,88 g/L) et K⁺ (7,82 g/L). L'eau est légèrement acide (pH entre 5,8 et 6). Les concentrations en surface sont inférieures à celles en profondeur du fait que les eaux du Jourdain et des petits cours d'eau qui approvisionnent cette mer tendent à en diluer la salinité, déplaçant l'eau plus salée, plus dense, vers le fond. La concentration de sel est de 325 g/L à 350 m de profondeur, pour une densité de l'eau à ce niveau de 1,33. Depuis 1983, la concentration

maximale de solubilité du sel a été atteinte, entraînant une saturation et la précipitation de sel au fond du lac.

Une mer pas si Morte

La publication, en 1891, *Recherches sur les Microbes pathogènes des vases de la mer Morte*, du médecin naturaliste Louis-Charles Lortet, portait malheureusement sur des pollutions provenant d'eaux externes. La première description de communautés bactériennes indigènes de la mer Morte remonte à 1936, avec l'article, dans la revue *Nature*, de B. Wilkansky : « *Life in the Dead Sea* ». Les bactéries décrites sont des genres *Clostridium* et *Bacillus*, dont les spores peuvent survivre à l'hypersalinité et germer une fois transférées dans un milieu non hypersalin. Les études sur la microflore indigène de la mer Morte débutent réellement en 1940 avec la publication de la thèse de doctorat de Benjamin Elazari-Volcani (Université de Jérusalem) : « *Studies on the microflora of the Dead Sea* ». L'auteur, à l'époque jeune microbiologiste, devint chercheur puis professeur. Ses travaux dans le laboratoire de Microbiologie de l'Institut Weizmann, à Rehovot en Israël (jusqu'en 1958), puis à l'Institut d'Océanographie de La Jolla (États-Unis) jusqu'en 1985, feront de lui le pionnier des études des environnements extrêmes hypersalins. Les études en mer Morte ont permis d'y découvrir plusieurs micro-organismes : la micro-algue verte flagellée unicellulaire *Dunaliella sp.*, des bactéries présentes sur les sédiments du fond du lac, un protozoaire cilié, et, en 1957, un autre procaryote, *Halobacterium salinarum*, qui malgré sa désignation de *bacterium* est une archée (*Euryarchaeota*), également isolée sur d'autres sites hypersalins, sur des poissons présents dans le lac salé Magadi au Kenya ou certains marais de Madagascar, ou sur des viandes salées. B. Volcani a en outre réalisé une vaste collection d'échantillons d'eau de la mer Morte conservés en conditions de stérilité, à partir desquels de nombreux autres micro-organismes seront isolés, encore vivants, de nombreuses années après, allongeant la liste des espèces microbiennes présentes dans ce lac.

Les années 1980 à 1992 ont vu se former à la surface de la mer Morte des efflorescences résultant d'une accumulation rapide de biomasse phytoplanctonique, phénomène de type saisonnier bien connu en Méditerranée. Celles de la mer Morte sont apparues après des hivers pluvieux qui ont conduit à une dilution de la salinité de surface de l'eau, et entraîné la croissance, à proximité du rivage, au large et dans les eaux profondes, d'un tapis microbien dominé par *Dunaliella*, et contenant une archée rouge et au moins 70 espèces de champignons microscopiques appartenant à 26 genres différents. Dans leur publication, *The Dead Sea alive again* (Experientia, 1993), les auteurs, Aharon Oren et ses collaborateurs, résument leurs travaux (traduction libre) : « *Les études microbiologiques quantitatives des eaux de la mer Morte effectuées à partir de 1980 révèlent trois périodes : en 1980, suite à une dilution des couches d'eau supérieures résultant de crues pluviales, on assiste au développement massif de l'algue verte Dunaliella parva (jusqu'à 8 800 cellules/mL d'eau) et d'archées rouges (2×10^7 cellules/mL). Puis le brassage complet de la colonne d'eau a entraîné la disparition de l'efflorescence de Dunaliella (1983-1991). Des bactéries, en très petit nombre, restent présentes. Durant l'hiver 1991-1992, de fortes pluies diluent de 70 % la salinité des cinq mètres supérieurs de la colonne d'eau de surface, origine d'une nouvelle stratification de la salinité et de la réapparition dans la couche d'eau supérieure de Dunaliella (jusqu'à 3×10^4 cellules/mL début mai, déclinant à moins de 40 cellules/mL fin juillet) et d'archées rouges (3×10^7 cellules/mL), conférant cette teinte au lac.* » Des simulations faites en laboratoire indiquent qu'une dilution de plus de 10% de la couche d'eau supérieure par de l'eau douce est nécessaire pour permettre le développement massif de l'efflorescence, à condition que des nutriments, particulièrement du phosphate, soient disponibles.

Deux organismes résidents de la mer Morte, l'archée *Halobacterium salinarum* et l'algue verte *Dunaliella salina*, sont considérés comme des modèles d'études.

Halobacterium salinarum est représentative d'un vaste groupe, la famille des Halobacteriacées (phylum des *Euryarchaeota*). La cellule, de forme cylindrique, mesurant entre 2 et 10 μm de longueur et 0,4 à 0,7 μm de diamètre, est munie, à une ou aux deux extrémités, de 5 à 10 flagelles qui lui servent de structures locomotrices. Fait intéressant, elle adapte, de façon réversible, le nombre et la localisation (une ou les deux extrémités cellulaires) de l'appareil flagellaire aux conditions nutritionnelles rencontrées. Contrairement à la majorité des procaryotes, ces cellules sont dépourvues de paroi, mais recouvertes d'une couche de glycoprotéines extra-membranaires (dite couche S). Deux autres caractéristiques de *H. salinarum* sont originales, son halophilie et son métabolisme énergétique. *H. salinarum* se développe en milieux à fortes concentrations de NaCl (entre 170 et 300 g/L), sa croissance étant optimale à 250 g/L. Cette capacité à vivre en condition hypersaline, grâce à la possession de mécanismes de résistance à la salinité, leur est même devenue une condition nécessaire. Ce sont effectivement des **halophiles obligatoires**. Comme pour d'autres halophiles, leur adaptation à la salinité est liée à leur capacité à équilibrer la pression osmotique intracellulaire par rapport à celle du milieu extracellulaire, en augmentant la concentration interne en cations K^+ (cf. § « Les rôles des ions Cl^- , Na^+ et K^+ »). Le **métabolisme énergétique** d'*H. salinarum* est fondé sur l'utilisation possible de sources d'énergie variées, selon deux voies possibles. Une chimio-organohétérotrophie aérobie utilise des substrats organiques (peptides, acides aminés, acides organiques, etc., issus de la dégradation d'organismes morts) pour produire de l'ATP, à travers une respiration aérobie classique. *H. salinarum* peut aussi vivre en condition d'anaérobie, en utilisant dans ce cas le diméthylsulfoxyde ou la triméthylamine-N-oxyde comme sources d'électrons. Cette deuxième voie est phototrophique : la production d'ATP dépend alors de l'énergie lumineuse. Ce mécanisme, particulièrement intéressant, n'a cependant rien à voir avec la photosynthèse classique. En effet cet organisme ne contient aucune sorte de chlorophylle. La molécule réceptrice de la lumière

est une protéine, la bactériorhodopsine, localisée dans la membrane, qui absorbe la lumière à 560 nm, proche du rouge (contrairement à la chlorophylle qui n'absorbe pas à cette longueur d'onde).

Dunaliella salina est une Chlorophycée, dont la classe comprend de nombreuses espèces d'eau douce ou d'eaux salées (mer, lacs salés et hypersalés, saumures). Décrite pour la première fois en 1838 par Michel F. Dunal (d'où leur nom), l'espèce *salina* peuple les salines proches de Montpellier auxquelles elle confère de merveilleuses teintes rouges. Sa découverte résulta d'un projet de l'Académie des sciences de Paris destiné à expliquer l'origine de cette couleur rouge, à l'époque objet de débats. La cellule de *D. salina*, de forme ovoïde de 11 µm de long et 6 µm de large, avec ses deux flagelles d'égale longueur, ressemble beaucoup à *Chlamydomonas*, un genre plus connu. Elle en diffère cependant par l'absence de paroi rigide, remplacée par une fine membrane élastique couverte d'une muqueuse qui lui permet d'adapter rapidement son volume aux variations de la pression osmotique, devenant ainsi l'organisme eucaryote le plus halotolérant connu. La concentration saline optimale de croissance est propre à chaque espèce de *Dunaliella* ; celle de *D. salina* est comprise entre 180 et 220 g/L de NaCl, avec un temps de reproduction (doublement de la population) de 5 heures à 3 jours en fonction de la concentration en sel. *D. salina* est aussi une halophile : en effet sa croissance ralentit pour des concentrations salines inférieures à l'optimale, pour cesser totalement à partir d'une concentration trop basse. Elle tolère en outre des pH variant de l'acidité (5,5) à l'alcalinité (11), et des températures comprises entre 0 et 40 °C.

Le retrait de la mer Morte : l'aventure des plantes pionnières des sols découverts

Chaque année, le niveau de la mer Morte baisse de 50 cm, par effets conjoints de l'exploitation des eaux du Jourdain, de l'évaporation naturelle et de l'aridité de cette région (environ 60 mm de pluie par an). Résultat, il apparaît une nouvelle zone littorale hors eau, à

forte teneur en sel. Ce sol garde toutefois une certaine humidité, qui favorise sa colonisation par plusieurs espèces végétales, originaires des collines judéennes (Tableau 9.2).

Tableau 9.2 | Plantes pionnières des sols découverts.

Plante (famille)	Caractéristiques
<i>Sueda fruticosa</i> (Amaranthacées)	petit arbuste
<i>Anabasis articulata</i> (Amaranthacées)	plante buissonnante de 50 cm de haut, très résistante à la salinité
<i>Atriplex halimus</i> (Chénopodiacées)	arbuste au port buissonnant
<i>Hamada scorparia</i> (Amaranthacées)	buisson pérenne à branches ramifiées, épineuses, à feuilles opposées écailleuses, à fleurs sans pétales disposées en épis terminaux denses
<i>Tamarix nilotica</i> (Tamaricacées)	petit arbuste aux feuilles alternées écailleuses, à fleurs en chatons roses ou blanchâtres

Ces plantes, toutefois, en colonisant les rives immédiates du lac, montrent un développement plus limité, et une floraison moins abondante que leurs parents des zones non salées. Deux chercheurs israéliens, Dan Yakir (Institut Weizmann) et Yoseph Yechieli (Institute of Science and Geological Survey), ont suivi ce développement sur une période de 10 à 15 ans (*Nature*, 1995). Ils ont cherché à définir la nature de l'eau utilisée par ces plantes, celle provenant de la mer Morte imbibée dans le sol du littoral ou celle des précipitations, grâce à une technique exploitée par les paléo-climatologues pour étudier les changements climatiques à l'échelle de la planète. Ils ont suivi les variations de proportions isotopiques des composants de l'eau, O et H, d'échantillons (racines, tiges, feuilles) des mêmes plantes poussant en bordure du lac et sur les reliefs au-dessus de la zone littorale, en été (période de sécheresse pendant laquelle l'eau du rivage provient

de la mer Morte) et au début de l'hiver après les premières pluies. Les isotopes utilisés, les deux formes des atomes d'oxygène (^{16}O et ^{18}O) et d'hydrogène (^2H et ^1H), subissent en effet des variations de rapports au cours du cycle hydrique naturel, résultant des processus d'évaporation et de condensation de l'eau. Les isotopes ^{18}O et ^2H ont une masse supérieure à celle de leurs homologues ^{16}O et ^1H en raison de la présence de deux (^{18}O) et un (^2H) neutrons supplémentaires, et leur évaporation, à une même température, est moins efficace que celle de leurs homologues légers. L'eau de précipitation doit donc être enrichie en isotopes légers, et inversement l'eau résiduelle sera plus concentrée en isotopes lourds. La comparaison des compositions isotopiques des échantillons a montré que l'eau du littoral, fortement saline, n'est pas utilisée par les plantes, qui au contraire utilisent l'eau des crues. Les plantes se développant dans ces sites ne sont donc pas de vraies halophytes, mais plutôt des variants ayant développé un système de survie leur permettant de « discriminer » entre eau salée et non salée (ou moins riche en sel), seule celle-ci étant utilisée pour leur croissance.

10

Les déserts, là où tout semble non-vie

J'ai toujours aimé le désert.

On s'assoit sur une dune de sable. On ne voit rien. On n'entend rien.

Et cependant quelque chose rayonne en silence.

Antoine de SAINT-EXUPÉRY, *Le Petit Prince*, 1943

Un album de photos de déserts montre majoritairement des immensités de sable. Celui-ci peut être doré, rouge ou gris. Il peut être plus ou moins fin, parfois mélangé à des cailloux. Il forme des dunes, recouvre plaines, plateaux ou vallées, ces derniers parfois ponctués de lacs salés, asséchés ; ailleurs ce sont des massifs montagneux. Les commentaires climatiques sont impressionnants : températures pouvant atteindre +50 °C, et pas une goutte de pluie pendant une ou plusieurs décades ! L'impression générale est de solitude, de paysages minéraux, de lieux à végétation absente ou sporadique, aux animaux

rares et le plus souvent cachés. C'est cette solitude de terres inhabitées qu'expriment les mots représentant ces lieux dans les langues des pays concernés : Kalahari (lieu sans eau), Rub al Khali (quartier, ou zone, vide), Namib (pays où il n'y a rien). Le désert est en effet un environnement extrême pour la majorité des plantes et des animaux, y compris l'Homme.

Pourtant, certaines photos contrastent avec les précédentes. Un même lieu peut apparaître privé de vie, tout en désolation, et, quelques jours après une pluie, devenir un tapis de fleurs aux mille couleurs, dont la vie est brève : elles s'épanouissent et fanent rapidement, pour laisser sous terre une forme pérenne qui peut rester à l'état dormant pendant des années, voire des dizaines d'années, dans l'attente d'une imprévisible pluie. Ces fleurs témoignent de la résilience de la vie face à ces conditions extrêmes. Ailleurs, fruit du travail de l'homme, ce sont des oasis verdoyantes et pleines de vie.

ARIDITÉ ET SABLE, COMPAGNONS DES DÉSERTS

Les zones arides représentent environ 40 % des terres émergées, soit une surface totale de 50 millions de km². Elles sont présentes sur tous les continents localisés entre 10 et 35 degrés de latitude nord et sud. En Europe, l'unique désert chaud existant est le Tabernas, petit désert de la région d'Almeria (Espagne), qui reçoit moins de 130 mm d'eau par an. D'après l'ONU, 2,1 milliards d'habitants vivent dans des régions arides, correspondant à des conditions d'insécurité alimentaire et de revenus parmi les plus bas au monde. En outre, de nombreuses régions du monde sont en voie de désertification en raison de la dégradation de la terre résultant des changements climatiques et de l'activité anthropique.

L'étude des déserts est d'importance primordiale pour développer des stratégies permettant de bloquer leur avancée et/ou d'en fertiliser le sol. Dans cette optique, la compréhension des mécanismes d'adaptation des organismes exposés à des conditions environnementales de température extrêmes (hautes ou basses), de pénurie d'eau, de

pauvreté ou de carence nutritionnelles des sols, etc., est indispensable au niveau théorique comme pratique. En outre, une retombée possible consiste en la découverte d'organismes déserticoles, surtout microbiens, et/ou d'« extrêmozymes » d'intérêt industriel, médical ou biotechnologique.

L'aridité, la caractéristique d'un désert

La multitude de milieux différents regroupés sous le terme de désert pose la question de ce qu'est un désert, de ce qui unit des lieux à première vue très différents. Le paramètre qui les représente le mieux, les caractérise et les définit, est leur aridité, c'est-à-dire le manque chronique d'eau, ou sa disponibilité limitée. Ce déficit est en effet la base de leur formation, et la cause de la quasi-absence de couverture végétale et de vie. Un désert est défini comme toute région du globe recevant moins de 250 mm/m² de pluie par an. Pour comparaison, la moyenne des précipitations annuelle en France est de 750 mm/m².

Les termes sécheresse et aridité décrivent deux effets complémentaires d'une même cause : l'absence d'eau. La sécheresse est un déficit temporaire des précipitations, qui n'est pas propre aux régions désertiques, mais qui, si elle devient durable, peut provoquer des dommages profonds à la zone touchée et aux organismes qui y vivent. Un épisode de sécheresse d'une zone géographique est défini lorsque les précipitations, sur une durée plus ou moins longue, y sont inférieures à la moyenne observée sur de longues périodes. Il peut être naturel, cyclique, ou lié à un changement climatique. Toute région de notre planète peut connaître des sécheresses. Mais lorsque celles-ci intéressent des zones arides, les conséquences deviennent dramatiques pour la flore et la faune, dont l'Homme qui y réside éventuellement. L'aridité n'est pas un phénomène lié à une période de l'année mais plutôt une caractéristique climatique régionale permanente ; la grande stabilité de l'atmosphère fait que les précipitations sont très faibles ou absentes. L'aridité s'accompagne de l'absence ou d'une pauvreté de couvert végétal, résultat et cause de la faible

fertilité des sols. Dans ces régions, les rares précipitations sont moins importantes que l'évaporation et la transpiration du couvert végétal éventuel, elles-mêmes résultant de l'absence d'une masse nuageuse de protection. En outre, l'absence de couverture végétale facilite l'érosion de ces sols.

Le niveau d'aridité permet de distinguer différents types de déserts. Ce paramètre est quantitativement exprimé par un « indice d'aridité », IA, qui met en relation le niveau des précipitations annuelles et le « pouvoir évaporant » de l'atmosphère, lequel est fonction des températures annuelles, du rayonnement solaire et du vent. Plusieurs types d'indices d'aridité ont été élaborés, différant par la relation établie entre ces paramètres. L'indice UNEP (*United Nations Environmental Program*, 1997), très utilisé, exprime IA comme le rapport entre les niveaux de précipitations et d'évapotranspiration potentielle (Tableau 10.1). Les valeurs de ces paramètres sont définies comme des sommes mensuelles ou annuelles, et s'appliquent généralement à de grands territoires.

Tableau 10.1 | Types de déserts définis par leur indice d'aridité UNEP.

Écosystème	Sub-humide	Semi-aride ou saharien	Aride ou désertique	Hyperaride
IA	> 0,50 - < 0,75	> 0,20 - < 0,50	> 0,05 - < 0,20	< 0,03
Précipitations*	500 à 750	250 à 500	50 à 250	< 50

* en mm/m²/an.

Les zones dites sub-humides, ou sèches, souvent dominées par des savanes, représentent 41 % des continents. Les déserts semi-arides sont représentés par les régions sahéliennes et le Kalahari (entre Botswana, Namibie et Afrique du Sud). Les déserts arides incluent la plus grande partie du Sahara, les déserts d'Arizona, d'Iran ou de l'Inde. Trois déserts, dits absolus, entrent dans la catégorie des déserts hyperarides, l'Atacama (Chili), le Tanezrouft (Sahara libyen) et la Vallée de la Mort (désert de Mojave en Californie).

Les facteurs physiques (géologie du sol, altitude, température) et climatiques (latitudes et longitudes, proximité d'océans ou de mers intérieures, extension de la couverture végétale, etc.) contribuent à différencier les déserts, à modifier les paysages, y compris au sein d'un même désert. Ainsi ils peuvent être à climat chaud (mois le plus chaud au-dessus de 30 °C), tempéré (mois le plus chaud à 22-30 °C), froid (moins de 22 °C pour les mois les plus chauds et moins de 10 °C les mois les plus froids), ou même très froid (températures franchement négatives ; ces lieux seront décrits dans le chapitre 12). Les grands déserts, tels le Sahara ou le désert de Gobi, du fait de leur étendue, ne sont pas des territoires homogènes, mais peuvent être considérés comme des mosaïques de déserts.

Le sable, élément de désertification

En raison de la nature du sol, essentiellement du sable, les précipitations, d'autant plus si elles sont faibles, ne sont pas retenues en surface ou à faible profondeur, mais se perdent dans cette couche de sable. Ce matériau, en raison de sa nature granulaire et de sa composition, présente des propriétés physiques à la fois de solide et de fluide, encore peu explorées. En outre, en surface, le sol est constamment façonné par le vent. Les grains, déplacés par saltation, forment un nuage de particules à quelques centimètres au-dessus de la surface, et peuvent être transportés sur des distances variant avec leurs dimensions : les plus petits (< 80 µm) peuvent être véhiculés à des milliers de km ; ceux de taille moyenne (de 80 à 1 000 µm) se déplacent pour retomber seulement un peu plus loin ; les plus grosses particules roulent sur la surface, et ainsi s'éloignent malgré tout de leur site initial. Un désert de sable a donc une structure dynamique. Cela confère aux déserts des caractéristiques différentes de celles des sols fertiles, supports d'une couverture végétale. Les plantes du désert ont dû développer des systèmes racinaires adaptés à ce type de substrat, pour mieux s'y fixer et y puiser l'eau. Les autres organismes, animaux comme microbiens, ont eux aussi acquis des stratégies adaptatives appropriées aux conditions extrêmes des déserts.

ADAPTATION DES ORGANISMES À LA SÉCHERESSE

La gestion optimale du peu d'eau disponible par les habitants vivant dans des conditions de pauvreté hydrique typiques des déserts résulte d'une multitude de stratégies.

Stratégies d'adaptation des plantes déserticoles

Les plantes se développant dans les déserts présentent des stratégies d'adaptation différant en particulier suivant leur nature éphémère ou pérenne.

Les plantes éphémères, ou éphémérophytes, survivent à la pénurie d'eau grâce à la survie de leurs graines dans le sol tant que dure la sécheresse. Ces graines peuvent rester des années dans un état dormant, dans l'attente de « temps meilleurs ». Dès l'arrivée de la moindre goutte d'eau, elles germent, entrent dans une phase très rapide et très active de croissance de leur partie aérienne et de production de graines. Le cycle est terminé avant même que le sol ne se dessèche complètement, soit, selon les espèces, entre 1 et 4 mois. L'adaptation de ces organismes ne comporte donc pas de modifications anatomiques ou physiologiques profondes. Seule leur vie « éphémère » et les propriétés de leur cycle de développement leur permettent d'échapper aux conséquences de la sécheresse.

À l'opposé, les plantes pérennes des habitats secs, dites xérophytes, sont moins sensibles aux variations hydriques saisonnières. Cette propriété résulte de nombreuses modifications anatomiques et physiologiques visant à diminuer les pertes d'eau par évapotranspiration (plantes sclérophytes), augmenter la capture d'eau par le système racinaire, ou stocker l'eau (plantes succulentes). La diminution de la perte d'eau peut résulter de la réduction de la surface foliaire : les feuilles sont très petites ou enroulées, souvent recouvertes d'une couche épaisse de cire qui permet la réflexion du rayonnement solaire et donc de la chaleur. Chez d'autres plantes, les feuilles sont couvertes de poils qui permettent de conserver l'humidité. Les feuilles peuvent aussi être résistantes à la dessiccation due au vent grâce à

la présence de tissus lignifiés. L'hypoderme (la couche de cellules sous-épidermique, contenant peu ou pas de chlorophylle), compact, protège le mésophylle (la partie interne de la feuille). Une adaptation importante concerne les stomates, de minuscules pores de l'épiderme des feuilles et des tiges impliqués dans le passage des gaz (dioxygène, dioxyde de carbone) et de la vapeur d'eau durant la photosynthèse et la respiration : la réduction de leur nombre et leur positionnement sur la face inférieure des feuilles, moins exposée au soleil, permettent de diminuer la dispersion hydrique. Des modifications anatomiques peuvent aussi concerner le système racinaire : sa masse peut être 10 fois supérieure à celle des parties aériennes ; les racines peuvent pénétrer jusqu'à 15 mètres de profondeur pour rejoindre la nappe phréatique et augmenter la capture d'eau, alors que les racines de plantes mésophylles s'étendent plutôt latéralement.

Les plantes déserticoles ont dû en outre développer des stratégies leur permettant d'assurer une réponse à d'autres défis : températures extrêmes, carences alimentaires variées, risques d'ensablement, instabilité du relief dans les zones dunaires, forte activité éolienne, exposition intense aux radiations solaires, etc. Les mécanismes impliqués sont nombreux et non exclusifs, et résultent d'acquisitions au cours d'une longue évolution.

La biodiversité du monde microbien déserticole

Le monde microbien des déserts est relativement peu connu car difficile à analyser. Les études, assez anciennes pour la plupart, concernent la rhizosphère de zones présentant un couvert végétal. Elles comparent des communautés bactériennes se développant à proximité de plantes, à différentes profondeurs du sol, ou encore la quantité totale d'ADN, autrement dit la biomasse microbienne, de cette rhizosphère. Seules quelques études sont dédiées à la microbiologie de sites désertiques sableux sans couverture végétale. Dans ces environnements, en raison des propriétés du sable, l'homogénéité et l'origine des échantillons peuvent être incertaines : le sable peut

avoir été importé récemment, et donc ne pas être représentatif du lieu étudié. Ces études sont donc très liées à la connaissance du sable support de ces organismes.

Les micro-organismes des déserts chauds sont constitués principalement de bactéries, champignons et algues, et en moindre nombre d'archées. La biodiversité de cet ensemble est toutefois surprenante si l'on considère le caractère extrême de ces déserts. « *La diversité génétique bactérienne de ces déserts*, écrivent le microbiologiste Mohamed Jebbar (Université de Bretagne) et ses collaborateurs, *est presque identique à celle des milieux tempérés, mais le nombre de bactéries est nettement inférieur* ». Tous ces organismes sont présents en surface et jusqu'à quelques mètres de profondeur, leur concentration variant avec cette dernière. Des différences de concentrations s'observent d'un site à l'autre en fonction en particulier de la richesse du sol en MO.

Comme c'est le cas dans d'autres écosystèmes, d'après plusieurs auteurs, ces sols montrent en général, d'un désert à l'autre, une prédominance d'espèces bactériennes, et de certaines parmi celles-ci : les plus fréquentes sont les Actinobactéries (pouvant constituer jusqu'à 50 % des bactéries), suivies par des Protéobactéries, Bactéroïdètes, Firmicutes, Gemmatimonadètes et Cyanobactéries. Le succès des Actinobactéries a été interprété comme lié à leur capacité à former des endospores (leur permettant de résister à la dessiccation), à leur large éventail métabolique, leur rendant disponible des substrats variés, et à leur capacité de réparation des dommages produits sur l'ADN par l'irradiation UV. Dans le désert hyperaride du Namib, Don A. Cowan et ses collaborateurs (Université de Pretoria, 2016) ont montré que les phylotypes (les groupes phylogénétiquement proches) présents sont pour 93 % des bactéries, 0,43 % des archées, 5,6 % des champignons et une minorité d'autres groupes. Dans le désert du Thar (Inde), étudié par Stephen B. Pointing et ses collaborateurs (Université d'Auckland, Nouvelle-Zélande), les sites semi-arides sont plus riches en Actinobactéries et α -Protéobactéries, les sites arides en α -Protéobactéries, les dunes de sable en champignons,

cryptoendolithes et Cyanobactéries, les archées formant partout une composante mineure. Des résultats analogues ont été rapportés (Virginie Chapon *et al.*, CEA et Université d'Aix-Marseille, 2006) pour le désert chaud de Tataouine (Tunisie). Dans ce dernier cas, une observation intéressante a consisté en l'isolement d'espèces bactériennes radiorésistantes, dont certaines encore nouvelles à l'époque.

Les croûtes biologiques, l'épiderme du désert

Les croûtes biologiques sont de minuscules couches de quelques millimètres d'épaisseur faites d'un assemblage de populations microbiennes intimement associées à des particules minérales. Ces formations, qui recouvrent environ 12 % des sols de la planète, sont fréquentes dans les environnements arides et semi-arides, quelle que soit la latitude : zones sahéliennes en Afrique, déserts de l'Ouest des États-Unis, toundra en Arctique. Ces croûtes jouent un rôle important dans la stabilisation et la protection du sol, et son enrichissement en humus. Elles participent aux processus de pédogenèse des territoires concernés, des mécanismes physiques, chimiques et biologiques à l'origine de la transformation de la roche mère. La formation des croûtes est un processus lent, graduel, qui peut demander 100 à 200 ans. Des zones initialement dépourvues d'un socle humique peuvent être colonisées par certains micro-organismes pionniers véhiculés par le vent. Les premiers colons de ces surfaces sont des Cyanobactéries : certaines espèces allient à leur nature photoautotrophe la capacité de fixation de l'azote gazeux et celle d'adhérer à des particules minérales grâce à des polysaccharides qu'elles excrètent. Leur développement crée un apport de MO, laquelle libérera les éléments indispensables pour le développement d'autres êtres vivants. Les premiers impliqués seront d'autres Cyanobactéries, des micro-algues, des Bryophytes, des champignons et des lichens, formant peu à peu des croûtes. Celles-ci permettront ensuite à de petites plantes de se développer sur ces lieux.

QUELQUES DÉSERTS EMBLÉMATIQUES

Les surfaces des déserts varient de 9 millions de km² (le Sahara) à 81 000 km² (celui de Namibie, le plus petit), en passant par le désert d'Arabie, le plus grand après le Sahara (2 331 000 km²). Peu de descriptions à caractère scientifique sont disponibles concernant ces lieux. Quelques caractéristiques ou « curiosités » de trois de ces déserts sont présentées ici.

Le désert de Kalahari, la plus vaste étendue de sable sur Terre

Le désert de Kalahari, avec ses 930 000 km², le 6^e plus grand désert sur Terre, s'étend sur la Namibie, le Congo, l'Angola, la Zambie, le Botswana et l'Afrique du Sud. Il forme un bassin situé sur un plateau de 1 600 km de long du nord au sud, et de 900 km sur sa plus grande largeur. Aride et semi-aride, il comprend de nombreux lacs salés asséchés. Le sable qui le constitue, fin, de couleur rouge ou grise selon les régions, forme des dunes de 5 à 60 mètres de haut. Les pluies, intermittentes, peuvent atteindre 500 mm/m² certaines années, soit au-delà de la limite définissant un désert, mais peuvent aussi être totalement absentes d'autres années.

La flore du Kalahari, représentée par environ 400 espèces, n'apparaît qu'après les premières pluies, de fin octobre à début novembre. En effet l'épaisse couverture de sable absorbe rapidement l'eau des précipitations, engendrant une sécheresse de surface. Cependant, le sable se tasse en profondeur, contribuant à piéger l'eau en sous-sol pendant des périodes relativement longues. Cette réserve permet de se maintenir à une végétation de type « savane » arborée et arbustive (graminées, arbres et arbustes) au nord, et de type boisé dans le Nord-Est. L'*Acacia erioloba*, endémique, en constitue l'élément principal.

Le Kalahari abrite environ 360 espèces de mammifères et d'oiseaux. Parmi les plus fréquemment rencontrés, citons les oryx, les autruches, les springboks (*Antidorcas marsupialis*, une antilope sauteuse), les suricates (*Suricata*, carnivores, surnommées « sentinelles du désert »). Des éléphants, des girafes et des guépards sont présents au nord du pays.

ENCADRÉ 10.1 LE PANGOLIN, ANIMAL « MAGIQUE », LE PLUS MENACÉ AU MONDE

Le pangolin, représenté par huit espèces appartenant à deux genres, *Manis* et *Smustia*, est le seul mammifère à posséder des écailles de kératine. L'animal se roule en une sorte de boule pour se protéger des prédateurs. Son corps mesure environ 1 m, dont la moitié représentée par sa queue, pour un poids moyen de 2-3 kg (le pangolin géant peut atteindre 30 kg). La mère porte ses petits sur son dos. Pourvu d'une langue de 40 cm, c'est un insectivore très efficace. Sa viande est appréciée en Chine et au Vietnam (un animal y coûte l'équivalent de 1800 euros). Objet de curiosité et animal « magique » dans toute l'Asie, cadeau de luxe en Afrique, ses écailles glissées dans une poche protégeraient contre le mauvais œil ou sont utilisées en médecine traditionnelle chinoise contre de nombreuses pathologies. L'ensemble de ces « vertus » entraîne environ 500 000 à 2,7 millions de captures illégales par an dans divers pays d'Afrique, l'espèce étant actuellement en voie d'extinction.

Des hyènes, des lions, des pangolins, des invertébrés, des reptiles et des mammifères endémiques adaptés à une variété de niches écologiques complètent cette faune (cf. Encadré 10.1).

Au Namib, des cercles des fées : un mystère enfin élucidé ?

Le désert du Namib, situé sur la côte sud-ouest de la Namibie, est l'un des plus anciens du monde, avec ses 55 millions d'années. Caillouteux et sableux, c'est un immense reg long de 1 500 km dont les dunes, parmi les plus hautes au monde, atteignent 300 mètres. D'un grand attrait par les nuances de couleurs, rouges et roses, du sable, ce site est reconnu par l'UNESCO comme unique au monde en raison de l'origine des matériaux le constituant. Ceux-ci, en effet, provenant de la partie intérieure de l'Afrique australe ont été transportés par les cours d'eau, les courants océaniques et le vent. Malgré des températures moyennes, de 10 à 25 °C, c'est un désert extrêmement aride, ne recevant presque pas de pluie. Un brouillard, qui

se forme à partir des brumes de la côte, en est la principale source d'eau. La faune y est représentée par des invertébrés, des reptiles et des mammifères endémiques adaptés à diverses niches écologiques.

Une végétation particulière y pousse, couvrant une surface d'environ 1 000 km², sous forme de couronnes surnommées « cercles des fées ». Ces couronnes, de 2 à 12 mètres de diamètre, dont la partie centrale est dénudée, sont présentes par milliers. Vues de haut, elles paraissent organisées telles les alvéoles d'une ruche, en une distribution hexagonale. Ces cercles ont été décrits pour la première fois en 1920, et depuis ils continuent à intriguer les biologistes, mais aussi des mathématiciens ! Plusieurs hypothèses ont été formulées pour expliquer leur formation. La première attribuait ce phénomène à l'action de termites du sable ; puis d'autres ont évoqué une toxicité du sol, la remontée d'hydrocarbures, des effets d'une radioactivité sous-jacente, la libération par les plantes de toxines fonctionnant comme désherbant, etc. Sans compter les légendes locales ! L'hypothèse des termites a été pendant longtemps retenue comme la plus plausible : ces insectes détruiraient rapidement les plantes en se nourrissant de leurs racines, et plus particulièrement des plus jeunes pousses se développant rapidement après une pluie. Il se formerait ainsi une sorte de foyer central sans végétation, qui s'étendrait radialement au cours du temps. À une certaine distance persisterait un cordon circulaire de plantes, plus hautes que celles des alentours, assez touffues, qui pourraient être plus résistantes à l'aridité et deviendraient pérennes. La partie centrale des couronnes, dénudée, correspondrait à la zone d'activité des termites. Ce type de développement conduirait à la formation d'une dépression centrale entourée d'un cordon circulaire d'herbe. La dépression pourrait constituer un petit bassin recueillant l'eau de pluie, qui serait alors piégée sous le sol par percolation, et dont les plantes de l'anneau pourraient bénéficier.

