

# La classification des premiers organismes vivants

Éric VERRECCHIA, Christophe DUPRAZ et Ronny PATTISINA

Les stromatolithes fossiles sont les témoins des plus anciens organismes de la planète. Leur nomenclature était fondée, à tort, sur des différences de formes qui pouvaient résulter, l'analyse moderne le montre, d'une même espèce.

**L**es stromatolithes sont des formations organo-sédimentaires fascinantes : les plus anciennes datent d'environ 3,7 milliards d'années, la période dite de l'Archéen, et ce sont les plus vieux écosystèmes connus. Finement laminés, ils résultent de l'accumulation de sédiments et de minéraux formés en leur sein sous l'effet de micro-organismes. Par ailleurs, ils ont été les témoins, et probablement les acteurs partiels, mais actifs, de l'augmentation de l'oxygène moléculaire dans l'océan et les basses couches de l'atmosphère, préalable indispensable à l'apparition de la vie telle que nous la connaissons.

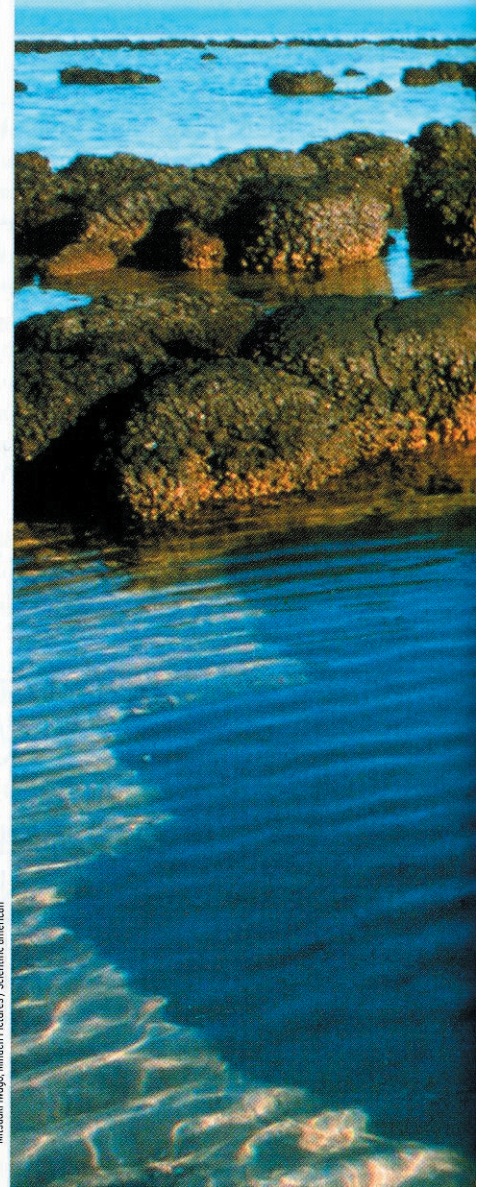
Aujourd'hui cantonnés à quelques lieux géographiques, tels Shark Bay, en Australie (voir la figure 1), ou les Bahamas, dans les Caraïbes, les stromatolithes marins actuels sont loin de présenter la diversité morphologique de leurs prédécesseurs qui ont régné dans les océans précambriens durant près de trois milliards d'années, c'est-à-dire durant une grande part de l'Archéen et la totalité du Protérozoïque (la période qui précède le Cambrien, plus ancienne que 545 millions d'années). L'absence actuelle de diversité des stromatolithes modernes rend difficile de comparer les systèmes vivants et les stromatolithes anciens.

Ces difficultés ont conduit les paléontologues, en particulier en Russie,

au Canada et en France, à proposer une classification des stromatolithes précambriens sur le modèle linnéen (une forme majeure égale un genre), avec pour conséquence une explosion de noms de genres. Cette idée est simpliste et nous verrons que plusieurs formes distinctes peuvent être produites par un seul et même organisme.

