

Diversification de la biosphère après un impact de météorite (Acraman, Australie) au Néoprotérozoïque

Auteur : Calers, Vincent

Promoteur(s) : Javaux, Emmanuelle; Plumier, Jean-Christophe

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité approfondie

Année académique : 2019-2020

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/9860>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

Septembre 2020

Diversification de la biosphère après un impact de météorite (Acraman, Australie) au Néoprotérozoïque

Année académique 2019-2020



Vincent Calers

Sous la direction du Professeur Emmanuelle **Javaux**, au sein du laboratoire Early Life Traces & Evolution-Astrobiology du département de géologie, dans la Faculté des Sciences

Faculté des Sciences
Département Biologie, Ecologie, Evolution

Allée du six Aout 17B
4000 Liège
BELGIQUE

Travail de fin d'études présenté en vue de l'obtention du grade de Master en Biologie des Organismes et Ecologie à l'Université de Liège

Remerciements

Mes premiers remerciements s'adressent à ma promotrice Emmanuelle Javaux, pour tout d'abord m'avoir accepté en tant que mémorant et ensuite pour avoir su prendre le temps de répondre à mes questions durant ce travail. Je voudrais de plus la remercier pour sa contribution non négligeable à la relecture et amélioration de ce mémoire. Je tiens à remercier également l'ensemble des doctorants, postdoctorants, mémorant et le technicien Alexandre Lambion au sein du laboratoire Early Life Traces & Evolution-Astrobiology de l'Université de Liège de m'avoir accueilli et accompagné tout au long de mon mémoire. Je remercie particulièrement Marie-Catherine Sforza, Catherine Dumoulin, Yohan Cornet, Corentin Loron et Samuel Domino pour les moments de détente entre deux séances de travail.

Je remercie ensuite ma famille pour m'avoir écouté, épaulé par sa prise de nouvelles en ces temps particuliers. Un grand merci à mes amis des Homes du Sart-Tilman avec qui j'ai passé l'ensemble du confinement et qui ont toujours répondu présent à mon appel. Merci au Patro Sacré Coeur de Lens de m'avoir permis de m'évader en m'accueillant en tant qu'ancien animateur durant ce Camp. Merci à mes amis de l'Ordre du Peignoir pour leur soutien.

Je voudrais finalement remercier toutes les personnes ayant participé à la mise en forme, à l'apport d'idée et à la relecture de ce mémoire afin d'en améliorer le contenu.

Résumé

L'objectif poursuivi dans ce travail consiste à approfondir l'étude des causes de diversification des eucaryotes durant la période de l'Ediacarien (-635 à -542 Ma). Pour cela, nous analyserons l'hypothèse avancée par Kathleen Grey selon laquelle l'impact Acraman aurait un lien avec l'évolution et la diversification des acritarches sera analysée.

L'introduction consistera en une présentation du site d'impact et des éventuelles conséquences environnementales que celui-ci aurait causées à cette époque, suivie d'une description du bassin Officer et des différentes formations géologiques qui composent le site de forage étudié sera fait. Pour terminer cette partie, nous analyserons la biostratigraphie de l'Ediacarien d'Australie ainsi que celle présentée par des études récentes en Russie et Chine.

Les résultats sont axés sur l'étude de la diversité et des critères d'abondance/dominance avant et après l'impact au sein d'échantillons provenant du forage Munta-1 dans le bassin Officer en Australie. Ensuite, les données seront présentées et analysées afin de les comparer avec les résultats obtenues par Grey (2005). Une comparaison avec les assemblages d'acritarches de récentes études faites en Chine et en Sibérie sera réalisée. Enfin, nous apporterons une réponse quant au lien possible entre l'impact Acraman et la diversification des acritarches.

Table des matières

1. Introduction.....	4
2. Contexte géologique	6
2.1. L'impact Acraman : localisation et caractéristiques.....	6
2.2. Le bassin Officer	10
3. Biostratigraphie de l'Ediacarien d'Australie	13
4. Biostratigraphie de l'Ediacarien en dehors de l'Australie	17
5. Matériel et méthodes.....	22
6. Résultats.....	23
6.1. Taxonomie et description des taxons observés	23
6.2. Distribution et abondance des acritarches dans le sondage Munta-1.....	36
7. Discussion.....	42
7.1. Comparaison avec les travaux précédents sur la biostratigraphie de l'Ediacarien en Australie	42
7.2. Comparaison de la biostratigraphie de l'Ediacarien	45
8. Conclusion	47
9. Table des figures et tableaux.....	49
10. Bibliographie.....	51
11. Annexe.....	55

1. Introduction

L'apparition et la diversification de la vie eucaryote sont des étapes primordiales dans l'évolution du vivant. L'ère du Néoprotérozoïque (env -1000 à -542 Ma) est pressentie par bon nombre de scientifiques comme étant une période clé de cette évolution du domaine Eucarya. Elle fût marquée par des changements globaux qui ont certainement joué un rôle important ou prépondérant. Ceux-ci incluent notamment des fluctuations de la chimie océanique et atmosphérique, des changements dynamiques du climat et du cycle du carbone, la formation et la dislocation du supercontinent Rodinia, des innovations biologiques majeures telles que l'avènement de la biominéralisation, la photosynthèse, la prédation, la multicellularité plus complexe, ainsi que des glaciations affectant l'ensemble de la planète terre (Cohen & Riedman, 2018; Javaux, 2011; Javaux & Knoll, 2017; Loron et al, 2018 ; Riedman & Porter, 2016; Young, 2018). Au sein du Néoprotérozoïque, une succession de 3 périodes s'est opérée : la période Tonien (env -1000 à -720 Ma), la période Cryogénien (env -720 à -630 Ma) et la période Ediacarien (-635 à -542 Ma). L'Ediacarien fait suite à la dernière glaciation globale du Cryogénien, la glaciation marinoenne, qui a pris fin vers -635 Ma (Knoll et al, 2004)(figure 1). L'Ediacarien est connu pour le développement d'une première faune de métazoaires macroscopiques à corps mous (-570 à -539 Ma) dont les affinités sont discutées, et qui a disparu en majeure partie à la fin de la période, sans doute suite à un évènement anoxique et de compétition biologique (Darroch et al, 2018). Les algues macroscopiques se diversifient dans les océans. Cette période est également riche en microfossiles représentant des clades modernes d'eucaryotes, notamment les amoebozoaires (Porter & Riedman, 2019), et en biomarqueurs, des molécules fossiles indiquant une diversification des algues, puis des foraminifères et ciliés (Brocks et al, 2017). Une grande majorité de microfossiles sont cependant difficilement identifiables. Ces microfossiles sont appelés acritarches, il s'agit de fossiles de l'ordre de quelques microns à plusieurs centaines de micromètres, à paroi organique, et dont l'affinité biologique n'est toujours pas connue. Ils forment un groupe polyphylétique, au sein duquel certains acritarches ont été interprétés comme des kystes de phytoplancton eucaryote (Willman & Moczydlowska, 2011), de fungi (Loron et al, 2019), de possibles œufs de métazoaires (Cornet et al, 2019), de bactéries, ou microorganismes non-identifiés. Même si la plupart ne peuvent pas être identifiés, leur taxonomie rend possible des comparaisons et corrélations entre les différentes successions géologiques à travers le monde, afin de développer une biostratigraphie pour l'édicarien. Les critères taxonomiques d'identification et de classification des acritarches incluent la forme et la taille de la vésicule, la présence d'appendices et leur morphologie, la présence de structure de désenkystement, et les ornements à la surface des parois. L'évolution des techniques d'analyses et critères d'identification ont permis de classer certains de ces microfossiles parmi les eucaryotes (Javaux et al, 2003 ; Marshall et al, 2005). Une série de critères permet donc de différencier les eucaryotes des bactéries parmi ces acritarches, comme la présence d'ornementation, d'appendices, la complexité morphologique, la taille des cellules dans des formes multicellulaires, la complexité de structure de désenkystement, en combinaison avec la complexité de l'ultrastructure de la paroi organique, et la présence de biopolymères qui la compose (Javaux et al, 2004 ; Marshall et al, 2005 ; Javaux & Marshall, 2006). La taille seule n'est pas un critère suffisant car il existe des picoeucaryotes de 1-2 microns et des bactéries de plusieurs centaines de microns (Javaux et al, 2004).

Les données paléobiologiques australiennes montrent des changements rapides et importants dans les caractéristiques des assemblages de microfossiles au cours de l'Édiacarien. On observe une forte augmentation en taille, en nombre, en complexité morphologique et en diversité taxonomique des acritarches. En Australie, ces changements semblent apparaître tous à la suite de la chute d'une météorite il y a environ 580 Ma (Grey, 2005). Ce phénomène naturel est connu sous le nom « d'impact Acraman ». Les vestiges de l'impact sont toujours observables sur les affleurements ou en sondage, le cratère étant de nos jours occupé par le lac du même nom, ainsi que des dépôts caractéristiques (sphérules d'impact, brèches, ..). Un lien entre l'impact et la diversification des acritarches a été proposé par Grey (2005). Les analyses micropaléontologiques montrent deux assemblages distincts. L'« Ediacarian Leiosphere Palynoflora (ELP) » apparaît avant l'impact et suit la glaciation Marinoenne, tandis que l'« Ediacarian Complex-Acanthomorph Palynoflora (ECAP) » apparaît après l'impact (Grey, 2005). Cependant, d'autres études récentes d'assemblages en Chine (Liu & Moczydlowska, 2019) et Sibérie (Grazhdankin et al, 2020) suggèrent que ces assemblages ne sont pas forcément contemporains partout dans le monde (voir point 4. Biostratigraphie de l'Édiacarien en dehors de l'Australie).

Il existe des preuves géologiques concernant les effets de catastrophes naturelles sur la biosphère. Les grandes extinctions massives sont toutes causées par la conjonction de ces phénomènes comme du volcanisme intense, des épisodes anoxiques dans les océans, des changements climatiques et chutes de météorites, et ont eu des répercussions importantes sur l'évolution de la biosphère. La plus populaire est sans aucun doute celle du Crétacé/Tertiaire (KT) il y a environ 65 Ma. Cette extinction aurait causé la fin du règne des dinosaures et la dominance des mammifères. Les premières recherches scientifiques ont conclu que la cause de cette extinction était la chute d'une importante météorite (Alvarez et al, 1980). Plus tard, d'autres études ont démontré que le cratère de Chicxulub au Mexique sur la côte de Yucatan était la trace laissée par l'impact de cette météorite (par exemple Renne et al, 2013). Les 5 grandes extinctions connues ont eu lieu durant le Phanérozoïque mais peu d'informations existent sur les conséquences possibles de ces catastrophes durant le Précambrien. Grey (2001) s'est donc intéressé à la question et a émis l'hypothèse que l'impact d'une météorite aurait pu également conduire à une explosion biologique, c'est-à-dire une diversification brusque du nombre d'espèces avant le Phanérozoïque. L'impact d'Acraman aurait été une cause d'une de ces explosions précambriennes.

Ce travail participe à l'étude des causes de diversification des eucaryotes à l'Édiacarien. Il s'agit ici en particulier de tester l'hypothèse d'un lien éventuel entre l'impact Acraman et l'évolution et la diversification des acritarches. Pour ce faire, les variations de diversité et d'abondance des acritarches au sein d'une série sédimentaire du forage Munta-1 préservant le niveau de l'impact seront analysées avant et après le niveau d'impact. Ces données obtenues sur de nouveaux échantillons permettront de compléter le set de données publié précédemment et qui comportait uniquement des données de diversité. Les résultats seront ensuite comparés aux travaux précédents réalisés en Australie, et ailleurs dans le monde dans des séries édiacariennes.

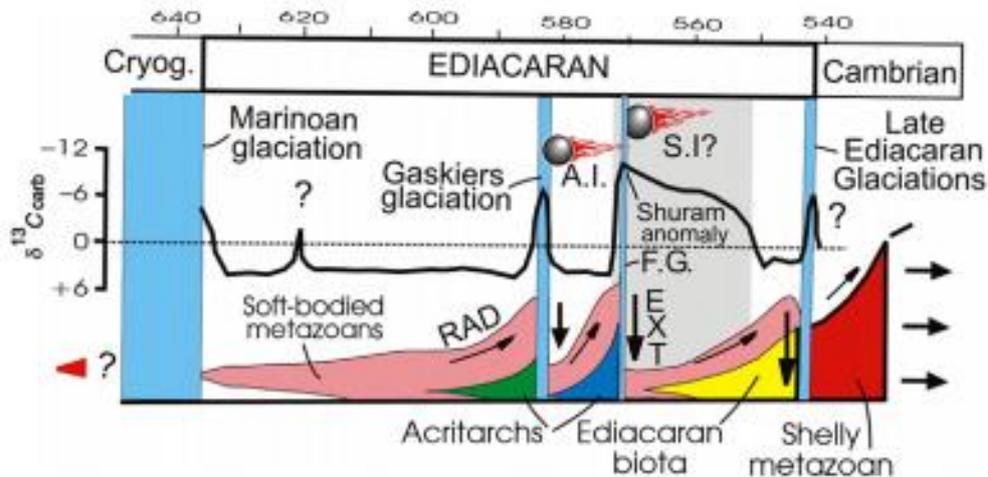


Figure 1 Résumé des changements environnementaux durant la période Ediacarien (le vert représente les léosphères, le bleu= les acanthomorphes ratio isotope carbone 13, A.I.= Impact Acraman, EXT= événement d'extinction, RAD= radiation biologique, S.I.= impact présumé)

2. Contexte géologique

2.1. L'impact Acraman : localisation et caractéristiques

L'impact Acraman s'est produit dans ce qui se trouve être aujourd'hui le Sud de l'Australie (Figure 2 et Figure 3). En effet, la disposition des plaques continentales ont vu leur assemblage modifié tout au long de l'histoire du fait de leur mouvement constant. Au commencement de l'ère Néoprotérozoïque la lithosphère continentale se présentait sous l'aspect d'un supercontinent nommé Rodinia (Meert & Torsvik, 2003). Il a commencé à se scinder en plusieurs continents de taille inférieure vers - 750 Ma pour donner des supercontinents transitoires comme la Pannotia ou le Gondwana. Plus tard durant le Carbonifère (-360 Ma à -300 Ma), ces fragments se rassemblent pour former la Pangée qui regroupera l'ensemble des terres émergées au Permien. Il est considéré comme le dernier supercontinent ayant existé et se disloqua à la fin du Trias (-200 Ma) pour donner les différents continents que nous connaissons aujourd'hui. A l'époque de l'impact Acraman, il y a 580 millions d'années, c'est donc la Pannotia qui était représentée et cette configuration faisait que l'Australie était conjointe à l'Inde, l'antarctique et le Sud de la Chine (figure 4) (Pant & Dasgupta, 2017).

Les vestiges de l'impact d'Acraman sont situés dans la chaîne de volcans des Gawler, en Australie du Sud (Figure 2). Il s'agit de la plus grande structure géologique du continent. Des preuves de la puissance de l'impact se trouvent dans les éjectas de celui-ci. D'anciennes études suggèrent que des roches retrouvées à plus de 400 km de la zone d'impact seraient issues d'Acraman (Baldwin et al, 1991). La disposition des masses continentales de l'époque indique que l'impact s'est produit à une faible paléolatitue égale à 12,58 N (Gostin et al, 2010). Cette localisation proche de l'équateur est facteur positif en faveur de l'idée selon laquelle l'impact Acraman aurait eu des répercussions sur l'ensemble des 2 hémisphères (Grey, 2005).



Figure 2 Localisation Acraman en Australie

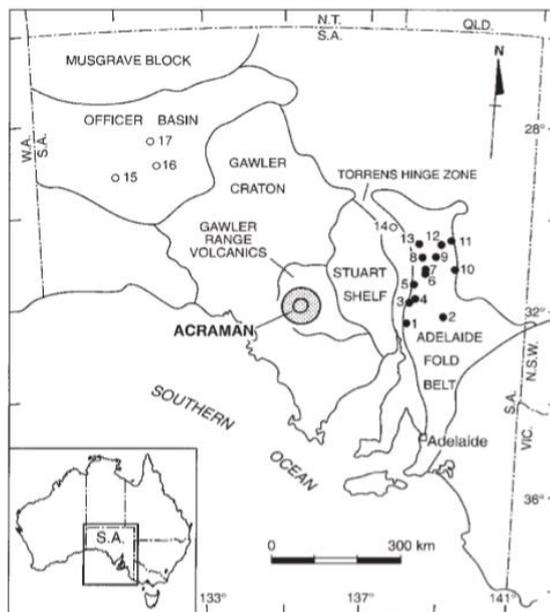


Figure 3 Zoom sur l'impact Acraman avec localisation du bassin Officer et du complexe Adelaide Rift- (Williams & Wallace, 2003)

580 Ma

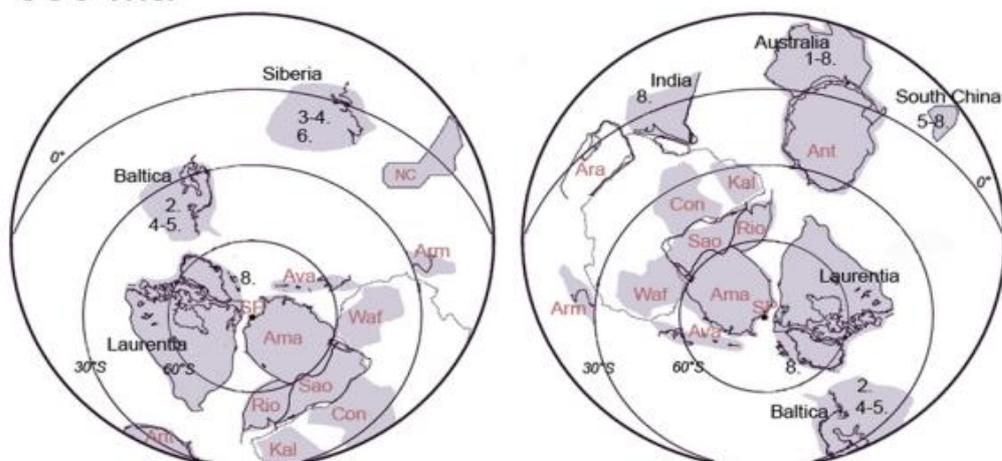


Figure 4 Disposition des plaques continentales durant l'Ediacarien-(carte modifié d'après Hyde et al., 2000; Li and Powell, 2001; Meert and Lieberman, 2004).

Le site présumé de l'impact présente toutes les caractéristiques morphologique, géophysique et métamorphiques d'un lieu de chute d'astéroïde. La roche montrant des particules fondues dévitrifiées, des minéraux brisés ou choc dans les cristaux de quartz sont autant de preuve d'un impact. D'autres indices existent comme un taux d'iridium anormalement élevé ou des fluctuations dans les ratios d'isotopes comme le carbone 13 (Grey, 2005). Dans l'observation de la couleur de la roche, l'impact est marqué par des reflets vert-pâle qui ressortent bien dans l'horizon dominé par le rouge-brun (Gravestock et al, 1997).

La datation d'impact se réalise avec de techniques comme l'analyse K/Ar et des expériences de fusion totale $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$. Ces datations fonctionnent sur le principe de détection de l'Ar radiogénique c'est-à-dire l'Ar issue de désintégrations nucléaires. Les études ont démontré que ces analyses situent l'impact Acraman vers -450 Ma (Baldwin et al, 1991 ; Williams & Wallace, 2003). Il s'agit de l'âge minimum supposé. L'étude de Walter et al. (2000) a utilisé comme technique de datation la variation isotopique de ^{13}C , le ratio entre les isotopes $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ et l'analyse au ^{34}S (sulfate). A la suite de cela, ils ont construit une échelle de temps du Néoprotérozoïque reprenant les diverses grandes perturbations comme les glaciations ou les impacts de météorite. Ils ont donc daté l'impact Acraman vers -580 Ma ce qui encore maintenant est l'âge de référence (Walter et al, 2000).

Il semble difficile de jauger avec précision les conséquences qu'aurait l'impact d'un bolide cosmique à la surface de la terre tant ces évènements de grande ampleur ne se produisent que très rarement. Les études de Chapman et Morrison (1994) et de Toon et all. (1997) ont tenté de prédire ces effets environnementaux en fonction de l'énergie dégagée par l'impact. L'étude de Williams & Wallace (2003) est arrivée à construire une classification intéressante à partir de données provenant de Toon et all. (1997). Elle est reprise dans le tableau 1.

Tableau 1 Effets environnementaux de l'impact d'un bolide avec la terre- (Williams & Wallace, 2003)

Impact energy (Mt)	Impact frequency (years)	Environmental perturbations
$c. 10^9$ $>10^7$	$>10^8$	Ocean surface waters may be acidified globally by sulphur. Blast and earthquakes cause regional damage (10^6 km ²). Tsunami cresting to 100 m and flooding 20 km inland can scour the coasts of the world's oceans. Global fires. Light levels drop so low from the smoke, dust and sulphate the vision is impossible.
10^6-10^7	up to 1.5×10^7	Dust and sulphate injections cause light levels to fall below those that can support photosynthesis. Fires occur over regions $>10^7$ km ² , further reducing light levels.
<i>Impact energy of 10^6 Mt is the nominal threshold for global catastrophe. Energy of the Acraman impact is 5.2×10^6 Mt for D_i of 40 km</i>		
10^5-10^6	up to 2×10^6	Lifted dust, sulphate, and soot from fires greatly exceed those of historical volcanic eruptions. The optical effects of sulphates and dust would be comparable with those of smoke generated by a nuclear war. Ejecta plumes may produce enough NO to destroy the ozone shield.
10^4-10^5	up to 3×10^5	Stratospheric water vapour injections and ozone loss become significant globally. An energy of 10^5 Mt is a conservative lower limit at which damage may occur beyond human experience.
10^1-10^4	$<6 \times 10^4$	Blast damage, earthquakes, fires and tsunami comparable with those of natural disasters in recent history, and (excepting tsunami) confined to areas $\leq 10^4-10^5$ km ² . Tsunami could affect entire ocean basins.
$<10^1$		Negligible hazard.