Cette hypothèse a tenu jusqu'à la découverte en Australie, en 1966, de « cercles de fées » non associés à la présence de termites. En 2020, une publication de Stephan Getzin et ses collaborateurs (Université

de Göttingen, Allemagne) proposait une hypothèse alternative : les plantes modifieraient leur propre environnement pour optimiser leur capacité d’approvisionnement en eau, et la forme circulaire de leur distribution illustrerait un modèle mathématique développé par Alan Turing (en 1952) pour expliquer d’autres phénomènes naturels présentant des caractéristiques analogues. La publication de Turing expliquait comment certains phénomènes biologiques d’autorégulation dits de « réaction-diffusion » peuvent conduire à des structures ayant des motifs stables (structures dites de nos jours « de Turing »). À partir d’images aériennes du site, les auteurs ont effectué des analyses statistiques de la distribution spatiale des cercles. En parallèle, une cartographie en continu du degré d’humidité des cercles et un suivi de la « viabilité » des plantes (un paramètre déduit de données liées à leur croissance) ont été effectués. Le taux de viabilité est régulièrement plus élevé chez les plantes associées à des cercles que chez des plantes isolées. La distribution circulaire constituerait une source supplémentaire d’eau : elle apporterait de l’ombre et favoriserait l’infiltration de l’eau de pluie vers les racines proches. Les mesures en continu de l’humidité du sol ont montré que l’eau était épuisée à l’intérieur du cercle environ 10 jours après une pluie, et que les plants qui y étaient établis commençaient à mourir, alors que les plants plus proches du cercle restaient vivants. Ces structures symétriques et régulièrement espacées permettraient un écoulement plus favorable de l’eau, maintenant l’écosystème local fonctionnel même en condition de sécheresse. La densité des plantes, en produisant de l’ombre, contribuerait également à abaisser la température du sol du cercle, facilitant la germination et la croissance de nouveaux plants. Selon S. Geline, « *Sans l’auto-organisation des herbes, cette région deviendrait probablement complètement déserte et serait dominée par un sol dénué de toute végétation.* »

Le désert de Gobi

Gobi est une région semi-désertique délimitée par les montagnes de l’Altaï, la steppe de Mongolie, le plateau tibétain et la plaine du nord de

la Chine. Il s'étend sur 600 km de longueur et 500 à 1 000 km de large, sur une superficie de 1 300 000 km², soit un tiers de la surface de cette région. Les altitudes s'étalent entre 500 et 1 500 mètres. Les paysages y sont très variés, avec seulement 5 % de surface ensablée, des surfaces de terre, de graviers semés de cailloux, de petites dunes, de vastes plaines de steppes ou d'imposantes chaînes de montagnes. Les niveaux de précipitations sont en moyenne compris entre 10 et 150 mm/m²/an. L'ensoleillement est d'environ 250 jours par an. Le climat est de type continental avec des températures pouvant atteindre 45-50 °C en été, et jusqu'à -25 à -40 °C en hiver. Ces températures s'expliquent par la localisation de ce désert, à l'abri de la chaîne himalayenne. Les hivers apportent très peu de neige, les printemps sont accompagnés de violentes tempêtes de sable, la saison des pluies se situe en été, et les automnes sont vite très froids. Le vent y souffle toute l'année. Tous ces éléments font de ce désert le plus froid après l'Antarctique.

Les courtes périodes favorables à la croissance de plantes (principalement l'été) et les rares pluies limitent la productivité végétale, qui fluctue d'une année à l'autre selon la pluviosité. Les forêts sont pratiquement inexistantes. Les plantes les plus fréquentes, dont la majorité est endémique, sont des ligneuses qui peuvent devenir de petits arbres, comme le saxual (*Haloxylon*) ou le tamaris (*Tamarix*), des salicornes (*Salicornia*) et des halophytes annuelles. Le restant comprend surtout des plantes herbacées poussant sous forme de touffes hautes (*Achnatherum splendens*). Loin des cours d'eau, la végétation est constituée de stipas (*Stipa glareosa*, une graminée), et de diverses espèces d'armoise (*Artemisia*). Aux altitudes plus élevées, de vastes étendues sont exemptes de végétation.

La faune, elle aussi endémique, est représentée principalement par des gazelles, des léopards des neiges, des mouflons, des bouquetins, des ours, des castors, des aigles et des vautours. On compte aussi de nombreux chevaux et chameaux, autant sauvages que domestiqués.

Comme pour d'autres sites, un certain nombre de publications récentes ont reflété un intérêt pour l'étude des micro-organismes du

désert de Gobi. Ainsi, en parallèle à quelques études globales de la microflore de ces sols, ont été décrites une nouvelle espèce du genre *Streptomyces* produisant des antibactériens, des bactéries exploitant l'énergie liée à l'oxydation de l'hydrogène de l'air, de nouvelles espèces du genre *Deinococcus*, etc.

Le travail du groupe de Michael Dubow (Institut de génétique et microbiologie, Université Paris-Saclay) concerne la biodiversité microbienne de deux déserts asiatiques, celui de Gobi et celui du Taklemaken (330 000 km²) situé en Chine. Ces deux déserts sont le siège de fortes tempêtes de sable printanières, entraînant un déplacement des sables et des éléments microbiens associés vers les territoires en aval. La violence de ces tempêtes augmente avec la désertification croissante de ces territoires. Ces chercheurs ont analysé des échantillons de sable provenant de cinq sites, deux dans le désert du Taklemaken, deux dans celui de Gobi et un situé entre ces deux déserts. La comparaison des séquences d'ADN obtenues a conduit à identifier plus d'un millier d'espèces de bactéries, en majorité inconnues, appartenant à de nombreux genres, révélant ainsi une grande diversité, avec cependant des phylums dominants (Firmicutes, Protéobactéries, Bacteroïdètes et Actinomycètes). Avec seulement trente genres communs, les communautés des cinq sites sont statistiquement différentes, indiquant une adaptation des organismes à chaque site. Quatre correspondent à des espèces déserticoles. Une corrélation positive a été observée entre la richesse bactérienne et le rapport carbone/azote de chaque site.

Une publication récente (2022) dans la revue *CATENA* du groupe de Yuqiang Li et ses collaborateurs (Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Lanzhou, Gansu, Chine) rend compte d'une étude originale, celle des populations microbiennes des déserts du corridor Hexi, au nord de la Chine. Hexi est un étroit couloir entre l'Occident et la Chine *via* le Bassin Tarim, la fameuse voie de la soie. Situé entre le désert de Mongolie et le plateau tibétain, ce corridor est intéressant par sa longueur d'est en

ouest (1 200 km), sur une largeur de 50 à 200 km, à des altitudes croissant de 500 à 3 000 m. La température moyenne annuelle y est de $-8/-9^{\circ}\text{C}$; les précipitations varient de 36 à 400 mm/m²/an. Hors quelques régions cultivables, ces caractéristiques font du corridor d'Hexi un environnement de grande dimension idéal pour explorer des populations microbiennes déserticoles. L'échantillonnage effectué, dense, visait à établir une cartographie de sa composition microbienne (bactéries, archées et eucaryotes). La question posée était de savoir si « *la distance géographique entre les échantillons était plus importante que les variations de conditions environnementales, vu l'énorme étendue de cette région d'est en ouest* ». Les résultats ont montré des augmentations, faibles mais significatives, de la diversité tant des bactéries que des protistes avec l'augmentation de la longitude et de l'altitude, et leur diminution, elle aussi faible mais significative, avec l'augmentation de la latitude dans les parties désertiques du couloir.

L'ATACAMA, LÀ OÙ LA PLUIE EST PLUS QUE RARE

Le désert d'Atacama, un désert d'altitude, situé au nord-ouest du Chili, est le second plus grand désert après le Sahara, le plus aride après les déserts polaires, et le plus stérile. Il comprend une vaste dépression centrale correspondant à un désert « absolu ». Les précipitations annuelles moyennes y sont de 31 mm/m² par an, mais ne dépassent pas 0,6 mm/m² dans la région d'Arica, ou 2,1 mm/m² à Iquique, et aucune pluie n'a été enregistrée depuis plusieurs siècles vers le centre. L'Atacama est une écorégion de grand intérêt géologique par la variété de ses sols et son orographie. Il revêt en outre une importance économique en raison de ses riches réserves de cuivre, d'or, de lithium, et un intérêt biologique par la présence d'organismes vivants qui, quoique rares, se sont adaptés aux conditions extrêmes de sécheresse. La quasi-inexistence de pluies, le rayonnement UV intense (le plus fort sur la surface de la planète) et l'extrême pauvreté du sol justifient le choix de ces lieux par des agences spatiales pour

simuler les conditions que devront affronter les missions sur Mars, et les moyens technologiques adaptés à la détection et au prélèvement de micro-organismes sur son sol.

L'écorégion de l'Atacama

Ce désert s'étend du nord au sud sur 1 600 km, avec une largeur variant entre 100 et 350 km. D'ouest en est, à partir la côte Pacifique, succède à la plate-forme littorale la Cordillère de côte, qui s'élève jusqu'à 2 000 m, pour redescendre vers l'est jusqu'à environ 1 500 m. Commence alors le désert « absolu », un plateau incliné qui atteint graduellement la hauteur de la Cordillère de Domeyko, à 4 302 mètres. Puis font suite à cette chaîne une nouvelle dépression, dite des Andes, autour de 2 400 m d'altitude, où se situent les lacs salés (Salar de Atacama), et enfin la Cordillère des Andes, qui s'élève à 4 000 m, et où dominent des volcans pouvant atteindre 6 000 m.

L'aridité du désert de l'Atacama résulte de la conjonction de plusieurs facteurs : la succession des trois chaînes de montagnes parallèles courant du nord au sud, enfermant les deux dépressions des hauts plateaux, la nature du sol, la localisation géographique et le climat. À l'ouest, la rencontre entre les vents alizés chauds et le courant marin froid de Humboldt, qui remonte depuis la Terre de Feu jusqu'à proximité de l'Équateur le long du littoral du Pacifique, produit une inversion thermique : le refroidissement de l'air entraîne une haute pression stable. L'évaporation, faible, des eaux du Pacifique provoque la condensation de légers nuages immobilisés pendant une bonne partie de l'année au-dessus de la plaine côtière. Ceci empêche l'arrivée de pluie sur les reliefs, contribuant à l'aridité du désert. Du côté est, l'air humide provenant du bassin de l'Amazonie se refroidit au niveau de la chaîne des Andes, provoquant des précipitations (pluie ou neige) qui y assurent une végétation luxuriante mais bloquent la propagation de l'humidité au-delà. L'air qui passe au-dessus de la chaîne et descend vers l'ouest produit une zone dite d'« ombre pluviométrique » : il se réchauffe en descendant (effet de Föhn) et

se dessèche. Les terres situées sous cette « ombre » sont généralement très sèches, créant ainsi des conditions désertiques.

Faune et flore déserticoles de l'Atacama – Mécanismes d'adaptation

On peut parcourir des centaines de kilomètres dans ce désert sans rencontrer ni animaux ni arbres. Par contre, dès qu'il y a présence d'un peu d'eau, apparaissent flamants, foulques et autres oiseaux d'altitude, surtout à l'extrême nord du pays. Les mammifères sont représentés par des vigognes (le plus petit camélidé d'Amérique du Sud ; il pèse une quarantaine de kilos et vit entre 3 700 et 5 000 m), des lamas, des guanacos (un animal apparenté au lama mais non domestiqué), des viscaches (nom vernaculaire de plusieurs espèces de rongeurs de taille moyenne), des renards. Certains de ces animaux ne résident pas de façon permanente dans le désert. Les reptiles sont rares.

La végétation est peu fréquente et sporadique. Elle est caractérisée par des plantes petites, épineuses, aux racines profondément enfoncées dans le sol pour y puiser un peu d'eau. Les feuilles, quand il y en a, sont charnues, couvertes de tissus qui aident à retenir l'humidité. Contrairement à d'autres, ce désert n'a généralement pas de cactus. On trouve fréquemment des mesquites (une légumineuse), de l'herbe de riz, des fougères, la sauge noire, et des arbustes de *Baccharis*. Des plantes caractéristiques de ce désert sont les genres *Alstroemeria*, *Argylia*, *Rhodophiliai* et *Calandrima*, et les espèces *Centauria chilensis*, *Skytanthus acutus* et *Calandrinia logiscapa*.

Tous les cinq ans environ, ce paysage désertique peut se transformer en un tapis floral composé de quelque 200 espèces. Il s'agit de plantes endophytes, vivaces, qui subsistent durant la saison sèche enfouies dans le sol sous forme de bourgeons, rhizomes, graines ou bulbes en dormance. Une pluie suffit pour les faire croître, et attirer une myriade d'insectes, puis un cortège de mammifères (guanacos, renards du désert, divers rongeurs).

L'étude réalisée par une équipe appartenant à plusieurs laboratoires, coordonnée par Rodrigo A. Gutierrez (Département de

Génétique moléculaire et de Microbiologie, Université Pontificale Catholique du Chili), publiée dans la revue américaine *PNAS* (2021), constitue un tournant dans ce domaine par son approche pluridisciplinaire (études du climat, du sol, des plantes, des micro-organismes du sol), sa durée (dix ans), son ampleur (22 sites établis tous les 100 m d'altitude, le long du Talabre-Lejia Transept, dans le nord du Chili, proche des Andes, définissant trois ceintures végétales distinctes). Ont été examinés particulièrement le niveau de sécheresse, les oscillations de température, les gradients de pH du sol, les disponibilités en éléments nutritifs, l'identification phylogénétique, par séquençage d'ADN, de 32 plantes d'espèces parmi les plus abondantes et les plus résilientes, ainsi que les niveaux d'expression de leurs gènes (leurs transcriptomes, c'est-à-dire l'ensemble des ARN représentant les gènes effectivement activés). L'étude a inclus l'analyse des micro-organismes présents dans le sol entourant les racines de ces plantes, et dans les sols sans plante à proximité des précédents. Les sols proches des systèmes racinaires sont au moins deux fois plus riches en bactéries que les autres, et la majorité de celles associées aux racines sont connues pour favoriser la croissance des plantes. Les transcriptomes des 32 plantes ont été comparés à ceux d'espèces végétales sœurs ou proches phylogénétiquement présentes à travers la planète. Les gènes des plantes déserticoles ayant le plus haut niveau d'expression sont tous associés à des fonctions activées en conditions de stress : capture d'eau et de nutriments, interaction avec la microflore, développement racinaire, photosynthèse, déclenchement de la floraison, etc. Ces résultats permettent d'entrevoir les mécanismes d'adaptation et de résilience des plantes aux environnements désertiques, et la nature du microbiote qui leur est spécifiquement associé.

Les micro-organismes de l'écosystème de l'Atacama

Le monde microbien de l'écosystème de l'Atacama est encore peu exploré, malgré son grand intérêt, considérant les conditions

climatiques de ces habitats. L'analyse du gène de référence ADN_r 16S a conduit Felipe Maza et Mauricio González (publication de 2019) à identifier, dans des échantillons prélevés sur deux sites à 3 870 et 4 480 m d'altitude du haut plateau Altiplano, 4 775 espèces putatives, dont 82 correspondant à des organismes très peu fréquents. Un tiers de ceux-ci appartiennent à des genres inconnus, révélant une proportion importante d'organismes nouveaux. Une proportion importante des bactéries isolées, appartenant aux genres *Bacillus*, *Halomonas*, *Microbacterium*, *Paenibacillus*, *Pseudomonas*, *Rhodococcus*, *Stenotrophomonas* et *Variovorax*, présenterait un potentiel biotechnologique en biopharmacologie (8 souches), agroalimentaire (15 souches) et bioremédiation (13 souches). Au total 2 302 organismes, cultivables ou non, ont été isolés dans différents sites de ce désert au cours des années 1984-2016, dont 76 % de bactéries, 13 % d'archées, 3 % d'eucaryotes et 8 % non identifiés.

Des bactéries endolithes : l'intérieur des roches comme refuge

Certaines communautés microbiennes des déserts échappent aux conditions extrêmes de ces environnements en se réfugiant à l'intérieur de roches. De tels organismes, dits endolithes, ont été isolés dans plusieurs déserts hyperarides dont l'Atacama, le Sahara et le désert du Neguev. Les substrats rocheux ainsi habités sont l'halite (ou sel gemme), la calcite, le gypse, le granite ou l'ignimbrite (des débris de laves acides soudés avant leur refroidissement et mélangés à une matrice vitreuse, lui conférant l'aspect de pierre ponce, de différentes couleurs selon sa composition) (cf. Encadré 10.2).

Jacek Wierzcchos et ses collaborateurs (Université de Lleida, Espagne) ont découvert en 2006, dans la partie la plus aride du désert de l'Atacama, où aucune forme de vie n'est visible sur le sol ou sur la surface des roches, à quelques millimètres sous la surface de la roche d'halite, une Cyanobactérie qui occupe les espaces libres entre les cristaux de sel. Cette bactérie, du genre *Chroococidiopsis*, était déjà connue par sa présence dans des habitats très variés, aquatiques (mer,

eau douce) ou désertiques, chauds ou froids. En 1961, I. Friedmann (Département de Botanique, Université de Jérusalem) l'avait identifiée dans le désert du Néguev, puis en Antarctique.

ENCADRÉ 10.2 VIVRE À L'INTÉRIEUR DES ROCHES POUR ÉCHAPPER AUX DURES CONDITIONS DU DÉSERT

L'équipe de Jocelyne Di Ruggiero et ses collaborateurs (The John Hopkins University, USA, 2015) a examiné les micro-organismes endolithes de roches d'halite collectées dans plusieurs zones de déserts hyperarides : ces populations, toutes adaptées aux environnements halins, étaient constituées, à l'exclusion de tout eucaryote, des bactéries du phylum Cyanobactéries, présentant un métabolisme de type producteur primaire, et des genres *Salinibacter* (bactéries) et *Halorhabdus* et d'archées (*Halococcus*). Ces communautés étaient différentes de celles présentes dans l'environnement externe proche de leur lieu de provenance.

La même équipe a examiné, en 2018, les communautés microbiennes (identifiées par séquençage des ADN extraites des échantillons) présentes dans quatre types de roches définies par leurs caractéristiques minéralogiques et spectroscopiques. Dans tous les cas, les assemblages microbiens sont dominés par les phylums Cyanobactéries, Actinomycètes et Protéobactéries, et le genre *Chloroflexi*. La composition des populations est liée aux propriétés de chaque type de roche, en particulier à son architecture, donc à l'espace disponible pour la colonisation par des micro-organismes, et à sa structure physique, en liaison avec sa capacité de rétention d'eau. Par contre la composition chimique de la roche et sa capacité à transmettre la lumière ne semblent pas intervenir. La façon suivant laquelle ces micro-organismes se procurent de l'eau n'a pas encore été élucidée. Certains auteurs ont émis l'hypothèse, jusqu'ici non validée, que dans le cas de micro-organismes présents dans du gypse (du sulfate de calcium hydraté, $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$), ceux-ci pourraient déshydrater le gypse en sulfate anhydre (CaSO_4) pour en récupérer l'eau.

LE SAHARA, LE PLUS GRAND DES DÉSERTS CHAUDS

Le mot « Sahara » désigne en arabe un désert, et le désert dans l'imaginaire collectif, en particulier des Européens, c'est le Sahara. Avec une surface presque égale à celle de l'Europe, couvrant les deux tiers de l'Afrique, c'est le plus aride des déserts chauds après celui de l'Atacama, et le plus grand. Il traverse l'Afrique de l'Atlantique à la mer Rouge (4800 km) et de la Méditerranée au tropique du Cancer (entre 1300 et 1900 km). Si l'on y inclut la péninsule arabique, la région au-delà de la mer Rouge, il atteint 7500 km d'est en ouest pour une surface de 12 millions de km². Le Sahara proprement dit s'étend sur 10 pays : l'Algérie, l'Égypte, la Libye, la Tunisie, le Maroc, la Mauritanie, le Mali, le Niger, le Soudan et le Tchad (cf. Encadré 10.3). En certains endroits, les précipitations annuelles ne dépassent pas 5 mm/m².

ENCADRÉ 10.3 LA GRANDE MURAILLE VERTE AFRICAINE

Une initiative a été lancée en 2007 en Afrique pour lutter contre la désertification et les effets du changement climatique : la création d'une « Grande muraille verte » de l'Atlantique à la mer Rouge, sur les territoires du Sahara et du Sahel. Ce programme, sous l'égide de l'Union africaine, concerne actuellement 55 États membres. Ce colossal défi a été initialement conçu comme la construction d'un long couloir de 15 km de large traversant tout le continent africain de Dakar (Sénégal) à Djibouti, soit environ 7000 km, passant par 11 pays. Le programme a depuis été limité, mais il conserve sa portée d'importance scientifique et appliquée. Il prévoit une série de projets (certains en cours), destinés à lutter contre la dégradation de terres, à renforcer la résilience et la sécurité alimentaire des populations locales, en soutenant les communautés concernées. Quelques projets, à titre d'exemple, développés tout au long de la Muraille : la définition (diversité et traits écologiques) des communautés microbiennes du sol associées, la dynamique des peuplements végétaux en zone sahélienne, les impacts du reboisement sur les oiseaux résidents et migrants.

La température moyenne à l'abri y est de 40 °C, atteignant plus de 47 °C pendant les trois mois d'été, avec des pointes pouvant dépasser 50 °C. Elle chute en hiver à 20 °C, voire même autour de 0 °C dans certaines régions. L'amplitude thermique jour/nuit est de l'ordre de 30 °C, parfois plus. Ces températures favorisent une très forte évaporation de l'eau, contribuant à rendre le climat aride.

Une région très diverse, aux mille paysages

Du fait de ses dimensions, ce désert, très hétérogène, est constitué de « sous-déserts », des zones ayant chacune son aridité, son climat, son orographie et son type de végétation.

Le critère d'aridité, et donc la couverture végétale, permet de distinguer cinq grandes zones. La zone hyperaride, la partie centrale, couvre plus de la moitié de la superficie totale (environ 5 millions de km²). Cette zone, par son aridité extrême (IA = 0,03) et ses températures (maximal annuel supérieur à 40 °C), est un désert absolu. Elle est elle-même constituée de nombreux « sous-déserts » : Fezzan, Tanezrouft (qui peut rester plusieurs années sans pluie), El Djouf, Ténéré (avec 25 mm de pluie en moyenne par an), etc., ayant chacun leur propre orographie. Une zone aride (IA = 0,03-0,20) entoure le noyau hyperaride : elle est constituée de deux grands ergs au nord (erg occidental et erg oriental), d'une zone occidentale le long de l'Atlantique, puis d'une zone centrale au sud, rejoignant à l'est le désert de Nubie. Deux zones semi-arides (IA = 0,20-0,50) s'étendent l'une au nord (sud de l'Atlas saharien), et l'autre au sud (correspondant au Sahel) de la zone aride. Cette dernière, une bande d'environ 5 500 km de long sur 400-500 km de large, soit une superficie de 3 millions de km², traverse une dizaine de pays de l'embouchure du fleuve Sénégal jusqu'à la région du Haut Nil. En continuant vers le sud, deux autres zones semi-arides se distinguent par une couverture de savane plus ou moins arborée pour l'une, et pour l'autre, plus au sud de celle-ci, par un territoire mosaïque constitué de savane et de forêt tropicale.

L'orographie du Sahara, très variée, contribue à la diversité de ses paysages. Les **ergs** sont de vastes étendues de **dunes** de sable ; bien que ne représentant que 15 % de ce territoire, ils constituent l'image la plus familière des paysages sahariens. Hauts en moyenne de quelques dizaines de mètres, certains peuvent atteindre 300 m. Le vent remodèle constamment leur relief, créant des **cordons longitudinaux** perpendiculaires à sa direction, ou des **barkhanes**, des amas de sable transporté par des vents violents soufflant dans différentes directions et déposé autour d'un obstacle (rocher, graviers, etc.). Les **serirs**, constitués principalement de terre argileuse, couvrent 5 % du territoire. Les 80 % restant sont constitués d'amas de cailloux arrondis et de graviers, les **regs**, qui occupent des hauts plateaux calcaires rocailloux, des massifs montagneux, des dépressions sous le niveau de la mer, ou d'anciens lacs salés asséchés. L'érosion des hauts plateaux par le sable et le vent est à l'origine de **hamadas**, de bancs rocheux formés de différentes couches, ou d'arènes (sols pulvérulents ou roches très friables), de quelques centaines de mètres de haut mais pouvant atteindre 2 000 m (les **tassilis**). De vastes cuvettes au sol salin, les **sebkhas**, sont les résidus d'anciens lacs asséchés depuis des milliers d'années (Chapitre 9). Des montagnes, d'origine volcanique, de 1 000 m à 2 000 m, culminent au Hoggar (2 918 m) et au Tibesti (3 415 m). De nombreux plateaux calcaires ou de grès hébergent des cours d'eau et des torrents (**oueds**) souvent à sec, emplis pour quelques heures par de rares pluies. De larges dépressions profondes, alimentées de façon permanente, les **gueltas**, abritent poissons, mollusques, grenouilles et crustacés, et quelques crocodiles.

Les regs se trouvent surtout dans le Tanezrouft en Algérie, le Ténééré du Tafassasset au Niger, ou en Libye. Les hamadas sont fréquentes dans plusieurs régions, dont le Hoggar, Ajjers, Djado. Ce sont elles qui confèrent au désert ses formes les plus spectaculaires. Ces plateaux sont riches de grottes comportant des peintures rupestres, attestant la présence de vie, y compris l'Homme, avant que le Sahara ne devienne un désert.

Flore et faune du Sahara

Flore et faune du Sahara ont une distribution spatialement et temporellement hétérogène, dépendante en particulier du niveau des précipitations locales. La zone hyperaride est totalement dépourvue de végétation, à l'exception de quelques buissons épars. La zone aride est caractérisée par une végétation rare, et ne peut pas supporter une agriculture saisonnière liée à la pluviosité. D'autres régions situées à proximité de cours d'eau temporaires ou de points d'eau, en bordure de plateaux de haute altitude (tassilis) ou au niveau des massifs de la région centrale, présentent une biodiversité végétale surprenante : à côté de plantes endémiques, certaines régions au-dessus de 1 500 m portent des végétaux originaires de diverses parties du globe, dont certains typiques de la flore méditerranéenne, à plus de 1 000 km de la mer.

La **flore** du Sahara, sa diversité, sa distribution géographique, sont décrites dans de nombreux ouvrages, malheureusement assez anciens (publications de Paul Ozenda et Pierre Quezel) et sur plusieurs sites, incluant des représentations. Ce vaste territoire n'héberge que 2 800 espèces végétales, soit moins de 1,6 % de l'ensemble des espèces connues. Par comparaison, la biodiversité végétale tropicale est d'environ 180 000 pour les seules espèces à fleurs, celle de la France métropolitaine de 4 982 espèces uniquement pour les plantes indigènes, pour un territoire 14 fois plus petit. À ce nombre d'espèces très réduit correspond un nombre de genres relativement élevé, un genre étant souvent représenté par une seule espèce. Dans l'ensemble on ne trouve pas de taxons propres au Sahara en amont du genre. Trois familles représentent 35 à 40 % de l'ensemble de la flore : *Asteraceae*, *Poaceae* et *Fabaceae*. Appartient à cette dernière *Acacia raddiana*, un acacia épineux strictement africain, d'une grande importance alimentaire pour les animaux sauvages comme domestiques, dont l'Homme, et médicinale. Les *Zygophyllaceae* sahariennes sont représentées uniquement par deux genres, *Fagonia* et *Zygophyllum*. Dans les régions aux sols salés (bordure nord du Sahara) prédominent

des *Chenopodiaceae*. Les autres familles sont d'origine méditerranéenne (*Brassicaceae*, *Caryophyllaceae* et *Lamiaceae*) ou tropicale (*Asclepiadaceae* et *Capparidaceae*). Une caractéristique de cette flore est son niveau endémique élevé (jusqu'à 25 % de la végétation totale dans certaines régions).

La répartition géographique correspond à trois types de climat. La zone aride présente une végétation de plantes à graines annuelles, de plantes herbacées, de buissons et de petits arbres, similaire à celle présente dans d'autres régions arides, la Jordanie, Israël et la Péninsule arabique. La zone semi-aride, soudanienne, contient diverses espèces de plantes herbacées, buissons ou arbrisseaux formant des touffes cespiteuses, au port dressé et à feuilles linéaires étroites aux nervures parallèles. La zone méditerranéenne est dominée par des plantes, myrtes, lauriers roses, pistachiers, oliviers, dont l'origine migratoire est inconnue.

Les plantes peuplant le Sahara peuvent en outre être classées suivant leur mode de développement. Les plantes éphémères sont des herbacées, de petites dimensions en général, avec un système racinaire peu développé. Leurs graines peuvent donner lieu à la formation de prairies dans les zones aux confins des influences climatiques de la Méditerranée (Algérie) et de l'océan Atlantique (Maroc et Mauritanie), où alternent périodes sèches et humides à n'importe quelle saison. Les plantes pérennes appartiennent à deux sous-groupes, les plantes succulentes (ou malacophytes, ou plantes grasses, aux importantes capacités de stockage d'eau dans leurs feuilles, tiges et racines), et les non succulentes, la majorité des plantes des zones arides. Les plantes succulentes les plus fréquentes sont des espèces de cactus, représentant plusieurs sous-groupes suivant leur type de croissance : persistants, actifs toute l'année, caduques dormant durant la sécheresse et caduques dormant en saison froide. Les plantes non succulentes sont généralement des herbacées, des buissons, des espèces ligneuses de petites dimensions, et certaines espèces d'arbres bien adaptés à l'aridité. Les graines de ces organismes sont dures et ne germent

pas facilement, ce qui leur permet de survivre dans le sol pendant de longues périodes, jusqu'à ce que les conditions de germination deviennent favorables.

La **faune** du Sahara, tout comme les plantes, est affectée par le manque d'eau. Le nombre des espèces présentes est très faible. Les besoins en eau des animaux sont très variables, depuis une demande quotidienne (ceux-ci ne s'éloignent pas des points d'eau) jusqu'à une résistance de plusieurs jours : des rongeurs, tels mériones ou gerboises, trouvent leur besoin en eau dans leur alimentation, à base de plantes succulentes ou de bulbes. Les dromadaires sont sans doute les animaux les plus représentatifs de l'adaptation à la vie déserticole (cf. Encadré 10.4).

On recense seulement 300 espèces de vertébrés (dont 110 mammifères et une centaine de reptiles, des amphibiens et des oiseaux) sur les 44 288 connues. Pour comparaison, la France compte environ 750 espèces de vertébrés terrestres (en excluant les espèces introduites, domestiques et accidentelles), et un nombre approximativement égal de vertébrés aquatiques. D'une façon générale, malgré ce nombre réduit d'espèces, la plupart des groupes zoologiques sont présents. Au cours des cent dernières années, la zone aride nord-africaine a vu la disparition de nombreuses espèces, comme l'autruche ou l'oryx. D'autres voient certains effectifs diminuer ou devenir rares : guépard, daim, gazelle leptocère (avec moins de 2 500 exemplaires). Ces régions hébergent aussi quelques espèces rares, telles l'*Addax*, une antilope nomade, ou des espèces inattendues, telles la méduse d'eau douce et seize espèces de poissons, dont le barbeau du désert, dans le massif du Tibesti (Tchad). Une quantité non négligeable de « petits » animaux (insectes, arachnides, etc.) vivent sous la surface et ne se montrent que le temps d'attaquer une proie.

ENCADRÉ 10.4 LE « CHAMEAU », COMPAGNON INSÉPARABLE DE L'HOMME DU DÉSERT : UNE EXTRAORDINAIRE ADAPTATION À LA VIE DÉSERTIQUE

Aucune image n'est aussi évocatrice du désert qu'une caravane de dromadaires. « *Vaisseau du désert* » (Andrée Ghillet), le « chameau » est l'animal le plus emblématique et le plus précieux pour l'homme du désert. Le mot « chameau » désigne un animal du genre *Camelus* (famille des camélidés, à laquelle appartiennent lama, guanaco, alpaga et vigogne), couvrant en fait deux espèces, le *Camelus bactrianus* (chameau de Bactriane), originaire d'Asie, rare à l'état libre (le peu d'animaux existants résultent de l'élevage), et le dromadaire, ou chameau d'Arabie, *Camelus dromadarius*. L'ancêtre de ces deux espèces, de la taille d'un lièvre, serait originaire d'Amérique du Nord, où il serait apparu à la fin de l'Éocène, comme en témoignent des fossiles trouvés dans le Yukon (Canada) datant de 40 à 50 millions d'années. Les deux espèces actuelles résultent d'évolutions indépendantes en raison de leur isolement géographique, mais ont gardé nombre de caractères communs, au point qu'elles sont souvent confondues et désignées par le même nom. Elles se distinguent en particulier par leur bosse dorsale, une masse de graisse d'un poids allant de 1 à 100 kg pour un animal de 300 à 900 kg, unique chez le dromadaire et double chez le chameau. Les deux espèces sont interfécondes, engendrant un hybride (turkoman, tirkoman, kocpak ou kurtnar) à une seule bosse légèrement subdivisée, plus corpulent que ses parents.

Dromadaires et chameaux sont particulièrement adaptés à la vie d'un désert à climat chaud pour le premier et froid (Mongolie, Chine) pour le second. Le dromadaire d'Afrique peut parcourir jusqu'à 60 km par jour sans boire ni manger, et résister aux températures élevées d'Afrique. Il peut perdre jusqu'à 40% de l'eau de ses tissus sans conséquence, alors que pour d'autres animaux une perte de 20% est fatale. L'eau perdue est rapidement compensée dès l'arrivée de l'animal à un point d'eau, où il est capable d'absorber jusqu'à 90-100 litres en une seule fois en moins de 4 minutes ! Cette eau est redistribuée immédiatement dans ses tissus. Plusieurs mécanismes lui permettent d'économiser son

...

...
 eau corporelle et de conserver l'eau dérivant de son métabolisme. Le principal consiste en un isolement thermique grâce à une toison dense à poils longs : de jour, elle permet de maintenir la base des poils à environ 40 °C quand leur extrémité peut atteindre 70-80 °C ; inversement, la toison est efficace contre le froid de la nuit. Son abdomen est bien aéré du fait de la longueur des pattes, ce qui éloigne le tronc de la chaleur du sol. Ses glandes sudoripares, peu nombreuses et réparties de façon homogène sur le corps, produisent une transpiration rafraîchissante. La rétention de l'eau corporelle résulte de la production d'une urine très concentrée et des fèces très secs, et d'une régulation de la température interne à 34 °C la nuit et 40 °C le jour. L'eau produite suite à l'oxydation de la réserve de graisse de la bosse dorsale est redistribuée, *via* le sang, dans tout le corps ; la peau de la bosse se rétracte progressivement, et celle-ci finit par se résorber.