La difficulté d'élaborer des nomenclatures résulte de la rareté des traces organiques fossiles préservées et identifiables dans les stromatolithes précambriens grâce auxquels on pourrait identifier un micro-organisme ou un agencement écosystémique. Ainsi, d'un point de vue biologique, les règles de l'actualisme (les lois expérimentales actuelles et vérifiables sont aussi valables pour le passé) s'appliquent mal. Néanmoins, l'étude des stromatolithes marins vivants a révélé certains des processus à l'origine des lamines et des accumulations de carbonate de calcium, principale espèce minérale présente.

Après avoir décrit le fonctionnement des stromatolithes actuels, nous verrons comment, à partir de ces informations, on peut échafauder des modèles, avec des automates cellulaires, qui reproduisent la morphogenèse des stromatolithes anciens. Cette méthode holistique consiste à résumer l'ensemble des facteurs influant sur le système en



quelques paramètres qui permettent d'extraire le maximum d'informations. À l'aide de ce « laboratoire virtuel », mis au point en 2003, nous pouvons aujourd'hui avancer des hypothèses sur l'environnement de ces stromatolithes et bousculer quelques idées reçues.

### Une usine à morphologie

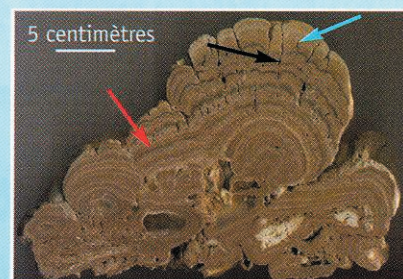
Dans un stromatolithe, tous les échanges et les processus de minéralisation ont lieu dans la couche supérieure, là où vivent les micro-organismes. Cette couche, interface entre l'eau libre et la communauté microbienne, est la zone d'assimilation de l'énergie, essentiellement sous la forme de lumière, et des nutriments. Cette activité micro-organique est « transformée » en structure au cours de processus itératifs rythmés

par les contraintes de l'environnement (les vents, les marées, les saisons). Ce mécanisme général est aussi celui des tapis microbiens minéralisés continentaux, lacustres ou palustres.

À la surface des stromatolithes, l'écosystème microbien remplit donc le rôle d'un filtre capable d'accélérer, d'inhiber, ou de réagir passivement au processus de morphogénèse. Cette fonction varie selon les dispositions des micro-organismes à précipiter ou non du carbonate de calcium, ainsi qu'à emprisonner ou lier des particules sédimentaires, en suspension dans l'eau ou d'origine éolienne. La morphogénèse stromatolithique résulte donc de l'équilibre entre des facteurs intrinsèques (qui reflètent la nature du tapis microbien) et extrinsèques (les contraintes de l'environnement). Hélas, les formations précam-

abriennes fournissent peu d'informations sur la part respective de ces divers facteurs.

Les paléontologues distinguent trois types principaux d'édifices stromatolithiques protérozoïques : les morphologies branchues ou dendritiques ; les édifices plus ou moins plans ou formant des dômes ; enfin, les structures isopaques, c'est-à-dire des systèmes de lamines parallèles, mais ondulées. Dans un complexe à stromatolithes qui peut



A. Weillière

**1. LES STROMATOLITHES D'AUSTRALIE**, avec ceux des Bahamas, sont les rares représentants actuels des stromatolithes qui peuplaient les océans précambriens. Constitués de lamines où alternent sédiments piégés et ciments calcaires, les stromatolithes représentent des laboratoires naturels où les conditions de leur formation peuvent être étudiées en détail. Ces observations nourrissent les modèles numériques qui élucident les conditions de formation des anciens stromatolithes, tels ceux de Limagne (*dans le cartouche*), une plaine qui s'étend de Clermont-Ferrand à Vichy. Ces édifices, qui se sont développés dans des lacs et des marais, témoignent d'une grande diversité morphologique lors de leur croissance, de la succession de lamines parallèles et ondulées (*flèche rouge*) à l'individualisation de colonnettes (*flèche noire*), puis à leur coalescence (*flèche bleue*).

atteindre plusieurs dizaines de mètres d'épaisseur, ces formes alternent parfois latéralement ou verticalement. À quels environnements correspondent ces formes fossiles ?

