

UNIVERSITÉ DE BOURGOGNE**UFR Sciences Vie Terre Environnement
École doctorale Environnement Santé****THÈSE**

Pour l'obtention du grade de

Docteur de l'Université de Bourgogne

Discipline : SCIENCES DE LA TERRE - GÉOLOGIE

par

Anthony BOUTON**- 2016 -****Facteurs de contrôle extrinsèques des dépôts microbiens
récents en domaine de transition continental-marin**

*À ma maman
à mon père
à ma grand-mère*

AVANT-PROPOS

Avant d'entrer dans le vif du sujet, je souhaitais prendre quelques instants pour adresser mes remerciements à ceux qui m'ont accompagné et qui ont contribué, de près ou de loin, au bon déroulement de cette thèse. Avec la fatigue, ça ne sera certainement pas les remerciements les plus hilarants de l'histoire, et je risque (c'est sûr même) d'en oublier certains..., essayer de ne pas m'en tenir (trop) rigueur.

- Je tiens évidemment à remercier MM. **Frédéric Boulvain** et **Elias Samankassou** pour avoir accepté de rapporter mon travail de thèse, ainsi que **Thierry Mulder** d'avoir accepté d'en être examinateur.
- Je tiens sincèrement à remercier **Emmanuelle**, il y a tellement de choses à dire, déjà je ne suis pas très doué pour cela et ensuite avec ma mémoire de poisson rouge, je risque d'en oublier... Bon quand même, merci pour tout ce qu'elle m'a appris durant ces années de thèse, de m'avoir initié à une thématique que je ne connaissais pas du tout et déjà de m'avoir choisi pour cette aventure alors que l'on n'avait jamais travaillé ensemble; merci également de m'avoir consacré autant de temps, notamment ces derniers temps vus que l'on avait été un petit peu optimistes pour la fin de la thèse, merci également pour ses qualités humaines, qui font souvent défaut à beaucoup d'encadrants. On a passé de très bons moments, que cela soit sur le terrain ou en dehors (d'ailleurs merci également à Pierre et Loulou pour nous avoir régulièrement accueilli); bref, un grand merci !
- Merci également à **Arnaud** (son mot favori : non!!!) et **Christophe** (qui n'a pas réussi à me pervertir dans la géochimie isotopique, en particulier les fractionnements indépendants de la masse) qui m'ont maudit ces derniers temps, surtout quand je leur ai donné une centaine de pages à relire à quelques jours de la date butoir..., merci d'avoir autant assuré!!
- Je remercie également **Raph** et **Aurélie**, la part bordelaise du projet microbialites, pour tous ces moments passés, en particulier sur le terrain. Quelques petits souvenirs de notre ami polonais qui avait un peu de mal à mettre ses tongs (et qui courrait après les serveuses), Borat, Gomina / Musclor et confrères, nos rencontres avec Flipper le dauphin qui expliquait nos petits retards matinaux (à Raph et moi du moins...). Raph, Bourguignon (pardon, Morvandiaux) contraint au départ et exilé dans cette contrée où ils cherchent désespérément de faire des vins d'une qualité approchant celle des Bourgognes, mais bien sûr sans succès; on ne leur en veut pas; la barre étant tellement haute... Mais bon, ils font quand même des bons vins de sauce... (parole de quelqu'un qui ne boit pas de vin!). Aurélie, qui doit être en plein stress en ce moment (comme souvent), courage, c'est la dernière ligne droite !
- Je remercie réellement **Pieter Visscher** pour toute son implication au cours de cette thèse et avoir fait partager son savoir sur les tapis microbiens et microbialites. Je suis très heureux qu'il puisse venir à Dijon pour ma soutenance. On a passé de très bons moments à chaque fois, en particulier lorsqu'il était professeur invité dans notre laboratoire en mars 2014 (+ 4 kg en un mois, en même temps on mangeait tous les soirs chez Emmanuelle...). Je remercie également **Christophe Dupraz** pour ses discussions et nous avoir reçu dans son ancien chez lui, dans le Connecticut, afin de passer quelques échantillons au cryo-MEB.
- Je tiens à remercier **Guy Désaubiaux** et **Eric Portier** pour les discussions scientifiques (ou non) et avoir participé à l'encadrement, de près ou de loin, à cette thèse. Par leur intermédiaire, je remercie également l'entreprise **GDF Suez** d'avoir permis le financement des recherches entreprises durant ces années de thèses.
- Je tiens également à remercier **Anneleen Foubert** d'avoir permis le passage de « Big Baby » ainsi que d'autres échantillons de microbialites au CT-Scan (à Fribourg et à Berne). Je suis vraiment désolé de ne pas avoir pu traiter ces données au cours de ma thèse (comme d'habitude, on était un peu trop optimiste), mais nous comptons bien sûr les valoriser prochainement ! (voir perspectives) et **Pascal Philippot** d'avoir passé des échantillons du Grand Lac Salé au Synchrotron. Je remercie également **Sophie Leleu** et **Jean-François Buoncristiani** leurs expertises et leurs discussions sur le terrain ainsi qu'**Irina Bundeleva** et **Michel Guiraud** pour les différentes discussions que nous avons pu avoir au laboratoire.
- Je remercie nos collègues de l'Utah, tout d'abord **John Luft** et ses collègues de l'**Utah Division of Wildlife Resources**, pour leurs discussions concernant l'écosystème du Grand Lac Salé et particulièrement devant leurs deux aquariums (microbialitiques), et surtout pour nous avoir fourni un bateau ce qui nous a permis d'aller échantillonner dans un secteur où il nous aurait été impossible par nous-mêmes; **Wayne Wurstbaugh**, pour nous avoir donné l'adresse du meilleur Pub de Salt Lake City (Squatter's Pub), mais aussi (et surtout) pour ses

discussions sur les microbialites du lac, sa gentillesse de même que l'autocollant «*Have you hugged a limnologist today ?*»; ainsi que **Jim, Kevin et Dan** rencontrés au cours de la mission Trias.

- Je remercie les Sgt. Pepper de l'Utah d'avoir été très indulgent (violation de propriété privée, c'est criminal offence dans l'Utah... on a failli finir en prison avec caution à la clé). D'ailleurs nous remercions également la société d'exploitation de la carrière Dead Horse, qui a été très sympathique malgré notre petite effraction non volontaire.
- Merci également à **Philippe Amiotte-Suchet** pour les analyses en chromatographie des ions majeurs des eaux de Cuba ainsi qu'à **Olivier Mathieu** pour la matière organique; à **Jean Lévêque** pour les essais de mesures isotopiques sur les tapis microbien du Grand Lac Salé; de même qu'à **Théo et Marie-Jeanne** pour s'être occupé des mesures au spectro et **Ludo et Cédric** pour m'avoir aidé dans les analyses minéralogiques; ainsi qu'à **Pascal** pour les lames minces. Merci également aux étudiants de masters et stagiaires qui nous ont donné un bon coup de main au cours de ces années : **Maëlle, Alexandre, Maxime et Fabien** ainsi qu'à **Bulien Joulle** (c'est moins pire que Boulish...) pour son travail sur ArcGIS.
- Mes remerciements s'adressent également aux membres du laboratoire Biogéosciences que j'ai pu côtoyer au cours de ces années (depuis la licence...).
- Je tiens à saluer mes collègues et anciens collègues thésards du laboratoire, dans un ordre à peu près chronologique (si j'en oublie, merci de faire passer cela sur ma mémoire de poisson rouge) : Ben Pierratfeu, Sylvain 'So british' Clerc, Pacquito Rabanne, Julien 'Marley' Guigue (le seul qui soutient sa thèse avec ses chaussures de handball), Luca Brillante (ultra patriote italien et dealer de truffes à ses heures perdues; PS : on attend toujours le projet des pizzas en cônes), Alexis, Gaëlle, Christophe Vuitton (ah non, c'est vrai c'est Kolodka son vrai nom), Eduardo Ravière (ça va, on est dans le top 100 de tes meilleurs amis), Gros tinou (avec le bon accent de Saône-et-Loire), Axelle (en tête les beatniks!), Jessica (il faut parler plus fort pour que l'on t'entende!), Gwenaël, Elise 'alerte quiche' Chenot (avec un très gros potentiel à toutes les jouer) et les petites nouvelles Margot et Salomé; de même que les post-doc / ATER / CDD / sous-fifres : Aurélie (merci de nous avoir fait découvrir Bernard, depuis on a droit à des gâteaux chaque semaine), Anne-Sab, Doudou (Yasin), Estelle, et tous ceux que j'oublie !
- Merci aux copains, dont le noyau dur : Ael, Boulish (encore lui), le père de famille Colin, Jon, Ovilier, Tramoisi (je n'ai cité que les surnoms, si je devais les caractériser plus en détail ça risquerait de ne pas être Jo le rigolo...) et leurs damoiselles respectives; ainsi que les anciens collègues de Licence et Master de Dijon et les amis du (oui, on dit «du» par chez nous) Montceau (pour le dire correctement, il faut traîner sur le 'on' et que la syllabe finale soit grave).
- Je n'oublie également pas Dione, la mini-panthère (c'est le chat), pour ses pirouettes quand je rentre le soir, même tard.
- *And last but not least*, un immense merci à **Christine**, pour tout !

La fine équipe...



Le terroriste le plus recherché de l'Utah, Emmanuelle



Raph qui démarre son activité de marin-pêcheur



Aurélie qui adore la pluie



Moi... sans commentaires

RÉSUMÉ

Les microbialites, dépôts lithifiés d'origine microbienne, sont des structures organosédimentaires documentées depuis plus de 3,5 milliards d'années. Ces structures correspondent aux plus anciennes bioconstructions connues et sont impliquées dans plusieurs événements majeurs de l'histoire de la Terre, telle que la Grande Oxydation, responsable de l'augmentation de la concentration en oxygène dans l'atmosphère. La compréhension de ces structures, des conditions et des modalités de leur mise en place, nous apporte des informations précieuses sur l'origine de la vie sur Terre. Depuis l'essor de la conquête spatiale, cette thématique de recherche est en effet extrapolée aux recherches de traces de vie sur d'autres planètes, notamment Mars. Les études sur les microbialites sont également en plein essor, car ces dernières ont une implication économique majeure suite à la découverte de champs pétroliers géants associés à ces dépôts.

Toutefois, la reconstitution des environnements associés aux structures microbiennes fossiles reste incertaine. S'il est indéniable qu'elles se forment en conditions aquatiques, une discrimination entre environnements marins et continentaux reste difficile. Afin de mieux contraindre ces deux systèmes, plusieurs occurrences modernes de microbialites ont fait l'objet d'une attention particulière, visant à trouver les meilleurs analogues possible à ces structures. Les microbialites modernes, bien que moins abondants qu'au Protérozoïque, colonisent une large gamme d'environnements, à la fois en domaine marin et en domaine continental. Ces deux environnements contrastés ont été étudiés dans ce travail à travers deux exemples, Cayo Coco (Cuba) en domaine lagunaire à alimentation marine, et le Grand Lac Salé (Utah, USA) en domaine continental. Leur caractérisation a pour objectif principal d'identifier des critères diagnostiques pour discriminer ces environnements dans le registre fossile.

Une analyse fine a permis de mieux contraindre les mécanismes de formation des dépôts microbiens dans ces deux cas d'étude. La formation des microbialites résulte de la minéralisation et de la lithification d'un tapis microbien sous l'influence d'une composante métabolique (intrinsèque) liée à l'activité du tapis microbien d'une part, et d'une composante environnementale (extrinsèque) d'autre part. Même si la composante liée à l'activité métabolique des tapis microbiens est un prérequis à la minéralisation, ce travail s'est focalisé sur la composante environnementale et les facteurs de contrôle associés. Dans la littérature, l'influence des facteurs extrinsèques est souvent considérée comme restreinte à des changements dans les communautés microbiennes, impliquant des réactions métaboliques différentes. L'objectif de ce travail était notamment de replacer les dépôts microbiens dans leur contexte et de comprendre les influences directes des paramètres extrinsèques sur : (1) les processus de minéralisation des tapis microbiens et la formation de microbialites, (2) la morphologie des structures microbiennes, (3) leur distribution spatio-temporelle, et enfin (4) les relations entre les tapis microbiens et microbialites et leur environnement.

Alors que le potentiel de minéralisation est généralement associé à l'activité même du tapis microbien, les variations latérales et temporelles de ce potentiel au sein du même tapis sont rarement étudiées. Sur cette base, nous avons pu illustrer l'influence des paramètres extrinsèques sur la minéralisation, et donc sur la formation des microbialites. Un potentiel de minéralisation important n'induit pas nécessairement la formation des microbialites, mais la préservation des produits de minéralisation est nécessaire pour que le tapis microbien puisse lithifier. Ce processus de lithification est donc majeur pour la préservation de ces structures microbiennes dans le registre fossile. De plus, des indices indirects de l'activité microbienne peuvent être conservés par le signal géochimique, notamment dans la matière organique.

Tapis microbiens et microbialites présentent de fortes diversités morphologiques, communément reliées aux communautés microbiennes associées. Cependant, nos observations ont permis de montrer que : (1) une grande diversité de morphologies existe pour un même tapis microbien, que ce soit dans le cas de Cayo Coco ou du Grand Lac Salé. La diversité morphologique observée à Cayo Coco est le reflet de l'hydrodynamisme (influencé par le vent et des barrières physiques) et de paramètres plus locaux (palétuviers, polygones de dessiccation). Celle du Grand Lac Salé semble davantage liée à l'espace d'accommodation, (2) la distribution spatiale des structures microbiennes observées est non aléatoire dans les deux cas d'étude et témoigne de la dynamique des systèmes. À large échelle, cette dernière se trouve principalement influencée par des paramètres climatiques (e.g. variations du niveau d'eau) et tectoniques (e.g. failles syn-sédimentaires). D'autres facteurs plus locaux, tels que les dépôts gravitaires, peuvent également modifier la distribution des édifices microbiens. (3) La minéralisation et le potentiel de lithification sont différents entre le domaine continental et le domaine marin. La minéralisation est importante dans les deux secteurs d'étude, mais le potentiel de lithification est faible à Cayo Coco et très intense dans le Grand Lac Salé. Ce différentiel de lithification a des conséquences majeures sur le potentiel de préservation et questionne profondément la perception de l'intensité effective de l'activité microbienne dans le registre fossile.

Mots-clés : Microbialites, tapis microbiens, environnement lacustre, environnement lagunaire, facteurs de contrôle, organominéralisation, préservation, Grand Lac Salé, Cuba

ABSTRACT

Lithified microbial deposits considered as microbialites are organosedimentary structures observed since 3.5 billion years. These structures are the oldest known bioconstructions and their occurrence is closely linked to major events of the Earth history, such as the Great Oxidation Event (2.3 Ga), which was responsible for the increase of oxygen concentration in the atmosphere. Understanding the mechanisms and environmental conditions leading to their formation may provide valuable information about the origin of life on Earth. Since the development of space exploration, such bioconstructions are also suggested as a diagnostic sign of life for other planets, including Mars. Microbialite studies have also major economic implications due to the discovery of giant oil fields associated with such deposits.

However, the reconstruction of environments for these structures in the fossil record remains uncertain. While formed in aquatic conditions, the discrimination between potential marine and continental environments remains difficult in the fossil record. In order to better constrain both systems and find the best analogue to the fossil structures, modern microbialite occurrences are intensively studied. Although less abundant than in the Proterozoic, modern microbialites colonize a large range of environments, both in marine and continental domains. These two environments were studied on two examples: (1) in a marine-fed lagoon area in Cayo Coco (Cuba), and in the continental lake of the Great Salt Lake (Utah, USA). The main objective of this research work is to identify diagnostic criteria to distinguish both environments in the fossil record.

A microbialite results from mineralization and lithification of a microbial mat under the influence of a metabolic chemical reactions (intrinsic) related to the activity of the microbial biomass and environmental (extrinsic) conditions. Although the component related to the metabolic activity of microbial mat is a prerequisite for mineralization, this work mainly focuses on the environmental component and the associated controlling factors. In the literature, the influence of extrinsic factors is often limited to changes in microbial communities. We thus replace microbial deposits in their context of formation to highlight the significance of extrinsic parameters on: (1) the mineralization processes and the formation of microbialites, (2) the morphologies of observed microbial structures, (3) their spatial distribution, and (4) the relationship between microbial mats and microbialite and their environment.

The mineralization potential is generally associated with the intrinsic activity of the microbial mat. However, the lateral and temporal variations of this potential within a same microbial mat are rarely studied and they were used to illustrate the influence of extrinsic parameters on mineralization, and therefore on the formation of microbialites.

A significant mineralization potential does not necessarily mean microbialite formation: the preservation of the mineralization product is necessary to lithify a microbial mat. The lithification process is therefore a major driver of the preservation of these microbial structures in the fossil record. Additionally, indirect evidences of microbial activity may be retained by the geochemical signal of the organic matter for instance.

Microbial mats and microbialites exhibit a high morphological diversity in the modern and fossil record, usually expected to be related to associated microbial communities. However, results of this study show that: (1) a large range of morphologies exists for a microbial mat of the same nature, in both the Cayo Coco and the Great Salt Lake cases. The morphological diversity observed in Cayo Coco is constrained by hydrodynamics (induced by wind and physical barriers) and local parameters (mangroves, desiccation polygons) while the one observed in the Great Salt Lake is rather related to changes in accommodation space, (2) at a large-scale, the non-random distribution of microbial structures observed in both cases is mainly influenced by climatic (e.g. variations in water level) and tectonic (e.g. syn-sedimentary faults) parameters. More local parameters, such as gravity deposits, can also modify the distribution of microbial deposits, (3) the mineralization and potential of lithification are different between the continental and the marine domains. The mineralization is high in both studied areas, but the lithification potential ranges from low in Cayo Coco, to very intense in the Great Salt Lake. This difference in lithification potential strongly influences the preservation of microbial structures and question previous interpretations on microbial activity in the fossil record.

Keywords: Microbialites, microbial mat, lacustrine environment, lagoonal environment, controlling factors, organomineralization, preservation, Great Salt Lake, Cuba

SOMMAIRE

INTRODUCTION GÉNÉRALE - <i>Tapis microbiens et microbialites</i>	1
▶ Contexte de l'étude	3
▶ Du tapis microbien au microbialite	6
1. Les tapis microbiens	6
2. Processus de production de carbonates associés au tapis microbien	8
2.1 Paramètres intrinsèques.....	10
2.2 Paramètres extrinsèques.....	10
2.3 Rôle des EPS.....	11
3. Les microbialites	12
3.1 Classification.....	12
3.2 Abondance des microbialites au cours de l'histoire de la Terre.....	17
▶ Projet	23
▶ Problématiques	24
▶ Sites d'étude	28
▶ Construction du manuscrit de thèse	29

Chapitre 1 - LES STRUCTURES MICROBIENNES EN DOMAINE MARIN LAGUNAIRE	33
Introduction	35
▶ Partie I - Contexte général des environnements lagunaires de Cayo Coco, Cuba	37
Contexte géographique	37
Contexte géodynamique	39
Contexte hydro-géochimique	42
▶ Partie II - Influence des facteurs de contrôle externes sur la distribution, les fabriques et la minéralisation de tapis microbiens modernes dans un lagune côtière hypersalée, Cayo Coco, Cuba	45
Synthèse de l'article	46
Article publié à <i>Sedimentology</i>	50

▶ Partie III - Distribution, source et potentiel de préservation de la matière organique totale dans une lagune côtière hypersalée, Cayo Coco, Cuba	101
1. Introduction	102
2. Matériel et méthodes	102
2.1 Échantillonnage et préparation.....	103
2.1 Protocoles analytiques : isotopique et élémentaire.....	105
3. Caractérisation microscopique	106
4. Résultats	107
4.1 Distribution des échantillons dans les différents environnements de la lagune.....	107
4.2 Composition isotopique et élémentaire des sources possibles de matières organiques.....	111
4.3 Composition isotopique et élémentaire de la matière organique sédimentaire.....	113
5. Discussion	115
5.1 Composition isotopique et élémentaire des sources majeures de matière organique.....	116
5.2 Évolution au cours du temps de la composition isotopique et élémentaire de la matière organique..	116
5.3 Présence de pyrites dans les tapis microbiens.....	120
6. Conclusions	121
▶ Principaux résultats	122

Chapitre 2 - LES STRUCTURES MICROBIENNES EN DOMAINE CONTINENTAL..... 125

Introduction	127
▶ Partie I - Contexte général du Grand Lac Salé et de son prédécesseur le lac Bonneville	131
Contexte géographique	131
Contexte géodynamique	137
Contexte hydro-géochimique	139
▶ Partie II- Du lac Bonneville au Grand Lac Salé, l'évolution du système lacustre au cours des derniers 30 000 ¹⁴C ans BP	141
1. Le lac Bonneville (ca. 30 000 - 11 500 ¹⁴C ans BP)	143
1.1 Généralités.....	143
1.2 Chronologie.....	144
1.2.1 Phase d'élévation du plan d'eau (ca. 28 000 - 15 500 ¹⁴ C ans BP).....	144
1.2.2 Le niveau Bonneville (ca. 15 500 - 14 500 ¹⁴ C ans BP).....	146

1.2.3	<i>La vidange catastrophique (ca. 14 500 ¹⁴C ans BP)</i>	147
1.2.4	<i>Le niveau Provo (ca. 14 500 - 12 500 ¹⁴C ans BP)</i>	149
1.2.5	<i>La phase de baisse du niveau du lac (ca. 12 500 - 11 500 ¹⁴C ans BP)</i>	151
1.3	Rebond isostatique	152
2.	Le Grand Lac Salé (11 500 ¹⁴C ans BP - actuel)	154
2.1	Généralités	154
2.2	Chronologie	155
2.3	Caractéristiques du Grand Lac Salé actuel	158
2.3.1	<i>Variations historiques du niveau du lac</i>	158
2.3.2	<i>Hydrologie</i>	159
2.3.2.1	Composition ionique	159
2.3.2.2	Apports en eau et en minéraux	161
2.3.2.3	Métaux	162
2.3.3	<i>Paramètres physico-chimiques du Grand Lac Salé</i>	163
2.3.4	<i>Paramètres physico-chimiques du Grand Lac Salé</i>	166
2.3.4.1	Boues carbonatées	166
2.3.4.2	Les sables à oolites	168
2.3.4.3	Les structures microbiennes	170
3.	Conclusions	171
▶	Partie III - Près de 30 000 ans d'histoire lacustre enregistrée par les microbialites, comment reflètent-ils les changements environnementaux ?	173
1.	Introduction	175
2.	Microbial deposits description following topographic elevation	175
2.1	Present-day GSL elevation (ca. 1280 m)	175
2.2	Around Stansbury Terrace (ca. 1360 m)	183
2.3	Interval between Stansbury and Provo terraces (ca. 1360-1444 m)	184
2.4	Around Provo terrace (ca. 1444 m)	186
2.5	Around Bonneville terrace (ca. 1552 m)	187
3.	Microbial deposits	188
4.	Discussion	189
4.1	History of microbialites deposition	189
▶	Partie IV - Du tapis microbien aux microbialites, les modalités du processus de minéralisation essentiel pour la préservation	193
	Synthèse de l'article	194
	Article soumis à PNAS	197

► Partie V - Les structures microbiennes du Grand Lac Salé : quels facteurs régissent leur distribution et quel en est le potentiel de préservation.	227
<i>1^{ère} sous-partie : la marge ouest d'Antelope Island</i>	228
Synthèse de l'article	229
Article en discussion à <i>Biogeosciences</i>	232
<i>2^{ème} sous-partie : échelle locale, influence des dépôts gravitaires sur le développement des structures microbiennes au nord-ouest d'Antelope Island</i>	259
Synthèse de l'article	260
Article soumis à <i>Sedimentary Geology</i>	263
<i>3^{ème} sous-partie : échelle de la structure sédimentaire, les rides</i>	287
1. Introduction	287
2. Les sédiments oolithiques	288
2.1 Morphologie et composition des oolithes	288
2.2 Les sables oolithiques	290
2.1 Les grainstones oolithiques	292
3. Mécanismes de préservation des structures sédimentaires (rides)	296
3.1 Influence de la cimentation précoce	296
3.2 Genèse des ciments : rôle des tapis microbiens ?	297
4. Conclusions	299
► Principaux résultats	301

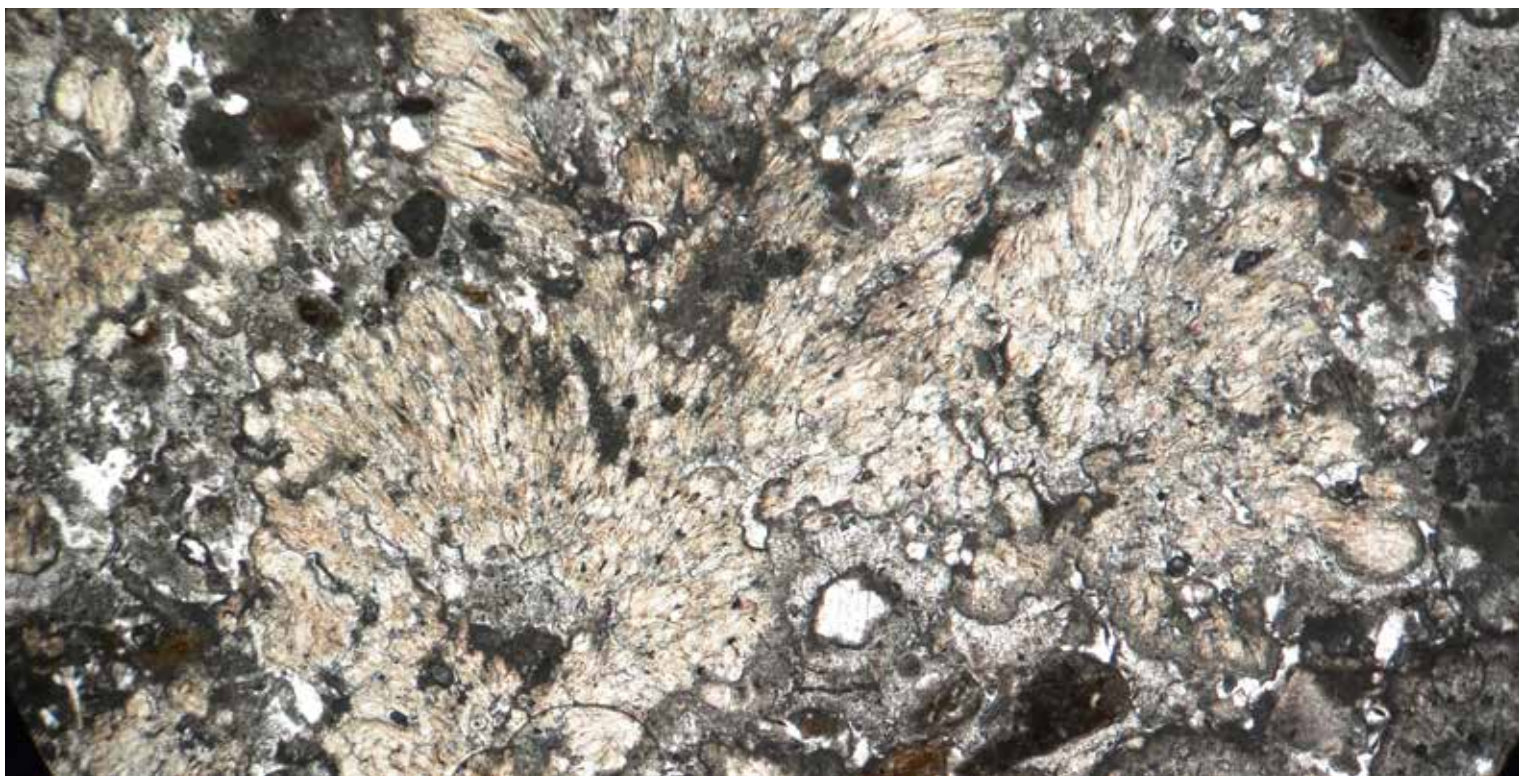
Synthèse

COMPARAISON, CONCLUSIONS, PERSPECTIVES	307
► Comparaison	309
► Conclusions	319
► Perspectives	329

BIBLIOGRAPHIE	333
----------------------	-----

Introduction Générale

TAPIS MICROBIENS ET MICROBIALITES



CONTEXTE DE L'ÉTUDE

Les microbialites sont des structures lithifiées formées sous l'influence de micro-organismes benthiques (Burne et Moore, 1987). Ces micro-organismes sont organisés au sein d'une structure complexe sous la forme d'un tapis microbien. Au sein de ce tapis, les différentes communautés microbiennes interagissent entre elles et constituent alors un écosystème (e.g. Dupraz *et al.*, 2009). Ces interactions, ainsi que les paramètres environnementaux, vont conduire à la précipitation et/ou à la dissolution de minéraux (Arp *et al.*, 1998, 2003 ; Dupraz et Visscher, 2005 ; Dupraz *et al.*, 2009, 2011). Un résultat net en faveur de la précipitation pourra conduire à la formation de microbialites (Visscher et Stolz, 2005). Les microbialites forment le plus souvent des édifices carbonatés (e.g. Kalkowski, 1908 ; Aitken, 1967 ; Golubic et Focke, 1978 ; Lowe, 1980 ; Dravis, 1983 ; Dill *et al.*, 1986 ; Reitner *et al.*, 1996). Certaines peuvent également précipiter de la silice (Walter *et al.*, 1972), des évaporites (Friedman et Krumbein, 1985 ; Gerdes *et al.*, 1985 ; Gasiewicz et Peryt, 1994 ; Rouchy et Monty, 2000), ou du phosphate (Krajewski *et al.*, 2000). Ces archives à la fois biologiques et sédimentaires constituent une des plus anciennes traces de vie sur Terre (Schopf *et al.*, 2007) et sont liées à des événements majeurs de l'évolution de la planète Terre (e.g. Schopf, 2014). L'un des événements les plus marquants est sans doute la Grande Oxydation (ca. 2,3 milliards d'années) associée à l'augmentation du taux d'oxygène dans l'atmosphère et initiée par l'avènement du métabolisme photosynthétique oxygénique utilisé par les cyanobactéries (e.g. Schopf, 2014 ; Planavsky *et al.*, 2014). Toujours actifs de nos jours, les microbialites reflètent 3,5 milliards d'années d'histoire du système Terre et constituent une archive inédite de son évolution (Allwood *et al.*, 2007). De plus, les biocénoses microbiennes réagissent différemment aux crises biologiques majeures (extinction du Permien-Trias ; Kershaw *et al.*, 2012 ; Vennin *et al.*, 2015) ou régionales (crise de salinité messinienne ; Bourillot, 2009 ; Bourillot *et al.*, 2010) et sont fréquemment les premières à recoloniser les niches écologiques désertées par les eucaryotes (Riding, 2006). Actuellement, les tapis microbiens minéralisant ou non, se développent dans des milieux aussi divers que des lagunes, des lacs salés ou d'eau douce, des rivières ou des cavités récifales et montrent de grandes tolérances aux variations de température, de salinité ou de nutriments dissous (Della Porta, 2015).

L'étude des microbialites, modernes ou fossiles, concerne des thématiques de recherches académiques, mais a aussi de fortes implications sociétales et économiques :

- **Thématiques académiques** : Les microbialites constituent des objets de premier ordre pour les reconstructions paléoenvironnementales. Bien que pouvant se développer dans une large gamme d'environnements, la présence de ces dépôts, leur fabrication, leur alignement, leur association avec d'autres organismes et/ou structures sédimentaires, leur géochimie marquent fréquemment des conditions spécifiques qui permettent de contraindre les paléoenvironnements (Hoffman, 1974; Haslett, 1976; George, 1999; Olivier et Boyet, 2006; Collin *et al.*, 2015). Les microbialites peuvent également être utilisés dans les corrélations entre différents bassins, notamment précambriens (e.g. Rezak, 1957; Bertrand-Sarfati et Trompette, 1976), faisant d'eux un outil intéressant pour les reconstitutions paléogéographiques. L'étude des tapis microbiens récents a montré qu'ils jouaient également un rôle clé dans les cycles du carbone, de l'azote, du soufre et du fer, en possédant des métabolismes différents au sein des communautés microbiennes (Visscher *et al.*, 2002).

- **Implications sociétales** : La présence de microbialites dès 3,5 milliards d'années implique la présence de micro-organismes structurés au sein d'un tapis microbien (e.g. Allwood, 2006), qui constituent donc un écosystème primitif (Wilson, 1992). Dans le cadre système Terre, la compréhension de ces systèmes microbiens nous apporte donc des informations précieuses sur l'origine de la vie, les modalités de sa mise en place et la chronologie de son évolution (Allwood *et al.*, 2007). De plus, à l'heure où l'exploration spatiale est en plein essor et les recherches de traces de vie sur d'autres planètes sont au cœur de nombreux programmes (e.g. mission *Mars Science Laboratory* avec le rover *Curiosity*), les microbialites constituent un axe de recherche privilégié (McKay et Stocker, 1989; Walter et DesMarais, 1993; Clarke et Stocker, 2013).

- **Implications économiques** : L'intérêt économique porté sur les microbialites est de plus en plus important. Historiquement, de nombreux gisements de minerais ont été en association avec des édifices microbiens (Flügel, 2004), notamment le fer des *Banded Iron Formation* (BIF) précambriennes (James, 1992) ou encore des gisements de cuivre, plomb, zinc, phosphate, ou de sulfure de fer (Walter, 1976). Un regain d'intérêt s'est porté ces dernières années sur les microbialites associés aux réservoirs pétroliers grâce à la découverte de champs pétroliers géants, au large du Brésil (bassins de Santos, Campos et Espirito Santo Basins; e.g. Davison, 2007) et plus récemment, de l'Angola

(bassin de Kwanza ; *Mello et al., 2012*). Dans ces systèmes issus de l'ouverture de l'Océan Atlantique Sud, les hydrocarbures sont piégés dans des niveaux syn-rift anté-salifères d'âge Aptien (Crétacé inférieur), constitués en partie par des microbialites ; couverts par les niveaux salifères Aptien/Albien. Néanmoins, de nombreuses questions demeurent sur la formation de ces niveaux microbiens (e.g. dépôt en domaine lacustre ou marin, conditions environnementales particulières), conduisant à un nombre d'études croissant sur ces objets dans l'actuel.

DU TAPIS MICROBIEN AU MICROBIALITE

L'origine biogénique de la formation des microbialites a été suggérée pour la première fois par Kalkowski (1908) en étudiant des édifices microbiens (des stromatolites) datés du Trias. Néanmoins, c'est essentiellement en analysant des microbialites modernes en cours d'édification que les mécanismes de formation de ces objets ont été vraiment déchiffrés. Ce terme, défini par Burne *et al.* (1987) comprend toutes les roches (*lithos*) laminées ou non, formées par l'intervention de microorganismes (*microbia*). La formation d'un microbialite est la conséquence d'une somme de processus ayant conduit à la lithification d'un tapis microbien (Figure Intro-1). La compréhension du fonctionnement de cet écosystème et de ce qui fait de lui une structure organosédimentaire (Stal *et al.*, 1985) est un prérequis pour comprendre les relations entre les structures microbiennes et leur environnement ainsi que leur potentiel de préservation, et de ce fait l'évolution de ces structures au cours du temps (Bouton *et al.*, 2016).

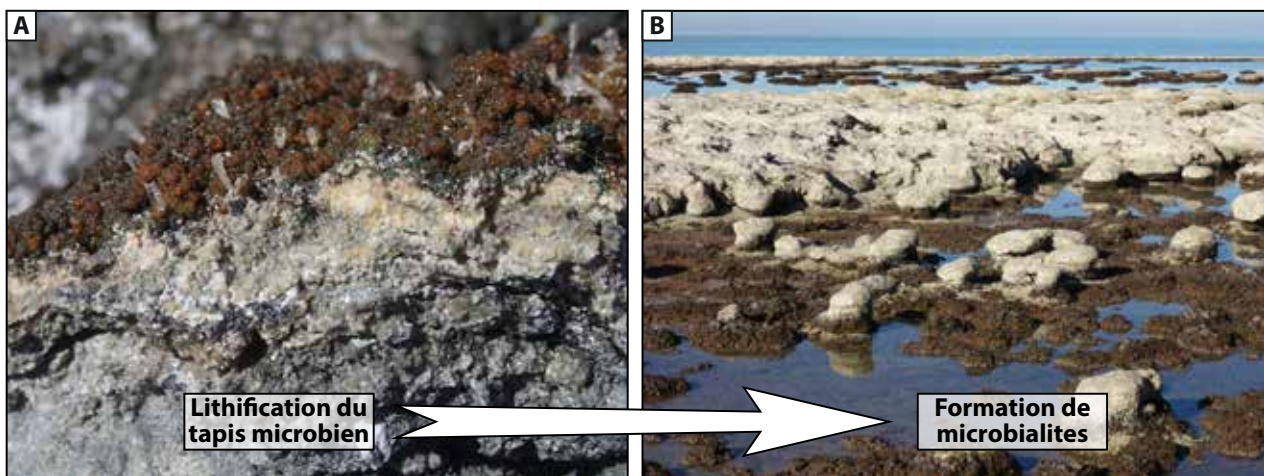


Figure Intro-1. Tapis microbiens et microbialites du Grand Lac Salé, Utah, USA. (A) Tapis microbien en cours de lithification. (B) Colonnes microbialitiques.

1. Les tapis microbiens

Un tapis microbien correspond à un assemblage de micro-organismes formant une structure physiquement cohérente, se développant sur des surfaces solides et verticalement stratifiées (Stal *et al.*, 1985; van Gemerden, 1993; Decho, 2000). Même s'ils font partie des biofilms (e.g. Neu, 1994), les tapis microbiens en sont fréquemment dissociés en raison de leur stratification interne, de leur complexité et de leur taille souvent plus importante (> 100 μm ; Figure Intro-2; e.g. Characklis

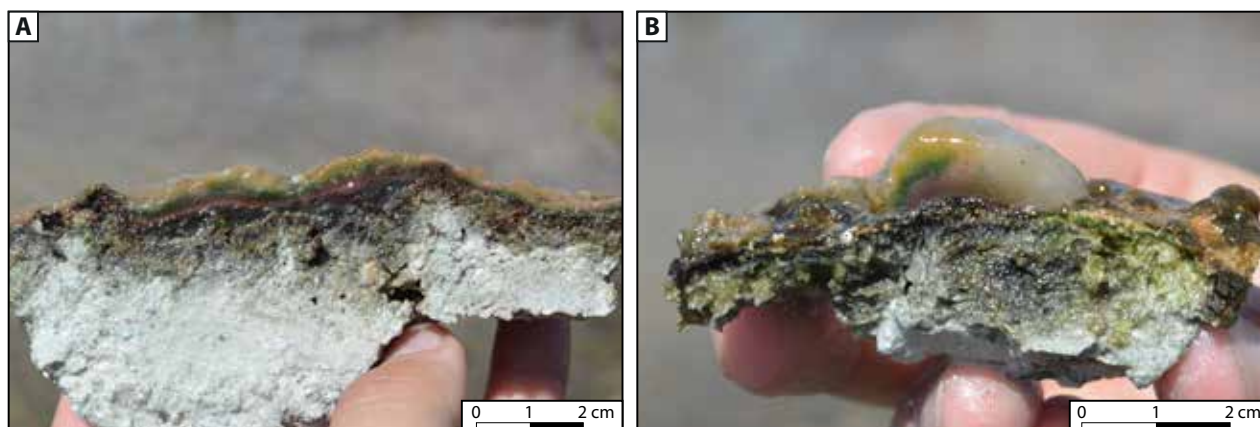


Figure Intro-2. Images de tapis microbiens provenant d'une lagune de Cuba. Les différentes couleurs du tapis sont probablement liées aux pigments des différentes communautés microbiennes : la lamine verte est représentative de la présence de cyanobactéries, la couleur violacée de bactéries phototrophes anoxygéniques (*purple sulfur bacteria*) et enfin la couleur noire traduit la présence de FeS, indiquant la présence de métabolismes hétérotrophes anaérobiques (Stal *et al.*, 1985 ; Visscher et van Gemerden, 1993 ; Arp *et al.*, 2003).

et Wilderer, 1989 ; Reitner, 2011). Le tapis microbien forme un écosystème composé de diverses communautés microbiennes dont le nombre d'espèces excède fréquemment plusieurs milliers dans une zone pourtant restreinte à quelques millimètres (Papineau *et al.*, 2005 ; Ley *et al.*, 2006 ; Baumgartner *et al.*, 2009 ; Dupraz *et al.*, 2009). La diversité microbienne du tapis peut être regroupée en six groupes fonctionnels selon leur métabolisme dominant : (1) phototrophes oxygéniques (e.g. les cyanobactéries), (2) les phototrophes anoxygéniques (e.g. *purple sulfur bacteria*, PSB), (3) les hétérotrophes anaérobiques (e.g. sulfato-réducteurs), (4) les hétérotrophes aérobiques, (5) les sulfoxydants et (6) les fermenteurs (Figure Intro-3 ; Visscher et Stolz, 2005 ; Dupraz *et al.*, 2005, 2009). Ces différents groupes fonctionnels de bactéries sont établis au sein d'une matrice organique exopolymérique, majoritairement sécrétée par les cyanobactéries (Decho 1990 ; DePhilippis, 1998, 2001 ; Stal, 2000), ainsi que dans une moindre mesure par d'autres micro-organismes composant le tapis microbien, comme les bactéries sulfato-réductrices (Braissant *et al.*, 2007). Cette matrice exopolymérique, abrégée EOM (Extracellular Organic Matter) est constituée de substances exopolymériques (EPS ; Exo-Polymeric Substances) et de carbone organique à bas poids moléculaire (LMWOC ; Low Molecular Weight Organic Carbon ; Dupraz *et al.*, 2009). Elle permet la stabilisation du tapis microbien (Decho et Kawaguchi, 1999) et confère également aux micro-organismes une protection contre les stress extérieurs en leur garantissant un microenvironnement adéquat (Costerton et Stoodley, 2003). Les EPS favorisent également le piégeage des particules en suspension et donc la fixation de ces grains allochtones au sein du tapis microbien (Gerdes, 2010).