L'unité utilisée pour exprimer de telles puissances explosives est habituellement la masse équivalente en TNT pour trinitrotoluène. Cette mesure est notamment employée pour les armes nucléaires. Ces données montrent que pour des impacts dont l'énergie est au-delà de 10^6 Mt de TNT, les perturbations seraient d'une ampleur mondiale d'après Toon et al. (1997). Selon Chapman et Morrison (1994), ce seuil serait plutôt de 3×10^5 Mt. Néanmoins l'énergie dégagée par l'impact Acraman aurait été selon les estimations de $5,2 \times 10^6$ Mt, dans les deux cas la valeur estimée dépasse largement le seuil. D'après ces données, on pourrait en conclure qu'effectivement une crise biologique a pu être induite par l'impact d'une météorite en Australie il y a 580 Ma. De telles affirmations doivent cependant être nuancées par le nombre de facteurs nécessaires à l'obtention de l'énergie d'impact. Les scientifiques ont utilisé l'équation suivante : $D_t = 0,64(Y/rt)^{1/3.4} (v_a/v_i)^{0.1} (\cos \xi)^{0.5} (r_i/rt)^{0,083}$ km où D_t est le diamètre de la cavité transitoire, Y est l'impact énergie en mégatonnes de TNT (Mt), v_a est une vitesse d'impact nominale, v_i est la vitesse réelle de l'élément de frappe, r_i est l'élément de frappe densité, r_t est la densité cible, et ξ est l'angle d'impact mesurée à partir de la verticale (Toon et al, 1997). Un D_t de 40 km permet d'obtenir ce chiffre de $5,2 \times 10^6$ Mt.

Finalement, l'impact d'Acraman aurait été la conséquence d'un astéroïde de 4,7 km de diamètre ayant une densité de 3500 kg par m³ et se déplaçant à 25 km s⁻¹. Il aurait conduit à des injections de poussières et de sulfates dans l'atmosphère qui ont fait chuter le niveau de lumière atteignant le sol en dessous du seuil minimal pour la réalisation de la photosynthèse. L'impact aurait également produit des éjections de roches en fusion sur de vastes régions et la fumée qui en résulte a réduit encore davantage les niveaux de lumière. Il aurait provoqué des tremblements de terre et tsunami, la possible destruction du bouclier formé par l'ozone (Gostin et al, 2010).

2.2. Le bassin Officer

La structure géologique de l'Australie durant le Néoprotérozoïque était relativement simple. Le territoire était dominé par 2 « depositional regimes », le « Superbassin Central » et le « Complexe Adelaide Rift » (Figure 5). Par la suite, les mouvements continus des plaques tectoniques ont provoqué, par des phénomènes d'érosion et/ou de soulèvement, la fragmentation de ces 2 complexes en bassins de taille inférieure (Preiss, 2000). Le bassin Officer dans lequel a été foré le sondage Munta-1 est l'un des produits de la fragmentation du Superbassin Central. Les acritarches australiens sont particulièrement bien conservés grâce aux premières successions de sédiments qui se sont déposés au Néoprotérozoïque et plus précisément durant l'Ediacarien. Celles-ci sont composées de roches silicatées à grain grossier et à grain fin qui procure un environnement idéal à la conservation des microfossiles (Grey, 2005).

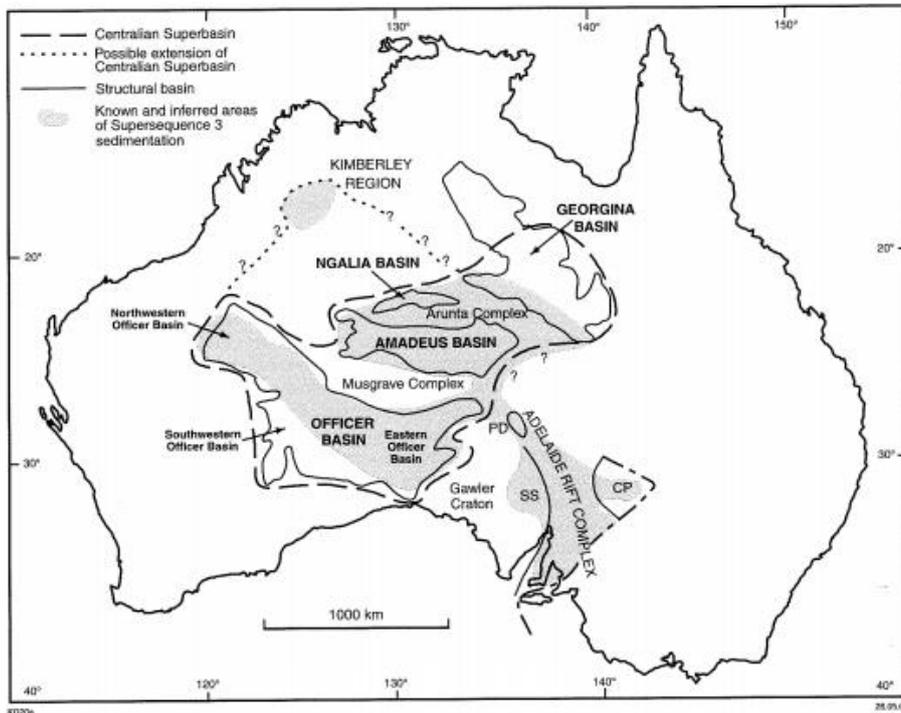


Figure 5 Localisation et structure du Superbassin Central ainsi que de Complexe Adelaide Rift-(Grey,2005)

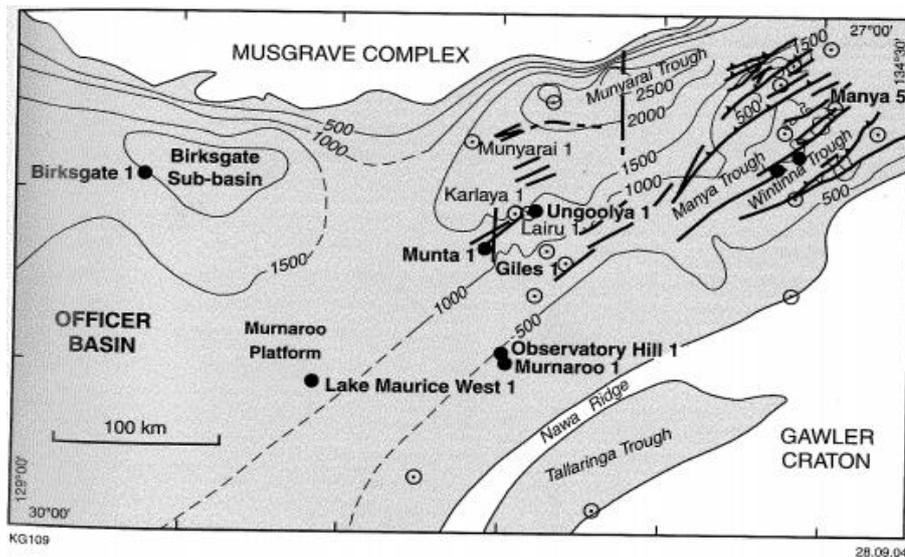


Figure 6 Eastern Officer avec localisation des sondages-(Grey, 2005)

Le bassin Officer est la partie sud du Centralian superbassin, se trouve dans le Sud-Ouest de l'Australie. Il est divisé en 2 régions, à l'est, le « Eastern Officer Basin » et à l'ouest, le « Western Officer Basin » subdivisé en une partie nord et une partie sud. Le sondage Munta-1 étudié dans ce travail est localisé dans le « Eastern Officer Basin » (Figure 6). L'aire de répartition du bassin Officer est d'environ 450 000 km². Il est délimité au Nord par le Complexe Musgrave, à l'Ouest par le Craton d'Yilgarn et à l'Est par la Craton de Gawler dans lequel est localisé l'impact d'Acraman (Grey, 2005).

Les formations géologiques

Les différentes formations qui composent la série sédimentaire du Eastern Officer basin se distinguent les unes des autres par des critères lithostratigraphiques et des interprétations sismiques. La région Orientale du bassin Officer contient pas moins de 56 sites d'explorations minières et pétrolières dont seuls 30 dépassent une profondeur supérieure à 500 m. Parmi ceux-ci, tous n'atteignent pas les successions édiacariennes pour lesquelles une profondeur de plus de 2000 m est parfois nécessaire, comme dans le cas du sondage Munta-1 (Grey, 2005).

L'ensemble des formations géologiques de la période édiacarienne de cette région sont regroupées au sein du Groupe Ungoolya. On y retrouve successivement les formations Murnaroo, Dey Dey Mudstone, Karlaya Limestone, Tanana, Munyarai et finalement la Formation Narana (Figure 7). La brève description de ces formations d'un point de vue lithologique et palynologique présentée ci-dessous est principalement basée sur Grey (2005) et Morton (1997). Les formations du Cryogénien et du Cambrien ne sont pas présentées car ne sont pas étudiées dans le présent travail.

La Formation Murnaroo : Elle est principalement composée de grès gris-vert pâle et de ciment à base de silice ou rarement de carbonate. La roche peut apparaître d'aspect rouge-brun là où une oxydation a lieu. Des grains de quartz sont fréquemment observés. Dans Munta-1, cette formation présente une épaisseur de 105m avec un sommet situé à -1973 m. D'un point de vue palynologique, les microfossiles provenant de cette formation sont peu fréquents et sont uniquement des leiosphères (microfossiles sphériques à paroi lisse, sans ornementation).

La Formation Dey Dey Mudstone : La partie inférieure est formée de mudstone rouge-brun et gris-vert séparées par des couches de dolomites. La partie supérieure quant à elle est composée d'un mélange de siltite, dolomite et calcaire avec des conglomérats de mudstone. Son épaisseur dans Munta-1 est d'environ 300 m (de -1973 m à -1675 m). Cette formation recouvre les aires de répartition de 2 zones d'assemblages Lj/Lc (*Leiosphaeridia jacutica* - *Leiosphaeridia crassa*) et Ab/Am/Gp (*Appendisphaera barbata* - *Alicesphaeridium medusoidum* - *Gyalosphaeridium pulchrum*) qui seront décrites plus précisément au point « Biostratigraphie d'Australie ». On y retrouve donc un assemblage varié avec à la fois des leiosphères et des acanthomorphes.

La Formation Karlaya Limestone : la roche est composée principalement de calcaire micritique avec des couches de mudstone limoneux. Dans Munta-1, la formation est également divisée en 2 sections séparées par de la roche calcaire. Chacune de ses sous-unités contient du schiste gris foncé à des concentrations avoisinant les 30 à 40%. Il s'agit de la plus petite formation en termes d'épaisseur avec environ 60 m (-1675 m à -1614 m). L'assemblage qui lui y est associé est l'Ab/Am/Gp. D'après Grey (2005), les acritarches présents seraient les mêmes que ceux de Dey Dey Mudstone qui sont néanmoins distribués de manière plus éparse. Il n'y aurait toutefois pas de trace de leiosphères.

La Formation Tanana Formation : Elle est composée d'un mélange de calcaire, siltite et en moindre quantité de grès. La couleur peut varier du rouge-brun au gris-vert en fonction de la teneur en l'un ou l'autre composant (Morton, 1997). Cette formation se démarque des autres par une augmentation importante du nombre d'acritarches identifiés. Elle regroupe 3 assemblages différents l'Ab/Am/Gp, Tc/Sr/Vi (*Tanarium conoideum* - *Schizofusa risoria* - *Variomargosphaeridium litoschum*) et Ti/Cg/Mp (*Tanarium irregulare* - *Ceratosphaeridium glaberosum* - *Multifronsphaeridium pelorium*). C'est également la plus grande des formations présentes sur Munta-1 avec près de 460 m d'épaisseur (de -1614 m à -1152 m).

La Formation Munyarai : La Formation est formée de siltites calcaire grises à gris foncé. Elle n'apparaît pas au sein de Munta-1 et les assemblages d'acritarches qui lui sont associés ne sont pas encore clairement connus. On la retrouve dans le sondage Munyarai 1 également dans le bassin Officer (figure 5). Des acritarches ont été identifiés dans ce sondage par Gravestock et al. (1997). Ils appartiendraient à l'assemblage AAM 4 avec comme espèce clé *Ambiguaspora parvula*. Il s'agit donc encore ici d'acanthomorphes.

La Formation Narana : Dans Munta-1, elle est composée de mudstone et de marne de couleur alternant le gris et le vert. Il s'agit de la dernière Formation du sondage dont les limites inférieures et supérieures sont respectivement situées à -1152 m et 900 m de profondeur. Des études précédentes sont en désaccord quant à la palynoflore qu'on y trouve. Gravestock et al. (1997) décrit les acritarches présents dans cette formation dans le bassin Officer comme appartenant aux acanthomorphes de l'assemblage AAM 4 alors que d'autres suggèrent une domination des sphéromorphes (Jenkins et al., 1992). Grey (2005) indique, quant à elle, une absence de données pour cette formation dans le sondage Munta-1 mais la présence de filaments, de matières organiques et de sphéromorphes dégradés.

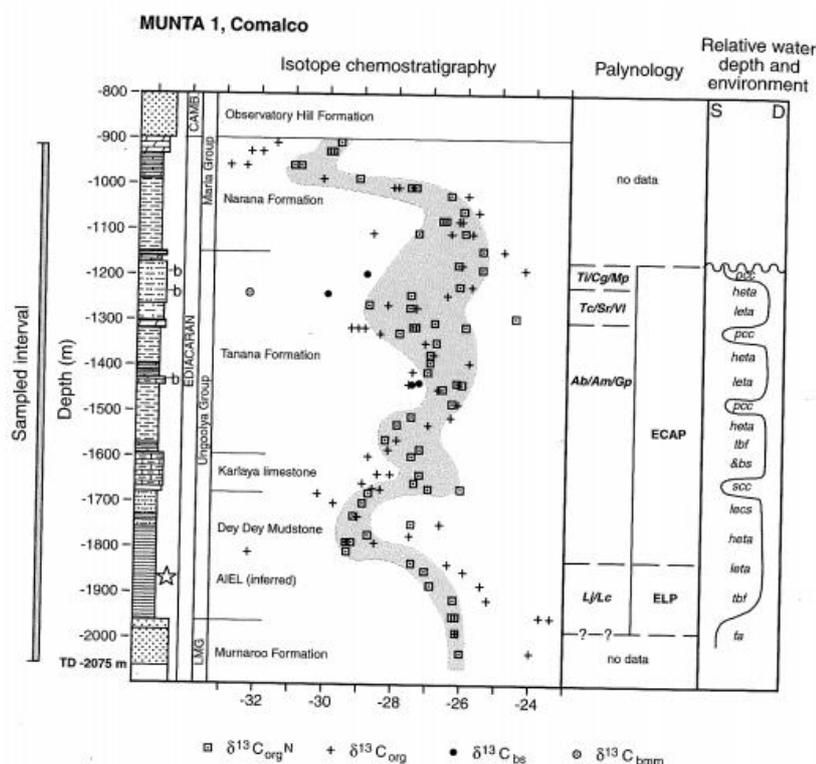


Figure 7 Succession stratigraphique de Munta-1 avec les différents assemblages palynologiques-(Grey, 2005)

La Figure 7 permet également de mettre en avant une autre méthode de stratigraphie, celle de la chiostratigraphie qui compare les variations isotopiques du rapport entre les isotopes stables du carbone 12 et 13 ($^{13}\delta\text{C}$) dans les carbonates et dans la matière organique, ou du strontium ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) dans les carbonates marins. En effet, la biostratigraphie permet un découpage temporel plus fin au sein de périodes délimitées par des systèmes de datation absolue basée sur la désintégration naturelle d'isotopes radioactifs en éléments stables comme l'uranium-plomb, le plomb-plomb, le rubidium-strontium, rhenium-osmium,... . La combinaison de ces différents outils peut permettre de corréler différentes successions géologiques à travers le monde, de révéler une modification du taux d'enfouissement de la matière organique et sédimentation, ou encore des événements majeurs tels que des extinctions de masse (Gravestock et al, 1997).

L'impact Acraman fait office de point de repère afin de permettre une corrélation entre les différents sondages dans le sud de l'Australie. La chiostratigraphie au ^{13}C permet de mesurer le ratio des isotopes de carbone qui varie en fonction de différents paramètres locaux ou globaux comme la productivité biologique ou des changements climatiques ou tectoniques qui modifient le taux d'enfouissement de la matière organique . Dans le cas où la roche se trouverait riche en ^{13}C cela peut signifier un taux élevé de dépôts de carbone organique lié aux organismes de l'époque et dans notre cas d'acritarches, ou correspondre à des événements globaux comme la glaciation marinoenne et l'excursion shuram (Figure 1). Les graphiques représentant les différents sondages australiens, comme dans la Figure 7, montrent tous 2 excursions négatives en ^{13}C plus importantes dans l'Ediacarien moyen. La première se produit dans la Formation Dey Dey Musdtone dans le bassin Officer ou dans la partie inférieure de la Formation Bunyeroo dans le Complexe d'Adelaide Rift (Gravestock et al, 1997). La seconde dans la Formation Tarana de Munta-1. Ces repères forment donc de bons outils de corrélation. Une diminution similaire en isotope de carbone a souvent été observée aux niveaux des horizons propres aux grandes extinctions de masse que la Terre a connu au cours de son histoire (McLaren & Goodfellow, 2003).

3. Biostratigraphie de l'Ediacarien d'Australie

L'Australie renferme des collections très bien conservées de microfossiles datant aussi bien de l'Archéen que du Protérozoïque. Les premières études datent des années 60 et portaient sur la micropaléontologie (aussi appelée palynologie pour les microfossiles à paroi organique) au sein du Complexe Adelaide Rift (Preiss, 1987). Elles ont démontré la présence de microfossiles dans les successions australiennes. Il s'en est suivi de nombreux relevés à travers les bassins Officer, Amadeus, Georgina et Complexe Adelaide Rift. L'Australie devenait un centre important de la recherche de microfossiles datant du Protérozoïque (Grey, 2005).

Les scientifiques ont tenté d'établir une stratigraphie Ediacarienne à partir des microfossiles et ce sont Zang & Walter (1992) qui ont suggéré la possibilité de se baser sur les différents assemblages d'acanthomorphes (acritarches avec appendices). Cette biostratigraphie utilisant les acritarches a permis la construction de graphiques comparatifs reprenant ces assemblages, utilisable pour comparer et corréler plusieurs sondages australiens comme Munta-1, Rodinga 4, Murnarro 1, Observatory Hill 1, ... dans le bassin Officer. Il existe dorénavant des graphiques de corrélation reprenant les principaux sondages australiens permettant une analyse comparative entre les bassins Amadeus, Officer, Georgina et du Complexe Adelaide Rift (Grey, 2005). Le schéma de zonation

biostratigraphique sur lequel ce travail s'est appuyé provient de Grey (2005). Il repose lui-même sur les principes de base de la biostratigraphie palynologique édicté par Christopher & Goodman (1996) et sur les recommandations du Guide Internationale de Stratigraphie (ISG) de Hedberg (1976)(E.O.Roller & Riccardi, 1977).

Il existe 3 types principaux de biostratigraphie : la zonation par espèce index, la zonation par assemblage et la zonation par abondance. La première consiste à fixer un intervalle entre une limite inférieure et supérieure formées respectivement par l'apparition d'un taxon spécifique et sa disparition. La zone en question portera le nom de ce taxon. La seconde caractérise les différents niveaux qui la composent par un assemblage de microfossiles que l'on retrouve communément dans ceux-ci. La dernière utilise davantage les critères quantitatifs que les précédentes pour distinguer un niveau de ceux qui l'entoure (Christopher & Goodman, 1996).

Dans le cas des études sur les acritarches de l'Ediacarien australien, Kathleen Grey a choisi la zonation par assemblages. La zonation par espèce index nécessitait de connaître avec précision la distribution des espèces alors que la zonation par abondance ne peut être appliquée en raison des techniques d'extractions, de récupérations des échantillons qui varie considérablement d'un auteur à l'autre (Grey, 2005). Par contre, les données quantitatives (abondance) peuvent être utiles au sein d'une même étude, notamment en paléoécologie (par exemple Beghin et al, 2017) et viendront compléter les informations qualitatives (diversité et distribution dans le sondage) récoltées dans ce travail lors de l'analyse des échantillons.

Biozones d'assemblages

Le schéma ne contient que 2 assemblages distincts, la palynoflore dominée par des leiosphères (ELP) et celle dominée par des acanthomorphes (ECAP). La première est composée d'une seule biozone alors que la seconde en contient 4. L'ELP est largement répandue dans le protérozoïque, ce qui la rend inutile pour une datation relative précise. De plus, les acritarches qui la composent ont une morphologie simple qui rend difficile leur identification. Pour cette raison, l'assemblage *Leiosphaeridia jacutica* – *Leiosphaeridia crassa* ne peut être considéré comme une biozone à proprement parler. Les différentes biozones que compose l'ECAP sont définies en fonction de l'apparition de l'une des espèces clés propre à chacune d'entre elles. Ces espèces sont caractéristiques de la biozone c'est-à-dire qu'on les retrouve communément sans pour autant être restrictif à celle-ci. Ainsi pour chacune des biozones, 3 espèces ont été désignées (Grey, 2005). D'après Christopher & Goodman (1996), l'apparition de la première des espèces clés marque le début de la biozone. Leur distribution stratigraphique est résumée ci-dessous et dans le tableau 2.

Tableau 2 Assemblage zones proposé par Grey (2005)

Palynoflore	Assemblage zone proposé
Ediacaran Complex Acanthomorph Palynoflora (ECAP)	<i>Ceratospaeridium mirabile</i> - <i>Distospaera australica</i> - <i>Apodastoides verobturatus</i> Assemblage zone (Cm/Da/Av)
	<i>Tanarium irregulare</i> – <i>Ceratospaeridium glaberosum</i> – <i>Multifronsphaeridium pelorium</i> Assemblage zone (Ti/Cg/Mp)
	<i>Tanarium conoideum</i> – <i>Schizofusa risoria</i> – <i>Variomargosphaeridium litoschum</i> Assemblage zone (Tc/Sr/Vl)
	<i>Appendisphaera barbata</i> – <i>Alicesphaeridium medusoidum</i> - <i>Gyalosphaeridium pulchrum</i> Assemblage zone (Ab/Am/Gp)
Ediacaran Leiosphere Palynoflora (ELP)	<i>Leiosphaeridia jacutica</i> – <i>Leiosphaeridia crassa</i> Assemblage zone (Lj/Lc)

Assemblage zone (Lj/Lc) : *Leiosphaeridia jacutica* – *Leiosphaeridia crassa*

Cet assemblage apparaît dans les niveaux justes au-dessus des caps carbonates. Cette couche est composée de roche carbonatée (calcaire et/ou dolomite) et recouvre les sédiments qui sont produits lors d'un épisode glaciaire important. Par rapport à d'autre roche calcaire, ils sont généralement appauvris en ^{13}C (Kennedy et al, 2001). Dans le cas présent, elle semble indiquer la fin de la période glaciaire Marinoenne il y a 635 Ma. L'apparition de *Leiosphaeridia jacutica* et la présence de *Leiosphaeridia crassa* marque le début de la biozone mais il n'est pas rare de trouver d'autres leiosphères comme *L. minutissima* et *L. tenuissima*. Au niveau de la distribution stratigraphique, l'assemblage est associé dans Munta-1 à la partie inférieure du sondage jusqu'à la moitié de la formation Dey Dey Mudstone (Grey, 2006).