Plusieurs hypothèses ont été émises (par exemple, les morphologies planes ou en dômes seraient associées à des milieux de mer ouverte ou à des lacs), mais toutes portent sur des morphologies macroscopiques qui doivent être réinterprétées à l'échelle de la lamine et nuancées à la lumière des travaux sur les stromatolithes marins actuels.

La croissance des stromatolithes résulte d'interactions au sein du tapis microbien qui est un « moteur à carburant lumineux ». Dans ce moteur, des cyanobactéries photosynthétiques convertissent l'énergie lumineuse en matière organique qu'utilisent à leurs propres fins les bactéries. Par conséquent, la lumière est le facteur primordial de ce micro-écosystème, auquel il convient d'ajouter les nutriments indispensables à la biosynthèse, tel l'azote, qui sont puisés dans le milieu.

Les stromatolithes se construisent par accumulation de tapis microbiens

capables de s'indurer, c'est-à-dire de fabriquer de la matière minérale ou de piéger des particules sédimentaires afin de construire de nouveaux substrats lithologiques au cours du temps. Cette capacité est dictée en partie par des facteurs intrinsèques au tapis, notamment la quantité de mucigel (des polymères extracellulaires mucilagineux, le plus souvent des polysaccharides) produite par les micro-organismes et l'activité photosynthétique. La sécrétion de mucigel par les bactéries et les cyanobactéries vivant dans le tapis micro-organique facilite le piégeage et l'agglomération des particules sédimentaires, contribuant ainsi à la construction des édifices.

Par ailleurs, de multiples processus favorisent la précipitation directe de carbonate de calcium au sein du tapis. Ainsi, l'assimilation du dioxyde de carbone, soit dissous, soit d'origine atmosphérique, par les micro-organismes photosynthétiques aérobies (vivant en présence d'oxygène), augmente localement l'alcalinité du milieu et facilite le dépôt de calcaire. C'est le cas pour de nombreux stromatolithes continentaux. Aujourd'hui, en domaine marin, ce sont principalement

les bactéries sulfato-réductrices qui facilitent le dépôt de carbonates en dégradant le mucigel : ce faisant, elles alcalinisent le milieu et libèrent le calcium piégé dans le mucigel.

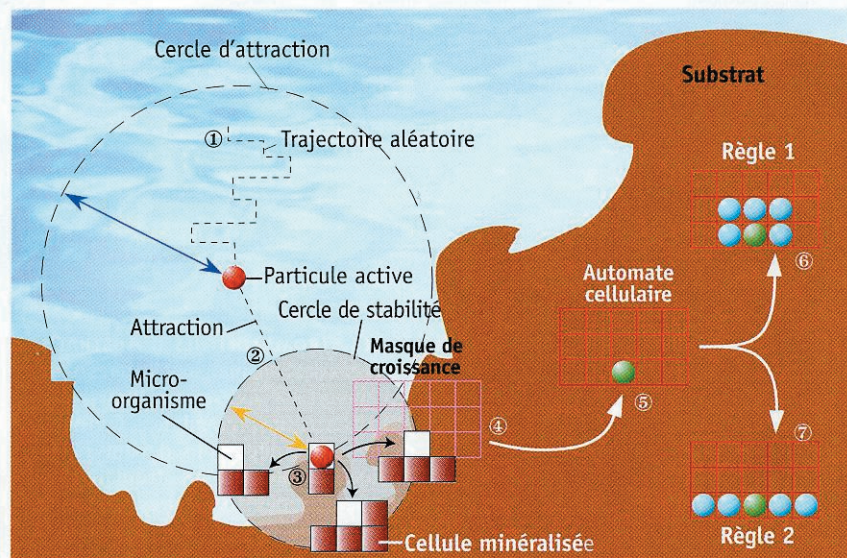
## Matériaux et lumière

Les mécanismes de lithification d'un tapis micro-organique déterminent la morphologie et la structuration des lamines du stromatolithe. Ces mécanismes intrinsèques dépendent des espèces bactériennes du tapis. Par exemple, à Shark Bay, les cyanobactéries *Entophysalidaceae* fabriquent des lamines rugueuses tandis que certaines cyanobactéries filamenteuses et fines, telles *Schizothrix*, produisent des lamines lisses, bien que l'environnement soit identique pour les deux espèces. Toutefois, la relation entre une espèce dominante et la morphologie de la lamine indurée n'est pas aussi immédiate et généralisable. La forme d'une lamine dépend également de la quantité de mucigel produit, de la propension du tapis à piéger les sédiments et de la cinétique de minéralisation. À cela s'ajoutent les contraintes imposées au système biologique par son environnement, c'est-à-dire les facteurs extrinsèques.