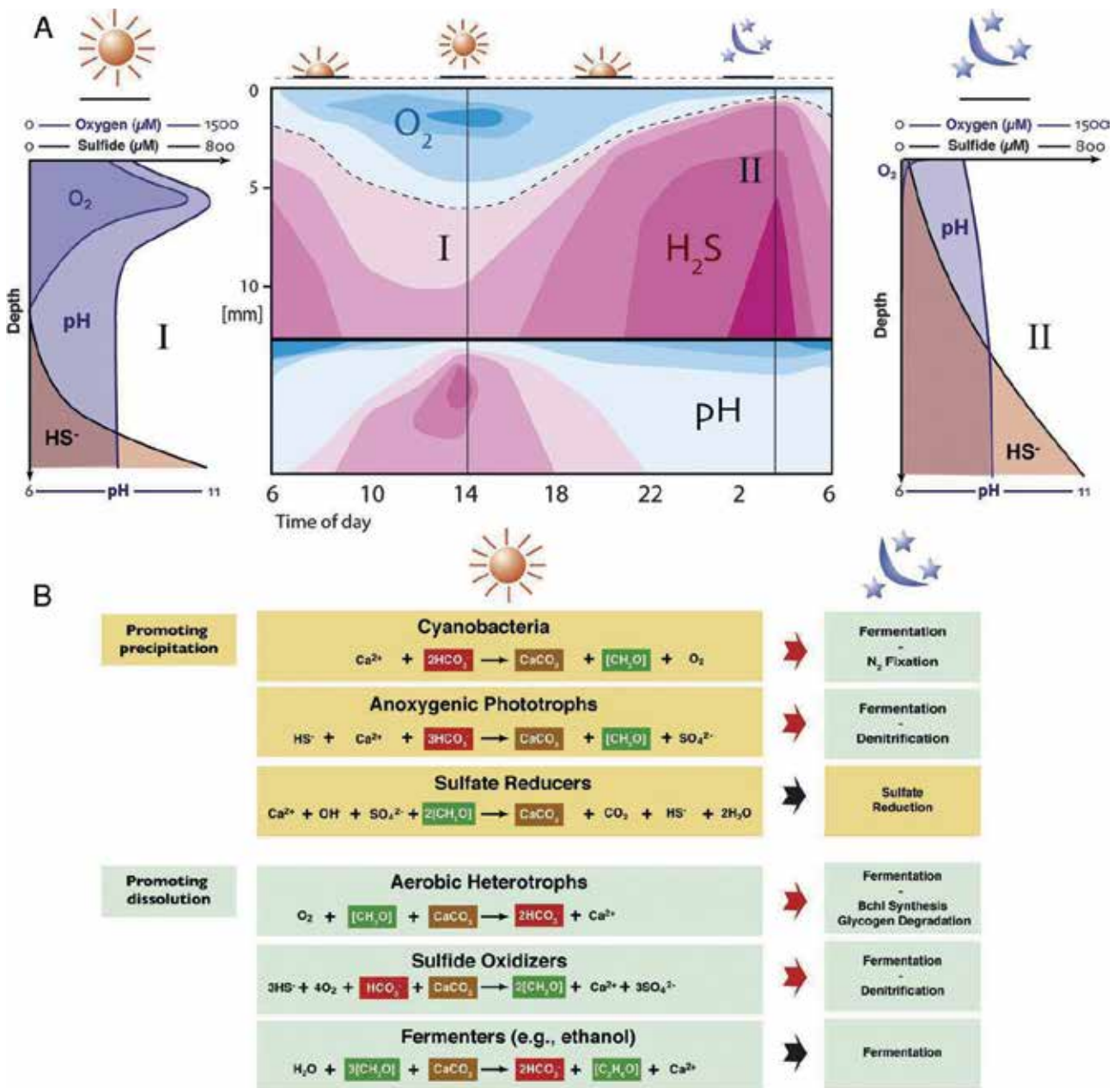


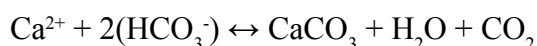
Figure Intro-3. (A) Fluctuations verticales journalières des gradients géochimiques (concentrations en O₂, HS⁻ et pH) dans un tapis microbien. Ces gradients changent au cours d'un cycle journalier, principalement sous influence de l'éclairement : importante concentration de O₂ en journée alors que celle-ci diminue la nuit au profit de HS⁻. (B) Les différents groupes métaboliques microbiens impliqués dans ces gradients géochimiques et contribuant à la précipitation/dissolution des carbonates. Les équations sont des combinaisons des équations métaboliques et géochimiques (détails dans [Visscher et Stolz, 2005](#)). Figure issue de [Dupraz et al. \(2009\)](#).

2. Processus de production de carbonates associés au tapis microbien

Le processus de piégeage («*trapping and binding*») est un mécanisme parfois important dans l'accrétion des tapis microbiens et dans la formation des microbialites (e.g. [Playford, 1990](#) ; [Golubic, 1992](#)). Toutefois, ce mécanisme seul ne conduit pas à une lithification. En effet, [Reid et al. \(2003\)](#) ont montré que la lithification des grains piégés était permise par la mise en place soit de ciments micritiques autour des grains, soit de fines couches micritiques venant sceller la lamine (les lamines

non cimentés restant non lithifiées). La cimentation est induite par la précipitation *in situ* de minéraux (souvent carbonatés) correspondant à un processus d'organominéralisation (Dupraz *et al.*, 2009). L'organominéralisation n'est pas limitée à la cimentation de grains, mais est au contraire responsable de l'essentiel de la précipitation des structures minérales préservées dans les tapis microbiens formant des structures organosédimentaires indurées : les microbialites.

La précipitation de minéraux carbonatés, tel que le CaCO_3 , dépend de l'équation d'équilibre des carbonates :



L'organominéralisation représente donc un équilibre entre les processus de précipitations et les processus de dissolutions qui ont lieu au sein du tapis microbien.

La précipitation de minéraux carbonatés au sein du tapis microbien dépend de trois paramètres : (1) la disponibilité des ions carbonates (contrôlant l'alcalinité), (2) la présence d'ions spécifiques (e.g. Ca^{2+} , Mg^{2+}) ainsi que (3) des sites de nucléations (Dupraz *et al.*, 2009). De plus, il faut également que la solution soit (sur)saturée chimiquement vis-à-vis du minéral. L'indice de saturation (Saturation Index, SI) peut être calculé de la manière suivante (avec pour exemple la calcite, CaCO_3) :

$$\text{SI} = \log ([\text{Ca}^{2+}] \times [\text{CO}_3^{2-}]) / K_s$$

où K_s est la constante de solubilité, donnée à $10^{-6,37}$ à 25°C et à 1 bar. $[\text{CO}_3^{2-}]$ dépend de l'équilibre des carbonates (pH dépendant) :



L'alcalinité est donc un paramètre primordial dans la minéralisation *in situ* de carbonates de calcium (et/ou magnésium) par le tapis microbien, une forte alcalinité favorisant la précipitation. Dans les environnements marins et dans la majorité des environnements d'eau douce, l'alcalinité des carbonates est le composant majeur de l'alcalinité total (les borates, les silicates, et les phosphates étant souvent minoritaires; Dupraz *et al.*, 2009). Dans un tapis microbien, l'alcalinité, et donc le potentiel de précipitation ou de dissolution des carbonates, est régie par plusieurs paramètres, à la fois intrinsèques (lié au métabolisme des micro-organismes) et extrinsèques (dépendant des paramètres environnementaux extérieurs).

2.1. Paramètres intrinsèques

Les micro-organismes constituant le tapis microbien utilisent différentes voies métaboliques qui sont en relation plus ou moins directe avec les variations de l'alcalinité du milieu. Certains métabolismes favorisent une hausse de l'alcalinité ce qui a également pour conséquence de favoriser la précipitation de carbonates. Ces métabolismes favorables sont la photosynthèse et la respiration (Visscher *et al.*, 1998; Dupraz *et al.*, 2009). La photosynthèse est assurée par les micro-organismes appartenant aux groupes fonctionnels phototrophes, i.e. les phototrophes oxygéniques et les phototrophes anoxygéniques. La respiration est effectuée quant à elle par les hétérotrophes anaérobiques, i.e. les bactéries sulfato-réductrices. Les autres groupes fonctionnels, i.e. les hétérotrophes aérobiques, les sulfoxydants et les fermenteurs favorisent quant à eux la dissolution des carbonates. Ainsi, les cyanobactéries, les PSB et les bactéries sulfato-réductrices semblent promouvoir l'organominéralisation. Les variations de lumière (et donc les cycles jour/nuit) impactent les organismes phototrophes : cyanobactéries et PSB (consommant l'O₂ produite par les cyanobactéries) voient leurs métabolismes se modifier en l'absence de lumière, passant de la photosynthèse à de la fermentation, de la fixation de N₂ et de la dénitrification (Dupraz *et al.*, 2009). Or, ces derniers métabolismes favorisent la dissolution des carbonates. L'absence de lumière engendre également indirectement une modification du métabolisme des micro-organismes hétérotrophes aérobiques et sulfoxydants, ces groupes fonctionnels utilisent préférentiellement de l'O₂ produite par les phototrophes oxygéniques (cyanobactéries). Lorsque l'activité de ces derniers cesse durant la nuit, l'O₂ produit pendant la journée est consommé jusqu'à devenir insuffisant ; les micro-organismes utilisant préférentiellement l'O₂ comme source principale d'énergie (i.e. hétérotrophes aérobiques et sulfoxydants) changent leurs métabolismes vers la fermentation et la dénitrification. Les fermenteurs ne modifient pas leur métabolisme durant la nuit, mais celui-ci favorise la dissolution. Le seul groupe fonctionnel favorisant la précipitation de carbonates durant le jour et la nuit sont les bactéries sulfato-réductrices (Visscher et Stolz, 2005).

2.2. Paramètres extrinsèques

L'alcalinité, et donc le potentiel de minéralisation *in situ*, varie également sous l'influence de paramètres environnementaux affectant l'activité microbienne (Dupraz *et al.*, 2009). Le premier

paramètre est l'apport d'eau à forte alcalinité, qui va venir renforcer l'alcalinité au sein du tapis (Dupraz *et al.*, 2009). De plus, si cette eau est également chargée en Ca^{2+} , le potentiel de précipitation des carbonates augmentera d'autant. Les processus de dégazage de CO_2 favorisent également la précipitation chimique de carbonates de calcium en déplaçant l'équilibre des carbonates (équation 1) en faveur de la précipitation de calcaire (Dupraz *et al.*, 2009). Ce processus est notamment responsable de la formation des travertins ou des spéléothèmes. La précipitation de carbonates de calcium dans le tapis microbien est également favorisée par les processus d'évaporation. Ceux-ci concentrent les ions dans la solution, augmentant le taux de saturation ainsi que l'alcalinité (Dupraz *et al.*, 2009). Ces différents processus agissent essentiellement sur le microenvironnement généré par le tapis microbien, et influencent donc son activité. Cependant, des facteurs extrinsèques agissant à une plus large échelle semblent également influencer l'évolution temporelle du tapis microbien. Par exemple, des changements dans les communautés microbiennes formant le tapis ont été reliés à l'évolution des paramètres environnementaux, parmi lesquels des variations de température, de bilan radiatif, d'ensablement, d'abrasion ou encore des événements de tempête (Glunk *et al.*, 2011 ; Bowlin *et al.*, 2012 ; Dupraz *et al.*, 2013 ; Jahnert et Collins, 2013 ; Harwood Theisen *et al.*, 2015). Les gradients physico-chimiques tels que la lumière, la salinité, la turbidité, la bathymétrie ou les courantstidaux, de même que la chimie de l'eau, l'hydrodynamisme et la direction du vent ont également été évoqués comme influençant la lithification des tapis microbiens (e.g. Reid *et al.*, 2000, 2003 ; Dupraz *et al.*, 2004 ; Jahnert et Collins, 2013). Toutefois, leur rôle spécifique reste mal contraint.

2.3. Rôle des EPS

La somme des processus extrinsèques et intrinsèques influence donc le potentiel de précipitation de minéraux au sein du tapis microbien (i.e. l'organominéralisation). L'essentiel de la nucléation et de la croissance des minéraux se produit dans la matrice exopolymérique, tout particulièrement au sein des EPS (e.g. Dupraz *et al.*, 2009) et à l'intérieur de la cellule microbienne (e.g. Couradeau *et al.*, 2012). Les EPS jouent ainsi un rôle prépondérant dans l'organominéralisation. Ces derniers contiennent des groupes acides chargés négativement, responsables de la fixation de grande quantité de cations mono- et divalents, dont les ions Ca^{2+} (Braissant *et al.*, 2007 ; Dupraz *et al.*, 2009). Cette fixation a pour conséquence d'appauvrir le milieu (à l'échelle du micro-environnement) en Ca^{2+} , ce

dernier étant toxique pour certains micro-organismes (e.g. cyanobactéries). Elle conduit également à une inhibition de la précipitation du fait de l'absence de Ca^{2+} libre, même si l'alcalinité est suffisante. Pour que la minéralisation puisse donc avoir lieu, la capacité de fixation des EPS doit être réduite, dans le but d'augmenter la saturation des ions Ca^{2+} . Cette capacité peut être réduite (i) soit lorsque la capacité maximale de fixation est atteinte et que les EPS sont saturés vis-à-vis du Ca^{2+} , (ii) soit lorsque les EPS sont dégradés. Dans ce dernier cas, la saturation augmente d'autant plus que le Ca^{2+} précédemment accumulé dans son réseau est relâché. Ces deux processus peuvent résulter de facteurs intrinsèques, notamment de l'utilisation des EPS en tant que substrat métabolique (énergie et/ou source de carbone organique; Dupraz *et al.*, 2009) par certains micro-organismes composant le tapis microbien, comme les bactéries sulfato-réductrices ou des fermenteurs (Anderson *et al.*, 1987). La dégradation des EPS par les bactéries sulfato-réductrices augmente également l'alcalinité, agissant d'autant plus pour la précipitation. Les paramètres extrinsèques peuvent également jouer un rôle important dans la dégradation des EPS et ainsi l'organominéralisation, notamment par le biais d'une intense exposition aux UV, des changements de pH, ou encore une déshydratation/dessiccation (Dupraz *et al.*, 2009).

3. Les microbialites

3.1. Classification

Les microbialites sont des structures organosédimentaires (Burne et Moore, 1987) présentant une très forte variabilité de taille (entre quelques millimètres jusqu'à plusieurs mètres de diamètre ou de hauteur, e.g. Feldmann et McKenzie, 1998; Awramik et Buchheim, 2015), de formes (e.g. dômes, colonnes; Walter *et al.* 1992), de fabriques (e.g. laminée, arborescente; Riding, 2011), ou de minéralogies (e.g. carbonatés, siliceux; Lowe, 1980; Walter *et al.*, 1972). Cette forte variabilité génère une grande complexité dans la classification de ces structures. Quatre échelles d'étude de ces structures ont été proposées dans la littérature : méga-, macro-, méso- et microstructures (Figure Intro-4; Shapiro, 2000). Les mégastructures regroupent les édifices microbiens rarement isolés et formant un ensemble couvrant une importante superficie. Ils peuvent être caractérisés comme biohermes microbiens (e.g. Buchheim et Awramik, 2012; Buchheim *et al.*, 2009), voire identifiés comme récifs (e.g. Allwood

Échelles d'investigation

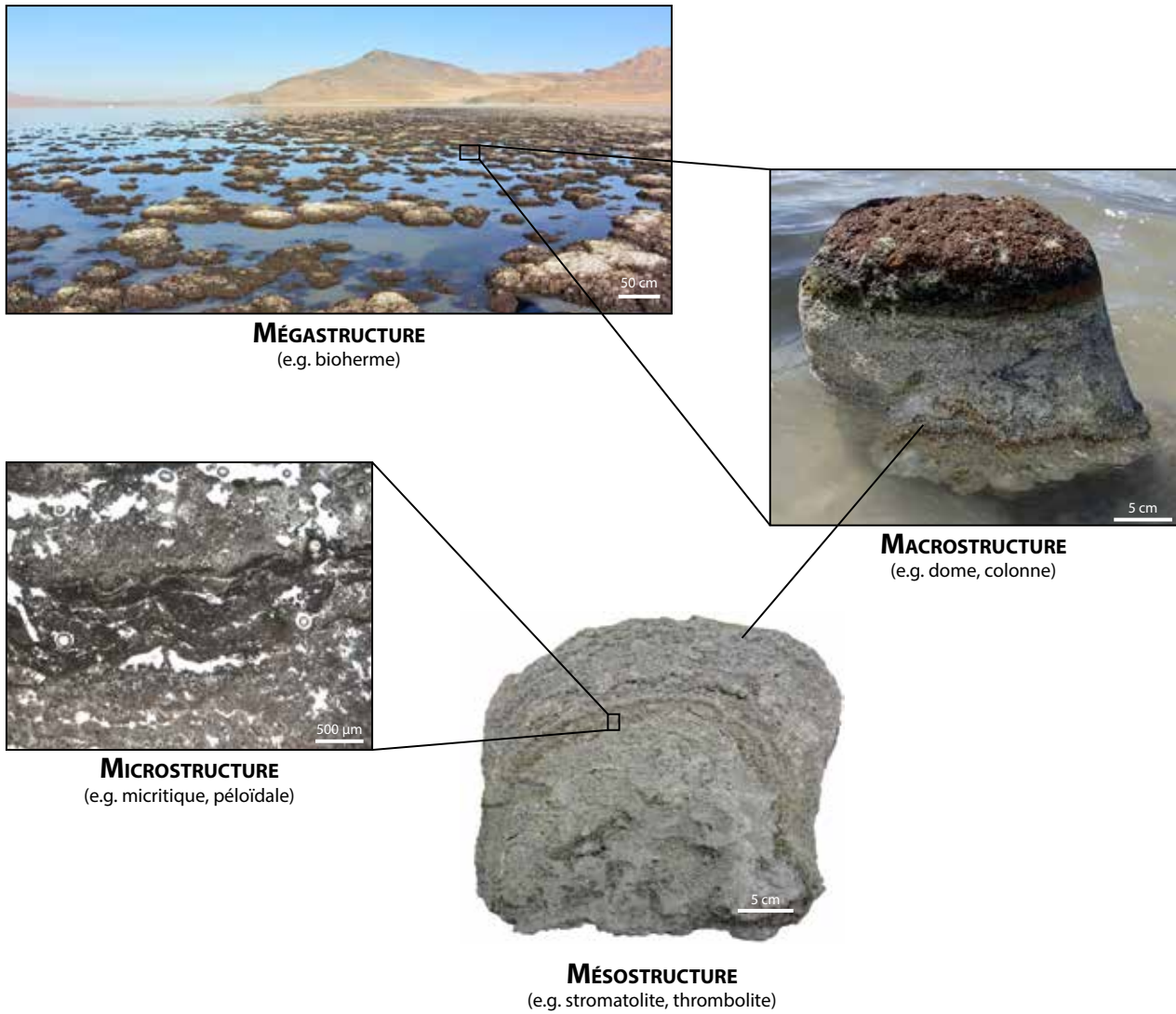


Figure Intro-4. Les différentes échelles d'investigation (Shapiro, 2000) des microbialites appliquées au cas des microbialites du Grand Lac Salé.

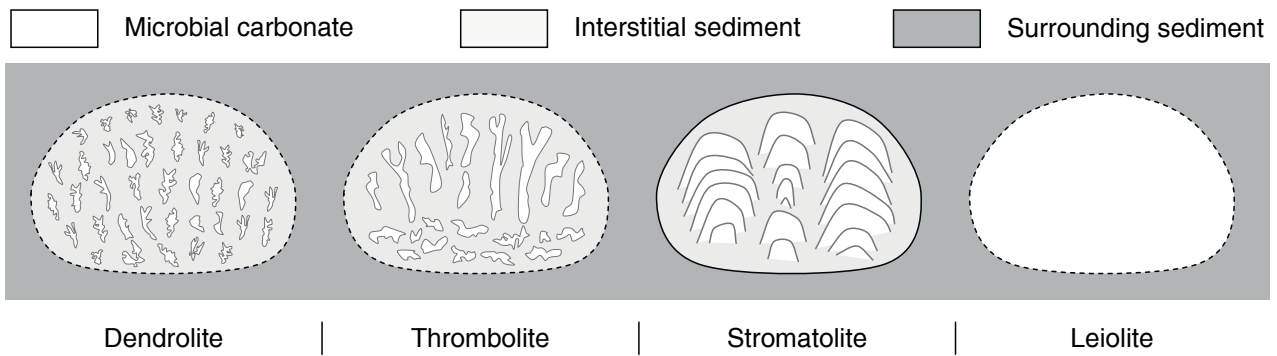


Figure Intro-5. Classification des quatre grands types de microbialites selon leur mésostructures, modifié d'après Riding (2011).

et al., 2006). La macrostructure fait référence à la forme de l'édifice microbien individualisé. La mésostructure est utilisée pour décrire la texture interne de la macrostructure. Enfin, la microstructure correspond à la fabrique à l'échelle microscopique.

La classification la plus couramment utilisée pour la description des microbialites se réfère à la mésostructure, avec quatre grands types : les stromatolites, les thrombolites, les leiolites et enfin les dendrolites (Figure Intro-5; Burne et Moore, 1987; Riding, 1991, 2000, 2011; Dupraz et Strasser, 1999, 2002; Dupraz *et al.*, 2011). Cette échelle d'investigation apparait en effet la plus appropriée, d'une part elle est facilement visible sur le terrain (contrairement à la microstructure qui nécessite des techniques de microscopie et à la macrostructure qui peut être difficilement identifiable dans une coupe en deux dimensions), et d'autre part la variabilité au sein de cette échelle est faible (seulement quatre catégories en comparaison avec l'importante variabilité au sein des macro- et microstructures). Enfin, elle est fréquemment relativement bien préservée, même après la diagenèse (ce qui n'est pas toujours le cas de la microstructure). Ces différentes mésostructures peuvent alterner au sein d'un même édifice, formant ainsi une structure composite. Les caractéristiques de deux grandes classes de mésostructures les plus abondantes sont détaillées ci-dessous. Les leiolites et les dendrolites étant rares, elles ne seront que brièvement définies.

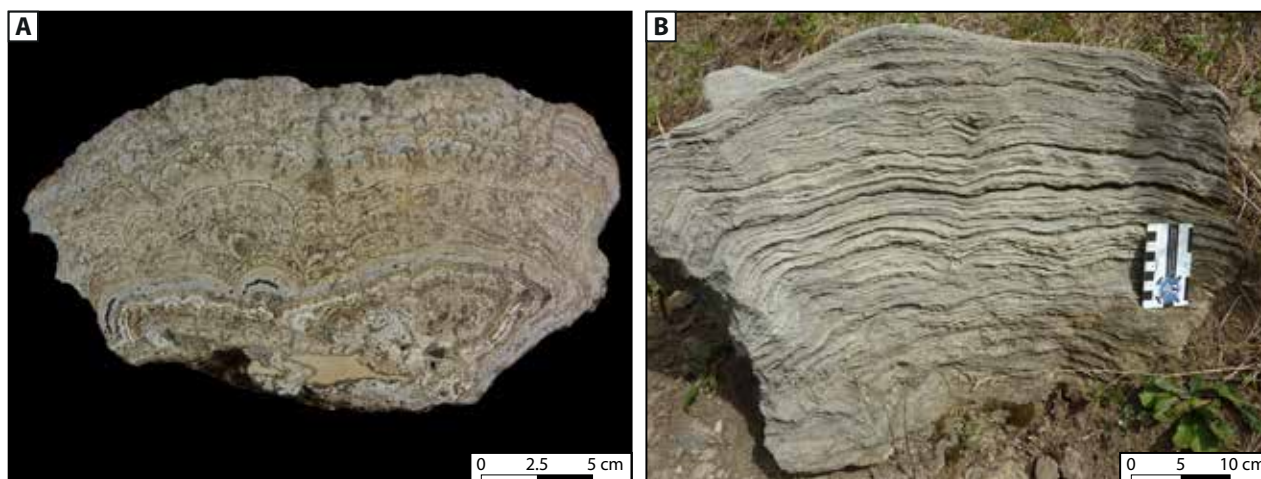


Figure Intro-6. Stromatolites. (A) Coupe à travers un stromatolite récolté dans le bassin des Limoges (Miocène) caractéristique par sa mésofabrique laminée. (B) Stromatolite de l'Ordovicien moyen, Canada (Photographie <http://www.ottawagatineaugeoheritage.ca>).

- Les stromatolites :

Le terme stromatolite a été introduit par Kalkowsky en 1908 avant celui de microbialites. Ce terme est étymologiquement issu du grec *stroma* : ce «qu'on étend (avec une notion de stratification)», et *lithos* : «la pierre». Kalkowsky (1908) s'intéressa à des structures calcaires en dômes et colonnes présentes dans les formations du Buntsandstein du nord de l'Allemagne et associés à des oolithes, dont la particularité était d'être laminées. Même si aucune définition formelle ne fut proposée, Kalkowsky (1908) évoqua à de nombreuses reprises le caractère laminé de ces structures et conclut qu'elle résultait d'organismes végétaux faiblement organisés («*niedrig organisierte pflanzliche Organismen*») (Riding, 1999). Le terme stromatolite a été depuis de nombreuses fois redéfini de façon purement descriptive en caractérisant ces structures laminées, en indiquant son origine biogénique ou abiogénique (e.g. Semikhatov *et al.*, 1979), ou encore en impliquant la notion de biogénicité dans la formation des structures (e.g. ; Awramik et Margulis, 1974). Riding (1991) proposa une première synthèse et définition simple et concise impliquant une origine biogénique microbienne. Pour cet auteur, les stromatolites caractérisent des dépôts microbiens ayant une mésostructure laminée («*Stromatolites are laminated benthic microbial deposits*»; Figure Intro-6).

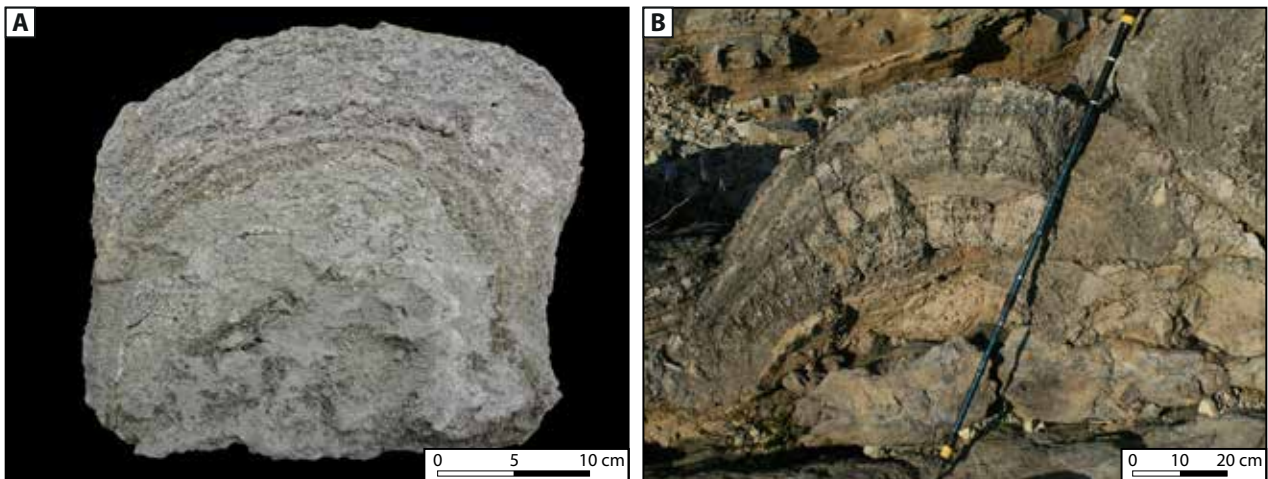


Figure Intro-7. Thrombolites. (A) Colonne thrombolitique du Grand Lac Salé. Bien que la mésosofabrique soit grumeleuse, une vague lamination grossière est tout de même visible. (B) Edifice thrombolitique de la *Fossil Forest* (Tithonien, Jurassique ; Lulworth Cove, Royaume-Uni ; photographie Ian West).

- Les thrombolites :

Le terme thrombolite est également étymologiquement issu du grec, il conserve le suffixe *lithos* : «la pierre», mais cette fois-ci associé au préfixe *thromb(o)* désignant un «grain arrondi». Cette étymologie fait donc apparaître la perte du caractère laminé des stromatolites pour devenir une structure dite *clotted* (grumeleuse). Ce terme a été proposé pour la première fois par Aitken (1967) pour caractériser des structures cryptalgaires en lien avec les stromatolites, mais ne présentant pas de laminations, et caractérisées par une fabrique grumeleuse («*cryptalgal structures related to stromatolites, but lacking lamination and characterized by a macroscopic clotted fabric*» ; Figure Intro-7). Comme pour les stromatolites, la définition de thrombolite est très controversée, notamment en raison de l'échelle à laquelle la structure grumeleuse est définie (mésos/microstructure ; Riding, 2011). Il semble désormais admis que ce terme caractérise une mésostructure grumeleuse, formée d'agrégats millimétriques à centimétriques, dont la forme varie entre de simples sphéroïdes et des structures polylobées, et appelées «*mesoclots*» (Shapiro, 2000 ; Dupraz *et al.*, 2011). Ces mesoclots peuvent être constitués de micrite, de micropéloïdes ou de particules agglutinées (Kennard et James, 1986 ; Dupraz et Strasser, 1999 ; Shapiro, 2000 ; Riding, 2000 ; Dupraz *et al.*, 2011).

- Les dendrolites :

Le terme dendrolite a été introduit par Riding (1988) pour désigner des microbialites dont la mésostructure est caractérisée par un réseau ramifié, arborescent. La structure arborescente peut concerner des formes érigées ou pendantes (Riding, 1991). À partir de cela, Riding (1988) choisit d'associer le préfixe issu du grec *dendr(o)* : «arbre» au suffixe *lithos* : «la pierre» pour définir ces structures. Cette morphologie proche des thrombolites induit une importante possibilité de confusion (Chen *et al.*, 2014). Point remarquable, aucun dendrolite n'a été documenté dans les dépôts actuels (Dupraz *et al.*, 2011).

- Les léiolithes :

Le terme léiolithe a été proposé par Braga *et al.* (1995) pour caractériser des mésofabriques non structurées. Le suffixe grec *lithos* : «la pierre» est cette fois-ci associée au préfixe *leio* relatif à un objet «uniforme». Ces structures ont été observées à Shark Bay (Australie) et aux Bahamas (Dupraz *et al.*, 2004, 2011).

3.2. Abondance des microbialites au cours de l'histoire de la Terre

Les microbialites et leurs micro-organismes associés sont retrouvés dans l'enregistrement sédimentaire depuis l'Archéen (Allwood *et al.*, 2006). Cet écosystème a été dominant pendant plus de 85 % de l'histoire de la Terre (Grotzinger et Knoll, 1999). Les biocénoses microbiennes ont aussi réagi différemment aux crises biologiques majeures (e.g. extinction du Permien-Trias) ou régionales (crise de salinité messinienne) et sont fréquemment les premières à recoloniser les niches écologiques laissées vacantes par les eucaryotes (Riding, 2006, Vennin *et al.*, 2015). Les paragraphes ci-dessous retracent brièvement l'évolution de ces structures (organo)sédimentaires au cours des grandes ères géologiques.

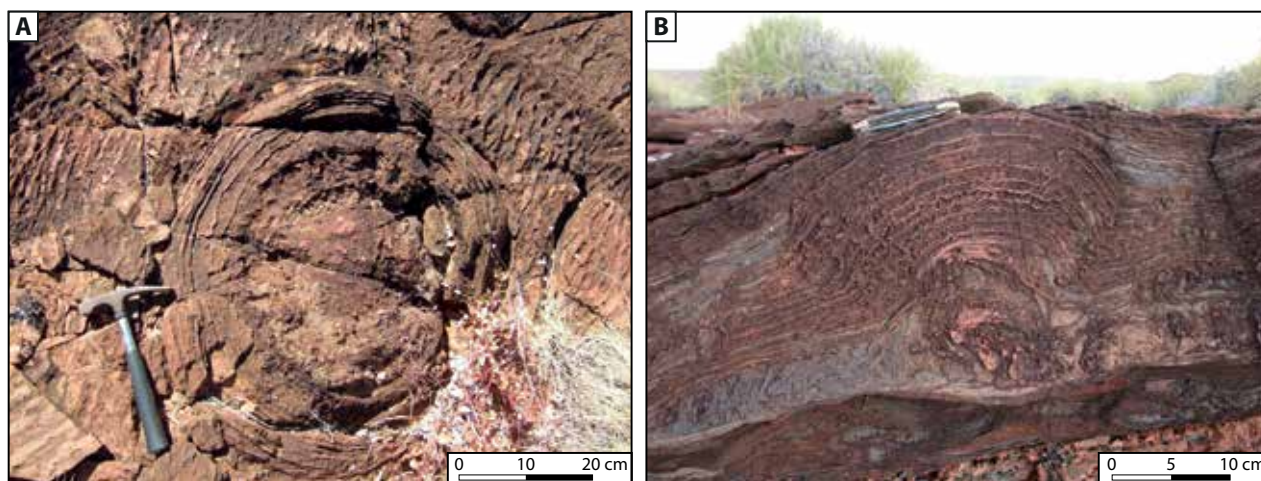


Figure Intro-8. Stromatolites Archéens (2,73 Ga), Formation Tumbiana, nord-ouest de l’Australie (craton Pilbara). L’édifice présenté dans le panneau (A) est entouré par un sédiment présentant des rides. Photographies Christophe Thomazo.

- Archéen

Les plus anciens microbialites connus à ce jour sont des stromatolites observés dans les cratons Pilbara, Australie (e.g. Warrawoona Supergroup, ou Strelley Pool; [Walter, 1980](#), [Lowe, 1980, 1983](#)) et Kaapvaal, Afrique du Sud/Swaziland (Swaziland Supergroup; [Byerly et al., 1986](#)), datés aux alentours de 3,5 milliards d’années. Ils représentent les plus ancienne(s) trace(s) de bioconstruction sur Terre ([Schopf et al., 2007](#)). Ces stromatolites s’organisent en cônes, dômes ou lamines planes, entre autres, et apparaissent complexes (Figure Intro-8; [Allwood et al., 2006, 2007](#)). La nature biogénique de ces structures a été remise en question à de maintes reprises (e.g. [Lowe, 1994](#); [Buick et al., 1995](#); [McLoughlin et al., 2008](#)), cependant les travaux les plus récents tendent de plus en plus à confirmer le caractère biogénique : (1) ces structures sont établies une grande superficie, (2) l’environnement de plateforme carbonatée associé à ces structures apparaît propice à leur développement, (3) les conditions nécessaires pour former ces objets de manière abiotique apparaissant beaucoup plus contraignantes que pour un processus biogénique ([Allwood et al., 2006, 2007](#)). De plus, des micro-fossiles ayant une morphologie proche de microbes actuels ont été retrouvés dans la Formation Strelley Pool en Australie et ainsi que dans d’autres localités (voir synthèse de [Schopf, 1993](#)). Leur origine reste également controversée, mais l’utilisation de la spectroscopie Raman suggère que ces structures ont subi les mêmes processus métamorphiques que l’ensemble de la roche elle-même, impliquant une mise en place précoce (dont anté-métamorphisme) et de ce fait arguant pour une origine biogénique ([Wacey et al., 2011](#)). Leur association avec des cristaux micrométriques de pyrite a aussi été interprétée comme signant la présence de métabolismes de type sulfato-réducteurs ([Javaux, 2011](#)). Les stromatolites Archéens restent cependant relativement rares dans le registre fossile ([Riding, 2011](#)) et aucune structure thrombolitique n’a été reconnue pour cette période.

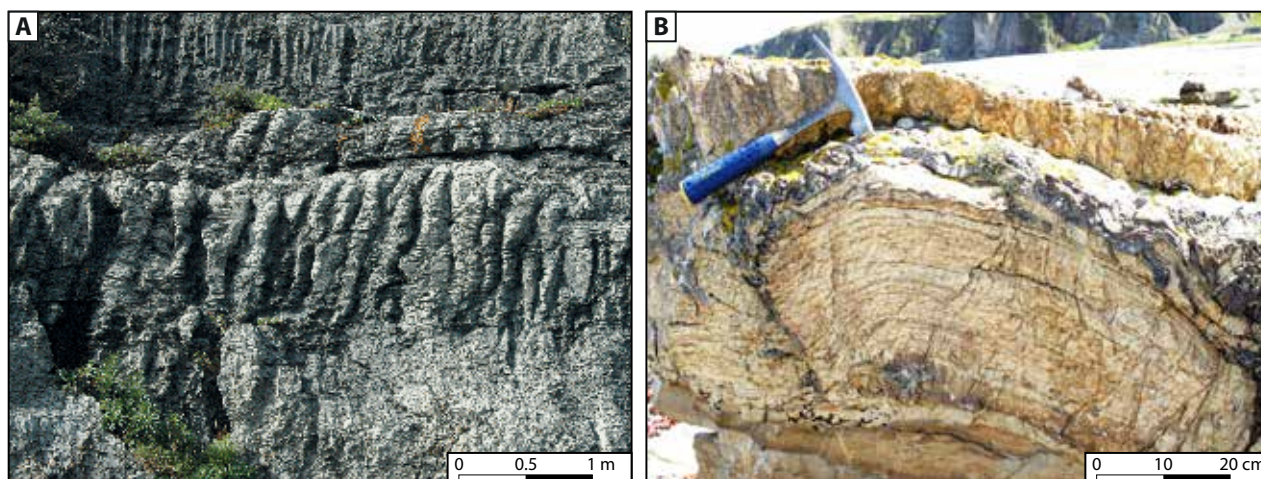


Figure Intro-9. Microbialites du Protérozoïque. (A) Colonnes stromatolitiques Mésoprotérozoïque (1,45 Ga), Formation Helena / Siyeh (Supergroupe Belt) des Etats-UNis (Montana ; photographie James St. John disponible sur flickr.com) . (B) Stromatolite Néoprotérozoïque (800-600 Ma), Formation Port Askaig (Supergroupe Dalradian), Ecosse (Ile d'Islay ; photographie Ross Anderson, <http://neoproterozoic-glaciations.weebly.com>).

- Protérozoïque

L'abondance des microbialites observés dans le registre fossile augmente fortement lors du Protérozoïque, à partir de 2,5 milliards d'années (Riding, 2011). Cet éon constitue l'âge d'or des microbialites (Flügel, 2004), où leur abondance, diversité et distribution semblent à leur maxima (Figure Intro-9; Hoffman, 1976, 2000; Grotzinger, 1989; Grotzinger et Knoll, 1999; Semikhatov et Raaben, 2000; Sumner, 2000; Flügel, 2004). Cette prolifération des structures microbiennes est souvent associée à l'événement de la Grande Oxydation (ca. 2,3 milliards d'années). Les stromatolites sont toujours présents ainsi que des thrombolites, reconnus depuis le Néoprotérozoïque (Aitken et Narbonne, 1989), voire même depuis le Paléoprotérozoïque avec des structures datées vers 1,9 milliard d'années (Kah, 1990; Kah et Grotzinger, 1992). L'abondance des microbialites semble décliner à la fin du Mésoprotérozoïque/début du Néoprotérozoïque (Walter et Heys, 1985; Grotzinger, 1990; Awramik et Sprinkle, 1999; Riding, 2006) et cette tendance s'est poursuivie au cours du Phanérozoïque (Garrett, 1970). Les mécanismes à l'origine à ce déclin restent encore hypothétiques, mais deux grands facteurs sont couramment avancés : (1) la chute de la saturation en carbonates (Ω_{CaCO_3}) des eaux océaniques (l'essentiel des structures précambriennes s'étant formées en domaine marin ouvert; e.g. Fischer, 1965; Grotzinger, 1990; Riding and Liang, 2005) et (2) la radiation des métazoaires, avec des organismes brouteurs et fouisseurs susceptibles de perturber le développement des microbialites et de s'en alimenter (Garrett, 1970; Awramik, 1971).

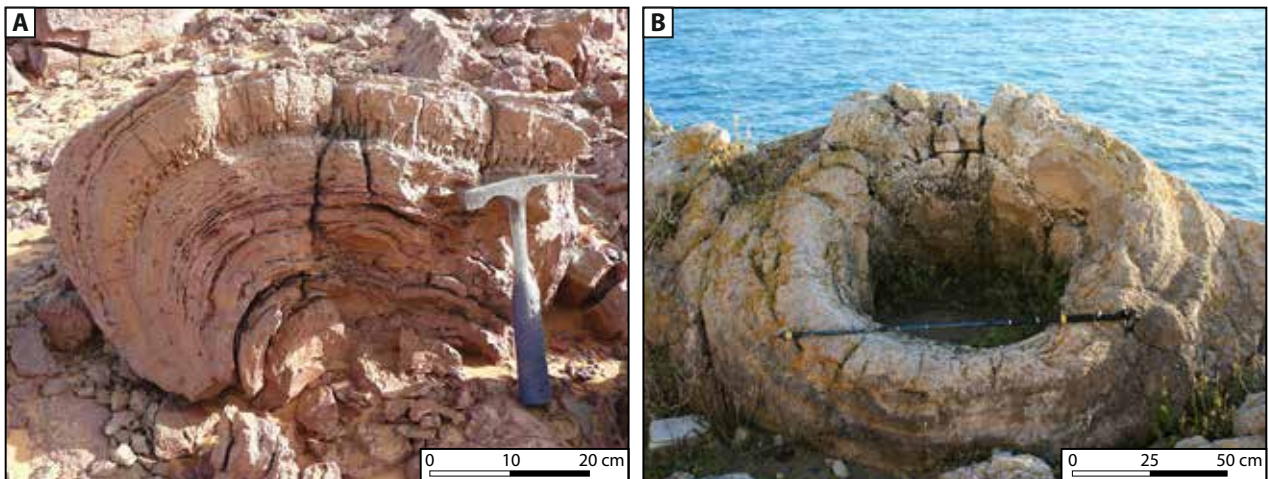


Figure Intro-10. Microbialites du Phanérozoïque. (A) Stromatolite Carbonifère, Formation Marar de Lybie (photographie issue de <http://www.narg.org.uk>). (B) Edifice thrombolitique de la *Fossil Forest* (Tithonien, Jurassique ; Lulworth Cove, Royaume-Uni). La cavité centrale correspondait à l'emplacement d'un tronc d'arbre, encroûté par le microbialite (photographie Ian West).