Assemblage zone (Ab/Am/Gp) : *Appendisphaera barbata* – *Alicesphaeridium medusoidum*- *Gyalosphaeridium pulchrum*

L'apparition de l'assemblage est attribuée à la présence d'*Appendisphaera barbata*. Cette biozone marque également le début de l'ECAP dans les sondages Munta-1 et Rodinga 4. Les espèces *Alicesphaeridium medusoidum* et *Gyalosphaeridium pulchrum* complètent l'assemblage et sont aussi utilisées pour déterminer le début de l'ECAP. Dans certains échantillons, *G. multispinosum* peut remplacer *G. pulchrum* au sein de la biozone. Cet assemblage dans Munta-1 peut s'associer à plusieurs autres taxons comme *Appendisphaera minutiforma*, *Archaeotunisphaeridium fimbriatum*, *Ericiasphaera fragilis*, *Tanarium pluriprotensum* et *Tanarium araithekum*. Dans Munta-1, l'assemblage est présent dans la seconde moitié de la formation Dey Dey Mudstone, à l'ensemble de la formation Karlaya Limestone et finalement à la partie inférieure de la formation Tanana (Grey, 2005).

Assemblage zone (Tc/Sr/VI) : *Tanarium conoideum* – *Schizofusa risoria* – *Variomargosphaeridium litoschum*

La base de la biozone est fixée à l'apparition de *Tanarium conoideum* même si *Schizofusa risoria* peut apparaître avant, notamment dans Munta-1. A propos du troisième taxon clé de l'assemblage, *Variomargosphaeridium litoschum*, il est généralement assez commun dans la biozone d'après Grey (2005). C'est dans la partie supérieure de la formation Tanana que l'assemblage est présent dans Munta-1 (Grey, 2005).

Assemblage zone (Ti/Cg/Mp) : *Tanarium irregulare* – *Ceratosphaeridium glaberosum* – *Multifronsphaeridium pelorium*

Tanarium irregulare marque le début de l'assemblage, pour ce qui est de *Ceratosphaeridium glaberosum* et *Multifronsphaeridium pelorium*, leur présence est moins commune. Cette biozone montre une augmentation de la complexité morphologique des acritarches. La forme et la dimension des vésicules et des processus deviennent plus élaborées qu'auparavant. On voit apparaître des processus ouverts vers l'intérieur de la vésicule ou encore des vésicules présentant un nombre impressionnant de processus. La distribution stratigraphique de cet assemblage dans Munta-1 est la partie supérieure de la formation Tanana pour sa base. Quant à sa limite supérieure, elle n'est pas définie dans ce sondage pour cause de troncature de la Formation Narana (Grey, 2005).

Assemblage zone (Cm/Da/Av) : *Ceratosphaeridium mirabile* - *Distosphaera australica* - *Apodastoides verobturatus*

Ce dernier assemblage commence par la présence de *Ceratosphaeridium mirabile* qui est facilement reconnaissable à sa vésicule granuleuse et à son unique et large processus. Cette biozone montre la plus grande diversité morphologique parmi les assemblages reconnus pour décrire le Néoprotérozoïque. On y trouve des acritarches dont l'aspect est relativement simple comme les *Ceratosphaeridium* ou au contraire des formes complexes comme *Archaeotunisphaeridium fimbriatum* ou *Labruscasphaeridium intertextum*. Cette

biozone n'est pas observable au sein de Munta-1 mais il est néanmoins présent dans le Bassin Officier dans Observatory Hill 1 (Grey, 2005).

Les biozones assemblages par Zang (1994)

Le Bassin Officier a été le lieu de plusieurs études après 1980, visant les acritarches du Néoprotérozoïque. Elles ont permis la compréhension et la modélisation des successions de dépôts au sein du bassin Officier (Gravestock et al, 1997). Les recherches ayant eu un impact important sont celle de Zang (1994). A la suite de travaux basés sur des centaines d'échantillons, il établit une liste de 8 assemblages d'acritarches Ediacarien. Ces biozones répondent au même critère qui sera énoncé peu de temps après par Christopher & Goodman (1996) c'est-à-dire l'apparition des espèces clés marque le début de l'assemblage. Ce nombre a ensuite été réduit à 6. L'ensemble des biozones sont repris dans le tableau 3 Nous pouvons y voir qu'il comporte également 2 assemblages propres aux successions cambrienne (AAC1-AAC2) et 2 aux successions ordoviciennes (AA01-AA02) (Gravestock et al, 1997).

Tableau 3 Assemblages zones proposé par Zang (1994)

Zang (1994, 1995a,b assemblages)	'Giles'	'Manya'	1,2,3	4	5	6				
New assemblage names	AAW1a	AAW1b	AAM1	AAM2	AAM3	AAM4	AAC1	AAC2	AAO1	AAO2
Genus/species										
<i>Amadeusphaeridium cyathospora</i>		k								
<i>Ambiguaspora parvula</i>						k				
<i>Comasphaeridium magnum</i>				k						
<i>Comasphaeridium strigosum</i>							k			
<i>Cymatiosphaeridium kullingii</i>	k									
<i>Goniosphaeridium cebrum</i>					k					
<i>Unispinosphaeridium</i> n.sp.			k							
<i>Hocosphaeridium scaberfacium</i>					k					
<i>Leiofusa squama</i>									k	
<i>Petaloferidium</i> sp.									k	
<i>Skiagia</i> spp.							k			
<i>Tongzia meitana</i>										k
<i>Trachystrictosphaera aimika</i>	k									
<i>Trachystrictosphaera vidalii</i>	k									
<i>Unispinosphaeridium willouranum</i> gen et sp nov.		k								

k=Key first appearance species

Les espèces représentées dans le tableau 3 ont plus tard subi une révision de leur taxonomie. Par exemple *Hocosphaeridium* qui est l'espèce clé de la biozone AAM3 est repris dans Grey (2005) sous le nom de *Tanarium* ou encore le genre *Amadeusphaeridium* de AAW1b qui est apparenté à *Alicesphaeridium*. Une autre différence est le nombre d'espèces clés par assemblage. Dans Grey (2005), une biozone est représentée par 3 espèces clés là où dans Zang (1994), une seule pouvait suffire.

Les études menées par Willman et Moczydlowska (2008) dans le sondage Giles 1 situé lui aussi dans le bassin Officier, ont appuyé les changements d'assemblage établi par Grey (2005). Cette zonation biostratigraphique permettrait de réaliser une corrélation entre les différents sondages du bassin Officier mais aussi avec d'autres continents. Une corrélation globale des successions édiacarienne serait donc possible avec ces biozones. La répartition des acritarches de l'Ediacarien s'est avérée, à la suite des analyses des sondages à travers le monde, être globale grâce à la diffusion de certains taxons (Grey, 2005 ; Willman & Moczydlowska, 2006, 2008).

4. Biostratigraphie de l'Ediacarien en dehors de l'Australie

Il existe des biostratigraphies qui diffèrent de celle établie par Grey (2005). De plus en plus, les scientifiques tentent de généraliser au monde la biostratigraphie à l'aide d'acritarches. Si certaines espèces semblent être de bonnes candidates grâce à leur large distribution spatiale et leur courte distribution temporelle, l'élaboration d'une biostratigraphie mondiale n'est encore qu'à son stade d'ébauche. Les paragraphes suivants montrent les différents assemblages édiacariens décrits récemment en Russie et en Chine ainsi que les liens avec l'Australie, Baltica (paléocontinent qui comprend la Scandinavie, les Pays baltes et la côte méridionale de la mer Baltique, le nord-ouest de la Russie, la Biélorussie et le nord de l'Ukraine), la Sibérie, et l'Inde.

La Formation Keltmen-1 se situe dans le Nord-Ouest de la Russie (qui faisait partie du paléocontinent Baltica) (Figure 8). Le sondage pénètre dans les 2 unités délimitant l'Ediacarien : Ust-Pinega et Mezen. En dessous de ceux-ci, une nouvelle unité, l'Okos, a été daté par la technique Rb-Sr à ~ 810 Ma. Cette unité (-2910 m à -2780 m) est composé d'un mélange de siltite verdâtres et de grès limoneux gris-brunâtre. Elle contient les 2 premiers assemblages du sondage. L'assemblage I avec *Trachyhytrichosphaera aimika-Crinita unilaterata* et l'assemblage II faisant la jonction avec l'Ediacarien est lié à des léosphères simple (*L. crassa-jacutica*). L'unité Ust-Pinega (-2780 m à -2309 m) est composé principalement de mudstone et de grès avec sa partie inférieure enrichie en glauconite. Elle contient l'assemblage III qui contient des acanthomorphes tels que *Alicesphaeridium medusoideum-Cavaspina acuminata-Weissiella grandistella*. Enfin, le Mezen (-2309 m à -1880 m) formé de mudstone gris et de limon contient les assemblages IV (*Striatella coriacea-Oscillatiriopsis*) et l'assemblage V (*Tanarium conoideum*). Cette étude menée par Golubkova et al. (2015) a permis d'identifier pour la première fois des acanthomorphes Ediacarien des genres *Appendisphaera* et *Tanarium* en Sibérie. Cette découverte prouve que leur large distributions spatiale n'est pas encore parfaitement connue (Golubkova et al, 2015).

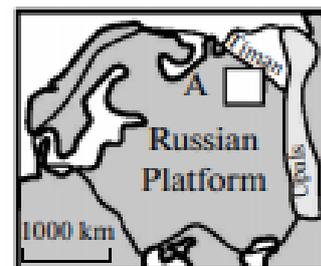
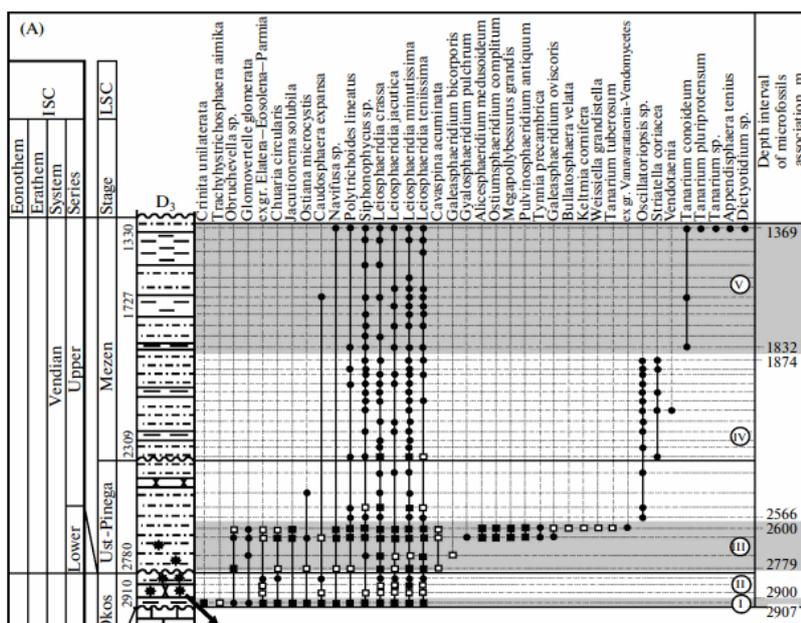


Figure 8 Lithostratigraphie, localisation et assemblages zones du sondage Keltmen-1 - (Golubkova et al, 2015)

La Formation de Doushantuo située dans les gorges du Yangtze (Figure 9) à notamment était étudiée par Young (2018). La formation est subdivisée en 4 membres aux caractéristiques lithologiques différentes. Le membre I forme la subdivision la plus basse et est composé d'une couche de 5 m d'épaisseur de dolomite. Le membre II présente une épaisseur de 60 à 140 m de schiste noir intercalé avec de la dolomite. Le membre III est lui aussi composé principalement de dolomite avec néanmoins de concrétion de roche siliceuse ou chert pour une épaisseur total de 40 à 60 m. Enfin, le membre IV est formé d'un schiste noir de 10 à 20m d'épaisseur avec des concrétions de dolomite. Auparavant la Formation Doushantuo était toujours associée à 2 assemblages. La biozone inférieure de *Tianzhushania spinosa* limitée au bas du membre II et la biozone supérieure de *Tanarium conoideum* - *Hocosphaeridium scaberfacium* - *Hocosphaeridium anozos* limitée au membre III. Cette attribution a été définie en utilisant des espèces dont la distribution géographique est cantonnée au Sud de la Chine ou dont la taxonomie ne permettait par une répartition intercontinentale. Grâce aux nouvelles découvertes et à la meilleure reconnaissance de la première / dernière apparition d'une espèce au sein d'un sondage, la biostratigraphie de la région fut renouvelée. Ce sont 4 assemblages qui ont donc été proposés, du plus ancien au plus récent : *Appendisphaera grandis*-*Weissella grandistella*-*Tianzhushania spinosa*, *Tanarium tuberosum*-*Schizofusa zangwenlongii*, *Tanarium conoideum*-*Cavaspina basiconica* et *Tanarium pycnacanthum*-*Ceratospaeridium glaberosum*. Comme pour l'Australie, le début d'un assemblage est marqué par l'apparition d'une espèce clé. Comme indiqué sur la Figure 9, la biostratigraphie nouvellement proposées par Liu & Moczydlowska (2019) se concentre dans les membres II et III.

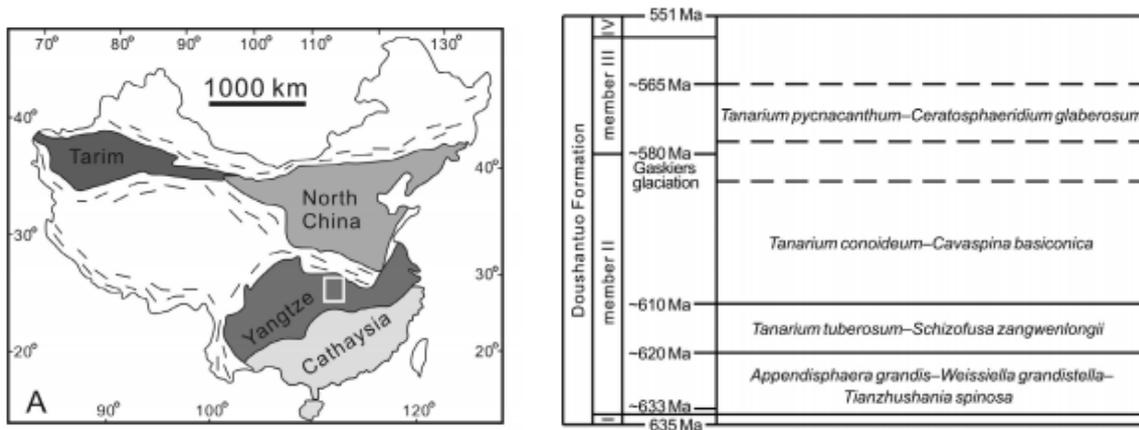


Figure 9 Localisation et biostratigraphie du sondage Doushantuo- (Liu & Moczydlowska, 2019)

Lors de l'enregistrement des espèces du sondage Giles 1 dans le bassin Officer en Australie, Willman et Moczydlowska (2008) ont établi le tableau 4 ci-dessous. Il permet une analyse simple de la dispersion de certains acritarches autour du globe. Les *Leiosphaeridias* sont présents partout, ce qui n'est pas le cas pour toutes les espèces. Un lien fort entre l'Australie (bassins Officer et Amadeus), la Sibérie, Baltica et le Sud de la Chine est évident. En excluant les léiosphères, 5 espèces sont communes avec le Nord-Est de l'Europe, 8 avec la Sibérie et 9 avec le Sud de la Chine mais seulement 1 espèce avec l'Inde et Baltica. Les genres *Appendisphaera* et *Tanarium* présentent une distribution relativement globale.

Tableau 4 Actuel paléogéographie des acritarches du sondage Giles-1 -(Willman & Moczydlowska, 2008)

Acritarch taxa present in the Giles 1 drillcore, South Australia	Australia	Baltica	Siberia	South China	India	Svalbard
<i>Alicesphaeridium medusoideum</i>	●	●				
<i>Apodastoides verobturatus</i>	●					
<i>Appendisphaera grandis</i>	●		●	●		
<i>Appendisphaera tabifica</i>	●		●			
<i>Appendisphaera tenuis</i>	●	●	●	●		
<i>Archaeotunisphaeridium fimbriatum</i>	●					
<i>Calyxia xandaros</i>	●					
<i>Cavaspina acuminata</i>	●	●	●	●		
<i>Cavaspina basiconica</i>	●		●	●		
<i>Ceratosphaeridium glaberosum</i>	●					
<i>Knollisphaeridium maximum</i>	●			●	●	●
<i>Labruscasphaeridium intertextum</i>	●					
<i>Leiosphaeridia</i> div. sp.	●	●	●	●	●	●
<i>Multifronsphaeridium pelorium</i>	●					
<i>Pennatosphaeridium chrysanthemoides</i>	●					
<i>Schizofusa risoria</i>	●					
<i>Simia nerjenica</i>	●	●	●	●		
? <i>Sinosphaera rupina</i>	●			●		
<i>Tanarium anozos</i>	●					
<i>Tanarium conoideum</i>	●		●	●		
<i>Tanarium pluriprotensum</i>	●			●		
<i>Tanarium pycnacanthum</i>	●					
<i>Tanarium tuberosum</i>	●		●●			

La Formation Oppokun est préservée dans le bassin de Lena-Anabar dans la région de Khastakhskaya en Sibérie (Grazhdankin et al, 2020) (Figure 10). Elle est comprise entre la Formation Mattaia (-2200 à -2310 m) et la Formation Turkut (-2600 à -2700 m). Sa composition est principalement faite de roches calcaires intercalés de shales contenant des microfossiles du même type que ceux identifiés en Chine. Ils sont appelé acanthomorphes de type Doushantuo-Pertatataka. Son intérêt résulte dans son âge qui se situe à la jonction entre l’Ediacarien et le Cambrien, entre 544 et 530 Ma. Des études récentes en Chine, Russie et Mongolie montre que certains ont survécu après l’évènement Shuram. Cette nouvelles étude en Sibérie remet en question la distribution temporelle des acritarches qui jusquelà étaient considérés comme absents des horizons supérieurs de l’Ediacarien, après l’évènement Shuram, mais qui ici coexistent avec des petites coquilles fossiles de type Cambrien préservés dans les calcaires (Grazhdankin et al, 2020). L’évènement Shuram dont l’âge est d’environ -570 Ma correspond à l’excursion négative des isotopes de carbone la plus importante de l’Ediacarien. L’importance des répercussions environnementales attribuées à l’évènement Shuram et même son origine font encore débat mais serait liée à des changements globaux dans la chimie océanique ou aurait une origine diagénétique. Un impact météoritique a aussi été proposé (Young 2018). Cependant la Formation Oppokun montre la stabilité de la diversité des acanthomorphes durant l’Ediacarien qui perdure après cet évènement (Grazhdankin et al, 2020). La Fm Oppokum de Sibérie contient des taxa communs au second assemblage d’acanthomorphes de la Fm Doushantuo en Chine, qui montre des taxa communs avec l’assemblage ECAP australien. Cependant les assemblages chinois et australiens sont plus vieux de plusieurs dizaines de millions d’années. Malgré des extinctions ou diversifications locales, les genres *Appendisphaera*, *Cavaspina*, *Eotylotopalla*, *Knollisphaeridium*, et *Tanarium* sont ubiquistes et survivent à l’évènement Shuram.

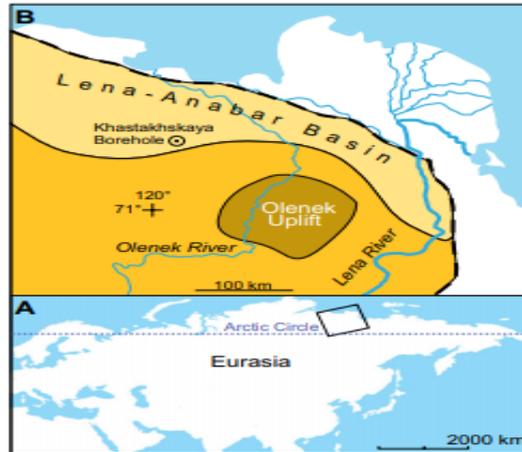


Figure 10 Localisation de la Formation Oppokun- (Grazhdankin et al, 2020)

La Figure 11 représente une comparaison entre la stratigraphie du sondage Munta-1 en Australie, la Formation Doushantuo en Chine et la Formation Oppokun. La Figure 12 montre une comparaison des différentes biozones d'assemblages d'acritarches entre ces successions en Australie (sondage Munta-1), en Chine (Formation Doushantuo) et en Sibérie (Formation Keltmen-1) (Grey, 2005 ; Liu & Moczydlowska, 2019 ; Golubkova et al, 2015). Ces figures montrent que si les âges correspondent aux principales formations de Munta-1, les biozonations des acritarches se trouvent être fort différentes de celles décrites par Grey (voir point 3. Biostratigraphie de l'Edacarien d'Australie).