Parmi les facteurs extrinsèques, deux sont prépondérants : la lumière et la quantité de sédiments en suspension au voisinage du stromatolithe. La lumière, carburant du système, est l'élément vital. Les sédiments ont une action plus complexe sur la vie du tapis microbien : la formation d'une lamine résulte d'un équilibre dynamique entre le rythme de sédimentation et la capacité d'un tapis à se régénérer.

En effet, une couverture sédimentaire trop abondante couvre le tapis et supprime sa source d'énergie : les organismes photosynthétiques meurent et le tapis cesse d'exister. En revanche, quand les apports sédimentaires autorisent les micro-organismes à migrer vers la surface, le tapis se propage, d'abord verticalement pour incorporer les sédiments, puis latéralement quand le calme est revenu.

Un stromatolithe résulte donc d'une course de vitesse entre une fossilisation létale et une montée vers la lumière. Le plus souvent, une sédimentation abondante s'accompagne de morphologies branchues et dendritiques, privilégiant



**2. LE MODÈLE HOLISTIQUE DE LA CONSTRUCTION STROMATOLITHIQUE.** Le substrat est décomposé en petits carrés, certains représentent le support minéralisé (en marron), d'autres à la surface, sont les micro-organismes (en blanc) en attente de carburant énergétique (lumière et nutriments). L'énergie est véhiculée par une particule active (en rouge) qui tombe selon une trajectoire aléatoire (1). Cette particule est caractérisée par deux paramètres, correspondant aux facteurs extrinsèques, l'attraction et la stabilité, tous deux définis par un rayon (respectivement en bleu et en jaune). Lorsque le cercle d'attraction entre en contact avec un micro-organisme du substrat, la particule se fixe au point de contact (2). Puis dans l'aire de stabilité, la particule recherche la position la plus stable (3, flèches noires). Dans une deuxième étape, le micro-organisme qui a reçu la particule active « allume » (4) un masque de croissance (en rose), une grille de 15 cases sur laquelle s'appliquent les règles d'un automate cellulaire (5). Ces règles définissent le devenir du micro-organisme notamment sa prolifération, par exemple selon toutes les directions (6) ou uniquement horizontalement (7).

les parties hautes au détriment des dépressions (*voir la figure 5*), nous verrons cela.

D'autres facteurs environnementaux influent sur la morphologie des stromatolithes : la salinité, les apports en nutriments, la vitesse des courants, la taille des grains sédimentaires et la concentration de l'eau en carbonate de calcium. En ce sens, les stromatolithes ne diffèrent guère des coraux. Toute modification de ces paramètres physico-chimiques entraîne une réponse morphologique du système. Par exemple, les morphologies à fines lamines, constituées de colonnes individuelles ou branchues, se développent plutôt dans des environnements abrités et peu agités, là où les branches ne risquent pas d'être cassées. En revanche, les formes planaires et massives reflètent des adaptations à des environnements turbulents.

La morphologie des stromatolithes résulte donc de la conjonction de facteurs multiples et variés. Les uns, intrinsèques, sont liés à la vie de la communauté qui constitue le tapis microbien actif. Les autres, extrinsèques, représentent les conditions imposées par le milieu. Ainsi est contrôlé le mécanisme itératif qui guide la morphogénèse, quelle que soit l'échelle d'observation.