- Phanérozoïque

Même s'ils sont notablement moins abondants qu'au Protérozoïque, des microbialites se sont formés tout au long du Phanérozoïque (Figure Intro-10). Cependant, leur abondance montre une évolution en dents de scie (e.g. [Kiessling, 2002](#)). Comme déjà évoquées pour le Protérozoïque, les périodes de faible Ω_{CaCO_3} et de forte diversité des métazoaires sont supposées être néfastes au développement des microbialites. Ce se vérifie pour le Carbonifère supérieur, Jurassique inférieur et moyen et le Cénozoïque cénozoïque où la faible abondance de microbialites est reliées à ces précédents paramètres ([Riding, 2005](#)). À l'opposé, des périodes de fort Ω_{CaCO_3} et faible diversité des métazoaires sont celles où les conditions sont interprétées comme étant les plus favorables à une résurgence des microbialites, ce qui semble se vérifier lors du Silurien supérieur et pour les périodes de recouvrement post-crise du Dévonien terminal-Carbonifère inférieur, du Trias inférieur et du Crétacé inférieur ([Riding, 2005](#)). La période du Cambrien à l'Ordovicien supérieur constitue cependant un contre-exemple remarquable avec une forte abondance de microbialites en période de pleine radiation des métazoaires (e.g. [Rowland et Shapiro, 2002](#)). De même, une analyse fine de la période de récupération post-crise Permien-Trias si elle a confirmé l'abondance de microbialites, a aussi rapidement montrer leur association rapide avec de nombreux métazoaires (e.g. éponges, gastéropodes) formant des bioconstructions ([Brayard et al., 2011](#) ; [Vennin et al., 2015](#)). Alors que le Ω_{CaCO_3} apparait bien comme un des facteurs de contrôle principal de l'abondance des microbialites au cours de l'histoire de la Terre (e.g. [Riding et al., 2014](#)), l'influence des métazoaires doit donc être nuancée fortement (e.g. [Tahran](#)

et al., 2013; Vennin *et al.*, 2015; Bouton *et al.*, 2016). Toutefois, la déstabilisation de l'écosystème semble être majeure pour favoriser le développement des microbialites (Tahran *et al.*, 2013). Des paramètres environnementaux instables (e.g. eutrophie consécutive à des apports trop importants en nutriments; Bell, 1992; importantes fluctuations de salinité; Bouton *et al.*, 2016), génèrent des conditions délétères aux métazoaires, alors que ces conditions sont supportées par des écosystèmes versatiles comme les tapis microbiens, responsables de la formation des microbialites.

- Actuel

Les microbialites ont été considérés comme des formes strictement fossiles jusqu'au début des années 60, même si plusieurs de ces structures avaient été décrites comme étant en cours de formation (e.g. «biohermes du Grand Lac Salé»; Eardley, 1938). La publication de Logan (1961) faisant le lien entre des microbialites protérozoïques australiens et les microbialites modernes découverts à Shark Bay (Australie) a permis l'ouverture de ce vaste champ d'étude mêlant des thématiques géomicrobiologique et sédimentologique. Depuis, des microbialites modernes en cours de lithification ont été répertoriés dans des environnements très variés (Figure Intro-11), aussi bien en (1) domaine marin ouvert (e.g. Bahamas; Dill *et al.*, 1986; Riding *et al.*, 1991; Reid *et al.*, 1995, 2000; 2011; Visscher *et al.*, 1998; Shark Bay, Australie; Logan *et al.*, 1974; Hoffman, 1976; Playford, 1990; Reid *et al.*, 2003; Jahnert et Collins, 2011, 2012, 2013; Edgcomb *et al.*, 2014) ou lagunaire côtier à alimentation marine (e.g. Mann et Nelson, 1989; Dupraz *et al.*, 2004, 2013; Vasconcelos *et al.*,

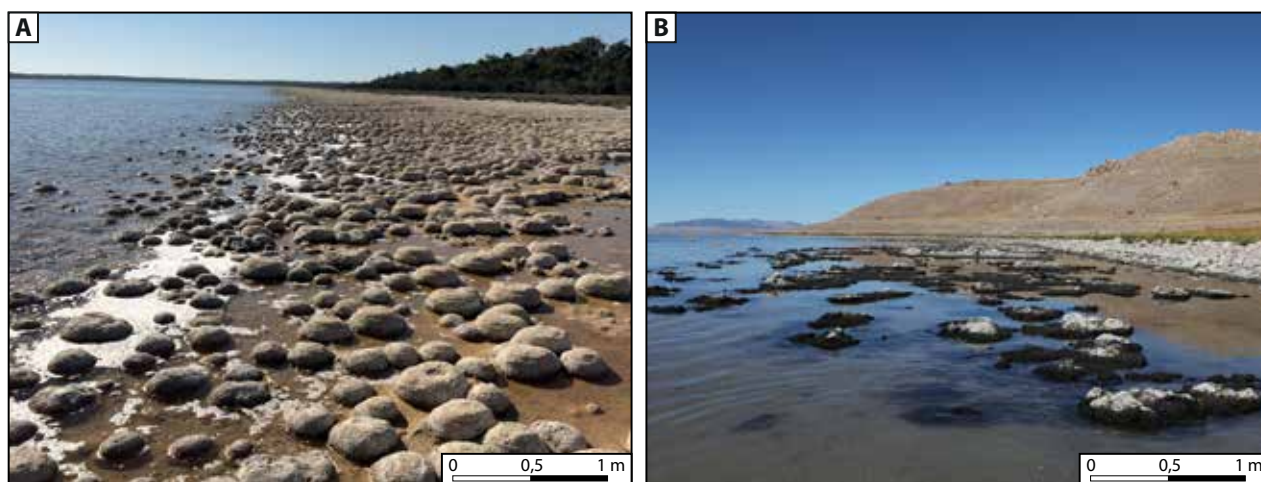


Figure Intro-11. Microbialites actuels. (A) Thrombolites du lac Clifton (Australie ; photographie Marjorie Chan). (B) Microbialites du Grand Lac Salé (Utah, USA).

2006; Glunk *et al.*, 2011; Ionescu *et al.*, 2015; Bouton *et al.*, 2016), qu'en (2) domaine continental (synthétisés par Della Porta, 2015), dans des lacs alcalins (e.g. Pyramid Lake, Nevada; Benson, 1994; Lac Van, Turquie; Kempe *et al.*, 1991; Mono Lake, Californie; Scholl et Taft, 1964) et/ou hypersalés (e.g. Solar Lake, Sinäi, Egypte; Krumbein *et al.*, 1977), des lacs et rivières d'eau douce (e.g. Bourgogne; Freytet et Plet, 1996; Freytet et Verrecchia, 1998, 1999; Green Lake, New York; Eggleston et Dean, 1976), des systèmes désertiques (e.g. désert d'Atacama; Farías, 2014) ou encore des sources chaudes/hydrothermales (e.g. Yellowstone; Farmer, 2000).

Les microbialites sont des structures organosédimentaires présentes sur Terre depuis au moins 3,5 milliards d'années. Même si leur abondance apparaît en déclin depuis le Protérozoïque, ces structures sont encore présentes de nos jours et colonisent une large gamme d'environnements. Leur formation résulte de la lithification de tapis microbiens, initiée les processus d'organominéralisation. Ces différents processus résultent de l'interaction entre deux composantes principales, d'une part les métabolismes du tapis microbien (composante intrinsèque) et d'autre part des facteurs environnementaux (composante extrinsèque).

PROJET

Cette thèse de doctorat s'inscrit dans un projet de plus grande envergure visant à contraindre les différents mécanismes impliqués dans la formation et la préservation des microbialites. Ces mécanismes résultent de l'interaction entre deux composantes principales, intrinsèque et extrinsèque, qui nécessitent une approche globale afin de les appréhender. Deux sujets de thèse ont été lancés conjointement dans ce but, le premier se focalisant sur la composante intrinsèque, le second sur la composante extrinsèque.

Architecture stratigraphique, production carbonatée et diagenèse des systèmes sédimentaires dominés par les microbialites

- Composante intrinsèque :

Thèse d'Aurélie Pace

-

Directeur principal : Raphaël Bourillot

Signature environnementale des microbialites. Minéralisation et diagenèse des tapis microbiens actuels et anciens.



- Composante extrinsèque :

Thèse d'Anthony Bouton (ce manuscrit)

-

Directeur principal : Emmanuelle Vennin

Facteurs de contrôle extrinsèques des dépôts microbiens récents en domaine de transition continental-marin.



PROBLÉMATIQUES

Les problématiques développées dans ce travail de recherche aborderont (1) les processus de minéralisation des tapis microbiens et la formation de microbialites, (2) la morphologie des structures microbiennes, (3) leur distribution spatio-temporelle et enfin (4) les relations entre les tapis microbiens et microbialites et leur environnement.

Problématique 1 : Tapis microbiens et microbialites, importance de la minéralisation

L'édification des microbialites est la résultante des processus de lithification des tapis microbiens comme le décrit Dupraz *et al.* (2011). La lithification nécessite que le tapis microbien minéralise, par le biais du processus d'organominéralisation, i.e. la formation de minéraux *in situ* et peut être couplée au piégeage et la fixation de grains (« *trapping and binding* » ; Burne et Moore, 1987). L'organominéralisation regroupe la biominéralisation influencée dans laquelle la biominéralisation est un phénomène d'origine abiotique (par évaporation et augmentation de l'activité des espèces dissoutes), mais facilitée par la présence d'une matrice organique comme point de nucléation, et la biominéralisation induite (Frankel et Bazylinski, 2003) qui intervient comme une conséquence indirecte des processus métaboliques du vivant qui modifient leur environnement (pH, CO₂, concentration en ions). Ce regroupement découle de la difficulté à les distinguer dans la pratique (Dupraz *et al.*, 2009). Par ailleurs, les mécanismes associés à la biominéralisation ne sont pas suffisamment connus pour pouvoir les classer dans une catégorie ou l'autre, et d'après les exemples connus, le niveau de contrôle de la biominéralisation par le vivant ne semble pas pouvoir être discrétisé (Benzerara et Menguy, 2009). Ces controverses suggèrent que les mécanismes à l'origine de la minéralisation des tapis microbiens restent complexes. Les processus de minéralisation des carbonates peuvent être abiogènes comme biogènes et il semble que la démarche classique soit de considérer comme biogéniques uniquement les traits qu'on ne peut pas expliquer par des processus purement abiotiques, l'hypothèse abiotique étant considérée comme l'hypothèse par défaut (Grotzinger et Rothman, 1996). Par ailleurs, tous les tapis ne minéralisent pas, la minéralisation n'étant effective que lorsque les conditions requises sont atteintes (voir Dupraz *et al.*, 2009). Les processus de minéralisation sont nécessairement liés à la composante intrinsèque (métabolisme) du tapis microbien, mais les paramètres environnementaux (extrinsèques) peuvent également être impliqués (Seong-Joo *et al.*, 2000 ; Reid *et al.*, 2000, 2003 ;

Cady *et al.*, 2003 ; Andres et Reid, 2006 ; Bowlin *et al.* 2012 ; Basso *et al.*, 2013 ; Dupraz *et al.*, 2013 ; Jahnert & Collins, 2013 ; Harwood-Theisen *et al.*, 2015). Toutefois, l'impact de ces derniers apparaît encore assez mal contraint.

Questions

Peut-on définir une limite entre tapis microbiens et microbialites ?

Une minéralisation signifie-t-elle pour autant lithification ?

Peut-on différencier paramètres intrinsèques et extrinsèques et comment influencent-ils le potentiel de minéralisation des dépôts microbiens ?

Problématique 2 : Morphologies

La reconnaissance des stromatolites des terrains Archéens de l'Australie (Walter *et al.*, 1980) et de l'Afrique du Sud (Byerly *et al.*, 1986) se base sur des critères structuraux et texturaux par comparaison avec les traits caractéristiques de stromatolites plus récents tels que la présence de laminations, la forme, la présence ou non de ramifications et l'association relative des stromatolites et des couches sédimentaires adjacentes (Byerly *et al.*, 1986 ; Hofmann *et al.*, 1999). Les travaux sur les systèmes microbiens actuels ont particulièrement mis en lumière la diversité morphologique des édifices microbiens au sein d'un même système (e.g. Jahnert et Collins, 2011). Les évolutions vers différentes fabriques sont souvent associées à des changements dans les communautés microbiennes (Dupraz *et al.*, 2013), cependant l'origine de ce changement reste souvent hypothétique. De plus, une forte interaction entre facteurs intrinsèques et extrinsèques est fréquemment mise en avant pour ces objets récents (Reid *et al.*, 2000, 2003 ; Seong-Joo *et al.*, 2000 ; Cady *et al.*, 2003 ; Glunk *et al.*, 2011 ; Bowlin *et al.*, 2012 ; Dupraz *et al.*, 2013 ; Jahnert et Collins, 2013 ; Harwood-Theisen *et al.*, 2015). Le rôle spécifique des facteurs extrinsèques reste flou même s'il apparaît primordial dans la dynamique de changements de communautés (Bowlin *et al.*, 2012), ainsi que dans l'évolution de l'édifice microbien en lui-même (Andres et Reid, 2006).

Questions

Les morphologies des microbialites sont-elles systématiquement liées à la nature du tapis microbiens ?

Existe-t-il un lien entre morphologies des structures microbiennes et potentiel de minéralisation ?

Quel est le rôle des facteurs extrinsèques sur la morphologie des dépôts microbiens ?

Problématique 3 : Distribution spatio-temporelle

La découverte ces dernières années de champs pétroliers géants associés à des niveaux microbialitiques (e.g. [Chidsey et al., 2015](#)), de même que la problématique du stockage géologique de CO₂ dans les réservoirs carbonatés et la formation de minéraux associés (e.g. [McCutcheon et al., 2016](#)) ont considérablement accru l'intérêt porté à ces objets. Afin de mieux contraindre ces systèmes, les microbialites des environnements actuels ont fait l'objet d'une attention particulière visant à trouver les meilleurs analogues possible aux structures anciennes. La notion de distribution spatiale des édifices microbiens prend alors toute son importance, afin de permettre dimensionner, de comprendre les environnements de dépôt et d'estimer la position des réservoirs. Plusieurs travaux de cartographies ont ainsi été menés dans cette optique, dont ceux [Baskin et al. \(2011, 2012, 2013\)](#) dans le Grand Lac Salé, basé essentiellement sur de la géophysique. Néanmoins, au-delà de l'aspect purement réservoir, la distribution des structures microbiennes peut également nous éclairer sur la dynamique du système telle que proposée dans les travaux de [Jahnert et Collins \(2011, 2012, 2013\)](#) à Shark Bay.

Questions

La distribution des structures microbiennes est-elle aléatoire ou alors suit-elle des motifs particuliers ?

Existe-t-il une relation entre les dépôts microbiens et certaines structures sédimentaires associées ?

Que peut nous apprendre la distribution des structures microbiennes sur la dynamique du système ?

Les facteurs de contrôle agissant sur la distribution des structures microbiennes et sédimentaires associées diffèrent-ils selon l'échelle d'investigation ?

Problématique 4 : Environnement

La découverte de microbialites âgés de près de 3,5 milliards d'années a mis en lumière l'extrême longévité de l'écosystème tapis microbien, capable de traverser les époques et les changements environnementaux, démontrant ainsi que sa formidable capacité d'adaptation (Dupraz *et al.*, 2009). Cette capacité d'adaptation se vérifie encore de nos jours par le large panel d'environnements où sont capables de prospérer les tapis microbiens et microbialites, malgré des paramètres physico-chimiques très variables et fréquemment considérés comme «extrêmes» pour la vie (voir Seckbach, 2007). Actuellement, les tapis microbiens minéralisant ou non se développent dans des milieux aussi divers que des lagunes, des lacs salés, des lacs d'eau douce, des rivières ou des cavités récifales, montrant une grande tolérance aux variations de température, de salinité ou de nutriments dissous (Della Porta, 2015). Ces environnements incluent à la fois les domaines marins et continentaux (e.g. Dupraz *et al.*, 2011 ; Riding, 2011). La définition de critères diagnostiques pour discriminer ces deux domaines constitue un des grands challenges de cette thématique.

Questions

Les structures microbiennes permettent-elles de définir des conditions environnementales précises ?

Les dépôts microbiens actuels sont-ils le reflet de l'activité microbienne passée ? En sont-ils des représentants qualitatifs et quantitatifs ?

Quels critères peuvent permettre une différenciation marin/continental ? Est-ce exportable dans l'enregistrement sédimentaire ?

SITES D'ÉTUDES

Les différentes problématiques abordées dans ce travail de recherche nous ont conduit à choisir deux cas d'études actuels : Cayo Coco, Cuba et le Grand Lac Salé, Utah USA (Figure Intro-12). Ces deux systèmes ont la caractéristique conjointe d'héberger d'abondantes structures microbiennes. Néanmoins, ils montrent également des différences majeures ayant incité aux choix de ces deux systèmes distincts. La première différence est leur contexte environnemental, l'un se trouvant en domaine marin lagunaire (Cayo Coco), l'autre en domaine continental (le Grand Lac Salé). La seconde différence se situe au niveau de la lithification : alors que le Grand Lac Salé abrite à la fois microbialites et tapis microbiens, les structures microbiennes observées à Cayo Coco correspondent majoritairement à des tapis microbiens, même s'ils minéralisent.



Figure Intro-12. Localisation des deux sites étudiés au cours de cette thèse, Cayo Coco (Cuba) et le Grand Lac Salé (Utah, USA).

**CONSTRUCTION DU
MANUSCRIT DE THÈSE**

Le travail de recherche entrepris au cours de cette thèse a abouti à la rédaction d'articles scientifiques publiés ou soumis dans des revues scientifiques internationales, ainsi qu'à la préparation de manuscrits qui seront prochainement soumis à publication :

Article 1. Bouton, A., Vennin, E., Pace, A., Bourillot, R., Dupraz, C., Thomazo, C., Brayard, A., Désaubliaux, G., and Visscher, P. T.: External controls on the distribution, fabrics and mineralization of modern microbial mats in a coastal hypersaline lagoon, Cayo Coco (Cuba), *Sedimentology*, in press, 10.1111/sed.12246, 2015.

Article 2. Pace, A., Bourillot, R., **Bouton, A.**, Vennin, E., Galaup, S., Bundeleva, I., Patrier, P., Dupraz, C., Thomazo, C., Sansjofre, P., Yokoyama, Y., Franceschi, M., Anguy, Y., Pigot, L., Virgone, A. and Visscher, P. T.: Microbial and diagenetic steps leading to the mineralization of Great Salt Lake microbialites. Soumis à *PNAS*.

Article 3. **Bouton, A.**, Vennin, E., Bouille, J., Pace, A., Bourillot, R., Thomazo, C., Brayard, A., Désaubliaux, G., Goslar, T., Yokoyama, Y., Dupraz, C., and Visscher, P. T.: Linking the distribution of microbial deposits from the Great Salt Lake (Utah, USA) to tectonic and climatic processes, *Biogeosciences Discuss.*, doi:10.5194/bg-2015-647, in review, 2016.

Article 4. **Bouton, A.**, Vennin, E., Mulder, T., Pace, A., Bourillot, R., Thomazo, C., Brayard, A., Goslar, T., Buoncristiani, J. F., Désaubliaux, G. and Visscher, P. T.: Influence of a gravity flow on the development of lacustrine microbial deposits, Great Salt Lake, USA. Soumis à *Sedimentary Geology*.

Article 5. 30 000 years of microbial deposits record in the Bonneville basin (*En préparation*)

Ce manuscrit de thèse se décompose en deux chapitres s'articulant autour des articles scientifiques, mais proposant également des idées originales, dont l'organisation est la suivante :

Chapitre I. Les structures microbiennes en domaine marin lagunaire

Ce premier chapitre est consacré aux structures microbiennes se développant en environnement marin lagunaire. Le secteur de Cayo Coco (Cuba) est un exemple illustrant la prolifération de ces structures dans un système de lagunes montrant des connexions changeantes avec le milieu marin ouvert. Ce chapitre se décline en trois parties :

Partie 1. Une première partie présentera les contextes géographique, géodynamique et hydrologique de cette marge nord de l'île de Cuba.

Partie 2. Une seconde partie propose de discriminer l'influence des facteurs de contrôle externes sur la distribution, les fabriques et la minéralisation des tapis microbiens se développant dans le réseau lagunaire. Dans une moindre mesure, les facteurs de contrôle intrinsèques sont également abordés. Cette seconde partie est basée sur un article publié dans la revue *Sedimentology* (Article 1).

Partie 3. La dernière partie s'intéresse à la distribution, l'origine et le potentiel de préservation de la matière organique totale dans les lagunes, et notamment celle associée aux tapis microbiens.

Chapitre II. Les structures microbiennes en domaine continental

Ce second chapitre est consacré aux structures microbiennes se développant en domaine continental. Ce chapitre est basé sur l'étude du Grand Lac Salé, Utah, USA, un lac continental hypersalé ainsi que son prédécesseur le lac Bonneville caractérisé par une forte variabilité de la salinité depuis 30 000 ans. Ce chapitre est divisé en cinq parties :

Partie 1. Une première partie retrace le contexte général du Grand Lac Salé, incluant les contextes géographique, géodynamique et hydrologique.

Partie 2. Une seconde partie synthétise l'évolution du système lacustre au cours des derniers 30 000 ans.

Partie 3. Une troisième partie s'intéresse à l'évolution des dépôts microbiens formés tout au long de l'histoire du lac Bonneville et du Grand Lac Salé. Cette partie s'appuie sur un article en préparation (Article 5).

Partie 4. Une quatrième partie aborde le processus de minéralisation et de lithification des tapis microbiens du Grand Lac Salé, et leur évolution en microbialite. Cette partie fait l'objet d'un article soumis dans la revue *PNAS* (Article 2).

Partie 5. Une cinquième partie se concentre sur la distribution des structures microbiennes dans le Grand Lac Salé afin d'en déterminer les facteurs de contrôle externes influençant leur installation et leur développement. Cette partie s'intéresse également à la relation entre les structures microbiennes et les autres structures sédimentaires associées. Cette partie contient deux articles, le premier en discussion dans la revue *Biogeosciences* (Article 3) et le second soumis dans la revue *Sedimentary Geology* (Article 4).

Les principaux résultats obtenus au cours de ce travail de recherche sont abordés dans une synthèse et conclusion dans l'optique de comparer dans un premier temps les deux secteurs d'étude et d'apporter des réponses aux différentes questions formulées précédemment. Ces résultats et leurs implications dans les domaines académiques et industriels permettront de dresser les perspectives ouvertes par ce travail de recherche.

Les structures microbiennes en domaine
MARIN LAGUNAIRE

Cayo Coco, Cuba



INTRODUCTION

Ce premier chapitre est consacré aux structures microbiennes se formant en environnement lagunaire côtier en connexion avec le milieu marin. Ce type d'environnement, où les conditions chimiques est parfois extrêmes (e.g. hyper/hyposalinité) et instables, sont fréquemment associés au développement de tapis microbiens et à la formation de microbialites (e.g. aux Bahamas : Storr's Lake, Mann et Nelson, 1989 ; Dupraz *et al.*, 2013 ; Salt Pan, Dupraz *et al.*, 2004 ; Visscher *et al.*, 2010 ; Big Pond, Glunk *et al.*, 2011 ; au Brésil : Lagoa Vermelha, Vasconcelos et McKenzie, 1997 ; van Lith *et al.*, 2003 ; Vasconcelos *et al.*, 2006 ; au Mexique : Guerrero Negro, Javor et Castenholz, 1984 ; D'Amelio *et al.*, 1989 ; Ley *et al.*, 2006 ; dans l'atoll de Kirimati, Schneider *et al.*, 2013 ; Ionescu *et al.*, 2015).

L'île de Cuba demeure quant à elle largement inexploree du point de vue de la thématique tapis microbien/microbialites, et ce malgré un grand nombre de lagunes situées le long de la côte nord de l'île. Notre étude s'est focalisée sur l'île de Cayo Coco, le long de la façade Atlantique. Cayo Coco est séparée de l'île de Cuba par un imposant lagon côtier pouvant atteindre 20 km de large, mais dont la profondeur est inférieure à 3 m. Ce lagon côtier est connecté à l'Océan Atlantique par un système de passes. Un réseau complexe, composé d'une succession de lagunes de formes et tailles relativement identiques, s'est mis en place dans la partie sud de Cayo Coco, en connexion plus ou moins immédiate avec le lagon côtier et n'est donc pas directement relié à l'Océan. Ce réseau lagunaire est colonisé de façon variable, parfois intense, par des tapis microbiens, minéralisant pour certains. Néanmoins, très peu de structures lithifiées, i.e. des microbialites, ont été retrouvés dans ce système lagunaire lors de nos travaux.

Le travail de terrain effectué par nos soins dans ce système lagunaire nous a amenés à : (1) caractériser les différents types de tapis microbiens présents, (2) préciser leur distribution spatiale, leur macrofabriques et leur potentiel de minéralisation, (3) établir le rôle des facteurs intrinsèques et extrinsèques sur la variabilité spatiale et temporelle des tapis microbiens, (4) caractériser le potentiel de préservation des différents tapis microbiens, (5) déterminer pourquoi ces tapis microbiens potentiellement minéralisant ne forment que peu de microbialites, et finalement (6) s'interroger sur les modalités de leur préservation dans le registre fossile.

Ce chapitre est divisé en trois parties :

Partie I : Contexte général des environnements lagunaires de Cayo Coco, Cuba.

La première partie de ce chapitre décrit le contexte général du secteur de Cayo Coco. Il comprend les contextes géographique, géodynamique et hydro-géochimique de cette marge nord de l'île de Cuba.

Partie II : Influence des facteurs de contrôle externes sur la distribution, les fabriques et la minéralisation de tapis microbiens modernes dans une lagune côtière hypersalée, Cayo Coco, Cuba

La seconde partie de ce chapitre se focalise sur les tapis microbiens observés dans le réseau lagunaire de Cayo Coco. Les investigations, menées à différentes échelles (depuis le contexte environnemental jusqu'à la microstructure du tapis microbiens) nous ont permis de discuter des facteurs influençant la distribution, la fabriques et la minéralisation de ces tapis microbiens, avec un attention particulière portée aux facteurs extrinsèques. Cette partie a fait l'objet d'un papier accepté en 2015 dans la revue *Sedimentology*.

Partie III : Distribution, source et potentiel de préservation de la matière organique totale dans une lagune côtière hypersalée, Cayo Coco, Cuba

La troisième partie de ce chapitre est consacrée à la notion de préservation de l'enregistrement microbien. Les tapis microbiens de Cayo Coco ne disposent que d'une faible propension à la lithification. Ainsi, le potentiel de préservation en tant que microbialites est faible. Cette partie se focalise sur la préservation des traces de l'activité microbienne dans la colonne sédimentaire, notamment par la caractérisation du signal géochimique laissé par la matière organique microbienne.

Partie I

Contexte général des environnements lagunaires de Cayo Coco, Cuba.

Contexte géographique

L'île de Cuba fait partie des Grandes Antilles et correspond à la plus grande île des Caraïbes. La zone d'étude de Cayo Coco se situe dans la partie centrale nord de Cuba (province de Ciego de Ávila ; Figure I-1), faisant face à l'Océan Atlantique. Cayo Coco fait partie d'une série de « cayes », soit de petites îles établies sur un (ancien) récif corallien et/ou une accumulation sableuse, s'organisant en un archipel s'étendant sur près de 200 km et nommé Jardin du Roi (*Jardines del Rey* ; Figure I-1). L'archipel, longeant la côte cubaine, en est séparé par un grand lagon côtier large de 5 à 20 km, connecté à l'Océan Atlantique à travers plusieurs passes. Cayo Coco se situe dans la partie nord de l'archipel, là où le lagon côtier, nommé *Bahía de Perros* (baie des chiens) à cet endroit, y est le plus large (environ 20 km ; Figure I-2A). Cayo Coco est directement reliée au continent par un pédraplane construit en 1980, traversant le lagon côtier.

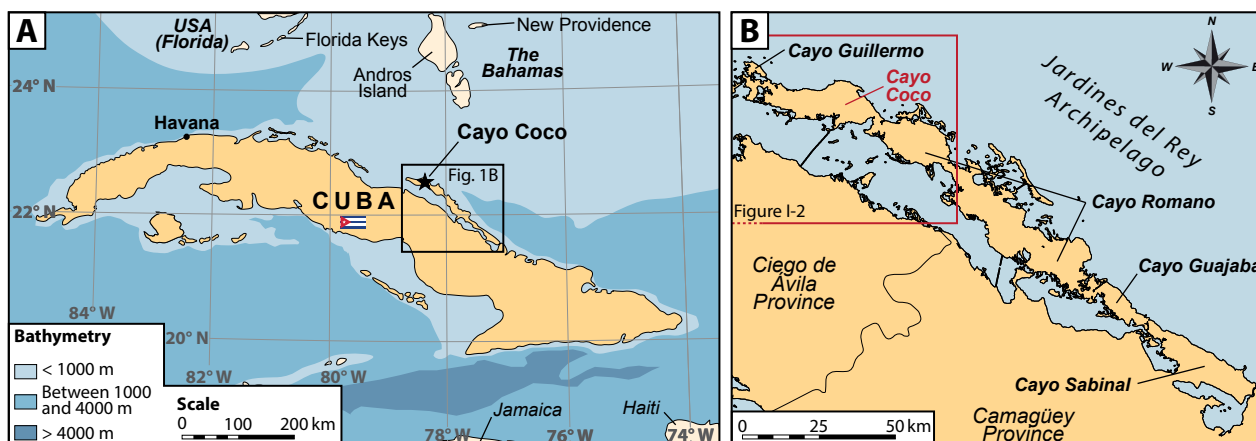


Figure I-1. (A) Carte de Cuba présentant la position du secteur d'étude, Cayo Coco. Modifié d'après Pardo (2009). (B) Carte détaillée de l'archipel Jardines del Rey montrant la localisation des différentes cayes, dont Cayo Coco.

Le réseau lagunaire de Cayo Coco (41° 02' N - 112° 16' O)

Le secteur principal d'étude correspond à un réseau lagunaire localisé dans la partie sud de l'île (Figure I-2A). Il est en contact avec la *Bahía de Perros* par sa terminaison ouest et n'est donc pas directement connecté à l'Océan en surface (Figure I-2A). Ce réseau s'étend sur plus de 40 km² et est constitué d'une succession de lagunes plus ou moins connectées entre elles, au gré des élévations

du niveau marin moyen (Figure I-2B). Les lagunes forment des dépressions ovoïdes *et allongées* selon un axe NNO–SSE. Leurs dimensions varient entre 500 et 1000 m de long pour moins de 500 m de large ; la profondeur moyenne se situant autour de 0,8 m (Figure I-2A). Le fond des lagunes est généralement asymétrique : la bordure est présente une pente de seulement 0,2 % en direction du centre de la lagune, alors que la bordure ouest présente une pente d'environ 1 %.

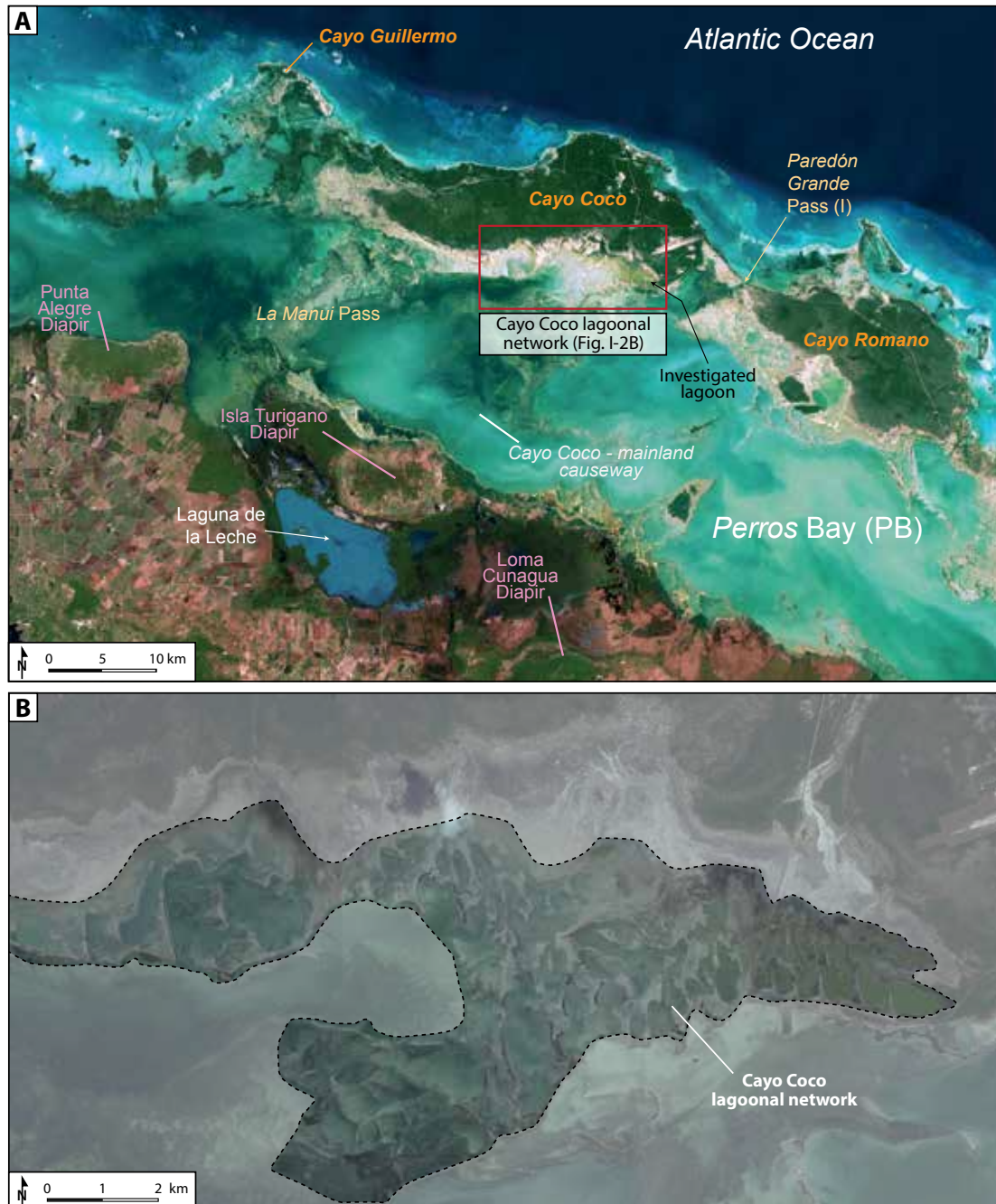


Figure I-2. (A) Image satellite présentant le lagon côtier Bahía de Perros ainsi que le réseau lagunaire de Cayo Coco, situé au sud de l'île. Sont également représentés sur cette image les passes connectant le lagon côtier à l'Océan Atlantique (jaune pâle), les principales cayes (en orange), les diapirs évaporitiques (en rose) et le pédraplaïne reliant le continent et Cayo Coco. L'image satellite est mise à disposition par Flash Earth (Bing maps), © Microsoft Corporation – Imagery © Harris Corp, Earthstar Geographics LLC (22°24'17"N; 78°26'57"O).

Contexte Géodynamique

D'un point de vue structural, Cuba est située au niveau de la terminaison sud de la plaque Nord-Américaine. La structuration de l'île est complexe et débute aux alentours du Trias moyen / Jurassique inférieur lors de la dislocation du supercontinent Pangée et le début de l'ouverture de l'Océan Atlantique (Pindell, 1985, 1994; Salvador, 1987; Winker et Buffler, 1988; Pindell et Barrett, 1990; Bartok, 1993; Marton et Buffleur, 1994; Bird *et al.*, 2005; Pardo, 2009). La subduction de la plaque Caraïbe sous la plaque Nord-Américaine a conduit à la formation d'un arc volcanique insulaire qui constitue actuellement une partie du socle cubain (Pardo, 2009). La subduction se termine au Paléogène par la collision majeure entre la plaque des Caraïbes et les Bahamas (appartenant à la plaque Nord-Américaine), engendrant un chevauchement de l'arc insulaire et de la croûte océanique au-dessus de la croûte d'affinité continentale Nord-Américaine par obduction (Pardo, 2009). La collision a conduit à un processus d'accrétion de terranes entre la fin du Paléocène et la fin de l'Éocène (Figure I-3), mais certains auteurs suggèrent que cette phase d'accrétion débuta dès la fin du Crétacé (Iturralde-Vinent 1994, 1998b; Garcia-Casco *et al.*, 2008; Rojas-Agramonte *et al.*, 2008; Pardo, 2009). La fin du processus d'accrétion, et donc de structuration de l'île, est marquée par l'arrêt des activités volcaniques et tectoniques majeures dans l'île depuis la fin de l'Éocène (Pardo, 2009). Le processus d'obduction a conduit à une structuration de l'île en trois provinces principales (Kerr *et al.*, 1999) : (1) le terrane sédimentaire nord-centrale, (2) le terrane sud-ouest et (3) le terrane « *Ophiolitic Basic Igneous-Volcanic* » (Figure I-3).

Le site d'étude de Cayo Coco est situé au niveau de la terrane sédimentaire nord-centrale, qui correspond à une série d'unités chevauchées en direction du nord s'organisant en une succession de ceintures parallèles à la côte nord de Cuba (Figure I-3; Khudoley, 1967; Khudoley et Meyerhoff, 1971; Lewis et Draper, 1990; Iturralde-Vinent, 1994; Kerr *et al.*, 1999). Cayo Coco constitue l'unité la plus externe de la terrane sédimentaire nord-centrale. Sa stratigraphie, proche de celle de la Province Carbonatée des Bahamas, peut s'expliquer par l'intégration de cette dernière dans les nappes de charriage cubaines lors de l'obduction (Meyerhoff et Hatten, 1974; Pardo, 1975; Iturralde-Vinent, 1994 et 1998a; Kerr *et al.*, 1999).