Quelques aspects du monde microbien du Sahara

Les caractéristiques générales des micro-organismes des déserts chauds s'appliquent aussi à ceux du Sahara. Certains travaux ont montré que des micro-champignons de ce désert présents dans des sites portant un minimum de couverture végétale, y jouent un rôle écologique important : leur capacité à assimiler des polymères végétaux résistants est parfois plus élevée que celle des mêmes espèces présentes dans des environnements non désertiques. Parmi les genres identifiés, citons *Penicillium*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Helminthosporium*, *Alternaria* et *Trichoderma*. À ces organismes il faut ajouter des micro-algues et des Cyanobactéries, importantes, comme nous l'avons vu, dans la colonisation de surfaces minérales.

Trois études ont porté un intérêt particulier à des bactéries présentant des caractéristiques originales.

Les bactéries des grains de sable des dunes de Merzouga (Maroc)

Au sud-est du Maroc, à la frontière algérienne, s'étend un champ de dunes de 110 km², pouvant atteindre 110 mètres de hauteur,

les plus hautes du Sahara marocain. Les données météorologiques locales font état de températures supérieures à 35 °C entre mi-mai et septembre, atteignant 40 °C en juillet, avec des pointes à 41,7 °C. La pluviométrie annuelle totalise 191 mm/m² dont 60 durant le seul mois d'avril, et 5 mois sans pluie. Malgré l'évolution permanente de la configuration des dunes, quelques plantes arrivent à se fixer : la crucifère endémique *Moricandia foleyi*, la graminée vivace *Stipagrostis pungens*, et dans les zones plus abritées des tamaris. La végétation peut devenir dense et relativement variée, en particulier des *Ephedra* (un genre comprenant de petits arbustes très ramifiés, aux tiges articulées) et des palmiers, là où les sables sont immobiles.

Maxime Gommaux et des chercheurs de plusieurs universités et du CNRS ont étudié la faune microbienne présente dans un site d'une haute dune orangée près du village de Merzouga, dans l'erg Chebbi, en relation avec la composition des grains de sable. Celui-ci est constitué de trois types : quartz (Si et O, représentant 96% des grains), calcite (Ca, Mg et O), et autres silicates (Si et O, principalement dans des feldspaths et micas contenant Al et Na/K). L'hétérogénéité de la granulométrie et de la composition du sable a nécessité, en parallèle à l'analyse d'échantillons en « vrac », une approche en « grain par grain », associée à la mise en culture des organismes présents sur chacun des grains. Ce sable s'est avéré pauvre en matières organiques (moins de 1 mg/g de sable, soit 20 000 grains). Tous les grains portaient en moyenne 10 bactéries sur leur surface, soit 10³ à 10⁵ fois moins que l'équivalent d'un sol fertile d'un climat tempéré. Environ 14% de celles-ci ont pu être cultivées en laboratoire. L'analyse du gène ADNr 16S a révélé la présence de différents taxons : Firmicutes, Actinomycètes, Protéobactéries, CFB (*Cytophaga-Flexibacter-Bacteroides*), GNS (*Green Non-Sulfur*), Acidobactéries et Planctomycètes, incluant une forte proportion d'espèces sporogènes, donc bien adaptées à résister en particulier à la dessiccation. Cependant 70 à 80% de ces séquences obtenues ne correspondent à aucune espèce connue, révélant le faible niveau de connaissance de

ce monde microbien. La diversité des espèces identifiées, et la nature des taxons, sont similaires aux valeurs d'environnements tempérés. Par contre les quantités de populations sont réduites, en relation avec la pénurie nutritionnelle, en particulier en eau. Certains genres bactériens ont montré une préférence pour certains types de grains. Ces grains de sable constituent ainsi un micro-environnement apprécié par ces organismes.

***Deinococcus*, des bactéries résistantes « à tout »,
des rayons gamma à la dessiccation**

En 2005, Arjan de Groot (Laboratoire d'Écologie microbienne, CNRS-CEA de Cadarache) et des collègues (Université Paris-Saclay) ont isolé d'échantillons de sable prélevés dans le désert du Sahara au Maroc et en Tunisie, deux souches bactériennes qui pouvaient survivre à une exposition, en laboratoire, d'un rayonnement gamma de 15 kGy (le gray est une unité dérivée de la dose absorbée d'un rayonnement ; une dose de 10 Gy suffit pour tuer un être humain). L'analyse phylogénétique de ces bactéries a montré qu'il s'agissait d'une nouvelle espèce du genre *Deinococcus*, d'où le nom de *Deinococcus deserti* sp. Nov, attribué à ces nouvelles bactéries.

Le genre *Deinococcus* est connu, en particulier *D. radiodurans* (initialement appelée *Micrococcus radiodurans*), surnommée « bactérie Conan » en référence au film *Conan le barbare* (de 1982), l'organisme le plus radiorésistant identifié. Cette bactérie fut découverte en 1956 par A.W. Anderson (Oregon Agricultural Experiment Station, États-Unis) lors de contrôles de stérilité de conserves de viande : l'irradiation à une dose de radiation incompatible avec la survie de tout organisme connu n'empêchait pas la décomposition de la viande. L'étude de la bactérie responsable de cette décomposition apporta une cascade de surprises : elle pouvait survivre à des conditions extrêmes de concentration de produits génotoxiques, dont le peroxyde d'oxygène (eau oxygénée), de doses de rayonnements ionisants et UV, et supportait la déshydratation. Elle est depuis

étudiée pour sa polyextrémophilie. C'est un organisme non mobile, aérobic et chimio-organotrophe. La cellule est de type sphérique, d'un diamètre de 1,5 à 3,5 μm , souvent organisée en tétrades. Elle est présente dans divers habitats riches en matières organiques, sols, excréments, viandes, mais aussi dans des zones désertiques. Son chromosome (environ 3 200 gènes) est présent en quatre copies, nombre qui peut augmenter jusqu'à 8 à 10 en conditions optimales de croissance. Sa radiorésistance est exceptionnelle : alors qu'une dose de 60 Gy tue toutes les cellules d'une suspension de la majorité des bactéries, environ 37 % des cellules de *D. radiodurans* exposées à 15 000 Gy survivent. Quelques espèces de bactéries, les Rubrobactéries (des Actinomycètes) et les Cyanobactéries *Chroococciopsis*, et d'archées (*Thermococcus gammatolerans*) montrent des niveaux de résistance comparables. De nombreuses études s'attachent à comprendre les mécanismes permettant à ces bactéries de protéger et réparer leur génome dans ces conditions extrêmes. Les espèces déserticoles de *Deinococcus* doivent effectivement surmonter, outre les défis liés à la déshydratation et à l'oligotrophie, les effets d'une forte irradiation UV conséquente de l'intensité du rayonnement solaire.

Des bactéries associées à des débris de météorites dans le désert tunisien

En 2003, *Ramlibacter tataouinensis*, une nouvelle espèce bactérienne, lithotrophe, fut découverte par Thierry Heulin et ses collaborateurs (CEA de Cadarache) dans le désert tunisien, près du village de Foum-Tataouine. Sur ce site, la chute d'un météorite en 1931 avait provoqué une explosion conduisant à la formation de quatre amas de débris minéraux, dont le plus gros fragment est conservé au Muséum national d'histoire naturelle à Paris. Le tamisage d'un échantillon de sable prélevé en 1994 dans le sous-sol désertique du site a permis de récupérer d'autres fragments du météorite, qui avaient donc été exposés aux intempéries pendant 63 ans. L'observation en microscopie électronique par balayage de ces échantillons « récents »

a révélé, outre des cristaux de calcite résultant du séjour terrestre du météorite, des altérations de surface présentant des structures de 80 nm de diamètre ressemblant à des bactéries (Barrat *et al.*, 1998 ; 1999). L'analyse chimique a confirmé que ces structures contenaient les éléments C, O, N, Na et K, et des traces de P et S, suggérant la présence possible de composés biologiques. Une souche bactérienne de dimensions nanométriques fut isolée d'un fragment du météorite récupéré en 1994. La nature ou l'origine, biotique ou abiotique, des altérations ressemblant à des bactéries, tout comme une éventuelle corrélation entre des bactéries présentes sur le sable et celles ayant éventuellement colonisé le météorite, sont encore hypothétiques.

La lumière comme signal d'alerte contre la dessiccation chez certaines bactéries du désert

Un mécanisme original d'adaptation aux conditions d'aridité a été découvert en 2019 chez la bactérie *Ramlibacter tataouinensis* (du phylum des Pseudomonas) par le groupe de Thierry Heulin (Institut de biosciences et biotechnologies, CNRS, Aix-Marseille). Cette bactérie, non photosynthétique, utilise comme signal externe contre un risque de dessiccation, la lumière du jour. Le mécanisme est basé sur l'interception de lumière par des photorécepteurs qui « *contrôlent une phase de la division cellulaire sous une lumière rouge émise au lever du soleil, juste avant la disparition de l'eau de rosée* ». Chez cette bactérie s'alternent deux processus de différenciation. Le premier produit des bactéries mobiles en bâtonnets (une forme fréquente chez les bactéries et d'autres organismes unicellulaires), sensibles à la dessiccation. Le second conduit à la formation de kystes sphériques, qui s'enveloppent d'une importante épaisseur d'un polymère protecteur contre cette dessiccation. Ces kystes diffèrent des endospores produites par certaines bactéries soumises à des conditions de stress : alors que les endospores sont dans un état de vie latente et ne se divisent pas, les kystes sont biologiquement actifs et se reproduisent normalement, y compris dans des conditions non permissives pour leurs formes en

bâtonnets. Une lumière bleue de faible intensité (la lumière blanche du jour) bloque fortement la division des bâtonnets et conduit à leur différenciation en kystes, tandis qu'une lumière rouge permet la multiplication rapide de ces derniers et leur dissémination. Un modèle de régulation a été proposé par ces chercheurs. Au coucher du soleil (présence de lumière rouge), les cellules, alors sous forme de kystes, se multiplient. À l'aurore, quand le rayonnement rouge domine et que l'eau déposée pendant la nuit est disponible, ces kystes se multiplient activement et se différencient en bâtonnets, avant le lever du soleil et le risque de dessiccation. Dès le lever du jour, la composante bleue de la lumière blanche sert de signal pour faire se différencier les bâtonnets en kystes.

11

La vie en dessous de zéro degré

Je voudrais voir un arbre !

Un explorateur au Groenland¹, 1950

Un lieu froid, voire très froid, y compris durant le court été ; le soleil réchauffe un peu l'air ; le vent siffle sur de vastes étendues blanches ; la glace recouvrant le sol réfléchit la lumière ; mais aucun signe de vie apparent en surface : un tel paysage, même sans sable ni dune, ni palmier, ni chameau, est quand même un désert, mais froid. Effectivement, ce n'est pas la température mais l'aridité, l'absence d'eau à l'état liquide, qui caractérise les déserts, quelle que soit la latitude.

Les écosystèmes à températures négatives sont extrêmement variés, aquatiques comme terrestres. Ils comprennent des régions montagneuses, certains déserts de sable comme l'Atacama ou le Gobi, des grottes souterraines, des lacs et glaciers de zones alpines, les sols des

1. Membre des Expéditions Polaires Françaises Paul-Émile Victor.

régions froides et les océans polaires. Il sera question ici essentiellement des régions circumpolaires et polaires, qui présentent les températures les plus basses de la planète. Cet ensemble, bien que ne recouvrant qu'environ 0,07% de la surface du globe (35 millions de km²), renferme sa plus grande masse de glace : l'Arctique est un petit océan qui baigne les côtes du nord de l'Amérique et de l'Eurasie, et l'Antarctique un vaste continent recouvert de glace pérenne pouvant atteindre plusieurs kilomètres d'épaisseur. Ces étendues sont en fait constituées de nombreux écosystèmes, qui tous présentent nombre de défis pour des organismes vivants. La présence d'eau sous forme de glace et les basses températures en constituent évidemment les principaux éléments ; mais peuvent s'y ajouter, outre l'obscurité prolongée et des saisons de durées très inégales, vents violents, sécheresse, faible disponibilité en nutriments, et niveau très élevé du rayonnement UV. Malgré ces conditions peu propices au développement d'une couverture végétale et des organismes qui en dépendent, la vie y est présente, y compris sous la surface de la glace ou dans celle-ci. Elle est cependant limitée aux seules espèces capables de vivre (ou survivre) dans ces conditions particulièrement extrêmes. Leurs modalités d'adaptation concernent leur anatomie et leur physiologie, mais aussi leur « biochimie » : en témoigne une de leurs plus importantes « inventions », les protéines « antigel ».

L'EAU GELÉE, CARACTÉRISTIQUE PRINCIPALE DES ÉCOSYSTÈMES POLAIRES

Malgré sa température moyenne annuelle de 15 °C, la plus grande partie de la surface de la Terre est exposée durant toute l'année à des températures inférieures à 5 °C, ce qui en fait une planète relativement froide. Les variations de température, selon les latitudes et les saisons, y sont plutôt marquées. Dans les régions polaires, elles descendent fréquemment en dessous de -50 °C. En Antarctique, la température moyenne annuelle est de -55 °C, et y ont été enregistrées des températures de -88,2 °C (le 23 juillet 1983) et de -98 °C

(durant les hivers de la période 2004-2016). Dans ces zones, l'eau est présente sous forme de glace durant la majeure partie de l'année, et éventuellement même de façon pérenne.

Altitude et latitude, deux paramètres déterminants pour la température et la formation de glace

La température dans un lieu donné varie avec l'altitude. En montagne, il fait plus froid vers les cimes. L'air perd en moyenne 1 °C tous les 100 mètres d'élévation. Ainsi dans nos Alpes, en hiver, les températures peuvent être proches de 0 °C en fond de vallée et descendre jusqu'à -17 ou -20 °C à 2 000 m d'altitude. La diminution de la pression atmosphérique avec l'altitude est corrélée à la dispersion des molécules de gaz qu'elle renferme, et celles-ci se refroidissent en raison de cette dispersion (cf. Encadré 11.1).

ENCADRÉ 11.1 AGITATION THERMIQUE ET TEMPÉRATURE

La température varie dans le même sens que le niveau d'agitation des atomes et des molécules constituant les objets ou les substances, l'agitation thermique. D'après le modèle corpusculaire de la matière, les particules d'un solide sont organisées selon une structure ordonnée dans laquelle elles ne peuvent pas se déplacer, mais peuvent vibrer lentement. Dans les liquides, elles vibrent plus rapidement et se déplacent dans toutes les directions, tout en restant très rapprochées. Il n'y a plus de structure ordonnée. L'état gazeux est caractérisé par un mouvement désordonné et très rapide des particules, libérées et éloignées les unes des autres.

En ce qui concerne la molécule d'eau, les températures critiques des changements d'état sont, sous une pression atmosphérique de 1 atmosphère (1 MPa), de 100 °C pour le passage gazeux ↔ liquide, et de 0 °C entre états liquide et solide. Ainsi les gouttelettes d'eau des nuages peuvent nous parvenir sous forme de pluie ou de flocons de neige, une forme de glace. De même l'eau des sources, rivières ou lacs, ou celle qui baigne le sol, se transforment en glace quand les températures deviennent négatives.

La latitude, en jouant un rôle prépondérant sur la température, impacte fortement l'état de l'eau. Dans les régions polaires, aux latitudes supérieures à 66°, les étés sont froids et de courte durée (3 mois maximum) et les hivers très longs et très rigoureux. En conséquence, l'eau imprégnée dans le sol reste en permanence gelée sur une majorité des surfaces terrestres : c'est le pergélisol, ou permafrost, défini comme une couche de sol, éventuellement recouverte de glace, dont la température reste inférieure ou égale à 0 °C pendant au moins deux ans d'affilée. En mer, la glace se forme quand la température de l'eau atteint entre -1,8 et -2 °C, une température inférieure à celle de congélation de l'eau douce en raison de la présence de sel.

Structure et propriétés de l'eau et de la glace

La molécule d'eau présente une structure moléculaire parmi les plus simples. Cependant ses propriétés sont nombreuses et complexes. Celles associées à sa transformation en glace méritent une attention particulière, entre autres en raison de leurs conséquences pour le développement d'organismes vivants : l'eau « externe » prise en glace diminue la quantité d'eau libre utilisable par les cellules, et la formation de cristaux de glace intracellulaires risque d'endommager les structures cellulaires (cf. Encadré 11.2).

Dans l'eau à l'état liquide, les molécules sont très mobiles et irrégulièrement orientées les unes par rapport aux autres. Les propriétés de dipôle des molécules leur permettent d'établir des liaisons faibles, dites « hydrogène », entre elles. Chacun des deux atomes d'hydrogène d'une molécule d'eau peut se lier à un atome d'oxygène de chacune de deux molécules proches. L'atome d'oxygène de cette même molécule peut se lier à deux autres molécules d'eau par deux autres liaisons hydrogène. Il en résulte que ces quatre molécules d'eau forment une structure ordonnée, tétraédrique, avec au centre de chacun de ceux-ci une molécule d'eau. Quand l'eau gèle, cette structure s'intègre dans une organisation plus vaste sous forme d'un réseau hexagonal, la structure la plus commune de la glace de la biosphère, comme

l'a découvert le physicien Gustav Heinrich Tammann au début des années 1900. Les tétraèdres peuvent former plusieurs types d'agencements, conduisant à la formation de glaces de différentes structures. On en connaît aujourd'hui 18 (obtenues en laboratoire). Leur étude est d'un grand intérêt en physique des solides, en sciences des matériaux, et en physique des nuages.

La **densité** de la glace est inférieure d'environ 9% à celle de l'eau, son **volume** étant alors supérieur à celui du même poids d'eau liquide. C'est pourquoi un glaçon flotte dans un verre d'eau douce, et les icebergs sur l'océan. En général, la densité d'un fluide varie comme la température, la distance entre ses molécules changeant sous l'effet de l'agitation thermique. L'eau est un cas particulier, avec une densité maximale à 4 °C, une propriété liée aux modifications de structure cristalline de la molécule aux différentes températures.

ENCADRÉ 11.2 LA GLACE, SI FAMILIÈRE ET SI PEU CONNUE

Quand il fait froid, l'eau gèle et la neige tombe ! À l'école, les premières leçons de sciences nous apprennent que la neige est un mélange d'eau sous formes solide (glace), gazeuse (air saturé de vapeur d'eau) et éventuellement liquide (eau), et que l'eau gèle quand le thermomètre affiche au maximum 0 °C. On nous montre qu'une bouteille en verre pleine d'eau et fermée, se brise quand cette eau gèle : l'eau sous forme de glace augmente de volume, et en conséquence le verre, mis sous pression, finit par se briser. Puis au lycée, ça se complique. On apprend que l'eau peut rester liquide jusqu'à -48 °C : c'est le phénomène de surfusion. D'autres surprises nous attendent au fil du temps ; on finit par s'embrouiller quand on apprend qu'il est possible d'empêcher la formation de glace même à -263 °C, comme l'ont montré des chercheurs de l'École polytechnique fédérale de Zurich en 2019 ! Et que dire quand on lit que des veines liquides présentes dans la glace de banquise abritent une vie microbienne ! La glace, si familière pour les personnes vivant dans les climats tempérés et froids, s'avère pleine de mystères.

En refroidissant, l'eau devient moins dense, se dilate, une propriété désignée sous le terme d'« anomalie dilatométrique ».

L'**albédo** de la glace, sa capacité à réfléchir le rayonnement solaire vers l'atmosphère, est plus élevé que celui de l'eau : soit 0,2-0,4 pour l'eau liquide et 0,6 pour la glace. Celui de la neige (0,8 à 0,9) varie en fonction de son épaisseur, de son tassement, de la taille des flocons. Les impuretés présentes dans ces différentes formes peuvent modifier ces valeurs. Quand elle recouvre une calotte polaire de glace, la neige contribue à augmenter son albédo : seulement 10 cm de neige permettent à la glace de renvoyer dans l'atmosphère 80 à 99 % du rayonnement reçu. La luminosité de l'eau présente sous une couche de glace est réduite à seulement 1 % du rayonnement lumineux incident, une valeur qui peut être insuffisante pour permettre le développement d'organismes photosynthétiques.

La **capacité thermique** de l'eau, terme désignant la quantité d'énergie nécessaire pour augmenter de 1 °C la température de 1 kg (1 L) d'eau, est supérieure si celle-ci est à l'état liquide que solide ou gazeux : cette valeur est de 4 186 J/kg/°C pour l'eau liquide, contre 2 100 J/kg/°C s'il s'agit de glace ou de vapeur d'eau.

La **température** de l'eau libre des régions polaires est assez constante, autour de 0 °C. Dans l'océan Arctique, même sous la banquise, l'eau est entre -1 et 1,5 °C, alors que la température moyenne de l'air varie autour de -14 °C, avec des pointes jusqu'à -70 °C. La température de l'eau de l'océan Antarctique, de -2 °C en moyenne, peut atteindre 10 °C en plein été.

Environnements glacés des régions polaires

La présence de glace est associée à plusieurs types de formations. Nous ne nous intéresserons ici qu'à celles de grandes dimensions.

Les grands glaciers qui reposent sur le sol sont classés en deux catégories : en dessous de 50 000 km² de surface, ils forment des **calottes glaciaires**, et au-delà des **inlandsis**, ou calottes polaires, car ils se situent surtout aux pôles.

Dans l'hémisphère nord, la partie gelée du nord du continent eurasiatique (le Groenland, la Sibérie et le nord de la Scandinavie, au-delà de 66° de latitude), et l'Antarctique dans l'hémisphère sud sont des calottes polaires. La calotte arctique, d'une épaisseur d'environ 3 600 m à son centre, se serait accumulée sur une période de 250 000 ans, avec un taux de 1,2 cm/an. La calotte antarctique, plus grande, est aussi plus épaisse (4 000 m de profondeur), et serait vieille de 150 000 ans, avec un taux de croissance annuel moyen de 0,9 cm.

Une **banquise** est une large étendue de glace flottante constituée d'eau plus ou moins salée. Durant la solidification de l'eau de mer, le sel est très lentement expulsé, la glace devenant plus compacte, transparente. La perte de sel est un processus long, qui peut demander des années pour les glaces pérennes. Les banquises polaires représentent, à leur maximum d'extension, 13 % de la surface du globe, la banquise arctique étant la plus étendue (cf. Encadré 11.3).

Les **icebergs**, ces « montagnes de glace » en suédois et en norvégien, sont des blocs détachés de la banquise et flottant sur la mer. Ils se forment suivant un processus dit de « vèlage » : un bloc de glace se détache d'un glacier lorsque celui-ci entre en contact avec la mer, sous l'action de vagues, de marées, ou suite à des secousses sismiques. De dimensions moyennes de 15 à 45 m de haut et 60 à 120 m de large, les plus grands peuvent atteindre plus de 75 m de haut et 200 m de large, pour un poids de 100 000 à 2 millions de tonnes. Leurs formes sont très variées : tubulaires, en dômes, pointus, etc., ainsi que leur couleur, en grande partie blanchâtre ou bleutée. La couleur blanche est due à la présence de minuscules bulles d'air qui réfléchissent la lumière, lesquelles sont absentes dans les parties bleues. Tous les icebergs finissent par se fragmenter sous l'effet de l'érosion mécanique (vent, vagues, courants, collision avec d'autres icebergs) et de la pression exercée sur leur portion immergée, et, à plus long terme, par disparaître suite à la fonte de leur glace.

ENCADRÉ 11.3 NATURE ET FORMATION DES BANQUISES

Au premier stade de formation d'une banquise, l'eau gèle sous forme de fines aiguilles de glace isolées en surface, lesquelles, quand leur nombre augmente, se rassemblent en une bouillie visqueuse appelée « nilas ». Cette glace, de dix centimètres d'épaisseur maximale, présente une surface mate et élastique. Puis succèdent la glace « vitrée », plus fragile, la glace « jeune », ou glace de première année, et, quand son épaisseur atteint 2 mètres, la « vieille glace », dont l'âge peut atteindre sept ans. Les chutes de neige contribuent à l'épaississement de la glace, et la protègent de risques de brisure sous l'effet de l'agitation des vagues. Une partie de la jeune glace fond pendant l'été : il s'en maintient environ 40% en Arctique et 15% en Antarctique, limitant son épaisseur maximale (un mètre en Antarctique). L'âge de la glace permet de distinguer la banquise permanente, ou pack, qui survit au moins deux étés consécutifs et est formée de glace épaisse (4 ou 5 m pour l'Arctique) et fortement compactée, et la banquise saisonnière ou côtière, qui disparaît au printemps et se reforme en hiver. Les deux types se distinguent aussi par leur mobilité : la première, située à plus de 50 km des côtes, est en mouvement continu sous l'effet des vents et des courants marins, alors que la banquise côtière est plus ou moins fixée au rivage.

Examinée à une échelle microscopique, la jeune glace de mer montre une texture inattendue, en un réseau complexe de chenaux (souvent appelés veines) à l'intérieur desquels se maintient de l'eau restée liquide car saturée en sel, donc avec une température de congélation plus basse. Cette saumure migre par densité vers le bas du bloc de glace, pour être peu à peu éliminée dans l'eau de mer, et ainsi contribuer à adoucir la glace. Les précipitations de neige (donc d'eau douce), qui se transforme en glace « douce », contribuent aussi à diluer ce sel.

Et de la vie dans la glace ? La saumure présente une forte richesse en oxygène et en ammoniac, une pauvreté en dioxyde de carbone, et une présence de nutriments moins abondante que l'eau de mer. Cette

...

...
composition ne peut être expliquée que comme les conséquences d'une activité biologique : ainsi ces chenaux d'eau salée formeraient un micro-environnement favorable au développement de communautés microbiennes et/ou de méiofaune.

LES RÉGIONS CIRCUMPOLAIRES

Les deux régions qui vont nous intéresser ici, l'Arctique et l'Antarctique, couvrent les latitudes au-delà de 50°, nord et sud. Chacune correspond à une sorte d'anneau entourant un pôle, sur une largeur de 3850 km (1 degré de latitude correspond à 111 km sur la surface de la Terre), à partir de chacun des cercles polaires (des lignes imaginaires de 16300 km de circonférence et 2618 km de rayon, positionnées aux latitudes nord et sud de 66,34°). Ces régions sont aussi définies comme les surfaces au-delà de l'isotherme de 10 °C du mois le plus chaud, les surfaces correspondantes étant alors supérieures à celles définies à partir des cercles polaires. Elles présentent des conditions climatiques assez semblables, avec températures basses, présence de glace et aridité, des précipitations rares et arrivant au sol sous forme de neige, avec pour corollaire un taux d'humidité de l'air très bas.

En raison de l'inclinaison de l'axe terrestre, les rayons solaires y parviennent assez bas sur l'horizon, même durant la période chaude de l'année, avec pour conséquence une faible intensité de l'ensoleillement, associé à la courte durée de la période estivale. Pour la même raison, la zone photique des océans est réduite à quelques mètres, contre 200 m dans les mers situées aux latitudes moyennes. Cet effet est encore plus marqué pour l'eau située sous la banquise en raison de l'albédo de cette dernière.

Ces grandes surfaces ne sont pas uniformes, contrairement à ce que semble suggérer à première vue leur aspect désertique. Elles présentent de nombreux types d'environnements. Tous ces lieux présentent une étonnante richesse de vie.

L'Arctique : un continent morcelé, une grande banquise et un petit océan

La région arctique, qui doit son nom au mot grec « *artkos* », ours, pour rappeler les constellations de la Grande et de la Petite Ourse qui paraissent au-dessus du pôle Nord, comprend une zone continentale et un océan.

Les limites du **continent arctique** dépendent du critère de définition, géographique, politique, ou météorologique. Selon ce dernier, qui intéresse le contexte de ce chapitre, l'Arctique correspond à la région située au nord de l'isotherme de 10 °C, ligne qui correspond à la limite au nord de laquelle les arbres ne poussent plus. Cet isotherme forme une ligne sinueuse qui dans certaines zones court au nord du cercle polaire (à environ 300 km au Canada et en Alaska, et à 700 km en Sibérie) et dans d'autres passe au sud de celui-ci (à plus de 2000 km dans le nord de l'océan Atlantique, englobant tout juste l'Islande et le Groenland, et au niveau de la mer de Bering vers l'océan Pacifique).

Les zones habitées de l'Arctique, généralement les zones côtières, sont réparties, au nord du cercle polaire, en Amérique du Nord, au Canada, au Groenland, en Norvège et en Russie, et au sud de cette ligne au Canada, au Groenland et en Islande. Elles représentent en tout 4 à 10 millions d'habitants (selon les limites prises en considération au sud du cercle polaire), dont 400 000 à 500 000 vivent à l'intérieur (à proximité) du cercle polaire.

L'**océan Arctique** représente 70 % du territoire arctique ; il couvre un peu plus de 14 millions de km². Cet océan est le plus petit et le moins profond (4000 m de profondeur maximale) de tous les océans. Il est en fait formé d'un ensemble de mers partiellement ou totalement recouvertes de glace de banquise. Il borde des terres continentales et/ou insulaires de six pays, les États-Unis (Alaska) et le Canada (40 % du territoire de ce pays) en Amérique, le Danemark (Groenland), la Russie (15 % de son territoire), la Norvège et l'Islande en Eurasie. L'océan Arctique communique avec les zones nord des océans Atlantique (par la mer de Barents et le détroit de Fram)

et Pacifique (par le détroit de Bering). La banquise arctique peut s'étendre jusqu'au 70° parallèle en hiver, atteignant les mers Baltique, Caspienne et d'Okhotsk (une mer épicontinentale aux confins de la Sibérie, du Kamtchatka et du nord du Japon et de l'Alaska). Sa surface passe de 15 millions de km² en mars, à moins de la moitié à son étiage, en septembre. Elle peut atteindre une épaisseur de trois mètres.

Deux écosystèmes terrestres sont spécifiques de cette région.

La **toundra**, qui atteint les calottes glaciaires permanentes, à la latitude de 85°, est le biome le plus septentrional de la Terre. Elle s'étend en Alaska, au nord du Canada, en Laponie (norvégienne, suédoise et finlandaise et sur la presqu'île russe de Kola), en Sibérie, en Islande et au sud du Groenland, soit 11,5 millions de km² et 5-7 % de la surface de la planète. La température moyenne est comprise entre 3 et 12 °C durant les mois les plus chauds, et descend à une moyenne de -34 °C, avec régulièrement des minima vers -70 °C durant les 9 mois d'hiver. Les vents sont violents et souvent accompagnés de tempêtes de neige (blizzards). Les précipitations, sous forme de neige, sont faibles en général (moins de 250 mm/m² par an). Cependant elles présentent des niveaux différents d'un lieu à un autre, conduisant à distinguer toundras sèche, humide et tourbeuse. Le sol est en majorité gelé en profondeur, dominé par le pergélisol. Bien que partageant un même climat, les écosystèmes de la toundra montrent une grande variété des paysages.

Par extension, on parle d'écosystème de type toundra pour des régions aux altitudes élevées quelle que soit leur latitude : on a ainsi une toundra alpine (sans pergélisol), et une toundra antarctique, limitée à l'extrémité sud du Chili et de l'Argentine (près du cercle polaire sud), et à quelques îles de l'océan Antarctique non recouvertes de glace, comme la Géorgie du Sud et les îles Kerguelen.

Le **pergélisol**, ou **permafrost**, est un élément de la toundra, correspondant à 20 % des terres émergées du globe terrestre : ce sont les régions polaires de l'Arctique et de l'Antarctique (0,18 % de celle-ci !), les montagnes de Suède et de Norvège, et une partie des territoires sibériens et nord-canadiens. Son épaisseur varie entre 20 et 600 mètres,

mais peut atteindre 1 500 mètres, en particulier au nord de la Sibérie. Il est en général recouvert d'une couche de glace, elle-même recouverte de neige fraîche. La couche de terre supérieure du permafrost dégèle en été sur une profondeur variant de 50 cm à 1 m. L'eau y reste liquide pendant toute la saison chaude, permettant à des organismes, y compris de la végétation, de se développer. Cette couche abrite ainsi un écosystème assez riche, en particulier en micro-organismes.

La **taïga** est un des plus grands biomes terrestres. Délimitée au sud par la latitude de 50° nord (la fin de la zone tempérée), la limite sud de la toundra, et au nord par le cercle polaire, elle s'étend sur 12 000 km de long sur 500 à 1 500 km de large à travers les continents nord-américain et eurasiatique ; cette bande circumpolaire représente 11 % des terres émergées de la planète. Les précipitations y sont en moyenne de 450 mm/m² par an. La majorité de la surface est couverte de glace dont l'épaisseur augmente progressivement au fur et à mesure que l'on se dirige vers le nord, et dont la partie superficielle, dite active, dégèle en été, permettant ainsi le développement de végétation. Les paysages correspondent à un climat de type continental sec, assez uniforme.

L'Antarctique : un continent-inlandsis

Telle que définie plus haut, la région antarctique représente une surface d'environ 14 millions de km², dont 98 % sont constitués par un continent recouvert d'un énorme inlandsis. À part dans les bases scientifiques, il n'y a pas d'habitat humain permanent en Antarctique. Sur le continent, ces bases hébergent une population de chercheurs oscillant d'environ un millier durant l'hiver austral jusqu'à 5 000 en été.

L'**inlandsis**, entouré par l'Océan Austral, représente environ 70 % de toute l'eau douce terrestre. Son épaisseur varie de 1 300 mètres à l'ouest à 2 200 m à l'est, atteignant à son maximum 5 000 m. Le substrat rocheux sous-jacent est au-dessus du niveau de la mer dans sa partie orientale, et jusqu'à 2 500 m sous ce niveau dans sa partie occidentale. C'est un socle fragile, qui s'est effondré lors de périodes passées de réchauffement.

Aperçu pour la première fois en 1821, le **continent austral**, d'accès difficile, est longtemps resté la « Terre australe inconnue ». Sixième de la planète par sa surface, il est le plus froid, le plus sec, et avec l'altitude moyenne (2 300 m) la plus élevée (celle de l'ensemble des autres continents est de 800 m, malgré le point culminant de l'Everest à 8 848 m). Une chaîne de montagnes de 3 500 km, l'une des plus longues du monde, le traverse, séparant l'inlandsis en deux régions, la partie est, qui englobe le pôle Sud, étant la plus vaste. La majorité de ces montagnes est sous la glace, mais de nombreux sommets abrupts émergent, dont le Mont Vinson, culminant à 5 140 m.