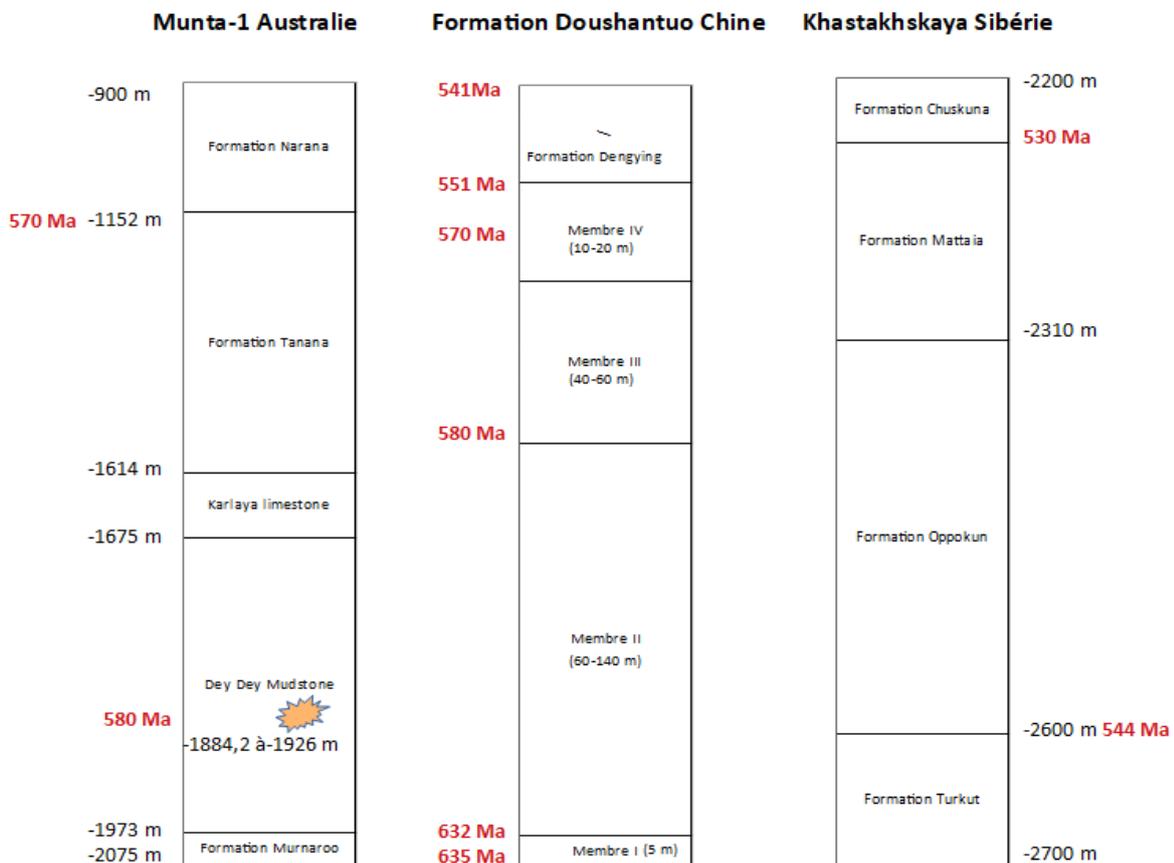


Figure 11 Corrélation des formations entre l'Australie, la Chine et la Sibérie- (modifié à partir Grey, 2005; Liu & Moczydlowska, 2019; Golubkova et al, 2015)

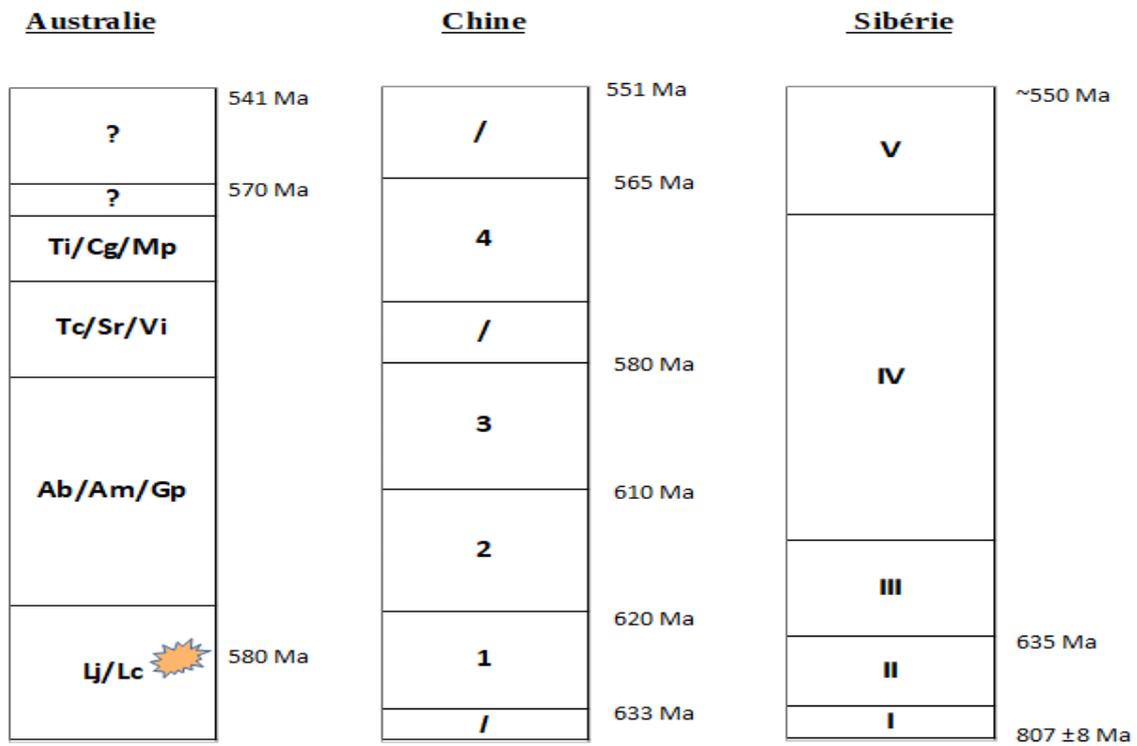


Figure 12 Corrélation des biozonations entre l'Australie, la Chine et la Sibérie-(modifié à partir de Grey, 2005; Liu & Moczydlowska, 2019; Golubkova et al, 2015). 1 : *Appendisphaera grandis* – *Weissiella grandistella*- *Tianzhushania spinosa*, 2 : *Tanarium tuberosum* – *Schizofusa zangwenlongii*, 3 : *Tanarium conoideum* – *Cavaspina basiconica*, 4 : *Tanarium pycnacanthum* - *Ceratohaeridium glaberosum*. I : *Trachyhytrichosphaera aimika* - *Crinita unilaterata*, II : *Leisphaera crassa* / *jacutica*, III : *Alicesphaeridium medusoideum* – *Cavaspina acuminata*- *Weissiella grandistella*, IV : *Striatella coriacea* – *Oscillateiopsis*, V : *Tanarium conoideum*

5. Matériel et méthodes

Echantillonnage

Le sondage Munta-1 a été échantillonné par des membres du laboratoire Early Life Traces & Evolution-Astrobiology de l'ULiège, et ses collaborateurs (VUB, ULB) dans le « South Australia Drill Core Reference Library » à Adélaïde en Australie dans le cadre du projet EOS ET-HOME. Parmi ces échantillons, 54 échantillons ont été sélectionnés pour ce travail sur base de la lithologie (shale/schiste) et sur l'ensemble des couches stratigraphiques de manière à fournir un échantillonnage le plus complet possible. Les échantillons proviennent donc de profondeurs allant de 2031,68 m à 809,56 m. Ils ont servi par la suite à la préparation de lame qui deviendra l'outil de travail principal. Au total, ce sont 162 lames palynologiques de 54 niveaux de profondeur qui ont été analysées (Tableau 5).

Tableau 5 Liste des niveaux analysés

809,56	941,3	1039	1151	1215,17	1243,6	1287,8	1318,5	1326,6	1356,2	1380,02	1405,9	1426,4	1522,4	1570,15
1581,2	1594,7	1609,4	1633,58	1681,32	1702,65	1714,75	1728,5	1731,1	1737	1769,2	1778,48	1786,36	1789,93	1800,88
1801,19	1802,96	1810,90	1837,56	1839,95	1842,77	1850,92	1858,74	1884,2	1891,95	1897,61	1907,77	1910,82	1914,73	1915,15
1926	1962,71	1967,48	1969,76	1980	1987,55	2000,2	2017,46	2031,68						

Extraction des microfossiles et préparation des lames

La préparation des échantillons commence par un nettoyage à l'eau claire de l'échantillon suivie d'un concassage grossier de la roche (25 grammes) dans un mortier d'agate pour éviter la contamination. On peut par la suite les stocker dans des pots en polypropylène jusqu'à la prochaine étape. L'échantillon est ensuite traité durant 7h à l'acide chlorhydrique 35% afin de le débarrasser des carbonates, s'en suivra d'une décantation et d'une neutralisation des acides dans l'eau ultrapure. L'étape suivante est la digestion des silicates grâce à l'acide fluorhydrique 58-62% qui dure 5 jours et nécessite une légère agitation 2 fois par jour. Comme pour le traitement à l'HCl, une décantation et une neutralisation des acides dans l'eau ultrapure est nécessaire. Durant cette dernière étape, des fluorures se forment et doivent être éliminés par un passage de 2h au bain-marie dans l'HCl 35% chaud. La neutralisation des acides faite, la filtration des macérats peut commencer. La filtration à l'aide d'une pompe à vide s'effectue sur des filtres en acier inoxydable avec 2 maillages possible (25µm et 10µm). Le filtrat est récupéré et étalé sur une lame avec du polyvinyle. La lame est mise dans une étuve à 40°C pendant une nuit afin de sécher l'échantillon. Enfin, le collage des lamelles avec la résine-eukit termine la préparation des lames palynologiques.

Microscopie en lumière transmise et imagerie digitale

L'étude microscopique a été réalisée à l'aide d'un microscope optique Primo Star de la marque Zeiss. Le grossissement de l'oculaire étant de 10X et celui des objectifs respectivement 10X, 40X, 100X a permis d'obtenir un bon visuel nécessaire à l'identification des acritarches. Les premières observations des lames ainsi que les premières analyses ont été réalisées dans le laboratoire Early Life Traces & Evolution-Astrobiology, UR Astrobiology et Département de Géologie de l'Université de Liège. La suite et fin de la récolte des

résultats et la rédaction ont été réalisées à mon domicile en raison de la crise sanitaire du Covid-19.

Il est délicat de parler ici « d'espèce » étant donné qu'il s'agit de fossiles et plus précisément d'acritarches qui, par définition, n'ont pas d'affinités biologiques certaines. Cependant en paléontologie, ces termes désignent des morpho-espèces qui ne correspondent pas nécessairement aux espèces biologiques. L'identification des acritarches est basée sur la taxonomie de Grey (2005).

Diversité et abondance des acritarches (Tableau 6, 7, 8)

L'analyse des données a été réalisée en plusieurs étapes. D'abord, les acritarches identifiés ont été enregistrés dans un tableau afin de déterminer précisément la diversité des genres et espèces (le nombre de taxa et la diversité taxonomique), et l'abondance de chaque taxon dans chaque échantillon correspondant à un niveau de profondeur dans le sondage. Cet enregistrement rassemble les acritarches des 3 lames par niveau, et permet de suivre les variations de diversité et d'abondance des acritarches le long du sondage, avant et après le niveau d'impact Acraman. Ensuite les données ont été résumées en deux graphiques (Figure 33, 34), permettant de montrer l'évolution de l'abondance des léiosphères (acritarches sans ornementation du genre *Leiosphaeridia*) et des acanthomorphes (acritarches avec processus auxquels nous avons ajouté *Schizofusa*) en pourcentage relatif par rapport au total du nombre de spécimens par niveau. Enfin, l'évolution de la diversité a été visualisée en deux graphiques (Figure 31,32) comparant les variations du nombre d'espèces en fonction de la profondeur dans les formations préservées dans le sondage.

6. Résultats

6.1. Taxonomie et description des taxons observés

Les scientifiques ont tenté d'inclure les acritarches édiacariens dans différents clades. On les a associés aux copépodes, à des oeufs d'animaux (Cohen & Riedman, 2018), et enfin à des formes enkystées d'algues unicellulaires phytoplanctoniques (Willman & Moczydlowska, 2011). La présence d'un biopolymère semblable à ce que l'on peut trouver dans des microalgues vertes a été isolée chez un individu appartenant à l'espèce *Tanarium* provenant de Observatory Hill 1 (Javaux et al, 2004). La plupart des acritarches étant non-identifiés par définition, ce groupe est considéré comme polyphylétique avec une classification artificielle.

Les variations morphologiques forment les principaux critères de classification taxonomique des microfossiles du Protérozoïque. Ces variations comprennent la taille et de la forme de la vésicule, la présence ou non de processus, pleins ou creux, leur dimension à la base et vers la partie distale, leur nombre et leur disposition sur la paroi, et les structures de désenkystement (ouverture d'un kyste pour libérer son contenu). Ces différents critères sont repris dans la figure 13 Ils reprennent un résumé des variations morphologiques d'espèces rencontrées par Grey (2005).

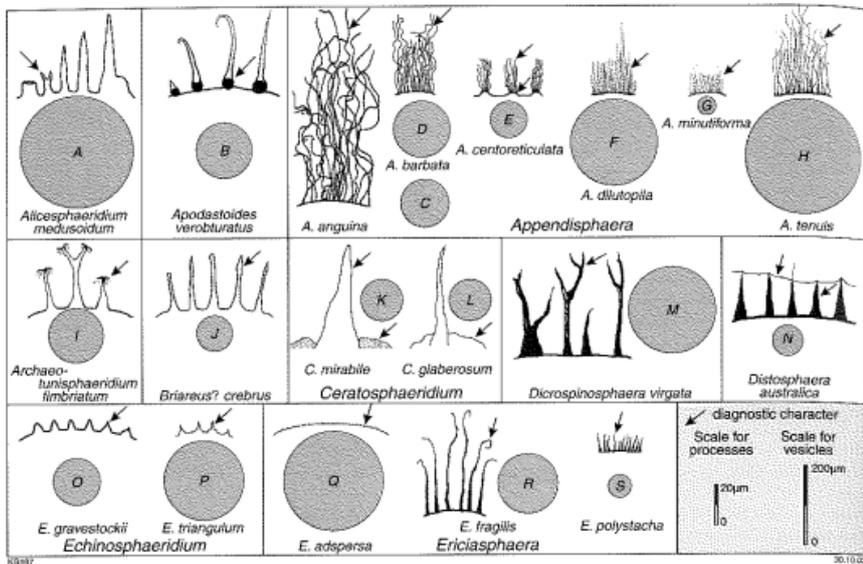
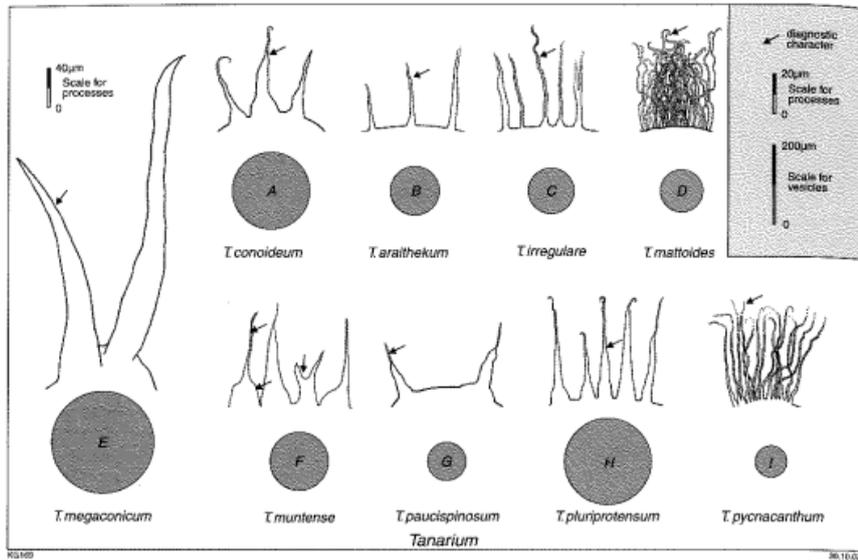
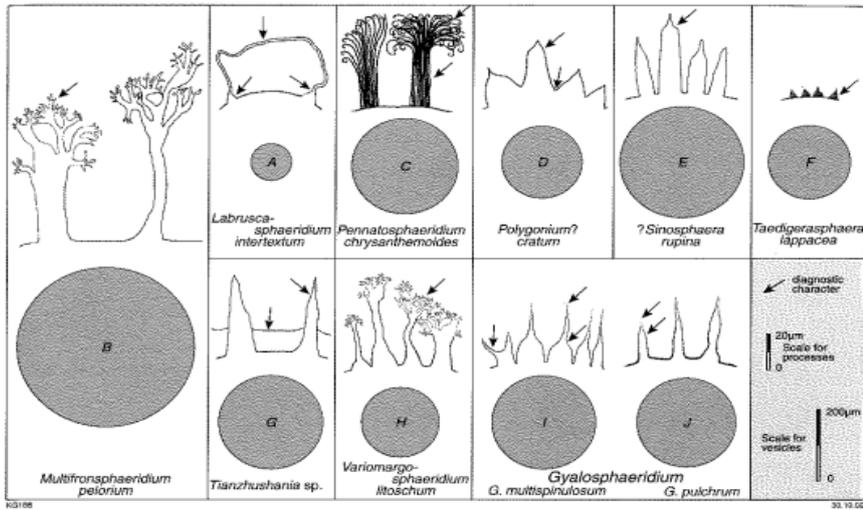


Figure 13 Clé A, B, C morphologiques des acritarches présent dans Grey (2005)

Les descriptions suivantes sont issues de Grey (2005) et Walter & When-long (1992). Il ne s'agit donc pas ici d'une revue de la systématique existante mais bien d'une présentation des différents acritarches identifiés lors de ce travail, avec quelques remarques personnelles pour certains taxa basées sur mes observations en microscopie. De plus, parce que la plupart des espèces au sein d'un même genre se différencient sur base de la longueur des processus et qu'aucune mesure des microfossiles n'a été réalisée durant ce travail, les espèces appartenant au même genre ont été délibérément regroupées sous une seule espèce (se référer aux remarques).

Au total, 17 taxa et 3844 spécimens ont été identifiés et comptés dans les 54 échantillons étudiés dans le sondage Munta-1.

Acritarches sphéromorphes

Leiosphaeridia spp.

Remarque : Il s'agit sans aucun doute du genre le plus présent lors de l'analyse, nous avons pu en observer à pratiquement tous les niveaux. Dans le cadre de ce travail, nous les avons regroupés sous le genre *Leiosphaeridia spp* par soucis de facilité.

Caractéristique : Le genre *Leiosphaeridia* regroupe 4 espèce principales : *L. crassa*, *L. jacutica*, *L. minutissima* et *L. tenuissima*. Les 2 critères servant à les différencier (dans Grey, 2005) sont l'épaisseur de la paroi et la taille. *L. jacutica* et *L. tenuissima* ont une taille dépassant les 70 μm , la première avec une paroi épaisse (plis lancéolés) et la seconde une paroi fine (plus sinueux). *L. crassa* et *L. minutissima* sont sous les 70 μm mais avec la même distinction au niveau de l'épaisseur de la paroi. Ils apparaissent tous sous l'aspect d'une sphère sans processus.



Figure 14 *Leiosphaeridia* spp.

Schizofusa

Remarque : Les spécimens appartenant à ce genre ont tous été décrits comme étant l'espèce *S. zangwenlongii*.

Caractéristiques : ils sont facilement reconnaissables par leur forme fusiforme ou ellipsoïdale. Ils présentent également une fente dans l'axe longitudinal allant quasiment d'une extrémité à l'autre de l'individu. Les bords de celle-ci semblent renforcer donnant l'impression d'un épaissement de la paroi à ce niveau-là. Lorsqu'on observe l'acritarce on peut voir que la paroi présente des plis répartis au hasard sur son ensemble. Ces microfossiles sont de plus résistants à l'acide. Dans Grey (2005), 2 espèces de *schizofusa* ont été identifiées, il s'agit de *S. risoria* qui a été la première identifiée et la seconde est *S. zangwenlongii*. La distinction entre ces 2 espèces se réalise principalement par l'observation des terminaisons des parois. Chez *S. risoria*, elles sont plus effilées et les bords d'ouverture de la fente comme le reste de la paroi sont plus fines. Au niveau de dimensions, les 2 sont semblables pour la longueur de la vésicule c'est-à-dire environ 220 µm mais une différence pour la largeur de celle-ci est marquée. Pour *S. zangwenlongii*, elle est proche de 110 µm alors qu'elle n'est que de 80 µm pour *S. risoria*. Ces différences peuvent être subtiles et difficiles à observer, ce pourquoi les spécimens ont été groupés en un seul taxon dans ce travail. Remarquons qu'ici *Schizofusa* est parfois difficile aussi à différencier d'une leiosphère avec structure de désenkystement.

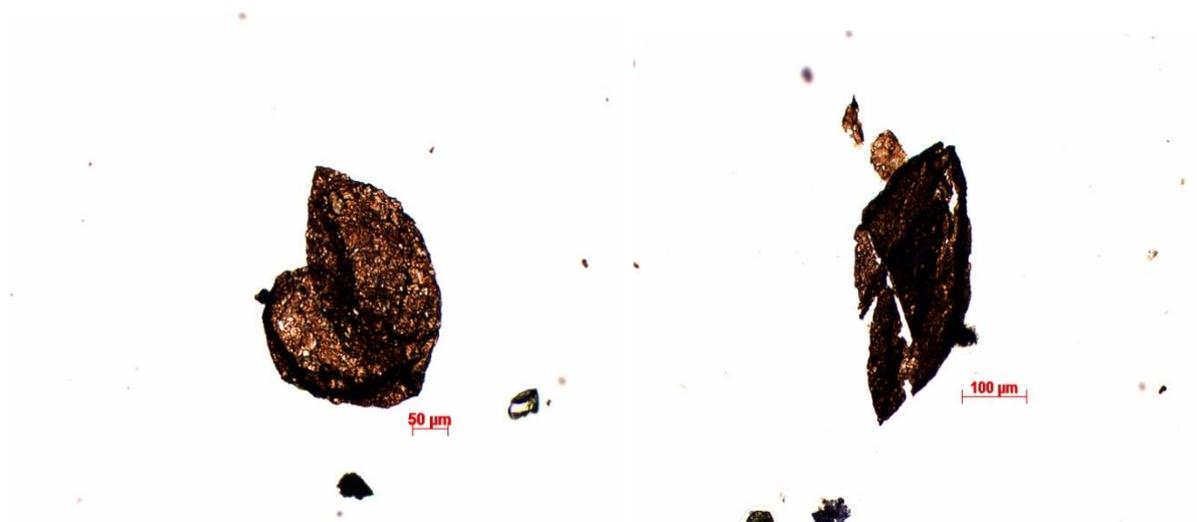


Figure 15 *Schizofusa zangwenlongii*

Acritarches acanthomorphes

Alicesphaeridium medusoidum

Caractéristiques : *Alicesphaeridium medusoidum* a une vésicule circulaire-subcirculaire mais étant donné que cette espèce se déforme beaucoup à la compression, il est commun de l'observer différemment de cette forme originale. Les processus peuvent être semblables entre eux ou non et leur longueur est variable mais reste relativement faible

par rapport aux autres acanthomorphes. Ils sont creux, ouverts vers la vésicule, simples mais peuvent se diviser en plusieurs branches qui resteront discrètes. Ils sont répartis aléatoirement sur la paroi. *A. medusoidum* possède des dimensions parmi les plus imposantes observées, 300 μm sur 220 μm avec des processus d'environ 20 μm . Il a été signalé sur 2 sites de prélèvement Munta-1 évidemment et Rodinga 4 aussi situé en Australie. Des individus ayant des dimensions dépassant les 350 μm ont été observés confirmant son statut de « géant » parmi les acritarches.