Des forages pétroliers non loin de Cayo Coco ont permis de définir une colonne stratigraphique moyenne dans ce secteur (Figure I-4; Pardo, 2009). La base de la colonne sédimentaire est marquée

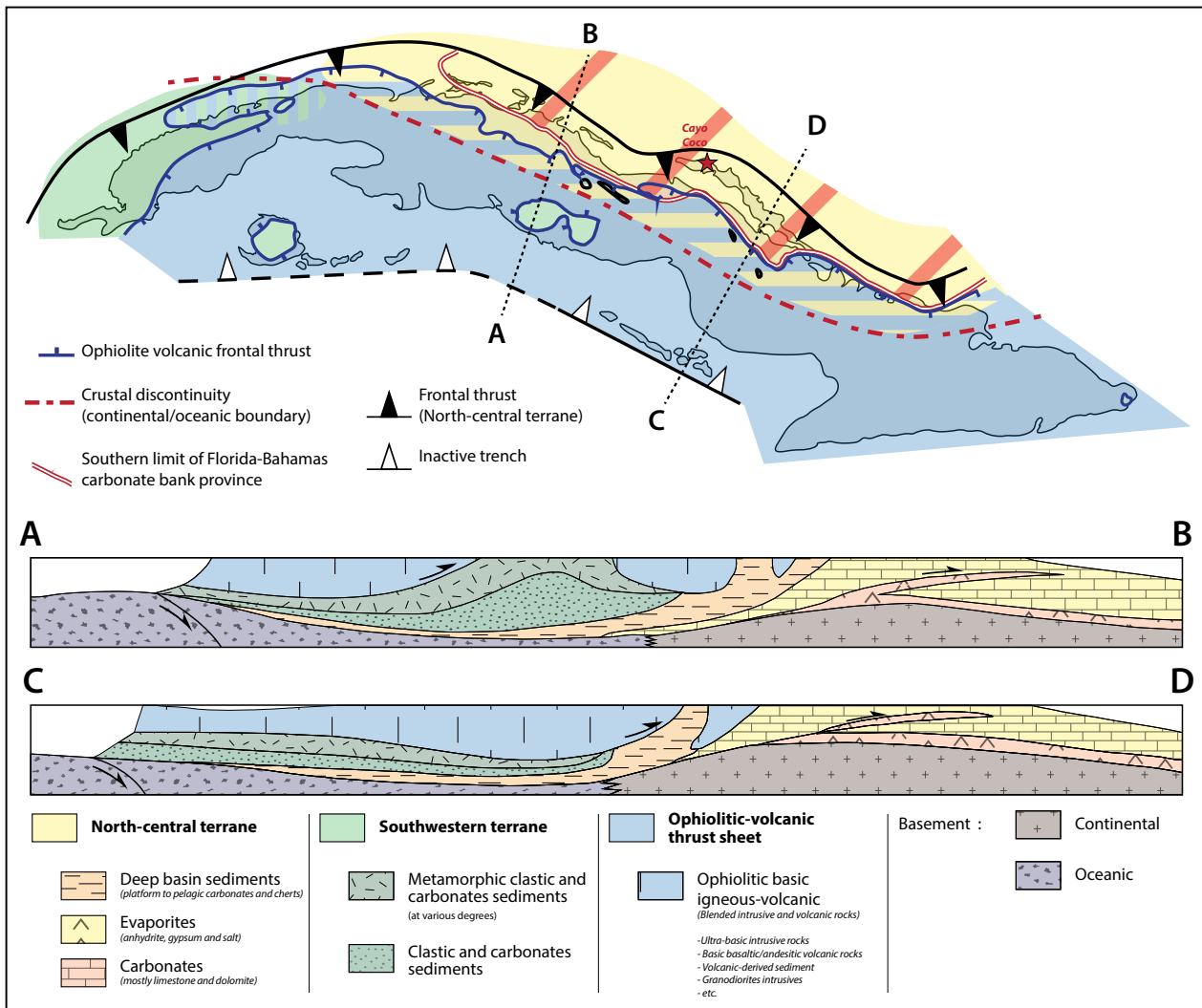


Figure I-3. Structuration générale de Cuba en trois grandes provinces, (1) la terrane sédimentaire nord-centrale, (2) la terrane sud-ouest et (3) la terrane « Ophiolitic Basic Igneous-Volcanic ». Deux profils normalisés a proximité de Cayo Coco illustrent le rôle de l'obduction dans la géologie de Cuba. Modifié d'après Pardo (2009).

par la présence d'évaporites (halite et gypse/anhydrite) déposées durant de la phase de rifting lors de la dislocation de la Pangée et du début de l'ouverture de l'Atlantique (Pardo, 2009). Les niveaux évaporitiques alternent avec des niveaux carbonatés (calcaires et dolomitiques) dans les Formations de Punta Alegre et Cayo Coco, traduisant un environnement de dépôt peu profond. L'augmentation de la teneur en dépôts fins (marnes et argiles) dans le Groupe Casablanca, succédant la Formation de Cayo Coco, témoigne d'un approfondissement marqué de l'environnement de dépôt. Néanmoins, ce groupe est recouvert par une brèche carbonatée grossière de la Formation Mayajigua (Maastrichtien) surmontant une discontinuité majeure. La présence de cette brèche serait associée à une phase d'uplift marquée de la zone, conséquence de la mise en place de la subduction au sud de l'île et du soulèvement des marges convergentes (Pardo, 2009). La colonne stratigraphique est lacunaire à partir de l'Éocène moyen, en lien avec l'émersion du secteur lors de la phase finale de l'obduction (Pardo, 2009).

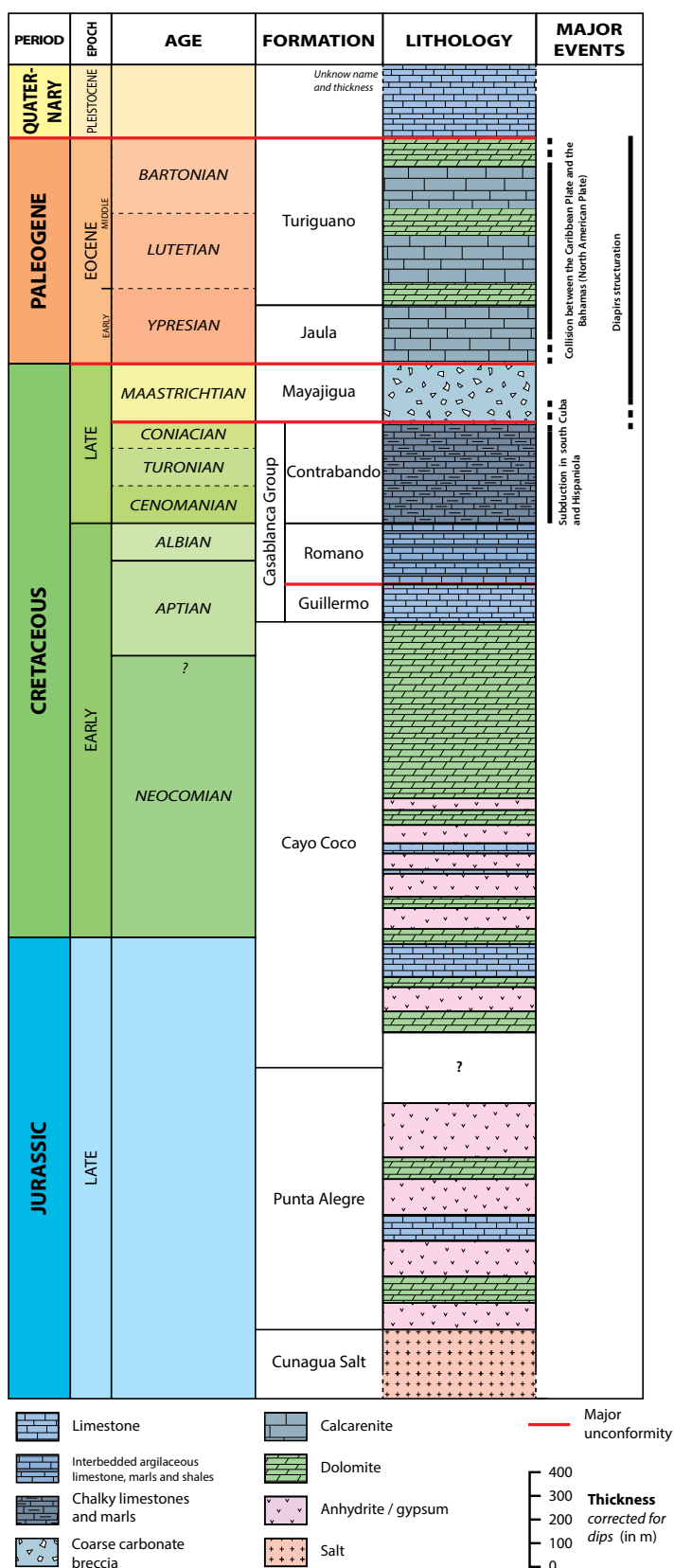


Figure I-4. Colonne stratigraphique idéalisée basée sur plusieurs puits pétroliers des environs de Cayo Coco. Modifié d'après Pardo (2009).

Bien que les formations sédimentaires postérieures à cette période soient rares sur l'île, Cayo Coco fut le témoin d'une sédimentation récifale et biodétritique probablement durant le Quaternaire.

La compression générée lors de l'obduction est aussi responsable de la mise en place de diapirs évaporitiques (Hatten, 1967), leur propagation étant facilitée le long des failles et des nappes de chevauchements (Meyerhoff et Hatten, 1968). Les évaporites constituant ces diapirs sont issues de la Formation Punta Alegre (Jurassique supérieur; Meyerhoff et Hatten, 1968). Trois d'entre eux sont documentés à proximité de Cayo Coco, les diapirs de Punta Alegre, Isla Turiguano et Loma Cunagua (les deux premiers étant perçants) et participent activement à la mise en place de zones de reliefs dans cette partie particulièrement plate de l'île (Figure I-2A).

Contexte Hydro-géochimique

Cette partie présente le cadre hydrographique général du secteur étudié. Celui-ci a été documenté plus en détail dans l'article « External controls on the distribution, fabrics and mineralization of modern microbial mats in a coastal hypersaline lagoon, Cayo Coco (Cuba) » en raison de son influence sur le développement des tapis microbiens. Des données complémentaires sont ainsi disponibles dans l'article (tableau 1, p 56 de ce manuscrit) regroupant les différentes analyses physico-chimiques effectuées sur le terrain.

L'île de Cayo Coco est séparée du continent par le lagon côtier Bahía de Perros. Bien qu'atteignant 20 km de large à cet endroit, la profondeur du lagon côtier est très limitée avec 40 % de la surface du lagon montrant une profondeur comprise entre 30 et 50 cm et une profondeur maximale inférieure à 3 m. Ce lagon est connecté avec l'Océan Atlantique à travers une passe principale, nommée Paredón Grande, qui sépare Cayo Coco de Cayo Romano (à l'est). Néanmoins, la dimension de la passe est faible comparée à celle lagon, générant des échanges relativement limités avec l'Océan. Dans ce lagon peu profond où les connexions avec l'Océan sont restreintes à la passe de Parédon, les variations des apports en eau douce du continent sont à l'origine d'importantes variations de la composition chimique des eaux du lagon. Par ailleurs, les variations d'humidité de l'air, de température, de force et direction des vents influencent les propriétés physiques du lagon. Par conséquent, la salinité du lagon varie grandement au cours des saisons et des années, allant de 30 à 80 ‰ (Cepero et Lawrence, 2006 ; González-Fernández *et al.*, 2008 ; Menéndez-Perez *et al.*, 2011 ; González *et al.*, 2013). La présence de trois diapirs salifères à proximité de la Bahía de Perros peut également influencer la salinité du lagon. Néanmoins, les relevés de salinité dans le lagon, effectués par Menéndez *et al.* (2011) et González-Fernández *et al.* (2013), ne montrent pas d'augmentation significative à proximité des diapirs ; ces derniers ne semblent donc pas contribuer directement aux variations de la salinité du lagon côtier. Néanmoins, Menéndez *et al.* (2011) nuancent leur propos en suggérant une contamination par des saumures circulant en subsurface.

La construction du pédraplaine reliant Cayo Coco au continent a fortement impacté la chimie de la Bahía de Perros, en séparant le lagon en deux parties distinctes (Figure I-5). Alors que la partie est du lagon bénéficie toujours d'apports océaniques par le biais de la passe Paredón Grande, la partie ouest du pédraplaine se retrouve isolée et les apports sont restreints. Ceci a conduit à une augmentation



Figure I-5. Image aérienne du réseau lagunaire de Cayo Coco montrant la diminution des connexions entre les lagunes vers l'est du système. Les flèches blanches indiquent la direction du flux d'eau de surface, entrant dans le réseau par l'ouest, connecté avec la *Bahía de Perros*. Les flèches marrons indiquent les apports (supposés) de subsurface. Les panneaux (B) et (C) correspondent à deux images de la même zone, prises à ca. 40 jours d'intervalle. Le niveau d'eau dans le réseau peut varier rapidement. Le panneau (B) correspond au niveau dit d'équilibre dynamique, alors que le panneau (C) présente une configuration de haut niveau d'eau fréquente lors de la saison humide.

globale de la salinité dans la partie ouest, ainsi que du taux d'ammoniac et de silice dissoute, couplé à une baisse de la concentration en oxygène dissous (Cepero et Lawrence, 2006).

Le réseau lagunaire est ouvert sur son côté ouest sur la *Bahía de Perros* permettant un apport d'eau de surface depuis le lagon (Figure I-5A). La connexion entre les lagunes décroît en se dirigeant vers l'est du système, là où le réseau lagunaire se referme (Figure I-5A). Ceci a pour conséquence de restreindre les apports de surface, conduisant à l'isolement temporaire des lagunes situées le plus à l'est, en fonction des apports d'eaux de surface. La chimie des eaux évolue également d'ouest en est, selon un gradient d'augmentation de la concentration de la plupart des composés chimiques

et de la matière organique dissoute (DOC; voir tableau 1, p 56). Le niveau d'eau dans le réseau lagunaire évolue en parallèle de celui de la *Bahía de Perros* (Figure I-5B et C). Lorsque le niveau d'eau est en configuration haute, les connexions entre les différentes lagunes situées à l'est du système s'améliorent (l'eau franchissant les zones hautes séparant les lagunes; Figure I-5C). Néanmoins, le contraste chimique est-ouest reste tout de même présent (voir tableau 1, p 56). L'analyse des images satellites disponibles dans le secteur depuis 1972 a permis de faire ressortir un retour systématique à un niveau d'équilibre dynamique lors des périodes sèches, correspondant à un niveau basal pour les lagunes (Figure I-5B). Pour la lagune la plus à l'est, cela correspond approximativement à une profondeur d'eau maximale de 75 cm (celle-ci peut monter à plus de 95 cm lorsque le niveau d'eau est en configuration haute). Le niveau d'équilibre dynamique est primordial pour le système, garantissant un niveau d'eau minimum et permettant d'éviter un assèchement des lagunes. Cette caractéristique a un impact important pour le développement des tapis microbiens en favorisant leur pérennité. Le niveau d'équilibre dynamique est atteint lorsque les lagunes situées le plus à l'est du système sont isolées et que les apports de surface ne contribuent plus à maintenir cet équilibre, traduisant donc l'importance des apports de subsurface pour ce système. La séparation physique entre le réseau lagunaire et le lagon côtier est induite par une barre de grainstone oolithique. Cette roche, probablement Quaternaire, présente de bonnes porosités et perméabilités, facilitant de ce fait la circulation d'eau entre les lagunes et la *Bahía de Perros*.

La lagune la plus à l'est du système est la plus confinée, a fait l'objet d'une attention particulière dans ce travail (Figure I-5).

Partie II**Influence des facteurs de contrôle externes sur la distribution, les fabriques et la minéralisation de tapis microbiens modernes dans un lagune côtière hypersalée, Cayo Coco, Cuba**

Cette seconde partie fait l'objet d'un article accepté dans la revue *Sedimentology* :

« External controls on the distribution, fabrics and mineralization of modern microbial mats in a coastal hypersaline lagoon, Cayo Coco (Cuba) »

Cet article est basé sur une analyse de terrain multi-échelles approfondie des tapis microbiens et des sédiments associés établis dans le réseau lagunaire de Cayo Coco. Nos observations ont permis d'illustrer les variations de distribution et d'abondance des tapis microbiens à l'échelle du réseau lagunaire dans son ensemble, ainsi que dans les secteurs alentours. Une étude de détail a été ensuite effectuée sur une lagune, où les tapis microbiens étaient les plus développés permettant d'aborder les notions de variabilité spatiale et temporelle des différents types de tapis microbiens, et de leurs macrofabriques et de la minéralisation. Enfin, des observations à micro-échelle des tapis microbiens ont permis d'accéder aux modalités de la minéralisation. La minéralisation associée aux dépôts microbiens a permis de discuter le potentiel de préservation dans le registre fossile de ces structures. Les résultats de ce travail ont conduit à :

(1) Discuter le rôle des paramètres intrinsèques, notamment des EPS, sur les processus d'organominéralisation au sein des tapis microbiens.

(2) D'établir comment la minéralisation, la fabrique et la distribution des tapis microbiens au sein d'un réseau lagunaire sont influencées par les facteurs environnementaux (extrinsèques).

Synthèse de l'article

Cet article évalue les facteurs contrôlant la minéralisation, la fabrication et la distribution des tapis microbiens au sein d'un réseau lagunaire à alimentation marine situé au sud de Cayo Coco, Cuba. Une attention particulière est portée aux facteurs environnementaux extrinsèques, dont le rôle est encore mal connu.

Le réseau lagunaire de Cayo Coco est situé au sud de l'île éponyme, en connexion avec le lagon côtier *Bahía de Perros*. Il est constitué d'un assemblage de lagunes, de formes (i.e. ovoïdes), de dimensions (i.e. entre 500 et 1000 m de long pour moins de 500 m de large) et de profondeur (autour de 0,8 m) relativement similaires. Des mesures chimiques (i.e. pH, conductivité, alcalinité, carbone organique dissous ainsi que les ions majeurs) ont été effectuées dans le réseau lagunaire et dans le lagon côtier, ainsi qu'au niveau de la passe *Paredón Grande* pour avoir une référence sur les eaux océaniques entrant dans le système. Les valeurs de pH varient entre 8,0 et 9,0 dans le réseau lagunaire, pour une conductivité allant de 79,8 à 101,8 mS cm⁻¹. Ces valeurs, de même que celles des autres paramètres chimiques, tendent à s'accroître vers l'est du réseau lagunaire, là où le système est clos. Le vent dominant dans ce secteur est un vent d'est à est-nord-est.

Alors que le réseau lagunaire a été étudié dans son ensemble, un travail de détail a été effectué dans la lagune située la plus à l'est du système, là où les tapis microbiens sont les plus abondants et développés. Le travail de cartographie détaillée effectué dans cette lagune a permis de définir quatre zones de dépôt principales : (1) la zone I correspond à la périphérie de la lagune, recouverte par la mangrove. Le substrat est composé de dépôts marins pléistocènes fortement pédogénétisés. Cette zone est presque toujours émergée, seule la bordure en périphérie de la lagune peut être ennoyée lorsque le niveau d'eau est exceptionnellement haut. Les structures microbiennes sont extrêmement rares dans cette zone. (2) La zone II est située en périphérie de la précédente et est caractérisée par une zone à substrat pédogénétisé et palétuviers dispersés. Comme pour la zone I, la submersion de cette zone est limitée aux périodes de très haut niveau d'eau dans la lagune. Les tapis microbiens restent rares, mais peuvent être tout de même observés dans des cavités circulaires formées dans le substrat. Le type de tapis microbien retrouvé est qualifié de minéralisant, des minéraux de calcite magnésienne et de dolomie y étant retrouvés, et peuvent former une croûte de quelques millimètres d'épaisseur au sommet du tapis. (3) La zone III constitue le secteur qui s'étend de la zone II au bord de la lagune.

Cette zone se retrouve submergée dès que le niveau d'eau monte dans le réseau lagunaire, *et alterne* donc les périodes émergées et submergées au cours de l'année. Toute la surface de cette zone est recouverte par des tapis microbiens minéralisant. Ceux-ci montrent des macrofabriques diverses, allant de formes simples comme un tapis plan vers des structures plus complexes pustulaires, en terrasse, etc. Les tapis microbiens recouvrent deux types de sédiments principaux : de la boue micritique et des accumulations coquillères. Localement, ces accumulations coquillères forment des barres parallèles à la côte dans les secteurs sud et nord de la lagune et recouvrent parfois les tapis microbiens. (4) La zone IV constitue la partie centrale de la lagune, toujours immergée. Alors que les tapis microbiens sont également très développés dans cette zone. Ils diffèrent par la présence unique de tapis non minéralisés qui forment une masse riche en EPS et peu cohésive. Ils recouvrent le fond de la lagune dont l'interface entre l'eau et le sédiment devient anoxique.

Des investigations au cryo-MEB ont permis de mettre en évidence la précipitation *in situ* de minéraux de calcite magnésienne au sein des EPS, témoignant de l'influence des paramètres intrinsèques, sans cela la minéralisation ne sera pas effective. Néanmoins, ces paramètres ne sont pas les seuls impliqués dans le développement des tapis microbiens de cette lagune. À l'échelle du réseau lagunaire, voire même de la *Bahía de Perros*, la distribution et l'abondance des tapis microbiens ne sont pas aléatoires. Alors que ceux-ci sont absents du lagon côtier, les tapis microbiens commencent à coloniser l'ouest du réseau lagunaire, avec une abondance croissante vers l'est, jusqu'à atteindre un maximum au niveau de la lagune la plus à l'est. Ce gradient est corrélé avec des conditions chimiques de plus en plus restrictives et changeantes vers l'est du système, excluant de ce fait des organismes prédateurs (pour le tapis microbien) dont les tolérances métaboliques sont souvent inadaptées à d'importantes variations physico-chimiques, de salinité notamment. L'origine de ce gradient chimique est-ouest résulte des différences dans la circulation des masses d'eau entre les différentes lagunes du système. À l'ouest, une bonne interconnexion entre les lagunes et le lagon de la *Bahía de Perros* permet d'homogénéiser les paramètres physico-chimiques. À l'est, la circulation est restreinte, voire inexistante, à bas niveau d'eau, isolant les lagunes les unes des autres. La circulation est rétablie à haut niveau, induisant une forte variabilité observée dans ce secteur. La limitation de la circulation au sein du complexe lagunaire est reliée à la morphologie même des lagunes. Celles-ci forment des dépressions alignées selon un même axe, séparées les unes des autres par des zones hautes agissant comme des barrières. Cette structuration particulière est reliée au substrat, initialement déposé en domaine marin, mais

témoignant d'un remaniement en domaine subaérien du sédiment encore meuble. Ces processus éoliens sont responsables de la formation de dunes, séparées par des dépressions inter-dunaires. En période de montée du niveau marin, les dépressions inter-dunaires se sont remplies d'eau, formant les lagunes et les dunes constituent les zones hautes, i.e. des barrières. Cette configuration n'est pas exclusive de Cayo Coco et est également retrouvée aux Bahamas. Cette première observation met en évidence le rôle (indirect) du substrat sur la distribution des tapis microbiens dans le système.

Au sein de la lagune est, la cartographie a également révélé une distribution non aléatoire des différents types de tapis microbiens. Les zones constamment submergées sont colonisées par de nombreux tapis microbiens, mais ceux-ci ne minéralisent pas. Les tapis microbiens minéralisant sont situés sur le pourtour de la lagune, où alternent périodes d'émersion et de submersion en fonction du niveau d'eau dans le réseau lagunaire. Lorsque les périodes d'émersion deviennent dominantes, les tapis, bien que minéralisant, sont de plus en plus rares. La distribution et la minéralisation des tapis microbiens apparaissent donc corrélées aux fluctuations de niveau d'eau dans les lagunes, elles-mêmes liées à des variations climatiques (variation dans la balance évaporation/précipitation, vent, etc.). Le tapis microbien minéralisant est continu et homogène sur toute la surface de la zone III, mais présente différentes macrofabriques réparties de manière non aléatoire. Les structures les plus simples (tapis plans, hémisphéroïdes, etc.) sont majoritaires dans les secteurs les moins hydrodynamiques de la lagune, i.e. à l'est, sous le vent, et en arrière des barres coquillères. Les macrofabriques les plus complexes sont observées là où l'hydrodynamisme est le plus fort, i.e. sur la bordure ouest de la lagune faisant face au vent dominant d'est. Le vent, acteur majoritaire de l'hydrodynamisme du système, a donc une influence importante sur les macrofabriques ainsi que sur le potentiel de minéralisation puisque les structures les plus complexes, en relief, présentent fréquemment une minéralisation plus avancée. Le vent, lors des tempêtes, peut également favoriser la préservation des tapis microbiens en les recouvrant par des accumulations coquillères. Néanmoins, lorsque l'agitation devient trop importante les tapis microbiens sont arrachés. Enfin, des paramètres locaux agissent également sur les macrofabriques et sur le potentiel de minéralisation. La production de gaz biogéniques par les racines des palétuviers (par respiration) et par la dégradation de la matière organique conduit à la formation de bulles de gaz sous le tapis microbien hermétique, engendrant ainsi la formation d'hémisphéroïdes. Ce même processus est également rencontré lorsque le tapis s'établit au-dessus de polygones de dessiccation, la circulation préférentielle de fluide et de gaz à travers les fentes favorise la mise en

place de ce type de macrofabrique à leur aplomb. Enfin, la minéralisation différentielle des tapis microbiens questionne leur potentiel de minéralisation au cours du temps.

Le réseau lagunaire de Cayo Coco constitue donc un lieu d'observation privilégié ayant permis de mettre en évidence l'influence de certains facteurs extrinsèques sur la minéralisation, la fabrique et la distribution des tapis microbiens. Bien que le potentiel de minéralisation soit important, les tapis microbiens n'évoluent pas forcément en microbialites, et leur potentiel de préservation dans le registre fossile est donc moindre. D'autres systèmes lagunaires situés aux Bahamas sont quant à eux marqués par le développement important de microbialites, car ils offrent des conditions plus stables ainsi que des substrats lithifiés servant de points de nucléation favorisant le développement des microbialites. De plus, ces systèmes bahaméens sont actifs depuis plus de temps que ceux observés à Cayo Coco. La rare présence de microbialites à Cayo Coco pourrait s'expliquer en considérant ce système microbien complexe comme un stade précoce de formation.

External controls on the distribution, fabrics and mineralization of modern microbial mats in a coastal hypersaline lagoon, Cayo Coco (Cuba)

ANTHONY BOUTON*, EMMANUELLE VENNIN*, AURÉLIE PACE†, RAPHAËL BOURILLOT†, CHRISTOPHE DUPRAZ‡, CHRISTOPHE THOMAZO*, ARNAUD BRAYARD*, GUY DÉSAUBLIAUX§ and PIETER T. VISSCHER¶

*Laboratoire Biogéosciences UMR 6282 UBFC/CNRS, Univ. Bourgogne Franche-Comté, 6 boulevard Gabriel, Dijon 21000, France (E-mail: anthony.bouton@u-bourgogne.fr)

†Géoressources et Environnement, Ensegid, Institut Polytechnique de Bordeaux, EA 4592, Université de Bordeaux, 1 Allée Daguin, 33607 Pessac, France

‡Department of Geological Sciences, Stockholm University, Svante Arrhenius väg 8, Stockholm 06269, Sweden

§GDF Suez, Exploration Production International, 1 place Samuel de Champlain, Faubourg de l'Arche, 92930 Paris La Défense Cedex, France

¶Department of Marine Sciences, Center for Integrative Geosciences, University of Connecticut, 1080 Shennecossett Road, Groton, CT 06340, USA

Associate Editor – Stephen Lokier

ABSTRACT

Active, carbonate-mineralizing microbial mats flourish in a tropical, highly evaporative, marine-fed lagoonal network to the south of Cayo Coco Island (Cuba). Hypersaline conditions support the development of a complex sedimentary microbial ecosystem with diverse morphologies, a variable intensity of mineralization and a potential for preservation. In this study, the role of intrinsic (i.e. microbial) and extrinsic (i.e. physicochemical) controls on microbial mat development, mineralization and preservation was investigated. The network consists of lagoons, forming in the interdune depressions of a Pleistocene aeolian substratum; they developed due to a progressive increase in sea-level since the Holocene. The hydrological budget in the Cayo Coco lagoonal network changes from west to east, increasing the salinity. This change progressively excludes grazers and increases the saturation index of carbonate minerals, favouring the development and mineralization of microbial mats in the easternmost lagoons. Detailed mapping of the easternmost lagoon shows four zones with different flooding regimes. The microbial activity in the mats was recorded using light–dark shifts in conjunction with microelectrode O₂ and HS⁻ profiles. High rates of O₂ production and consumption, in addition to substantial amounts of exopolymeric substances, are indicative of a potentially strong intrinsic control on mineralization. Seasonal, climate-driven water fluctuations are key for mat development, mineralization, morphology and distribution. Microbial mats show no mineralization in the permanently submersed zone, and moderate mineralization in zones with alternating immersion and exposure. It is suggested that mineralization is also driven by water-level fluctuations and evaporation. Mineralized mats are laminated and consist of alternating trapping and binding of grains and microbially induced magnesium calcite and dolomite precipitation. The macrofabrics of the mats evolve from early colonizing Flat mats to complex Cerebroid or Terrace structures. The

2 A. Bouton *et al.*

macrofabrics are influenced by the hydrodynamic regime: wind-driven waves inducing relief terraces in windward areas and flat morphologies on the leeward side of the lagoon. Other external drivers include: (i) storm events that either promote (for example, by bioclasts covering) or prevent (for example, by causing erosion) microbial mat preservation; and (ii) subsurface degassing, through mangrove roots and desiccation cracks covered by Flat mats (i.e. forming Hemispheroids and Cerebroidal structures). These findings provide in-depth insights into understanding fossil microbialite morphologies that formed in lagoonal settings.

Keywords Cuba, fabric, hypersaline environment, lagoon, microbial mats, organomineralization.

INTRODUCTION

Microbial mats are vertically laminated organosedimentary structures developing on solid surfaces and are embedded in an organic extracellular matrix (Stal *et al.*, 1985; van Gemerden, 1993; Decho, 2000). These sedimentary ecosystems consist of an organic biofilm matrix comprising a diverse microbial community (Ley *et al.*, 2006; Baumgartner *et al.*, 2009). The extracellular matrix traps and binds sediments and provides a microenvironment in which the geochemical conditions vary from the surroundings, which enables precipitation and dissolution of minerals (Visscher & Stolz, 2005; Dupraz *et al.*, 2009). The lamination of the biologically active layers often can still be seen in older, deeper, already degrading layers (Krumbein *et al.*, 1977). Microbialites are: “organosedimentary deposits that have accreted as a result of a benthic microbial community trapping and binding detrital sediment and/or forming locus of mineral precipitation” (Burne & Moore, 1987). According to this definition, microbialites are a subset of microbial mats, with properties that have a better potential for preservation in the rock record through lithification of the organic matrix (Dupraz *et al.*, 2011). Both physicochemical and biological mechanisms can be implied in microbialite formation. The boundaries between mineralizing microbial mats and microbialites remain unclear in the literature and strongly depend on the biotic versus abiotic manner to describe them. Three scales of investigation defined for microbialites based on Shapiro (2000) and Dupraz *et al.* (2011) are here extended to microbial mats.

The microbial mats develop under a wide range of environmental conditions in hypersaline coastal lagoons, hot springs, alkaline lakes

and marine intertidal flats (Dupraz *et al.*, 2009). Geochemical processes in these laminated benthic geomicrobial ecosystems are driven by oxygenic and/or anoxygenic photosynthesis (Stal *et al.*, 1985) and they present steep geochemical gradients (i.e. of oxygen, sulphide and pH; Revsbech & Jørgensen, 1986; Visscher & van Gemerden, 1991). Microbial mats play an important role in mineral precipitation or dissolution (e.g. Dupraz & Visscher, 2005; Dupraz *et al.*, 2009). The capability of a microbial mat to lithify depends on the balance of the combined metabolic activities potentially inducing organomineralization (Visscher *et al.*, 1998; Visscher & Stolz, 2005). Previous works (e.g. Arp *et al.*, 1998; Dupraz & Visscher, 2005; Dupraz *et al.*, 2009, 2013; Glunk *et al.*, 2011) have proposed conceptual geomicrobiological models for the lithification of mats resulting in laminated microbialites. These models suggest the succession of microbial communities as a dominant feature and include kinetic considerations for early nucleation and precipitation of laminae, resulting in the preservation of subfossil microbialites. In various hypersaline lakes, non-mineralizing microbial mat communities are considered as the initial step in the development and growth of microbialite structures (Dupraz *et al.*, 2004, 2013; Vasconcelos *et al.*, 2006; Glunk *et al.*, 2011; Ionescu *et al.*, 2015).

Both biological (i.e. intrinsic) and environmental (i.e. extrinsic) factors are considered as driving forces contributing to the lamination of microbial communities (Reid *et al.*, 2000, 2003; Seong-Joo *et al.*, 2000; Cady *et al.*, 2003; Glunk *et al.*, 2011; Bowlin *et al.*, 2012; Dupraz *et al.*, 2013; Jahnert & Collins, 2013; Harwood Theisen *et al.*, 2015). However, these studies mainly concern well-developed microbialites and it remains unknown to what extent intrinsic and

extrinsic factors control their formation (Reid *et al.*, 2003; Andres & Reid, 2006). Recently, Bowlin *et al.* (2012) documented the effect of selected environmental factors (temperature and photosynthetically active radiation) and stochastic events (storm, burial and abrasion) acting on the surface microbial communities of modern stromatolites, potentially driving the cycling of different mat types and the formation of different fabrics (Reid *et al.*, 2000). Some of the external factors (i.e. restricted water circulation, salinity and temperature variations, periodic submersion/emersion, and desiccation and burial of sediments) have been suggested as potential forcing factors in microbialite accretion under harsh peritidal conditions (Basso *et al.*, 2013). Although the role of physicochemical forcing in the formation and development of microbialites has been suggested (Seong-Joo *et al.*, 2000; Reid *et al.*, 2003; Andres & Reid, 2006), the specific impact of abiotic factors remains elusive. Among the various extrinsic factors, it has been inferred that water chemistry, wind direction, hydrodynamics and seasonality may trigger mineralization (Reid *et al.*, 2003). Moreover, physicochemical gradients such as light, salinity, turbidity, bathymetry, tidal currents, etc., are relevant for microbialite development more broadly (Reid *et al.*, 2000; Dupraz *et al.*, 2004; Jahnert & Collins, 2013). Clearly, the specific role of extrinsic conditions must be better understood in order to determine spatial variations in the microbial mat morphologies and the mineralization potential.

In this study, the role of microbial activities and extrinsic factors controlling the modern microbial mats fabrics, repartition and mineralization was investigated in the lagoon network of Cayo Coco, Cuba (Fig. 1). This network is an assemblage of interconnected lagoons fed by marine water from Perros Bay and is characterized by permanent hypersaline conditions, abnormal tides and occasional storm surges. The Cayo Coco lagoonal network supports the development of microbial mats with various stages of mineralization and diverse macrofabrics.

This investigation highlights the formation of microbial mats from micro-scale features to the environmental context. This work in the Cayo Coco lagoonal network: (i) describes micro-scale to macro-scale structures of mineralized and non-mineralized microbial mats; (ii) characterizes the microbial mat microfabrics in order to infer major processes involved in their formation (trapping and binding versus organomineraliza-

tion); and (iii) maps the spatial and temporal distribution of microbial mats in relation to external multi-scale controlling parameters (hydrogeology, hydrodynamics, desiccation, vegetation and substrate).

SETTINGS

Geological context

Cuba is a part of the Greater Antilles and constitutes the largest island in the Caribbean (Fig. 1A). The study area of Cayo Coco is located on the Atlantic coast of Cuba, in the Ciego de Avila province (Fig. 1B). A 'cayo' (key/cay) is defined as a small island established on a coral reef or a sand accumulation (for example, ooid sands). Cayo Coco is part of 'Jardines del Rey' (i.e. King's Garden), a 200 km long archipelago developed near an active coral reef. Cayo Coco covers 370 km², bordering Cayo Guillermo (13.2 km²) to the west and Cayo Romano to the east (465 km²; Fig. 1B). It is connected to the mainland by a 27 km long causeway through Perros Bay (Fig. 1C). The Cayo Coco lagoonal network is located on the south side of the island of Cayo Coco and presents more restricted conditions than the open-marine environment to the north of Cayo Coco (Fig. 1C). The lagoon investigated here is situated at the far east of the network (Fig. 1C).

Cuba is located on the southern border of the North American tectonic plate and overlies the Florida–Bahamas carbonate bank province by reverse faulting (Lewis & Draper, 1990). Cayo Coco is part of the North–Central Sedimentary Terrane (Kerr *et al.*, 1999). Specifically, the Cayo Coco unit constitutes the north-easternmost belt of this tectonostratigraphic terrane and its stratigraphy is similar to the Bahamas Carbonate Bank Province, which was integrated into the Cuban thrust sheets during the collision (Meyerhoff & Hatten, 1974; Pardo, 1975; Iturralde-Vinent, 1994, 1998a,b; Kerr *et al.*, 1999).

Three evaporitic diapirs (Punta Alegre, Isla Turiguano and Loma Cunagua) have been described south of Cayo Coco, with the first two cropping out and extending over more than 10 km (Fig. 1C). Evaporites (Punta Alegre Formation) were deposited during the Upper Jurassic (Meyerhoff & Hatten, 1968). Diapirs that probably formed during the Laramide orogeny (Late Cretaceous – Eocene; Hatten, 1967) propagated upward in weak zones of Cretaceous and Cenozoic deposits. The limited number and

4 *A. Bouton et al.*

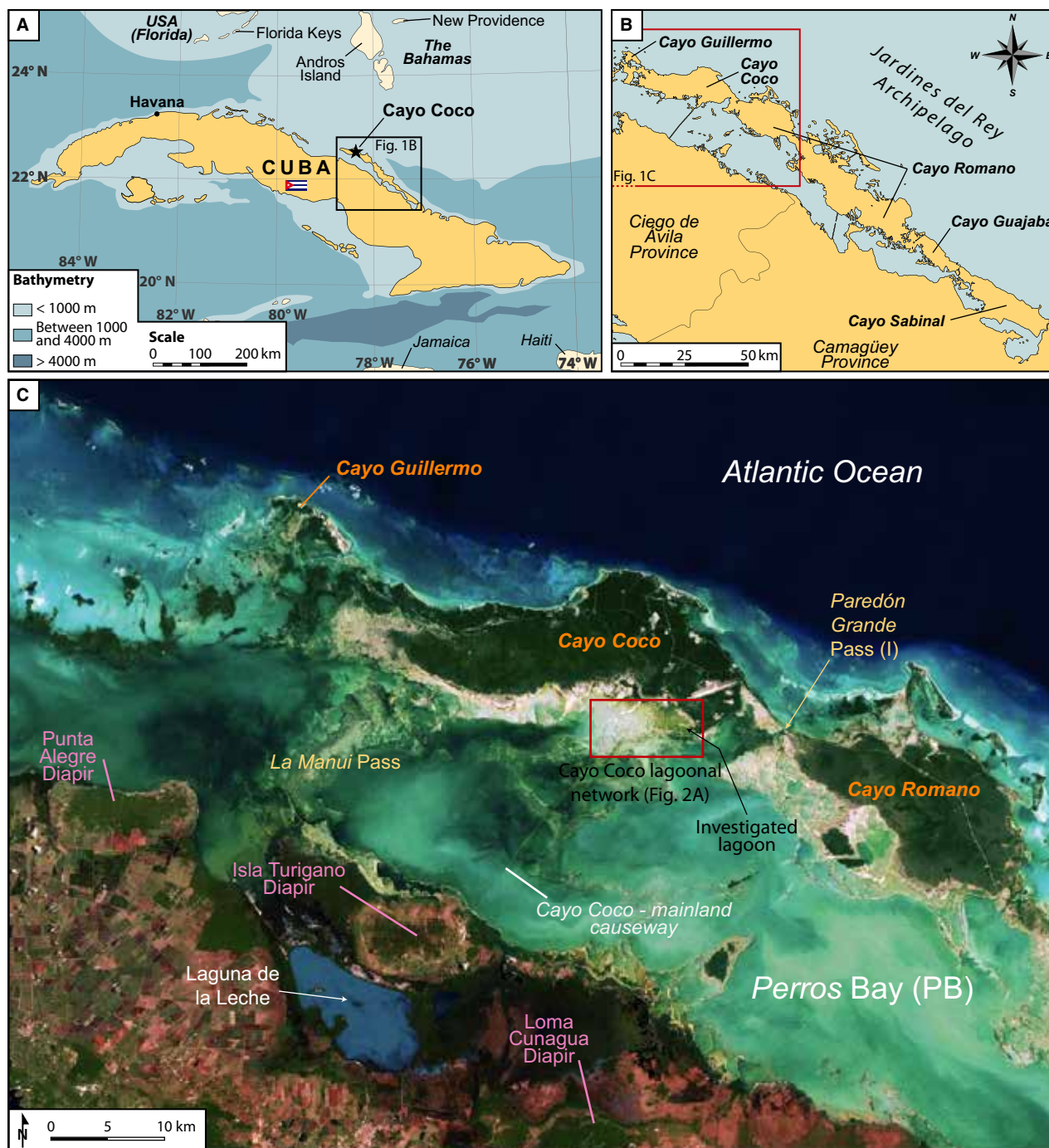


Fig. 1. (A) Map of Cuba with the location of the study area, modified after Pardo (2009). (B) Detail map of the *Jardines del Rey* Archipelago, showing the location of the main Cayos. (C) Satellite image showing the morphology of the Perros bay coastal lagoon and the Cayo Coco lagoonal network; positions of the diapiric structure appear in purple and passes appear in yellow. The red square indicates the study area (Fig. 2A). Satellite images provided by Flash Earth (with Bing maps), © Microsoft Corporation – Imagery © Harris Corp, Earthstar Geographics LLC (22°24'17"N; 78°26'57"W).

scattering of diapiric structures are related to the lack of major tectonic activity since this period (Meyerhoff & Hatten, 1968). Diapirs play a role in relief formation in this relatively flat area of

Cuba. Isohaline curves in Perros Bay (Menéndez-Perez *et al.*, 2011; González *et al.*, 2013) do not suggest that the nearby diapirs have direct influence on the salinity of Perros Bay.

However, subsurface brines associated with salt domes potentially impact the water chemistry of the bay (Menéndez-Perez *et al.*, 2011).

Climate and hydrology

Cayo Coco is covered by tropical mangrove swamps and characterized by a tropical savannah climate (Sarmiento & Monasterio, 1975). The dry season extends from November to April and the wet season is observed from May to October, with two peaks of precipitation in June and September/October (Alcolado *et al.*, 1998). The mean annual temperature is 25.8°C with monthly averages ranging from 20.0 to 32.5°C (Alcolado *et al.*, 1998). The annual precipitation is *ca* 1000 mm (Alcolado *et al.*, 1998). The amount of precipitation is often <50 mm per month during the dry season, and occasionally >180 mm per month during the rainy season (IGEO/ICGC/IGN, 1989; Borhidi, 1996; Peros *et al.*, 2007). The annual average evaporation ranges from 2100 to 2200 mm (IGEO/ICGC/IGN, 1989), resulting in a strongly negative hydrological balance. The Cayo Coco region is usually windswept with a predominant easterly to east-northeasterly wind with an average speed of 3.9 m s⁻¹ in 2013 (Cayo Coco Airport data; <http://www.wunderground.com>). Although located in the hurricane corridor, this region of Cuba is not strongly impacted (Alcolado *et al.*, 1998), although hurricanes occasionally cause severe damage (for example, Hurricane Sandy in 2012).