Les 2 % restants de cette région sont le prolongement sur l'Océan de la couverture glacée, formant la **banquise antarctique**. Deuxième en surface, avec ses quelque 2 millions de km², celle-ci entoure tout le continent et s'étend au-delà du cercle polaire.

Les lacs polaires

Des centaines de lacs sont présents dans les régions polaires. Ils sont, soit d'eau douce, soit d'eau salée. La température maximale de leur eau en été ne dépasse pas 5 °C et de la glace les recouvre pendant au moins dix mois. Bien que d'origines et de types différents, ils présentent une même caractéristique hydrologique, une stratification de l'eau plus ou moins permanente. L'eau de surface est refroidie par le vent, surtout quand l'air est très froid. Les masses d'eau plus profondes restent à environ 4 °C, même pour des températures de surface très basses. La densité de l'eau augmente quand sa température diminue (pour atteindre son optimum à 4 °C) : les molécules d'eau de surface, plus froides, devraient donc se diriger vers le bas de la colonne d'eau. Toutefois ce mouvement est contrecarré du fait de la salinité plus faible (ce qui a tendance à en diminuer la densité) des eaux de surface, qui reçoivent des apports d'eau douce. Il s'ensuit un quasi « statu quo », une stratification de la colonne d'eau.

Les lacs des régions polaires sont caractérisés par une faible production biologique, principalement en raison des basses températures de

l'eau, les plus froides étant les plus « pauvres » ; ils présentent aussi souvent une faible capacité trophique.

Nous décrirons deux lacs de types différents, particulièrement intéressants pour leur histoire et leur profil biologique, les lacs Vida et Vostok, tous deux situés en Antarctique.

LA VIE DANS LES RÉGIONS POLAIRES

Les organismes présents dans ces écosystèmes, psychrophiles (ou glaciophiles), ont dû développer des mécanismes d'adaptation aux basses températures. Tous doivent en effet maintenir la fluidité de leurs membranes face à des températures égales ou inférieures à 0 °C. Ils doivent aussi affronter deux autres problèmes : se protéger contre les dommages potentiels que causerait la formation de cristaux de glace dans le cytoplasme des cellules, et capter de l'eau à l'état liquide. La capacité des enzymes des procaryotes glaciophiles à maintenir un optimum d'activité aux basses températures est d'ailleurs d'un grand intérêt pour de nombreuses applications biotechnologiques.

La flore

Les zones continentales arctiques montrent une diminution de l'éventail des espèces végétales et animales au fur et à mesure que l'on se déplace de l'extrémité nord de la zone tempérée vers les plus hautes latitudes. Les flores de la taïga et de la toundra diffèrent entre elles et selon les latitudes et les continents, tout en partageant les caractéristiques adaptatives des climats froids (Tableau 11.1). La taïga est le domaine de la forêt boréale, qui représente plus de 25 % des forêts de la planète. Les espèces présentes ne sont actives que durant les quatre mois d'été, profitant d'un rayonnement solaire suffisant pour permettre une photosynthèse efficace, et de températures toujours supérieures à 10 °C et atteignant une moyenne de 21 °C. En réponse à la pauvreté du sol, de nombreuses plantes ont développé un système racinaire peu profond qui, associé à des champignons mycorhiziens,

leur permet de tirer le plus large éventail possible de nutriments de la matière organique du sol. Les plantes les plus fréquentes sont des conifères et des arbres à feuilles caduques, et de vastes peuplements de mousses. Dans la partie nord de la taïga, les arbres sont plus clairsemés ; lichens, champignons et algues deviennent prédominants. Plus au nord, vers des zones de plus en plus froides et arides, apparaissent petit à petit les plantes de la toundra, avec une végétation discontinue. Les arbres ont complètement disparu au profit de plantes basses, de types naines ou « prostrées » (rasant le sol), des chaméphytes (plantes vivaces de 10 à 50 cm avec des bourgeons au ras du sol). Les arbustes sont rares et de petites dimensions. On trouve des plantes à coussin : canneberge (*Vaccinium*), camarine noire (*Empetrum*), bruyère (*Cassiope*) et des herbacées comme des carex et des graminées. Les espèces dominantes varient selon l'aire géographique considérée.

Tableau 11.1 | Types de végétation de taïga et toundra.

	Conifères	Arbres/arbustes à feuilles caduques
Taïga	Mélèzes (<i>Larix</i>), épicéas, épinette, pins (<i>Pinus</i>), sapins (<i>Abies</i>), pruche (<i>Tsuga canadensis</i>)	Bouleau (<i>Betula</i>), saule (<i>Salix</i>), peuplier (<i>Populus</i>), orme (<i>Ulmus</i>), érable (<i>Acer</i>)
Toundra	Épicéas blanc et noir (<i>Picea glauca</i> et <i>mariana</i>), mélèze (<i>Larix</i>)	Saule (<i>Salix</i>), bouleau nain (<i>Betula nana</i>)

La présence de lumière permet la croissance de phytoplancton dans l'eau libre de glace, ou d'algues et diatomées sous la banquise, là où la glace, devenue moins épaisse suite à la fonte estivale, laisse filtrer un peu de lumière.

Des différences s'observent entre lieux d'une même zone. Le Sud arctique de l'Amérique du Nord compte 600 espèces de plantes, alors qu'il ne pousse qu'une centaine de plantes vasculaires dans certaines îles du Canada et au nord du Groenland.

Seul un pour cent de la région antarctique présente une couverture végétale, qui est limitée à deux espèces de plantes vasculaires, la canche antarctique (*Deschampsia antarctica*) et la sagine antarctique (*Colombathus quitensis*).

La faune

Les régions polaires présentent une faune importante, comprenant tous les niveaux de la chaîne alimentaire. Nous limiterons ici la description aux vertébrés (cf. Encadré 11.4).

En Arctique, les **poissons** représentent une biomasse importante, en nombre d'individus de chaque espèce, malgré une biodiversité limitée. On n'y dénombre que 416 espèces, et encore moins (274) dans la zone polaire sud, sur les 28 000 espèces marines répertoriées. Les espèces les plus connues comptent le colin, la morue ou le capelan. Certaines espèces produisent des molécules antigél permettant à leur sang de rester fluide. Les **oiseaux** sont représentés par 280 espèces, soit 2,8 % des espèces mondiales, distribuées de façons différentes entre zones terrestres (avec chouettes, harfangs, faucons, aigles et busards), zones marines (albatros, sternes, goélands et guillemots) ou zones marécageuses (oies, cygnes et canards). Un certain nombre d'oiseaux migrants, tels grues, grives et bruants, y passent l'été ; ils s'y nourrissent d'insectes qu'ils trouvent en abondance sur les carcasses d'animaux. Les oiseaux de la toundra comptent grues, lagopèdes, oies des neiges et harfangs. Les **mammifères** sont représentés par 75 espèces, valeur cumulative pour les zones sud et nord, soit seulement 1,7 % de la totalité des espèces connues. Quelques noms parmi les plus représentatifs de la taïga : loup, ours brun et une sous-espèce l'ours kodiak, grizzli, lynx, glouton (ou carcajou), bison des bois, renne (ou caribou), élan (ou orignal), renard polaire, lemming, castor, belette et lièvre polaire. Ce dernier est caractérisé par la couleur de son pelage qui passe du sombre en été au clair en hiver, une forme de mimétisme protecteur. La toundra abrite lemmings, rennes, renards, lièvres polaires, bœufs musqués et ours polaires, l'animal symbole de ces lieux.

ENCADRÉ 11.4 QUELQUES ANIMAUX DES RÉGIONS POLAIRES

Le renne (*Rangifer tarandus*), ou caribou, est l'espèce la plus fréquente des 14 sous-espèces de rennes connues. Animal le plus emblématique de l'Arctique, le renne est un mammifère herbivore originaire des régions arctiques et subarctiques d'Europe et d'Amérique du Nord. Il possède un corps robuste pouvant peser 180 kg, et atteindre 1,30 m chez le mâle adulte, contre 100 kg et 1,10 m chez la femelle. Il est bien adapté aux conditions climatiques de ces régions. Le museau, long avec une grande surface, permet à l'air froid entrant d'être réchauffé et son humidité peut être extraite de l'air expiré pour en conserver l'eau. Les sabots, plats, agissent comme des raquettes sur le sol mou l'été, tandis qu'en hiver ils deviennent durs et développent des arêtes qui permettent de briser la neige et la glace pour chercher de la nourriture. Les rennes ont plusieurs prédateurs, selon les régions : le loup gris (*Canis lupus*), l'ours noir américain (*Ursus americanus*), l'ours brun (*Ursus arctos*), l'ours polaire (*Ursus maritimus*).

L'ours polaire (*Ursus maritimus*) ou ours blanc, un des symboles de la faune nordique, est présent dans tout l'Arctique, mais surtout au large des îles de l'Arctique canadien. Sa fourrure blanche et très fournie constitue un bon camouflage, et, associée à une épaisse couche de graisse, le préserve du froid. Sa peau, de couleur noire, lui permet de conserver le maximum de chaleur corporelle. C'est un chasseur solitaire, essentiellement carnivore. Animal semi-aquatique grâce à ses pattes larges et palmées, il peut nager et marcher sur la neige, ce qui fait de lui un chasseur de phoques (dans l'eau et sur la banquise), de morses, de poissons et d'oiseaux. Il hiberne sur la terre ferme pendant la saison froide.

Le renard polaire (*Vulpes lagopus*), dit aussi des neiges (parmi d'autres noms), est caractérisé par son pelage blanc en hiver et brun en été. Il vit dans l'ensemble de la toundra arctique et sur la banquise, où il résiste à des températures pouvant atteindre -70 °C. Bon chasseur, c'est un carnivore qui se nourrit de mammifères (lièvres arctiques ou lemmings), d'oiseaux, de poissons et des restes de carcasses laissées par les ours.

...

Le phoque du Groenland (*Pagophilus groenlandicus*), une de 18 espèces, vit dans le nord-ouest des océans Atlantique et Arctique. On estime sa population à environ 500 000. C'est un mammifère, long de 3 mètres et pouvant peser 400 kg. En bon plongeur, il peut rester une quinzaine de minutes à des profondeurs de 400 m. Le jeune consomme du krill (des amphipodes) et des petits poissons. L'adulte se nourrit surtout de poissons, mais aussi de crabes, homards et autres crustacés. Il vit en été en haute mer et dans les eaux côtières. En hiver, l'animal doit sortir de l'eau pour pouvoir respirer et il se déplace par glissement sur la banquise. Ici la femelle accouche et les poils blancs et transparents des nouveau-nés transmettent par réflexion la chaleur reçue du soleil à leur peau sombre, qui la retient. C'est aussi sur la banquise qu'a lieu leur mue, période durant laquelle ils ne se nourrissent qu'occasionnellement et peuvent perdre jusqu'à 20% de leur graisse, normalement accumulée comme protection contre le froid. Un autre phoque, dit **de Weddell**, est le seul mammifère capable de vivre toute l'année dans l'océan austral. Il est la proie de deux autres grands mammifères marins, l'orque épaulard et le léopard de mer.

Les manchots, oiseaux marins de la famille des Sphéniscidés, sont représentés par 6 genres et 18 espèces. Ils peuvent former des populations à grands effectifs : 15 millions d'individus pour *Pygoscelis antarcticus* (**manchot à jugulaire**), et 2 à 3 millions pour *Aptenodytes patagonicus* (**manchot royal**), dans les îles subarctiques. Deux autres manchots ne sont présents qu'en Antarctique, sur l'inlandsis et la banquise. Le **manchot de la banquise** ou **manchot empereur** (*Aptenodytes forsterii*), le plus grand de tous, peut atteindre plus de 120 cm de haut avec une masse de 2 à 40 kg, sans différence sexuée marquée. C'est le seul à vivre en colonies sur la banquise durant l'hiver polaire. Il est incapable de décoller : ses ailes, très réduites, sont par contre parfaitement adaptées à la nage, et ses pattes, palmées, lui servent de gouvernail. L'animal peut rester sous l'eau une quinzaine de minutes et plonger jusqu'à 500 mètres de profondeur. Ses plumes imperméables maintiennent sa température corporelle à 39 °C. Il est souvent confondu avec le **pingouin**, plus petit et habitant de

la banquise arctique, les deux animaux appartenant à des familles différentes et n'ayant rien en commun. Le **manchot Adélie** (*Pygoscelis adeliae*), au dos et tête noirs et ventre blanc, a les yeux entourés d'un anneau blanc. Récolté pour la première fois en 1841 par deux naturalistes de l'expédition de Dumont d'Urville en Antarctique, son nom lui fut attribué en l'honneur de la femme de cet explorateur, qui découvrit la Terre Adélie. Cet animal vit sur des icebergs et des glaces à la dérive en dehors de la période de reproduction, puis rejoint la banquise pour donner naissance à ses poussins et les élever.

Les **petits pingouins** (famille des Alcidés) sont des oiseaux marins de petite taille (35 à 45 cm). Ils vivent dans l'hémisphère nord, sur une vaste aire de distribution, de l'Arctique à la Méditerranée occidentale et à l'Atlantique. Certains séjournent en France en hiver sur la côte d'Opale lors de leur migration. Contrairement aux manchots, ils sont capables de voler. Une autre espèce, le grand pingouin, d'environ 80 cm de haut et pesant autour de 5 kg, a disparu à la fin du XIX^e siècle, victime de la chasse et de la collecte de ses œufs. Cet animal représentait une source de nourriture pour les hommes dès la Préhistoire.

L'Antarctique n'est habité que par quelques espèces de mammifères marins, tous appartenant à l'ordre des Cétacés (baleines bleues et Minke, rorquals commun et boréal), et des manchots, des oiseaux incapables de voler. L'abondance de ces animaux contraste avec leur faible diversité. Celle-ci est très probablement liée au fait qu'aucun mammifère terrestre n'a pu conquérir ce continent depuis sa formation en raison de la distance le séparant des autres terres, les animaux présents dérivant d'ancêtres apparus avant l'isolement du continent.

Les micro-organismes

Le **plancton** des eaux polaires représente une biomasse relativement élevée, produite durant la courte période d'été, formée d'organismes ayant un cycle reproductif bref, et d'une biodiversité relativement faible. Le phytoplancton est le premier maillon de la

chaîne alimentaire de l'Arctique. Il nourrit le zooplancton, en majorité des copépodes (petits crustacés de 0,1 à 10 mm) et petits invertébrés, lui-même la proie du krill. Ce petit crustacé, particulièrement abondant dans l'Antarctique, est à son tour à la base de nombreuses chaînes alimentaires comprenant des animaux carnivores de petites dimensions, d'autres animaux des différents niveaux taxinomiques (poissons, cétacés, et autres mammifères et oiseaux marins).

Des **procaryotes**, essentiellement des bactéries, nombreuses et diverses, se développent au sein du permafrost. Dans le permafrost sibérien, leur nombre atteint 10^7 à 10^8 organismes par gramme de sol humide, soit autant que dans un sol de zone tempérée. Parmi les quelque 0,1 à 1 % qui se sont avérées cultivables en laboratoire, les plus fréquentes sont aussi bien des aérobies que des anaérobies (méthanogènes, sulfatoréducteurs ou ferroséducteurs). Elles appartiennent à de nombreux phylums, tant à Gram⁻ qu'à Gram⁺ : Protéobactéries (alpha, bêta, gamma), Firmicutes, Actinobactéries, Cyanobactéries, etc.

La glace de mer peut être un lieu de survie d'une microfaune variée, jouant un rôle important comme source de nutriments et d'énergie pour les organismes vivant dans la colonne d'eau sous-jacente. Cette glace est en effet un matériau hétérogène, contenant des bulles d'air et des gouttelettes d'eau très salée (salinité > 50 %) circulant dans un réseau de chenaux à l'intérieur de l'eau solidifiée. Cette saumure héberge de nombreuses espèces microbiennes et une méiofaune (micro-algues, protistes, virus, vers plats et petits crustacés), dont l'origine est peu connue. Les hypothèses les plus communes proposent que ces organismes aient été piégés au moment de la formation de la glace, en automne et au début de l'hiver : entourés des cristaux ou collés à des grumeaux de glace, ils se retrouveraient emprisonnés au moment de la solidification de la glace. Les avis divergent quant à l'origine de ces organismes, soit planctonique, soit issus de dépôts de sédiments ou de poussières atmosphériques. Quel que soit le processus conduisant à leur

présence dans la glace, leur simple survie, confinés dans cet environnement si particulier et nouveau, exige un large éventail de capacités d'adaptation. Ils doivent en effet affronter une faible intensité lumineuse, une température pouvant descendre jusqu'à -35 °C , une forte salinité et une faible concentration en éléments minéraux. Au moment du dégel, ils sont transportés dans la partie inférieure de la glace, et ainsi libérés (cf. Encadré 11.5).

Deux découvertes récentes, malheureusement peu documentées, ont un grand intérêt pour les études concernant l'évolution : (i) la récupération d'un ADN bactérien « ancien » (daté de 30 000 ans) dans un échantillon de permafrost de la région du détroit de Bering ; (ii) l'isolement dans de nombreux échantillons de bactéries résistantes à plusieurs antibiotiques.

ENCADRÉ 11.5 AUX CONFINS DE LA VIE : *PLANOCOCCUS HALOCRYOPHILUS* OR1^T

Les espèces du genre *Planococcus* (phylum des Firmicutes) sont des bactéries à Gram⁺, coccoïdes, aérobies. Toutes celles connues jusqu'ici se développent dans un éventail de températures de $0-8\text{ °C}$ à $30-42\text{ °C}$. Une nouvelle espèce, *Planococcus halocryophilus* Or1^T, a été isolée par Nadia Mykytczuk (groupe de G. White, Université McGill, Montréal, Canada) dans un échantillon de permafrost, à moins d'un mètre de profondeur, dans l'île d'Ellesmere, la plus septentrionale de l'archipel arctique canadien. L'échantillon a dû être maintenu en culture pendant 11 mois, à 5 °C , pour fournir une quantité suffisante de bactéries. Celles-ci montrent un éventail de températures permissives très large : à -16 °C elle se multiplie avec un temps de génération de 40-50 jours ; elle peut effectuer plusieurs milliers de divisions en 2-3 jours à $+25\text{ °C}$! Elle détient le record actuel de la plus basse température à laquelle un procaryote (ou tout autre organisme !) peut se multiplier. Les auteurs pensent que de très minces veines d'eau très salée (ce qui empêche la congélation à -16 °C) persistant dans le permafrost leur permettraient de disposer d'eau à l'état liquide, et de rester vivantes à des températures de -25 °C .

ADAPTATION DES ORGANISMES AUX BASSES TEMPÉRATURES ET À LA GLACE

Effets physiologiques des basses températures et de la glace

La température est un facteur déterminant pour le déroulement des réactions biochimiques qui ont lieu dans les cellules : sa diminution sous un seuil critique conduit au ralentissement, éventuellement jusqu'à sa mise en sommeil, de l'ensemble du métabolisme, sans cependant endommager la structure des cellules. Les effets de températures négatives ciblent principalement l'eau, constituant primordial des cellules. Avec la gélification, celle-ci perd ses propriétés de solvant et en conséquence de milieu pour les réactions biochimiques. Ainsi la présence de vie aux températures inférieures à 0 °C est strictement liée à la présence d'eau libre, dans l'environnement et à l'intérieur des cellules. Le gel produit des dommages aux cellules, et aux tissus des organismes pluricellulaires, ceci à travers deux effets : (i) la formation de cristaux de glace dans les espaces intracellulaires augmente la pression osmotique, ce qui conduit à une excrétion de l'eau des cellules, et donc à une déshydratation ; (ii) en raison de l'augmentation de leur volume par rapport aux molécules d'eau liquide, les cristaux de glace produisent des lésions dans les membranes cellulaires, ce qui altère leur perméabilité. En conséquence, tous les organismes vivants ont développé des systèmes pour contrer ces inconvénients. Cependant la notion de « basse température » est spécifique à chaque type d'organisme : elle fait référence à des valeurs inférieures à leur valeur optimale. Ainsi les mammifères, dont l'Homme, et les oiseaux, des organismes homéothermes, maintiennent une température physiologique suffisamment élevée, propre à chaque espèce. Les animaux dits « à sang froid », les plantes et l'ensemble du monde microbien n'ont pas cette capacité. Chez ces organismes s'est développé au cours de l'évolution un arsenal de mécanismes qui tendent d'une part à minimiser l'impact des basses températures et d'autre part à contrer la formation de glace dans cellules et tissus.

Mécanismes protecteurs chez les plantes

Le niveau de sensibilité au froid des plantes conduit à distinguer deux groupes, les plantes sensibles aux températures inférieures à 12 °C, et celles qui y sont tolérantes, ces dernières formant deux sous-groupes : celles qui ne tolèrent pas le gel et celles pouvant survivre à des températures inférieures à 0 °C. La majorité des plantes vit fixée à un substrat terrestre, une évidence pour nous mais une caractéristique importante pour elles. En effet, ne pouvant fuir des conditions environnementales devenant non favorables, ces organismes ont dû développer des moyens de défense appropriés, ceci à travers de très nombreuses stratégies.

Ainsi chez les arbres feuillus à feuilles caduques, celles-ci sont couvertes de capteurs sensibles à la lumière. La diminution de la température est en général concomitante de celle de la photopériode (la durée du jour). Une baisse de luminosité entraîne un signal qui induit la synthèse d'éthylène, déclenchant la formation de bouchons de liège destinés à bloquer le transport de la sève et, en conséquence, la nutrition des feuilles. Il s'ensuit la mort des feuilles, leur abscission (séparation) et leur chute, et ainsi un ralentissement général de la physiologie de la plante par arrêt de la fonction photosynthétique. Chez les plantes à feuilles persistantes comme les conifères, la forme pyramidale des aiguilles minimise la perte d'eau, et la couche de cire qui les recouvre augmente leur résistance au gel.

Des molécules antigel variées « naturelles »

De nombreux organismes (plantes, poissons, invertébrés et micro-organismes) synthétisent des produits de défense, dits cryoprotecteurs, qui leur permettent de surmonter les dommages produits par la formation de glace dans leurs cellules/tissus. Une première catégorie de ces antigels consiste en de petites molécules hydrosolubles, telles l'alcool, des sucres ou des amines, qui en se diluant à l'eau, ont pour effet de baisser sa température de congélation, et donc d'éviter ou au moins de retarder la formation de glace. Un mécanisme alternatif

est la production de molécules à proprement parler « antigels ». Certaines bactéries produisent ainsi des molécules dites glaçogènes, ressortissant à deux stratégies différentes. Il s'agit d'une famille de glycoprotéines qui agissent pour certaines comme molécules antigels, et paradoxalement, pour d'autres comme noyaux favorisant la formation et la condensation de cristaux de glace. Dans ce second cas, ces protéines, grâce à leur structure 3D mimant celle du cristal de glace, développent une affinité structurale pour l'eau gelée : elles servent de noyau glaçogène (nucléation de la glace), et contrôlent alors la naissance ou la croissance des cristaux de glace : en se liant à l'embryon du cristal de glace, elles en inhibent la croissance.

« Arrêter » le temps : la cryptobiose

Certains organismes exposés à des conditions de vie défavorables (période de sécheresse, carences nutritionnelles, températures au-delà ou en deçà de leur optimum de croissance, etc.), adoptent un état de vie ralentie permettant une résilience vis-à-vis de ces conditions. Cet état, appelé « cryptobiose », se manifeste principalement par une forte réduction, la limite avant l'arrêt complet, de l'activité métabolique. Sa mise en place est liée à une série de changements structuraux. Quand les conditions permettent un retour à une vie « normale », l'organisme reprend son état antérieur, processus dit de « reviviscence ». Alors que l'étymologie de ce terme signifie « revenir à la vie », il ne s'agit cependant pas du retour à la vie d'un organisme mort, mais seulement d'un changement physiologique entre un état d'activité transitoirement latent, assurant la survie de l'organisme, et son état initial.

Il existe plusieurs types de cryptobiose : l'anoxymbiose est une réponse au manque d'oxygène chez les organismes à respiration aérobie ; la cryobiose est une réaction à des températures pouvant provoquer la formation de glace dans les cellules et tissus ; l'osmobiose, une réaction à une salinité excessive ; l'anhydrobiose, la réponse à un manque d'eau liquide dans l'environnement. Quelques exemples de cryptobiose sont sommairement reportés ici.

Le cas le plus commun d'**anhydrobiose** chez les plantes à fleur est celui des graines. Celles-ci ont une proportion de 5 à 10% (en poids) d'eau, ce qui leur permet de rester vivantes pendant des durées pouvant aller jusqu'à plus de 5 ans à $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$. De nombreuses espèces animales ont une capacité d'anhydrobiose : nématodes vivant dans l'humus, rotifères, certains crustacés, tardigrades (cf. ci-après § « Encore vivants presque au zéro absolu, les tardigrades »). Dans tous ces cas, le niveau de déshydratation de l'organisme peut atteindre 99,5% de son poids.

Parmi les protistes, la capacité de cryptobiose se rencontre chez les protozoaires. Incapables de vivre dans des environnements secs, ceux-ci s'entourent d'une structure protectrice, un kyste, qui leur permet de persister des années. Un certain nombre de bactéries sont aussi capables de cryptobiose, selon deux types de mécanisme : la formation de kyste (chez *Azotobacter vinelandii*) ou d'endospore (chez un certain nombre de genres dont *Bacillus* et *Clostridium*). Les kystes correspondent à la synthèse d'une paroi, chimiquement différente de la paroi cellulaire normale, qui enveloppe la bactérie et lui permet de survivre des années dans un sol desséché. La formation d'une endospore est initiée à l'intérieur d'une « cellule mère », où se différencie une « cellule fille dormante » comportant, pour simplifier, un cytoplasme déshydraté et un chromosome, entourés d'une membrane cytoplasmique, le tout englobé dans plusieurs structures protectrices : une paroi, un cortex, une double tunique de protéines et une couche externe ou exosporium. Les endospores sont particulièrement résistantes à la chaleur. Parmi les plus résistantes, citons celles de *Clostridium botulinum*. Cette bactérie vit dans le sol, à la température optimale de $25\text{ }^{\circ}\text{C}$, avec une tolérance jusqu'à $37\text{ }^{\circ}\text{C}$. Ses spores, produites en conditions de faible concentration en oxygène, sont particulièrement thermorésistantes : pour les stériliser, il faut les maintenir 1 à 12 minutes à $121\text{ }^{\circ}\text{C}$, 30 minutes à $110\text{ }^{\circ}\text{C}$ ou 4 heures à $100\text{ }^{\circ}\text{C}$. Cette bactérie produit une toxine, la toxine botulinique, une des substances les plus dangereuses connues : elle bloque les

fonctions nerveuses, pouvant entraîner une paralysie respiratoire et musculaire.

LE LAC VOSTOK : LA VIE SOUS 4 KM DE GLACE

Le lac Vostok (78° de latitude sud et 106° de longitude est) est un lac sous-glaciaire, le plus grand de l'Antarctique, et l'un des plus grands lacs du monde. Il représente 30 fois le volume du lac Léman. La couche de glace au-dessus de ce lac est épaisse de 3 750 m. Sur cette glace est installée la station scientifique russe de Vostok (77° S, 105° E), à environ 1 200 km du pôle Sud. Ce lac est d'un grand intérêt géologique et géophysique, et revêt en outre une importance biologique particulière par le fait qu'il est habité, même si ce n'est que par des organismes microbiens !

Plusieurs campagnes d'exploration de l'Antarctique initiées pendant la période 1959-1964 puis durant les années 1970 eurent pour but de mesurer l'épaisseur de la calotte glaciaire et de déterminer la topographie du sol rocheux sous-jacent. Celle-ci reste encore de nos jours très peu connue et impénétrable. Des relevés de radars effectués au site de la station scientifique russe indiquaient la présence de nombreuses surfaces planes et lisses, de tailles variables et compatibles avec une surface liquide. Le géographe russe Andrey Kapitsa fut le premier à émettre l'hypothèse de la présence d'un lac sous-glaciaire. Un programme de forage de la couche de glace à l'aplomb de la station de Vostok, initié en 1989, fut interrompu en 1991 avec la chute de l'URSS. En 1996, la confirmation de la présence de ce lac fut établie en combinant de nombreuses données fournies par différents types d'approches (radars pénétrant en profondeur, relevés sismiques, mesures bathymétriques et images satellitaires). Ce lac s'étend sur 230 km de long et jusqu'à 85 km de large, avec une profondeur moyenne de 400 m, soit une surface de 15 690 km² et un volume d'environ 5 600 km³. Il est traversé, dans sa partie nord, par une fosse d'une trentaine de km de long sur 200 m de profondeur.

Atteindre cette eau et l'étudier ne sera ni facile ni immédiat. Un autre arrêt du nouveau programme de forage fut décidé alors que les chercheurs étaient parvenus à 188 m seulement au-dessus de sa surface. La crainte d'un désastre écologique par contamination par du kérosène et d'autres produits utilisés durant les forages bloquera la suite des opérations jusqu'en 2006. Enfin le 5 février 2012, les couteaux du carottier cessèrent soudainement et spontanément de perforer la glace. Ils venaient d'enregistrer une brutale augmentation de pression, due à l'entrée d'eau dans le tube d'extraction : à 3 768 m sous la surface de la glace, ils avaient atteint une interface glace-eau liquide.

Plusieurs publications, entre 1999 et 2016, ont annoncé la découverte de traces de vie dans le lac. La première, dans la revue *Science*, de Karl M. David et ses collaborateurs (Université d'Hawaï, États-Unis), décrivait la présence de cellules bactériennes dans de l'eau issue d'une carotte de glace récoltée entre 3 563 et 3 585 mètres de profondeur. Les bactéries présentes appartiennent à des genres connus, incluant de nombreux fixateurs d'azote : *Azobacterium*, *Azotobacter*, *Rhizobium*, *Nitrobacter*, *Klebsiella*, *Bacillus*. Dans une parution de 2001 (*Environmental Microbiology*), John N. Reeve et ses collaborateurs (Département des Sciences géologiques, Université de l'Ohio, États-Unis) décrivent la présence de bactéries dans de l'eau, récupérée à partir d'une carotte de glace, *a priori* isolée depuis au moins 420 000 ans de tout contact extérieur par une couche de glace d'environ 4 km de haut : ces bactéries appartiennent à trois genres connus, *Brachyacteria*, *Methylobacteria*, *Sphingomonas*, et un genre encore inconnu, *Paenobacillus*. Des séquences des ADNr 16S présentes dans cette eau signalent des Protéobactéries α et β à Gram⁺ et un membre du phylum *Cytophaga/Flavobacterium/Bacteroides*. L'hypothèse proposée suggère un ensemencement régulier par des bactéries semblables à des espèces emmurées dans la glace sus-jacente. En 2013, une étude métagénomique de Scott O. Rogers et ses collaborateurs confirmait la grande diversité des séquences d'ADN dans

ce type d'environnement : y étaient 228 séquences de Cyanobactéries, et 11 d'algues.

Le fort enthousiasme provoqué par ces « bactéries de Vostok » fut cependant refroidi en 2016 quand une publication de Sergey A. Bulat (*Philosophical Transactions of the Royal Society*, Royaume-Uni) suggéra que la plupart des séquences d'ADN décrites devaient être des contaminants introduits au moment du forage. Il affirmait l'absence d'archées, et annonçait la découverte d'une bactérie, non classée encore de nos jours, probablement indigène du lac. L'homologie élevée des séquences des « bactéries de Vostok » avec celles d'autres environnements et leur faible biodiversité alimentent le doute quant à la validité de ces publications.

Depuis, une publication d'Ekaterina Y. Epova et ses collaborateurs (Vavilov Institute of General Genetics, Académie des sciences russe, 2022) se distingue par une localisation différente du lieu de prélèvement, et des échantillons provenant directement de l'eau du lac et non de la fonte d'une carotte de glace. L'obtention d'eau dans des conditions de stérilité était devenue possible dès 2019. Les échantillons,ensemencés dans des conditions appropriées selon les méthodes classiques, ont permis l'identification phylogénétique des clones obtenus. Seraient prédominants des organismes chimio-organotrophes déjà décrits, plutôt psychrotolérants que psychrophiles, un résultat surprenant pour un tel environnement : des bactéries des espèces *Microbacterium testaceum*, *Microbacterium trichothecenolyticum*, *Brevundimonas diminuta*, *Sphingomonas oligophenolica*, *Sphingomonas* sp. et *Sphingobium limneticum*, et deux champignons appartenant aux genres *Dendryphion* sp. et *Cladosporium fusiforme*. L'origine de ces micro-organismes est encore objet de discussion.

ISOLÉES DEPUIS 2 800 ANS, DES BACTÉRIES SOUS LA GLACE PÉRENNE DU LAC VIDA

L'étude d'un autre lac sous-glaciaire, le lac Vida, confirme que des organismes isolés de tout contact externe peuvent vivre dans

ces conditions. Le lac Vida, un des rares lacs endoréiques à climat froid et désertique, peut être considéré comme un modèle de ce type d'environnement. Malheureusement seul un nombre réduit d'études le concerne. Il est situé au nord de la vallée Victoria (77,23° sud et 161,56° est), une des vallées les plus sèches de cette zone (5-10 cm³/m² de précipitations par an). C'est un lac de saumure (200 g/L de sel), long de 3,5 km et large de 1 km, situé à 390 m au-dessus du niveau de la mer. La température moyenne y est de -13 °C. Le lac est recouvert d'une couche de glace de 27 m d'épaisseur, elle-même sous-jacente à 800-900 mètres de pergélisol.

En 2007, le groupe de Christian H. Fritsen (Desert Research Institute, Reno, États-Unis) a étudié deux carottes de glace extraites quelques années auparavant et conservées à -20 °C. Cinq sections de ces carottes furent effectuées entre 4,5 m et 15 m de profondeur de la couche de glace. Ces échantillons contenaient tous une fraction de saumure liquide. La recherche de séquences d'ADNr a mis en évidence la présence de procaryotes (2×10^6 cellules/mL) à une profondeur de 4,8 m, diminuant à $1,2 \times 10^5$ cellules/mL à 15,9 m : au moins 10 embranchements bactériens, dont des Bactéroïdètes (13%), des γ -Protéobactéries (10%), et des Cyanobactéries (8%) (la présence de ces dernières a été confirmée par l'identification de pigments chlorophylliens à raison de 0,3 mg/L, et disparaissant dès 4,8 m). Quatre phylotypes révélèrent des eucaryotes, dont trois Bacillariophytes et un Chlorophyte. Environ 1/3 des séquences d'ADNr étaient plus proches de phylotypes des milieux polaires ou glaciaires, et 5% de phylotypes de glace de mer, eau de mer ou sédiments marins. De nombreux phylotypes étaient uniques et inconnus. La distribution des taxons bactériens diffère entre parties supérieure (42% d'Actinobactéries) et profonde (52% de γ -Protéobactéries) du lac. Ceci suggère l'apport récent d'un biote de paysage terrestre dans la couche supérieure de la glace, les assemblages plus profonds pouvant résulter de vestiges anciens.