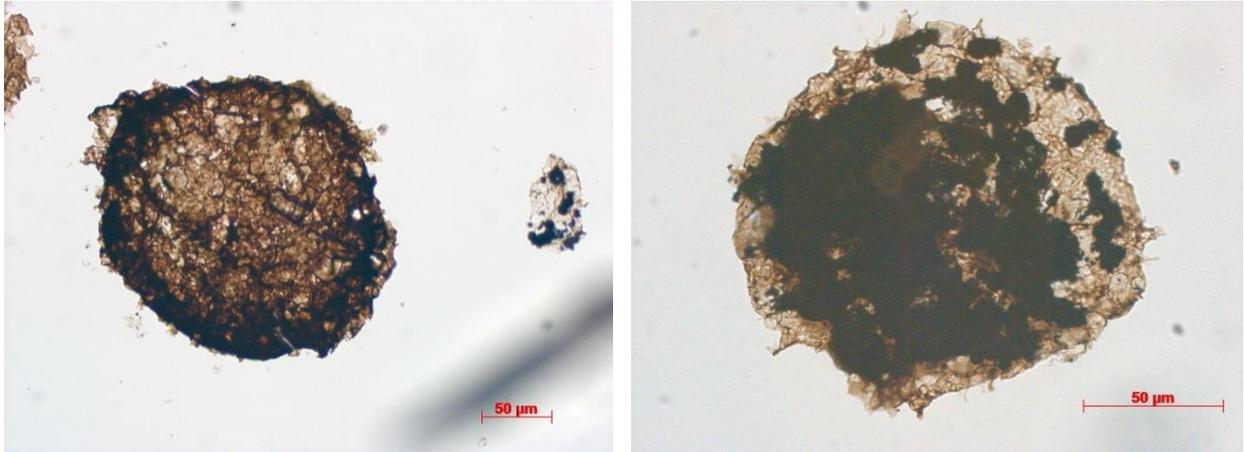


Figure 16 *Alicesphaeridium medusoidum*

Appendisphaera

Remarque : Leurs processus se présentent tous sous l'allure de fins filaments semblables entre eux dans une même espèce et se distinguant par leur taille vis-à-vis des autres. La dimension de l'individu peut également permettre une différenciation mais la distinction entre les espèces s'effectuant principalement par le critère de taille des processus. Un regroupement autour de 3 espèces a été réalisé *Appendicesphaera barbata*, *A. tenuis* et *A. minutiforma*.

Appendisphaera barbata

Caractéristiques : Le nom *A. barbata* fait référence à l'aspect de barbe que suggère l'observation des processus chez cette espèce. La vésicule est circulaire et les processus y sont densément distribués de manière homogène. Leurs pointes ont tendance à s'effiler et leur minceur ne permet pas clairement de déterminer s'ils sont creux ou pleins. De même que leur densité rend difficile un comptage précis. Les dimensions peuvent varier assez fortement entre 2 individus mais une moyenne de 150 μm est à considérer. Concernant la longueur des processus, elle varie entre 30 et 40 μm .

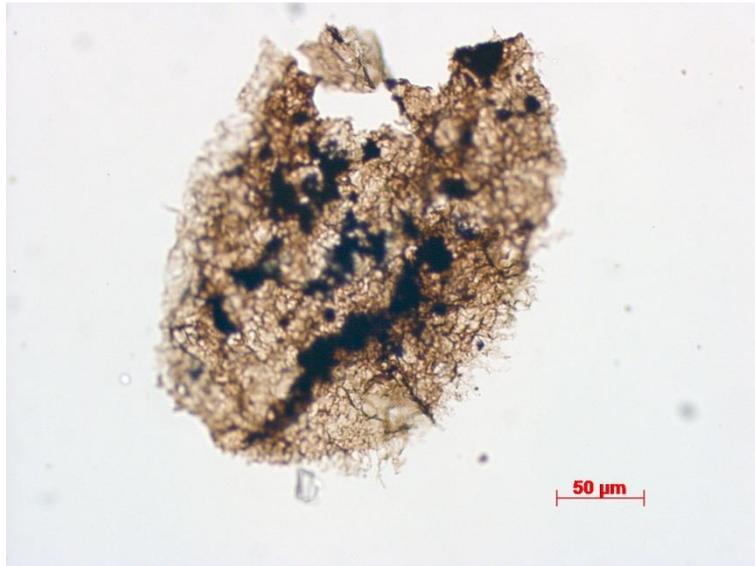


Figure 17 *Appendisphaera barbata*

Appendisphaera minutiforma

Caractéristiques: le nom nous donne directement une idée de l'aspect de l'acritarche. L'espèce présente les caractéristiques générales du genre *Appendisphaera* mais une taille de vésicule et des processus bien moins impressionnants. La taille maximum de la vésicule avoisine les 40 µm alors que celle des processus est de l'ordre de 10 µm. Il s'agit donc de la plus petite espèce d'acanthomorphe rencontrée dans le cadre de ce travail. La confusion avec *A barbata* est possible sur base de la morphologie mais le critère de taille dans ce cas-ci ne permet pas d'erreur.



Figure 18 *Appendisphaera minutiforma*

Appendisphaera tenuis

Caractéristiques : Cette espèce est reconnaissable au nombre important de processus autour de la vésicule qui sont toujours répartis de façon homogène. Leur aspect solide et effilé est typique du genre *Appendisphaera* mais contrairement à *A. barbata* ils sont plus fins chez *A. tenuis*. La vésicule est plus grande avec une moyenne d'environ 290 µm. La longueur des processus permet également de les distinguer, celle-ci est légèrement moins importante que chez *A. barbata*, on parle ici de l'ordre de 20-30 µm. Notons que la forme circulaire peut être plus abstraite pour certains individus.



Figure 19 *Appendisphaera tenuis*

Archaeotunisphaeridium fimbriatum

Remarque : Le nom est dérivé du latin fimbriatus signifiant bordure fibreuse faisant référence à l'extrémité des processus qui sont facilement distinguable des autres acanthomorphes. Les processus peuvent faire penser à des palmiers.

Caractéristiques : *Archaeotunisphaeridium fimbriatum* présente une vésicule sphérique à ellipsoïdale avec de long processus distribués aléatoirement autour de celle-ci. Ils sont de longueur équivalente, creux et peuvent s'effiler vers l'extrémité. L'aspect des processus est le critère dominant dans l'identification de l'espèce. La partie distale se présente avec une bifurcation de filaments qui se divisent eux aussi en filaments de rang inférieur. Concrètement, lors de l'observation de cette espèce nous apercevons des processus relativement larges et dont l'extrémité apparaît noire. A grossissement plus important, on peut distinguer les différents filaments. L'acritarce est rarement présent entier, la vésicule se trouve être corrodée mais les processus sont toujours bien visibles. Les dimensions des individus sont par ce fait difficilement quantifiable de manière précise mais les études précédentes estiment une moyenne de 130 µm pour la vésicule et de 20 µm pour la longueur des processus. Elle se rencontre dans Munta-1 uniquement à des profondeurs appartenant à la formation Tanana.

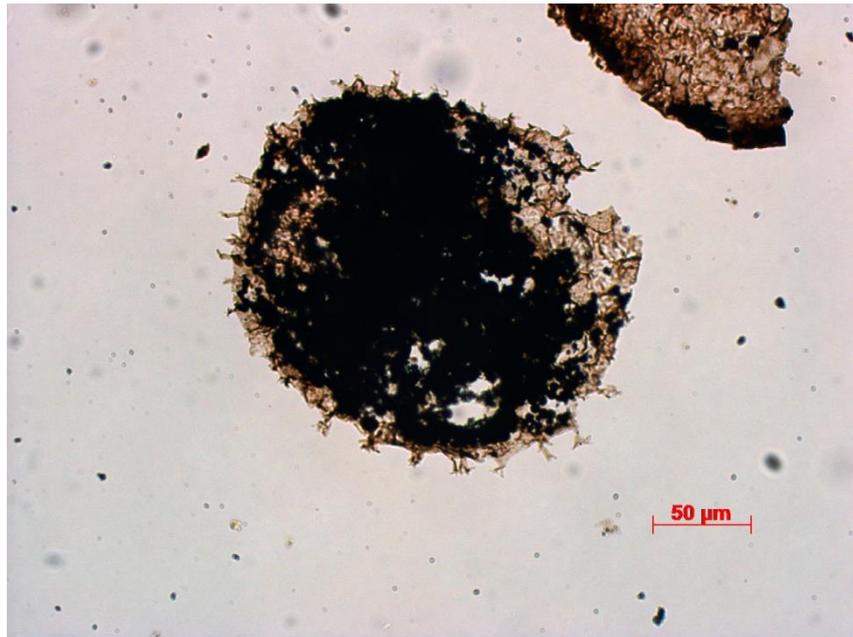


Figure 20 Archaeotunisphaeridium fimbriatum

Ceratosphaeridium glaberosum

Caractéristiques : L'origine grecque du nom en dit long sur l'aspect de cette espèce, du mot grec Keratos pour corne et sphaira pour sphère, on comprend rapidement à quoi ressemblent les spécimens. *Ceratosphaeridium* se présentent en effet comme une vésicule circulaire-subcirculaire de plusieurs dizaines de microns munie d'un seul processus creux et conique. Comme tous les acritarches, leur paroi est organique et résistant à l'acide. La paroi est composée d'une seule couche lisse ou granuleuse. L'extrémité du processus est effilée mais peut également être émoussée, quant à la base elle reste conique et forme un angle arrondi avec la paroi. Leurs dimensions ne sont, contrairement à d'autres espèces, pas impressionnante avec une moyenne de 100 µm pour la vésicule et de 30 µm pour le processus. La seule confusion possible serait avec *C. mirabile* qui n'a pas été observé durant ce travail. La distinction se marque au niveau de la paroi et du processus, elle est d'avantage granuleuse que lisse et le processus est plus gros, plus court chez *C. mirabile*.

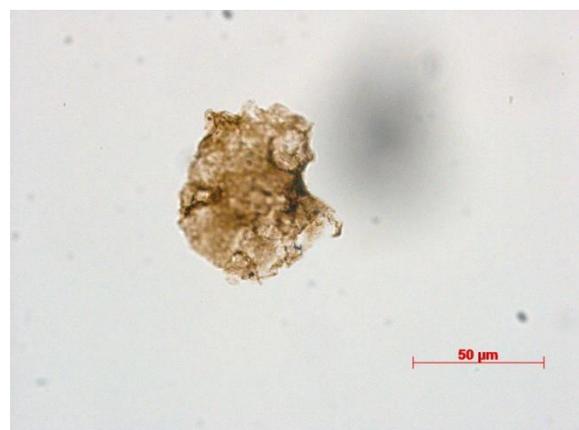
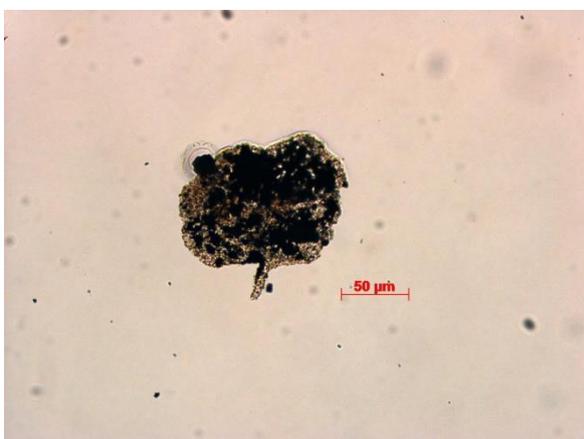


Figure 21 Ceratosphaeridium glaberosum

Dicrospinasphaera virgata

Caractéristiques : la vésicule n'a pas une forme précise, elle tend à être sphérique mais peut apparaître ovale ou triangulaire. Les processus quant à eux sont très particuliers. Leur apparence fait penser à un arbre mort à 2-3 branches, rarement plus. Il y a également une hétéromorphie pour leur base, celle-ci peut être large ou fine et la division des branches peut se faire proche de la base ou au contraire proche de l'extrémité. Les dimensions varient énormément d'un individu à l'autre, la moyenne tend vers 220 μm mais certains peuvent atteindre les 300 μm ou plus. Pour ce qui est de la longueur des processus, elle est de 40 μm en moyenne. Les processus sont par contre tous pleins. Contrairement à d'autres acritarches, *Dicrospinasphaera virgata* possède une zone de distribution particulièrement restreinte. En effet, les études le signalent uniquement dans Munta 1 et plus précisément entre 1243,6 et 1252,5m de profondeurs. Nous ne le retrouvons donc qu'en Australie dans le bassin Officer.

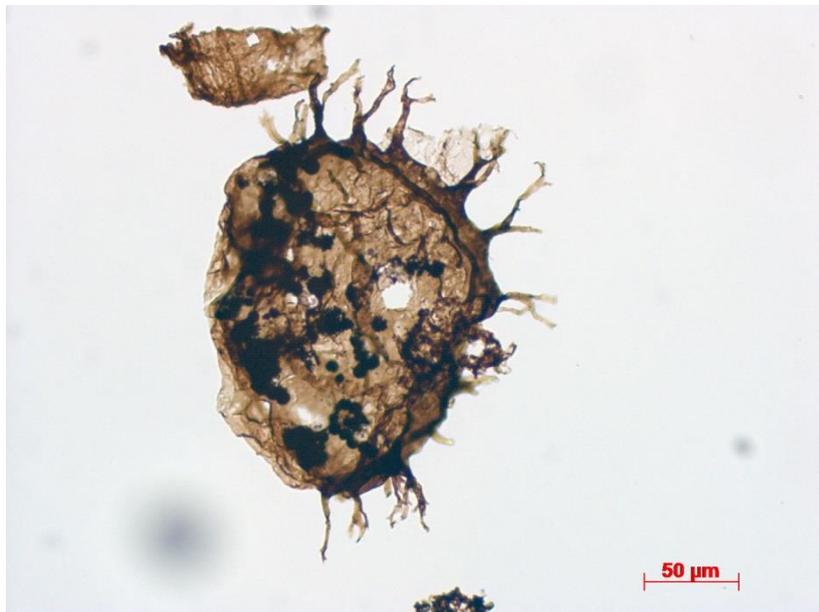


Figure 22 *Dicrospinasphaera virgata*

Ericiasphaera adspersa

Caractéristiques : La vésicule est subcirculaire avec des bords pouvant être irréguliers. Elle est recouverte de minuscules processus coniques pleins et apparaissent donc plus foncés que la paroi. Leur taille n'est que de quelques μm et celle de la vésicule est en moyenne de 125 μm . Il ne s'agit pas de l'espèce la plus facilement repérable. Les processus peuvent vite passer inaperçus à cause de leur dimension mais leur nombre important donne à l'acritarche un aspect de pigmentation qui sert à l'identification.

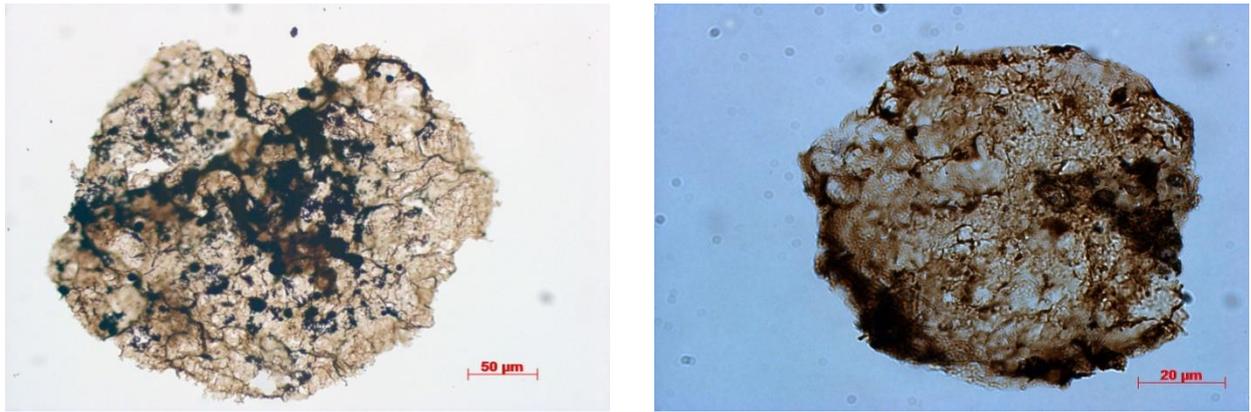


Figure 23 *Ericiasphaera adpersa*

Ericiasphaera fragilis

Caractéristiques: une vésicule subcirculaire, ovale d'origine mais peut apparaître difforme lors de l'observation au microscope. Elle présente de nombreux processus répartis sur l'ensemble de la paroi. Les processus sont longs et pleins ce qui permet de la distinguer des autres espèces d'*Ericiasphaera*. Les dimensions de la vésicule sont de 150 µm en moyenne, la longueur des processus quant à elle est d'environ 40 µm. Cependant, une variété dans celle-ci est commune de même que leur base légèrement conique est typique des *Ericiasphaera*.

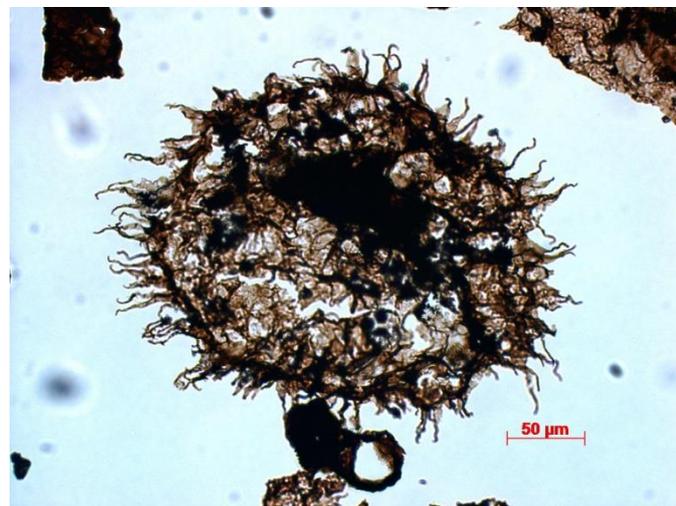


Figure 24 *Eriasphaera fragilis*

Gyalosphaeridium

Remarque : Tout comme *T. pluriprotensum*, les espèces du genre *Gyalosphaeridium* ont été parmi les plus nombreuses observées. Nous avons pu identifier 2 espèces de *Gyalosphaeridium* : *G. multispinulosum* et *G. pulchrum*. Elles sont reconnaissables à leur taille imposante et à un nombre de processus important par rapport à d'autres acanthomorphes répertoriés dans ce travail d'analyse.

Gyalosphaeridium multispinosum

Caractéristiques : comme son nom l'indique cette espèce est caractérisée par un grand nombre de processus qui ont tous tendance à s'effiler vers la pointe. La vésicule a une forme circulaire à ovale. Les processus sont creux et répartis de manière irrégulière sur la paroi mais ce qui différencie *G. multispinosum* des autres acanthomorphes présents ici, c'est la variété dans la base des processus. Certaines bases peuvent être coniques, directement effilées, larges ou encore se ramifier avec plusieurs pointes. En terme de dimension, ce genre est le plus volumineux des acritarches observés ici avec un diamètre moyen proche des 250 µm pour une longueur des processus proche de ceux de *T. araithekum* c'est-à-dire 25-30 µm. Concernant leur nombre, la littérature mentionne 150 processus en moyenne. La différence avec *G. pulchrum* se marque essentiellement au niveau de la base de ces derniers. Ils y sont généralement de forme conique.

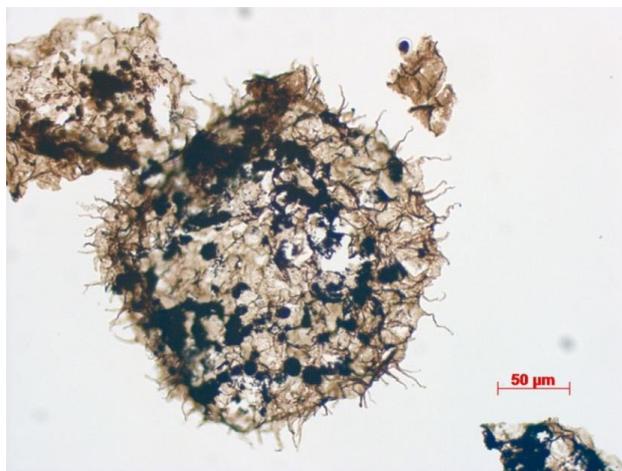


Figure 25 *Gyalosphaeridium multispinosum*

Gyalosphaeridium pulchrum

Caractéristiques : Les dimensions des vésicules de *Gyalosphaeridium pulchrum* sont sensiblement les mêmes que pour *G. multispinosum*, environ 250 µm. Sa forme varie de circulaire à ovale. Les processus sont creux avec une prédominance pour l'aspect cylindrique et de longueur égale à 20-40 µm. Le nombre important de processus et leur petite taille sur une large vésicule est assez caractéristique.

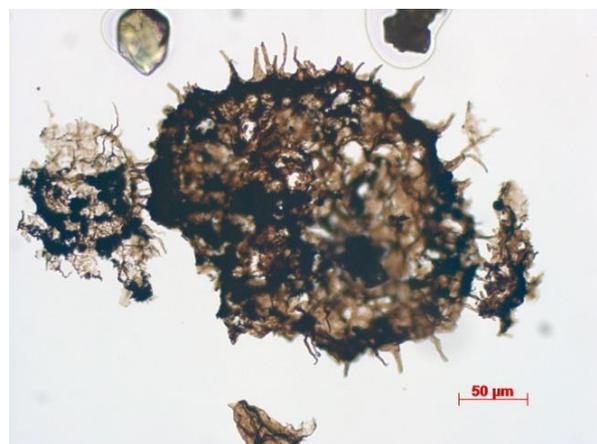


Figure 26 *Gyalosphaeridium pulchrum*

Multifronsphaeridium pelorium

Remarque : Les processus de cette espèce présentent un aspect facilement repérable. Leur forme fait penser à un arbre mort à large tronc.