MATERIALS AND METHODS

Mapping and sampling

Field campaigns into Cayo Coco were undertaken in January 2013 and July 2014. Detailed mapping of the bedrock, microbial and non-microbial sediments in the lagoon system was carried out using GPS (Garmin Oregon 450t, Garmin eTrex 30 and 20; Garmin (Europe) Limited, Southampton, UK). This mapping effort was completed by larger-scale aerial (Google Earth, Flash Earth with Bing maps platform) and satellite images (Flash Earth platform). Satellite images were taken from © Microsoft Corporation – Imagery © Harris Corp, Earthstar Geographics LLC corresponding to the TerraColor product, built from Landsat 7 satellite images from 2000 to 2002. TerraColor is a hybrid product produced from multiple sources. Mapping of: (i) the mean lagoon level (dynamic equilibrium);

(ii) its associated bathymetric evolution; and (iii) shoreline migrations were based on a compilation of Landsat satellite images using an average of one or two pictures per month since 1972 (NASA Landsat Program, 1972 to 2014, L1-5 MSS/L4-5 TM/L7 ETM+ SLC-On/L7 ETM+ SLC-Off/L8 OLI/TIRS, Sioux Falls, USGS, 07/29/72-11/20/2014).

Directions of the two-dimensional/three-dimensional ripples, sandbars and microbial macrofabrics (for example, ridges) were measured with a Topochaix 1015 compass (Topochaix, Paris, France). Sediments and microbial mats were sampled either by coring, using 10 cm diameter PVC and 5 cm diameter PMMA core liners, or by cutting with a knife. Samples were kept refrigerated at 4°C until further processing in the laboratory. Water samples were analysed in the field for pH, conductivity and alkalinity: pH was measured using a WTW pH 3110 with a Sentix[®] 41 electrode (WTW GmbH, Weilheim, Germany) or a Consort C561 pH-meter (Consort bvba, Turnhout, Belgium) with a BioBlock Scientific electrode (Thermo Fisher Scientific Corporation, Waltham, MA, USA). Conductivity was determined with a WTW Cond 3110 and a TetraCon[®] 325 probe. The total alkalinity titration was assessed using the Gran method (Gran, 1950, 1952). Water samples were stored in glass vials (4 mL vials either under *in situ* conditions or acidified for analysis of major ions and 10 mL vials in order to determine the organic composition), kept refrigerated and transported to the laboratory. Major cation (NH₄⁺, Na⁺, K⁺, Mg²⁺ and Ca²⁺) and anion (Cl⁻, SO₄²⁻, NO₃⁻ and PO₄³⁻) concentrations were determined by ion chromatography (Dionex DX-100 and ICS-1500; Thermo Fisher Scientific Corporation) and Dissolved Organic Carbon (DOC) content using a Shimadzu TOC-5000A analyser (Shimadzu Scientific Instruments Inc., Columbia, MD, USA). Salinity values were obtained from conductivity and temperature values, according to Aminot & K erouel (2004). Microelectrode profiles were measured *ex situ* under natural light conditions. Oxygen and sulphide concentrations were determined in 250 µm depth intervals using polarographic microelectrodes in combination with a picoammeter (Unisense, Denmark), as previously described (Casillas-Martinez *et al.*, 2005; Pag es *et al.*, 2014).

Microscopy and mineralogy

After removing the organic materials using H₂O₂ (30%), X-ray diffractometry (XRD) with a Siemens

6 *A. Bouton et al.*

D5000 (Siemens AG, Munich, Germany) or a Bruker D4 Endeavor diffractometer (Bruker Corporation, Billerica, MA, USA) was performed in order to establish the mineralogical composition of the samples. Microbial mat samples were chemically dehydrated in increasing concentrations of ethanol (up to 100%) followed by submersion in tetramethylsilane (TMS) to preserve the organic-mineral framework. Thin sections were prepared using epoxy resin Araldite 20/20 impregnation and treatment with Feigl's liquor (Feigl, 1958) and Dickson solution (Dickson, 1966) to distinguish between aragonite, calcite and dolomite minerals. Thin sections were examined using polarizing light microscopy [Olympus BH2 (Olympus Corporation, Tokyo, Japan) or Nikon AZ100 (Nikon Corporation, Tokyo, Japan)] and stereomicroscopy (Olympus SZX 12) to determine the petrographic microfacies and microbial microfabrics. Thin sections were then inspected by fluorescent light microscopy (Nikon Eclipse E600, exciter filter 465 to 495 nm; dichroic mirror 505 nm; barrier filter 515 to 555 nm) to visualize the organic matter distribution.

The microstructure and nanostructure of the microbial mat samples were studied using a Philips XL 30 field emission gun (FEG; Philips International BV, Amsterdam, The Netherlands) and scanning electron microscopy (SEM). Elemental analysis and mapping were performed using electron back-scattering (BSE) and energy-dispersive X-ray spectrometry (EDS). The organic framework of the microbial mats was viewed at high magnification by combining cryofixation and SEM. The samples were frozen by immersion in N₂ slush at -195°C, then transferred under a controlled environment using a cryo transfer shuttle (Leica EM VCT100) into a modular high vacuum system (Leica EM MED020; both from Leica Microsystems, Buffalo Grove, IL, USA) for cold-fracturing, freeze-etching and platinum coating. Samples were then transferred using the EM VCT100 shuttle, under a high vacuum condition, onto a nitrogen cold stage in a FEI Nova NanoSEM 450 (FEI, Hillsboro, OR, USA) for imaging.

PHYSICAL AND CHEMICAL CHARACTERIZATIONS OF THE LAGOONAL SYSTEMS

The chemical characterizations of the different hydrological areas are summarized in Table 1.

Perros Bay hydrological parameters

The Cayo Coco archipelago is separated from the mainland by Perros Bay. This 20 km wide shallow embayment (Fig. 1C; González-Fernández *et al.*, 2008) is saline to hypersaline (30 to 80‰). Forty per cent of the embayment is 30 to 50 cm deep with a maximum depth of 3 m. The bay is connected to the ocean through the 'Paredón Grande' cut that separates Cayo Coco from Cayo Romano. The construction of a bridge across the cut has modified the water circulation and chemistry of Perros Bay (González-Fernández *et al.*, 2008). Perros Bay is connected to another shallow embayment to the east and is closed off to the west by a sandbar. The tidal amplitude does not exceed 30 cm under average conditions (Peros *et al.*, 2007). A limited seawater input combined with the shallow water depth and fluctuating climatic conditions (for example, humidity, temperature and wind) results in large seasonal variations in salinity and water temperature. The annual average temperature of the water in the bay ranges from 28 to 30°C and is close to the air temperature. The salinity varies by tens of ‰ over the seasons and years, ranging from normal marine to hypersaline (Cepero & Lawrence, 2006; González-Fernández *et al.*, 2008; Menéndez-Perez *et al.*, 2011; González *et al.*, 2013), and is controlled by: (i) freshwater intake during the rainy season, both direct and indirect through runoff and groundwater intrusion; (ii) the evaporation/precipitation ratio; and (iii) oceanic water intake both from the surface and subsurface (Kjerfve *et al.*, 1996).

The water chemistry in the bay has been affected by the construction of a causeway in 1980. The hydrochemistry remained largely unaltered to the east; however, to the west, the salinity increased to 50 to 80‰, the dissolved silica and ammonia content increased as well, whereas the dissolved oxygen content decreased (Cepero & Lawrence, 2006).

The Cayo Coco lagoonal network

The southern margin of Cayo Coco is considered here as a lagoon network with an input of ocean water through Perros Bay as well as through groundwater intrusion (Rodríguez-Rodríguez, 2007). The complete network extends over more than 20 km from west to east (Fig. 2A). The pH, salinity, alkalinity, ion concentration and DOC of the water increase from west to east (Fig. 2A and B; Table 1). The Cayo Coco lagoonal network

Table 1. Chemical composition of water from Perros Bay (I and II) and the Cayo Coco lagoonal network (III, IV and V) in July, 2014. The pH, conductivity and alkalinity values represent the range measured between 10 July and 24 July 2014, while the dissolved organic carbon (DOC) and ionic composition are determined from a single sample from each location collected on 10 July (I), 22 July (II, III and IV) and 23 July (V) 2014. See Fig. 1C (I) and Fig. 2A (II, III, IV and V) for locations and the *Materials and methods* section for more details on the measurements and analyses.

Location	Mineralizing microbial mats	pH	Conductivity (mS cm ⁻¹)	Salinity (‰)	Alkalinity (mg l ⁻¹ HCO ₃ ⁻)	DOC (ppm)	Na ⁺ (mg l ⁻¹)	K ⁺ (mg l ⁻¹)	Mg ²⁺ (mg l ⁻¹)	Ca ²⁺ (mg l ⁻¹)	Cl ⁻ (mg l ⁻¹)	SO ₄ ²⁻ (mg l ⁻¹)
Perros Bay	(I) Oceanic inflow in Paredón Grande pass	8.3	59.5	34.5	128	4.40	12 522	500	1325	405	22 928	3245
	(II) Close to Cayo Coco Lagoonal Network	8.4–8.5	63.3–66.6	38.2–38.4	126–128	7.77	13 748	545	1403	458	24 890	3492
Cayo Coco Lagoonal Network	(III) West of causeway	8.2–8.3	83.1–84.4	47.2–54.1	106–125	18.21	19 325	869	2015	698	34 930	4940
	(IV) Western side	8.0–8.4	79.8–87.5	47.2–52.9	121–131	19.40	20 446	810	2059	678	36 664	5379
(V) Eastern side	8.8–9.0	92.5–101.8	54.2–63.5	120–161	21.94	22 655	900	2308	803	41 156	5898	

encompasses a number of fully to partially connected shallow (<1 m) lagoons (Fig. 2A); the degree of surface water exchange depends on the water-level fluctuations. Each lagoon forms a depression, with an egg shape and a NNW–SSE elongation. The lagoons are between 500 m and 1000 m long and less than 500 m wide; the average maximal water depth in the eastern part is 0.8 m. The bottom of the lagoons is generally asymmetrical with a gentle slope (*ca* 0.2%) on their eastern margin, a horizontal centre and a steep (>1%) western border.

Aerial photographs and satellite images show that although the water level in the network fluctuates over the course of a year, it is maintained around a dynamic equilibrium level (*ca* 75 cm deep). During periods of dynamic equilibrium, the lagoons located to the east of the causeway are isolated with limited or ephemeral connections; in contrast, the lagoons to the west show active water exchange (Fig. 2A and C to G). Intense periods of rain during summer cause rapid increases in the water level (for example, 20 cm in one week during the 2014 sampling period). This water-level increase is associated with a rapid migration of the shoreline on the flat margin of the lagoons (Fig. 2D and E).

The discrepancy in the water-level fluctuations between Perros Bay and the lagoonal network suggests a subsurface water exchange. The lagoonal network is supplied with saline to slightly hypersaline water from surface flow coming from the west, and also through subsurface recharge (Fig. 2A). Subsurface marine water inflow has been documented in several similar lagoon and lake systems in the Caribbean (Perkins *et al.*, 1994; Dupraz *et al.*, 2004; Warren, 2006) given that water circulates through permeable Quaternary carbonate substrata. Tidally induced fluctuations are generally less pronounced than in Perros Bay due to the hydrological isolation of the Cayo Coco lagoonal network (i.e. 2 to 3 cm in July 2014).

The easternmost lagoon

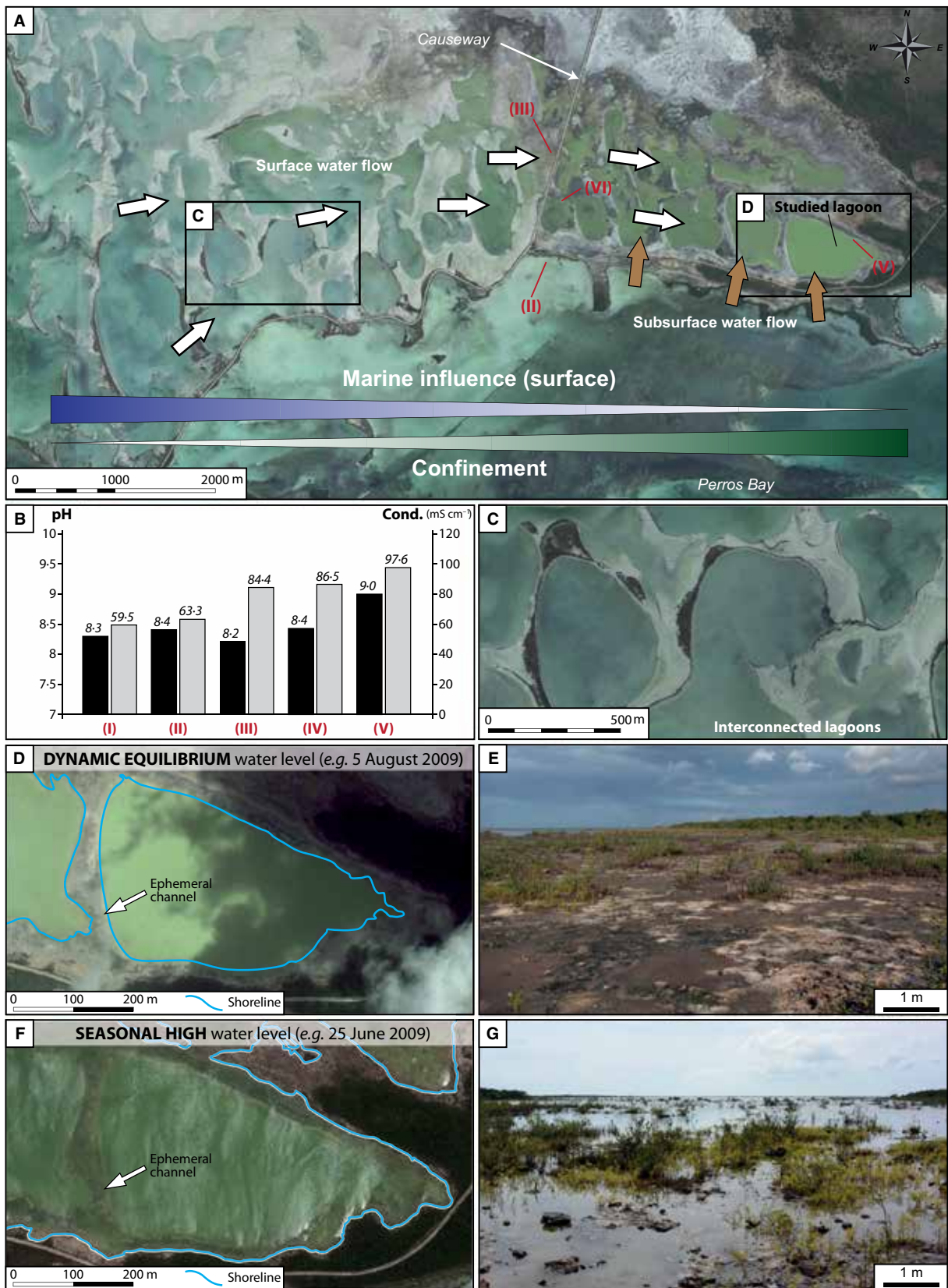
The easternmost lagoon (Fig. 2A) was selected for detailed investigations because it harbours a wide variety of microbial mats with a wide range of mineralization. This lagoon is >1000 m long and 600 m wide, with a water depth of 75 cm when the water level is at the dynamic equilibrium; based on satellite imagery, this lagoon is permanently submersed, at least since 1972. Under dynamic equilibrium conditions, this lagoon is isolated from the rest of the network by a 50 m wide bioclastic sand flat, with an ephemeral channel that is a several decimetres wide and which serves as a connection (Fig. 2D). In the south, the lagoon is bordered by a *ca* 2 m high and 300 m long Pleistocene/Holocene limestone dyke, separating it from Perros Bay. In July 2014, the depth of the water column was *ca* 95 cm following a period of intense rain (Fig. 2F and G) when most inter-lagoonal ridges were submersed. The shoreline bordering the gentler slope of the lagoon showed a marked lateral shift (Fig. 2D to G).

Salinity in the lagoon varied seasonally from 54 to 63‰ in July 2014 (wet season; Table 1) to 67 to 75‰ in January 2013 (dry season). Under hypersaline conditions, widespread microbial mats were observed; fish, insects, gastropods and arthropods were rather common, with a lower abundance and diversity at higher salinity. Remains of fish, molluscs and crabs were noticed with substantial accumulations of disarticulated bivalve shells and gastropods.

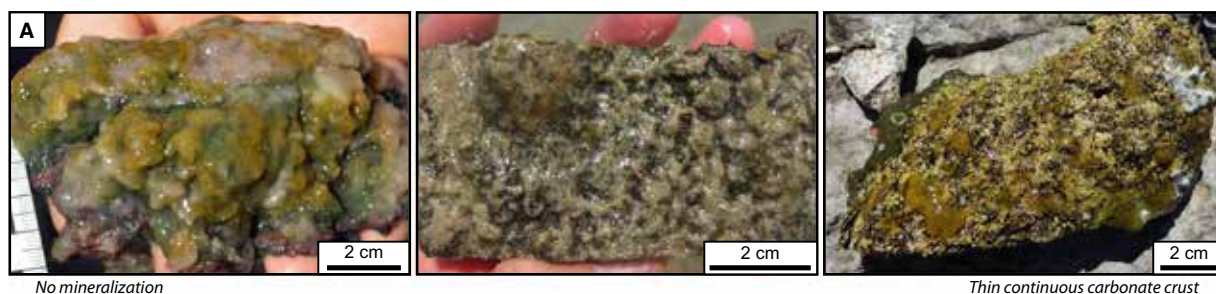
MICROBIAL MATS

The microbial mats of the Cayo Coco lagoonal network showed a mineralization intensity varying from no mineralization to the formation of a thin continuous carbonate crust (Fig. 3A). Mineralizing mats show a low to intermediate

Fig. 2. (A) Aerial image of the Cayo Coco lagoonal network showing the main seawater surface inputs (white arrows), assumed subsurface seepage (brown arrows) and sampling location for the chemical analyses (in red). (B) pH (black) and conductivity (grey) values measured on 23 and 24 July 2014, showing the eastward confinement of the Cayo Coco lagoonal network (III, IV and V) compared to Perros Bay (I and II); for locations, see Fig. 1C (I) and Fig. 2A (others). (C) Detailed view of the western part of the lagoonal network showing the interconnections (see the position in the black square, Fig. 2A). (D) Dynamic equilibrium water level in August 2009 in the lagoon studied, with the location of the ephemeral channel (white arrow). (E) Field photograph of the eastern part of the lagoon during the dynamic water equilibrium. (F) June 2009, seasonal high water level, with the location of the ephemeral channel (white arrow); *ca* 40 days separate the configurations in panels (D) and (F). (G) Field photograph [same location as (E)] during the high water-level period. Aerial images provided by Flash Earth (with Bing maps; © Microsoft Corporation; A and B) and Google Earth (© 2015 Digital Globe; D and F).



10 *A. Bouton et al.*



No mineralization

Thin continuous carbonate crust

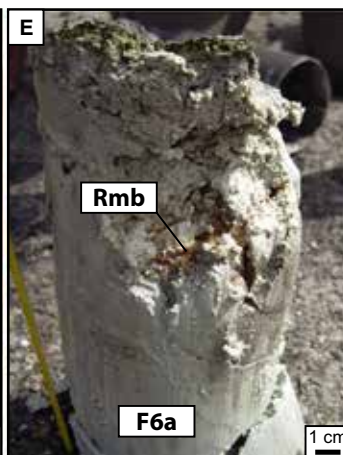
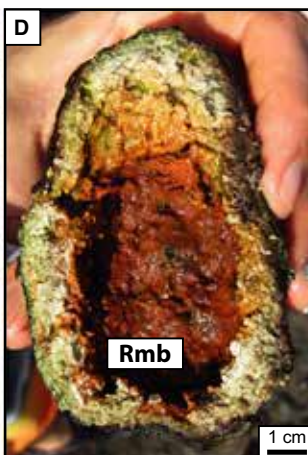
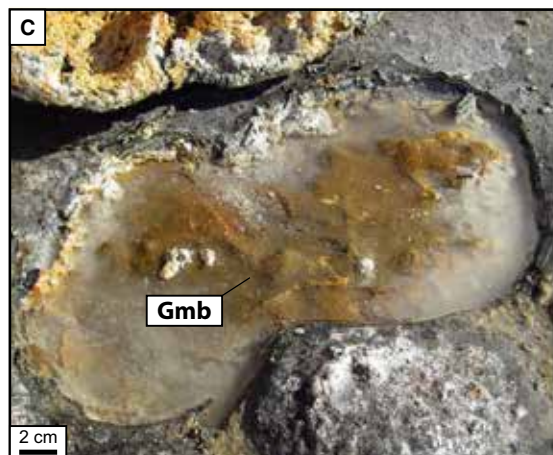
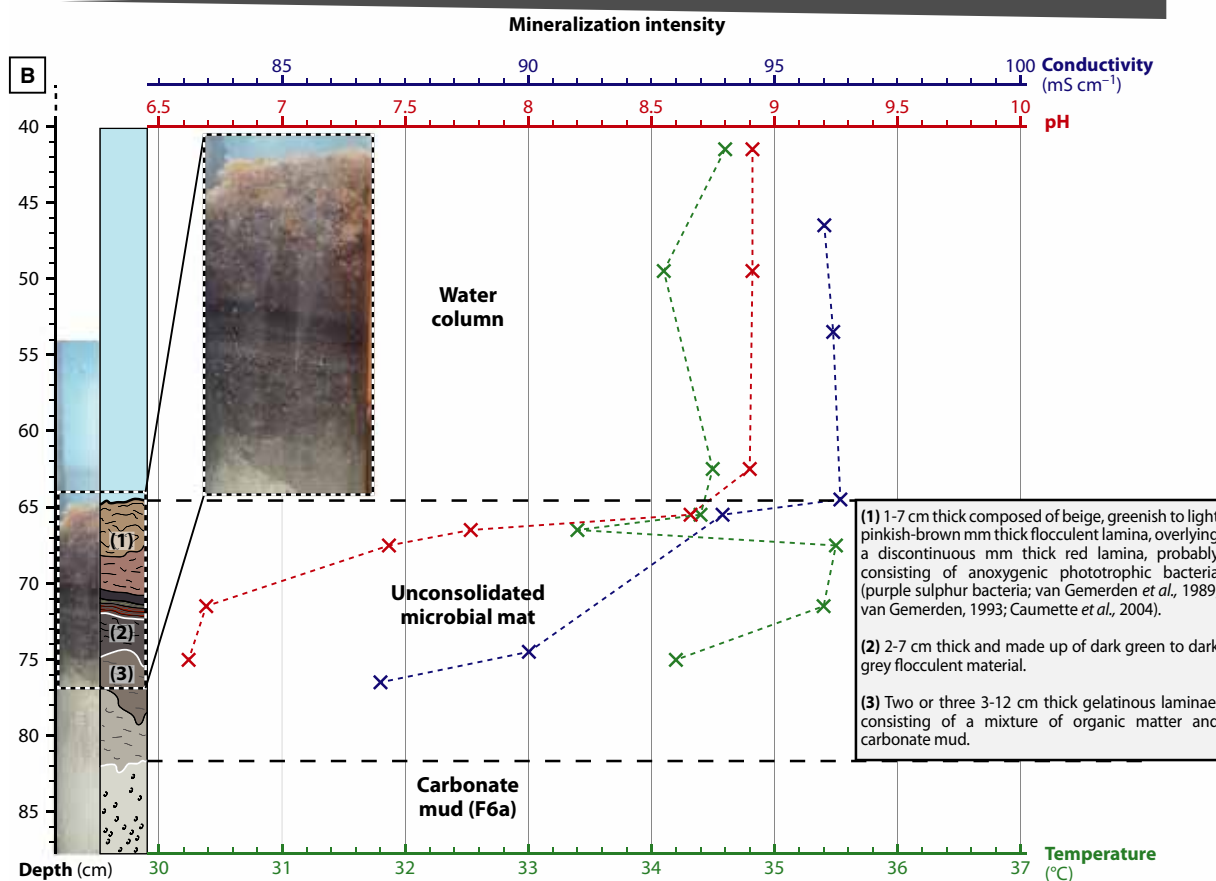


Fig. 3. Illustrations of the microbial mats and biofilms. (A) The range for the mineralization intensities observed in the Cayo Coco lagoonal network, increasing from left to right: 'no mineralization' to 'thin continuous carbonate' crust. (B) Core of the Unconsolidated microbial mat (F7, see Table 4) sampled in the deeper parts of the lagoon (water depth ≈ 65 cm) and physicochemical properties (conductivity in blue, pH in red and temperature in green) within the mat and in the overlying water column. (C) Gelatinous microbial biofilm (Gmb) lining and filling in the void of a Hemispheroid (see Table 3 for details). (D) Rusty microbial biofilm (Rmb) lining the top of the Hemispheroid void (see Table 3 for details). (E) Rusty microbial biofilm (Rmb) lining voids formed by mangrove root decay.

intensity of mineralization and a subsequent preservation of the microbial fabrics. Therefore, the present authors choose to use the term 'microbial mat' for all of the microbial organosedimentary structures observed. In addition, the term 'biofilm' is used when referring to non-structured single microbial lamina within EPS (extracellular polymeric substances) matrices (Decho, 2000; Krumbein *et al.*, 2003). The intensity of mineralization was evaluated visually by determining the amount and size of calcium carbonate particles of potential microbial origin. Although most of the intermediate steps can be found, they were classified into two main categories: (i) non-mineralized microbial mats and biofilms; and (ii) mineralizing mats.

Non-mineralized microbial mats and biofilms

In the Cayo Coco lagoonal network, non-mineralized microbial mats develop either in voids within the sediment or underwater.

Submersed mats

Proliferous development of submersed microbial mats occurs in the middle of the lagoon. An Unconsolidated microbial mat (Fig. 3B) is a 1 to 25 cm thick, flat to undulated mat, typically composed of three layers (Fig. 3B). These mats show a dark to light grey gradient from top to bottom, probably reflecting a decrease in organic matter content. Microbial communities produce copious amounts of EPS giving the Unconsolidated mat a gelatinous nature (Dupraz *et al.*, 2009; Marvasi *et al.*, 2010). *In situ* conductivity and pH measurements inside the gelatinous layers during the daytime (Fig. 3B) show a decrease in both of these physicochemical properties with depth. A decrease with depth is commonly observed in microbial mats (e.g. Visscher *et al.*, 1991; van Gemerden, 1993; Fenchel & Kühl, 2000) and results from a change in the dominant microbial metabolism (Visscher *et al.*, 1991; Des Marais, 1995). The decrease in pH, caused by fermentation and sulphide production (Visscher

& van Gemerden, 1991; Visscher *et al.*, 1998) possibly highlights the transition from the oxic to anoxic zone, where the pH stabilizes around slightly acidic values (Schneider *et al.*, 2013).

Cryptic organosedimentary biofilms

Two types of microbial biofilms and cohesive microbial sediments are found inside voids in the absence of light: (i) a non-mineralized, flat and smooth, brown/beige soft cohesive Gelatinous microbial biofilm (Fig. 3C) lines the basal part of voids developing within mineralizing microbial mats. The thickness of the biofilm does not exceed 10 mm; its bottom part can have a dark grey to black colouration when the biofilm is thicker than 5 mm. These mats are often partially immersed in water (pH ≈ 7); (ii) the reddish-brown Rusty microbial biofilm lines the upper part of voids when it is associated with the Gelatinous microbial biofilm (Fig. 3D) or in voids associated with root traces in micritic sediments (Fig. 3E).

Mineralizing mats

Different macrofabrics that develop from the initial mineralizing mat can be observed. Depending on their location in the lagoon, most of these mats are seasonally exposed and desiccated. The mats are typically well-preserved, although some experience weak bioturbation by burrowing polychaete worms and fly larvae.

Microbial mat layering

Mineralizing mats are composed of one to three types of layers (from top to bottom: Layer A to Layer C; Fig. 4), with a variable intensity of mineralization that is described in Table 2. The microscopic and mineralogical aspects are shown in Fig. 5 (Cryo-SEM and the associated EDS spectrum) and Fig. S1 (thin sections through natural, polarizing and fluorescent lights). Most of the mats are single-layered and only consist of Layer B, while some multi-layered mats comprise Layer B plus Layer C

12 *A. Bouton et al.*

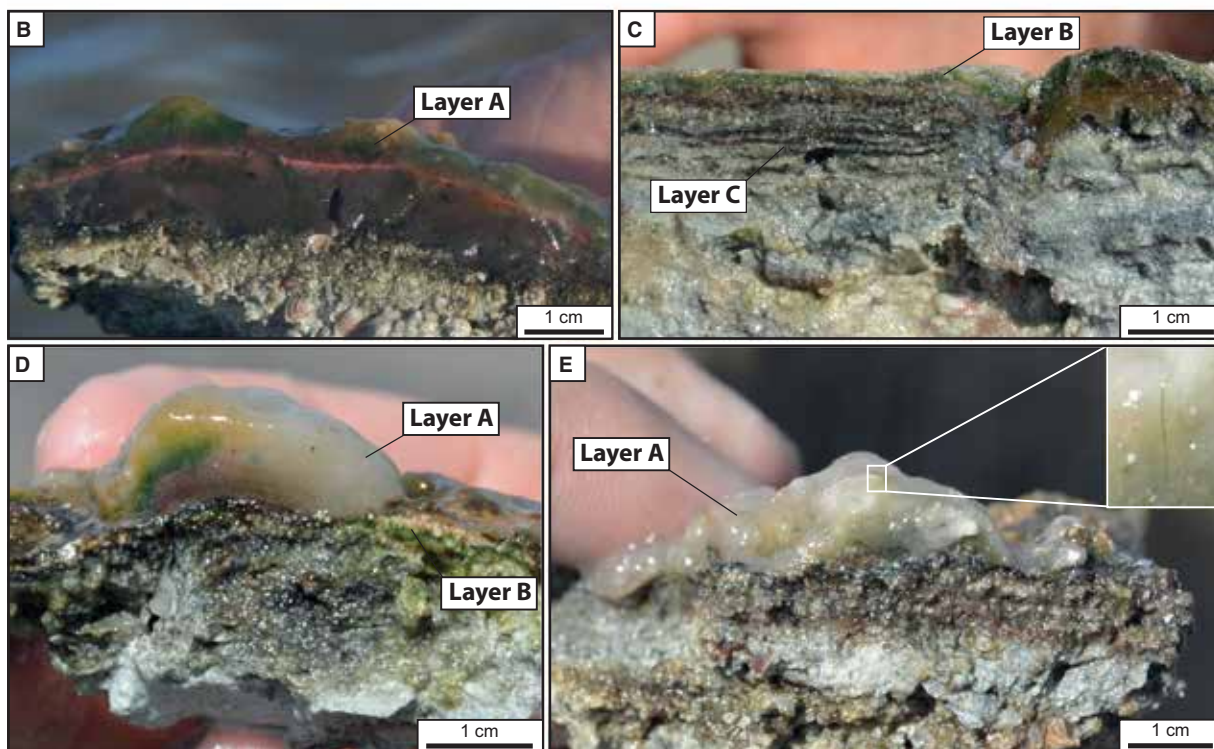
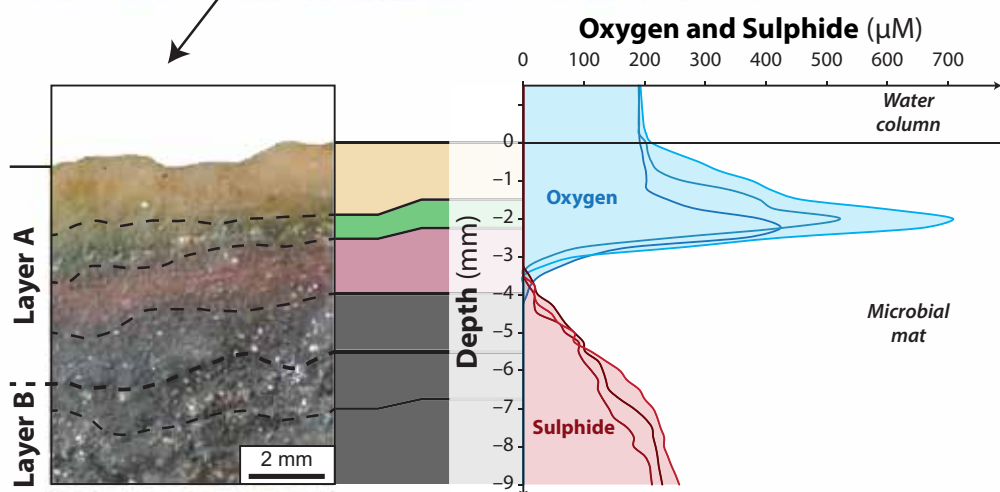
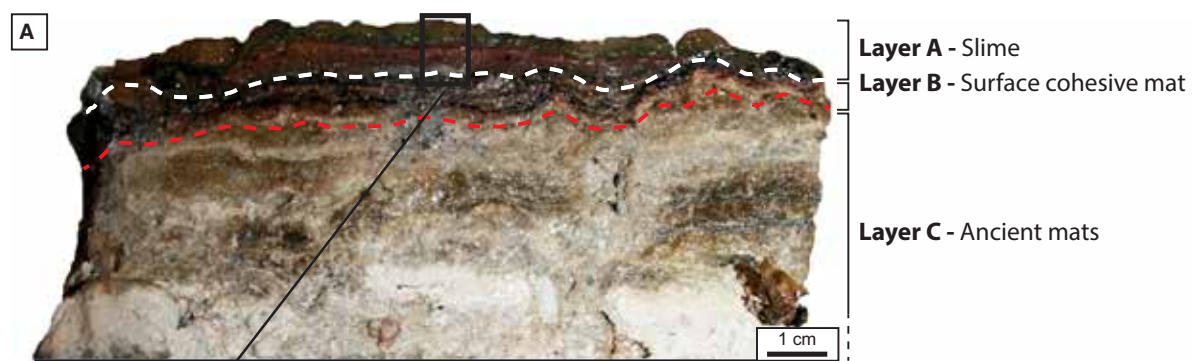


Fig. 4. Mineralizing microbial mats. (A) Cross-section showing the layering: Layer A corresponds to the microbial mat developed during the year 2014; Layer B is the surface cohesive mat; Layer C corresponds to ancient mats and sediments; Microelectrode measurements (the square indicates the location of the measurements) of oxygen and sulphide in the top 10 mm of the mat. The O₂ peak is associated with the green laminae (upper part of Layer A) and indicates high photosynthetic activity. The darker, lower part of Layer A and Layer B is depleted in oxygen but with an increase in sulphide with depth. (B) Layer A comprises a succession from top to bottom of an orange to white surface layer that sometimes includes green filaments [details in (E)]; a 1 to 3 mm thick green laminae, overlying a 1 to 3 mm thick pink laminae; and a brown to black laminae that is several millimetres to 3 cm thick. (C) Details of Layers B and C. Layer B shows a discontinuous, millimetre-thick, pink to deep red lamina, located just below the uppermost green lamina. The surface lamina is salmon pink, occasionally with dark green impregnation. (D) Cross-section of surface gel rich in EPS, showing characteristic colouration. (E) Vertical orientation of green cyanobacterial filaments in an opaque white Layer A.

and/or Layer A. Layer A (Fig. 4B) is found at the surface and only develops when the mat is submersed. Contact between Layer A and the underlying Layer B is sometimes non-conformable. Layer C is composed of buried ancient microbial mats with associated sediments.

The mats follow a classical microbial mat zonation in the depth horizons (Fig. 4A to C; Dupraz *et al.*, 2009). The characteristic colour of the laminae is probably related to various microbial communities (Stal *et al.*, 1985; Visscher & van Gemerden, 1993; van Gemerden, 1993; Arp *et al.*, 2003). In Layers A and B, green laminae correspond to the presence of cyanobacteria, pink laminae (only observed in Layers A and B) is representative of anoxygenic phototrophs and brown to black laminae correspond to the presence of FeS, which is indicative of anaerobic heterotrophs (notably sulphate-reducing bacteria). The dull green to brown colour of cyanobacterial laminae in Layer A (occasionally seen in Layer C) is possibly the result of partial decomposition of former surface mats (Fig. 4D). The salmon pink appearance of the surface laminae present in Layer B could be due to the presence of UV-quenching pigments within a dense EPS layer (D'Amelio *et al.*, 1989; Des Marais, 1995; Glunk *et al.*, 2011). A bleaching of Layer A is sometimes recorded (Fig. 4D), despite the presence of visible cyanobacteria filaments within the layer (Fig. 4E).

Macrofabrics

Mineralizing mats were divided into five categories, described below, and eight macrofabrics as a function of their morphology and size (Table 3; Fig. 6). All metabolically-active mats display a laminated mesofabric (following the definition of Kalkowsky, 1908).

- 1 Flat microbial mats (Fig. 6A) contain a flat Layer B, occasionally with the presence of Layers A or C when submersed.

- 2 Hemispheroids (Figs 6B to 6D and S2A to S2D) are characterized by a smooth surface and the presence of a void inside the microbial framework, resulting in a semi-circular shape. Hemispheroids are typically associated with a Layer B and Layer C (Fig. 4). Voids can be formed at the bottom of Layer B within the underlying Layer C or directly in the sediment with no evidence of microbial mats. Cryptic microbial biofilms are frequently observed inside Hemispheroid voids. Hemispheroids are present in two different size ranges (small and large Hemispheroids; Table 3) and divided into those with isolated or linked macrofabrics. The Linked Hemispheroids are more common in the lagoon and are made by stacking and fusing tens of Hemispheroids, ultimately covering the entire surface. Hemispheroids can also form polygonal networks and be preserved as snake-like structures (Fig. S2B).
- 3 Pustular microbial mats (Fig. 6E) show a Layer B with *ca* 1 cm wide and high pustules. Pustules are outgrowths of microbial mats which are often completely filled with calcium carbonate. The absence of voids and their smaller size differentiates them from Hemispheroids.
- 4 Cerebroidal microbial mats (Fig. 6F) have a first-order 3D sub-spheroidal shape. However, Layer B of this macrofabric shows a second-order folding, forming the cerebroidal shape (Jahnert & Collins, 2011). Cerebroidal microbial mats are inherent to Hemispheroids, presenting retraction surfaces that affect the smooth to pustular surfaces.
- 5 Terraces and Isolated Patches (Figs 6F to J and S2E to S2G) are single to multi-layered microbial structures characterized by vertical walls and a pustular surface. Terraces are locally eroded and usually overlapped by an Unconsolidated microbial mat (Fig. 6J). A network of

Table 2. Diagnostic, metabolic and mineralogical characteristics of the mineralizing microbial mat layers A, B and C.

Layer	Layer characteristics	Composition	Thickness	Microbial activity	Microbial communities	Mineralization	Mineralogy	Figures
Layer A	Soft microbial mat; well-defined laminae (Fig. 4B) showing a transition from an opaque gel with scarce vertically oriented filaments to a well-developed microbial layering (Fig. 4D and E)	Gelatinous nature presumably due to the high proportion of EPS (Dupraz <i>et al.</i> , 2009); Layer A trap ping millimetre-sized carbonate grains and fragments of bivalves	Up to 5 cm thick	Metabolically-active (production of O ₂ near surface and HS ⁻ deeper in the mat during daytime; Fig. 4A)	Filamentous cyanobacteria (Fig. 4E) with other communities as purple sulphur bacteria (as suggested by the purple layer; Fig. 4B and D) or sulphate-reducing bacteria (as suggested by the black layer; Fig. 4B)	No mineral nucleation	-	Figs 4A, 4B, 4D, 4E and S1
Layer B	Cohesive surface microbial mat; turns darker and develops a crusty leathery surface when exposed to desiccation	Predominantly filamentous cyanobacteria with >50% carbonate peloids (Fig. S1) and few bioclasts	Typically less than 1 cm thick	Metabolically active (microelectrode measurements show a high production of O ₂ through a mixed activity dominated by cyanobacteria near surface and HS ⁻ deeper in the mat during daytime)	Cryo-SEM images show the presence of filamentous cyanobacteria (Fig. 5A and B) and coccoid purple sulphur bacteria (<i>Thiocapsa</i> sp.; Fig. 5A) embedded in an alveolar EPS matrix. The filamentous cyanobacteria (resembling <i>Phormidium</i> spp.) are organized in a horizontal network, in which open spaces are filled with peloids (Fig. S1E to S1G)	Mineralization intensity evolving spatially from low to intermediate (Fig. 3A); micrometre-sized rounded crystals and micropeloids develop inside the organic matrix	XRD spectrum analyses show that two types of High-Magnesium Calcite (HMC, respectively 12.8% and 39.7 mol% of MgCO ₃) comprise the majority of the minerals, with additional small amounts of low magnesium calcite, aragonite, quartz and dolomite (50.9 mol% of Mg). EDS analyses confirm that precipitates are Mg-rich and Ca-rich (with minor contribution of Al, Si and S; Fig. 5D) and probably correspond to an early stage of HMC precipitation. HMC microcrystals nucleate on the EPS (Fig. 5B and C), indicating that they could have originated from the degradation of this organic matrix	Figs 4A, 4C and S1

Table 2. (continued)

Layer	Layer characteristics	Composition	Thickness	Microbial activity	Microbial communities	Mineralization	Mineralogy	Figures
Layer C	Stacking of cohesive and partially mineralized buried sub-fossil mats (Fig. 4A and C)	At least 12, often discontinuous, 1 to 3 mm thick green to brown organic laminae with 1 to 10 mm thick bioclastic and peloid-dominated laminae (F4e, see Table 4) and/or microbial peloid-dominated laminae (F6b, see Table 4)	Can exceed 10 cm	-	-	Mineralization intensity evolving spatially from low to intermediate; microbial peloid-dominated laminae and probably microbially mediated precipitates (Chafetz, 1986) within the sediments	Co-occurrence of two types of HMC and dolomite; this could represent different diagenetic steps towards the enrichment and stabilization of Mg carbonates (see also Vasconcelos <i>et al.</i> , 2006; Glunk <i>et al.</i> , 2011; Gregg <i>et al.</i> , 2015)	Figs 4A, 4C and S1

centimetre-sized voids can be found between the microbial wall and underlying (sub)fossil mats or bioclastic/micritic sediment. Terraces can be filled by Rusty microbial biofilms and detached Unconsolidated microbial mats; they form parallel to the shoreline and facing the main wind direction (Fig. S2F), and are crossed by few channels (Fig. S2G). Isolated Patches are sub-circular structures located a few metres offshore from the Terraces (Fig. S2E).