Comme pour la grotte de Movile (Chapitre 8), la réalité de l'isolement du lac Vida de son entourage proche a été testée par une étude

des composants inorganiques et organiques de la saumure du lac. Une étude du groupe d'Alison E. Murray (Desert Research Institute, Reno, Nevada, États-Unis, 1912) a révélé un environnement anoxique, un pH légèrement acide, une salinité (essentiellement de NaCl) de 176 à 200 g/L, et de hautes teneurs en H₂ et CO₂. La détermination de l'activité de l'eau, soit la quantité d'eau disponible pour les réactions biochimiques, ici de 0,87 sur une échelle de 0 à 1, peut être considérée comme limite basse pour des halophiles modérés : la valeur minimale, de 0,91 à 0,95 pour la majorité des bactéries, chute à 0,75 pour des halophiles. Les teneurs en éléments isotopiques « lourds » ont suggéré que H₂ comme N₂O pourraient provenir d'une source minérale ou d'une activité microbienne, alors que CO₂ et NO₃⁻ auraient une origine principalement minérale. Les petites quantités de composés organiques de faible poids moléculaire (méthane, éthane, éthylène), comparées au niveau élevé de molécules organiques (dont 7% de glucides) sont similaires à celles d'autres environnements dominés par des micro-organismes. Plusieurs approches (microscopie, incorporation d'un aminoacide radioactif) ont confirmé la présence d'une activité microbienne variée, dont une synthèse protéique en conditions anoxiques à -13,4 °C. La comparaison de ces résultats avec les précédents a indiqué un environnement stable. Le lac Vida a donc vraisemblablement été isolé de l'extérieur, enfermant du carbone organique et un microbiote qui y aurait survécu pendant des millénaires. Une synthèse, par voie abiotique, de molécules organiques à la base des principales bio-macromolécules aurait pu être à l'origine des constituants biologiques présents.

ENCORE VIVANTS PRESQUE AU ZÉRO ABSOLU, LES TARDIGRADES

Penser que des animaux peuvent rester vivants à -272 °C, c'est-à-dire presque au zéro absolu (-273,15 °C), est aussi inimaginable que le zoo de Jules Verne, la différence étant qu'ici nous sommes dans le monde réel. C'est le cas des tardigrades. Les basses températures ne seraient-elles pas un critère limitant le développement de la vie ?

Durant les années 1923-1926, le zoologue Gilbert Rahm avait observé que ces animaux survivent à une exposition aux températures de l'état liquide de l'air, de l'azote ou de l'hélium (respectivement -190 , -253 et -272 °C). Puis, en 1950, Paul Becquerel avait abouti à la même conclusion en les soumettant à $-272,8$ °C. Et, encore une surprise, certaines espèces peuvent aussi survivre à $+151$ °C. Comme le notent Simon Galas et Myriam Richard (Journal du CNRS, 2023), ces températures extrêmes sont respectivement inférieure à celle de la surface de Neptune (-218 °C) ou proche de celle de la surface de Mercure ($+169$ °C) !

Que sont donc ces animaux si « fantastiques » ? Découverts en 1773 par le moine et savant naturaliste Lazzaro Spallanzani (à qui l'on doit la découverte des spermatozoïdes et la réfutation de l'existence de la génération spontanée), il les désigna par le nom familier d'« ours d'eau » en raison de leur forme, et scientifiquement de *Tardigrada*. Ce sont de minuscules invertébrés (de 0,1 à 2 mm) présents dans des environnements très divers, du fond des océans aux sommets de hautes montagnes. Dans les environnements terrestres, ils vivent au milieu des mousses. Le corps, cylindrique, est recouvert d'une cuticule lisse et souple. Il comporte cinq segments, la tête et le cerveau dans le premier, une paire de pattes non segmentées terminées par des griffes dans chacun des suivants. Appareils respiratoire et circulatoire sont absents, comme chez de nombreux animaux de petite taille, dont les échanges gazeux se font par simple diffusion. La physiologie des tardigrades est complexe : ils peuvent être unisexués ou bisexués, certaines espèces même parthénogéniques ; la fécondation peut être interne ou externe ; ils se nourrissent, selon les espèces, d'algues, de bactéries, de cellules fongiques ou de petits invertébrés (rotifères, nématodes et autres tardigrades). Leur longévité est de un à trois ans. Le phylum, constitué de deux classes, comprend au minimum 1 200 espèces, et peut-être beaucoup plus.

Revenons à ce qui les rend si uniques. Outre leur extraordinaire adaptation aux températures extrêmes, ils tolèrent la déshydratation,

entrant en cryptobiose lors de pénurie en eau liquide, au stade œuf comme adulte. Cette cryptobiose se manifeste par une baisse de leur teneur en eau de 80 à 2 %, et des changements métaboliques et anatomiques : le corps rétrécit, formant de nombreux plis, et adopte un aspect de tonneau, réduisant la surface corporelle, et donc l'évaporation, de 50 %. Cet état confère en outre à l'animal une résistance aux radiations, aux hautes pressions et à certains produits (monoxyde et dioxyde de carbone, éthanol, H₂S). La durée de l'état de cryptobiose n'est pas connue, mais en 2013 un tardigrade congelé depuis 30 ans reprit une vie « normale » après décongélation.

LE QUOTIDIEN D'UN EXPLORATEUR EN RÉGION POLAIRE – GROENLAND, 1950

À la suite d'un voyage à bord du *Pourquoi Pas* de Jean-Baptiste Charcot, Paul-Émile Victor, ethnographe, avait effectué, en 1934, un séjour dans l'est du Groenland pour étudier les coutumes et la langue des « Eskimos » (actuellement appelés Inuits), séjour qui est à l'origine de son intérêt pour les régions polaires. Les Expéditions Polaires Françaises (EPF), la structure organisatrice de missions de recherche scientifique pour l'Arctique et l'Antarctique, ont été créées en 1947 à l'initiative, entre autres, de P.-E. Victor. Dix-sept expéditions ont été effectuées au Groenland, et plusieurs en terre Adélie, où elles se poursuivent. Elles ont conduit, en 1999, à la fondation de l'Institut polaire français Paul-Émile Victor (IPEV), ayant la même vocation.

Alain Joset, géophysicien membre des EPF, avait pour mission d'étudier l'épaisseur de la calotte glaciaire du Groenland. Lors de la campagne d'été 1950, il témoigne, dans quatre lettres adressées à ses enfants (et mises courtoisement à notre disposition par ses héritiers) des conditions de la « vie » des explorateurs.

Groenland, 17 juillet 1950 « *La station centrale, est, à cette époque, une véritable petite ville bâtie sur la neige, ville de tentes, de roulottes ou plutôt de « traînottes », avec dans tous les coins des moteurs qui tournent, des mâts de radio... et toutes sortes d'appareils bizarres de météorologie.*

Elle est bâtie... sur une épaisseur de 3 kilomètres de neige... C'est mon travail de mesurer cette épaisseur un peu partout. Je le fais en faisant exploser des bombes sur la neige et en mesurant le temps que le son prend pour descendre jusqu'au fond de la neige et pour remonter jusqu'à la surface. En ce moment, nous avons quitté le centre du Groenland, et nous avançons vers les montagnes de l'est... Nous ferons ainsi plus de 2 000 km sur la neige à perte de vue. Nous nous dirigeons avec la boussole et le soleil, ce qui n'est pas facile quand il y a du brouillard, et j'espère que nous ne nous perdrons pas. Dehors, à l'abri du vent, le soleil chauffe les objets jusqu'à +40°, mais à l'ombre, on a parfois -30°... L'hiver, la température est descendue jusqu'à -65°.

23 juillet « Comme nous sommes plus au sud, le soleil commence déjà à se coucher... C'est bientôt le début de l'hiver (jusqu'à présent, il faisait jour continuellement). Le ciel commence à prendre des couleurs merveilleuses... quand il ne fait pas mauvais... Il y a des grandes bandes de ciel bleu et vert très pâles et des bandes de nuages roses et rouges... Quand le temps est mauvais... nous vivons dans la roulotte... Nous y faisons... la cuisine sur des réchauds à essence, et le plus embêtant est de faire fondre des grosses masses de neige pour avoir l'eau nécessaire. Nous mangeons seulement des conserves en boîtes... ; c'est un peu monotone, aussi quand nous avons le temps... l'un de nous se dévoue pour faire des friandises... J'ai arrangé un poste qui nous donne de la musique ; j'ai mis un téléphone entre le weasel et la roulotte, et en ce moment, mon camarade... me fait un petit concert d'harmonica... notre vie, si elle est fatigante et réfrigérée, n'est pas trop mauvaise. »

11 août 1950 « ... j'ai parcouru encore 800 km. Nous avons eu des pannes de moteur et aussi de matériel scientifique ; il a fait très souvent du mauvais temps (300 km sans voir le soleil et sans trop savoir où l'on est), et il a fait assez froid (-30° parfois). Nous étions très fatigués et l'enthousiasme était tombé... il fallait faire des efforts pour ne pas se disputer continuellement... Aujourd'hui nous sommes de nouveau loin de tout, ayant parcouru 200 km, de nouveau aussi dans le mauvais temps, avec un peu d'appréhension, car la saison s'avance... Par moments, on

ne voit même pas le sol à ses pieds. Un camarade réclame avec obstination : « Je voudrais voir un arbre, je voudrais voir une maison ! » Mais on a beau chercher du regard, c'est toujours tout autour, et pendant des semaines, le même paysage blanc. »

25 août 1950 «... Depuis 15 jours nous avons eu beaucoup de tintouin : nous nous sommes trouvés dans une zone d'énormes crevasses à moitié recouvertes par la neige, où tout notre convoi aurait pu s'engloutir. Nous venons d'arriver au camp VI, à 100 km de la côte... Nous fûmes accueillis par un oiseau blanc et noir, solitaire, et nous en avons eu un grand plaisir !... Je viens, mes filles, de recevoir votre lettre avec les dessins et les histoires de fleurs, de pêche et de natation... Comme je vous envie de pouvoir vous rouler dans l'herbe, patauger dans les ruisseaux, nager... il y a 2 mois que je ne me suis pas lavé et que je n'ai pas changé de linge ! Nous venons d'apprendre par radio comment se fera notre retour cette année : un bateau viendra nous prendre pour nous ramener en Islande, où nous aurons un avion direct pour Paris. Ce projet de retour rapide nous enchante ! »

12

La vie aux « portes des enfers » Environnements volcaniques et hydrothermaux

... À ce moment la cendre tombait sur les bateaux... et il tombait de la pierre ponce et des cailloux noircis, brûlés et pulvérisés par le feu, tandis qu'un bas-fond et des rochers effondrés obstruaient le rivage...

En cet instant, au sommet du Vésuve brillèrent en nombre de points de larges langues et de hautes colonnes de feu que l'obscurité de la nuit rendait plus rougeoyantes et plus vives encore.

PLINE LE JEUNE, *Lettre à Tacite*, An 107¹

Chaque année ou presque, le mont Etna, en Sicile, offre son spectacle au monde. Couronnée de neige, sa cime, à 3357 m, se recouvre d'une coulée de lave. Celle-ci, jaune et incandescente, glisse lentement

1. Traduction de Philippe Remacle, <https://remacle.org>

sur les pentes du volcan. Durant son parcours, elle se refroidit et change de couleur : du jaune elle vire au doré des oranges, comme le fruit de cette île fertile, au rouge carmin, comme le charbon ardent, puis aux rouges de plus en plus foncés pour enfin se confondre avec les matériaux laissés par les éruptions précédentes. Les physiciens nous indiquent qu'à ces couleurs correspondent différentes températures de la matière : le jaune à plus de 1 000 °C, le orange à 800-900 °C, le rouge carmin à 600-700 °C, et le rouge foncé à 400-500 °C. Pendant ce temps, pour éblouir et ravir ses spectateurs, son cratère projette à 800-1 000 mètres de hauteur des bombes volcaniques brûlantes et des petits lapilli. D'autres fois, plus haut encore, un nuage de gaz dense et de cendres obscurcit le ciel et ombrage le paysage. Puis une fois la nuit tombée, un nouveau décor se déploie aux yeux des spectateurs : les matériaux expulsés du cratère, pouvant atteindre jusqu'à 1 200 °C, tracent sur la voûte sombre du ciel une trajectoire rouge, sorte de signature de la régie de ce spectacle ! Éblouis par tant de beauté, émanation de la puissance de l'énergie interne de la planète, on oublie pour un instant notre fragilité et les dangers potentiels de telles explosions, qui peuvent à tout moment et sans préavis toucher de larges territoires.

D'autres phénomènes géologiques, sans avoir l'aspect majestueux des éruptions, ne sont pas moins riches d'intérêt. Ils portent les noms de sources chaudes, geysers, mares de boues, fumerolles, etc. Ces phénomènes dérivent d'un même processus, l'hydrothermalisme, lui-même lié à l'activité volcanique.

C'est sans spectateur que des explosions ont eu lieu, à partir d'une myriade de volcans, il y a plus de quatre milliards d'années. Elles ont modelé la surface du globe, modifié l'atmosphère primitive de la planète, et en conséquence influencé son climat au cours des périodes géologiques ultérieures. C'est peut-être aussi au cours d'événements de ce genre que les gaz expulsés, modifiés par les hautes températures de la foudre, pourraient avoir donné naissance aux premières molécules organiques, amorces de vie sur la Terre, comme semblent le soutenir certains travaux de la NASA.

LES ENVIRONNEMENTS VOLCANIQUES CONTINENTAUX

Les volcans sont des monts présents sur les sols terrestres et les fonds marins, ayant généralement une forme de cône ou de dôme, à partir desquels sont émis des matériaux en fusion (lave) ou solides (cendres et scories), provenant du manteau sous-jacent à la croûte terrestre. Leur répartition n'est pas liée au hasard, mais suit dans la majorité des cas les zones des dorsales où les plaques tectoniques se rencontrent : à la bordure des continents, au niveau de cassures de la croûte dans les océans. Le chevauchement de ces plaques, par glissement l'une sur l'autre, provoque des fissures. Celles-ci laissent fuir du matériel magmatique sous-jacent qui s'accumule dans une « chambre magmatique », et sera en fin de course évacué au niveau de zones fragiles de la croûte (cf. Encadré 12.1). L'accumulation de telles zones sur une surface limitée peut donner lieu à des suites presque continues de sites éruptifs, formant des « arcs » ou des « champs » volcaniques. C'est le cas dans la région ouest de l'Amérique du Nord : le parc de Yellowstone repose sur une croûte terrestre fine, elle-même posée sur une mince couche (de l'ordre de 20 km) de roches en fusion. Le déplacement de la plaque nord-américaine vers le sud-ouest, à la vitesse de 2 cm par an, a provoqué l'apparition d'une chaîne volcanique du sud-est de l'Oregon au nord du Wyoming. Les sites les plus connus de cette chaîne sont le redoutable mont Saint Helens, et le parc de Yellowstone, dont nous reparlerons ici. Un autre exemple est la ceinture de feu du Pacifique, zone peu épaisse de l'écorce terrestre, à la convergence de quatre plaques tectoniques, formant l'archipel du Japon, avec ses plus de 6 800 îles et 100 volcans actifs.

Certains volcans ne présentent pas une structure classique, et ne correspondent donc pas à la définition géologique proprement dite. Ils sont caractérisés par l'ampleur de leurs éruptions, et par la gravité des conséquences de celles-ci à l'échelle planétaire. L'intensité de ces éruptions peut être très variable, les dommages pouvant se mesurer sur tout un continent. Ces systèmes éruptifs sont désignés par le vocable « supervolcans ».

ENCADRÉ 12.1 VOLCANISME ET TECTONIQUE DES PLAQUES

La distribution des séismes sur la Terre suit celle des volcans. Si l'on reporte sur un planisphère les lignes unissant les volcans, la surface de la planète apparaît comme un puzzle dont les pièces prendraient le nom de plaques lithosphériques (ou tectoniques). Il y en a en tout 55, qui recouvrent toute la Terre, dont 15 de grandes dimensions, ou majeures. Ces plaques sont des discontinuités de la lithosphère, laquelle, au lieu de constituer un anneau compact, s'est fragmentée. Les courants de convection à l'intérieur du manteau, dus à la remontée de la chaleur interne de la Terre, déplacent ces plaques qui reposent (« flottent ») sur l'asthénosphère sous-jacente, ductile. Ces plaques se déplacent à raison d'environ 1 à 20 cm/an selon leur type, s'écartant au niveau des dorsales océaniques et se rapprochant au niveau des fosses océaniques et des chaînes de montagnes. À ces mouvements sont associés de nombreux phénomènes ayant de fortes répercussions : apparition de fosses océaniques profondes, de chaînes de montagnes alignées sur les continents, de volcans sous-marins, liés à une activité sismique le long des dorsales océaniques. Dans les zones de rencontre et/ou de collision de deux plaques continentales, dites zones de subduction, la plaque la plus dense plonge, parfois jusqu'à plusieurs milliers de km, et se fond avec le manteau, la plaque la moins dense restant en surface. Dans ces zones se produit une série de processus, déformations de la plaque supérieure, sismicité, formation de volcans, souvent alignés sous forme d'îles, ou de chaînes volcaniques là où du magma remonte vers la croûte. Les surfaces océaniques et continentales, posées sur ces plaques, sont aussi affectées par leur dynamique sous-jacente. L'écartement des plaques entraîne une accréation du plancher océanique et un agrandissement de l'océan, tandis que leur convergence conduit à une réduction de la surface océanique. La collision entre plaques continentales est à l'origine de montagnes : la collision entre celles portant les continents indien et asiatique a donné naissance à l'Himalaya, et celle entre les plaques eurasiatique et africaine a formé les Alpes.

L'ampleur d'une de ces éruptions est quantitativement définie par le volume de dépôt qu'elle a laissé. Sur cette base, un supervolcan peut relâcher plus de 1 000 m³ de matériaux (l'équivalent d'environ 330 fourgons utilitaires d'environ 3 m³ chacun) en un seul épisode éruptif. L'exemple le plus récent de ce type d'éruption dans l'histoire de la Terre est celui du supervolcan Oruanui, qui a conduit à la formation du lac Taupo en Nouvelle-Zélande, il y a environ 26 500 ans (cf. Encadré 12.2).

Le nombre exact de volcans terrestres est inconnu. Une estimation avance un chiffre d'environ 1 500. Cette approximation est en partie liée à la définition même de volcan, et au concept d'activité qui leur est associée. En effet, lorsqu'on parle de volcans, on ne distingue pas entre les volcans individuels et les champs volcaniques.

ENCADRÉ 12.2 ORUANUI, DÉCRIT PAR « LES ENFANTS DU CAPITAINE GRANT »

Dans le roman de Jules Verne *Les enfants du Capitaine Grant*, de 1867, les enfants, partis d'Écosse pour atteindre la Nouvelle-Zélande, arrivent au lac du Taupo. Voici la description qui est faite de ce lac : « *Un gouffre insondable, long de vingt-cinq miles, large de vingt, s'est un jour formé, bien avant les temps historiques, par un écroulement de cavernes au milieu des laves trachytiques du centre de cette île. Les eaux, précipitées des sommets environnants, ont envahi cette énorme cavité. Le gouffre s'est fait lac, mais abîme toujours, et les sondes sont encore impuissantes à mesurer sa profondeur... Tel est cet étrange lac Taupo... Toute cette région bout comme une chaudière immense, suspendue sur des flammes souterraines. Les terrains frémissent sous les caresses du feu central.* »

Ce lac Taupo, de 20 km de diamètre, occupe une dépression profonde au maximum de 180 m qui s'est formée à la suite d'éruptions du volcan Oruanui. La première éruption, datée d'il y a environ 26 500 ans, a libéré un volume de matériaux de 1 170 km³. La plus récente date de l'an 232 apr. J.-C. ; elle a libéré 45 km³ de matériaux et s'est accompagnée d'un panache éruptif qui a probablement atteint 50 km de hauteur.

Ces derniers peuvent comprendre des centaines de structures éruptives reliées à une même chambre magmatique. D'autre part, le concept d'activité d'un volcan est une notion relative, lié à la fréquence de ses éruptions. Il discrimine difficilement les volcans actifs de ceux dits éteints. À partir du classement, arbitraire, comme actif de tout volcan ayant eu au moins une éruption au cours des 10 000 dernières années, on aboutit au chiffre de 1 500 mentionné ci-dessus. De ceux-ci environ 600 ont connu des éruptions dans le cours de l'histoire de l'Humanité, et seulement entre 50 et 70 ont eu une éruption annuelle. De nos jours, on estime qu'à un moment donné il y a en moyenne 20 volcans en éruption sur Terre. Un exemple de volcan actif est l'Etna, dont une éruption typique est décrite en début de ce chapitre. Toujours en Italie, le Vésuve en est un autre, avec la célèbre éruption de 79 av. J.-C., et dont la dernière remonte à 1944, c'est-à-dire il y a « quelques instants » pour un géologue.

Structure et types de volcans

Trois parties peuvent définir la structure d'un volcan : (i) la **chambre**, ou réservoir, **magmatique**, située à plusieurs kilomètres sous le volcan. Dans le cas du Vésuve, elle est localisée à 8 km de profondeur, mais pour d'autres volcans elle peut être située jusqu'à 30 km sous sa base ; (ii) le **cône** volcanique, qui se forme petit à petit par l'empilement de couches de lave (projections et coulées), avec souvent à son sommet un **cratère** ; (iii) reliant ces deux structures, une ou plusieurs **cheminées** mettent la chambre magmatique en communication avec l'environnement externe. Généralement, une cheminée centrale aboutit à un cratère principal, et des cheminées secondaires, des dérivations latérales de la précédente, ouvrent, sur le flanc du volcan, un ou plusieurs cratères secondaires. Les géologues désignent par le terme « **caldera** » des dépressions plus ou moins circulaires pouvant atteindre des dizaines de kilomètres, dérivant de l'effondrement de la partie supérieure d'un appareil volcanique, à la suite d'éruptions intenses et rapides. Celles-ci diffèrent d'un cratère par leurs dimensions supérieures. Le terme « caldera » s'applique

aussi à l'ensemble des centres éruptifs d'un même supervolcan, tels celui des champs Phlégréens, décrit dans ce chapitre.

Les volcans sont classés en cinq groupes, ou types, selon leur mode éruptif, lequel dépend de la nature du magma qui s'écoule (Tableau 12.1). Plus celui-ci s'est formé en profondeur, moins il contient de silice et plus il est fluide. Un même volcan peut passer au cours de sa vie par plusieurs types d'éruptions. Les éruptions peuvent être de deux types, effusif ou explosif. Le premier type correspond à l'émission de laves fluides, dont la majorité se répand sur les flancs du volcan ; le second type correspond à des laves très visqueuses.

Tableau 12.1 | Les cinq types de volcans.

Type	Caractéristiques des éruptions	Volcan modèle
Strombolien	Mixtes (effusives et explosives) ; projection de cendres et de roches brûlantes	Stromboli
Vulcanien	Explosives ; projection de cendres et de blocs incandescents ; lave très visqueuse ne formant pas de coulées	Vulcain
Hawaïen	Effusives avec une lave extrêmement fluide	Mauna Loa
Péléen	Explosives ; lave pâteuse riche en silice formant un dôme hérissé d'aiguilles	Montagne Pelée
Plinien	Très explosives ; lave visqueuse ; gaz formant des nuées ardentes ; émission de cendres et de pierres	Vésuve

Le Vésuve évoluerait d'un type plinien, peu actif mais très dangereux, vers un type strombolien, très actif mais bien moins dangereux.

Quelques volcans parmi les plus dangereux du monde

Même sans vouloir présenter une liste en ordre « hiérarchique » des volcans les plus dangereux du monde, il est difficile de ne pas commencer par le **Vésuve**, près de la ville de Naples, en Italie. C'est en effet le volcan le plus connu de l'histoire de l'humanité, pour avoir

enseveli les villes de Pompéi, Herculaneum, Oplontis (actuellement Ercolano et Torre Annunziata) et Stabies en 79 av. J.-C. En tout huit éruptions majeures de ce volcan sont recensées depuis 17 000 ans, dont la plus récente date de 1944. Il est considéré comme le volcan le plus dangereux du monde, en particulier parce qu'autour vivent 6 millions de personnes. Il est donc spécialement surveillé !

Aux États-Unis, les trois volcans les plus importants sont le mont **Rainier**, le mont **Saint Helens** et le **Novarupta**. Le premier, situé sur la côte ouest de l'État de Washington, est particulièrement dangereux par la présence de glaciers qui, dans le cas d'une éruption, seraient à l'origine d'un mélange de glace, neige et roches dont l'énorme coulée pourrait ensevelir les villes voisines (Tacoma et Seattle). Le mont Saint Helens (aussi dans l'État de Washington), actuellement considéré comme dormant, a connu en 1980 une éruption étalée sur deux mois, avec 10 000 séismes plus ou moins intenses ; cet épisode, très destructeur, a décimé totalement la faune et la flore dans un rayon de 10 à 30 km, et provoqué 57 décès humains. La dernière éruption du Novarupta (Alaska), en 1912, a expulsé environ 30 km³ de cendres et de débris.

En Indonésie, dans les grandes îles de la Sonde, dans l'océan Pacifique, la « Ceinture de feu » désigne un alignement de 127 volcans actifs dont la majorité est située sur un arc de cercle englobé dans une pseudo-circonférence d'environ 40 000 km incluant la côte est du continent américain. L'un de ces volcans, le **Krakatoa**, est responsable d'une des plus grandes catastrophes naturelles de l'histoire (cf. Encadré 12.3), l'éruption dévastatrice d'août 1883. Toujours en Indonésie, citons l'**Agung**, dont l'activité volcanique de 1963 eut une durée de plus de onze mois, conduisant à l'évacuation de 75 000 personnes. Le **Merapi**, dans l'île de Java, aussi considéré comme l'un des plus actifs et des plus dangereux du monde, a une fréquence moyenne d'éruption de 5-10 ans, la dernière remontant à 2018. Merapi s'élève sur une des régions à plus haute densité de population du monde (1 400 habitants/km²) : 21 millions de personnes vivent à moins de 100 km du volcan.

ENCADRÉ 12.3 DEUX ÉRUPTIONS DÉVASTATRICES

L'éruption du Krakatoa, équivalente à 13 000 bombes « Hiroshima »

Le complexe volcanique actuel du Krakatoa est formé de quatre petites îles, Sertung, Panjang, Rakata et Anak Krakatoa. Les trois premières forment un cercle irrégulier ; la dernière, au centre, celle portant le volcan actuel, Anak Krakatoa, n'existait pas avant l'éruption de 1883. L'île Rakata (anciennement Krakatoa ou Krakatau) s'élevait à 813 mètres d'altitude et était composée de trois volcans, le Rakata, le Perboewatan et le Dunan ; son aspect était très différent de celui que nous connaissons. Lors de l'éruption, le Krakatoa lui-même a été détruit, et environ 75% de l'île volatilisés. La topographie des îles Sertung et Panjang a aussi subi des changements.

L'éruption, une des plus grandes de l'histoire, serait l'équivalent de 13 000 bombes comme celle qui a explosé sur Hiroshima ! Elle provoqua un tsunami, avec des vagues de plus de 15 mètres de haut, qui détruisit de nombreuses côtes. Au moment du paroxysme à 10 heures du matin (heure locale) du 27 août, la nuit devint totale sur un rayon de 1 000 km ; des pluies de cendres brûlantes atteignant 80 km de haut se répandirent sur une surface de 827 000 km², laissant une épaisseur de 20 à 60 mètres de matériaux sur certaines îles de la Sonde. Les ondes de choc furent perçues jusqu'à 900 km du volcan ; l'horloge astronomique de Batavia (sur l'île de Java) fut bloquée. Au total, 165 villages furent complètement détruits, 132 fortement endommagés, et au moins 36 000 décès déplorés. Trois cents espèces de plantes et d'animaux furent détruites. Un an après, les températures globales sur la planète étaient plus basses d'environ 1 °C en raison des nuages formés par les poussières émises. Depuis, les côtes des îles Sertung et Rakata avancent davantage sur la mer.

Les conséquences se firent sentir sur toute l'Europe du Nord. En décembre de cette année, la neige recouvrant le mont Blanc prit une couleur rosée pendant plusieurs jours ; des pluies et des chutes de neige « noires » furent observées en décembre en Allemagne et en Suisse.

...

...
 Quarante-cinq ans plus tard, en 1927, une nouvelle éruption aboutit à l'apparition, au même endroit, d'un nouveau mont, formant une nouvelle île, l'Anak Krakatoa (en indonésien, le fils du Krakatoa). Puis, au cours des années suivantes, en raison du climat favorable et de l'enrichissement des sols résultant des dépôts de matériaux éruptifs (une couche de 30 à 60 cm de cendres), le repeuplement naturel de la flore et de la faune commença, à partir des quelques racines, spores de champignons et bactéries rescapées. Neuf mois après, on découvrit une araignée solitaire ! Trois ans plus tard, ce furent 11 espèces de fougères et 15 de plantes à fleur, puis après quatre ans 47 autres espèces végétales apparurent, et après dix ans des cannes à sucre, des orchidées et des cocotiers occupaient les sols. Un recensement réalisé 25 ans plus tard indique la présence de 263 espèces d'animaux, dont 200 d'insectes, 16 d'oiseaux, 2 de reptiles et 4 d'escargots. Puis, 50 ans après, une dense forêt recouvre l'île Anak Krakatoa, avec 47 espèces de vertébrés parmi 1 100 espèces animales recensées.

Le réveil du Pinatubo après 500 ans de sommeil

Situé sur l'île de Luzon, aux Philippines, le Pinatubo, un stratovolcan avec un cratère de 2,5 km de diamètre, s'élève à 600 m d'altitude. Dans cette région, une population de 21 millions vit à moins de 100 km du volcan. Réveillé après plus de 500 ans de sommeil, Pinatubo initie le 12 juin 1991 une séquence d'éruptions, parmi les plus importantes du ^{xx}e siècle, souvent à raison de plusieurs dans la même journée, avec un paroxysme le 15 juin, séquence qui s'achève le 2 septembre. Le volume total de matériaux éjectés a été estimé entre 5 à 10 km³. Une partie fut constituée de coulées de laves et de cendres descendant sur les pentes du volcan, une autre de cendres propagées sur une bonne partie de l'Asie du Sud-Est, et enfin une dernière de cendres plus fines et d'un panache gazeux. Ces derniers, s'élevant jusqu'à 22 km, obscurcissent totalement le ciel au-dessus du centre de Luzon, au moment de l'éjection. Le panache était composé principalement de dioxyde de soufre (SO₂), de CO₂ et de vapeur d'eau. Celle-ci, en se combinant au SO₂, fut à l'origine de la formation d'acide sulfurique et de sulfates,

...

...
 sous forme de gouttelettes en suspension dans l'atmosphère. Le panache, comme le montre un suivi satellitaire, fit trois fois le tour du globe avant de se dissiper. Les 20 millions de tonnes de dioxyde de soufre ainsi injectées dans la stratosphère furent donc dispersées dans le monde entier. Le bilan global fut lourd : outre la diminution considérable du volume du volcan, le comblement des vallées proches par 200 mètres d'épaisseur de matériaux provenant de l'éruption et de la destruction du volcan, la forêt et sa faune furent anéanties ; l'évacuation de la population limita heureusement les décès entre 750 et 850. Le climat global sur Terre en subit aussi les conséquences, avec un refroidissement de 0,6 °C en moyenne pendant deux ou trois ans.

Citons enfin deux autres volcans importants : le mont **Fuji** (Japon) est responsable de tremblements de terre ayant atteint en 2011 une magnitude de 9,1. L'**Öræfajökull** (Islande), un des volcans les plus puissants d'Europe avec une caldera occupée par un glacier, était resté apparemment sans vie depuis 1727, mais des activités sismiques ont eu lieu en 2016.

Du magma à la lave et aux téphras

Le magma est localisé dans l'écorce et le manteau supérieur. Il est normalement présent dans des zones situées à des profondeurs de 10 à 50 km, en marge des plaques de la lithosphère. Tant qu'il reste sous terre, c'est une masse de matériaux partiellement fondus et de gaz dissous (vapeur d'eau, dioxyde de carbone, oxydes de soufre SO₂ et SO₃). Les matériaux solides sont principalement du basalte, un des constituants majeurs de la croûte océanique, et, en proportion variable, de la silice, dont le taux détermine son acidité (> 60%), ou sa basicité (< 55%). D'autres constituants sont l'andésite, la dacite et la rhyolite, roches dites « plutoniques ». Lorsque le magma monte en surface lors d'une éruption, il prend le nom de lave. Il sort du cratère à une température de 700 à 1 200 °C, refroidit rapidement au contact de l'air et durcit. Il subit un déga-
 zage en même temps qu'il s'écoule le long des parois du volcan.

Un ensemble d'autres structures sont projetées lors des éruptions : bombes, cendres ou lapilli, qui sont regroupés sous les termes de « **téphras** » ou de pyroclastes.

Une **bombe volcanique** est un fragment de lave de dimensions supérieures à 64 mm. Pendant son trajet aérien, elle peut acquérir différentes formes, telles qu'en fuseaux ou sphéroïdes. Les **lapilli**, de 1 à 64 mm de diamètre, en s'accumulant forment la **pouzzolane**, une roche poreuse et légère. Les **cendres volcaniques** sont des fragments de roches et de minéraux de dimensions inférieures à 2 mm qui, contrairement aux cendres issues d'une combustion, sont dures et abrasives. Elles ne se dissolvent pas dans l'eau et tendent donc à se déposer. Les plus petites peuvent voyager sur des centaines de kilomètres. Leur dispersion dans l'air dépend des vents et de nombreux autres facteurs comme l'altitude à laquelle elles ont été projetées, donc de l'énergie libérée par le volcan, les dimensions, densités et formes des particules qui les composent. Il est rare qu'elles atteignent une altitude de 20 km. Parmi les hauteurs maximales enregistrées, citons 11 km lors de l'éruption de l'Eyjafjöll en Islande, 19 km lors de celle du mont Saint Helens en 1980, ou 34 km pour celle du mont Pinatubo de 1991.

Pourquoi et comment un volcan devient éruptif

Le magma, formé dans la lithosphère, l'asthénosphère ou à la limite manteau-noyau, a une densité plus faible que celle des roches solides dont il dérive. Il a ainsi tendance à remonter vers la surface, suivant le principe d'Archimède. Cette ascension est lente. Sa remontée dans les fissures correspond à un déplacement vers des zones de plus basse pression. Les gaz dissous vont alors se dilater, contribuant à pousser le magma vers la surface. Dès qu'il traverse les parties les plus externes de la lithosphère, la pression lithostatique en ralentit la montée. Généralement, il reste stocké dans un ou plusieurs réservoirs, ou chambres, internes, où il se refroidit. C'est là que se décidera l'activité d'un volcan. La durée de stockage peut être de dizaines, centaines ou milliers d'années, sans qu'aucun phénomène ne se manifeste à l'extérieur du volcan.