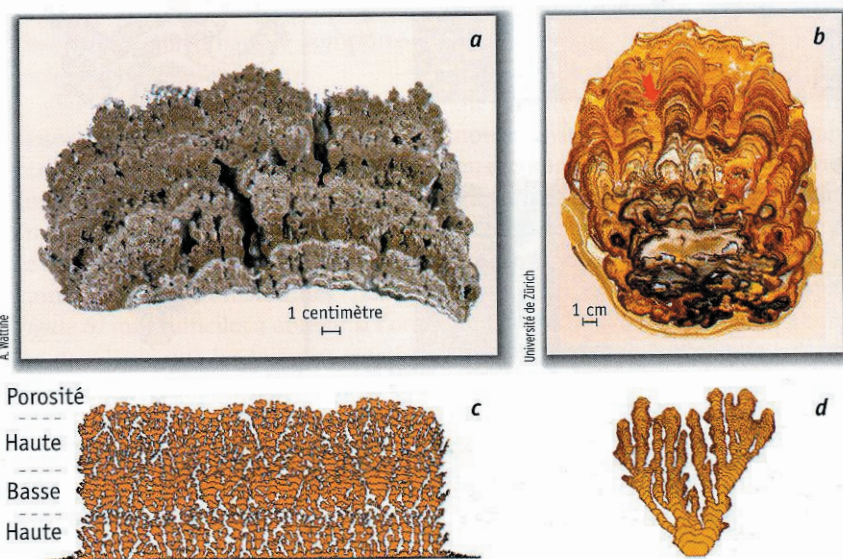
Néanmoins, il reste illusoire de décrire de façon exhaustive par des relations mathématiques simples l'ensemble des paramètres et des échanges dans un système aussi complexe. Comment alors accéder à la morphogénèse des stromatolithes quand seule une partie des facteurs est disponible ? Grâce à l'approche holistique.

## La voie holistique

L'approche holistique se concentre sur des variables globales qui reflètent l'action de combinaisons de paramètres intrinsèques ou extrinsèques (*voir la figure 2*). En premier lieu, la géométrie du substrat de départ est parfaitement connue. Ce substrat est décomposé en petits carrés qui sont autant de cellules, les unes, déjà minéralisées et donc vides de tout micro-organisme, d'autres, en attente d'énergie pour évoluer, représentent les micro-organismes de la surface stromatolithique. D'autres paramètres représentent la sédimentation ou l'inhibition de croissance du tapis micro-organique. La



**3. LES FORMES DES STROMATOLITHES**, c'est-à-dire l'ensemble des configurations possibles, peuvent être simulées par un faible nombre de paramètres : l'attraction et la stabilité. Plus le rayon de stabilité des particules constitutives est grand, plus les stromatolithes sont épais et massifs, car la particule explore la surface et peut pénétrer dans les anfractuosités. À l'inverse, plus le rayon d'attraction augmente, plus les édifices sont branchus et dendritiques.



**4. LES VARIATIONS DE POROSITÉ** (a, un stromatolithe de Montaigne, dans le bassin de Limagne) et la coalescence des colonnes (b, une formation de El Molino, en Bolivie; la coalescence est indiquée par la flèche rouge) intriguaient les paléontologues. Les simulations de ces stromatolithes continentaux (c et d) révèlent le rôle prépondérant de l'environnement et invalident les nomenclatures pour lesquelles une forme correspond à un taxon.

simulation des facteurs extrinsèques est essentiellement fondée sur l'agrégation limitée par la diffusion, ou DLA. Pour cela, des particules actives représentent la lumière et les nutriments. Elles se déplacent dans l'espace selon un mouvement brownien orienté par la gravité. La consommation de ces particules par le tapis microbien dépend de deux facteurs, l'attraction et la stabilité.

## Agrégation et automates cellulaires

Le premier facteur, défini par un rayon, correspond à la captation de la particule active et représente la compétition pour la lumière et les nutriments. De façon imagée, la particule est enveloppée dans une bulle et suit une trajectoire aléatoire. Dès que cette bulle « touche » le substrat, la particule se fixe au point de contact.