DEPOSITIONAL ENVIRONMENTS

The distribution of microbial mats and/or biofilms and the deposition of carbonate are not random. Particular depositional environments can be found in context with the distribution of certain microbial mat types. Four main depositional zones, including seven facies (17 sub-facies) can be distinguished from the shoreline to the centre (Figs 7 and 8): (i) Mangrove (Zone I; Fig. 7B); (ii) Substratum (Zone II; Fig. 7C); (iii) Microbial flat (Zone III; Fig. 7D); and (iv) Submersed lagoon (Zone IV; Fig. 7E). These field observations are reported in Table 4.

Zone I – Mangrove

This zone is present at the eastern and southern edge of the lagoon (Fig. 7A). In the south, it covers a 200 m wide belt bordered by a road and extends over several kilometres in length to the east (Figs 1C and 2A). Zone I is frequently exposed, although the deeper lagoonward part can experience short flooding events during sporadic episodes of exceptionally high water level. This zone is covered by a dense mangrove vegetation, mostly consisting of *Avicennia germinans* (black mangrove) but also including *Rhizophora mangle* (red mangrove; Fig. 7B). The mangroves overlie extensive pedogenic calcium carbonate deposits (substratum F1). Mangrove roots locally perforate the calcareous substratum (Fig. 9A and B); F1 is subdivided into four sub-facies defined by a decreasing pedogenic intensity from F1a to F1d (Table 4; Fig. 10).

Caliche crusts (F1a, Table 4) consist of either porous or dense laminated subaerial crusts. These crusts are similar to those described by Multer & Hoffmeister (1968) and can be characterized as laminar calcretes (Read, 1976). Caliche crusts are pedogenic calcium carbonate

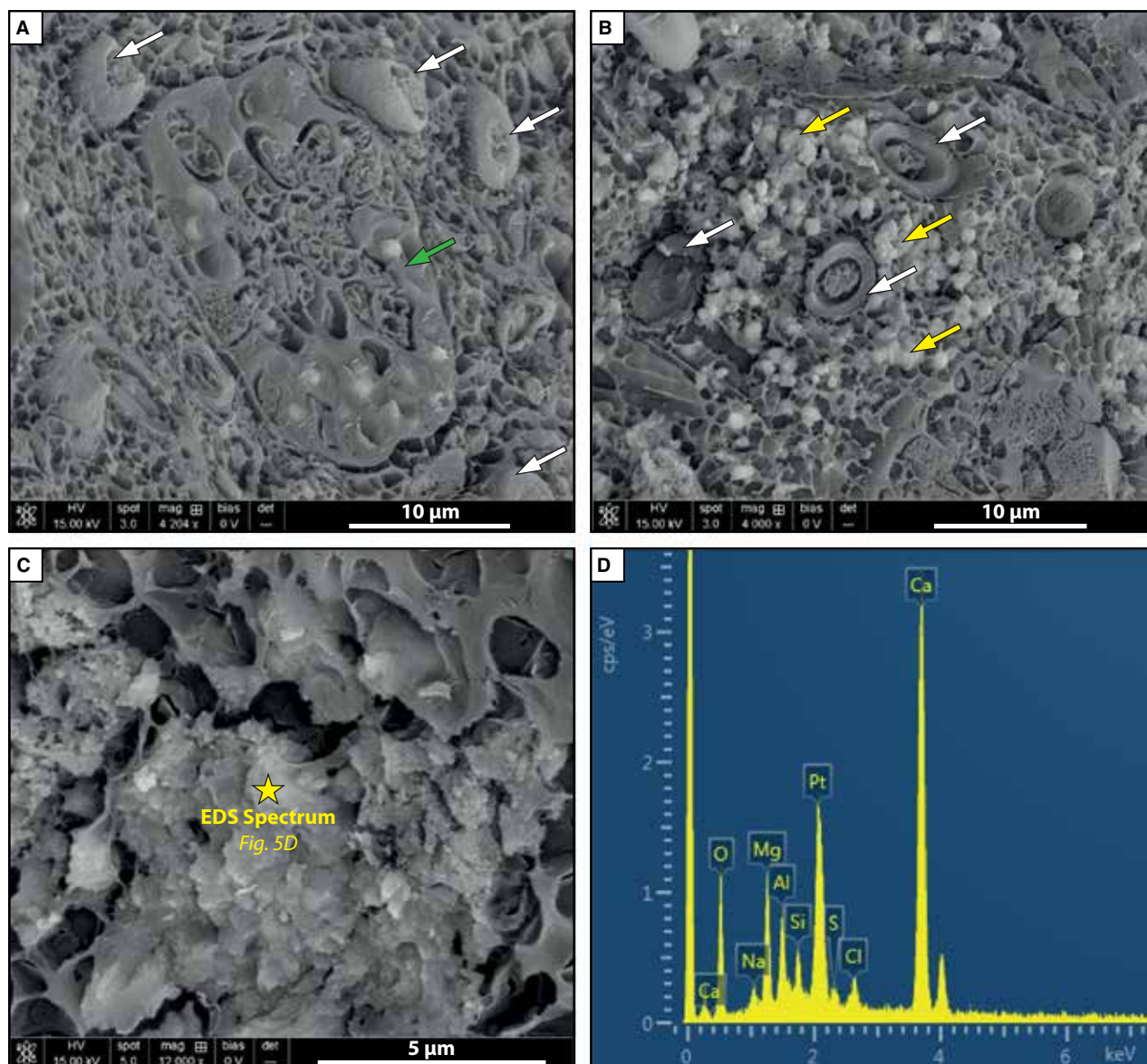


Fig. 5. CryoSEM images of microbial mat Layer B. (A) Clusters of coccoid bacteria (*Thiocapsa*-like; green arrow) associated with filamentous cyanobacteria (white arrows). (B) Precipitation of HMC (yellow arrows) on the organic matrix between filamentous cyanobacteria (white arrows). (C) Details of the precipitates showing micron-sized rounded crystals and micropeloid morphologies. (D) EDS spectrum of minerals shown in (C) revealing a Ca-rich and Mg(HMC)-rich precipitate.

deposits generally formed in lower soil horizons that were in contact with the underlying substratum or with cemented superficial sediments (Multer & Hoffmeister, 1968; Schlesinger, 1985; Wright *et al.*, 1988). Most form a (sub)planar pavement (Fig. 9C), although some appear as decimetre-scale domal structures (Fig. 9D to F) resembling the modern Hemispheroids found in Zone III of the lagoon in terms of both shape and size, but which differ by their internal fabrics. The interbedding of




caliche crusts between other substratum facies suggests a polyphased history (Fig. 10A).

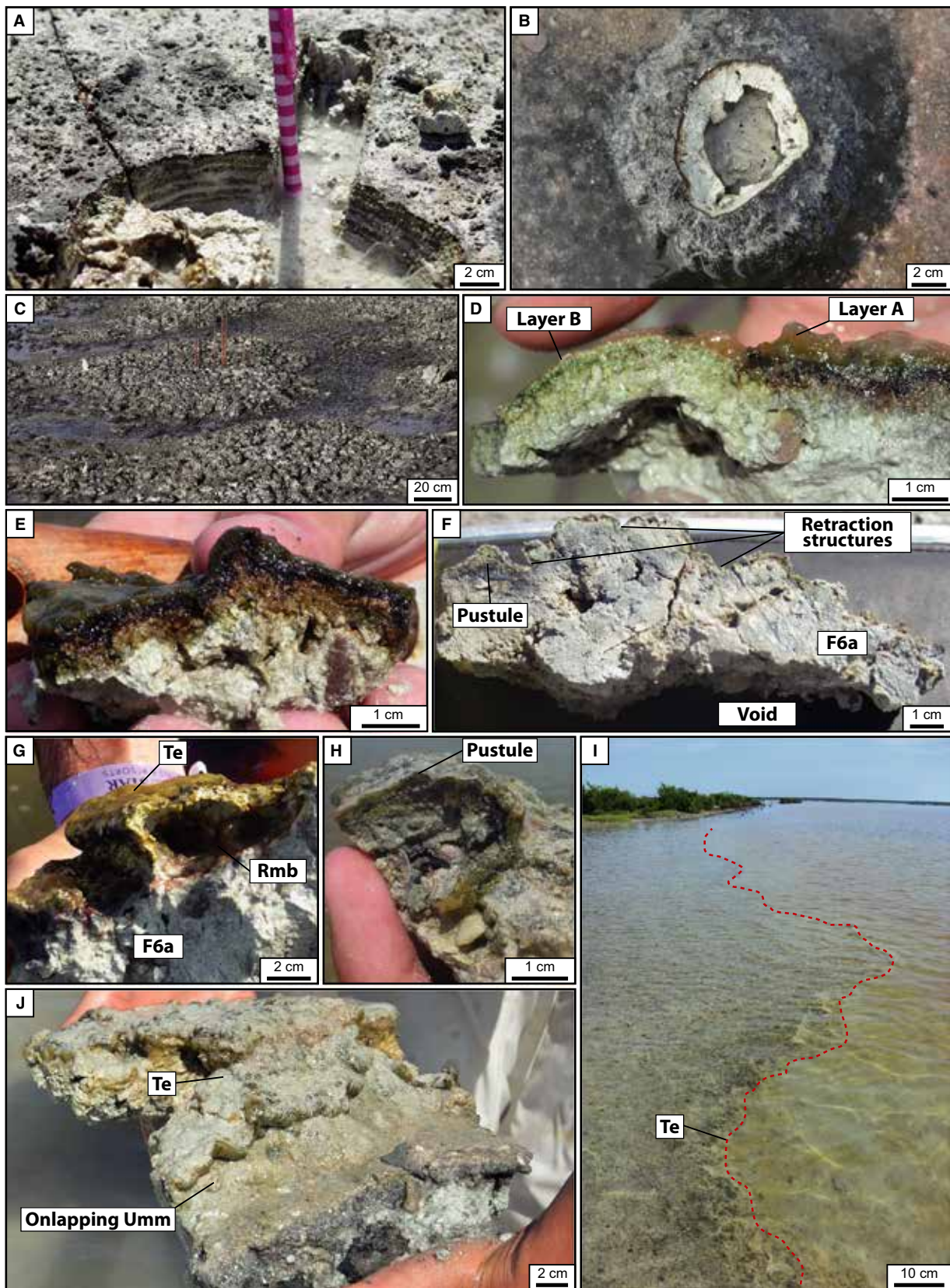
In pedogenized ooid grainstone (F1b; Table 4), pedogenesis is underlined by the presence of chitonic rims, rhizcretions and alveolar septal structures (see Klappa, 1980, for descriptions; Fig. 10C to E). The predominance of tangential ooids indicates high-energy marine conditions, probably in a shoreface environment, during the initial deposition of the facies (Simone, 1980). Dog-tooth cements (see Table 4)

Table 3. Classification of the main microbial mat characteristics based on their macrofabrics, dimensions, biological and sedimentological features and hydrodynamics.

Macrofabric	Key	Mat characteristics	Size	Extension and density	Surface	Voids	Associated biological and sedimentary features	Mineralization intensity	Hydro-dynamics	Figures
Flat microbial mat		Planar	–	<i>Extension:</i> up to hundreds of metres	Smooth	–	Bivalves and gastropods, shells trapping in Layers B and C, polychaete worm burrows in Layer B	Low	Very low	Fig. 6A
Small to large isolated structures		Hemispheric section; hollow interior (void); isolated edifices	Small <i>Diameter:</i> 3 to 5 cm <i>Synoptic relief:</i> 3 to 5 cm Large <i>Diameter:</i> 10 to 50 cm <i>Synoptic relief:</i> 3 to 8 cm	–	Mainly smooth, few pustular	Small: At the interface between Layers B and C or sediment Large: Within Layer C or the sediment, few centimetres below Layer B; upper cavity draped by the Rusty microbial bio-film, lower part by the Gelatinous one	Bivalves and gastropods, shells trapping in Layers B and C	Low	Very low to low	Figs 6B and S2A
Small		Stacking to linkage, arranged in patches or alignments of hundreds of small Hemispheroids	<i>Diameter:</i> 3 to 5 cm <i>Synoptic relief:</i> 3 to 5 cm	<i>Extension:</i> up to hundreds of metres <i>Density:</i> up to 80 per m ²	Smooth	At the interface between Layers B and C or sediment	Associated with mangrove trees; desiccation polygons; perforations by lithophaga (for example, polychaete worms); bivalves and gastropods, shells trapping	Moderate to intermediate	Very low to moderate	Fig. 6C and 6D
Large		Stacking to linkage of large Hemispheroids forming patches (smaller than the small ones)	<i>Diameter:</i> 10 to 50 cm <i>Synoptic relief:</i> 3 to 8 cm	<i>Extension:</i> <1 m <i>Density:</i> ≈5 per m ²	Smooth	Within the underlying Layer A or directly in the sediment; upper voids draped by the Rusty microbial bio-film, lower part by the Gelatinous one	Fly, fly burrows, perforations by lithophaga (for example, polychaete worms); bivalves and gastropods, shells trapping	Moderate to intermediate	Low to moderate	Fig. S2C and S2D
Snake-like structure		Elongated hemispheric section; winding to sub-circular (ring-shaped) structures; hollow interior (void); fused Hemispheroids	<i>Elongation:</i> 10 cm to >1 m <i>Synoptic relief:</i> 3 to 5 cm	–	Smooth	At the interface between Layers B and C or sediment	Perforation by lithophaga (for example, polychaete worms); bivalves and gastropods, shells trapping	Low to moderate	Low	Fig. S2B

Table 3. (continued)

Macrofabric	Key	Mat characteristics	Size	Extension and density	Surface	Voids	Associated biological and sedimentary features	Mineralization intensity	Hydro-dynamics	Figures
Pustular microbial mat		Microbial outgrowth (pustules) on the surface of the mat	<i>Diameter:</i> 0.2 to 3.0 cm <i>Synoptic relief:</i> <2 cm	<i>Extension:</i> up to hundreds of metres <i>Density:</i> up to 100 per m ²	Pustular	–	Bivalves and gastropods, shells trapping; polychaete worms burrows	Moderate to intermediate	High	Fig. 6E
Cerebroidal microbial mat		Structure in relief with a hollow interior (cavity) and a pustular surface; only single-layered (B) were observed	<i>Diameter:</i> 10 to 20 cm <i>Synoptic relief:</i> 3 to 8 cm	–	Smooth to Pustular	At the interface between Layer B and the underlying sediment or deeper within the sediment	Bivalves and gastropods, shells trapping	Low to moderate	Moderate	Fig. 6F
Terrace and Isolated Patch		Vertical microbial walls above the sediments, straight or forming two or three steps; pustular surface. <i>Terraces:</i> linear, elongated structures <i>Patch:</i> sub-circular structures	Terrace <i>Synoptic relief:</i> 4 to >20 cm Patch <i>Diameter:</i> 10 to 60 cm <i>Synoptic relief:</i> 4 to 20 cm	Terrace <i>Extension:</i> hundreds of metres Patch –	Pustular to locally smooth	Erosion-induced voids backward of the microbial wall, filled by Rusty microbial biofilm	The wall dips into micritic and bioclastic sediments; bivalves and gastropods, shells trapping; polychaete worms	Intermediate	Very high	Figs 6G to J and S2E to S2G



20 *A. Bouton et al.*

Fig. 6. Mineralizing microbial macrofabrics. (A) Multi-layered Flat microbial mat, with a succession of Layers B and C. (B) to (D): Hemispheroid. (B) Top view of a large Isolated Hemispheroid with the upper part removed, showing Layer B covering carbonate mud (F6, see Table 4 for details). (C) Small Linked Hemispheroids with a patchy distribution. (D) Cross-section of a small Hemispheroid continuing to the Flat microbial mat. Details of Layer B locally covered by Layer A. (E) Cross-section of a Pustular microbial mat showing a well-developed Layer B. (F) Cross-section of a Cerebroid macrofabric that shows the retraction of Layer B and the development of pustules. The void is formed within the carbonate mud (F6a). (G) to (J): Terraces and Isolated Patches: (G) Cross-section in a Terrace (Te) with the macrofabric showing a Layer B with a ‘step’ distribution, over a carbonate mud (F6a); the voids are filled by Rusty microbial biofilms (Rmb). (H) Cross-section of a Terrace with a pustular surface. (I) View of the ledge formed by the Terrace and Isolated Patches. (J) Surface view of a two-stepped ridge overlapped by Unconsolidated microbial mat (Umm).

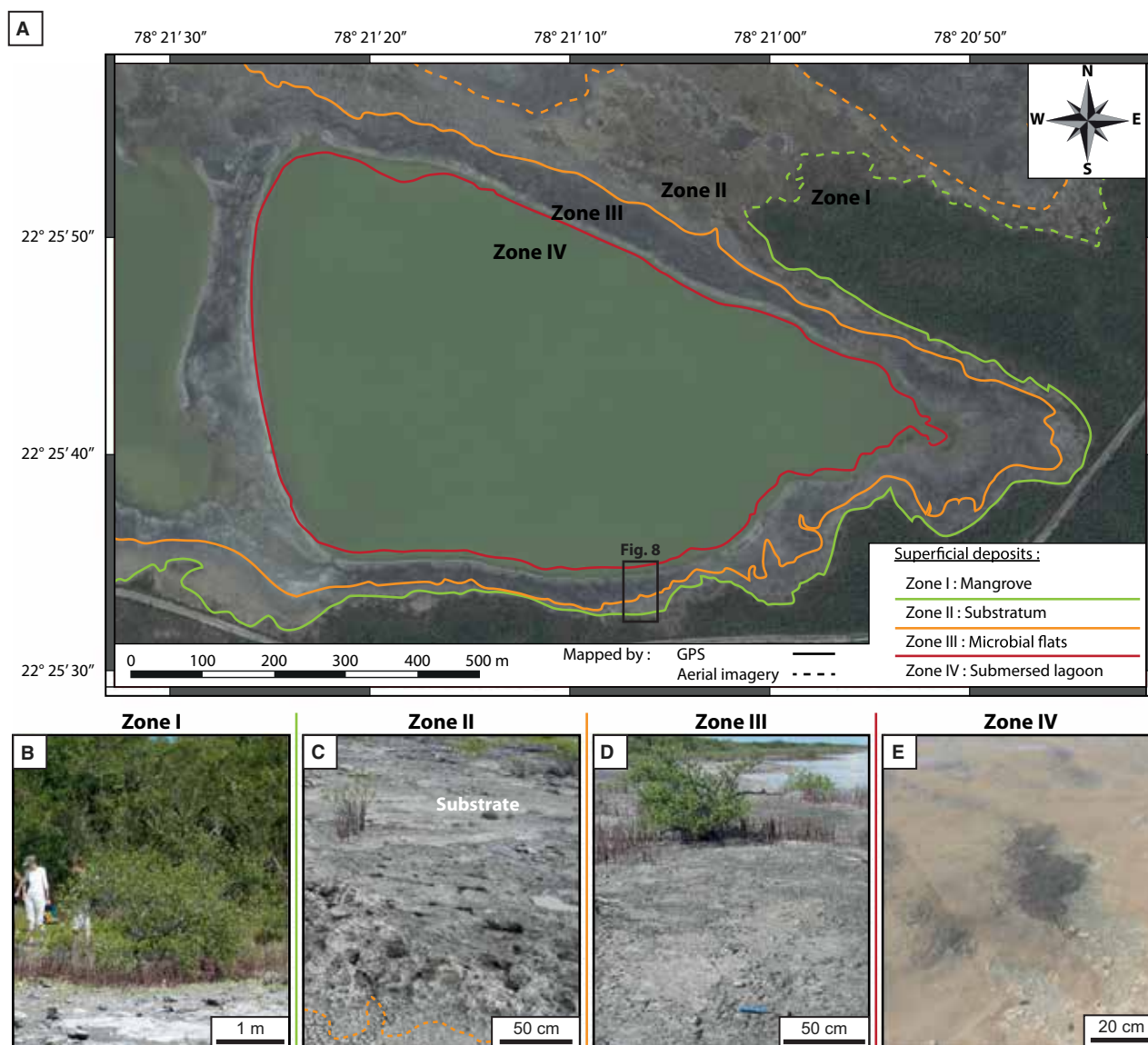


Fig. 7. (A) Map of the depositional environments defined in this study: Zone 1 – Mangrove (B); Zone 2 – Substratum area (C); Zone 3 – Microbial flat (D) and Zone 4 – Submersed lagoon (E). Aerial images are provided by Flash Earth (with Bing maps; © Microsoft Corporation).

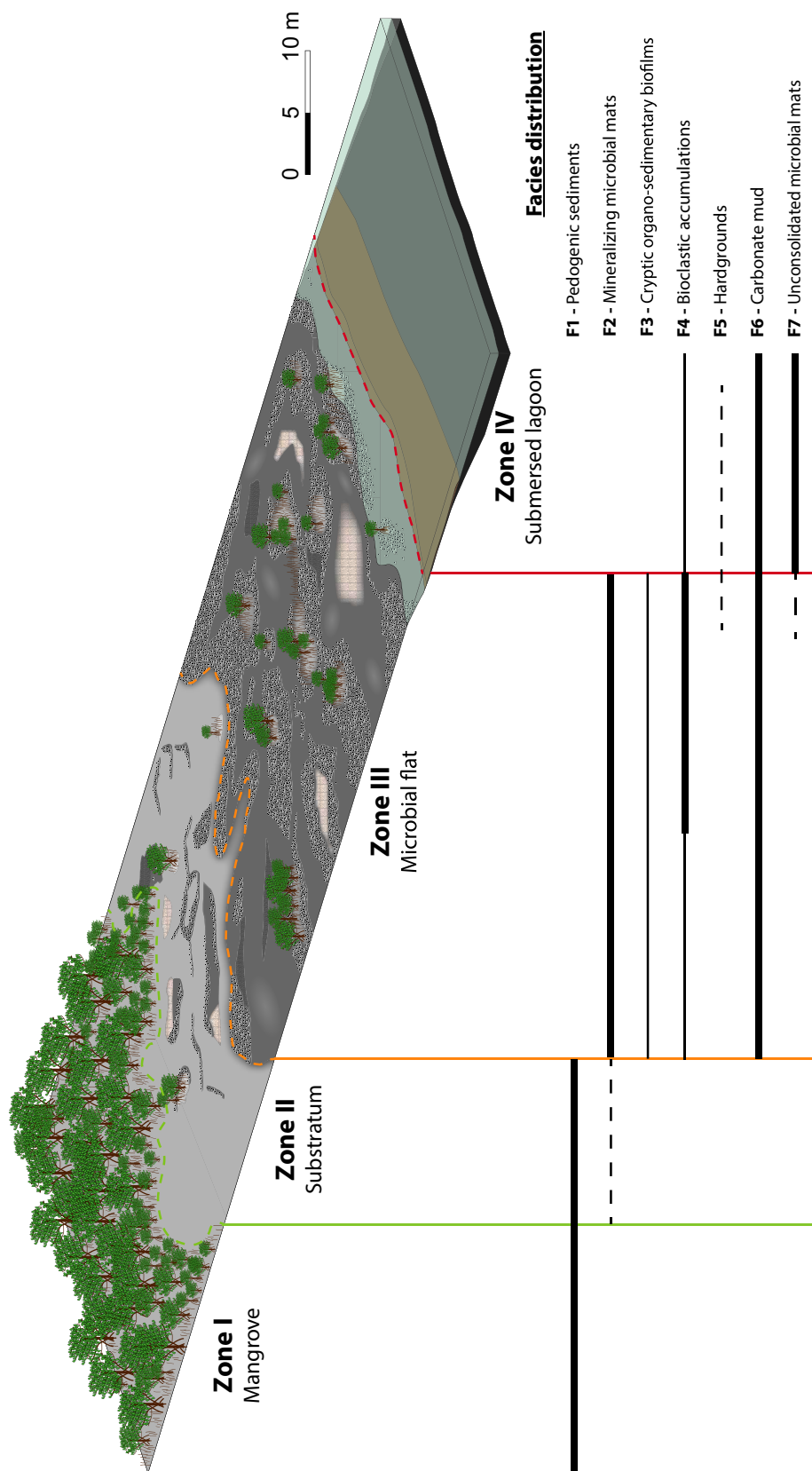


Fig. 8. Illustration of the distribution of zones and facies (see Table 4 for details). The location of the mapped area is shown in Fig. 7A.

suggest marine-phreatic conditions, probably resulting from emersion events (Flügel, 2004). Chitonic rims result from microbial-mediated precipitation (Wright & Tucker, 1991) and were formed during an emersion of the bedrock showing early phases of calichefication (Klappa, 1980; Frébourg *et al.*, 2008). Micritic bridges form meniscus cements, either developed physicochemically in vadose environments or in early pedogenic contexts (Flügel, 2004). The similarity of micritic bridges with irregular chitonic rims strongly suggests a pedogenic origin (Klappa, 1980). Calcareous rhizcretions developed during the pedogenesis (Klappa, 1980) and their decay formed voids that were subsequently filled by sediments. Root activity was observed, suggesting a polyphased and lengthy development of soils (Fig. 10C to E). Increasing thickness of the chitonic rim (up to 100 µm) within the secondary infilling of the rhizcretion highlights an advanced pedogenesis and a preferential water circulation within the root sheath.

In pedogenized wackestones (F1c; Table 4), well-preserved microfossils associated with a micritic matrix indicate that the original deposition took place in a shallow, low-energy lagoon similar to the present-day Perros Bay; F1c also experienced a polyphased pedogenic activity that suggests a vegetation cover (Fig. 10B). Strong pedogenesis forms circumgranular cracks in the matrix (Fig. 10F) which indicates desiccation events leading to grainification of the sediment (Fig. 10G; Hay & Wiggins, 1980; Wright, 1990).

Pedogenized ooid-bioclastic grainstone (F1d; Table 4) is rich in bioclasts indicating high-energy, open-marine conditions. The preservation of complete gastropods and bivalves suggests a short and brief transport of this material, possibly during tropical storms. Micritization of bioclasts, radial fibrous cements within the intragranular porosity and silts indicates vadose diagenetic features (Blank & Tynes, 1965). Chitonic rims and septal alveolar structures underline pedogenic processes (Klappa, 1980).

The intense pedogenesis affecting the Cayo Coco Pleistocene substratum can lead to textural inversion: grain-supported sediments (F1b and F1d) evolve into diagenetic packstones (Wright & Tucker, 1991), which coincides with the complete sealing of the porosity by increased coating of the grains and the production of secondary matrices (Fig. 10E to G). In contrast, micritic-

rich sediments (F1c) show circumgranular fractures resulting in grainification (Fig. 10C and D; Wright & Tucker, 1991).

Zone II – Substratum area

This zone is dominated by facies F1 and dispersed mangrove cover (Fig. 7C). It is located *ca* 30 cm above the dynamic equilibrium water level, and is only flooded during high water levels. The substratum has been altered by a pronounced karstification, as underlined by the lapiès erosion landform (Figs 7C and 9C). The substratum is partly covered by a flat caliche crust (F1a), which forms a pavement. However, reliefs in the substrate remain uncovered by caliche crusts (F1a) which onlap these irregularities (Fig. 9C). Because caliches do not show any major dissolution structure, the pedogenesis probably post-dates the main karstification episode. Caliche crusts may mark the upper boundary of the net accommodation space or base level (Martinius *et al.*, 2014). Therefore, the base level during the formation of these caliche crusts corresponds approximately to the present-day dynamic equilibrium water level. Alternatively, karstification could have occurred during a low base level period that was below the modern water level (for example, during a Pleistocene glacial episode; Carew & Mylroie, 1995).

A dense network of decimetre-sized circular voids modifies both the substratum and caliche crusts. These voids (Fig. 9A and B) were probably formed by dissolution associated with a mangrove cover, that was denser in the past, similar to what is currently seen in Zone I (Fig. 9A). Zone II shows a patchy Flat microbial mat cover (Fig. 9B and C). Bioclastic sands (F4) and micritic mud (F6) are locally present in dissolution structures or in the root-induced perforations. These facies were probably deposited during high water-level events.

Zone III – Microbial flat

Zone III corresponds to the shore area (Fig. 7A and D) situated above the dynamic equilibrium water level (Fig. 2D and E) which was regularly flooded during rainy episodes (Fig. 2F and G). The boundary between Zones II and III is irregular and corresponds to the coverage of the substratum (F1) by sediments and microbial mats. This boundary frequently coincides with the shoreline at the annual mean high water level. Scattered vegetation, predominantly mangrove

Table 4. Facies and depositional environments of the zones in the lagoon studied based on diagnostic components, sedimentary features and bioturbation.

Facies	Sub-facies	Principal components and description	Secondary components	Sedimentary features and bioturbation	Hydrodynamism and depositional environment	Zone	Figures
F1 Pedogenic sediments	F1a Caliche crust	Polyphased flat to domal-shaped structures composed of high-magnesium calcite (HMC) wavy laminated crusts (few millimetres to 5 cm thick) comprising alternating thin light and dark laminae (Fig. 9F); laminae are irregular and made of porous to dense, microcrystals to cryptocrystals with a peloidal or clotted microfabric; variable thickness (2 mm to >5 cm) of the crust adapted to substrate (F1b to F1d) irregularities	Possible microbial (?) laminae at the base of the crust; reworked clasts (1 mm) composed of the underlying substratum	Crusts develop on an eroded base overlying a lithified Pleistocene to Holocene marine substratum and frequently cover root perforations into the substrate; they form a pavement on the surface (Fig. 9C), but also present as millimetre to centimetre-thick layers interbedded between other substrate facies (F1b and F1d; Fig. 10A); the positive irregularity in the underlying substrate is responsible for the domal appearance (Fig. 9D to F); thin, dark, straight and unorganized microborings related to fungal hyphae activity (Ward, 1975; Kahle, 1977)	Polyphased soil	I to II	Figs 9C to F, 10A and B
	F1b Pedogenized ooid grainstone	Tangential ooids (200 to 500 µm, bioclastic and micritic nuclei) in a microspar cement; ooid micritization; remnants of 'dog-tooth' cements (sharp calcite crystals of a few tens of µm surrounding ooids); precipitation of dark brown, regular to slightly irregular, 30 µm thick micritic chitonic rims (Fig. 10C to E) after dissolution of the 'dog-tooth' cements; micritic bridges connecting the coated ooids (Fig. 10D)	Reworked pedogenized wackestone clasts	Circular accumulations of mineral matter corresponding to calcareous rhizcretions; septal alveolar structures (ramifying micritic walls, Fig. 10E); ante/syn and post-lithification phases of rhizcretion formation: (i) ante/syn: displacement of grains when the first rhizcretion phase penetrates the sediments, infilling showing the same composition as the substratum; and (ii) post: a second rhizcretion phase skirts the cemented ooid material pertaining to a first rhizcretion phase	Soil (on shoreface deposits); highest pedogenesis intensity	I to II	Fig. 10A and C to E

Table 4. (continued)

Facies	Sub-facies	Principal components and description	Secondary components	Sedimentary features and bioturbation	Hydrodynamism and depositional environment	Zone	Figures
	F1c Pedogenized wackestone	Poorly shaped, heterometric (20 µm to 2 mm) peloids to vadoids within microsparitic matrix; entire but dissolved moulds of miliolids (including <i>Archaias</i>)	Mouldic porosity of gastropods and disarticulated and broken bivalves; reworked substrate clasts (1 mm; F1b)	(Fig. 10C), second rhizcretion phase affected by new cements Remobilization of substrate sheets; ferruginization, micritization and grainification (Fig. 10G); perforation filled by miliolid packstone (F4d; Fig. 10F); septal alveolar structures and rhizcretions	Soil (on lagoonal deposits); high pedogenesis intensity	I to II	Figs 9E, 10B, F and G
	F1d Pedogenized ooid-bioclastic grainstone	Tangential and partially dissolved ooids (200 to 500 µm, bioclastic nuclei), entire and disarticulated bivalves, green algae (<i>Halimeda</i>), foraminifera (miliolids, <i>Archaias</i>), gastropods and bryozoans	Micrite to microsparite; intrabioclastic radiaxial fibrous calcite cements	High micritization of bioclasts, septal alveolar structures	Soil (on open marine shoreface); moderate pedogenesis intensity	I to II	Figs 9F and 10A
F2 Mineralizing microbial mats (see Table 2 for details)	F2a Flat microbial mat and Hemispheroids	Flat microbial mats associated with centimetric to decimetric Hemispheroids (isolated and rare Linked; see Table 3 for details)	Peloids, bivalves, gastropods, polychaete worms	Bioerosion; intense desiccation	Low to moderate energy	II to III	Figs 6A, B and S2A
	F2b Pustular microbial mat and dense diversified microbial macrofabrics	Complex structures; Flat and Pustular microbial mats, associated with Linked Hemispheroids, Cerebroids and Terraces and Isolated Patches (see Table 3 for details)	Peloids, bivalves, gastropods, polychaete worms	Bioerosion; erosion surface	High to very high-energy	III	Fig. 6C to J and S2B to S2G
F3 Cryptic organo-sedimentary biofilms	F3a Cryptic microbial – structure void	Non-mineralized Gelatinous microbial biofilm draping the base and/or Rusty microbial biofilms at the top of Hemispheroid voids	–	The Gelatinous microbial biofilm onlaps the void wall and is partially immersed in water	No energy, cryptic environment	III	Fig. 3C and 3D

Table 4. (continued)

Facies	Sub-facies	Principal components and description	Secondary components	Sedimentary features and bioturbation	Hydrodynamism and depositional environment	Zone	Figures
F4 Bioclastic accumulations	F3b Cryptic root – associated void	Rusty microbial biofilm, vegetal fragments; frequently associated with F6	–	Microbial draping of sedimentary void associated with root-related porosity	No energy, cryptic environment	III	Fig. 3E
	F4a Bioclastic sand	Accumulation of disarticulated and fragmented bivalves (<i>Anomalocardia auberiana</i>) and complete to broken gastropods (mainly <i>Cerithium eburneum</i>), millimetre-sized reworked carbonate fragments (<40%)	Low carbonate mud content (less than 10%)	10 to 100 m long, 2 to 10 m wide and 10 to 40 cm thick elongate bars parallel to the shoreline; flat landward-dipping profile and cross-stratifications; reactivation surfaces and erosive base	High-energy, wind-dominated	III to IV	Fig. 11C and 11F
F4b Heterolithic bioclastic sand	F4c Well-sorted bioclastic sand	Disarticulated and fragmented bivalves (<i>Anomalocardia auberiana</i>) and complete gastropods (mainly <i>Cerithium eburneum</i>), alternating with millimetre to centimetre lenticular carbonate mud (up to 60% locally)	Rare millimetre-sized carbonate fragments (F1)	Erosive pluri-metre width channels through longshore bars (F4a) whose eroded edges are recurved landward; flat bioclastic lobes landward to the channels; bioclastic layers are poorly organized and intercalated with mud drapes	Low to high-energy, tide-dominated	III	Fig. 11G
		Accumulation of disarticulated and fragmented bivalves (<i>Anomalocardia auberiana</i>) and complete gastropods (mainly <i>Cerithium eburneum</i>); millimetre-sized reworked carbonate fragments (<40%), mixed with micritic matrix up to 30%	Millimetre-thick microbial mat fragments (F2)	Metric to pluri-metre lobe-shaped structures, erosive base, overpass or recover longshore bars (F4a); normal-graded centimetre to decimetre beds	Very high-energy, storm-induced deposits (tempestites)	III	Fig. 11F
F4d Miliolids/gastropods/peloids packstone		Foraminifera (<i>Quinqueloculina</i> spp. and others), gastropods and peloids within a micritic matrix	Bivalve fragments	Infilling voids affecting hardground (F5) and substrate (F1c)	Lagoon (low-energy)	III to IV	Fig. 10F

Table 4. (continued)

Facies	Sub-facies	Principal components and description	Secondary components	Sedimentary features and bioturbation	Hydrodynamism and depositional environment	Zone	Figures
F5	F4e Bioclastic and peloid-dominated laminae	Sub-fossil microbial mats; miliolids, disarticulated bivalve shells, faecal pellets, peloids and carbonate mud clasts; grain size ranges from 100 to 200 µm	Sporadic 1 cm gastropod fragments	Flat continuous layers	Moderate to high-energy microbial mat domain	III	Fig. S1A, S1B and S1D
F5	Hardgrounds	1 to 2 mm thick hardground covering substrate fragments (F1b to F1d); accumulation of basal plate of barnacles; some barnacle specimens remain entire	Laminated peloidal microbial crusts	Surface encrusted and perforated by barnacles, polychaete and fungal borings	Low-energy	III to IV	–
F6	F6a Mudstone to wackestone	Light to dark grey Mg-rich micrite (mostly dolomicrite and HMC) and peloids; the colour may be related to the high content in organic matter	Rare (1%) to moderate (15%) bivalves and gastropods; mangrove tree roots and leaves	Perforation by mangrove roots; cryptic voids up to 20 cm long and 1 to 5 cm wide filled by Rusty microbial biofilm and associated F3b	Low-energy	III to IV	Fig. 3B and 3E
F6	F6b Microbial peloid-dominated laminae	Peloids and non-structured carbonate mud	Scattered bioclasts (miliolids)	Most of the peloids are vertically aligned forming microcolumns (ca 1 mm long and 0.1 mm wide) in between filamentous cyanobacterial filaments or their moulds	Low-energy, microbial mat domain	III	Fig. S1A to C
F7	F7a Unconsolidated microbial mats (Umm)	Layered microbial mat up to 25 cm thick with a flocculent/gelatinous texture; colour gradient from top to bottom related to a decrease in OM content with depth	–	Flat to wavy surfaces; ripple marks preservation increase with decreasing bathymetry	Low-energy	IV	Fig. 3B
F7	F7b Fragment of flocculent microbial mat	0.5 to 20 cm thick and 1 to >30 cm wide fragments of flocculent microbial mat (F7a)	–	Erosion; form rafts localized in the lagoon shore	Moderate energy (reworked)	(III) to IV	–

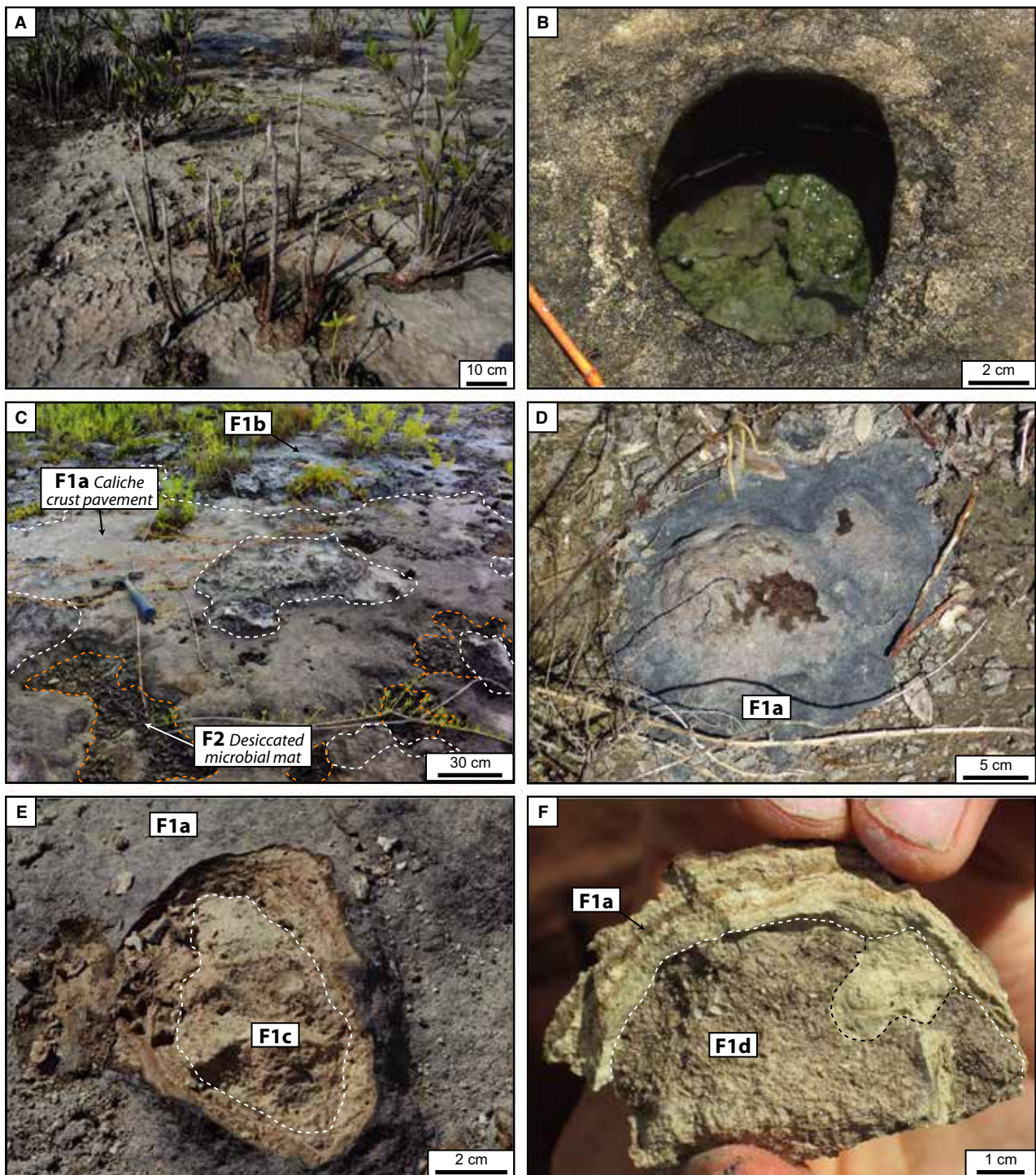


Fig. 9. Images of the substratum-dominated Zone II. (A) Overview of the perforated substratum with the presence of mangrove trees in the bioeroded root voids. (B) Close-up view of a substratum void with a microbial mat developed inside. (C) Caliche crust forming a flat pavement formed over an irregular karstified substratum. The depressions in this pavement are filled by desiccated microbial mats (F2). (D) Mimetic 'Hemispheroid' caliche structure on an irregular substratum topography. (E) Details of the contact between the caliche (F1a) and ooid-bioclastic grainstone (F1c). (F) Vertical section through a 'Hemispheroid' caliche structure cross-cutting a first filled perforation.