Cependant l'activité dans ces chambres magmatiques se poursuit. De nombreux facteurs peuvent modifier la stabilité du magma à l'intérieur des chambres, conduisant finalement à une éruption. Celle-ci dépend en effet d'un équilibre complexe entre divers paramètres : l'état physique du magma, en particulier sa richesse en gaz, et des forces antagonistes agissant à l'intérieur de la chambre, qui tendent soit à faire monter les matériaux vers la surface, soit à s'y opposer ; la pression des roches externes et la résistance des matériaux de la chambre, des variations de la température. Le magma peut subir une diminution de sa densité, provoquée par l'infiltration d'eau ou d'autres composés volatils, ou par la solidification des minéraux de plus haute densité. En particulier, l'eau parvenue par infiltration, en se mélangeant aux gaz dissous, constitue une nouvelle force impulsant le magma à remonter le long de la cheminée. La vitesse de remontée dépend de sa viscosité, de la profondeur de la zone où il s'est accumulé et de la température des roches à ce niveau. On compare souvent ce phénomène à ce qui se produit à l'intérieur d'une bouteille de boisson gazeuse ayant été secouée : les bulles de gaz font remonter à la surface une partie du liquide, lequel sort violemment de la bouteille si l'on fait sauter le bouchon.

Hydrothermalisme continental

De l'eau pouvant atteindre des températures supérieures à 100 °C, des cratères de boue bouillante, des sols stériles, des conditions d'anoxie, la présence de gaz toxiques : de tels environnements se rencontrent dans les zones du globe à forte activité volcanique, présente ou passée, et se manifestent en surface de diverses façons.

Le terme **fumerolle** désigne une émanation de gaz produite avant, durant ou après une éruption volcanique. Ces gaz proviennent des profondeurs du terrain volcanique et sont émis à partir de fissures. Ce phénomène peut perdurer longtemps après l'éruption et s'étendre à des distances très variables du site éruptif. La vitesse d'émission des gaz est supérieure à 150 m/s. La température des émanations

est généralement de l'ordre de 300 °C, mais elle peut varier de 100 à 1 000 °C. Elle reflète le niveau d'activité magmatique sous-jacente. Ceci est vrai aussi du volume et de l'acidité des émissions. Sur la base de leur température et de leur composition, on distingue trois types de fumerolles. Le premier type (températures entre 100 et 300 °C) est très riche en eau (90 %) et présente des compositions variées : acide borique, CO₂, CH₄, mais aussi gaz rares (hélium, argon), ammonium (NH₄⁺). Le deuxième type (températures entre 300 et 500 °C) englobe les fumerolles dites « acides », encore riches en vapeur d'eau, et où CO₂, H₂, SO₂, H₂S, H₂SO₄ et HCl sont largement présents. Le troisième type (températures comprises entre 500 et 1 000 °C), dit « sec » ou « anhydre », correspond à des fumerolles contenant moins de 10 % d'eau et riches en H₂, SO₂, fluor et composés fluorés (HF, SiF₄), Cl et composés chlorés (HCl, NaCl, FeCl₂ : c'est ce dernier qui donne leur couleur orange aux gaz émis).

Les **solfatars** sont des fumerolles, émergeant à différentes températures, d'environ 100 °C à 160 °C. Riches en produits soufrés, elles émettent des gaz comprenant essentiellement H₂O (82 %), CO₂ (17,5 %), H₂S (0,13 %, mais pouvant atteindre 2 % environ dans certains sites), et par ordre décroissant N₂, H₂, CH₄, He, argon, monoxyde de carbone et O₂. Ces concentrations varient en fonction des apports périodiques de fluides chauds plus ou moins oxydés provenant du système hydrothermal considéré. Lorsque la quantité de composés soufrés est importante, leur réaction avec l'O₂ atmosphérique aboutit à la formation de dépôts de soufre, d'où le nom de soufrières de ces formations, dont les gisements peuvent être exploités.

Les **mofettes**, ou « fumerolles froides », correspondent à des gaz émis à des températures inférieures à 100 °C, riches en H₂O et CO₂. Elles sont souvent associées à des sources thermales, lesquelles peuvent être utilisées pour la création de spas.

Les **geysers**, mot islandais signifiant « gerbe jaillissante », sont des sources chaudes caractérisées par des jets intermittents d'eau et de vapeur. Les plus spectaculaires sont concentrés dans le parc de

Yellowstone qui en compte plus de 10 000, en Islande avec le Strokkur émettant des éruptions toutes les huit minutes, et au Chili dans la cordillère des Andes, dont le site El Tatio, à 4 000 m d'altitude, en a plus de 80 actifs. Ces jets d'eau résultent de l'infiltration en profondeur d'eau de précipitation, laquelle s'achemine entre les fissures des roches pour s'accumuler dans des réservoirs en contact avec le magma chaud. Sous l'effet de la pression et de la température, qui peut atteindre 200 °C, l'eau est propulsée vers la surface, où elle jaillit sous forme d'un mélange d'eau et de vapeur. Le jet peut atteindre plusieurs dizaines de mètres, et parfois plus de 120 m dans le cas du geyser Steamboat, à Yellowstone. Le phénomène est intermittent, l'intervalle entre deux jets (entre quatre jours et plusieurs dizaines d'années) dépendant du temps nécessaire pour remplir le réservoir. La durée du jet, de quelques minutes à quelques heures, dépend de la quantité d'eau du réservoir. En 2018, le Steamboat a offert le spectacle de 34 répliques dans l'année, avec une durée de jet de 3 à 40 minutes.

Les caractéristiques physiques et chimiques engendrées par l'hydrothermalisme semblent nous transporter sur une autre planète, inhospitalière au moins pour la vie de plantes et d'animaux que nous sommes habitués à côtoyer. Et pourtant ces environnements sont des oasis de vie pour certains micro-organismes extrémophiles. De nombreux sites de ce type existent dans le monde. Ici nous nous limiterons à la description de deux parcs naturels, les Champs Phlégréens, en Europe, non loin de la baie de Naples, et le parc de Yellowstone, aux États-Unis. Ces deux parcs constituent des modèles pour les études d'environnements particuliers en raison du grand nombre d'organismes extrémophiles qui y ont été isolés.

LES MULTIPLES FACETTES DU VOLCANISME DANS L'HISTOIRE DE LA TERRE

De nombreuses études indiquent que le volcanisme a été au cours de l'histoire géologique un acteur majeur du climat de la Terre, et de ses variations.

On attribue au volcanisme le fait d'avoir libéré l'eau liquide piégée en profondeur de notre planète primitive. Elle serait remontée, sous forme de vapeur, dans les fumées volcaniques, qui en sont constituées à 95 %. Cette eau, en raison de l'absence d'effet de serre aux premières époques d'existence de la Terre, se serait retrouvée à une température moyenne de $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$, et serait passée à l'état de glace. Le volcanisme a émis simultanément d'importantes quantités de CO_2 et d'autres gaz qui, en captant les rayonnements infrarouges, ont réchauffé l'atmosphère et la surface de la planète. Leur accumulation, en alimentant un effet de serre, a réchauffé les couches externes, et maintenu des températures idéales pour favoriser la formation de molécules complexes à l'origine de l'apparition de la vie que nous connaissons.

Certaines études suggéraient que le volcanisme aurait été à la base de la synthèse des premières molécules organiques à l'origine du développement de la vie. Ce serait au niveau de sources chaudes et de mares volcaniques terrestres que des formes de vie primitive auraient vu le jour il y a 4 milliards d'années. Ces propositions sont cependant controversées (Chapitre 13).

Mais le volcanisme est aussi source de destruction. Comme fortement suggéré par certains travaux, il pourrait avoir été une des causes de l'extinction de masse des nombreuses espèces biologiques, dont celle des dinosaures à l'ère secondaire.

Vivre sous la menace d'un volcan

Si les menaces d'événements sismiques et d'éruptions sont encore quasiment imprévisibles, la gravité des dangers inhérents est par contre bien connue. Ce n'est pas une attraction fatale qui, depuis des millénaires, pousse l'Homme à vivre à proximité de volcans, et à continuer à le faire même après avoir subi les désastres que ceux-ci engendrent. Ce qui attire l'Homme vers ces lieux sont les richesses variées dont ils sont à l'origine. Les volcans, en effet, déversent des matériaux riches en éléments chimiques issus de la

dégradation de matériaux magmatiques, en particulier ceux nécessaires à la croissance des plantes (K, Mg, Fe, Si, Ca, etc.), contribuant à rendre les sols fertiles, sans nécessité d'ajout d'engrais. Les surfaces concernées peuvent s'étendre, depuis des millions d'années d'activité volcanique, à des dizaines ou des centaines de kilomètres du volcan. La richesse de ces sols est connue et exploitée depuis l'Antiquité, comme en témoigne la culture de la vigne sur les pentes du Vésuve dès l'époque romaine (avant l'éruption de l'an 79) et encore de nos jours, associée à des cultures horticoles. Ailleurs, ce sont les cultures en terrasse sur les pentes de volcans en Indonésie ou aux Philippines, dont les célèbres rizières de Banaue sur l'île de Luzon. Les volcans sont aussi une source de matériaux spéciaux, comme les tufs utilisés pour la construction de maisons et le basalte pour les chaussées. En Auvergne, par exemple, de nombreux monuments sont construits avec des roches volcaniques, telles la pierre de Volvic pour la cathédrale de Clermont-Ferrand. Cette pierre, extraite dès le XIII^e siècle, est intéressante par sa résistance à la compression, à l'eau et au gel. Elle est aussi utilisée pour les bordures des trottoirs à Paris, les plaques signalétiques de routes ou d'agglomérations. Dans certaines villes de la Campanie, en Italie, est utilisé un autre matériau, le tuf jaune, une pierre poreuse, moins dense que le basalte et facile à travailler, qui résulte de la compaction de cendres volcaniques provenant d'une éruption d'il y a 14 000 ans. Ce tuf a commencé à être utilisé dès 450 av. J.-C. pour la construction par les Grecs de Neapolis (la « Cité neuve »), l'actuelle ville de Naples. Cette ville compte encore aujourd'hui beaucoup d'immeubles en tuf. Mais, plus extraordinaire, les Romains avaient construit une Naples souterraine creusée dans le tuf.

Les environnements volcaniques abritent aussi des gisements de matériaux précieux. En Tanzanie, les eaux du lac Natron, d'origine volcanique, sont saturées en chlorure de sodium. Durant six mois de l'année, l'assèchement partiel du lac laisse apparaître le sel. Les femmes Masai en revendent des plaques récupérées à coup de

machette, une activité représentant souvent la principale ressource de la famille. À Java, en Indonésie, le cratère du volcan Kawa Ijen abrite un lac très riche en soufre. Les volcans sont aussi des sources de géothermie (cf. Encadré 12.4).

ENCADRÉ 12.4 L'HYDROTHERMALISME DANS LA PRODUCTION D'ÉNERGIE – HYDROTHERMIE ET TÉLÉCHAUFFAGE

La géothermie hydrothermale consiste à acheminer les vapeurs provenant de sources d'eau chaude du sous-sol, soit vers des turbines pour la production d'électricité, si leur température est de 150-250 °C, soit vers des habitations et autres structures (serres, thermalisme) si cette température est inférieure à 100 °C. L'utilisation de cette énergie pour la production d'électricité consiste à faire fonctionner grâce au jet de vapeur une turbine, où l'énergie est transformée en énergie mécanique, puis électrique. La vapeur sortant de la turbine est ramenée à l'état liquide dans un condenseur, et les gaz contenus dans la vapeur sont dispersés dans l'atmosphère après traitement pour en éliminer les polluants, tels l'hydrogène sulfuré et le mercure. Le téléchauffage consiste en la distribution à travers un réseau souterrain d'eau chaude provenant d'une centrale, avec retour de l'eau dans cette même centrale. C'est à Larderello, petite commune de Toscane (province de Pise), qu'a été implantée la première exploitation d'énergie géothermique, en 1905. Ce site, à 390 m d'altitude, se dresse sur la Vallée du Diable, nom évocateur d'un environnement volcanique. En effet, sur le territoire de Larderello sont présents solfatares, geysers et petits volcans. Cette usine d'électricité hydrothermique est restée la seule au monde jusqu'en 1958. Elle produit environ 10% de l'énergie hydrothermique mondiale, soit une quantité annuelle de 4800 GWh, et 38% de toute l'énergie produite par la région Toscane, concernant plus de 10 000 structures. Ce type d'énergie est encore peu exploité dans le monde. L'Islande, toutefois, produit environ 7% de l'énergie hydrothermique mondiale, ce qui représente 30% de la production nationale, et permet de chauffer 85% des habitations.

Le Vésuve, un stratovolcan parmi les plus dangereux au monde

Le Vésuve, unique volcan continental actif en Europe, est l'un des plus redoutables au monde par la violence de ses éruptions, aux conséquences catastrophiques. Celle de l'an 79 apr. J.-C. entraîna la destruction totale de la ville romaine de Pompéi et d'autres cités voisines.

Ce volcan, à moins de 14 km du golfe de Naples, atteint une hauteur de 1 281 m. Il est partiellement situé à l'intérieur d'une vaste caldera de 4 km de diamètre. Il fait partie d'un ancien édifice volcanique comprenant l'actuel Mont Somma. Ce dernier, avec une hauteur actuelle de 1 131 m et un diamètre de 15 km environ à sa base, s'élevait autrefois, d'après les géologues, à 2 300 m. Il aurait été partiellement décapité à la suite d'événements éruptifs répétés au cours des 25 000 dernières années. De cet effondrement est né le Grand Cône du Vésuve au sens strict. Les deux monts, Somma et Vésuve, sont donc deux cônes imbriqués, sous le nom de complexe volcanique Somma-Vésuve. Le Somma, le plus ancien, apparaît maintenant avec une forme arquée, ouverte vers le sud ; il entoure le Grand Cône du Vésuve dans tout le secteur nord. Ce dernier se serait vraisemblablement formé lors de l'éruption de 79 apr. J.-C. Ce complexe est situé à seulement 30 km d'un autre complexe volcanique, les Champs Phlégréens, dont nous parlerons plus loin.

Le Vésuve est un stratovolcan, dénomination qui indique un volcanisme explosif, dont le dôme, constituant le cratère, est composé de la superposition de couches de lave durcie et de téphras, et présente des versants escarpés. Les éruptions du Vésuve sont effectivement très explosives, et caractérisées par une lave visqueuse qui dégage une forte quantité de gaz. Elles sont accompagnées de nuées ardentes et de gigantesques colonnes de cendre, pouvant atteindre des dizaines de kilomètres de haut et retomber des centaines de kilomètres plus loin.

La plus ancienne description d'une éruption volcanique à caractère catastrophique est celle de la destruction des villes romaines de Pompéi et d'Herculanum de 79 apr. J.-C. (cf. Encadré 12.5).

ENCADRÉ 12.5 LETTRE DE PLINE LE JEUNE À TACITE

Pline l'Ancien, né en 23 apr. J.-C., a été écrivain et naturaliste, auteur d'une monumentale encyclopédie intitulée *Histoire naturelle*. Il mourut à Stabies près de Pompéi des conséquences de l'éruption du Vésuve. Quelques jours avant sa mort, il raconta à son neveu, Pline le Jeune, homme politique et écrivain proche de l'empereur Trajan, ce dont il fut témoin au moment du cataclysme.

« ... Pendant plusieurs jours, un tremblement de terre s'était fait sentir, et nous avait d'autant moins étonnés que les bourgades et même les villes de la Campanie y sont fort sujettes. Il redoubla pendant cette nuit avec tant de violence qu'on eût dit que tout était non pas agité, mais renversé ! Il était déjà sept heures du matin, et n'apparaissait encore qu'une lumière faible, comme une espèce de crépuscule. Alors les bâtiments furent ébranlés par de si fortes secousses qu'il n'y eut plus de sûreté à demeurer dans un lieu à la vérité découvert, mais fort étroit... La mer semblait se renverser sur elle-même, et être comme chassée du rivage par l'ébranlement de la terre. Le rivage en effet était devenu plus spacieux et se trouvait rempli de différents poissons demeurés à sec sur le sable. À l'opposé, une nuée noire et horrible, crevée par des feux qui s'élançaient en serpentant, s'ouvrait et laissait échapper de longues fusées semblables à des éclairs, mais qui étaient beaucoup plus grandes... La cendre commençait à tomber sur nous quoiqu'en petite quantité... Derrière nous une épaisse fumée nous suivait, en se répandant sur la terre comme un torrent... Il parut une lueur qui nous annonçait non le retour du jour, mais l'approche du feu qui nous menaçait... L'obscurité revient, et la pluie de cendres recommence et plus forte et plus épaisse... Enfin, cette épaisse et noire vapeur se dissipa peu à peu et se perdit tout à fait comme une fumée ou comme un nuage. Bientôt après parut le jour, et le soleil même, jaunâtre pourtant, et tel qu'il a coutume de luire dans une éclipse. Tout se montrait changé à nos yeux encore troublés ; et nous ne trouvions rien qui ne fût caché sous des monceaux de cendre, comme sous la neige. »

Extrait de *La mort de Pline l'Ancien lors de l'éruption du Vésuve en 79*, traduction d'Émile Littré (1829).

La population totale de ces deux villes était de 16 000 à 20 000 habitants. Entre le 17 et le 24 octobre, ces villes furent totalement ensevelies sous les cendres libérées par l'éruption. Un nombre approximatif de 1 500 victimes de cette catastrophe, correspondant évidemment à une sous-estimation, a été avancé au moment des fouilles du site de Pompéi, grâce aux empreintes en forme de corps. Ce qui se passa le jour de cette éruption nous est bien connu grâce à deux lettres écrites par Pline le Jeune et adressées à Tacite, vingt-sept ans après les faits. Ces lettres sont basées sur un récit verbal que lui fit son oncle Pline l'Ancien, témoin des événements.

Après une longue période de quiescence, une éruption d'environ deux mois (décembre 1631-janvier 1632) fit 4 000 morts, détruisa des petits centres sur une distance de 500 km, et éjecta des cendres jusqu'à Constantinople, à plus de 1 200 km. Puis on compte 21 éruptions violentes de 1660 à la plus récente, en 1944. Cette dernière a détruit trois communes, faisant 26 victimes, et nécessité l'évacuation de 12 000 personnes. Des fontaines de lave spectaculaires se sont élevées jusqu'à 800 mètres de haut, et le cratère a été radicalement altéré, prenant la forme que nous voyons de nos jours. Vivent actuellement sur les flancs du volcan et à proximité 700 000 personnes. Un plan d'évacuation de 670 000 personnes, périodiquement mis à jour, est prévu en cas de réveil de ce monstre.

Le cratère du volcan Kawa Ijen, un lac acide où seules des archées peuvent vivre

Le volcan Kawa Ijen, dont le nom signifie « cratère vert », abrite le lac le plus grand et le plus acide (pH de 0,2) du monde. C'est un réservoir de 38 millions de m³, dont la couleur, d'un beau bleu turquoise, est due à la présence d'acides chlorhydrique et sulfurique. Les flancs du cratère sont un solfatare d'où émanent des vapeurs et des fluides composés principalement de sulfure d'hydrogène et dioxyde de soufre. Ces produits, en refroidissant au contact de l'air, se solidifient sous forme de pierres d'où est extrait le soufre.

Ansje J. Lohr et ses collaborateurs (Vrije Universiteit, Amsterdam) ont étudié (*Microbial Ecology*, 2006) la composition microbienne, par recherche de séquences d'ADN correspondant à des gènes ADN_r, dans les eaux du lac Kawah Ijen et de la rivière Banyupahit-Banyuputih qui en provient, dont le pH varie de 0,4 à 3,5 avec la distance au lac. Les séquences d'ADN_r trouvées révèlent une forte hétérogénéité. Des archées sont présentes dans tous les échantillons, avec une diversité faible aux endroits à pH très acide, et augmentant à partir de pH > 2,6. Aucune bactérie n'a été détectée dans la colonne d'eau du lac, alors qu'il y en a partout le long de la rivière. Des eucaryotes commencent à être présents dès que le pH dépasse 2,6. Les espèces d'archées et de bactéries révélées par ces ADN_r ne sont pas proches des espèces acidophiles connues.

En Auvergne, la vie microbienne prolifère sur fond de cratères d'anciens volcans

Dans la Chaîne des Puys, à proximité de Clermont-Ferrand, de nombreux volcans ont été en éruption il y a plusieurs dizaines de milliers d'années. On estime qu'en Auvergne les premières manifestations volcaniques remonteraient à environ 60 millions d'années et la dernière à 6 000 ans, avec l'éruption du volcan connu actuellement en tant que lac Pavin. Ce lac situé à 1 200 m d'altitude, profond de 92 m et de 750 m de diamètre, est un lac naturel dont la forme quasi circulaire rappelle l'ancien cratère dont il occupe le site. Sa morphologie caractéristique, creux et peu large, et l'absence de source d'eau interne, ont conduit à une séparation de sa colonne d'eau en deux strates qui ne se mélangent pas. Ces deux « étages » correspondent à deux types d'environnements différents : l'étage supérieur, oxygéné, est favorable aux organismes mésophiles. Il abrite du zooplancton et des poissons, notamment l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*). L'étage inférieur, en revanche, correspond à un environnement extrême par son manque de lumière et d'oxygène, une composition gazeuse similaire à celle de l'atmosphère terrestre primitive avec la présence de CO₂, H₂S et CH₄, et une température maximale de

4 °C. Ceci fait de cet étage un environnement hostile aux organismes supérieurs et au zooplancton. Plusieurs travaux de A.-C. Lehours (Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand) et ses collaborateurs ont montré une abondance de micro-organismes (10^7 procaryotes/mL, soit au moins 10 fois la concentration habituelle des lacs) dans la zone profonde du lac. L'analyse génomique de ces micro-organismes a révélé la présence de plusieurs dizaines d'espèces dont deux familles d'archées méthanogènes, des *Methanosarcinales* et des *Methanomicrobiales* : la première est chimio-hétérotrophe, formant du méthane à partir d'acétate, l'autre chimio-autotrophe, produisant ce méthane à partir de CO_2 et de H_2 .

LES CHAMPS PHLÉGRÉENS

Les Champs Phlégréens (du grec ancien signifiant « brûlant ») sont situés sur un territoire volcanique de 100 km^2 baigné par la baie de Pouzzoles, à 9 km de celle de Naples, parsemé de cratères, roches volcaniques, sources chaudes et fumerolles. Il abrite 1,5 million de personnes dans sa totalité, dont les villes de Pozzuoli et Cumes (plus de 500 000 habitants). Les Champs Phlégréens représentent un système volcanique au sein d'une caldera de $12 \times 15 \text{ km}$ constituée d'une série de 19 cratères alignés en orientation est-ouest, sur une surface de 65 km^2 . C'est un territoire instable, au sol brûlant en raison de l'activité volcanique permanente, à l'air irrespirable résultant d'émanations d'hydrogène sulfuré, et où se situe le plus grand volcan d'Europe, et l'un des dix plus dangereux du monde, le Solfatara. Ce supervolcan est situé à une trentaine de kilomètres de son cousin le Vésuve. Solfatara, malgré son classement en « supervolcan », passe presque inaperçu par son absence de cône et parce qu'il est en partie souterrain et en partie recouvert par la mer. Ce volcan est très menaçant. Son activité ne cesse de soulever la terre (bradyséisme) : le sol s'est soulevé de presque deux mètres depuis les années 1980, entraînant alors le déplacement de la ville de Pouzzoles, et de 40 cm durant les douze dernières années. Un aspect singulier de ce territoire

est l'absence apparente de vie, sans aucune zone de transition avec la profusion de flore et de faune à seulement quelques dizaines de mètres. On aperçoit au loin le menaçant Vésuve. Le Vésuve serait « le père qui dort, Caldera l'enfant qui joue ».

Cette « Terre de feu » a alimenté légendes et mythes au cours des civilisations grecque puis romaine. À cette époque, ce territoire était riche de forêts, qui contrastaient avec la désolation de la zone des soufrières. Le géographe romain Strabon (63-23 av. J.-C.) dit que c'est ici que se situent certaines scènes de l'Odyssée. Il rapporte aussi des récits d'habitants de la région : d'après ceux-ci des oiseaux, après avoir survolé ces lieux, tombaient morts pour avoir respiré les exhalaisons sortant du sol. Il rappelle que Grecs et Romains y plaçaient l'entrée des Enfers, près du lac de l'Averne, entrée affirmée aussi par Virgile (79-19 av. J.-C.), où il situe l'ancre qui permet le passage d'Énée et de la Sibylle vers le monde souterrain.

Flore et faune des environnements proches des Champs Phlégréens

Il reste peu des forêts qui recouvraient cette région avant l'ère romaine. Le déboisement avait déjà commencé au IV^e siècle av. J.-C., uniquement sur les zones en relief. Puis les exigences de l'urbanisation, aux temps des Romains, firent de la région une zone de résidences d'été, en raison de son climat, de sa beauté et de la présence de sources thermales, contribuant à l'élimination des forêts, dont il ne reste de nos jours que des vestiges. Elles ont été remplacées par un maquis de type méditerranéen, riche en couleurs et en essences.

Le climat de cette zone est méditerranéen, avec des étés chauds et secs et des hivers pluvieux. L'activité volcanique, qui maintient le sol à des températures plutôt élevées, entraîne pour les plantes qui le recouvrent la nécessité d'avoir un tissu racinaire à développement superficiel. Autre conséquence du volcanisme proche, les sols sont acides, donc propices au développement de plantes acidophiles. L'orographie fait que les pentes du versant nord des cratères (à l'opposé de la baie de Pouzzoles) sont plus arides, plus humides, plus fraîches, et moins ensoleillées. La végétation y est de type steppes

et zones arides, dominée par des graminées. Sur les versants exposés au nord est présent un couvert boisé de type mésophile : châtaigner (*Castanea sativa*), chêne vert (*Quercus ilex*) et arbousier (*Arbutus unedo*). Lui sont associées certaines espèces de fougères (*Pteridium aquilinum*, *Asplenium adiantum nigrum*, *Cystopteris fragilis*). La zone de plus basse altitude des versants méridionaux est peuplée de végétation de type garrigue, dominée par des arbustes bas et parfois des espèces aromatiques comme l'*Helicrysum litoreum*, typique de la côte italienne, et le cytise laineux (*Calicotome villosa*). À cette garrigue fait suite, lorsqu'on s'approche de la baie de Pouzzoles, le maquis, avec des plantes à feuilles persistantes, dures et luisantes : myrte (*Myrtus communis*), pistachier lentisque (*Pistacia lentiscus*), plusieurs espèces de filaires (genre *Phillyrea*), bruyère arborescente (*Erica arborea*), arbousier (*Arbutus unedo*), deux orchidées (*Serapias cordigera* et *Serapias vomeracea*). La zone côtière est un territoire de dunes et de maquis, avec une végétation typique de climat méditerranéen.

La faune est caractérisée par des mammifères dont les plus communs sont la belette, la fouine, le renard et parfois lapins et lièvres. Cette zone est également une aire de repos pour les oiseaux migrateurs tels que crécerelles,orioles, cormorans, canards rouilleux, grèbes, bécasses et pics. Parmi les insectes, citons une nouvelle espèce de collembole, *Seira tongiorgii*, découverte dans la Solfatare en 1989. Cette espèce, à morphologie classique, présente des adaptations physiologiques lui permettant de vivre sur ce sol très acide et riche en soufre. Elle pourrait être endémique de cet environnement.

Une population de micro-organismes extrémophiles

La découverte majeure faite dans ces lieux a été celle d'un certain nombre de procaryotes extrémophiles, observés dans une mare de boue à plus de 90 °C. La bactérie *Bacillus acidocaldarius* (renommée *Alicyclobacillus acidocaldarius*), qui vit dans des environnements à pH 2,5-3,3, avait été décrite dans le parc de Yellowstone et dans le parc national de la Montagne Pelée. Cette espèce est caractérisée par la présence d'acides gras peu communs, probablement liés à l'adaptation

de cet organisme aux environnements acides et aux températures élevées. L'archée *Caldariella acidophila* (renommée *Sulfolobus solfataricus*) prospère dans des environnements à pH 2-3, à des températures autour de 75-80 °C. C'est une chimio-organohétérotrophe possédant aussi un métabolisme chimio-lithoautotrophe utilisant l'oxydation du soufre. Elle peut métaboliser de nombreux sucres : polysaccharides (cellulose, amidon, etc.), disaccharides (maltose, saccharose), hexoses (D-glucose, D-galactose, etc.), pentoses (D-arabinose, L-arabinose, D-xylose). D'autres sources de carbone possibles sont des aldéhydes, des alcools (éthanol, phénol), des peptides et des acides aminés. Sur les parois du Solfatare, dans les biotopes à température et acidité élevées, ont été isolées des algues unicellulaires thermophiles, dont l'algue rouge *Cyanidium caldarium* est dominante.

LE PARC NATUREL DE YELLOWSTONE : SOURCES THERMALES ET LACS SUBALPINS

Adossé aux montagnes Rocheuses, le parc de Yellowstone est un site volcanique reconnu patrimoine mondial par l'UNESCO, un lieu à ravir tout naturaliste. Il occupe 8 983 km², dont 96 % dans l'État du Wyoming, 3 % dans celui du Montana et environ 1 % en Idaho. Il est situé sur un haut plateau, à 2 400 m d'altitude moyenne, avec des hauteurs variant entre 3 462 m (Eagles Peak) et 1 160 m (Reese Creek). Il est constitué de trois grandes calderas résultant d'importantes éruptions volcaniques, dont la dernière remonte à environ 642 000 ans, projetant 1 000 km³ de roches, intercalées de phénomènes telluriques moins puissants. La caldera la plus grande et la plus récente se trouve au centre du parc. Elle se présente comme une dépression large de 45 km et longue de 75 km. Elle est caractérisée par une importante activité volcanique, qui se manifeste sous forme de phénomènes hydrothermaux avec fumerolles, solfatares, marmites de boues et sources chaudes, celles-ci comptabilisant 10 000 geysers. Tous ces environnements hébergent des organismes thermophiles, en outre acidophiles ou alcalinophiles selon les sites.

Yellowstone possède aussi un lac, de type subalpin (un lac d'altitude aux pieds de montagnes aux températures fraîches et assez pauvres en eau). C'est le plus grand lac de ce type aux États-Unis. Ses caractéristiques de pH et de température, et les constituants dissous dans l'eau (O_2 , H_2 , CO_2 et CH_4 et ions sulfate) ont permis que s'y développe une grande diversité de bactéries et d'archées.

Yellowstone, lieu de découverte d'organismes thermophiles

En 1969, le microbiologiste Thomas D. Brock et son collègue Hudson Freeze (Université de l'Indiana) publièrent la découverte et l'isolement, parmi les populations microbiennes qui abondent dans les sources chaudes du parc de Yellowstone, d'une nouvelle bactérie thermophile, *Thermus aquaticus* (cf. Encadré 12.6). C'est un bâtonnet assez classique, à Gram négatif, aérobie obligatoire, ayant un pH optimal de croissance proche de la neutralité (7,5 à 7,8). Cependant elle s'est révélée posséder une caractéristique physiologique jusque-là inconnue : sa température optimale de croissance est de 70 °C (avec alors un temps de génération de 50 minutes), et sa tolérance thermique 40 à 79 °C ! Une vraie thermophile !

La publication décrivant la découverte de cette bactérie marque un tournant important dans le développement de la microbiologie, et de la biologie en général : elle a ouvert la chasse aux extrêmophiles, et conduit à la découverte des archées, le troisième domaine du vivant (Chapitre 1). En effet quelques années après la découverte de *T. aquaticus*, en 1972, Thomas Brock et ses collaborateurs récidivent en découvrant deux autres micro-organismes extrêmophiles, toujours à Yellowstone : *Thiobacillus thiooxidans* et *Sulfolobus acidocaldarius*. Le premier s'est avéré être une bactérie, et l'autre une archée. Ces mêmes auteurs identifièrent ensuite d'autres souches de Thiobacilles non seulement dans plusieurs sources thermales de Yellowstone et dans une source thermale en Californie, mais aussi dans des habitats artificiels. Ce fut le cas dans de l'eau chaude de ville, dans des emplacements géographiques variés.

ENCADRÉ 12.6 *THERMUS AQUATICUS* ET LA TAQ DNA POLYMÉRASE, ENZYME CLÉ DE LA PCR

La découverte de *T. aquaticus* a aussi révolutionné l'ensemble des disciplines biologiques. L'ADN polymérase de *T. aquaticus*, dite Taq polymérase, est maintenant utilisée dans la technique d'amplification de l'ADN, la PCR (*Polymerase Chain Reaction*), populaire depuis la pandémie de Covid. Cette technique permet de synthétiser des répliques (copies) de fragments précis d'une séquence d'ADN présente dans un échantillon complexe. Avec cette enzyme, la synthèse peut se faire à 72 °C, température qui permet de garder les ADN sous forme « dénaturée », c'est-à-dire en simples brins, donc facilement accessibles à la polymérase. La thermostabilité de la Taq polymérase constitue donc la clé de l'efficacité de cette technique.

Les domaines d'application de la PCR s'étendent dans toutes les activités de la biologie moderne, aussi bien de base qu'appliquée. En médecine, elle intervient dans la détection de micro-organismes pathogènes, le diagnostic prénatal de maladies génétiques, le typage tissulaire. D'autres domaines sont l'industrie agroalimentaire, la biotechnologie, l'archéologie, la justice, en un mot toute activité nécessitant l'analyse d'ADN.

Une autre archée, cette fois hyperthermophile, *Pyrococcus furiosus*, sera découverte par Karl Sterre en 1986 en Italie : cette souche peut croître à 103 °C ! C'est une anaérobie dont le métabolisme énergétique est la fermentation de carbohydrates, avec production de CO₂, H₂ et acétate.

Le monde des extrêmophiles de Yellowstone

Les micro-organismes prélevés à différents sites du parc de Yellowstone, bactéries comme archées, sont tous caractérisés par leur thermophilie (Tableau 12.2). Leurs températures minimales de croissance oscillent entre 30 et 55 °C, et les températures maximales atteignent 85 °C. Des Cyanobactéries dominent parmi ceux à thermophilie plus limitée ; à un niveau supérieur se trouvent de nombreux

phylums de bactéries et d'archées, les premières étant cependant plus nombreuses. Ces organismes sont souvent acidophiles, pouvant vivre à des pH acides (de l'ordre de 3, parfois même 1 ou moins), ou alcalinophiles, tolérant des pH basiques, de l'ordre de 9.