Caractéristiques : L'espèce présente une large vésicule subcirculaire, aplati latéralement. Les processus sont creux et de longueur variable entre eux. Ils apparaissent sous forme d'un tube de base cylindrique qui se ramifie vers sa partie distale. Leur longueur peut être également impressionnante avec un maximum pouvant aller jusqu'à 150 μm mais peut aussi apparaître bien plus petite, de 50-60 μm . La vésicule reste plus constante dans ses dimensions avec une majorité des individus qui présentent une taille de 300-400 μm . Le nombre de processus est lui faible par rapport à d'autres acanthomorphes. L'espèce est relativement fragile rendant son repérage et identification à l'observation difficile.

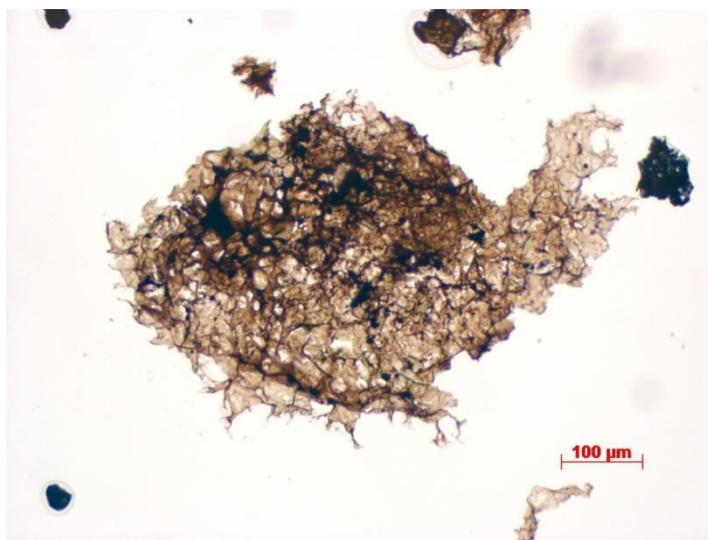


Figure 27 *Multifronsphaeridium pelorium*

Tanarium

Remarque : Ce genre fut l'un des plus représenté parmi les acanthomorphes au sein du prélèvement. *Tanarium* regroupe près de 10 espèces qui ont tous pu être observées tout au long de Munta 1 dans les relevés de Grey (2005). Elles font partie des acanthomorphes les plus communs du site. Lors de nos analyses seuls trois espèces ont été identifiées *Tanarium pluriprotensem*, *Tanarium araithekum* et *Tanarium muntense*.

Tanarium araithekum

Caractéristiques : *T. araithekum* est d'ordinaire circulaire mais certains individus peuvent présenter des irrégularités dans leur forme générale. Les parois sont lisses, minces avec des processus creux et longs. Ils sont disposés aléatoirement sur le pourtour de la vésicule et présentent une pointe effilée et ferme. La confusion avec d'autres espèces de *Tanarium* est possible, la différenciation se réalise par comptage des processus ou mesure des dimensions de la vésicule. Chez *Tanarium araithekum*, le nombre peut varier entre 25 et 50 processus pour un diamètre de l'individu d'environ 125 μm , la longueur des processus restant proche des 25 μm . Tandis que chez *T. irregulare*, par exemple, on en compte entre

50 et 75 processus, la longueur étant très proche ce critère n'est pas pertinent. Durant nos analyses, nous avons plusieurs fois été confrontés à des problèmes d'identification entre *Tanarium* et *Gyalosphaeridium*. Ces deux genres se ressemblent sur plusieurs critères. En effet, la distinction claire de la base des processus ou leur comptage n'est pas toujours évident. La taille peut aider quand on sait qu'il y a un rapport de 2 en faveur de *Gyalosphaeridium* pour les dimensions de la vésicule.

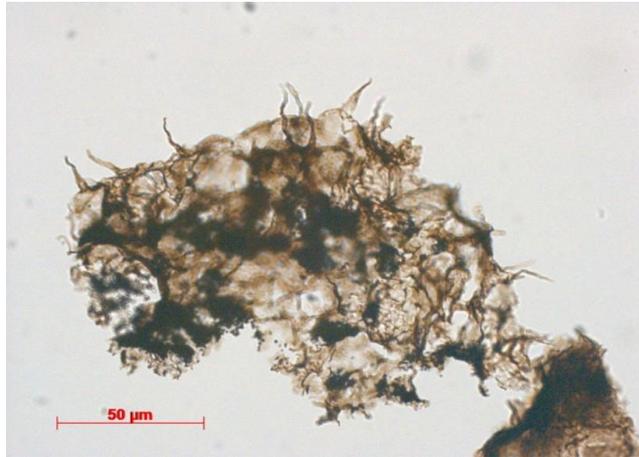


Figure 28 *Tanarium araithekum*

Tanarium muntense

Caractéristiques : cette espèce présente une vésicule circulaire pouvant aller vers l'ovale avec un nombre variable de processus. Leur base est conique mais à tendance à s'effiler vers la partie distale. Elle s'ouvre vers la cavité. Leur taille varie d'un processus à l'autre mais toujours dans l'intervalle 20-50 μm . La vésicule, elle, possède des dimensions proches de 100 μm . La spécificité de *Tanarium muntense* se trouve dans la forme des processus. Ils peuvent apparaître simples ou avec une bifurcation. La forme du processus peut être triangulaire ou plutôt fins. Cette espèce diffère des autres *Tanarium* par le nombre de processus qui est généralement plus élevé chez *T. muntense* mais également par l'hétérogénéité/ l'irrégularité de leur forme. La confusion avec *Gyalosphaeridium* peut aussi se produire. Dans ce cas, c'est la taille qui fait office de critère dominant. Les processus de *Gyalosphaeridium* sont plus petits.



Figure 29 *Tanarium muntense*

Tanarium pluriprotensum

Caractéristiques: *T. pluriprotensum* se présente généralement avec une forme circulaire pouvant varier vers l'ovale. Sa paroi est mince, lisse mais est ornée de processus longs, éfilés et creux. Ils sont similaires entre eux et sont répartis de manière uniforme sur le contour de l'individu. L'extrémité des processus a tendance à se recourber donnant l'impression d'un crochet ce qui permet de les différencier des autres *Tanarium* présentant une répartition des processus moins régulière. Un autre critère aidant à leur identification est la largeur des processus, celle-ci tend à être régulière pour un même individu. Les dimensions des spécimens peuvent varier mais reste en moyenne proche des 250 µm, tandis que pour les longueurs, les largeurs et le nombre des processus, les moyennes avoisinent respectivement 60 µm, 5µm et 60 processus visibles.

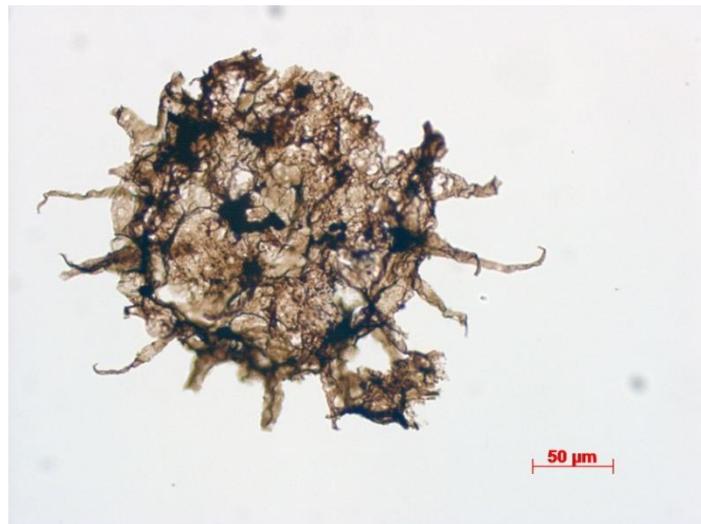


Figure 30 *Tanarium pluriprotensum*

6.2. Distribution et abondance des acritarches dans le sondage Munta-1

Les tableaux 6, 7 et 8 reprennent l'analyse faite sur les 54 niveaux sélectionnés dans le sondage Munta-1. Les 3 premières colonnes font respectivement référence à la lithostratigraphie, à la biozonation élaborée par Grey (2005) et à la présentation des niveaux analysés. Les deux dernières colonnes donnent une indication quant à la diversité d'espèce et le nombre total d'acritarches présents à ce niveau. Les graphiques xx montrent l'évolution le long du sondage du nombre total d'espèce d'acritarches. Ils permettent une comparaison entre les résultats obtenus par Grey (2005) et ceux obtenus au cours de ce travail. Le graphique x permet d'observer l'abondance des léiosphères en pourcentage par rapport au nombre total d'acritarches au sein de chaque niveau du sondage. Le graphique x montre l'abondance relative en pourcentage des acritarches acanthomorphes avec lesquels nous avons ajouté l'espèce *Schizofusa*. La figure x permet de visualiser la succession des formations, des assemblages et la variation du niveau marin le long sondage Munta-1. Cette dernière figure permettra de comparer les changements environnementaux et les changements d'acritarches afin d'en retirer un possible lien.

Tableau 7 Distribution des acritarches dans le sondage Munta-1- Dey Dey Mudstone (en jaune les limites de la couche d'éjecta)

Lithostratigraphie	Assemblages	Echantillons	Dey Dey Mudstone		Leiosphaeridia spp.	Appendisphaera barbata	Appendisphaera tenuis	Appendisphaera minutiforma	Gyalosphaeridium pulchrum	Gyalosphaeridium multispinosum	Tanarium pluriprotensum	Tanarium araithekum	Tanarium muntense	Ericiasphaera fragilis	Ericiasphaera adspersa	Dicrospinasphaera virgata	Alicesphaeridium medusoidum	Cerastospaeridium glaberosum	Multifronsphaeridium polarium	Schizofusa zangwenlongii	Archaeotumisphaeridium fimbriatum	Total espèces	Total individus
			Lj / Lc	Ab / Am / Gp																			
		1681,32 m 1702,65 m 1714,75 m 1728,5 m 1731,1 m 1737 m 1769,2 m 1778,48 m 1786,36 m 1789,93 m 1800,88 m 1801,19 m 1802,96 m 1810,90 m 1837,56 m 1839,95 m 1842,77 m 1850,92 m 1858,74 m 1884,20 m 1891,95 m 1897,61 m 1907,77 m 1910,82 m 1914,73 m 1915,15 m 1926 m 1962,71 m 1967,48 m 1969,76 m			34 132 5 308 234 96 31 132 66 25 203 869 185 16 8 14 6 9 8 5 5 5 5 2 10 2	9 12 1 13	1 13		4	52 48 2 1	2 13	17	1 1	3 1	3 5 12	1 3			1 6 1 5 3 3 3 1 2 1 1 3 4 4 1 1 1 1 0 1 1 1 0 0 0 2 1 1 1 0 1 1 0	34 252 5 329 249 110 31 135 66 25 209 890 199 16 8 14 6 0 9 8 5 0 0 0 6 2 10 2 0			

Tableau 8 Distribution des acritarches dans le sondage Munta-1 -Murnarro Sandstone

Lithostratigraphie	Assemblages	Echantillons	Murnarro Sandstone		Leiosphaeridia spp.	Appendisphaera barbata	Appendisphaera tenuis	Appendisphaera minutiforma	Gyalosphaeridium pulchrum	Gyalosphaeridium multispinosum	Tanarium pluriprotensum	Tanarium araithekum	Tanarium muntense	Ericiasphaera fragilis	Ericiasphaera adspersa	Dicrospinasphaera virgata	Alicesphaeridium medusoidum	Cerastospaeridium glaberosum	Multifronsphaeridium polarium	Schizofusa zangwenlongii	Archaeotumisphaeridium fimbriatum	Total espèces	Total individus
			Lj / Lc																				
		1980 m 1987,55 m 2000,2 m 2017,46 m 2031,68 m			45 38																	1 1	45 38

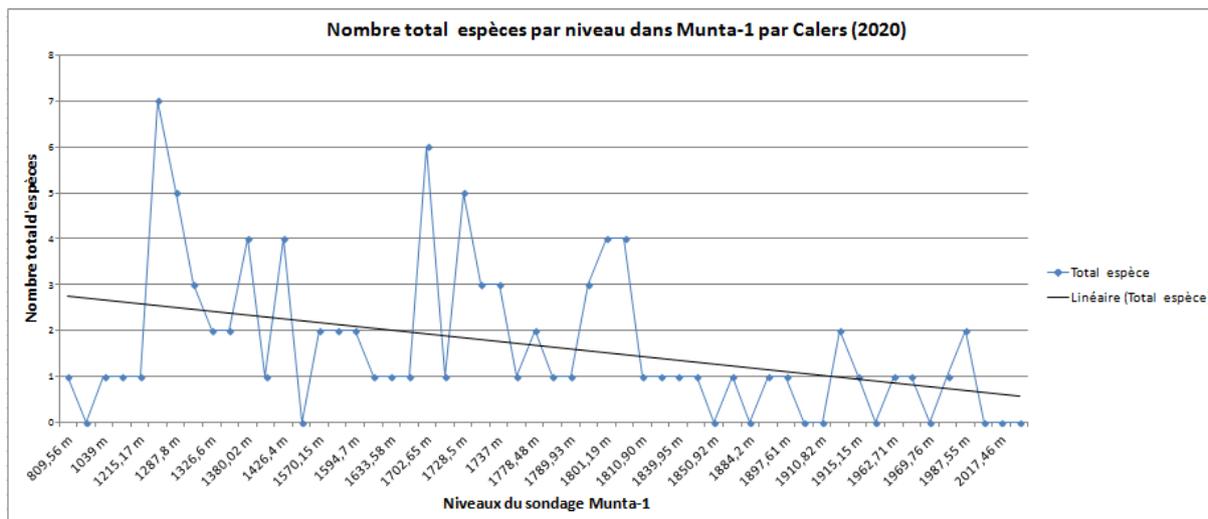


Figure 31 Nombre total d'espèces par niveau dans Munta-1

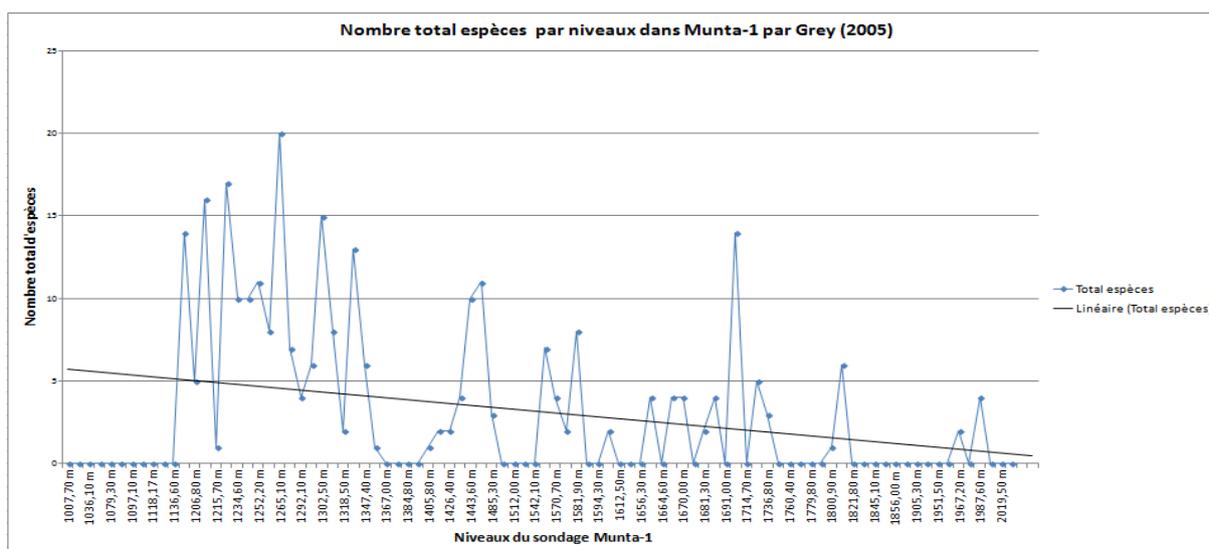


Figure 32 Nombre total d'espèce par niveau dans Munta-1 par Grey (2005)

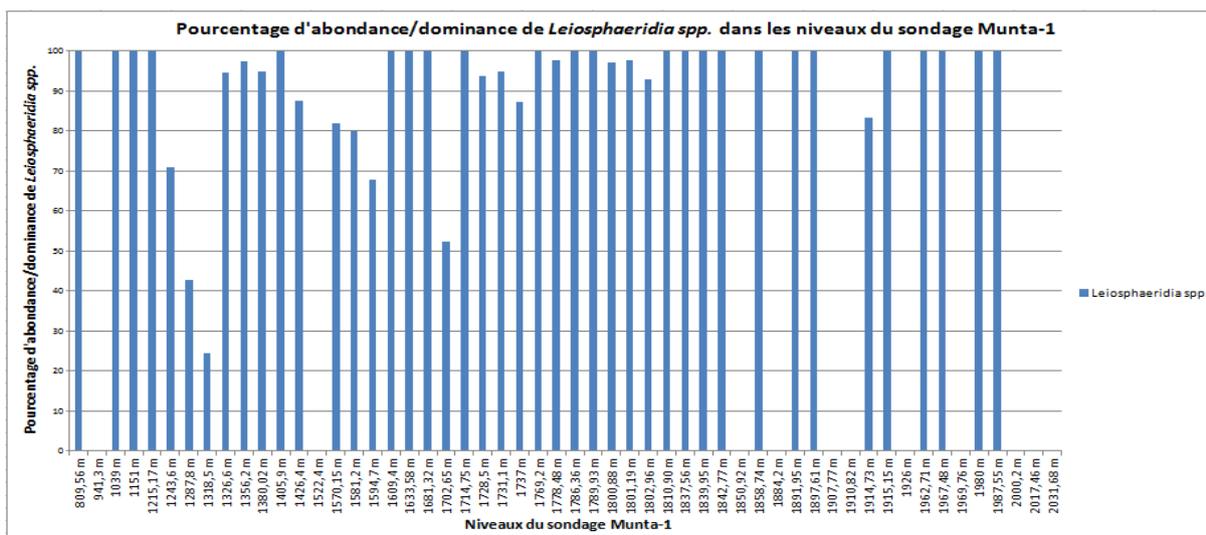


Figure 34 Abondance relative en pourcentage de *Leiosphaeridia* par niveau

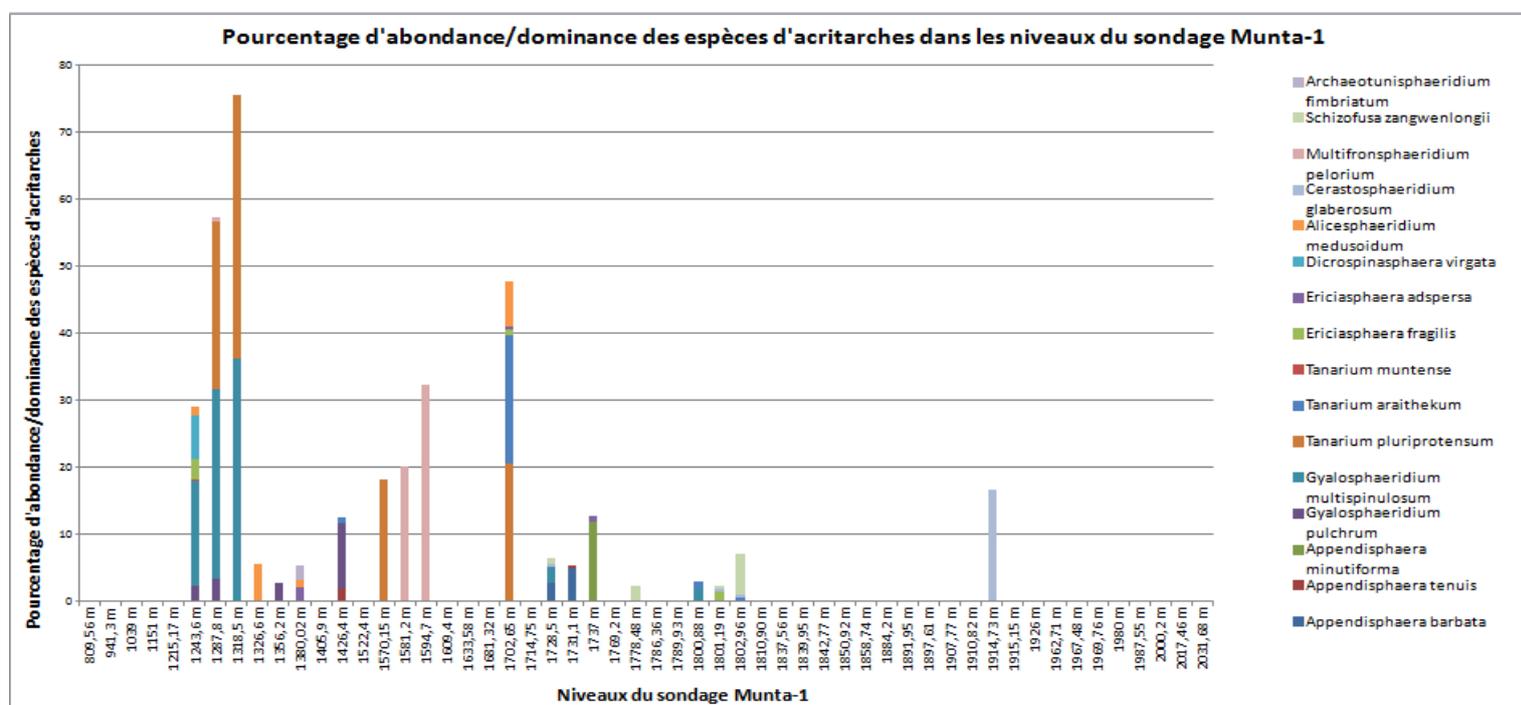


Figure 33 Abondance relative en pourcentage des acanthomorphes par niveau

	<u>Lithostratigraphie</u>	<u>Biozone</u>	<u>Variation du niveau marin</u>
- 900 m	Formation Narana	?	pp p
-1152 m	Formation Tanana	?	pcc heta leta
		Ti / Cg / Mp	
		Tc / Sr / Vi	
-1614 m	Karlaya limestone	Ab / Am / Gp	pcc heta leta pcc heta tbf + bs scc
-1675 m	Dey Dey Mudstone		Lecs heta leta
-1973 m -2075 m	Formation Murnarro	Lj / Lc	tbf fa

Figure 35 Corrélation entre la lithostratigraphie, la biozonation et la variation du niveau marin/ qualificatif environnemental-(modifié à partir de Grey, 2005)

7. Discussion

7.1. Comparaison avec les travaux précédents sur la biostratigraphie de l'Ediacarien en Australie

Résumé des informations de Grey (2005)

L'analyse de Munta-1 dans Grey (2005) ne tient compte que de la taxonomie des espèces présentes, sous une forme binaire (présence/absence). Elle montre une liste de 90 niveaux différents parmi lesquelles la présence de léiosphères a été relevée 26 fois. Dans les niveaux pré-Acraman, une distinction entre *L. crassa*, *L. jacutica*, *L. minutissima* et *L. tenuissima* apparaît mais une fois la couche d'éjecta franchie, celle-ci n'est plus appliquée et les différentes espèces sont toutes rassemblées sous le genre *Leosphaeridia spp.* La diversité des espèces s'effectue dans les premiers niveaux analysés après l'impact. C'est à partir de ces niveaux que les acanthomorphes vont commencer à être identifiés. De nouvelles espèces apparaissent de manière constante jusqu'à environ 1200 m de profondeur. A la suite de ce niveau (la Formation Narana -1152 à -900 m), plus aucun acritarce identifiable n'est recensé par Grey. Cette succession d'espèces a permis d'établir une biostratigraphie, avec les biozones successives basée sur les espèces dominantes Lj / Lc (-2031,50 à -1820 m), Ab/Am/Gp (-1820 à -1340 m), Tc/Sr/Vi (-1340 à -1235 m) et Ti/Cg/Mg (-1235 à -1200 m). Au total, ce sont 45 espèces différentes qui ont été identifiées. Cette étude fait également part de la présence ou non de filaments et de « miscellenae » qui ne sont pas analysés dans notre travail. L'intervalle de profondeur -1300 à -1200 m montre un nombre d'espèces présentes simultanément supérieure au reste du sondage. Certains niveaux pouvant être caractérisés par 20 espèces en même temps. Certaines espèces comme *Appendisphaera barbata*, *Ericiasphaera fragilis*, *Tanarium pluriprotensum* ou encore *Gyalosphaeridium multispinulosum* sont les premiers acanthomorphes à apparaître. Leur distribution pourrait être qualifiée de relativement constante post-impact. Au niveau des formations, la Formation Tanana renferme la majorité des acritarches de Munta-1. La Formation Dey Dey Mudstone est marquée par l'apparition d'acanthomorphes dont le nombre d'espèces simultanées atteindra 17 aux alentours de -1700 m. La Formation Karlaya Limestone faisant la jonction entre les deux précédemment mentionnées possède la particularité de montrer une absence totale de léiosphères. Sur les 7 niveaux analysés dans la Formation, seuls 3 présentent des microfossiles avec à chaque fois un nombre de 4 espèces différentes simultanément.