Le second, la stabilité, est également défini par un rayon. Ce facteur correspond à une distribution de l'énergie en fonction de la surface, c'est-à-dire à une relaxation. Il représente la surface active du stromatolithe. À partir de son point de contact, la particule « inspecte » le cercle de stabilité et rejoint la position la plus stable, qui dépend de la configuration du substrat. Comment varie la forme du stromatolithe en fonction de ces deux facteurs ?

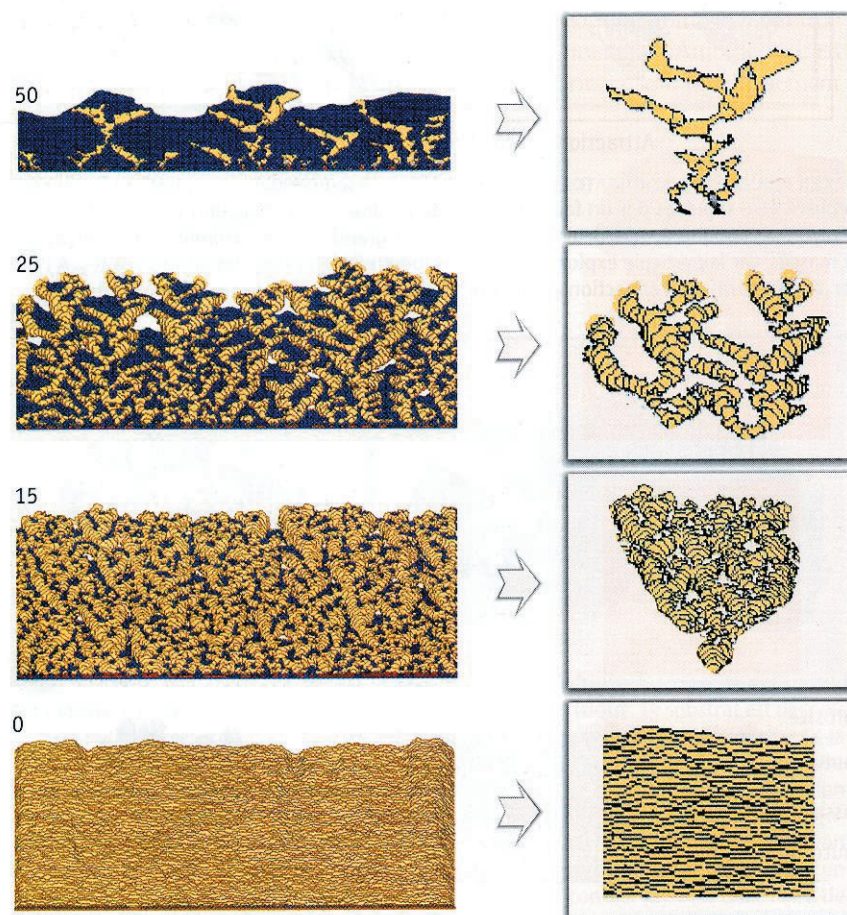
Un facteur d'attraction élevé forme des structures moins compactes, augmente l'espace entre branches, et finalement engendre des structures en colonnes. En effet, plus le disque d'attraction est grand, plus l'espace de collage d'une particule est restreint, car on « s'éloigne » d'un strict parallélisme au substrat. On crée donc des vides, des angles morts entre les branches en formation.

En revanche, le facteur de stabilité crée des structures d'autant plus compactes qu'il est élevé. À mesure qu'il augmente, il accroît l'effet de la gravité et donc remplit les vides, diminuant l'effet branchu et dendritique. De plus, il élargit les branches existantes. En d'autres termes, ces paramètres holistiques miment la compétition entre colonnes en croissance et la compétition pour les sources d'énergie : en faisant varier ces paramètres, les simulations retrouvent la plupart des morphologies connues des stromatolithes (voir la figure 3).

Les facteurs intrinsèques, qui rendent compte de l'écologie du tapis microbien, c'est-à-dire sa capacité à se régénérer, sont fondés sur le principe des automates cellulaires (voir la figure 2). Dans de tels systèmes, le devenir d'un élément dépend de l'état de ses voisins selon des règles, dites de voisinage, prédéfinies. Dans notre cas, un élément du substrat (un micro-organisme) qui capte une particule active devient actif à son tour. Un « masque de croissance » virtuel lui est superposé : il s'agit d'une grille de trois rangées de cinq cases. La prolifération du micro-organisme est alors dictée par des règles de vie qui s'appuient sur cette grille et tiennent compte de la configuration du voisinage.