Tableau 12.2 | Quelques procaryotes présents à Yellowstone.

Genres ou espèces	pH optimal	Tolérance thermique en °C	Caractéristiques/ Métabolisme
Bactéries			
<i>Caldicellulosiruptor obsidiansis</i>	6-8	55-85	Organohétérotrophe (fermentation de nombreux sucres)
<i>Calothrix</i>	6-9	30-45	Cyanobactérie, dominante à basse température
<i>Chlorobium</i>	6-9	32-52	Lithotrophe (dérivés soufrés) ; photosynthèse anoxygénique
<i>Chloroflexus</i>	7-9	35-85	Hétérotrophe – photosynthèse anoxygénique
<i>Hydrogenobaculum</i>	3-5,5	55-72	Chimio- (H ₂ , SH ₂) et auto-(CO ₂) trophie
<i>Oscillatoria</i>	6-8	36-45	Cyanobactérie ubiquiste
<i>Phormidium</i>	6-8	35-57	Cyanobactérie filamenteuse
<i>Thermus aquaticus</i>	7,5-7,8	40-80	Chimiotrophe aérobie
<i>Thermocrinis</i>	5-9	40-79	Autotrophe
Archées			
<i>Candidatus Nitrosocaldus</i>	7-8	75	Oxydation de l'ammoniac
<i>Candidatus Caldiarchaeum</i>	8,5	44-75	Non cultivable ; métabolisme inconnu
<i>Sulfolobus acidocaldarius</i>	2-5,5	65-85	Thermoacidophile

Une quantification réalisée à partir de l'analyse des séquences génomiques présentes dans les différents environnements aqueux du parc a montré que le rapport bactéries/archées passe de 4037/1 pour les eaux de surface à 25/1 pour les eaux issues des sources chaudes ou des geysers.

13

Sommes-nous seuls dans l'univers ? Voyage à la recherche de « vie »

Les mondes sont en nombre infini, les uns semblables à celui-ci, les autres dissemblables... il n'y a nulle part d'obstacle à cette infinité.

ÉPICURE (341-271 av. J.-C.), *Lettre à Hérodoté*¹

L'idée d'une pluralité de mondes habités a accompagné toute l'histoire de l'Humanité. Des fleuves d'encre ont noirci une infinité de pages aux discours passionnés et controversés, dominés par une imagination effrénée, plus ou moins rationnelle. Alors que tous les philosophes de l'Antiquité étaient convaincus d'une telle possibilité, celle-ci a ensuite été fortement combattue par le christianisme et sa vision anthropocentrique. Plusieurs personnes ont durement payé la défense courageuse de leurs idées. Le moine Giordano Bruno, esprit brillant passionné d'astronomie, a été l'un des premiers défenseurs

1. Traduction d'Octave Hamelin, 1910.

d'une pluralité des mondes, créés, selon lui, par un Dieu infini. Ses idées furent jugées hérétiques (s'opposer au géocentrisme était inacceptable) par le tribunal de l'inquisition du Vatican : condamné à mort, il fut brûlé vif le 17 février 1600. Une statue de Bruno, érigée en 1889 sur le lieu de son martyre, à Rome, rappelle cet épisode de la période la plus obscurantiste du pouvoir de l'Église catholique. Malgré la totale absence de preuves ou d'éléments rationnels la soutenant, l'idée de l'existence de mondes habités a aussi été défendue par des savants, tels Johannes Kepler ou Christian Huygens (à qui on doit la découverte de Titan et de la nébuleuse d'Orion). Parmi beaucoup d'autres, citons Bernard Le Bovier de Fontenelle et ses *Entretiens sur la pluralité des mondes*, un mélange amusant et galant de considérations scientifiques et métaphysiques (1686), ou la *Pluralité des mondes habités* de l'astronome et vulgarisateur Camille Flammarion (1862). Une synthèse de ces écrits est proposée dans l'ouvrage *La vie ailleurs : espérances et déceptions*, de James Lequeux et Thérèse Encrenaz (2022).

Ainsi l'Homme a depuis longtemps montré une tendance naturelle (un besoin de sécurité ?) à associer du « vivant » aux éléments de la voûte céleste, suivant une sorte de paréidolie : il a été placé dans notre Soleil, où des hommes vivraient réfugiés dans des galeries souterraines pour se protéger de la grande chaleur, ou sur la Lune, avec l'identification d'un visage humain, en passant par Mars et ses canaux d'irrigation. Étonnamment, c'est de notre méconnaissance qu'est née cette tendance, qui semble ancrée irrationnellement dans notre pensée. Tout paraîtrait plus « naturel » s'il existait une pluralité de mondes habités. Peut-être que, dans notre subconscient, confiner la vie à notre minuscule planète, ce grain de sable sur lequel l'Homme est accroché en compagnie d'autres créatures vivantes, serait une source d'angoisse ; encore de nos jours, une peur inconsciente naîtrait de l'idée d'être seuls parmi des millions de mondes sans vie, condamnés à vivre enfermés dans notre minuscule biosphère si fragile au milieu d'un univers « infini » ! Comme si le seul fait de la multitude de « mondes » présents dans l'univers, favorisant la probabilité

d'existence d'autres astres « habitables », venait au secours de nos fantasmagories, et favorisait notre ataraxie : l'hypothèse de l'existence de planètes jumelles de la Terre, dont certaines pourraient être peuplées par des « vivants », apaiserait notre angoisse, nous laissant espérer découvrir ces êtres. Le concept d'une pluralité de mondes habités découle en effet, selon l'astrophysicien Franck Selsis, de l'un des postulats de la science, à savoir que « *les lois de la nature sont universelles : ce qui se passe ici doit se passer ailleurs, et de la pratique de l'analogie, c'est-à-dire qu'en l'absence d'observations directes, on extrapole à partir de ce que l'on sait* ».

Revenons sur Terre, en analysant les bases scientifiques étayant les recherches actuelles sur cette possibilité de « vie » ailleurs dans l'Univers. Estimer la probabilité de découvrir des planètes jumelles de la Terre ouvrira la voie à la recherche de celles qui seraient « habitables » selon nos critères, méritant ainsi d'être explorées. Envisager l'existence de telles planètes demande de définir au préalable les modèles d'« organismes vivants » que nous pourrions y découvrir, et donc les conditions physiques et chimiques nécessaires au développement de cette « vie ». Ces planètes n'hébergeraient pas nécessairement des fleurs, des oiseaux et des Hommes, mais pourraient y vivre par exemple des créatures partageant avec nous les principes qui gouvernent le fonctionnement de nos cellules.

L'EXTRÊMOPHILIE, UNE PORTE D'ENTRÉE VERS CETTE QUÊTE ?

Héritage d'une vision anthropomorphique du monde vivant, les conditions environnementales des lieux que nous avons visités ont été qualifiées d'extrêmes, de prohibitives pour le développement d'organismes vivants, de confins possibles pour la présence de vie. Or ces lieux se sont avérés être la norme pour une kyrielle d'organismes, en général, mais pas seulement, microscopiques. L'idée que les organismes de cette biosphère puissent être considérés comme des modèles de vie extraterrestre semble de plus en plus se consolider. Ainsi, au sein de notre Système solaire, à environ 5 km de profondeur dans le

sous-sol de Mars, les conditions sont similaires à celles présentes au niveau de l'écorce terrestre : une vie de type endogé y aurait-elle été hébergée ? La surface de cette planète il y a 4 à 3,5 Ga aurait pu être analogue à celle de l'Archéen terrestre : elle pourrait avoir abrité des organismes du type de ceux présents sur Terre à cette époque.

Étant donné que ce qui est extrême pour un organisme ne l'est pas pour un autre, il nous faut en premier lieu établir, pour les différents paramètres définissant un biotope, l'échelle à laquelle on peut associer le développement normal d'un organisme putatif. Un enseignement à tirer de nos « visites » est qu'il paraît raisonnable d'envisager cet inventaire pour des micro-organismes, et peut-être même seulement des procaryotes. Que nous apprennent ces extrémophiles quant aux limites acceptables de la vie ?

Les limites des divers paramètres (température, pression, pH, etc.) compatibles avec la vie ne peuvent pas être établies *a priori*. En effet la capacité à vivre dans des conditions extrêmes dépend pour chaque espèce des mécanismes développés par celle-ci afin de conserver son intégrité structurale et fonctionnelle malgré les valeurs ou les variations de ces paramètres. Chaque site où est découvert un organisme peut remettre en question des limites établies antérieurement. Par exemple, au vu des données actuellement disponibles, on considère qu'une température de 115 °C et une pression lithostatique de l'ordre 700 fois celle de la surface du sol sont les plus extrêmes supportables par un organisme vivant : ces valeurs correspondent aux limites d'adaptation à ces conditions de *Candidatus Desulforudis audaxviator*, une bactérie hyperthermophile et hyperbarophile (Chapitre 8). Peut-être ce record sera-t-il battu par une prochaine découverte ?

D'autre part, comme le montre d'ailleurs cet exemple, ainsi que nombre d'autres rencontrés au cours de notre voyage, un organisme peut cumuler deux ou plusieurs capacités d'extrémophilie. Il existe en fait un quasi-continuum de distribution d'organismes dans la biosphère, reflet de l'adaptation de ces derniers à l'éventail de variations des différents paramètres physiques et chimiques impliqués.

Pour les micro-organismes cultivables en laboratoire, le concept de valeur optimale et de tolérance pour un paramètre donné influant sur leur croissance, peut être défini expérimentalement. Ainsi, pour étudier la tolérance thermique d'un organisme donné, sa croissance, définie par l'évolution du nombre de cellules ou de la biomasse totale, est suivie en mesurant sa vitesse de reproduction dans une gamme de températures. Sa tolérance thermique sera l'intervalle de températures, entourant son optimum, à l'intérieur duquel cet organisme peut croître. Toute valeur en deçà ou au-delà sera létale. En ce qui concerne les organismes non cultivables, seules les valeurs correspondant aux conditions où ceux-ci ont été observés peuvent être prises en compte.

L'ensemble des données disponibles permet de définir des profils de tolérance pour un nombre étendu de paramètres. Le degré d'acidité (le pH) s'étend de pH inférieurs à 3 (les acidophiles) à des valeurs de l'ordre de 9 (les alcalophiles). Le degré maximal de salinité propice aux organismes hyperhalophiles, soit 150-300 g/L, correspond à celui de la mer Morte ou d'autres environnements (l'optimum de croissance étant de l'ordre 3,4 à 5,1 g/L). Les basses températures (fonds marins, hautes altitudes, permafrost, etc.) favorables aux psychrophiles descendent jusqu'à -10 à -15 °C. La piézophilie (ou barophilie) la plus extrême rencontrée (fonds océaniques, fosses ou sous-sols profonds) est de 100 MPa (avec des optima de 70-80 MPa), record, nous l'avons vu, tenu par *C. Desulforudis audaxviator*. D'autres paramètres, tels la résistance aux radiations ou à certains métaux toxiques, la luminosité, etc., sont moins documentés. Seules les valeurs de xérophilie ne peuvent être définies, la moindre humidité résiduelle, impossible à quantifier, pouvant être utilisée.

DES HYPOTHÈSES SUR LA NATURE DE LA VIE POSSIBLE DANS L'UNIVERS

La question de la nature de la vie extraterrestre demeure floue. Cette interrogation est importante, puisque c'est selon la réponse que

s'orienteront les recherches. On peut, *a priori*, aborder cette question de deux manières. La première est de partir d'un concept de vivant actuellement développé par les exobiologistes, et de le confronter à notre « référentiel » terrestre. Rappelons qu'un modèle de vie de type terrestre ne doit pas nécessairement être identique à celui-ci, mais seulement répondre, malgré leur diversité, à une des définitions d'« organisme vivant » décrites précédemment (Chapitres 1 et 4). L'autre approche est d'envisager une forme de vie totalement différente, par exemple basée sur une chimie qui ne serait pas celle du carbone.

Le concept de vie des exobiologistes : automates chimiques et systèmes autopoïétiques

Dans un merveilleux petit livre, *Mars, notre passé et notre avenir* (2019), l'exobiologiste André Brack décrit ce qu'est pour lui un organisme vivant : « Les exobiologistes considèrent généralement comme vivant tout système ouvert, c'est-à-dire recevant et relâchant nécessairement matière et énergie, capable de s'auto-reproduire et d'évoluer. Véritables petits automates chimiques, ces structures produisent plus d'elles-mêmes, et sont capables de générer des structures plus aptes à se reproduire qu'elles-mêmes par suite de légères erreurs de copies. Ces qualités requises a minima ont une portée générale. Un robot, par exemple capable de faire plus de lui-même par lui-même, mais aussi d'engendrer une descendance capable d'évoluer, sera considéré comme vivant. Il en va de même pour un message informatique qui s'auto-reproduit et évolue dans un ordinateur. »

Formulée ainsi, l'essence de cette définition, assez analogue à celle discutée au début de cet ouvrage, est discrète quant au type de chimie des systèmes envisagés : la nature des molécules impliquées et de la source d'énergie ne sont pas mentionnées. La probabilité de produire des erreurs dans un message informatique est assez analogue à l'occurrence de mutations dans les génomes ; cependant aucune information n'est fournie sur le(s) mécanisme(s) d'évolution de ces

systèmes : sans une forme de sélection, au sens darwinien du terme, de meilleure aptitude à s'adapter, ces « erreurs » auraient peu de chance d'être transmises.

En 1980, le biologiste et épistémologiste Humberto Maturana et son illustre étudiant Francisco Varela identifièrent les systèmes vivants en exobiologie à des systèmes « autopoïétiques » (du grec *auto*, soi-même, et *poiein*, produire, créer). Dans son livre *Autonomie et connaissance* (1989), Varela écrit : « Un système autopoïétique est organisé comme un réseau de processus de production de composants qui (a) régénèrent continuellement par leurs transformations et leurs interactions le réseau qui les a produits, et qui (b) constituent le système en tant qu'unité concrète dans l'espace où il existe, en spécifiant le domaine topologique où il se réalise comme réseau. Il s'ensuit qu'une machine autopoïétique engendre et spécifie continuellement sa propre organisation. Elle accomplit ce processus incessant de remplacement de ses composants, parce qu'elle est continuellement soumise à des perturbations externes, et constamment forcée de compenser ces perturbations. Ainsi, une machine autopoïétique est un système... à relations stables dont l'invariant fondamental est sa propre organisation (le réseau de relations qui la définit). » Une analyse critique de cette théorie est proposée dans l'article, « *Définir le vivant : l'autopoïèse* », de John Stewart (2005), de la Société française d'exobiologie.

Une biochimie basée sur des éléments autres que le carbone ?

La chimie du vivant terrestre est basée sur des molécules carbonées. Des alternatives à cette chimie basées sur d'autres atomes pouvant remplacer le carbone (azote, phosphore, silicium) ont été théorisées par les biochimistes. Le silicium (Si) est l'élément ayant les caractéristiques les plus proches de celles du carbone. Comme celui-ci, il peut former des liaisons covalentes, en particulier tétravalentes, lui permettant de constituer de longs polymères, tels le silicone, dans lequel alternent atomes de Si et d'oxygène. De telles molécules sont

plus stables que celles à base de carbone dans des environnements acides comme ceux présents sur la surface de certaines planètes. Certains micro-organismes des milieux marins, comme les diatomées, possèdent un squelette externe (exosquelette) à base de silicium, une sorte de carapace de silice les recouvrant.

Cependant, bien que le silicium constitue 27,7% de la croûte terrestre contre 0,094% pour le carbone, la vie ne s'est pas développée en utilisant cet élément. Le silicium présente, en effet, un certain nombre de « limites » par rapport au carbone. La principale est sa difficulté à former des liaisons covalentes doubles ou triples. En outre, la très faible solubilité des molécules complexes qu'il forme rendrait celles-ci incompatibles avec une biochimie cellulaire dont l'eau est le solvant universel. Ajoutons sa faible abondance cosmique sous forme de molécules complexes par rapport à celles à base de carbone, et l'état solide du dioxyde de silicium, SiO_2 , la silice, handicapant sa diffusion comparée à celle d'un gaz comme le CO_2 . Une autre difficulté particulièrement importante est la très faible probabilité pour le Si de former naturellement des chaînes -Si-Si-Si-, contrairement à celles existant avec le carbone. Cette difficulté résulte de la forte affinité du Si pour l'oxygène, engendrant des structures très stables du type -Si-O-Si-O-. Des chaînes de Si peuvent être synthétisées en laboratoire, mais dans des conditions particulières.

Un modèle de vie basé sur celui de la cellule « terrestre » ?

Envisager dans l'univers une forme de vie, passée, existante ou en formation, du type des organismes de notre référentiel terrestre, à un quelconque niveau de son évolution, est sans aucun doute beaucoup plus simple que d'imaginer des formes de vie complètement différentes. D'autant qu'aucun élément théorique ou expérimental solide ne nous permet d'élaborer des propositions. Il ne s'agit pas de chercher l'identité avec les modèles terrestres, mais de proposer des entités qui répondent aux principes essentiels d'une des définitions du vivant déjà discutées. Ce serait donc des systèmes reposant

sur une construction de type cellulaire devant répondre aux notions de « *systèmes ouverts, auto-réplicatifs, autorégulés, recevant leur énergie de l'environnement* » (R. Sattler, 1986), ou « *traitant l'information* » (A. Lwoff, 1962), ou encore pouvant « *se reproduire à l'aide de mécanismes génétiques* » (H. Noda, 2002), pour ne citer que quelques éléments de définitions.

Quel niveau de complexité pour une « cellule minimale » ?

Partant de ces prémices, il faut définir le niveau de complexité que devrait posséder la plus simple de ces cellules, une « cellule minimale » : elle devrait être capable de vie libre, autonome, c'est-à-dire ne pas dépendre d'une association, de type symbiotique ou parasitaire, avec un ou plusieurs autres organismes. Bien qu'inconnue actuellement sur Terre, il est probable qu'une telle « cellule » a pu voir le jour au moment de l'émergence de la vie sur notre planète. Tous les systèmes cellulaires terrestres actuels, soit l'ensemble du monde vivant, sont extrêmement complexes. Les entités les plus simples connues sont les virus : leur information génétique est insérée dans une structure (une capsid) qui lui permet d'être véhiculée passivement jusqu'à trouver un hôte qui permettra sa reproduction. Aucun virus n'est donc « vivant » en ce sens qu'il ne peut se reproduire sans une cellule hôte. Tout système « vivant » devra donc nécessairement posséder un niveau de complexité supérieur à celui d'un virus, mais inférieur à celui d'une cellule « actuelle ».

La complexité d'un organisme reflète sa quantité d'information génétique (ses gènes). Celle-ci peut être catégorisée en environ une dizaine de groupes fonctionnels : réplication (pour reproduire les chromosomes), reproduction cellulaire, métabolisme, régulation des divers processus, etc. Ces fonctions ressortissent elles-mêmes à trois grandes catégories : essentielles, « de caractère », c'est-à-dire d'adaptabilité à une/des niche(s) écologique(s), et enfin « accessoires », nécessaires uniquement dans des conditions environnementales données. Dans cette dernière catégorie, citons la résistance à un

antibiotique ou l'insensibilité à une infection virale, fonctions nécessaires seulement en présence des facteurs d'agression. Ces fonctions sont effectuées grâce à l'information génétique portée par les gènes, dont le nombre chez les organismes vivants actuels varie de quelques centaines à quelques milliers (chez la majorité des procaryotes) et à plusieurs dizaines de milliers chez les organismes plus complexes (environ 30 000 chez l'Homme, moins qu'une plante de riz, avec environ 37 000, ou qu'une paramécie, avec ses 39 000).

À ce jour nous ignorons la quantité d'information génétique indispensable à une « cellule minimale », et bien sûr la nature des gènes concernés. Quelques études apportent cependant des éléments de réponse. Il a été possible, en laboratoire, avec les outils de la biologie moléculaire, de construire des cellules « simplifiées », en éliminant sélectivement des groupes de gènes chez des organismes modèles. L'exemple le plus connu a porté sur un Mycoplasme. Ce genre comprend de nombreuses espèces responsables d'infections chroniques respiratoires, génitales ou urinaires chez l'Homme et chez des animaux d'élevage. L'espèce utilisée dans ces expériences, *Mycoplasma mycoides* est non pathogène de l'Homme. Ce sont de petites bactéries (0,2-0,3 µm de diamètre), dont le génome est le plus petit connu chez les organismes à vie libre. *M. mycoides* possède 531 gènes. L'équipe de Craig Venter, en 2010, a obtenu des « cellules minimales » encore viables en laboratoire dont 58 gènes avaient été éliminés. Un organisme unicellulaire à vie libre peut donc, ou doit, posséder au moins les 473 autres gènes. Parmi ceux-ci, 265 à 300 représentent des fonctions « essentielles ». Des résultats analogues ont été obtenus avec d'autres bactéries. *Escherichia coli* (un commensal de l'intestin de l'Homme et de nombreux animaux) et *Bacillus subtilis* (une bactérie du sol) possèdent respectivement 4 200-4 300 gènes et 4 700 gènes. Leur nombre de gènes essentiels s'est aussi révélé être de l'ordre de 300, soit 6-7 % de leurs génomes. Précisons toutefois que les « cellules minimales » ainsi obtenues ne peuvent vivre que dans l'environnement extrêmement contrôlé et stable d'un laboratoire. L'extension de

ces concepts à des situations naturelles, en particulier sur un corps céleste quelconque, devra tenir compte de cette restriction.

CONDITIONS NÉCESSAIRES AU DÉVELOPPEMENT DE LA VIE

Nos descriptions des conditions existant sur la planète Terre primitive (composition de l'atmosphère, température en surface ou dans les océans, etc.) sont majoritairement spéculatives. Il est d'autant plus difficile de pronostiquer celles présentes au moment de l'émergence de la vie que nous ne savons pas de façon précise quand ni où celle-ci a eu lieu. Les témoignages fossiles disponibles indiquent une date de présence de vie, sans en donner l'ancienneté, dans une fenêtre de près d'un milliard d'années, en supposant une origine terrestre. Néanmoins devaient être réunis un certain nombre d'éléments primordiaux : la présence d'eau, de certaines molécules (C, H, N, O, P, S) et d'une source d'énergie, le tout sous une forme ayant permis la construction des molécules organiques sur lesquelles est bâti le vivant actuel. Tout ceci a dû en outre être associé à une stabilité de l'environnement sur une longue période géologique.

Énergie et matière du vivant

La vie, au sens de capacité de reproduction, sur la Terre est sans doute apparue dès qu'une « proto-cellule » a acquis la maîtrise d'une source d'énergie. La nature de celle-ci nous est inconnue. L'idée a longtemps été que ces « premiers micro-organismes » utilisaient l'énergie lumineuse, par un processus de photosynthèse rudimentaire. La distance à une étoile (au Soleil pour la Terre) est alors un élément critique pour que la nature et l'intensité du rayonnement reçu soient une source d'énergie utilisable.

Les deux tiers des étoiles de la Voie lactée sont des naines rouges, émettant un rayonnement essentiellement dans le rouge et l'infrarouge. La découverte récente de micro-organismes capables d'utiliser l'énergie d'un rayonnement infra-rouge pour faire fonctionner une chaîne de transfert d'électrons telle celle des plantes terrestres

indiquerait que les longueurs d'onde utilisables pour de la photosynthèse pourraient s'étendre au-delà du visible. Cette découverte inciterait à considérer nombre des planètes en orbite autour de naines rouges comme des candidates possibles à la présence de vie. Cette découverte, quoiqu'importante, ne répond pas au problème de savoir si ces rayonnements, nettement moins énergétiques, peuvent être une source d'énergie compatible avec la réalisation de processus biosynthétiques.

La conception classique est que la vie serait apparue dans les océans : les êtres vivants y auraient trouvé tous les éléments nécessaires, et y auraient été protégés des effets nocifs du rayonnement UV émis par le soleil, plus intense qu'actuellement. La découverte d'organismes colonisant les sources hydrothermales sous-marines grâce à leurs capacités de chimiosynthèse a suggéré l'hypothèse que des « organismes primitifs », ancêtres des bactéries actuellement présentes dans ces environnements, auraient pu faire de même. Toutefois les études de phylogénie montrent que les espèces actuelles ne sont pas autochtones, mais dériveraient d'espèces qui se seraient adaptées à ce type d'environnement. D'autre part, des études théoriques de thermodynamique (Robert Pascal et ses collaborateurs, Université de Montpellier, 2013) indiquent qu'une source de chaleur (donc un gradient thermique) ne semblait pas pouvoir supporter l'émergence de processus autocatalytiques : « *Une transition soudaine dans un système d'un état inanimé à l'état vivant, défini sur la base des organismes vivants actuels, constituerait un événement hautement improbable, difficilement prévisible à partir des lois physiques.* »

Les éléments chimiques nécessaires à la construction de molécules du monde vivant devaient tous être présents dans l'Univers. Un facteur important pour le développement de synthèses biologiques est que, comme l'ont montré des observations récentes, ces éléments sont constitués en molécules simples, telles H_2O , CO_2 , CH_4 , SH_2 , NO_3^- , etc., déjà au sein de notre Système solaire. En outre, ont été détectées dans les milieux interstellaires et circumstellaires environ

150 molécules plus complexes, de familles variées : alcools, acides carboxyliques, aldéhydes, amines, cétones, hydrocarbures. Certaines correspondent à des bases « prébiotiques » probables de blocs constitutifs de molécules biologiques complexes actuelles. Quelques molécules organiques complexes peuvent même être synthétisées hors de notre Système solaire. De la glycine ($C_2H_5NO_2$), le plus simple des aminoacides constituant les chaînes protéiques, a été signalée, mais cette découverte n'a pas encore été confirmée. Une autre molécule, la glycoaldéhyde, trouvée autour d'une protoétoile par Jes K. Jorgensen *et al.* en 2012, a particulièrement attiré l'attention. Sur la Terre, cette molécule est un précurseur du ribose, l'un des trois éléments constitutifs de l'ARN, dont le rôle probable dans la genèse des formes actuelles de vie a été souligné.

Nous avons vu qu'un aspect particulier de certaines molécules biologiques est de n'être présentes que sous une des deux formes chirales possibles, « droite » et « gauche ». La synthèse d'acides aminés à chiralité gauche, comme sur Terre, dans des conditions proches de celles du milieu interstellaire, a été réalisée en 2016 par l'équipe de Cornelia Meinert et Uwe J. Meierhenrich. Cela suggère une origine prébiotique possible pour certaines molécules, une sélection chirale s'opérant dans le milieu interstellaire. Certaines molécules ainsi formées auraient pu être sélectionnées au cours de l'évolution.

La notion d'habitabilité d'une planète

En 1979, l'astrophysicien américain Michael H. Hart a développé le concept de zone d'habitabilité (ZH) d'une planète, laquelle exigerait, outre la disponibilité de matière assimilable et d'énergie, la présence d'eau liquide sur sa surface. Cette présence implique des contraintes pour la température moyenne et la pression, donc la position et les propriétés de la planète et de son orbite, comme nous l'avons vu (Chapitre 2). La plupart des auteurs donnent pour cette zone, dans notre Système solaire, l'intervalle entre 142 et 235 millions de km du Soleil. Juste à l'extérieur de ces limites se situent les planètes Mars et

Vénus, respectivement plus éloignée et plus proche du Soleil. Seule la Terre, à environ 150 millions de km, donc proche de la limite inférieure postulée, répondrait aux conditions d'habitabilité ; et c'est effectivement la seule, autant qu'on sache, à être peuplée d'une grande variété d'organismes vivants. Cependant, depuis l'exploration de Mars, de nouveaux critères, en particulier l'effet de serre dû au CO₂ présent, l'incluent maintenant dans cette zone.

Cette définition d'une ZH a toutefois été revue, notamment après la découverte de la profusion de vie présente aux abords des sources hydrothermales des fonds marins, malgré leurs conditions *a priori* prohibitives. En particulier, actuellement, une quatrième condition est considérée comme nécessaire pour qu'un corps céleste soit habitable : outre la présence d'eau liquide, d'une source d'énergie (dont celle associée à la tectonique des plaques ou aux mouvements liés aux marées), de nutriments (dont les six éléments chimiques C, H, N, O, P et S), un environnement stable serait requis. Est aussi mise en avant, comme c'est le cas pour la Terre, une hypothèse, qui cependant ne repose sur aucune étude solide et quantitative, selon laquelle la présence d'un champ magnétique serait fondamentale, voire indispensable, à l'émergence de la vie, puis à son maintien, en protégeant les organismes vivants du vent solaire qui détruit l'atmosphère. Certains corps célestes pourraient répondre à ces nouvelles contraintes.

Sans oublier qu'habitabile ne signifie pas habité !

SEULS DANS LE SYSTÈME SOLAIRE ?

Tenant compte des critères ainsi définis, les connaissances acquises concernant les corps en orbite dans notre Système solaire nous permettent-elles d'apporter des éléments de réponse à cette question ?

À la recherche de traces de vie dans le Système solaire

L'examen des conditions physico-chimiques régnant à la surface des corps du Système solaire permet *a priori* de les ranger en deux

classes : ceux où la vie ne peut pas être présente, et ceux où une vie microbienne pourrait exister.

La faible gravité de **Mercure**, qui rend impossible la formation d'une atmosphère autour de cette planète, et sa proximité avec le Soleil, sont causes des températures élevées (+430 °C la journée) à sa surface ; celles-ci seraient dénaturantes pour toute protéine ou autre molécule biologique : ces conditions permettent de considérer cette planète comme stérile.

Des conditions défavorables à l'émergence de vie existent aussi sur **Vénus**, rappelons-le située juste hors de la limite basse de la zone ZH, bien que cette planète soit considérée comme la jumelle de la Terre par ses dimensions (son diamètre est seulement inférieur de 650 km à celui de la Terre). Sa plus grande proximité au Soleil (42 millions de km de moins que la Terre) et la présence d'une atmosphère particulière sont responsables de fortes différences avec notre planète : sa température moyenne de surface est de 462 °C (bien que sa distance à notre étoile n'entraîne qu'un doublement de l'énergie solaire qu'elle reçoit, comparativement à la Terre), en raison de son atmosphère, très épaisse et composée pour 95,6% de CO₂, un gaz à fort effet de serre. La pression atmosphérique y est 93 fois supérieure à celle existant sur Terre.

Nous reviendrons plus loin sur **Mars**, situé juste de l'autre côté de la zone ZH, qui mérite un examen plus approfondi, en particulier pour son sous-sol.

Les trois autres planètes, les plus éloignées du Soleil, **Jupiter**, **Saturne** et **Neptune**, caractérisées par leurs très basses températures, leurs atmosphères denses et l'absence de surface solide, sont considérées non habitables. Très peu de connaissances sont disponibles concernant la plupart de leurs nombreux satellites : 17 pour Jupiter ; 100 actuellement détectés pour Saturne, 27 autour d'Uranus et 13 pour Neptune. Toutefois c'est précisément sur certains de ceux-ci que se concentre actuellement la recherche de vie dans notre Système solaire.

Premières missions spatiales

Le lundi 21 juillet 1969 est une date mémorable de l'histoire de l'humanité : c'est le jour où la mission spatiale Apollo 11, de la NASA, a déposé deux hommes sur le sol lunaire, un troisième étant maintenu en orbite autour de la Lune, dans la nacelle qui les avait transportés et devait les ramener (cf. Encadré 13.1).

Trente-cinq ans plus tard, en 2004, deux robots mobiles, *Spirit* et *Opportunity*, de la même agence spatiale, arrivaient sur le sol de Mars. Ces engins y sont restés actifs jusqu'en 2010 pour le premier et 2018 pour le second. Le but de ces missions était d'explorer la géologie de Mars, et en particulier d'y chercher la présence éventuelle d'argiles, témoins de la présence d'eau.

Résultats des trois missions : pas de traces de vie sur la Lune, et la certitude que les Martiens extravagants prêts à nous envahir appartiennent à la science-fiction ! Et une déception ? Mars, la planète dont les conditions sont les plus proches de celles de la Terre, est plutôt un désert très froid. Mais l'espoir persiste qu'une vie microbienne y ait existé dans le passé, et/ou puisse encore se maintenir

ENCADRÉ 13.1 LA MISSION APOLLO 11

Le vaisseau spatial qui a conduit l'Homme sur la Lune a été porté par la fusée géante *Saturn V*, développée pour ce programme. L'équipage comprenait Edwin Aldrin, le commandant de la mission et pilote du module lunaire LEM (utilisé pour débarquer sur le sol lunaire), qui accompagnera Neil Armstrong sur le sol lunaire, et Michael Collins, le pilote du module de commande (le véhicule spatial) qui restera en orbite. Armstrong et Aldrin séjournent 21 heures et 36 minutes sur le sol lunaire, et effectuent une sortie de leur véhicule pendant 2 heures et 31 minutes. Ils récoltent 21,7 kg de roches du sol lunaire, qui seront étudiées à leur retour sur Terre, et redécollent pour se diriger à leur rendez-vous avec le module de commande. Le vaisseau reprit la route vers la Terre et effectua un amerrissage dans l'océan Pacifique. La mission avait duré au total 8 jours et 3 heures.

sous la surface du sol. La réponse à cette attente pourrait arriver prochainement.

Mars : de l'eau liquide en profondeur ?

Une possible vie souterraine ?

« *La surface actuelle de Mars est un authentique monument à la mémoire de l'eau* » a écrit Maya Wei-Haas, spécialiste de géosciences (*National Geographic*).

L'histoire de cette planète semble assez mouvementée. Il ne subsiste actuellement pas d'eau à l'état liquide à sa surface, mais plusieurs observations suggèrent qu'il a pu y en avoir il y a quatre milliards d'années. Le climat y était chaud, et donc propice à l'émergence et au développement de vie. Puis tout a changé. Si atmosphère il y avait, elle a disparu, l'eau ne s'est pas maintenue à l'état liquide, et le climat est devenu froid et sec. Le bilan des explorations récentes révèle la présence de couches de glaces et de poussières jusqu'à une profondeur de 1,5 km dans la région du pôle Sud, l'existence d'une interface glace/eau liquide et la présence de plusieurs minéraux hydratés, indiquant clairement un rôle important de l'eau dans l'histoire de la planète. Une calotte de glace d'eau est présente à chacun des pôles, celle du sud étant recouverte d'une couche de glace carbonique de quelques mètres d'épaisseur. Le volume des deux calottes est tel qu'il a été estimé que leur fusion recouvrirait la planète d'une couche d'eau d'une trentaine de mètres de haut. Un des volcans, Olympus, détecté initialement depuis la Terre et bien caractérisé par la sonde *Mariner 9* en 1971, situé près du pôle Nord, haut de 25 km, présente un cratère de 82 km de diamètre empli de glace sur une épaisseur de 1 800 mètres. La sonde *Phoenix*, qui s'est posée sur le sol, y a creusé une tranchée de quelques centimètres de profondeur, dans laquelle elle a trouvé de la glace d'eau. On pense que de l'eau liquide provenant de la fusion de cette glace pourrait être présente à quelques kilomètres en profondeur. Les sondes placées en orbite ont confirmé ces conclusions en montrant des accidents de surface où devaient couler des rivières, et d'autres qui devaient contenir des lacs et un océan (cf. Encadré 13.2).