Comparaison avec nos données

Ce travail apporte une information nouvelle par rapport à Grey (2005), une donnée quantitative. Ce nouveau type d'information permet de mieux visualiser l'abondance relative d'une espèce. Elle permet également de comparer l'ensemble des acritarches du sondage de manière plus concrète que le permettrait une analyse qualitative. Ce travail apporte aussi un complément par une analyse de niveaux qui n'ont pas fait partie des travaux de Grey. Nous savons que Kathleen Grey a basé son analyse des microfossiles de l'Ediacarien d'Australie sur plus de 1000 échantillons, parmi ceux-ci 90 furent-utilisé pour représenter le sondage Munta-1. Dans ces conditions vu la différence de grandeur de nos sets de données respectives (54 pour ce travail), une parfaite comparaison se retrouve moins précise. Néanmoins, la mise en commun révèle des points de divergence intéressants.

L'analyse des 162 lames a permis d'identifier 4000 acritarches (3844 individus). Cet ensemble peut être réparti en 17 espèces différentes. Et parmi les 54 niveaux du sondage, 11 sont apparus exempts de microfossiles.

La première évidence qui nous apparaît est la dominance des léiosphères au sein du sondage Munta-1. Ils représentent plus de 80 % des spécimens identifiés et sont présents dans tous les niveaux où des acritarches sont révélés. Cette constatation ne pouvait pas être mise en évidence par le critère de présence/absence de Grey.

Comme indiqué par Grey (2005), il n'y a pas de présence d'acritarches complexes avant la couche d'éjecta de l'impact Acraman (profondeur -1884,2 à -1926 m) et la diversité des espèces tant en nombre qu'en complexité ne voit le jour qu'après celui-ci. Ces constatations semblent soutenir son hypothèse selon laquelle cet événement aurait eu une influence majeure sur la diversité des acritarches Ediacarien en Australie. Cependant des différences lithologiques liées aux variations du niveau marin pourraient aussi jouer un rôle sur la préservation et les paléoenvironnements représentés (voir figure 7 dans introduction et x ci-dessus). Dans ce cas, les variations d'assemblages pourraient être liées à l'écologie ou la qualité de préservation des taxa plutôt qu'à une diversification stratigraphique. Le début de l'assemblage EPL est situé à -1987,55 m de profondeur dans notre travail, ce qui coïncide fortement avec son analyse (-1987,60 m). Les premières formes ornementées apparaissent dans le niveau -1802,96 m ce qui est légèrement plus haut que chez Grey (-1810,50 m). Nos lames à -1810,90 m n'ont montré que des formes simples sans ornements. Cette différence pourrait s'expliquer par une moins bonne conservation des microfossiles et de leurs processus conduisant à une mauvaise identification dans ce niveau. La succession des biozones n'est pas facilement identifiable tant le nombre d'espèces clé manquant à l'identification est important.

En partant du principe que l'assemblage (Cm/Da/Av) *Ceratosphaeridium mirabile* - *Distosphaera australica* - *Apodastoides verobturatus* n'est pas décrit dans Munta-1, il nous reste 9 espèces clé à identifier or seules 5 l'ont été. Ces espèces sont *Appendisphaera barbata*-*Alicesphaeridium medusoideum*- *Alicesphaeridium medusoideum*-*Ceratosphaeridium glaberosum* et *Multifronsphaeridium pelorium*. La biozone qui forme le début de l'ECAP à savoir (Ab/Am/Gp) commence ici à -1731,1 m. C'est à ce niveau que *A. barbata* est décrit pour la première fois ce qui ne coïncide de nouveau pas avec celui de référence (-1810,90 m) où nous n'avons observé que des léiosphères. La limite supérieure de cette biozone n'a pu être définie car aucune des espèces clé de la biozone suivante (Tc/Sr/Vi), et plus précisément *Tanarium conoideum*, n'ont été identifiées. Concernant la dernière biozone (Ti/Cg/Mp) en absence de *Tanarium irregulare*, une limite inférieure n'a pas été définie. Cependant, nous avons identifié *C. glaberosum* et *M. pelorium*. La première n'apparaît qu'aux niveaux -1485,3 et -1265,1 m dans Grey (2005) mais dans notre analyse elle est présente à 4 niveaux totalement différents de ceux-ci, à -1914,73/-1802,96/-1801,19 et -1728,5 m. La seconde respecte les localisations précédemment décrite par Grey. Le niveau à environ -1200 m de profondeur marque le début de l'absence de donnée concernant les assemblages des acritarches chez Grey. Nos données montrent que les acanthomorphes ont totalement disparu des échantillons mais des léiosphères même en petit nombre ont toutefois été enregistrés jusqu'à -809,56 m là où Grey noté la présence d'acritarches sphéromorphes dégradés jusqu'à -1106,1 m.

Tableau 9 Niveau en commun avec l'étude de Grey (2005)

Niveaux du sondage Munta-1 en commun avec Grey (2005)						
1243,6 m	1318,5 m	1356,2 m	1426,4 m	1884,2 m	1926 m	1980 m

Le tableau 9 reprend les niveaux communs avec Grey (2005). La comparaison vis-à-vis des espèces rencontrées à ces niveaux donne des résultats importants :

- ♦ -1243,6 m : Ce niveau représente le nombre le plus important d'espèces lors de ce travail (7 sp différentes). Parmi celles-ci, 6 sont également présentes chez Grey (*Leiosphaeridia* spp, *Ericiasphaera fragilis*, *Gyalosphaeridium multispinosum*, *Alicesphaeridium medusoideum*, *Gyalosphaeridium pulchrum*, *Appendisphaera tenuis*). Les espèces *Tanarium pycnacanthum*, *T. mattoides*, *Echinosphaeridium gravestockii*, *Ericiasphaera adspersa* n'ont pas été identifiées mais *Tanarium muntense*, espèces présente dans ces horizons mais pas à ce niveau chez Grey, l'a été.
- ♦ -1318,5 m : *Gyalosphaeridium multispinosum* et *Tanarium pluriprotensum* sont les seules espèces décrites dans les 2 analyses. La différence se trouve dans l'ajout d'acritarches sphéromorphes dégradés chez Grey là où des individus entiers apparaissent ici.
- ♦ -1356,2 m : Seul *Leiosphaeridia* se retrouve à ce niveau chez Grey mais 1 individu de *G.pulchrum* a été décrit lors de notre travail.
- ♦ -1426,4 m : Grey observe *G. pulchrum* et *Leiosphaeridia*. Ces deux taxa ont été identifiés dans notre travail, ainsi que 2 spécimens de *Appendisphaera tenuis* et 1 de *Tanarium araithekum*.
- ♦ 1884,2 m : Il s'agit de la limite supérieure de la couche d'éjecta dû à l'impact Acraman. L'absence d'acritarches a pu être confirmée.
- ♦ -1926 m : La limite inférieure de la couche d'éjecta présentant également une absence d'acritarches.
- ♦ -1980 m : Des acritarches sphéromorphes dégradés sont décrits par Grey mais des individus entiers ont été identifiés ici.

Ainsi, la comparaison avec l'étude réalisée par Kathleen Grey sur le sondage Munta-1 en Australie montre à la fois des similitudes et des divergences importantes. L'analyse des niveaux en commun a démontré des résultats proches entre les 2 études. Les espèces identifiées sont sensiblement les mêmes dans les 7 niveaux à l'exception de l'un ou autre individu isolé et concernant l'appréciation de l'état de conservation des léiosphères. De plus, lorsqu'on regarde les graphiques 33, 34 on peut constater que les tendances dans l'évolution de la diversité le long du sondage convergent, avec une augmentation du nombre d'espèces peu de temps après l'impact Acraman et un pic au environ de l'intervalle -1200 à -1300 m. La dominance de léiosphères dans l'ensemble du sondage ne peut être considérée comme une similitude ou divergence. Cette information est une conséquence directe de l'apport des données quantitatives. Elle nous permet de démontrer que si les acanthomorphes se sont certes diversifiés en Australie après l'impact Acraman, leur dominance quantitative n'est pas affirmée. La principale divergence réside dans le nombre total d'espèces différentes identifiées, notre analyse en montre 17 contre 45 pour Grey. Cet écart peut s'expliquer de plusieurs manières. Premièrement, l'observation et l'identification des acritarches s'est réalisée avec un microscope ne permettant pas une mesure précise des

microfossiles ou de leurs processus, vu les conditions de confinement. Pour ce faire, l'utilisation d'un microscope adéquat présent dans les laboratoires de l'Université de Liège aurait été nécessaire. Malheureusement, le retour au sein des bâtiments n'ayant été possible qu'à partir du mois de juillet, le temps propice à ce travail d'analyse risquait de compromettre le dépôt de ce travail à la date fixée. Comme nous l'avons indiqué au point 6.1 Taxonomie et description des taxa observés, certaines espèces au sein d'un même genre se distinguent uniquement sur base d'une différence dans la taille de la vésicule ou dans la longueur/largeur des processus. Dans cette situation, nous avons préféré rassembler les individus « semblables » sous un seul genre et espèce. Cette technique a pu conduire à une sous-estimation du nombre d'espèces présentes. Deuxièmement, au vue des similitudes dans les niveaux communs on peut déduire que des résultats proches de ceux de Grey auraient été obtenus si ceux-ci avaient été plus nombreux. Finalement, nous savons que les niveaux qui ont été étudiés et qui diffèrent de ceux de Grey ont pu préserver les assemblages de façon différente selon les conditions de dépôts et de diagenèse après dépôt. Ces réactions peuvent causer une perte de l'information paléontologique.

7.2. Comparaison de la biostratigraphie de l'Ediacarien

L'utilisation des acritarches comme moyen de corrélation entre les données géologiques mondiales au Protérozoïque est encore à parfaire avec les nouvelles découvertes d'assemblages fossiles. Ce travail a montré que malgré un manque d'espèces clé identifiées, la biozonation de Grey (2005) semble être un bon outil de référence pour l'Australie. La succession des espèces a pu être observée au sein de ces échantillons provenant de Munta-1. La Figure 12 a cependant permis de constater qu'il existe des différences entre les âges des assemblages australien, chinois et sibérien. Ces sondages ont montré une distribution temporelle de certaines espèces d'acritarches plus grandes et anciennes que ceux découvert en Australie. La biozonation de Grey (2005) se concentre dans un intervalle de temps de 10-15 Ma alors que celle proposée en Chine par Liu & Moczydlowska (2019) couvre environ 100 Ma et celle établie par Golubkova et al (2015) en Sibérie près de 200 Ma. Néanmoins, les genres *Tanarium*, *Cavaspina*, *Appendisphaera*, *Cerastosphaeridium* et *Alicesphaeridium* représentent grâce à leur répartition globale et leur distribution temporelle, les taxons les plus utiles pour permettre des corrélations entre certaines régions du monde. L'une des barrières qui pourraient ralentir l'élaboration d'une biostratigraphie à l'échelle mondiale reste sans doute la taxonomie et possibilité de synonymes entre acritarches. Les récentes études semblent s'affranchir de plus en plus de cette barrière (Liu & Moczydlowska, 2019). Des travaux réalisées en Sibérie, Mongolie, Chine et même en Europe ont déjà décrits ces différentes espèces prometteuses dans leurs sondages (Willman & Moczydlowska, 2008 ; Anderson et al, 2017 ; Golubkova et al, 2015). De plus, chaque régions semblent également présenter des espèces à distribution locale voir régionale. Ces dernières peuvent dès lors servir de point de comparaison au sein d'une même région sans pour autant compromettre une corrélation globale qui paraît tout à fait envisageable (Grazhdankin et al, 2020).

Le rôle de l'impact Acraman

L'influence de l'impact sur la diversité des acritarches Ediacarien décrite par Grey pourrait être valide localement. Les études réalisées sur les sondages australiens soutiennent l'hypothèse de cette influence (Willman & Moczydlowska, 2008 ; Grey, 2005). Les niveaux pré-Acraman ne présentent pas de trace d'acritarches ornementés, ceux-ci apparaissent peu de temps après la couche d'éjecta. De plus, cette couche coïncide avec une excursion négative dans le rapport des isotopes de carbone. Le passage de l'EPL à l'ECAP se déroule en parallèle de cette excursion, ce qui renforce un peu plus l'hypothèse de Grey (Willman & Moczydlowska, 2008). Les corrélations en Australie sont bien établies. Cependant, il existe des études plus anciennes (Gravestock et al, 1997) rapportant la présence d'acanthomorphes 20 m en dessous de la couche d'éjecta dans le sondage Lake Maurice West 1 du bassin Officer. Il s'agirait du genre *Comasphaeridium* qui serait un possible synonyme d'*Appendisphaera*. Un autre exemple est celui de (Zang, 1997) qui auraient également signalé des formes complexes d'acritarches antérieure à Acraman dans le Complexe Adelaide Rift. Aucun de ces signalements n'a été toutefois confirmé par Gey (2005). D'autre part, d'après Wallace et al (1996), un impact même majeur comme celui d'Acraman qui frappe un environnement de plateforme marine profonde n'a pas un grand impact à long terme à l'échelle des temps géologiques, après des séismes et tsunamis à court terme. De plus, un tel environnement au protérozoïque ne préserve pas d'acritarches ornementés et peu de diversité, par rapport aux milieux peu profonds (discussion dans Javaux et al, 2001). Concernant la portée globale de l'impact Acraman, des rapports venant de la Formation Doushantuo dans le Sud de la Chine (Liu & Moczydlowska, 2019) ainsi que du sondage Keltmen-1 dans le Nord-Ouest de la Russie (Golubkova et al, 2015) ont déjà démontré la présence d'acanthomorphes à des niveaux pré-Acraman. Les espèces en question ont été abordées au point 4. Biostratigraphie de l'Ediacarien en dehors de l'Australie. Il apparaît tout de même une augmentation de la diversité des espèces une fois l'horizon -580 Ma franchis. Ceci est bien marqué dans la Formation Doushantuo en Chine lors du passage du membre II au membre III (voir annexe 1, 2).

Nous savons que la période Ediacarienne a été une période de grands changements environnementaux. Durant celle-ci quatre excursions négatives d'isotope ^{13}C ont été repérées. La première est associée à la glaciation marinoenne marquant la fin de la période du Cryogénien. La seconde est attribuée à l'impact Acraman et à la glaciation Gaskiers vers -580 Ma. La troisième est liée à l'évènement Shuram dont l'origine n'est pas claire, correspondant peut-être à un impact de météorite, ou à des changements globaux marins ou diagénétiques vers -570 Ma. Elle s'apparente comme la plus importante de toutes et était considérée comme une cause probable de la disparition des acanthomorphes dans les hauts niveaux Ediacarien, mais cette hypothèse vient d'être réfutée dans plusieurs études récentes dont celle de Grazhankin et al (2020) discutée plus haut. Enfin, la dernière est allouée à une glaciation peu avant le Cambrien (Young, 2018). La Figure 1 résume l'ensemble de ces évènements. L'apparition/disparition des acritarches a souvent été associée à de tels bouleversements environnementaux. Cependant, comme mentionné plus haut, la répartition des acanthomorphes semble être homogène durant l'ensemble de l'Ediacarien et ne pas se concentrer dans l'intervalle de temps entre Acraman et Shuram. L'écosystème en place à l'époque était supposé particulièrement résistant aux changements

environnementaux et à la pression du développement des eumétazoaires (Grazhdankin et al, 2020).

L'impact environnemental

La Figure 35 permet de visualiser les variations relatives du niveau marin et les conditions environnementales en relation. Les variations du niveau marin au cours de la période relative au sondage Munta-1 montre 5 phases où le niveau passe de profond à peu profond. La Formation Murnaroo correspondant au début du sondage est caractérisée par des eaux peu profondes et un environnement qualifié de « fluvial, arid » (fa). Le niveau marin augmente durant la Dey Dey Mudstone passant successivement par « tranquil basin floor » (tbf), « low-energy turbidite apron » (leta), « high-energy turbidite apron » (heta) et « low-energy carbonate slope » (lecs) comme qualificatifs environnementaux. Le passage à la Formation Karlaya limestone coïncide avec un retour des eaux peu profondes caractérisé de « shoalwater carbonate complex » (scc). Le commencement de la Formation Tanana est marqué par des eaux profondes avec comme qualificatifs tbf + « basin slope » (bs) + heta. Il s'en suivra d'un schéma se répétant 2 fois la suite : eaux peu profondes + pcc, eaux profondes + leta + heta jusqu'à atteindre la fin de la Formation Tanana. Ces 5 phases de changements de profondeur ne semblent pas avoir un lien avec le passage d'un assemblage à un autre. Cependant, il apparaît que le nombre d'espèce d'acritarches augmente lors des périodes des eaux peu profondes correspondant à des environnements qualifié de « scc » ou « pcc ». Nous observons une augmentation du nombre d'espèces simultanée aux profondeurs avoisinant (-1700 m, -1500 m, -1300m et -1200m). L'environnement avant l'impact Acraman était « fluvial, arid » celui-ci n'a plus par la suite porté ce qualificatif. Le changement d'environnement et du niveau marin semble bien avoir eu une influence sur les acanthomorphes en termes de diversité durant le période Ediacarienne.

8. Conclusion

Ce travail a permis d'apporter de nouvelles données pour tenter de mieux comprendre les modalités de diversification des acritarches acanthomorphes dans l'Ediacarien de l'Australie. Nos résultats confirment l'absence de formes complexes ornementées avant la couche d'éjecta et une augmentation du nombre d'espèces peu de temps après celui-ci. Cependant, ceci ne prouve pas nécessairement une relation de cause à effet entre l'impact la diversification. La dominance de léiosphères d'un point de vue quantitatif ne semble pas avoir été affectée par l'impact Acraman. Cependant les leiosphères dominent les assemblages au long de tout le Protérozoïque, avant l'Ediacarien, même si des formes ornementées différentes de l'Ediacarien sont connues dès 1.65 milliards d'années. Une seconde affirmation est la perte des acanthomorphes après l'Ungoolya Group du bassin Officer dont l'âge avoisine -570 Ma. Cette dernière associée à un manque de donnée chez Grey (2005), a été démontrée ici. Cette confirmation doit néanmoins être cantonnée au continent australien et ne doit pas être considérée pour acquise au vu du manque de données provenant de ces horizons de l'Ediacarien supérieur dans la région. Elle pourrait être liée au type d'environnement ou à de l'altération, les fossiles étant peu diversifiés ni abondants et moins bien préservés dans ces niveaux. De plus, au vu des récents articles publiés venant de forages de Chine ou de Sibérie, il apparaît de plus en plus que les acanthomorphes était distribués sur l'ensemble de la période Ediacarienne. Il semble donc

que même si l'impact aurait pu avoir eu une influence sur le continent australien et sur les continents proches, sa portée globale n'est pas clairement définie. Des recherches complémentaires de recensement des acritarches sur toute la période Ediacarienne devront être menées en Australie afin de vérifier ou non l'apport de ces nouvelles études. Ces recherches devront s'effectuer aussi bien sur le plan qualitatif que quantitatif pour apporter du poids à l'argumentation. De plus, une étude comparative de la sédimentologie des formations avant et après impact en Australie, et des successions géologiques contemporaines en Chine et Sibérie permettrait de distinguer le signal écologique du signal stratigraphique. Le rôle de la glaciation marinoenne qui précède ces successions et a aussi été proposée comme facteur d'extinction d'assemblages précédents avant la diversification des acanthomorphes édiacariens doit également être évalué. Les prochaines avancées technologiques et analyses géochronologiques pourront certainement perfectionner les estimations d'âge des différentes formations afin d'en améliorer les corrélations. Notre compréhension de cette période clé de l'histoire de la terre progresse lentement, des zones d'ombre s'éclaircissent laissant place à d'autres. L'éclosion, l'évolution et la diversification de la vie reste encore actuellement l'un des grands défis du monde scientifique.