Selon les règles de vie retenues (par exemple, une prolifération isotrope ou seulement linéaire), l'automate cellulaire simule le comportement de la couche micro-organique active en modifiant la morphologie guidée par les paramètres de l'environnement. S'ouvre alors un espace morphogénétique construit à partir de seulement quatre paramètres (la distance de stabilité, la distance d'attraction, la règle de transition de l'automate cellulaire et le nombre de cellules filles produites par l'automate) englobant la plus grande part de variabilité du système.

On peut résumer l'ensemble du processus. Le système DLA configure la topographie du substrat actif grâce aux distances d'attraction et de stabilité. Ensuite, l'automate cellulaire modifie localement la morphologie dans l'espace qui l'entoure suivant les règles que l'on lui a attribuées. Enfin, on réitère le processus. Au final, l'« information » apportée par le DLA est reprise et redistribuée par l'automate.



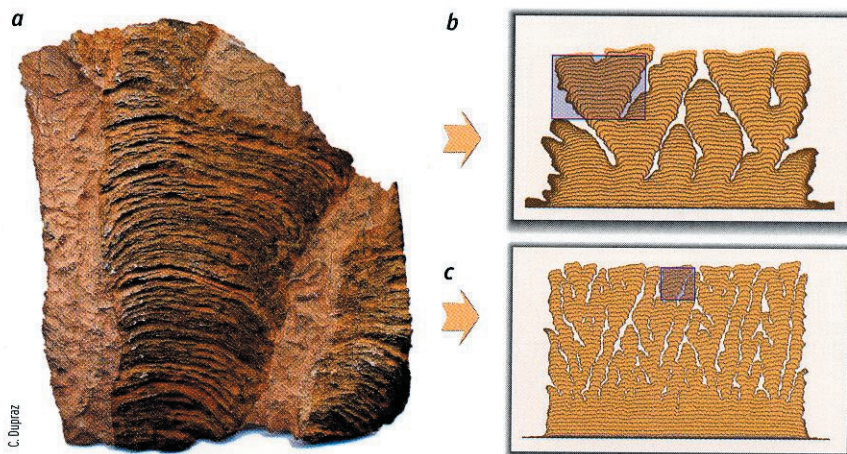
**5. LA SÉDIMENTATION JOUE UN RÔLE DIRECT SUR LA MORPHOLOGIE DES STROMATOLITHES.** Alors que les conditions initiales de croissance restent inchangées, l'aspect branchu s'affirme avec l'augmentation du taux de sédimentation (de 0 à 50). Dans un tel cas, la diversité morphologique ne se traduit pas en diversité d'espèces.

## Formes réelles et formes simulées

Que les milieux soient marins ou continentaux, la méthode holistique permet de simuler la croissance et la diversité des stromatolithes actuels et fossiles. Par exemple, dans les milieux lacustro-palustres, les stromatolithes sont parfois constitués d'une alternance de couches à basse et à haute porosité (voir la figure 4). La simulation démontre que de telles formes reposent de façon prépondérante sur les facteurs extrinsèques au détriment de facteurs intrinsèques : cette morphologie est probablement liée à des croissances en milieu à faible apport de sédiments et à des variations, peut-être saisonnières, de l'environnement de dépôt.

Dans d'autres milieux et sous d'autres latitudes (des lacs subtropicaux en Amérique du Sud), certains stromatolithes de la fin du Crétacé ont construit des ensembles de colonnes, d'abord bien individualisées, mais qui fusionnent au cours de la croissance, de façon épisodique, pour former des tapis laminés plus compacts et plus ou moins continus (voir la figure 4). De nouveau, la simulation révèle que cette complexité morphologique résulte de l'action des facteurs environnementaux et non intrinsèques. Ces deux cas révèlent qu'une forme donnée doit parfois plus à l'environnement qu'à la nature des micro-organismes en jeu, remettant ainsi en cause les fondations des nomenclatures actuelles.