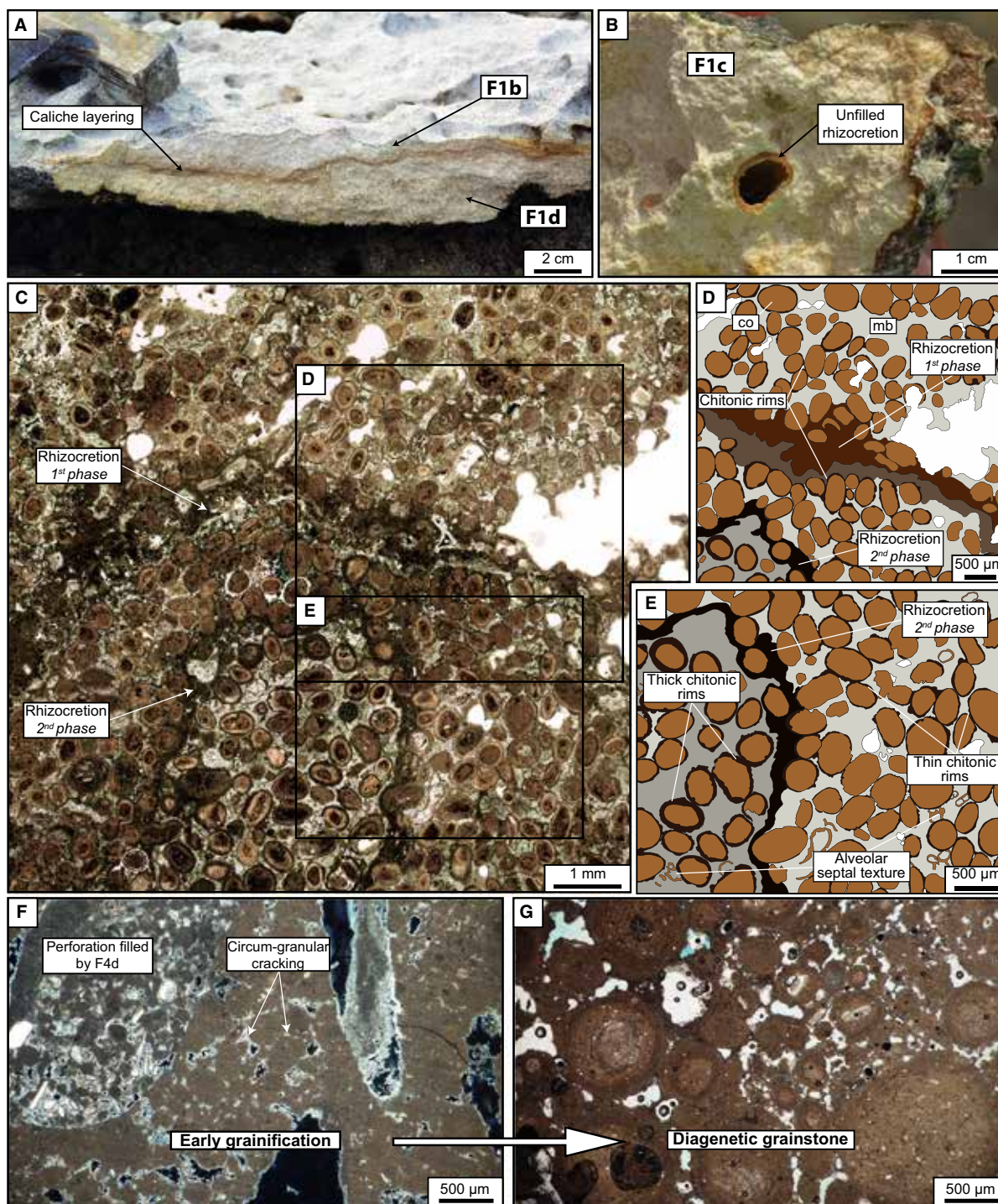


Fig. 10. Illustrations of pedogenic influence. (A) Caliche layering separating the F1b and F1d substratum. (B) Unfilled rhizcretion in the substratum (F1c). (C) Petrographic thin section, (D) and (E) illustrations, of pedogenic features affecting the ooid grainstone (F1b). This results in micritic coating (co) and bridges (mb), respectively, forming around and between the ooids. Two rhizcretion phases are evidenced; the first rhizcretion phase (D) penetrates the intergranular porosity and is lined by millimetre-thick dense micritic (in brown) and slightly cemented (light brown) rims; the porosity is filled by a primary HMC cement (light grey); the second rhizcretion phase (E) is characterized by a ca 50 μm thick rim lining the grains (dark brown), thin chitonic rims, an alveolar septal texture and a final HMC cement infilling porosity (dark grey). (F) and (G) Show the grainification of a peloid-rich wackestone (F1c, see Table 4) during pedogenesis. This F1c fragment is reworked and transported in Zone IV. It is encrusted by hardgrounds and perforated by lithophaga organisms, then filled by F4d (see Table 4).

trees and *Salicornia*, are still present in this zone. Zone III is characterized by a large variety of sedimentary facies (Fig. 11): predominantly mineralizing microbial mats (F2; Fig. 11A, B, D and E), carbonate mud (F6; Fig. 3E) and bioclastic accumulations (F4; Fig. 11C, F and G). Micritic mud (F6) forms the most abundant subsurface facies and is composed of HMC (high-magnesium calcite) and dolomite. Cryptic voids in F6 result from alteration of the sediments by mangrove roots and are draped by Rusty microbial biofilms (Fig. 3G). Bioclast accumulations (F4a, F4b and F4e) and microbial structures (F2) are placed with a sharp or progressive contact on the micritic mud facies (F6). The spatial distribution of these different facies is not random, as illustrated by two representative transects in Fig. 12.

In the first north–south transect, the shores present a similar facies geometry and organization. Homogeneous bioclast accumulations (F4a; Figs 11B and F) are dominant along the shoreline; their descriptions are provided in Appendix S1. These coarse, well-sorted bioclastic accumulations form elongated 2D bars and are partially colonized by *Salicornia* and mangrove trees (F4a; Fig. 11F). The bars are exposed when the water level is at dynamic equilibrium, but are occasionally flooded; they are aligned with the wind direction. The depositional environment corresponds to a wave-dominated dynamic regime with a secondary tidal influence. Bioclastic accumulations may originate from episodic transport by storms or might have developed when marine water conditions prevailed and accumulated during high/strong wind conditions. Bioclastic bars form simultaneously with microbial mats given that bioclastic accumulations can either be overlain by organically-active microbial mats (Fig. 11B and C), overlap microbial mats (Fig. 11G), or incorporate fragments of microbial mats. Bioclastic bars control the spatial distribution of the various microbial morphologies along a lagoon to land transect (Fig. 12 and Appendix S1).

The second west–east transect (Fig. 12) differs from the north–south transect by the type of dominant microbial mat macrofabric and the absence of longshore bars. There is also a difference between the eastern and western sides of the lagoon. The eastern (closed) side of the lagoon is sparsely colonized by mangrove trees and covered by Flat microbial mats with small Linked Hemispheroids, the density of which increases near mangrove trees. The western side

(Fig. 12) is exposed to stronger wind-generated waves than the eastern margin. Shell accumulations (F4c), interbedded with F6 or F2, suggest higher hydrodynamic conditions. The diversity of the microbial macrofabrics is higher in the west and most of Zone III here is covered by Pustular and Flat microbial mats, and a few Cerebroids (Fig. 7E and F). The boundary with Zone IV, which constitutes the submersed lagoon, frequently coincides with a centimetre syntopic to decimetre synoptic relief formed by the Terrace (Fig. 7G to J). The latter corresponds to a slope break along most of the western margin. The Terraces are covered with several centimetres to decimetres of water for most of the year. Terraces and Isolated Patches form a vertical mineralized wall (Fig. 7G to J) preventing erosion of the substrate (mostly micritic mud; F6). The presence of cryptic biofilms within the voids of the Terraces suggests a low-energy, protected domain. Terrace macrofabrics are also observed along the channel between the lagoons (10 to 70 cm deep and 10 to 80 cm wide). This connection allows water exchange when the water level is at the dynamic equilibrium. Some Isolated Patches of microbial mats found offshore from the Terraces (Fig. S3E) suggest an erosional retreat of the shore.

Zone IV – Submersed lagoon

The boundary between Zones III and IV marks the transition from mineralizing to non-mineralized mats. In Zone IV, Unconsolidated microbial mats are the dominant surface facies (F7; Fig. 3B) and cover micritic mud (F6) interbedded with storm-accumulated bioclasts (F4c). Most of the lagoon is *ca* 75 cm deep during the dynamic equilibrium water level but, as described above, the slope is much more gradual to the east than to the west (windward margin). The Unconsolidated microbial mats need a minimum water depth of 20 cm (i.e. low-energy conditions) to develop, and are absent from the shoreline due to wave agitation. Unconsolidated microbial mats are more developed on the eastern side of the lagoon and *ca* 25 cm thick in the deepest part, decreasing in thickness towards the shore. Locally, eroded rafts of Unconsolidated microbial mats (F7b), ranging from 1 cm to more than 40 cm in diameter, are observed along the shore.

Reworked plates consisting of pedogenized wackestone plates (F1c) and ooid grainstones (F1b), covered by a dark thin caliche crust (F1a)

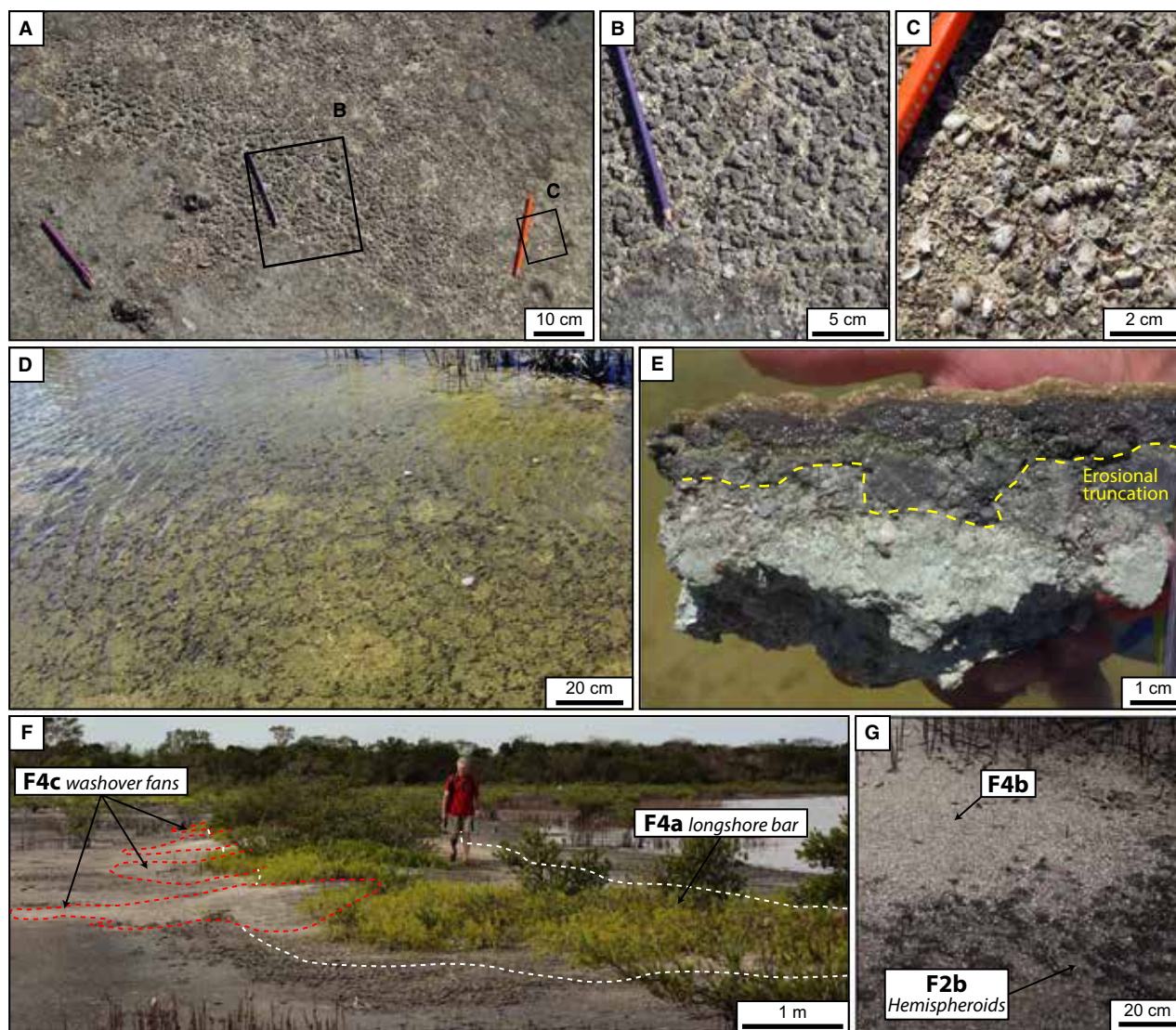


Fig. 11. Illustrations of the microbial flat (Zone III). (A) Detailed mapping of various facies (indicated by the different coloured pencils): microbial-dominated facies (F2), composed of small linked Hemispheroids (pink pencil) and Flat microbial mat (purple pencil); bioclastic accumulations [orange pencil, zoom in panel (C)] and desiccation structures affecting the microbial mats showing underlying bioclastic deposits [purple pencil, zoom in panel (B)]. (D) Hemispheroid (small Linked Hemispheroids) network, organized into polygons affecting the Flat microbial mat. (E) Cross-section of an erosional discontinuity (in yellow: a storm event) that affects the carbonate mud (F2), and associated bioclastic sands (F4). Near the surface, a mineralizing microbial mat has established. (F) View of the bioclastic accumulation (F4a) organized in longshore bars, colonized by *Salicornia* and mangrove trees and affected by washover fans (F4c). (G) Bioclastic accumulation covering microbial mats (small Linked Hemispheroids) and colonized by mangrove trees.

are occasionally found submersed at the periphery of the lagoon. Some of these are positioned vertically in the underlying sediment. These plates, which can cover several square metres, could have been exfoliated and transported during intense storms; they constitute a substrate for a multiphased hardground (F5) that records a complex succession of lithification,

encrustment and boring. Initially, barnacles encrusted the plates. These barnacles have also been found on mangrove pneumatophores up to 30 cm above the present dynamic equilibrium water level, suggesting that the water level was previously higher. Barnacles are generally marine organisms, but some species can survive under hypersaline conditions (Foster, 1987).

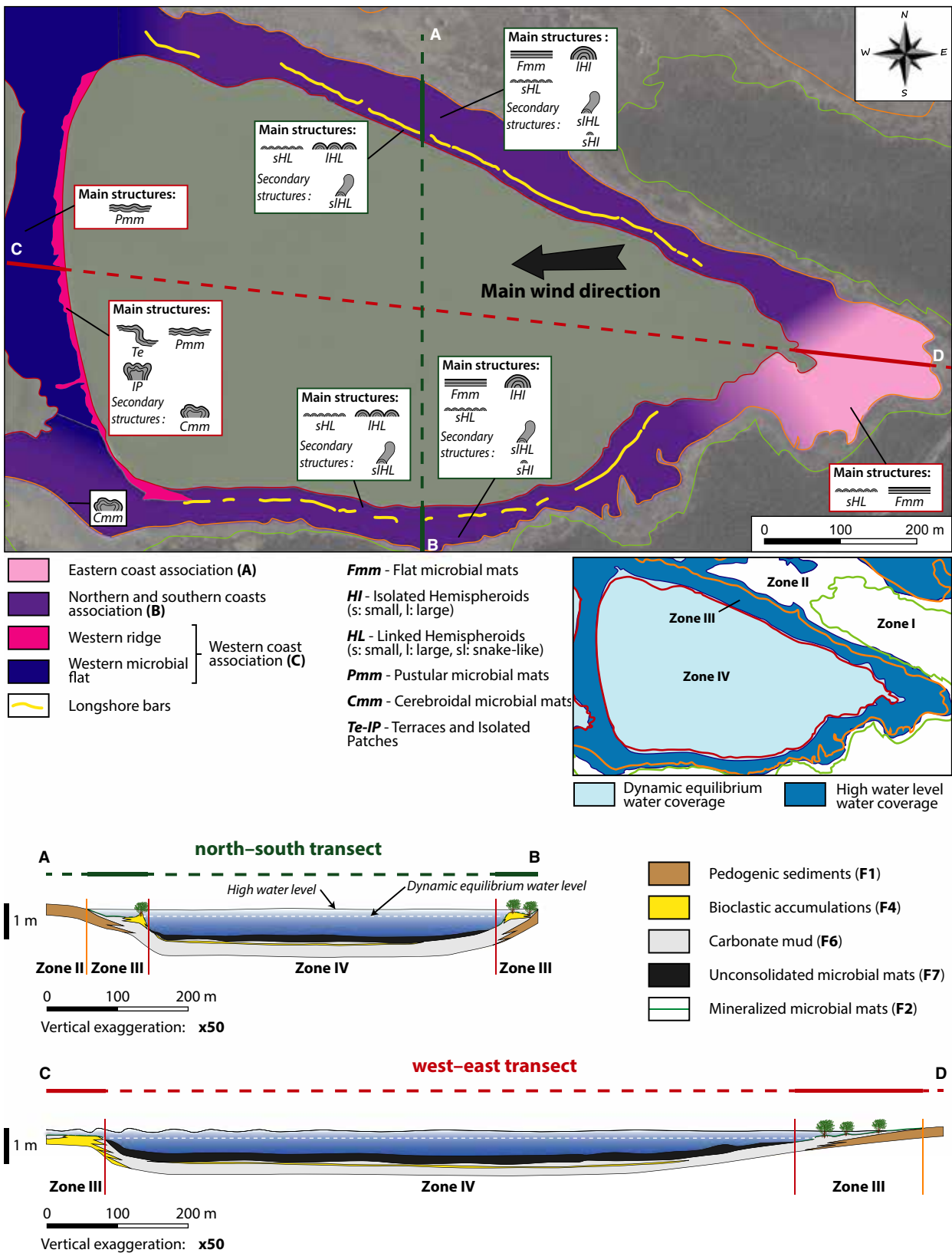


Fig. 12. Distribution and zonation of the microbial macrofabrics in the whole lagoon (see Table 3 for macrofabric captions). The black arrow indicates the main wind direction. Detailed view of the two representative transects (north-south and east-west) showing the topographic section of the lagoon in 2D; locations are represented above.

Then, a bioclastic grainstone rich in *Quinqueloculina* spp. (Miliolida; F4d; Fig. 10F), characteristic of normal marine rather than hypersaline conditions (Brasier, 1980; Scott *et al.*, 2001), fills polychaete and fungal borings. Finally, a laminated peloidal microbial crust fills and covers the borings. This succession may be indicative of changes in the salinity in the lagoon.

DISCUSSION

The development of microbial mats and microbialites, their structure and mineral composition results from a balance between extrinsic environmental and intrinsic microbial controls (Dupraz *et al.*, 2009). The present study investigates the role of intrinsic (i.e. microbial activity) versus extrinsic controls (i.e. environmental properties, morphology and bathymetry of the lagoon network, water circulation and chemistry, and climatology), the emerging mineralization and conservation of the organosedimentary structures (Figs 12 and 13).

Intrinsic microbial control

A distinct cyanobacterial alignment was observed in microbial mats and biofilms in the Cayo Coco lagoonal network: this alignment was mostly vertical in Layer A (Fig. 4E) with no to low mineralization, horizontal in Layer B with a high mineralization potential (Figs S1A and S1E to S1G) and both horizontal and vertical in Layer C with a high mineralization potential as well (Figs S1A to S1D). In Layer C, the microbial peloid-dominated laminae (F6b) show vertical alignment forming microcolumns (*ca* 1.0 mm long and 0.1 mm wide; Fig. S1C), which mimic the vertical 'filamentous' communities observed in Storr's Lake (Stage 1; Dupraz *et al.*, 2013). Both Layer C from Cayo Coco and Stage 1 from Storr's Lake result from microbially mediated carbonate precipitation, although the latter only shows scattered micrite precipitation. The bioclastic, peloid-dominated laminae in Layer C could have formed through the trapping and binding of allochthonous grains by a previous surface microbial mat community. This formation mechanism for bioclastic grain-dominated laminae was also proposed by Reid *et al.* (1999). Another possible mechanism comprises the impregnation of pre-existing bioclastic to lithoclastic sediments by microbial mats and subsequent peloid and micrite precipitation (Riding &

Tomás, 2006). While the intensity of mineralization may vary depending the orientation of the microbial filaments in relation to different microbial communities (for example, Storr's Lake; Dupraz *et al.*, 2013), its difference in the microbial mats of Cayo Coco seems not to be driven by this parameter, given that both Layers A and C show a vertical orientation, but with distinct mineralization states. The gelatinous nature of Layer A suggests that this could be a rapidly developing biofilm similar to the jelly bombs described in hypersaline lakes (Helm & Potts, 2012; Dupraz *et al.*, 2013).

Mineralogy and role of mineralization

Microbial mats in the Cayo Coco lagoonal network reveal different stages of mineralization, which are randomly distributed throughout the lagoon. Although the mineralogy is relatively constant throughout the network, the intensity of mineralization differs from one area to another, and varies among different microbial structures within each individual lagoon (Fig. 3A to D).

The mineralogy reveals the presence of HMC and occasionally stoichiometric dolomite. High-magnesium calcite carbonates are common in tropical hypersaline settings (Reid *et al.*, 1992; Vasconcelos *et al.*, 2006; Glunk *et al.*, 2011), including microbialites from Storr's Lake (Dupraz *et al.*, 2013). The presence of dolomite can be explained by chemical precipitation under evaporitic conditions in the flats bordering the lagoon (Pierre *et al.*, 1984). Alternatively, dolomite precipitation can be induced by microbial activity, presumably that of sulphate-reducing bacteria (Vasconcelos *et al.*, 1995, 2006; Krause *et al.*, 2012), although it is clear that the combined metabolism of the entire microbial community is responsible (Gallagher *et al.*, 2014). While HMC precipitation mechanisms are well-documented, the formation of dolomite is still controversial. Experiments in the laboratory performed by Gregg *et al.* (2015) demonstrate that the precipitation of dolomite under normal surface conditions by microbial mediation is unsubstantiated. However, in association with microbial-mediated growth (very) high-magnesium calcite seems to be a necessary precursor for dolomite nucleation. The co-occurrence of two types of HMC and dolomite inside the mats could represent different early diagenetic steps towards the enrichment and stabilization of Mg carbonates (Glunk, 2009). Precipitation of

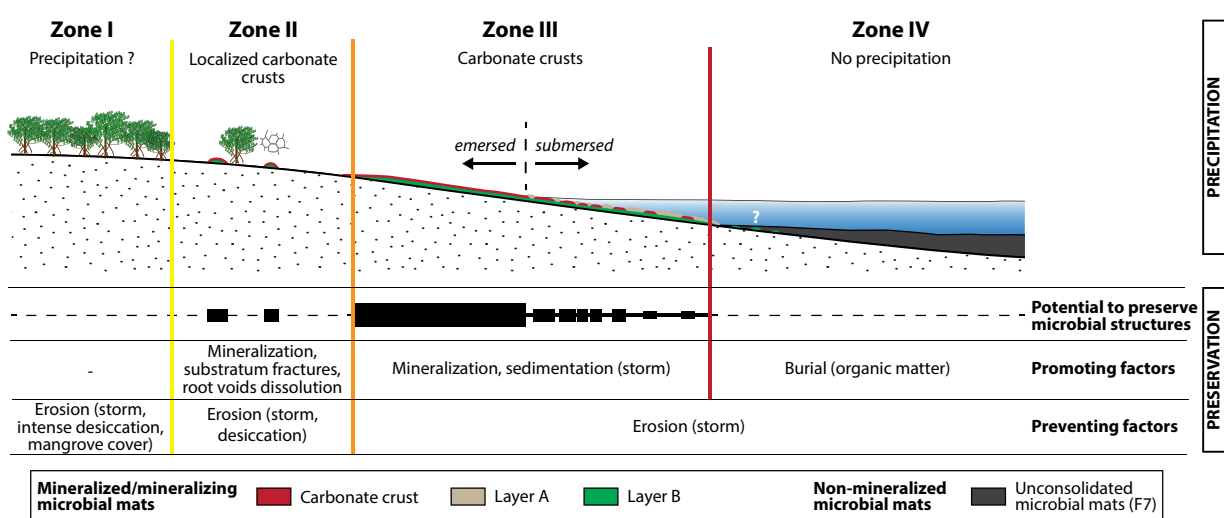
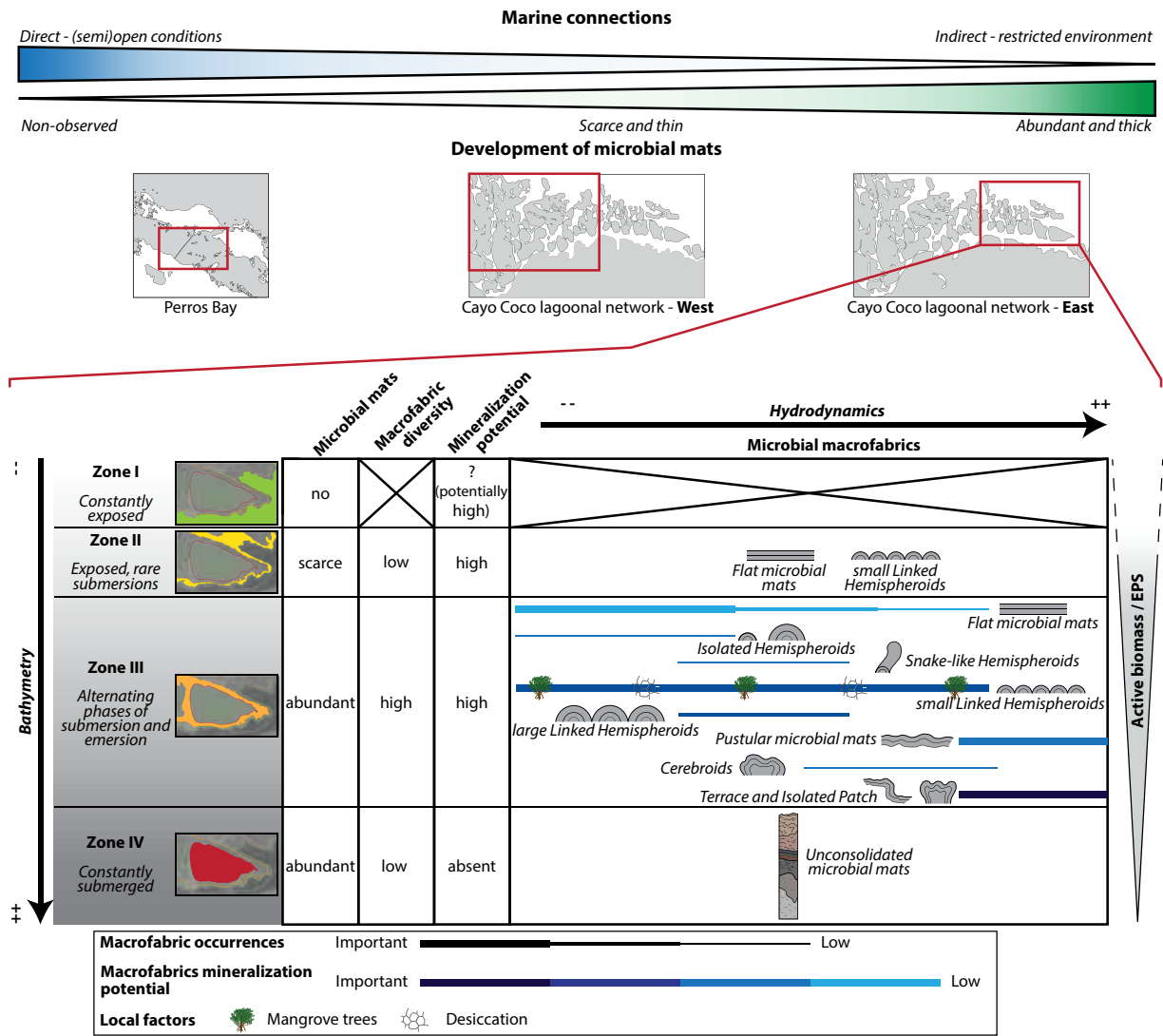


Fig. 13. Development of microbial fabrics in response to key extrinsic controls (marine connection, bathymetry (water depth), hydrodynamics and local factors). A direct marine influence prevents the formation of microbial mats in Perros Bay, while extensive microbial deposits develop in the more restricted environments (Cayo Coco lagoonal network). Microbial deposits are the most developed in constantly submersed areas (Zone IV) and in areas experiencing alternating submersion/emersion (Zone III) phases. Mineralization mainly occurs in Zone III and scarcely in Zone II, i.e. in environments experiencing alternating submersion/emersion. The variations in microbial macrofabrics could result from local factors such as the hydrodynamic regime, the presence of mangrove trees and desiccation.

low-temperature Mg-rich carbonates mediated by sulphate-reducing bacteria has been documented (van Lith *et al.*, 2003; Vasconcelos *et al.*, 2006; Glunk *et al.*, 2011; Bontognali *et al.*, 2014). When a favourable saturation index and nucleation site are present, both of which are controlled by the EPS, carbonate mineralization can occur (Dupraz *et al.*, 2009). Culture experiments with a halotolerant sulphate-reducing bacteria (*Desulfovibrio brasiliensis*) isolated from Lagoa Vermelha, Brazil (Warthmann *et al.*, 2005), have shown microbially influenced organomineralization (Bontognali *et al.*, 2014), and indicate a major role of EPS in the precipitation of Mg-rich carbonates. The Cayo Coco lagoonal network (Cuba), Big Pond, Salt Pan, Storr's Lake (Bahamas) and Lagoa Vermelha (Brazil) have similar physicochemical properties (Höhn, 1987; Vasconcelos *et al.*, 2006; this study); this suggests that microbial activity probably explains the precipitation of the high Mg-rich carbonate observed in the present study. Furthermore, cryo-SEM/EDS analyses in Layers B and C of small Linked Hemispheroids and Terraces showing carbonate precipitation within the organic matrix amplify the major role of EPS in organomineralization (Fig. 5). Although the binding of mono cations and divalent cations (including Ca^{2+} and Mg^{2+}) to functional groups in extracellular organic matter (Dupraz & Visscher, 2005; Perry *et al.*, 2005) initially inhibits the precipitation of carbonates (Braissant *et al.*, 2007), partial degradation of this organic matrix releases of Ca^{2+} and/or Mg^{2+} and increases the alkalinity *de facto* thereby promoting nucleation and mineralization (Dupraz & Visscher, 2005; Braissant *et al.*, 2009). Extracellular polymeric substance degradation can either result from heterotrophic microbial metabolism or physicochemical reactions (for example, desiccation or intense UV radiation).

Microbial mats preferentially develop in environments protected from desiccation and exposure to UV radiation, such as in cryptic voids (Gelatinous and Rusty microbial biofilms) or in the deeper parts of the lagoon (Unconsolidated

microbial mats) where UV radiation is quenched by the depth and turbidity of the water column (Visscher *et al.*, 2010). In these non-mineralized mats, the degradation of EPS is slow and incomplete, resulting in non-mineralized microbial biofilms and mats. Layer A, which develops under several centimetres of water, does not show signs of *in situ* precipitation. The production of EPS in microbial mats is enhanced in response to environmental stressors (Decho, 2000; Dupraz *et al.*, 2009), increasing the capacity to bind Ca^{2+} (and Mg^{2+}). When a Layer A (with copious amounts of EPS) is established above a Layer B, the intensity of mineralization of Layer B appears to decrease (Figs 4D, 4E and 6D). The gelatinous nature of Layer A only develops under reduced hydrodynamic conditions. The Terraces are exposed to currents and thus are rarely covered by Layer A. As a result, these structures are characterized by a relatively high intensity of mineralization in Layer B (see Table 3). Similarly, microbial structures (for example, Hemispheroids, etc.) that form reliefs are typically free of Layer A and show a clearly mineralized Layer B. However, when Layer A onlaps these structures, Layer B is poorly mineralized (Fig. 6D). As a result, the most raised structures show a mineralization intensity that is higher than that of the Flat microbial mats for Layers B and C.

Restriction as a driver controlling microbial mat development

Although EPS exerts an important control on carbonate precipitation, it cannot account for the heterogeneous distribution of mineralization throughout the Cayo Coco lagoonal network. The development of specific microbial mats and the associated mineralization are also controlled by external factors (for example, accommodation space, water quality, hydrodynamic regime, light conditions and nutrient availability), as described by Reid *et al.* (2003) for marine stromatolites. At a regional scale, mineralizing microbial mats are rare and do not occur in Perros

Bay where marine conditions prevail (Table 1). The high salinity fluctuations in the Cayo Coco lagoonal network probably restrict the presence of metazoans, and instead favour the development of metabolically versatile ecosystems such as cyanobacterial mats (Stal, 1991; Gerdes & Krumbein, 1994; Visscher *et al.*, 2010). The intermittent presence of needlefish (Belonidae) in the lagoonal network exemplifies this phenomenon; these species tolerate sustained salinities, but not necessarily rapidly fluctuating conditions. Needlefish were not observed in January 2013, when the salinity was 70‰, in contrast to July 2014 when the salinity was around 55‰. Microbial mats are frequently present in extreme environments (i.e. hypersaline conditions, extreme irradiance, low/high temperature, acidic/alkaline pH and high amounts of sulphur/iron; Des Marais, 1995; Visscher *et al.*, 2010), in which most predators and/or competitors are absent (Garrett, 1970). Some protists and metazoans use microbial biofilms as a food source (Farmer, 1992; Bernhard *et al.*, 2013), thereby preventing the preservation of microbial mats. The decline of microbialites during the late Precambrian has been explained by the radiation of metazoans (Garrett, 1970; Awramik, 1971; Grotzinger, 1990), but some recent works question this common assumption (Brayard *et al.*, 2011; Tarhan *et al.*, 2013; Edgcomb *et al.*, 2014). Actually, the presence of protists and metazoans is not always deleterious to microbial mats: (i) some species coexist with prokaryotes in mats (for example, polychaete worms; Gerdes & Krumbein, 1994; various protists, including foraminifera; Bernhard *et al.*, 2013); (ii) they may not always develop in large numbers; or (iii) in case of the Cayo Coco lagoonal network, the lowest salinity conditions are not always low enough to allow colonization by the most harmful grazers. In fact, grazers play a pertinent role in ecosystem stability (van Gemerden, 1993), and microbialites may have provided havens for early protists (Bernhard *et al.*, 2013) and metazoans (Gingras *et al.*, 2011; Tarhan *et al.*, 2013).

The presence of infauna in Cayo Coco indicates a high level of trophic diversity in these microbial ecosystems. Substantial numbers of *Cerithium eburneum* (gastropods) and *Anomalocardia auberiana* (bivalves) shells are found both on the microbial flat (Zone III) and within the sediment (Zones III and IV). These taxa are common in tropical environments and abundant in Perros Bay where physicochemical conditions

are favourable for their development. The role of Cerithiidae in grazing on microbial mats has been described (Garrett, 1970; Javor & Castenholz, 1984) and the abundance of these gastropods in Perros Bay could potentially reduce microbial mats. Living specimens of *C. eburneum* and *A. auberiana* were only observed sporadically in the Cayo Coco lagoonal network, probably due to the harsh and unstable environmental conditions, thus helping the microbial mats thrive.

The main water supply of the Cayo Coco lagoonal network is from Perros Bay and flows through several lagoons before finally entering the study site. Therefore, the chemical differences between studied sites do not reflect different water sources, but rather the evolution of the lagoonal network towards a closed system. Consequently, a change in water chemistry towards the east is observed, notably an increase in salinity. Furthermore, water-level fluctuations occasionally isolate lagoons to the east of the network. This isolation results in an increase in microbial mat abundance and a decrease in the metazoan contribution from west to east, with the results that the easternmost lagoons are the most conducive for microbialite development and preservation.

Explaining the particular morphology of the network and its role on microbialite development

The characteristic morphology of the Cayo Coco lagoonal network (Figs 13 and S3A), including its final position in the network with respect to the inputs and bottom topography of the lagoon itself, dictate specific water chemistry properties that seem to explain the development and preservation of microbial mats. Specifically, a progressive isolation from oceanic water input and the formation of highs (i.e. dune crests) and lows (i.e. interdune depressions with a flat profile) play a key role in the unique distribution of the mineralized/non-mineralized microbial mats. A similar arrangement of lagoons can be found all along the *Jardines del Rey* archipelago, on the landward side of Cayo Romano, Guajaba and Sabinal (Fig. 1), as well as in other geographic locations including the lagoons to the east of Rio de Janeiro (Vasconcelos *et al.*, 2006) and the Bahamas (Glunk *et al.*, 2011; Dupraz *et al.*, 2013; Tarhan *et al.*, 2013). These lagoons have comparable shapes, directions (NNW to SSE) and dimensions (hundreds of metres long

and wide; Figs S3A to S3C). Similar to the Cayo Coco lagoonal network, the morphology of the San Salvador lagoons is determined by Pleistocene to Holocene aeolian ridges and dunes (Figs S3B and S3C; Carew & Mylroie, 1997) and the modern lagoons occupy interdune basins (Beier, 1987). Furthermore, the Pleistocene substrate of islands in the Bahamas comprises marine oolitic to oo-bioclastic grainstones (Caputo, 1995), which are comparable to the F1b and F1d facies observed at Cayo Coco (Table 4). Moreover, these facies contain large foraminifera belonging to the Miliolida order. Their poor preservation prevents conclusive taxonomic determination, especially when distinguishing between the Pleistocene/Holocene *Archaias angulatus* and the Miocene *Miarchaias* gender (Hottinger, 2001). Because: (i) *A. angulatus* is common in coral-reef environments in the Bahamas Carbonate Bank Province (Hallock *et al.*, 1986); and (ii) F1 resembles the Pleistocene bioclastic limestones of Cayo Coco, the present authors favour a Pleistocene age for the studied site (Pardo, 1975, 2009). Pleistocene/Holocene deposits in San Salvador experienced an intense reworking of previously deposited marine carbonates forming aeolianites (Caputo, 1995; Carew & Mylroie, 1995; Hagey & Mylroie, 1995; White, 1995). Among the aeolian deposits, carbonate aeolianites are peculiar because traditional recognition criteria are rare (Frébourg *et al.*, 2008). Studies on modern coastal environments highlight that vadose or pedogenic imprints are common in carbonate aeolianites (e.g. Flügel, 2004; Frébourg *et al.*, 2008). In the Cayo Coco lagoonal network, the substrate (F1) only crops out several centimetres to decimetres on the surface; thus, a 3D geometric study of these deposits is not possible, because they are covered primarily by mangroves and recent lagoonal sedimentation. Not surprisingly, microfacies F1b and F1d (Table 4) are very similar to the San Salvador aeolian deposits (Carew & Mylroie, 1995) and the presence of Pleistocene *A. angulatus* foraminifera also points to a similar age. Similar ooid grainstones, found on the Atlantic Coast of Cayo Coco (10 km from the lagoonal network at the same elevation), exhibit fine, well-sorted, large, landward-dipping, high-angle foresets (≈ 35 to 40°) indicative of an aeolian origin (Fig. S3D; Allen, 1970; Einsele, 1992). In the Cayo Coco lagoonal network, the presence of micritic coatings on ooids and micritic bridges suggest either a vadose or pedogenic formation, which in turn implies emersion

of the sediment (Flügel, 2004). Subsequently, these facies undergo pedogenesis following colonization by vegetation. Early pedogenic activity in un lithified sediments was also observed during the first rhizcretion phase (Fig. 10D and E) and continues to affect the sediments after lithification (second rhizcretion phase; Fig. 10E), indicating a long-term emersion. The micro-scale features of the Cayo Coco lagoonal network substratum, the presence of aeolianites on the Atlantic side of Cayo Coco and the similarity to the Bahamian examples, demonstrated in the thin sections and general morphology, suggest an aeolian origin for the network substrate, especially since both are of Pleistocene origin.

The deposition and subsequent evolution of Pleistocene/Holocene carbonate sediments throughout the Caribbean were driven by glacioeustatic Quaternary sea-level variations (Carew & Mylroie, 1995). The Caribbean islands were emersed for most of the Pleistocene/Holocene, with only a few submersions (Carew & Mylroie, 1995; Hearty *et al.*, 1999), promoting the development of aeolianites and pedogenic features. Present-day conditions, leading to the development of the lagoons, correspond to an interglacial highstand configuration marked by a high water level. The reconstruction of the depositional history of San Salvador Island, Bahamas, suggests that partial flooding started *ca* 4.3 ka (Zabielski, 1991). The two different basins forming Storr's Lake were open to the ocean during this period, forming an embayment and started to close off *ca* 3.1 ka. The development of the shallower stromatolites in Storr's Lake is believed to have started at least 2.3 ka (Zabielski, 1991). Milne & Peros (2013) proposed a constant increase in the relative sea-level for the last 12 kyr that applies to Cayo Coco, which slowed down during the last 5 kyr to reach a water level that is 1 m below the present level approximately 2 ka. Given the present maximum water depth of 75 cm in the Cayo Coco lagoonal network, it is probable that the lagoonal network was flooded more recently than Storr's Lake.