9. Table des figures et tableaux

Figure 1 Résumé des changements environnementaux durant la période Ediacarien (le vert représente les léosphères, le bleu= les acanthomorphes ratio isotope carbone 13, A.I= Impact Acraman, EXT= événement d'extinction, RAD= radiation biologique, S.I= impact présumé	6
Figure 2 Localisation Acraman en Australie	7
Figure 3 Zoom sur l'impact Acraman avec localisation du bassin Officer et du complexe Adelaide Rift- (Williams & Wallace, 2003)	7
Figure 4 Disposition des plaques continentales durant l'Ediacarien-(carte modifié d'après Hyde et al., 2000; Li and Powell, 2001; Meert and Lieberman, 2004).	8
Figure 6 Localisation et structure du Superbassin Central ainsi que de Complexe Adelaide Rift- (Grey,2005).....	10
Figure 5 Eastern Officer avec localisation des sondages-(Grey, 2005)	10
Figure 7 Succession stratigraphique de Munta-1 avec les différents assemblages palynologiques- (Grey, 2005).....	12
Figure 8 Lithostratigraphie, localisation et assemblages zones du sondage Keltmen-1 - (Golubkova et al, 2015).....	17
Figure 9 Localisation et biostratigraphie du sondage Doushanto- (Liu & Moczydlowska, 2019)	18
Figure 10 Localisation de la Formation Oppokun- (Grazhdankin et al, 2020).....	20
Figure 11 Corrélation des formations entre l'Australie, la Chine et la Sibérie- (modifié à partir Grey, 2005; Liu & Moczydlowska, 2019; Golubkova et al, 2015)	20
Figure 12 Corrélation des biozonations entre l'Australie, la Chine et la Sibérie-(modifié à partir de Grey, 2005; Liu & Moczydlowska, 2019; Golubkova et al, 2015). 1 : <i>Appendisphaera grandis</i> – <i>Weissiella grandistella</i> - <i>Tianzhushania spinosa</i> , 2 : <i>Tanarium tuberosum</i> – <i>Schizofusa zangwenlongii</i> , 3 : <i>Tanarium conoideum</i> – <i>Cavaspina basiconica</i> , 4 : <i>Tanarium pycnacanthum</i> - <i>Ceratospaeridium glaberosum</i> . I : <i>Trachyhytrichosphaera aimika</i> - <i>Crinita unilaterata</i> , II : <i>Leisphaera crassa</i> / <i>jacutica</i> , III : <i>Alicesphaeridium medusoideum</i> – <i>Cavaspina acuminata</i> - <i>Weissiella grandistella</i> , IV : <i>Striatella coriacea</i> – <i>Oscillateiopsis</i> , V : <i>Tanarium conoideum</i>	21
Figure 13 Clé A, B, C morphologiques des acritarches présent dans Grey (2005)	24
Figure 14 <i>Leiosphaeridia</i> spp.....	25
Figure 15 <i>Schizofusa zangwenlongii</i>	26
Figure 16 <i>Alicesphaeridium medusoidum</i>	27
Figure 17 <i>Appendisphaera barbata</i>	28
Figure 18 <i>Appendisphaera minutiforma</i>	28
Figure 19 <i>Appendisphaera tenuis</i>	29
Figure 20 <i>Archaeotunisphaeridium fimbriatum</i>	30
Figure 21 <i>Ceratospaeridium glaberosum</i>	30
Figure 22 <i>Dicrospinasphaera virgata</i>	31
Figure 23 <i>Ericiasphaera adspersa</i>	32
Figure 24 <i>Eriasphaera fragilis</i>	32
Figure 25 <i>Gyalosphaeridium multispinulosum</i>	33
Figure 26 <i>Gyalosphaeridium pulchrum</i>	33
Figure 27 <i>Multifronsphaeridium pelorium</i>	34
Figure 28 <i>Tanarium araithekum</i>	35

Figure 29 <i>Tanarium muntense</i>	35
Figure 30 <i>Tanarium pluriprotensum</i>	36
Figure 31 Nombre total d'espèces par niveau dans Munta-1	39
Figure 32 Nombre total d'espèce par niveau dans Munta-1 par Grey (2005)	39
Figure 33 Abondance relative en pourcentage de <i>Leiosphaeridia</i> par niveau.....	40
Figure 34 Abondance relative en pourcentage des acanthomorphes par niveau	40
Figure 35 Corrélation entre la lithostratigraphie, la biozonation et la variation du niveau marin/ qualificatif environnemental-(modifié à partir de Grey, 2005).....	41

Tableau 1 Effets environnementaux de l'impact d'un bolide avec la terre- (Williams & Wallace, 2003)9	
Tableau 2 Assemblage zones proposé par Grey (2005)	14
Tableau 3 Assemblages zones proposé par Zang (1994).....	16
Tableau 4 Actuel paléogéographie des acritarches du sondage Giles-1 -(Willman & Moczydlowska, 2008).....	19
Tableau 5 Liste des niveaux analysés	22
Tableau 6 Distribution des acritarches dans le sondage Munta-1- Formation Narana/Formation Tanana/Karlaya Limestone	37
Tableau 7 Distribution des acritarches dans le sondage Munta-1- Dey Dey Mudstone (en jaune les limites de la couche d'éjecta)	38
Tableau 8 Distribution des acritarches dans le sondage Munta-1 -Murnarro Sandstone	38
Tableau 9 Niveau en commun avec l'étude de Grey (2005)	44

10. Bibliographie

- Alvarez, L. W., Alvarez, W., Asaro, F., & Michel, H. V. (1980). Extraterrestrial Cause for the Cretaceous-Tertiary Extinction. *Science*, 208(4448), 1095 LP – 1108. <https://doi.org/10.1126/science.208.4448.1095>
- Anderson, R., Macdonald, F., Jones, D., McMahon, S., & Briggs, D. (2017). Doushantuo-type microfossils from latest Ediacaran phosphorites of northern Mongolia. *Geology*, 45. <https://doi.org/10.1130/G39576.1>
- Baldwin, S. L., McDougall, I., & Williams, G. E. (1991). K/Ar and 40Ar/39Ar analyses of meltrock from the Acraman impact structure, Gawler Ranges, South Australia. *Australian Journal of Earth Sciences*, 38(3), 291–298. <https://doi.org/10.1080/08120099108727973>
- Beghin, J., Guilbaud, R., Poulton, S. W., Gueneli, N., Brocks, J. J., Storme, J.-Y., ... Javaux, E. J. (2017). A palaeoecological model for the late Mesoproterozoic – early Neoproterozoic Atar/El Mreïti Group, Taoudeni Basin, Mauritania, northwestern Africa. *Precambrian Research*, 299, 1–14. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.07.016>
- Brocks, J. J., Jarrett, A. J. M., Sirantoine, E., Hallmann, C., Hoshino, Y., & Liyanage, T. (2017). The rise of algae in Cryogenian oceans and the emergence of animals. *Nature*, 548(7669), 578–581. <https://doi.org/10.1038/nature23457>
- Chapman, C. R., & Morrison, D. (1994). Impacts on the Earth by asteroids and comets: assessing the hazard. *Nature*, 367(6458), 33–40. <https://doi.org/10.1038/367033a0>
- Christopher, R. A., & Goodman, D. K. (1996). Introduction to biostratigraphy and time scales. *American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation.*, 2, 463–492.
- Cohen, P. A., & Riedman, L. A. (2018). It's a protist-eat-protist world: recalcitrance, predation, and evolution in the Tonian–Cryogenian ocean. *Emerging Topics in Life Sciences*, 2(2), 173–180. <https://doi.org/10.1042/ETLS20170145>
- Cornet, Y., François, C., Compère, P., Yannick, C., Roberty, S., Plumier, J. C., & Javaux, E. J. (2019). New insights on the Paleobiology, Biostratigraphy and Paleogeography of the pre-Sturtian microfossil index taxon Cerebrosphaera. *Precambrian Research*, 332, 105410. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2019.105410>
- Darroch, S. A. F., Smith, E. F., Laflamme, M., & Erwin, D. H. (2018). Ediacaran Extinction and Cambrian Explosion. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(9), 653–663. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.06.003>
- E.O.Roller, & Riccardi, A. (1977). International Stratigraphic Guide (Hedberg, H.D., ed., 1976). (Review). *Revista de La Asociacion Geologica Argentina*, 32.
- Golubkova, E., Zaitseva, T., Kuznetsov, A. B., Dovzhikova, E. G., & Maslov, A. (2015). Microfossils and Rb-Sr age of glauconite in the key section of the Upper Proterozoic of the northeastern part of the Russian plate (Keltmen-1 borehole). *Doklady Earth Sciences*, 462, 547–551. <https://doi.org/10.1134/S1028334X15060045>
- Gostin, V., McKirdy, D., Webster, L., & Williams, G. (2010). Mid-Ediacaran ice-rafting and coeval asteroid impact, South Australia: Insights into the terminal Proterozoic environment. *Australian Journal of Earth Sciences*, 57, 859–869. <https://doi.org/10.1080/08120099.2010.509408>
- Gravestock, D. I., Morton, J. G. G., Zang, W. L., & Drexel, J. F. (1997). *Biostratigraphy and correlation. Petroleum geology of South Australia, Volume 3: Officer Basin* (John George Godfrey Morton, D. I. Gravestock, E. M. Alexander, J. Hibbert, J. F. (John F. . Drexel 1952-, & S. A. D. of M. and E. P. Division, eds.). Eastwood, S. Aust: Petroleum Division, SA Dept. of Mines and Energy.
- Grazhdankin, D., Nagovitsin, K., Golubkova, E., Karlova, G., Kochnev, B., Rogov, V., & Marusin, V. (2020). Doushantuo-Pertatataka-type acanthomorphs and Ediacaran ecosystem stability. *Geology*, 48(7), 708–712. <https://doi.org/10.1130/G47467.1>

- Grey, K. (2001). Surviving the snowball Earth: the acritarch record. *Geological Society of Australia*, (From Basins to Mountains: Rodinia at the Turn of the Century.), 45–47.
- Grey, K. (2005). Ediacaran palynology of Australia. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*, 31, 1–439.
- Grey, K. (2006). Advances in Ediacaran biostratigraphy in Australia. *Carnets de Geologie*, 2007(01), 35–37.
- Hyde, W., Crowley, T., Baum, S., & Peltier, W. (2000). Neoproterozoic “Snowball Earth” simulations with a coupled climate/ice-sheet model. *Nature*, 405, 425–429. <https://doi.org/10.1038/35013005>
- Javaux, E., Marchall, C. P., Knoll, A. H., & Walter, M. (2004). Protist evolution in the precambrian: a new multidisciplinary approach combining microscopy and microchemistry. *Geological Society of America Annual Meeting*, 399.
- Javaux, E J, & Marshal, C. P. (2006). A new approach in deciphering early protist paleobiology and evolution: Combined microscopy and microchemistry of single Proterozoic acritarchs. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 139, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.01.005>
- Javaux, Emmanuelle. (2011). Early eukaryotes in Precambrian oceans. In H. Martin, M. Gargaud, & P. López-García (Eds.), *Origins and Evolution of Life: An Astrobiological Perspective* (pp. 414–449). <https://doi.org/DOI:10.1017/CBO9780511933875.028>
- Javaux, Emmanuelle J, & Knoll, A. H. (2017). Micropaleontology of the lower Mesoproterozoic Roper Group, Australia, and implications for early eukaryotic evolution. *Journal of Paleontology*, 91(2), 199–229. <https://doi.org/DOI:10.1017/jpa.2016.124>
- Javaux, Emmanuelle, Knoll, A., & Walter, M. (2003). Recognizing and Interpreting the Fossils of Early Eukaryotes. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere : The Journal of the International Society for the Study of the Origin of Life*, 33, 75–94. <https://doi.org/10.1023/A:1023992712071>
- Jenkins, R., McKirdy, D., Foster, C., O’Leary, T., & Pell, S. (1992). The record and stratigraphic implications of organic-walled microfossils from the Ediacaran (terminal Proterozoic) of South Australia. *Geological Magazine*, 129, 401–410. <https://doi.org/10.1017/S001675680001949X>
- Kennedy, M., Christie-Blick, N., & Sohl, L. (2001). Are Proterozoic Cap Carbonates and Isotopic Excursions a Record of Gas Hydrate Destabilization Following Earth’s Coldest Intervals. *Geology*, 29, 443–446. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2001\)029<0443:APCCAI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2001)029<0443:APCCAI>2.0.CO;2)
- Knoll, A. H., Walter, M. R., Narbonne, G. M., & Christie-Blick, N. (2004). A new period for the geologic time scale. *Science*, 305(5684), 621–622. <https://doi.org/10.1126/science.1098803>
- Li, Z. X., & Powell, C. M. (2001). An outline of the palaeogeographic evolution of the Australian region since the beginning of the Neoproterozoic. *Earth-Science Reviews*, 53, 237–277. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(00\)00021-0](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(00)00021-0)
- Liu 刘鹏举, P., & Moczydlowska, M. (2019). *Ediacaran microfossils from the Doushantuo Formation chert nodules in the Yangtze Gorges area, South China, and new biozones*. <https://doi.org/10.1002/9781119564225.ch1>
- Loron, C. C., François, C., Rainbird, R. H., Turner, E. C., Borensztajn, S., & Javaux, E. J. (2019). Early fungi from the Proterozoic era in Arctic Canada. *Nature*, 570(7760), 232–235. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1217-0>
- Loron, C. C., Rainbird, R. H., Turner, E. C., Greenman, J. W., & Javaux, E. J. (2018). Implications of selective predation on the macroevolution of eukaryotes: evidence from Arctic Canada. *Emerging Topics in Life Sciences*, 2(2), 247–255. <https://doi.org/10.1042/etls20170153>

- Marshall, C., Javaux, E., Knoll, A., & Walter, M. (2005). Combined micro-Fourier transform infrared (FTIR) spectroscopy and micro-Raman spectroscopy of Proterozoic acritarchs: A new approach to Palaeobiology. *Precambrian Research*, 138, 208–224. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2005.05.006>
- Mclaren, D., & Goodfellow, W. (2003). Geological and Biological Consequences of Giant Impacts. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.*, 18, 123–171. <https://doi.org/10.1146/annurev.ea.18.050190.001011>
- Meert, J.G., & Lieberman, B. S. (2004). *A palaeomagnetic and palaeobiographical perspective on latest Neoproterozoic and early Cambrian tectonic events*. 477–487.
- Meert, Joseph G, & Torsvik, T. H. (2003). The making and unmaking of a supercontinent: Rodinia revisited. *Tectonophysics*, 375(1), 261–288. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0040-1951\(03\)00342-1](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0040-1951(03)00342-1)
- Morton, J G G. (1997). Lithostratigraphy and environments of deposition. *Petroleum Geology of South Australia, Volume 3: Officer Basin*, 47–86.
- Pant, N. C., & Dasgupta, S. (2017). An introduction to the crustal evolution of India and Antarctica: the supercontinent connection. *Geological Society, London, Special Publications*, 457(1), 1 LP – 6. <https://doi.org/10.1144/SP457.14>
- Porter, S. M., & Riedman, L. A. (2019). Evolution: Ancient Fossilized Amoebae Find Their Home in the Tree. *Current Biology*, 29(6), R212–R215. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.02.003>
- Preiss, W. (2000). The Adelaide Geosyncline of South Australia and its significance in Neoproterozoic continental reconstruction. *Precambrian Research*, 100, 21–63. [https://doi.org/10.1016/S0301-9268\(99\)00068-6](https://doi.org/10.1016/S0301-9268(99)00068-6)
- Renne, P., Deino, A., Hilgen, F., Kuiper, K. F., Mark, D., Mitchell, W., ... Smit, J. (2013). Time Scales of Critical Events Around the Cretaceous-Paleogene Boundary. *Science (New York, N.Y.)*, 339, 684–687. <https://doi.org/10.1126/science.1230492>
- Toon, O. B., Zahnle, K., Morrison, D., Turco, R. P., & Covey, C. (1997). Environmental perturbations caused by the impacts of asteroids and comets. *Reviews of Geophysics*, 35(1), 41–78. <https://doi.org/10.1029/96RG03038>
- Walter, M., Veevers, J., Calver, C., Gorjan, P., & Hill, A. C. (2000). Dating the 840–544 Ma Neoproterozoic interval by isotopes of strontium, carbon, and sulfur in seawater, and some interpretative models. *Precambrian Research*, 100, 371–433. [https://doi.org/10.1016/S0301-9268\(99\)00082-0](https://doi.org/10.1016/S0301-9268(99)00082-0)
- Williams, G. E., & Wallace, M. (2003). The Acraman asteroid impact, South Australia: Magnitude and implications for the late Vendian environment. *Journal of the Geological Society*, 160, 545–554. <https://doi.org/10.1144/0016-764902-142>
- Willman, S., & Moczydlowska, M. (2008). Ediacaran acritarch biota from the Giles 1 drillhole, Officer Basin, Australia, and its potential for biostratigraphic correlation. *Precambrian Research - PRECAMBRIAN RES*, 162, 498–530. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2007.10.010>
- Willman, S., & Moczydlowska, M. (2011). Acritarchs in the Ediacaran of Australia — Local or global significance? Evidence from the Lake Maurice West 1 drillcore. *Review of Palaeobotany and Palynology - REV PALAEOBOT PALYNOL*, 166, 12–28. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2011.04.005>
- Willman, S., Moczydlowska, M., & Grey, K. (2006). Neoproterozoic (Ediacaran) diversification of acritarchs; a new record from the Murnaroo 1 drillcore, eastern Officer Basin, Australia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 139(1–4), 17–39. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2005.07.014>
- Young, G. M. (2018). *Chapter 2 - Precambrian Glacial Deposits: Their Origin, Tectonic Setting, and Key Role in Earth Evolution* (J. Menzies & J. J. M. B. T.-P. G. E. (Second E. van der Meer, eds.). <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-08-100524-8.00001-4>

Zang, W.-L. (1994). Review of Neoproterozoic and Early Palaeozoic acritarch biostratigraphy in Australia. *PESA Journal*, 22:101-106.

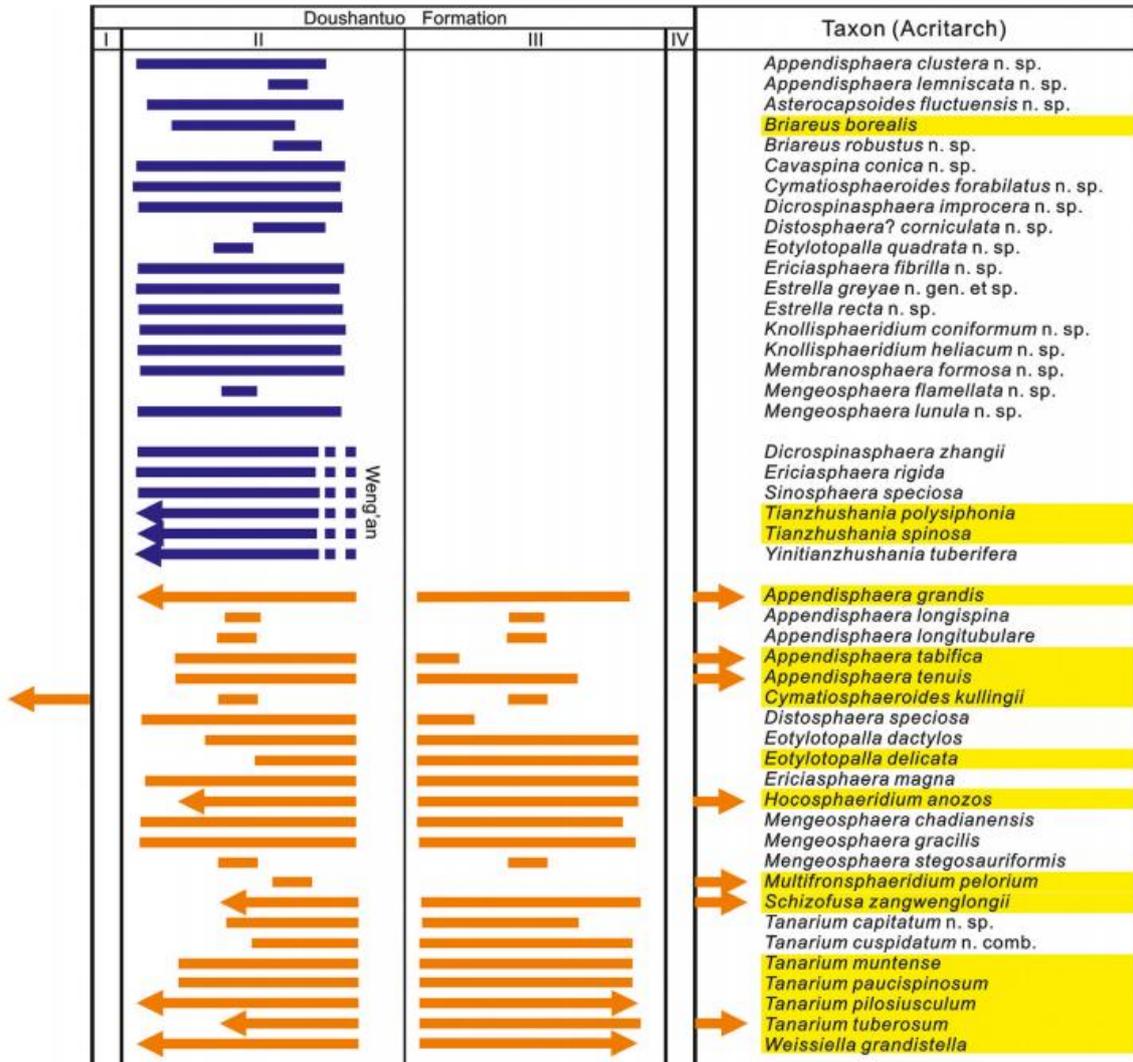
Zang, W.-L. (1997). Megascopic carbonaceous Chuaria-Tawuia from Ediacaran sequences in South Australia. *MESA J.* 4, 37-41.

Zang, W., & Walter, M. R. (1992). Late Proterozoic and Cambrian microfossils and biostratigraphy, Amadeus Basin, central Australia. *Memoir - Association of Australasian Palaeontologists*, 12.

11. Annexe

Annexe 1

La figure ci-dessous montre distribution stratigraphique des espèces de microfossiles étudiés ici dans la Formation Doushantuo et établie par leur FAD (première apparition) et LAD (dernière apparition). Les âges approximatifs des FAD et LAD sont estimés à partir des âges isotopiques des strates contenant ces espèces ou sont extrapolés à partir des âges d'événements mondiaux, tels que la glaciation Gaskiers à ca. 580 Ma (Ogg et al.2016) et l'apparition de la faune de type Ediacara en Australie à env. 565 Ma



Annexe 2

Il s'agit de la suite de l'annexe 1 ci-dessus. Le tableau a été découpé en deux parties afin de mieux visualiser les noms des espèces.