Par ailleurs, la méthode holistique ouvre de nouveaux champs aux interprétations sur la genèse des stromatolithes. Par exemple, quel est le rôle de la sédimentation dans la morphogénèse ? On peut répondre grâce à notre « laboratoire virtuel » de croissance stromatolithique en ne faisant varier que le paramètre de sédimentation (voir la figure 5). Plus la sédimentation est importante, plus l'effet branchu, puis dendritique augmente, toutes conditions initiales étant égales par ailleurs. En l'absence de sédimentation, les stromatolithes simulés restent compacts et isopaques : ce résultat est corroboré par des observations en milieu naturel où ces formes se développent en milieux agités, peu propices à toute sédimentation. En revanche, quand l'écosystème microbien est partiellement abrité et sujet à des décantations sédimen-



**6. LES STROMATOLITHES PRÉCAMBRIENS (a) ont une complexité et une variabilité morphologique, que l'on ne retrouve pas dans les formes actuelles. La simulation de nombre d'entre eux révèle le rôle des facteurs intrinsèques. Ces constructions restent invariantes en termes d'échelle (b et c), tant dans l'espace de simulation que dans celui des gisements fossiles.**

taires, la compétition pour la lumière accroît l'effet branchu.

Les édifices morphologiques obtenus avec des taux de sédimentation arbitraires de 15 et 25 (au-delà de 75, le stromatolithe ne survit pas) correspondent parfaitement aux formes protérozoïques nommées *Baicalia mauritanica*. Seul l'apport sédimentaire modifie la morphologie alors que tous les autres paramètres sont restés constants : on peut donc à nouveau se poser la question de la pertinence des nomenclatures en usage. L'« espèce » *Baicalia mauritanica* pourrait fort bien être à l'origine de structures compactes, nommées autrement, sa morphologie branchue ne résultant que d'une sédimentation importante perturbant le comportement des tapis microbiens.

Pour les formes très anciennes, l'atelier de simulation souligne deux caractères fondamentaux : le rôle des facteurs intrinsèques, c'est-à-dire le comportement écologique du tapis microbien, et le comportement fractal des constructions. Certains stromatolithes (voir la figure 6) sont difficiles à obtenir si l'on ne privilégie que les facteurs extrinsèques. En revanche, en simulant un comportement intrinsèque du tapis où la prolifération horizontale est privilégiée, et en ménageant l'influence des contraintes externes, des morphologies en colonnes avec l'apparition de formes en éventail émergent. Cette propriété souligne le rôle essentiel de l'écologie du système sur ce type de forme. Plus encore, en modifiant légèrement les propriétés de l'automate cellulaire, on

obtient le même type d'édifice, mais dont les largeurs de colonnes ont changé. Ce changement d'échelle traduit une conservation des caractéristiques morphologiques, quel que soit le niveau d'observation. Cette invariance d'échelle est directement liée au caractère fractal de la croissance stromatolithique. De nouveau, la prise en compte de ce caractère fractal modifie notre perception des morphologies et questionne les nomenclatures établies sur des critères strictement descriptifs mesurés à une seule échelle de perception.

Ainsi, en l'absence de traces organiques indubitables et de la difficulté d'interprétation des données géochimiques, les outils numériques modélisant des espaces morphologiques issus d'interactions du « vivant artificiel » et du « minéral simulé » apportent une nouvelle vision sur les structures ayant pu accompagner l'émergence de la vie : les formes portent de l'information ! Loin du débat sur l'origine – biologique ou non – des stromatolithes, l'usage de modèles numériques et l'efficacité de certains algorithmes constituent une alternative pleine de promesses.

Éric VERRECCHIA dirige le Laboratoire de géodynamique de la biosphère, à l'Université de Neuchâtel, en Suisse. Christophe DUPRAZ étudie les stromatolithes dans ce même laboratoire. Ronny PATTISINA met au point des algorithmes génétiques au Département d'informatique de l'Université de Neuchâtel.