ENCADRÉ 13.2 LES ENGIN D'EXPLORATION DE MARS

La sonde spatiale *Mars Express* lancée en 2003 par l'Agence spatiale européenne (ESA) a été mise en orbite autour de Mars, avec pour objectif une caractérisation minéralogique de la surface de la planète, l'analyse de son atmosphère, et de l'interaction entre celle-ci et le vent solaire, l'étude du relief en surface et des structures du sous-sol, pour chercher la présence éventuelle d'eau et de glace. La sonde était équipée d'un radar *MARSIS* (*Advanced Radar for Subsurface and Ionosphere Sounding*) qui envoie des signaux dans le sous-sol : la mesure du temps A/R et de l'intensité des signaux qu'elle envoie permet de connaître la nature des matériaux rencontrés, et donne des indications topographiques. D'autres sondes, placées en orbite, étudiaient le relief, et des robots mobiles posés sur la surface ont analysé les roches présentes.

Les conditions actuelles en surface sont une température moyenne de $-66\text{ }^{\circ}\text{C}$, avec des écarts journaliers de plus de $100\text{ }^{\circ}\text{C}$, et surtout une pression de 630 Pa, environ 0,6% de celle présente sur Terre. L'atmosphère, bien qu'elle soit constituée à 96% de CO_2 , est très ténue (100 fois inférieure à celle sur Terre). Malgré la présence d'eau en grande quantité, la basse température fait que la pression de vapeur d'eau saturante est trop faible pour maintenir l'eau à l'état liquide en surface. Pour cela il faudrait une pression d'environ 2,105 Pa. La faible quantité de vapeur présente dans l'atmosphère précipite toutes les nuits d'hiver sous forme de givre. Il a été estimé que si cette vapeur condensait sur le sol en une fois, l'humidité produite serait quasiment imperceptible.

De nombreux arguments soutiennent l'hypothèse que Mars aurait perdu la majorité de son atmosphère en raison de sa faible gravité. Deux scénarios sont envisagés : soit il y a eu une atmosphère dense faisant intervenir un ou plusieurs gaz à effet de serre, et donc un climat tempéré durable et de l'eau à l'état liquide, soit les épisodes d'eau liquide ont été très sporadiques (associés à des impacts, des

bouleversements géologiques ?). Aucun argument n'étaye actuellement l'un ou l'autre scénario. La mission MAVEN (*Mars Atmosphere and Volatile Evolution*), du programme Mars Scout de la NASA, a pour but, grâce à l'exploration de la haute atmosphère et de l'ionosphère de Mars, de tenter de mieux comprendre le mystère de la disparition de l'atmosphère martienne et de son eau liquide. De nombreux résultats semblent indiquer un rôle déterminant joué par le vent solaire : en effet l'érosion de l'atmosphère augmente de manière significative lors des tempêtes solaires.

Si Mars a hébergé de la vie, celle-ci pourrait éventuellement encore exister en sous-sol, sous forme microbienne, ou au minimum y avoir laissé des traces. Certains modèles théoriques indiquent qu'une pression comprise entre 0,10 et 0,50 MPa de gaz carbonique aurait suffi pour qu'un effet de serre permette de conserver en surface une température supérieure à 0 °C, et donc de l'eau à l'état liquide. En s'appuyant sur ces bases, et sur les études des météorites martiennes tombées sur Terre, l'acharnement pour la quête d'une vie martienne ne cesse de passionner les chercheurs.

Des fossiles de bactéries sur Mars ? Si la majorité des météorites qui tombent sur Terre proviennent de la ceinture d'astéroïdes, certains, plus rares, résultent du choc d'un astéroïde avec Mars. On dispose aujourd'hui d'environ 260 météorites martiennes (dites SNC, d'après les initiales de lieux de chute des trois premiers : Shergotty [Inde, 1865], Nakhla [Égypte, 1911], et Chassigny [près de Dijon, 1815]). Sur celles-ci les indices quant à leur origine martienne sont indirects mais forts ; par contre les indices de la présence de bactéries fossiles qui seraient contenues dans ces roches sont très faibles et controversés. Pour simplifier, il est postulé que, lorsqu'une météorite s'échappe d'un corps céleste, elle emporte avec elle des traces des gaz de l'atmosphère qu'elle a traversée, emprisonnés dans des bulles vitreuses formées dans la roche durant sa fuite. L'atmosphère martienne différant de celle de la Terre, l'analyse de la composition chimique et isotopique des éléments contenus dans la roche peut

ainsi renseigner sur l'origine de la météorite. L'analyse des matériaux libérés par dégazage de la météorite de Shergotty a effectivement révélé une composition différente de celle de l'atmosphère terrestre, et identique à celle de l'atmosphère martienne déterminée *in situ* en 1976 par les sondes *Viking*. L'espoir est maintenant de trouver des traces de formes microbiennes dans les roches de cette météorite.

Des satellites de Jupiter habitables ?

En 1610, Galilée, cherchant d'autres lunes autour des planètes du Système solaire, en découvrit quatre autour de Jupiter, Io, Europa, Ganymède et Callisto, dites lunes galiléennes. Aujourd'hui, on a dénombré 80 satellites autour de cette planète. Les quatre lunes galiléennes ont été étudiées par les sondes *Voyager*, *Galileo* et *Juno*.

Io est un peu plus grande que notre Lune. D'après la densité des matériaux de sa surface (de l'ordre de $3,5 \text{ g/cm}^3$), elle serait formée de roches et non de glace comme on le pensait initialement. Sa caractéristique la plus remarquable est son activité volcanique, la plus importante de l'ensemble du Système solaire, avec 400 volcans actifs. Les sondes *Voyager* et *Galileo* ont permis de détecter un lac de lave, Loki Patera, correspondant à son plus grand volcan, de 200 km de diamètre, sur lequel ont été relevées des vagues de lave pouvant atteindre 100 m de haut. Des marées similaires à celles des océans terrestres, mais d'une amplitude bien supérieure, résultent de l'effet de la gravité de Jupiter. Le volcanisme intense, et la présence des lacs de lave, rendent peu probable la présence de vie sur ce satellite !

Europa a un diamètre de 3 100 km, soit environ un tiers de celui de la Lune. Son orbite se situe à la distance moyenne de 671 000 km de Jupiter. Sa température ne dépasse jamais $-160 \text{ }^\circ\text{C}$, vu sa distance au Soleil (780 millions de km). Sa surface est une croûte plate de glace, dont les dénivelés sont au maximum de 10 à 15 m. Aucun cratère d'impact, indiquant une collision éventuelle avec une météorite, n'est visible. Par contre la surface montre un réseau de fissures, interprétées comme des traces d'une présence d'eau à l'état liquide, similaire à un

phénomène connu en Arctique. La sonde *Galilée*, qui a effectué, en 1995, 35 révolutions autour de ce satellite, a permis de découvrir la présence d'une forte conductibilité électrique, qui serait due à l'existence d'un océan d'eau liquide profond, sous une croûte de glace. La quantité d'eau estimée pourrait être deux fois celle présente sur Terre. Des geysers ont été observés, suggérant que cet océan souterrain serait assez proche de la surface. Des observations faites par le télescope *Hubble* et la sonde *Galilée* indiquent que l'eau de ces geysers est riche en chlorure de sodium, postulant l'existence d'une circulation hydrothermale. Une hypothèse a été proposée suggérant que l'océan sous-glaciaire pourrait comporter un écosystème du type des sources hydrothermales terrestres, hébergeant éventuellement des organismes similaires à ceux des sites équivalents terrestres, avec la réserve que les organismes terrestres peuplant ces écosystèmes n'en sont pas autochtones.

Toutes ces caractéristiques font d'Europa un bon candidat où chercher la présence de vie.

Ganymède, avec des dimensions supérieures à celles de Mercure, est la plus grosse lune du Système solaire. C'est aussi le seul satellite de ce Système à posséder un champ magnétique ; en effet, tout comme la Terre, il possède un noyau de fer, responsable de ce champ magnétique qui, comme sur Terre, peut être à l'origine d'aurores boréales à ses pôles. La surface de Ganymède est recouverte d'une couche de glace épaisse d'environ 800 km, parsemée de nombreux cratères d'impacts recouverts de glace. Des mesures de conductivité électrique de son sous-sol suggèrent la présence d'un océan salé à l'état liquide, d'un volume supérieur à celui de l'ensemble des océans terrestres, piégé entre deux couches de glace. Des données fournies par le télescope *Hubble* détectent de violents changements de température en surface selon le moment de la journée : vers midi, au niveau de l'équateur, la chaleur est suffisante pour que la glace laisse échapper de faibles quantités de molécules d'eau. Des modèles informatiques indiquent que le fond rocheux sous la glace pourrait être en contact avec de l'eau salée liquide. Cette eau pourrait être enrichie en

éléments minéraux, une condition indispensable pour le développement d'une vie primitive.

Callisto, tournant à 1 800 000 km de distance de Jupiter, est sa lune galiléenne la plus lointaine. Tout comme de nombreuses autres, sa rotation est synchrone autour de sa planète (elle lui présente toujours la même face). Elle est constituée, approximativement pour moitié, de roche et de glace, avec un noyau composé de silicates. Sa surface ne présente pas des traces d'activité tectonique, mais montre de nombreux cratères. Celui de Valhalla, large de 3 000 km, est un cratère d'impact. Des études réalisées par la mission *Voyager* suggèrent la présence d'une fine couche d'eau en surface. Une atmosphère, très ténue (avec une pression en surface de l'ordre de traces), a été découverte grâce à une étude spectrométrique en infrarouge de la sonde *Galileo* : elle serait composée notamment de dioxyde de carbone et probablement de dioxygène. Il est très probable que Callisto contienne un océan salé épais de 250-300 km, maintenu à l'état liquide grâce à la présence d'une petite quantité d'ammoniac ou d'un autre composé à effet antigel. La présence de cet hypothétique océan rendrait possible l'existence de formes de vie microbiennes. Toutefois l'absence de contact entre cet océan et le noyau rocheux, prévenant la formation de monts hydrothermaux, est en défaveur de cette possibilité. Par contre, suite aux études de plusieurs sondes spatiales (*Pioneer 10-11*, *Galileo* et *Cassini*), Callisto serait considérée comme le corps le mieux adapté pour l'installation d'une base en vue de l'exploration du système jovien.

Des satellites de Saturne candidats pour la recherche de vie

Saturne, l'une des plus fascinantes planètes par ses gigantesques anneaux, abrite parmi ses lunes Encelade et Titan, les plus étudiées. La première est complètement recouverte de glace d'eau et la seconde d'une atmosphère de méthane et de diazote.

Encelade, découverte par la sonde *Cassini* en 2005, est en orbite au niveau de l'anneau le plus externe de Saturne. Son diamètre est

de 500 km, soit environ 7 fois moins que celui de notre Lune. Les images reçues de la sonde montraient, dans la région polaire sud, des geysers s'échappant de fissures, dont les jets sont propulsés à une vitesse de 400 m/s, et peuvent atteindre plusieurs kilomètres de haut. Ils contiennent de l'eau salée qui proviendrait d'un océan piégé sous la couverture de glace, sur une épaisseur de 20 km à l'équateur et 5 au pôle Sud. La nature des autres constituants présents dans ces jets est intéressante : la présence de silice et de molécules de CO_2 , H_2 et N_2 , et de composés organiques simples (méthane) et plus complexes (polymères formés de centaines d'atomes de carbone disposés en anneaux ou en chaînes) permettrait d'envisager une activité biologique, au moins du type « terrestre ». Encelade devient ainsi un lieu exceptionnel de notre Système solaire où aller chercher la vie.

Titan a été exploré par la sonde *Cassini* qui, après avoir parcouru 3 milliards de km en 7 ans, s'est posée à sa surface, et n'y a survécu que quelques heures. Ce satellite a une température de surface moyenne de $-179\text{ }^\circ\text{C}$. Le rayonnement UV qui y parvient est inférieur à celui reçu par la Terre, en raison de sa distance au Soleil. Son atmosphère, principalement du diazote, a une pression de l'ordre de 1 500 hPa. Des jets de N_2 et de H_2 s'élèvent dans l'espace, puis se condensent partiellement en nuages et brouillards qui retombent sur le sol. La surface, qui présente peu de cratères, est riche en méthane liquide. Titan pourrait posséder un océan d'eau souterrain, recouvert d'une couche de glace épaisse de 50 km. À l'exception de la Terre, Titan est le seul corps céleste du Système solaire à posséder des éléments liquides sur sa surface et dans des lacs et des mers. Ces liquides sont constitués d'hydrocarbures, dont du méthane et de l'éthane, deux composés qui sur Terre sont à l'état gazeux. Cette surface liquide, à $-179\text{ }^\circ\text{C}$, recouvre un océan d'eau glacée, donc non appropriée pour des réactions chimiques. L'atmosphère épaisse de Titan est composée à 98,4% de diazote, avec des traces d'éthane, de propane, de CO_2 et d'hydrocarbures. Il semble être unique en raison de la présence de molécules carbonées organiques complexes. L'ensemble de ces

caractéristiques suggère un site favorable à la synthèse de molécules prébiotiques, et donc peut-être à la présence de vie sous une forme pouvant nous réserver des surprises. Si vie il y a ou il y a eu sur Titan, il s'agirait d'un type nouveau, pour lequel le solvant des réactions biochimiques devrait être un/des hydrocarbures, et non l'eau de la biochimie terrestre.

Et Pluton ?

Avec une atmosphère de méthane et de monoxyde de carbone, et une température de -233 à -223 °C, Pluton ne semble pas l'endroit idéal où aller chercher de la vie, même sous une forme éloignée de celle connue sur Terre. La mission *New Horizons* de la NASA (2015), qui avait pour principal objectif l'étude de cette planète naine et de son satellite Charon, a fourni une riche documentation de photos de grand intérêt. Des montagnes de glace recouvrent cet astre, qui posséderait une activité tellurique. Selon certains experts, celle-ci pourrait maintenir, sous la glace de surface, une température compatible avec la présence d'eau à l'état liquide, et donc peut-être de vie.

ET AU-DELÀ DU SYSTÈME SOLAIRE ?

Le concept de système planétaire a été longtemps limité au seul système connu, celui gravitant autour de notre Soleil. Sa description a montré combien les corps qui le composent diffèrent entre eux, et a fait ressortir à quel point la Terre peut être considérée comme unique dans ce système, par ses caractéristiques physiques et climatiques, et la présence de sa biosphère. La question est depuis longtemps posée de savoir si cette « unicité » est un cas particulier de notre Système solaire, ou si des « jumelles » de la Terre existent autour d'autres étoiles. L'exploration de l'Univers lointain au cours de ces dernières décades a conduit à un bouleversement de nos connaissances, avec la découverte de systèmes planétaires évoluant autour de milliers d'étoiles. La découverte de ces exoplanètes permet

d'analyser sur des bases plus solides l'éventuelle existence d'autres « Terres » habitables.

La découverte des exoplanètes

Les exoplanètes peuvent être définies en première approximation comme des planètes externes à notre Système solaire, ou qui gravitent autour d'une étoile autre que notre Soleil. Il existe de nombreux systèmes où autour d'une étoile gravitent une ou plusieurs autres étoiles, et non nécessairement des planètes. Le critère du mouvement d'un corps autour d'un autre est donc inapproprié pour définir à lui seul une planète. Pour compléter cette définition, même approximativement, il faut avoir recours à deux autres critères : le type d'énergie interne de l'objet (les planètes, contrairement aux étoiles, étant dépourvues d'une fusion nucléaire interne), et l'histoire de sa formation.

Dans une étoile, la force de gravité comprime les gaz en son centre sous forme de plasma dense, où la température est de l'ordre du million de degrés Celsius, et la pression très élevée. Ces conditions, favorisant la collision à grande vitesse entre deux noyaux chimiques « légers », conduisent à leur fusion, créant ainsi des noyaux plus lourds et libérant de l'énergie. Ces réactions ne se produisent que dans des corps célestes très grands, d'une masse au moins 13 fois celle de Jupiter (1/100 de la masse solaire). Ceci permet, en fonction de leur masse, de séparer les objets célestes en deux catégories : ceux dont la masse est comprise entre 13 et 78 fois la masse de Jupiter, et ceux dont la masse est supérieure. Les premiers sont le siège d'une courte période d'activité thermonucléaire, puis deviennent des « naines brunes », intermédiaires entre planète et étoile. Le second type correspond à la définition d'une étoile, dans laquelle la fusion nucléaire de l'hydrogène perdure.

Le mécanisme conduisant à la formation d'un corps céleste est un autre critère permettant de distinguer planètes et étoiles. Une étoile résulte de l'effondrement d'un nuage interstellaire d'hydrogène et d'hélium gazeux. Les planètes correspondent soit à la condensation

de particules de matériaux minéraux et de glaces dans un disque, soit à la présence d'un noyau solide maintenant une zone de gaz (hydrogène et hélium) à sa surface, formant une planète gazeuse.

Peg51b, la première exoplanète découverte

C'est en 1994 que Michel Mayor et son étudiant Didier Queloz, de l'Université de Genève, ont découvert cette première exoplanète. Ce travail, publié un an après, leur valut le prix Nobel de physique en 2019. Peg51b se trouve à 50 années-lumière de nous. Sa détection a été réalisée à l'aide du spectrographe *Élodie* de l'Observatoire de Haute-Provence, grâce à une méthode indirecte dite de la vitesse radiale. Celle-ci consiste à mesurer le déplacement d'une étoile par rapport au centre de masse de son système étoile-planète(s) sous l'effet de l'attraction gravitationnelle de la/des planète(s) en orbite autour de cette étoile. Cette méthode permet aussi de calculer la masse de la planète et de connaître sa période de révolution.

Peg51b tourne autour d'une étoile du type de notre Soleil, Peg51, de la constellation de Pégase. D'après les critères en usage pour notre Système solaire, c'est une planète géante, avec ses 135 830 km de rayon et sa masse moitié de celle de Jupiter. Ce qui a surpris les astronomes est sa période de révolution, de 4,25 jours, qui supposerait une position proche de son soleil. Or les planètes géantes, du moins celles de notre Système solaire, sont positionnées loin de leur étoile. Le cas de Peg51b pourrait être expliqué par une migration vers son soleil au cours du temps. Des hypothèses sont en cours d'étude pour expliquer cette observation.

En 1992, William Borucki et son équipe soumettent à la NASA un projet de construction d'un télescope spatial, le futur télescope Kepler, dont le but serait de découvrir des exoplanètes par une méthode indirecte dite des transits : une étoile est observée en continu pour détecter d'éventuelles variations périodiques minuscules de sa luminosité, qui résulteraient du « transit » d'une planète entre elle et l'appareil de détection (cf. Encadré 13.3). Par exemple, dans notre

Système solaire, le transit de Vénus ou de Mercure est vu sur Terre comme de petits points noirs rampant au travers du Soleil. En 2001, David Charbonneau et ses collaborateurs (Université de Harvard) découvrent, grâce au télescope de Borucki, la première exoplanète, HD209458b, visible lors de son transit devant son étoile, HD209458. Cette étoile, semblable à notre Soleil et située dans la constellation Pégase, est à 150,5 AL du système solaire.

La mission spatiale Kepler

En 2009, la NASA a lancé le programme de recherche spatiale « Kepler », sous la responsabilité scientifique de W. Borucki. Ses objectifs étaient *« d'explorer la structure et la diversité des systèmes planétaires, de déterminer le pourcentage de planètes "terrestres" et de celles se trouvant dans ou près de la zone habitable d'une grande variété d'étoiles, leur distribution de tailles et de formes d'orbites, d'estimer le nombre de planètes dans les systèmes à plusieurs étoiles, et de déterminer la variété des tailles d'orbites, des masses et des densités des planètes géantes, et les propriétés des étoiles qui abritent des systèmes planétaires. »* La première constellation choisie fut celle du Cygne, localisée dans la Voie lactée.

ENCADRÉ 13.3 LE TÉLESCOPE SPATIAL KEPLER

Le télescope spatial Kepler est un satellite pourvu de panneaux solaires, mis sur une orbite autour du Soleil, où il effectue une révolution en 375,2 jours. De 95 cm de diamètre et 4,7 mètres de haut, il pèse 1039 kg. Son miroir de 1,4 mètre de diamètre présente un grand champ de vision qui lui permet d'enregistrer en continu la brillante d'une région donnée du ciel. Il est équipé de capteurs d'images CCD (*Charged Couple Device*), équivalant à une caméra numérique de 95 mégapixels. Il peut détecter une baisse de luminosité (un transit) de l'ordre d'un dix-millième d'intensité pendant une durée de quelques heures et se reproduisant de façon régulière, signalant le passage d'une planète en orbite de l'étoile concernée.

Des exoplanètes par milliers, des super-Terres et une variété de systèmes planétaires

Le nombre de nouvelles exoplanètes détectées était de 5 277 fin 2022. En début de 2023, le bagage de connaissances disponibles couvre l'observation des 150 000 étoiles du Cygne ; le nombre d'exoplanètes atteint alors 5 382, dont plusieurs dizaines ont une taille comparable à celle de la Terre. Elles appartiennent à 3 908 systèmes solaires, dont environ un tiers serait des systèmes planétaires multiples. Contrairement aux planètes de notre Système solaire montrant des types bien distincts, la mission Kepler, nous dit Stéphane Mazenet « ... a révélé un quasi-continuum de planètes, allant d'objets comparables par la taille à la Terre à plusieurs fois la masse de Jupiter, dans des configurations aussi variées qu'il est possible de l'imaginer. C'est probablement la révélation la plus saisissante de la mission Kepler... qui nous a révélé... que les planètes de "type terrestre" semblent... assez nombreuses et assez communes ». La quasi-totalité des étoiles observées a au moins une planète en orbite. Il y a donc plus de planètes que d'étoiles dans notre environnement galactique proche. Les spécialistes commencent seulement maintenant à esquisser des modèles pour comprendre ce que cet ensemble de données révèle.

Alors que l'ensemble des planètes de notre Système solaire se répartissent clairement en deux types, les telluriques et les géantes gazeuses, la diversité des exoplanètes s'avère bien plus étendue, comme le montrent les quelques exemples décrits ci-après.

Les **Jupiters chauds** sont des géantes gazeuses, comme Jupiter, mais dont les températures sont très élevées, pouvant atteindre 2 500-3 000 °C, en raison de leur proximité à leur étoile, supérieure à celle séparant Mercure du Soleil. Leurs périodes de révolution sont très courtes, de l'équivalent de quelques jours terrestres. Autre caractéristique de ces planètes, leur rotation synchrone avec leur étoile a pour conséquence, comme c'est le cas pour la Lune autour de la Terre, de présenter toujours le même côté à leur soleil.

Les **Mini-Neptunes** et les **Super-Terres** sont les types les plus fréquents ; ce peut être soit des planètes gazeuses, plus petites que Neptune, soit des planètes telluriques, de très grande taille.

Les **Mondes rocheux** sont plus semblables à la Terre ou à Mars, avec une surface solide, et éventuellement de petits océans ou une atmosphère.

Les **Mondes océaniques** sont pour l'instant des objets théoriques pour lesquels aucune observation ne permet de préciser la nature, et aucune « image » n'est disponible. Des hypothèses suggèrent qu'ils seraient constitués d'un noyau rocheux complètement recouvert d'un océan dont la profondeur pourrait atteindre des centaines de kilomètres.

TRAPPIST-1 : de la vie « proche » de nous, à 39 AL ?

TRAPPIST-1 est un système constitué d'au moins 7 exoplanètes (nommées TRAPPIST-1 b, c, d, e, f, g, h ; l'ordre des lettres correspond à leurs distances relatives par rapport à leur étoile). Celle-ci (initialement connue sous un autre nom), découverte en 1999 par l'astronome américain John Gizis et ses collègues (Université de Delaware, États-Unis), fait partie de la constellation du Verseau. Elle est distante de la Terre de 39 AL. Cette distance peut sembler bien grande si l'on compare à la distance de Neptune au Soleil (environ 0,00047 AL), ou bien petite, quasiment notre « banlieue », considérant que le rayon de la Voie lactée est de 52 850 AL. Trappist-1 est une étoile naine rouge ultra-froide. Cette catégorie, à laquelle appartiennent 80 % des étoiles de l'Univers, regroupe celles dont la masse est comprise entre 7,5 et 40 % de celle du Soleil, et la température entre 4 000 et 1 700 °K. Trappist-1 est invisible à l'œil nu, comme les autres planètes de ce type. Sa masse est d'environ 8 % de celle du Soleil. En 2015, l'astronome et astrophysicien Michaël Gillon et ses collaborateurs (Université de Liège) découvrirent, à partir de données obtenues par la méthode des transits avec le télescope belge *TRAPPIST* (d'où le nom de ce système) situé au Chili, un nouveau

système de trois exoplanètes, situées dans la ZH de leur étoile, de taille et température similaires à celles de la Terre. L'étude de leur composition atmosphérique est actuellement en cours. De nouvelles observations en continu de ce système, effectuées un an après avec le télescope spatial *Spitzer* de la NASA, ont révélé la présence d'au moins quatre autres planètes. Ce sont des corps rocheux, de même taille que la Terre. Leurs distances à leur étoile rappellent celle de Mercure au Soleil, mais leurs périodes orbitales sont seulement de 1,5 à 19 jours. Ces 7 planètes sont alignées sur un même plan orbital. Selon M. Gillon « ... *TRAPPIST-1 est le plus grand trésor de planètes de taille terrestre jamais détecté autour d'une seule étoile. C'est un système planétaire fascinant, non seulement par le nombre de planètes qu'il abrite, mais aussi parce qu'elles présentent des caractéristiques fort similaires à celles de notre Terre... TRAPPIST-1 apparaît comme un système planétaire d'une richesse incroyable. Son étude sera passionnante !... Et, qui sait, peut-être aurons-nous alors détecté des traces de vie sur l'une ou plusieurs d'entre elles ? Si c'est le cas, nous ne regarderons jamais plus les étoiles de la même façon...* » (Communiqué de presse de l'Université de Liège, 22 février 2017).

L'espoir de trouver une jumelle de notre Terre est donc grand, et peut-être celle-ci pourrait être habitée. Ce serait sans aucun doute la plus grande découverte de l'histoire de l'Humanité. Avoir trouvé de la vie dans quelque autre coin lointain de l'Univers, qui sait sous quelle forme, structure, physiologie, à partir de déductions des connaissances de l'histoire de notre planète et de ses habitants, cela conduirait-il enfin à fournir une réponse à notre question initiale : d'où venons-nous ?

ÉPILOGUE

Si tu veux progresser vers l'infini, explore le fini dans toutes les directions.

Wolfgang VON GOETHE (1749-1832)

Projetons-nous dans un vaisseau spatial de retour d'un voyage imaginaire dans l'espace lointain du Système solaire ! La Terre ne commencerait à être visible qu'en arrivant à proximité de Mars : un point lumineux dans l'obscurité, qui, avec un peu de chance, nous montrerait sa minuscule lune en orbite autour d'elle. Bien que nous soyons désormais relativement proches de notre planète par rapport aux distances parcourues, nous serions bien loin d'y poser le pied. Avec les vaisseaux spatiaux actuels, il nous faudrait encore au moins une année. Dans un peu plus d'une dizaine d'années, grâce aux nouveaux types d'engins, ce trajet pourrait être effectué en une quarantaine de jours ! Donc pour le moment nous ne pouvons que patienter, et en profiter pour feuilleter notre cahier de voyage, revivre les émotions liées aux lieux explorés. Même si, émerveillés et stupéfaits par la taille des objets de l'univers et les distances qui les séparent, une certaine déception nous étreint face à tant de mondes déserts, sans la moindre

trace de vie, du moins apparente. Certains paysages contemplés nous rappellent des environnements extrêmes terrestres : ils sont aussi peu accueillants. Pourtant sur Terre la vie s'y est développée, repoussant les limites du vivable toujours plus loin. La vie serait-elle absente dans l'Univers ? Sommes-nous, les Terriens, vraiment les seuls êtres vivants ? Biologistes et astronomes nous indiquent, les uns quelles sont les conditions nécessaires pour que la vie puisse se développer dans un lieu donné, les autres où dans l'espace ces conditions sont présentes. Ces précisions, bien sûr, n'impliquent pas que la vie existe automatiquement, ou même vraisemblablement, dès que les conditions appropriées sont remplies. Ils nous disent juste que parmi les 5382 exoplanètes découvertes à ce jour, moins de 1% sont à considérer habitables. Cependant des jumelles de la Terre ne devraient pas être tellement rares, si nous nous basons sur les estimations qu'il existerait au moins une planète par étoile dans notre galaxie. Nous imaginons déjà avec enthousiasme un futur voyage !

Mais d'ici-là il faut continuer à analyser ce que nous a appris ce voyage : une vie microbienne pourrait être confinée, au sein de notre Système solaire, sur Mars et/ou les satellites Europa, Ganymède ou Callisto de Jupiter, et Encelade ou Titan de Saturne. Mars est privilégiée pour plusieurs raisons : c'est la plus semblable à la Terre, la plus proche de nous, donc la plus facile à rejoindre. De fait des engins parcourent déjà son sol et récoltent des échantillons qui seront analysés sur Terre. Mais surtout, les connaissances déjà acquises incitent à penser que cette planète a très probablement été siège de vie dans le passé, et pourrait encore en cacher, au moins sous forme microbienne, dans son sous-sol. Réponse d'ici une décade ? Quant aux satellites cités ci-dessus, l'absence d'exploration directe de leur sol et d'analyses *in situ* limitent l'avancement des connaissances.

Et hors de notre Système solaire ? La recherche de vie sur des exoplanètes ne peut être effectuée, actuellement et qui sait pendant encore combien de générations, qu'à partir de données indirectes obtenues par des télescopes spatiaux.

Lors d'un prochain voyage « virtuel », nous pourrions peut-être nous exclamer « OUI, nous ne sommes pas seuls, nous avons rencontré d'autres êtres vivants ! ». Ce sera le début d'une nouvelle et aventureuse Épopée.

SITES INTERNET EN RELATION AVEC LES THÉMATIQUES DE L'OUVRAGE

(Ces sites sont en libre accès.)

Vivant, Univers, Terre, Matière : Le Journal du CNRS <https://lejournald.cnrs.fr>

Sciences de la Terre et de l'Univers : <https://planet-terre.ens-lyon.fr>

Espace : The European Space Agency : « <http://www.esa.int> » www.esa.int

Agences spatiales : www.agences-spatiales.fr ; NASA « <http://www.nasa.gov> » www.nasa.gov ; www.observatoiredeparis.psl.eu

Liste complète des exoplanètes : <http://exoplanet.eu>

Océan, Biodiversité marine et écosystèmes : Biodiversité : Office français sur la biodiversité : « <http://www.ofb.gouv.fr> » www.ofb.gouv.fr ; Flore : www.tela-botanica.org ; Flore mondiale : <https://identify.plantnet.org/f> ; Faune marine : WoRMS-World Register of Marine Species : www.marinespecies.org ; Recherche, expéditions océaniques : Fondation Taraocéan : <https://fondationtaraocean.org>

Océan et climat : www.ifremer.fr/fr

Pôles : Institut Polaire Français : <https://institut-polaire.fr>

Volcans : Association Volcanologique Européenne (LAVE) : <http://www.lave-volcans.com>

REMERCIEMENTS

Ce livre est le fruit d'un travail dans des domaines très éloignés les uns des autres, dont la maîtrise a exigé la collaboration et les suggestions de nombreux collègues et experts. La structure du livre a ainsi pris sa forme petit à petit grâce à ces interactions, et le contenu s'est enrichi à la suite de minutieuses relectures assurées par ces personnes tout au long de sa rédaction, jusqu'à aboutir à la forme qui est aujourd'hui proposée au lecteur. J'adresse ainsi mes plus vifs remerciements pour leur précieuse et stimulante collaboration à :

Pascale Bauda, microbiologiste, Professeur, Laboratoire interdisciplinaire des environnements continentaux, CNRS et Université de Lorraine ; **Josselin Bodilis**, microbiologiste, Maître de conférences, Université de Rouen ; **Émeline Bolmont**, astrophysicienne, Professeur, Directrice du Life in the Universe Center, Département d'Astronomie, Université de Genève ; **André Brack**, exobiologiste, Directeur de recherche émérite, Centre de biophysique moléculaire du CNRS, Orléans ; **Michel Segonzac**, écologiste, Attaché honoraire, Ifremer et Muséum national d'histoire naturelle, Paris ; **Franck Selsis**, astrophysicien, Directeur de recherche, Laboratoire d'astrophysique du CNRS, Bordeaux ; **Pierre Thomas**, géologue, Professeur émérite, École normale supérieure de Lyon.

À ma collègue, Françoise Joset, Professeur de génétique microbienne à Paris-Orsay et Marseille, j'exprime ma plus vive reconnaissance pour les stimulantes discussions nées au cours de l'élaboration de cet ouvrage et pour sa relecture des chapitres. Ses remarques et suggestions ont contribué à conférer à l'ouvrage sa forme définitive.

Tou(te)s erreurs, oublis ou imprécisions éventuellement présent(e)s dans l'ouvrage sont exclusivement imputables à son auteur.

Un remerciement particulier va à mon fils Lorenzo Paolozzi, physicien au CERN, Professeur au Département de Physique nucléaire et corpusculaire de l'Université de Genève : c'est lui qui, après tous les « pourquoi » et les curiosités de son enfance auxquels j'ai dû répondre, a maintenant donné des réponses à mes propres nombreuses questions sur les concepts de physique abordés dans cet ouvrage. Enfin, et malgré tout, un grand merci à ma femme, Patrizia Ghelardini, biologiste moléculaire, Centro Nazionale delle Ricerche, Rome, qui a écouté avec patience et non sans quelques rébellions le récit de ce projet, a vu s'ébaucher les idées, puis est devenue sa première « lectrice » et conseillère avant même que le livre n'ait vu le jour.

Tous mes remerciements aussi à Céline Espardellier, petite fille d'Alain Joset, membre des Expéditions polaires au Groenland de 1949 à 1951, qui m'a communiqué les lettres que celui-ci envoyait à ses enfants.

Last but not least, toute ma reconnaissance va à l'éditrice, France Citrini, pour avoir cru en ce projet et permis sa réalisation.