Water-level fluctuations as drivers of microbial mat distribution and mineralization

The relatively flat profile of the lagoon allows for extensive lateral shifts of the shoreline during annual water-level variations (Figs 2 and 12). During the dynamic equilibrium level,

most of Zone III is emersed with only a few metres of flooding bordering Zone IV. In contrast, Zone III is completely flooded by 10 to 20 cm of water during the high water-level period, unless the presence of sand bars prohibits this. Microbial mats are abundant in Zones III and IV, but their composition and intensity of mineralization vary.

Zone IV, characterized by high turbidity, low light penetration and lacking infaunal activity, supports thick EPS-rich microbial structures (Unconsolidated microbial mats), which are non-mineralized (Fig. 13). Studies in the hypersaline Salt Pan, Bahamas, have shown that under high turbidity/low light conditions, a dense microbial community may not form (Dupraz *et al.*, 2004; Visscher *et al.*, 2010); this results in deeper oxygen penetration and much lower maximum O₂ and HS⁻ concentrations. The result is a non-lithifying EPS-rich mat. Zone III supports abundant mineralizing microbial mats (Figs 8 and 13), in which infauna is present, showing a wide variety of macrofabrics (Table 3). A range of mineralization intensity was observed, ultimately resulting in the formation of continuous millimetre-thick carbonate crusts in Layers B and C (Fig. 3A), and trapping and binding associated with Layer C. Zone II is mostly exposed and only rarely experiences flooding (for example, high tides and storms). In this zone, microbial mats with a low to intermediate mineralization intensity are only found occasionally (Fig. 13); they are prone to desiccation and subsequent erosion (Fig. 9C). Zone I is only flooded during the highest tides or storm events, which explains the low microbial mat abundance; they are indeed prone to extensive desiccation and erosion (Fig. 13). Less severe desiccation is expected for Zone III, because this zone is more frequently flooded. Some cyanobacteria have developed a strong resistance to desiccation, and can survive long periods of emersion (Stal *et al.*, 1985; Potts, 1999). However, EPS loses most of its water (Decho, 2000) and then Layer A disappears. The desiccation of EPS results in the wrinkling of Layer B, followed by cracking of the mat in Layer C. Depending on the duration of emersion, Layer B can be completely eroded (Fig. 12C). Therefore, water-level fluctuations are the driving factor in the distribution, abundance and preservation of mineralizing/unmineralized microbial mats. Shoreline migrations are determined by seasonal water-level fluctuations and are thus controlled by weather patterns, which impact precipitation

and evaporation. In addition, tides contribute to water-level fluctuations; however, their effect is limited to a few centimetres in the Cayo Coco lagoonal network.

Wind-induced hydrodynamics, mangrove roots and desiccation as drivers of microbial mat macrofabrics

The detailed mapping of the Cayo Coco lagoonal network shows the non-random distribution of the different mineralizing/non-mineralizing microbial macrofabrics (Fig. 12). Flat microbial mats are the most abundant mineralizing mat types in the lagoon and develop predominantly in Zone III (Figs 12 and 13). A more detailed investigation of the lagoon based on the two representative transects shows three different distribution patterns of microbial macrofabrics (Fig. 12): (A) the eastern shoreline is covered by Flat microbial mats and by small Linked Hemispheroids; (B) the northern and southern shorelines are characterized by Flat and Hemispheroid (isolated and linked) microbial macrofabrics, associated with bioclastic sand bars that control the spatial distribution of the microbial structures; and (C) the western edge of the lagoon is dominated by Pustular and occasionally Flat microbial mats; the boundary between Zones III and IV is made by Terraces and Isolated Patches (Fig. 6I). The main difference between these three areas is their specific hydrodynamic regime (Fig. 13): (A) records relative calm conditions; (B) experiences episodic hydrodynamic conditions; and (C) is affected by strong currents coming from the east. The hydrodynamic conditions are one of the major factors controlling the microbial mesofabrics in open-marine stromatolites of the Bahamas (Andres & Reid, 2006). The macrofabric of microbialites in Shark Bay is also in part determined by hydrodynamics (Jahnert & Collins, 2013). In most lagoonal systems, hydrodynamics are mostly driven by the wind (Kjerfve, 1994). The predominantly easterly to east/north-easterly wind in the Cayo Coco lagoonal network determines the distribution of microbial macrofabrics. Although microtidal influences play a role in the bioclastic lobes associated with the longshore bars, their influence on microbial macrofabrics seems limited in the network.

In the most quiet and protected eastern side (A), Hemispheroids are formed through blistering of a Flat mat caused by trapped gases (Gerdes & Krumbein, 1994; Casillas-Martinez *et al.*, 2005;

Visscher *et al.*, 2010). Anaerobic decomposition of organic matter in deeper sediment layers produces gases (for example, CH₄, CO₂, N₂ and H₂S) which are trapped underneath the gas-tight surface mat layer (i.e. Layer B). Eventually, the gas pressure builds up and a void is formed. Exudates of mangrove roots enhance the microbial metabolism of Rusty microbial biofilms, favouring the formation of Linked Hemispheroids. This explains the distribution of the small Linked Hemispheroids, which coincides with mangrove root pneumatophores (Figs 6C and 13). In addition, mangrove roots release CO₂ during respiration (Lovelock *et al.*, 2006). It is also assumed that cryptic microbial activity within the voids (Gelatinous and Rusty microbial biofilms) has a role in Hemispheroid formation.

In the northern and southern areas (B), bioclastic longshore bars are formed by the drift of sediments caused by waves and currents (Bird, 1994). These bars form parallel to the main east to west current and act as a hydraulic barrier separating the calm landward side with Flat microbial mats and Isolated Hemispheroids from the lagoon with higher energy, with Linked Hemispheroids (small and large). Desiccation [areas (A) and (B)] can also favour the development of Hemispheroids. When a Flat microbial mat recolonizes desiccated and eroded sediments (see Fig. 12), preferential gas circulations in the underlying fractures push the Flat mats upward to form Hemispheroids through preferential gas accumulation in the voids. This process results in a polygonal organization of some small Linked Hemispheroid macrofabrics (Figs 11D and 13). Moreover, the wrinkling of the superficial Layer B during desiccation can result in the development of Cerebroidal microbial mats (Fig. 6F).

In the western region of the lagoon (C), the dominance of Pustular microbial mats, Terraces and Isolated Patches and channels indicates increasing wind-induced hydrodynamic conditions (Figs 12 and S2E to G). Layer A is typically absent or poorly preserved (Fig. 6H). Microbial mats colonize erosional fronts by forming a Terrace macrofabric (Fig. 6I), facing the main wind direction (Fig. S2F). Terraces and Isolated Patches form a vertical mineralized wall (Fig. 6G, H and J), thus preventing substrate erosion (mostly F6). The presence of non-mineralized microbial mats associated with the Terraces suggests a local low-energy domain (Fig. 6G). Isolated Patches indicate the erosional retreat of the Terraces (Fig. S2E) and hence are considered as remnants of the microbial mats

colonizing F6. This illustrates the progression of the erosional front.

A Flat microbial mat is considered as the typical first phase of microbial mat development that may evolve to more complex macrofabrics under the influence of the local conditions discussed above (hydrodynamics, mangrove roots and desiccation).

Preservation of the microbial structures and their representativeness in the fossil record

The preservation potential of microbial structures in the Cayo Coco lagoonal network mainly depends on the mineralization intensity of the microbial mats; the higher this intensity the better the potential preservation (Fig. 13). The observed mineralization potential is well-developed where the microbial structures are more complex and form relief (Table 3). Furthermore, the preservation potential can be increased or decreased by episodic storms and hurricanes. Microbial mats can be covered by bioclastic sands (F4a) during strong wind or storm events (Fig. 13) which contributes to their preservation (Fig. 11G). In contrast, extreme wind episodes (for example, hurricanes) are responsible for scarring of the surface and, thus, the erosion of microbial mats (Fig. 11E).

Despite a strong microbial activity that drives microbially mediated mineralization, the lithification of microbial structures in the Cayo Coco lagoonal network is weaker as compared to Storr's Lake (e.g. Mann & Nelson, 1989; Dupraz *et al.*, 2013) or Shark Bay (e.g. Jahnert & Collins, 2011). In Storr's Lake, 'pie mounds' develop close to the shore where the water level fluctuates, and mineralized stromatolitic structures form in the permanently submersed parts of the lake (Mann & Nelson, 1989). Further investigation showed that the 'pie mounds' mineralize, forming a 'sediment crust' (Dupraz *et al.*, 2013). Mineralized, laminated complex structures present in the deepest parts of Storr's Lake are also found below the low tide mark in Shark Bay (Jahnert & Collins, 2012), but not in the Cayo Coco lagoonal network. The preservation of microbial mats in the intertidal area of Shark Bay is threatened by the high temperature, which causes desiccation and senescence (Jahnert & Collins, 2013). Mineralizing microbial mats in the Cayo Coco lagoonal network were only found in the area where the water level fluctuates. Permanent submersion apparently facilitates the development and preservation of complex, lithified microbial

build-ups in, for example, Big Pond, Bahamas (Glunk *et al.*, 2011), Storr's Lake, Bahamas (Dupraz *et al.*, 2013) and Nilemah, Shark Bay, Australia (Jahnert & Collins, 2012), and question their absence in the Cayo Coco lagoonal network.

Development of microbialites probably requires stable conditions. In Shark Bay, the water is clear, promoting high microbial activity (Pagès *et al.*, 2014) and possibly microbially induced/influenced mineralization (Visscher *et al.*, 2010). Most of the Storr's Lake stromatolites form at a water depth less than 40 cm, i.e. where light penetration is sufficient (Mann & Nelson, 1989), whereas the greater water depth and turbidity in Zone IV in the easternmost lagoon of the network probably supports less light and a diffuse microbial activity, similar to the deepest parts of Salt Pan, Bahamas (Dupraz *et al.*, 2004).

Complex mineralized microbial structures are commonly observed on a stable substrate [for example, Shark Bay (Jahnert & Collins, 2011), Storr's Lake (Mann & Nelson, 1989; Dupraz *et al.*, 2013) and Highborne Cay (Reid *et al.*, 2000, 2003)]. Mats developing on a soft substrate are poorly mineralized [for example, this study; Salt Pan (Dupraz *et al.*, 2004; Visscher *et al.*, 2010)]. Therefore, a semi-lithified to lithified substrate seems to favour the establishment of microbialites. Precipitation of a carbonate crust at the top of the microbial mats developed in Zone III may induce a hard substrate favourable for the subsequent future development of more complex structures.

Isotopic measurements (^{14}C) indicate that development of large stromatolites requires a long time, possibly several millennia (Paull *et al.*, 1992; Jahnert & Collins, 2012). Stromatolitic knobs in Storr's Lake, the closest analogue of the Cayo Coco lagoonal network, have an estimated age of 2-3 kyr and grow at a rate of *ca* 0.16 mm yr $^{-1}$ (Paull *et al.*, 1992). Enough time, as well as a sufficient accommodation space (Dupraz *et al.*, 2013), are therefore required to develop large build-ups. Based on modelling reconstruction (Milne & Peros, 2013), the age of the Cayo Coco lagoonal network (*ca* 2 kyr) is younger than that of Storr's Lake (i.e. 4-3 kyr). The development of a complex system of mineralizing microbial mats in this lagoonal network is therefore probably in its initial stage. The present-day formation of a microbial carbonate crust can lead to a future growth of more complex microbialites if the environmental conditions remain favourable. In turn, as observed

in this study case, more complex structures should have an increased preservation potential (Reid *et al.*, 2000; Jahnert & Collins, 2011; Dupraz *et al.*, 2013). The lack of preservation of Flat microbial mats, despite their abundance in the Cayo Coco lagoonal network, questions how accurately the rock record represents the past microbial structures.

CONCLUSIONS

The Cayo Coco lagoon network is a system prone to hypersaline conditions that persist even during the rainy season. The specific organization of the coastal lagoonal network is largely determined by the Pleistocene palaeotopography. Its sedimentological properties indicate intense aeolian reworking of marine sediments during the recent glacioeustatic oscillations. The morphology of aeolian dunes forms a network of elevations and depressions which, once flooded, develop into more or less interconnected water bodies. Surface water flow is restricted, creating partial to total hydrological isolation of the individual lagoons, sometimes promoting the development of microbial mats. The conditions in the lagoons differ from the adjacent Perros Bay, which receives water input from the Atlantic Ocean but does not support microbial mats.

Four zones could be discerned in the easternmost lagoon of the Cayo Coco lagoonal network. Zone I is almost permanently emersed and influenced by intense pedogenic activity. Microbial sedimentary structures desiccate and erode, and thus are rarely preserved. Zone II is sporadically submersed, notably during prolonged periods of intense rain, storms and high tides, resulting in a patchy colonization by mineralizing microbial structures. Lengthy periods of emersion in this zone promote a high erosion rate and, consequently, poor preservation of the microbial mats. Zone III experiences alternating emersion and submersion throughout the year and shows a high diversity of mineralizing microbial mats. Zone IV is permanently submersed and colonized by abundant non-mineralizing microbial mats.

Several mineralizing and non-mineralizing layers can be distinguished in the microbial mats of the Cayo Coco lagoonal network. Mineral products are predominantly composed of high Mg calcite and dolomite. Evidence for both microbial-induced precipitation on the

extracellular polymeric substances (EPS) and trapping/binding of allochems were found. Intrinsic factors are the major driver in the mineralization of the microbial mats. However, external factors participate in the distribution, mineralization and, thus, preservation through time of these microbial mats. For example, climate-driven water-level variations influence the mineralization and distribution of microbial mats. The macrofabrics and mineralization intensity are mainly impacted by the wind-driven hydrodynamic regime. Tidal influences are negligible. High hydrodynamic energy can produce Terrace macrofabrics and, indirectly, can contribute to longshore bars through bioclast transport. These bioclastic sand bars create calm areas towards the shoreline and thus locally control the distribution of the macrofabrics. Production of biogenic gases by microbes in deeper sediment layers and in the mangrove root environment alters the Flat microbial mats, producing Hemispheroids. This process is enhanced when Flat microbial mats overgrow desiccation cracks that can act as preferential pathway for gases. The Flat microbial mat is the dominant, rapidly developing mat type in the Cayo Coco lagoonal network, but it is poorly mineralized. Complex microbial macrofabrics are scarce but they are much better mineralized and therefore preserved, which questions the microbialite interpretations in the fossil record.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by funding from GDF Suez EP. In particular, Pieter T. Visscher and Christophe Dupraz acknowledge support from the National Science Foundation (NSF EAR 1052974). This work is a contribution to the SEDS and BioME teams of the Biogéosciences Laboratory (Dijon, France) and Géoréources et Environnement at ENSEGID (Bordeaux, France), and the ANR project AFTER (ANR-13-JS06-0001-01). We thank the Associate Editor Stephen Lokier and two anonymous reviewers for constructive comments that greatly improved the manuscript. We also thank Philippe Amiotte-Suchet and Olivier Mathieu for the water analyses, and Jean-François Buoncristiani for his participation and discussion in the field. We are grateful to Google Earth, Flash Earth and Bing maps for providing online aerial and satellite images, and to the USGS for the Landsat tiles.

REFERENCES

- Alcolado, P.M., Menedez, F., Garcia-Parrado, P., Zuniga, D., Martinez-Darana, B., Losa, M. and Gomez, R. (1998) Cayo Coco, Sabana-Camaguey Archipelago, Cuba. In: *Caribbean Coral Reef, Seagrass and Mangrove Sites, Coastal Region and Small Island Papers No. 3* (Ed. B. Kjerfve), pp. 221–228. UNESCO, Paris.
- Allen, J.R.L. (1970) The avalanching of granular solids on dune and similar slopes. *J. Geol.*, **78**, 326–351.
- Aminot, A. and Kérouel, R. (2004) *Hydrologie des écosystèmes marins. Paramètres et analyses*. Ifremer, Brest, France, 336 pp.
- Andres, M.S. and Reid, R.P. (2006) Growth morphologies of modern marine stromatolites: a case study from Highborne Cay, Bahamas. *Sed. Geol.*, **185**, 319–328.
- Arp, G., Hofmann, J. and Reitner, J. (1998) Microbial fabric formation in spring mounds (“microbialites”) of alkaline salt lakes in the Badain Jaran sand sea, PR China. *Palaios*, **13**, 581–592.
- Arp, G., Reimer, A. and Reitner, J. (2003) Microbialite Formation in Seawater of Increased Alkalinity, Satonda Crater Lake, Indonesia. *J. Sed. Res.*, **73**, 105–127.
- Awramik, S.M. (1971) Precambrian columnar stromatolite diversity: reflection of Metazoan Appearance. *Science*, **174**, 825–827.
- Basso, D., Bracchi, V. and Favalli, A. (2013) Microbialite formation in southern Sinai (Egypt). *Facies*, **59**, 7–18.
- Baumgartner, L.K., Spear, J.R., Buckley, D.H., Pace, N.R., Reid, R.P., Dupraz, C. and Visscher, P.T. (2009) Microbial diversity in modern marine stromatolites, Highborne Cay, Bahamas. *Environ. Microbiol.*, **11**, 2710–2719.
- Beier, J.A. (1987) Petrographic and geochemical analysis of caliche profiles in a Bahamian Pleistocene dune. *Sedimentology*, **34**, 991–998.
- Bernhard, J.M., Edgcomb, V.P., Visscher, P.T., McIntyre-Wressnig, A., Summons, R.E., Bouxsein, M.L., Louis, L. and Jeglinski, M. (2013) Insights into foraminiferal influences on microfabrics of microbialites at Highborne Cay, Bahamas. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, **110**, 9830–9834.
- Bird, E.C.F. (1994) Physical setting and geomorphology of coastal lagoons. In: *Coastal Lagoon Processes* (Ed. B. Kjerfve), Elsevier Oceanography Series, pp. 9–39. Elsevier, Amsterdam.
- Blank, H.R. and Tynes, E.W. (1965) Formation of Caliche in situ. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **76**, 1387–1391.
- Bontognali, T.R.R., McKenzie, J.A., Warthmann, R.J. and Vasconcelos, C. (2014) Microbially influenced formation of Mg-calcite and Ca-dolomite in the presence of exopolymeric substances produced by sulphate-reducing bacteria. *Terra Nova*, **26**, 72–77.
- Borhidi, A. (1996) *Phytogeography and Vegetation Ecology of Cuba*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Bowlin, E.M., Klaus, J.S., Foster, J.S., Andres, M.S., Custals, L. and Reid, R.P. (2012) Environmental controls on microbial community cycling in modern marine stromatolites. *Sed. Geol.*, **263–264**, 45–55.
- Braissant, O., Decho, A.W., Dupraz, C., Glunk, C., Przekop, K.M. and Visscher, P.T. (2007) Exopolymeric substances of sulfate-reducing bacteria: interactions with calcium at alkaline pH and implication for formation of carbonate minerals. *Geobiology*, **5**, 401–411.
- Braissant, O., Decho, A.W., Przekop, K.M., Gallagher, K.L., Glunk, C., Dupraz, C. and Visscher, P.T. (2009) Characteristics and turnover of exopolymeric substances

- in a hypersaline microbial mat. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **67**, 293–307.
- Brasier, M.D.** (1980) *Microfossils*. George Allen and Unwin LTD, London, 193 pp.
- Brayard, A., Vennin, E., Olivier, N., Bylund, K.G., Jenks, J., Stephen, D.A., Bucher, H., Hofmann, R., Goudemand, N. and Escarguel, G.** (2011) Transient metazoan reefs in the aftermath of the end-Permian mass extinction. *Nat. Geosci.*, **4**, 693–697.
- Burne, R.V. and Moore, L.S.** (1987) Microbialites; organosedimentary deposits of benthic microbial communities. *Palaios*, **2**, 241–254.
- Cady, S.L., Farmer, J.D., Grotzinger, J.P., Schopf, J.W. and Steele, A.** (2003) Morphological biosignatures and the search for life on mars. *Astrobiology*, **3**, 351–368.
- Caputo, M.V.** (1995) Sedimentary architecture of Pleistocene eolian calcarenites, San Salvador Island, Bahamas. In: *Terrestrial and Shallow Marine Geology of the Bahamas and Bermuda* (Eds H.A. Curran and B. White), **300**, 63–76. Geological Society of America, Boulder, CO.
- Carew, J.L. and Mylroie, J.E.** (1995) Depositional model and stratigraphy for the Quaternary geology of the Bahamas Islands. In: *Terrestrial and Shallow Marine Geology of the Bahamas and Bermuda* (Eds H.A. Curran and B. White), **300**, 5–32. Geological Society of America, Boulder, CO.
- Carew, J.L. and Mylroie, J.E.** (1997) Geology of the Bahamas. In: *Developments in Sedimentology* (Eds H.L. Vacher and M.Q. Terrence), **54**, 91–139.
- Casillas-Martinez, L., Gonzalez, M.L., Fuentes-Figueroa, Z., Castro, C.M., Nieves-Mendez, D., Hernandez, C., Ramirez, W., Sytsma, R.E., Perez-Jimenez, J. and Visscher, P.T.** (2005) Community structure, geochemical characteristics and mineralogy of a Hypersaline Microbial Mat, Cabo Rojo, PR. *Geomicrob. J.*, **22**, 269–281.
- Caumette, P., Guyoneaud, R., Imhoff, J.F., Süling, J. and Gorlenko, V.** (2004) *Thiocapsa marina* sp. nov., a novel, okenone-containing, purple sulfur bacterium isolated from brackish coastal and marine environments. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **54**, 1031–1036.
- Cepero, E. and Lawrence, A.** (2006) Before and after the Cayo Coco Causeway, Cuba: a critical view from space. *Cuba Trans.*, **16**, 212–220.
- Chafetz, H.S.** (1986) Marine peloids; a product of bacterially induced precipitation of calcite. *J. Sed. Res.*, **56**, 812–817.
- D'Amelio, E.D., Des Marais, D.J. and Cohen, Y.** (1989) Comparative functional ultrastructure of two hypersaline submerged cyanobacterial mats – Guerrero Negro, Baja California Sur, Mexico, and Solar Lake, Sinai, Egypt. In: *Microbial Mats: Physiological Ecology of Benthic Microbial Communities* (Eds Y. Cohen and E. Rosenberg), pp. 97–113. American Society for Microbiology, Washington, DC.
- Decho, A.** (2000) Exopolymer microdomains as a structuring agent for heterogeneity within microbial biofilms. In: *Microbial Sediments* (Eds R. Riding and S. Awramik), pp. 9–15. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Des Marais, D.** (1995) The biogeochemistry of Hypersaline Microbial Mats. In: *Advances in Microbial Ecology* (Ed. J.G. Jones), *Adv. Microb. Ecol.*, **14**, 251–274. Springer US.
- Dickson, J.A.** (1966) Carbonate identification and genesis as revealed by staining. *J. Sed. Petrol.*, **36**, 491–505.
- Dupraz, C. and Visscher, P.T.** (2005) Microbial lithification in marine stromatolites and hypersaline mats. *Trends Microbiol.*, **13**, 429–438.
- Dupraz, C., Visscher, P.T., Baumgartner, L.K. and Reid, R.P.** (2004) Microbe–mineral interactions: early carbonate precipitation in a hypersaline lake (Eleuthera Island, Bahamas). *Sedimentology*, **51**, 745–765.
- Dupraz, C., Reid, R.P., Braissant, O., Decho, A.W., Norman, R.S. and Visscher, P.T.** (2009) Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats. *Earth-Sci. Rev.*, **96**, 141–162.
- Dupraz, C., Reid, R.P. and Visscher, P.** (2011) Microbialites, modern. In: *Encyclopedia of Geobiology* (Eds J. Reitner and V. Thiel), Encyclopedia of Earth Sciences Series, pp. 617–635. Springer Netherlands, University of Göttingen, Dordrecht, the Netherlands.
- Dupraz, C., Fowler, A., Tobias, C. and Visscher, P.T.** (2013) Stromatolitic knobs in Storr's Lake (San Salvador, Bahamas): a model system for formation and alteration of laminae. *Geobiology*, **11**, 527–548.
- Edgcomb, V.P., Bernhard, J.M., Summons, R.E., Orsi, W., Beaudoin, D. and Visscher, P.T.** (2014) Active eukaryotes in microbialites from Highborne Cay, Bahamas, and Hamelin Pool (Shark Bay), Australia. *ISME J.*, **8**, 418–429.
- Einsele, G.** (1992) *Sedimentary Basins: Evolution, Facies and Sediment Budget*. Springer Verlag, Berlin.
- Farmer, J.** (1992) Grazing and bioturbation in modern microbial mats. In: *The Proterozoic Biosphere* (Ed. J.W.a.K. Schopf), pp. 295–297. Cambridge University Press, New York.
- Feigl, F.** (1958) *Spot Tests in Inorganic Analysis*. Elsevier, Amsterdam.
- Fenchel, T. and Kühl, M.** (2000) Artificial Cyanobacterial Mats: growth, structure, and Vertical Zonation Patterns. *Microb. Ecol.*, **40**, 85–93.
- Flügel, E.** (2004) *Microfacies of Carbonate Rocks: Analysis, Interpretation and Application*. Springer, Berlin, 976 pp.
- Foster, B.A.** (1987) Barnacle ecology and adaptation. In: *Barnacle Biology* (Ed. A.J. Southward), Crustacean Issues, pp. 113–133. Balkema A. A., Rotterdam.
- Frébourg, G., Hasler, C.-A., Le Guern, P. and Davaud, E.** (2008) Facies characteristics and diversity in carbonate eolianites. *Facies*, **54**, 175–191.
- Gallagher, K.L., Dupraz, C. and Visscher, P.T.** (2014) Two opposing effects of sulfate reduction on carbonate precipitation in normal marine, hypersaline, and alkaline environments: COMMENT. *Geology*, **42**, e313–e314.
- Garrett, P.** (1970) Phanerozoic stromatolites: noncompetitive ecologic restriction by grazing and burrowing animals. *Science*, **169**, 171–173.
- van Gemerden, H.** (1993) Microbial mats: a joint venture. *Mar. Geol.*, **113**, 3–25.
- van Gemerden, H., Tughan, C.S., de Wit, R. and Herbert, R.A.** (1989) Laminated microbial ecosystems on sheltered beaches in Scapa Flow, Orkney Islands. *FEMS Microbiol. Lett.*, **62**, 87–101.
- Gerdes, G. and Krumbein, W.E.** (1994) Peritidal potential stromatolites – a synopsis. In: *Phanerozoic Stromatolites II* (Eds J. Bertrand-Sarfati and C. Monty), pp. 101–129. Springer, Dordrecht, the Netherlands.
- Gingras, M., Hagadorn, J.W., Seilacher, A., Lalonde, S.V., Pecoits, E., Petrash, D. and Konhauser, K.O.** (2011) Possible evolution of mobile animals in association with microbial mats. *Nat. Geosci.*, **4**, 372–375.
- Glunk, C.** (2009) *Biosphere/Lithosphere Interface: Microbially-Mediated CaCO₃ Precipitation in Hypersaline and Freshwater Environments*. PhD Thesis. Université de Lausanne, Lausanne, 207 pp.

- Glunk, C., Dupraz, C., Braissant, O., Gallagher, K.L., Verrecchia, E.P. and Visscher, P.T. (2011) Microbially mediated carbonate precipitation in a hypersaline lake, Big Pond (Eleuthera, Bahamas). *Sedimentology*, **58**, 720–736.
- González, J.A., Menéndez, H., González, R., Días, G.B. and Borroto, P. (2013) Contribución de las variaciones naturales y antrópicas a los valores de temperatura y salinidad de las aguas de la bahía de Perros. *Ser. Oceanol.*, **12**, 36–47.
- González-Fernández, J.A., Menéndez-Pérez, H., González-Santana, R., Fonseca-Roselló, J.A., González-Abreu Fernández, R. and Vidal-Olivera, V. (2008) Papel regulador de las zonas inundables del humedal en el intercambio salino subterráneo entre las bahías interiores-acuíferos en el gran humedal del norte de Ciego de Avila. *Cienc. PC*, **2**, 66–74.
- Gran, G. (1950) Determination of the equivalence point in potentiometric titrations. *Acta Chem. Scand.*, **4**, 559–577.
- Gran, G. (1952) Determination of the equivalence point in potentiometric titrations. Part II. *Analyst*, **77**, 661–671.
- Gregg, J.M., Bish, D.L., Kaczmarek, S.E. and Machel, H.G. (2015) Mineralogy, nucleation and growth of dolomite in the laboratory and sedimentary environment: a review. *Sedimentology*, **62**, 1749–1769.
- Grotzinger, J.P. (1990) Geochemical model for Proterozoic stromatolite decline. *Am. J. Sci.*, **290-A**, 80–103.
- Hagey, F.M. and Mylroie, J.E. (1995) Pleistocene lake and lagoon deposits, San Salvador Island, Bahamas. In: *Terrestrial and Shallow Marine Geology of the Bahamas and Bermuda* (Eds H.A. Curran and B. White), **300**, pp. 77–90. Geological Society of America, Boulder, CO.
- Hallock, P., Cottey, T.L., Forward, L.B. and Halas, J. (1986) Population biology and sediment production of *Archaias angulatus* (Foraminiferida) in Largo Sound, Florida. *J. Foram. Res.*, **16**, 1–8.
- Hatten, C.W. (1967) Principal features of Cuban geology. *AAPG Bull.*, **51**, 780–789.
- Hay, R.L. and Wiggins, B. (1980) Pellets, ooids, sepiolite and silica in three calcretes of the southwestern United States. *Sedimentology*, **27**, 559–576.
- Hearty, P.J., Kindler, P., Cheng, H. and Edwards, R.L. (1999) A+20 m middle Pleistocene sea-level highstand (Bermuda and the Bahamas) due to partial collapse of Antarctic ice. *Geology*, **27**, 375–378.
- Helm, R. and Potts, M. (2012) Extracellular matrix (ECM). In: *Ecology of Cyanobacteria II* (Ed. B.A. Whitton), pp. 461–480. Springer, Dordrecht, the Netherlands.
- Höhn, A. (1987) *Geochemie einer östlich von Rio de Janeiro gelegenen hypersalinen Lagune*. PhD Thesis. Johannes-Gutenberg-Universität.
- Hottinger, L. (2001) Archaiasinids and related porcelaneous larger foraminifera from the late Miocene of the Dominican Republic. *J. Paleontol.*, **75**, 475–512.
- IGEO/ICGC/IGN (1989) *Nuevo Atlas Nacional de Cuba*. Instituto de Geografía de la Academia de Ciencias de Cuba, Instituto Cubano de Geodesia y Cartografía/Instituto Geográfico Nacional, La Habana.
- Ionescu, D., Spitzer, S., Reimer, A., Schneider, D., Daniel, R., Reitner, J., de Beer, D. and Arp, G. (2015) Calcium dynamics in microbialite-forming exopolymer-rich mats on the atoll of Kiritimati, Republic of Kiribati, Central Pacific. *Geobiology*, **13**, 170–180.
- Iturralde-Vinent, M.A. (1994) Cuban geology: a new plate-tectonic synthesis. *J. Pet. Geol.*, **17**, 39–69.
- Iturralde-Vinent, M.A. (1998a) Introducción a la geología de Cuba. In: *Estudios sobre Geología de Cuba* (Eds G. Furrázola Bermúdez and K. Núñez Cambra), pp. 35–68. Centro Nacional de Información Geológica, La Habana.
- Iturralde-Vinent, M.A. (1998b) Sinopsis de la Constitución Geológica de Cuba. In: *Geología y Metalogénea de Cuba: Una Introducción* (Eds J.C. Melgarejo and J.A. Proenza), *Acta Geol. Hisp.*, **33**, 9–56.
- Jahnert, R.J. and Collins, L.B. (2011) Significance of subtidal microbial deposits in Shark Bay, Australia. *Mar. Geol.*, **286**, 106–111.
- Jahnert, R.J. and Collins, L.B. (2012) Characteristics, distribution and morphogenesis of subtidal microbial systems in Shark Bay, Australia. *Mar. Geol.*, **303–306**, 115–136.
- Jahnert, R.J. and Collins, L.B. (2013) Controls on microbial activity and tidal flat evolution in Shark Bay, Western Australia. *Sedimentology*, **60**, 1071–1099.
- Javor, B.J. and Castenholz, R.W. (1984) Productivity studies of microbial mats, Laguna Guerrero Negro, Mexico. In: *Microbial Mats-Stromatolites* (Ed. Y. Cohen, R.W. Castenholz and H.O. Halvorsen), pp. 149–170. Allan R. Liss, New York.
- Kahle, C.F. (1977) Origin of Subaerial Holocene Calcareous Crusts: role of Algae, Fungi and Sparmicritisation. *Sedimentology*, **24**, 413–435.
- Kalkowsky, E. (1908) Oolith und Stromatolith im norddeutschen Buntsandstein. *Z. Deut. Geol. Ges.*, **60**, 68–125.
- Kerr, A.C., Iturralde-Vinent, M.A., Saunders, A.D., Babbs, T.L. and Tarney, J. (1999) A new plate tectonic model of the Caribbean: implications from a geochemical reconnaissance of Cuban Mesozoic volcanic rocks. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **111**, 1581–1599.
- Kjerfve, B. (1994) Coastal Lagoons. In: *Coastal Lagoon Processes* (Ed. B. Kjerfve), Elsevier Oceanography Series, **60**, pp. 1–8. Elsevier, Amsterdam.
- Kjerfve, B., Schettini, C.A.F., Knoppers, B., Lessa, G. and Ferreira, H.O. (1996) Hydrology and Salt Balance in a Large, Hypersaline Coastal Lagoon: Lagoa de Araruama, Brazil. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **42**, 701–725.
- Klappa, C.F. (1980) Rhizoliths in terrestrial carbonates: classification, recognition, genesis and significance. *Sedimentology*, **27**, 613–629.
- Krause, S., Liebetrau, V., Gorb, S., Sánchez-Román, M., McKenzie, J.A. and Treude, T. (2012) Microbial nucleation of Mg-rich dolomite in exopolymeric substances under anoxic modern seawater salinity: new insight into an old enigma. *Geology*, **40**, 587–590.
- Krumbein, W.E., Cohen, Y. and Shilo, M. (1977) Solar Lake (Sinai). 4. Stromatolitic cyanobacterial mats. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 635–656.
- Krumbein, W., Brehm, U., Gerdes, G., Gorbushina, A., Levit, G. and Palinska, K. (2003) Biofilm, biodietyon, biomat microbialites, oolites, stromatolites geophysiology, global mechanism, parahistology. In: *Fossil and Recent Biofilms* (Eds W. Krumbein, D. Paterson and G. Zavarzin), pp. 1–27. Springer, Dordrecht, the Netherlands.
- Lewis, J.F. and Draper, G. (1990) Geology and tectonic evolution of the northern Caribbean margin. In: *The Caribbean Region* (Eds G. Dengo and J.E. Case), pp. 77–140. Geological Society of America, Boulder, CO.
- Ley, R.E., Harris, J.K., Wilcox, J., Spear, J.R., Miller, S.R., Behout, B.M., Maresca, J.A., Bryant, D.A., Sogin, M.L. and Pace, N.R. (2006) Unexpected diversity and complexity of

- the Guerrero Negro hypersaline microbial mat. *Appl. Environ. Microbiol.*, **72**, 3685–3695.
- van Lith, Y., Warthmann, R., Vasconcelos, C. and McKenzie, J.A. (2003) Sulphate-reducing bacteria induce low-temperature Ca-dolomite and high Mg-calcite formation. *Geobiology*, **1**, 71–79.
- Lovelock, C.E., Ruess, R.W. and Feller, I.C. (2006) Fine root respiration in the mangrove *Rhizophora mangle* over variation in forest stature and nutrient availability. *Tree Physiol.*, **26**, 1601–1606.
- Mann, C.J. and Nelson, W.M. (1989) Microbialitic structures in Stor's Lake, San Salvador Island, Bahama Islands. *Palaos*, **4**, 287–293.
- Martinius, A.W., Elfenbein, C. and Keogh, K.J. (2014) Applying accommodation versus sediment supply ratio concepts to stratigraphic analysis and zonation of a fluvial reservoir. In: *From Depositional Systems to Sedimentary Successions on the Norwegian Continental Margin* (Eds A.W. Martinius, R. Ravnås, J.A. Howell, R.J. Steel and J.P. Wonham), Special Publication Number 46 of the International Association of Sedimentologists, pp. 101–125. Wiley Blackwell, Chichester, UK.
- Marvasi, M., Visscher, P.T. and Casillas-Martinez, L. (2010) Exopolymeric substances (EPS) from *Bacillus subtilis*: polymers and genes encoding their synthesis. *FEMS Microbiol. Lett.*, **313**, 1–9.
- Menéndez-Perez, H., Díaz-Martínez, R., González-de Zayas, R. and González-Fernández, J.A. (2011) Caracterización hidroquímica del Gran Humedal del Norte, Ciego de Ávila, Cuba. *Min. Geol.*, **27**, 15–41.
- Meyerhoff, A.A. and Hatten, C.W. (1968) Diapiric structures in central Cuba. In: *Diairism and Diapirs: AAPG Memoir 8* (Eds J. Braunstein and G.D. O'Brien), pp. 315–357. American Association of Petroleum Geologists, Tulsa.
- Meyerhoff, A.A. and Hatten, C.W. (1974) Bahamas Salient of North America: Tectonic Framework, Stratigraphy, and Petroleum Potential. *AAPG Bull.*, **58**, 1201–1239.
- Milne, G.A. and Peros, M. (2013) Data–model comparison of Holocene sea-level change in the circum-Caribbean region. *Global Planet. Change*, **107**, 119–131.
- Multer, H.G. and Hoffmeister, J.E. (1968) Subaerial Laminated Crusts of the Florida Keys. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **79**, 183–192.
- Pages, A., Welsh, D.T., Teasdale, P.R., Grice, K., Vacher, M., Bennett, W.W. and Visscher, P.T. (2014) Diel fluctuations in solute distributions and biogeochemical cycling in a hypersaline microbial mat from Shark Bay, WA. *Mar. Chem.*, **167**, 102–112.
- Pardo, G. (1975) Geology of Cuba. In: *The Ocean Basins and Margins, v. 3: The Gulf of Mexico and the Caribbean* (Eds A.E. Nairn and F.G. Stehli), pp. 553–615. Plenum Press, New York.
- Pardo, G. (2009) *Geology of Cuba*. American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, 73 pp.
- Paull, C.K., Neumann, A.C., Bebout, B., Zabielski, V. and Showers, W. (1992) Growth rate and stable isotopic character of modern stromatolites from San Salvador, Bahamas. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **95**, 335–344.
- Perkins, R.D., Dwyer, G.S., Rosoff, D.B., Fuller, J., Baker, P.A. and Lloyd, R.M. (1994) Salina sedimentation and diagenesis: West Caicos Island, British West Indies. In: *Dolomites: A Volume in Honour of Dolomieu* (Eds B. Purser, M.E. Tucker and D. Zenger), pp. 35–54. Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK.
- Peros, M.C., Reinhardt, E.G. and Davis, A.M. (2007) A 6000-year record of ecological and hydrological changes from Laguna de la Leche, north coastal Cuba. *Quatern. Res.*, **67**, 69–82.
- Perry, T.D., Klepac-Ceraj, V., Zhang, X.V., McNamara, C.J., Polz, M.F., Martin, S.T., Berke, N. and Mitchell, R. (2005) Binding of harvested bacterial exopolymers to the surface of calcite. *Environ. Sci. Technol.*, **39**, 8770–8775.
- Pierre, C., Ortlieb, L. and Person, A. (1984) Supratidal evaporitic dolomite at Ojo de Liebre Lagoon; mineralogical and isotopic arguments for primary crystallization. *J. Sed. Res.*, **54**, 1049–1061.
- Potts, M. (1999) Mechanisms of desiccation tolerance in cyanobacteria. *Eur. J. Phycol.*, **34**, 319–328.
- Read, J.F. (1976) Calcretes and their distinction from stromatolites. In: *Stromatolites* (Ed. M.R. Walter), *Developments in Sedimentology*, pp. 55–71. Elsevier, Amsterdam.
- Reid, R.P., Macintyre, I.G. and Post, J.E. (1992) Micritized skeletal grains in northern Belize Lagoon; a major source of Mg-calcite mud. *J. Sed. Res.*, **62**, 145–156.
- Reid, R.P., Macintyre, I.G. and Steneck, S.R. (1999) A microbialite/algal-ridge fringing reef complex, Highborne Cay, Bahamas. *Atoll Res. Bull.*, **465**, 1–18.
- Reid, R.P., Visscher, P.T., Decho, A.W., Stolz, J.F., Bebout, B.M., Dupraz, C., Macintyre, I.G., Paerl, H.W., Pinckney, J.L., Prufert-Bebout, L., Steppe, T.F. and Des Marais, D.J. (2000) The role of microbes in accretion, lamination and early lithification of modern marine stromatolites. *Nature*, **406**, 989–992.
- Reid, R.P., James, N.P., Macintyre, I.G., Dupraz, C.P. and Burne, R.V. (2003) Shark Bay stromatolites: microfabrics and reinterpretation of origins. *Facies*, **49**, 299–324.
- Revsbech, N. and Jørgensen, B. (1986) Microelectrodes: their use in microbial ecology. In: *Advances in Microbial Ecology* (Ed. K.C. Marshall), *Adv. Microb. Ecol.*, **9**, 293–352. Springer US.
- Riding, R. and Tomás, S. (2006) Stromatolite reef crusts, Early Cretaceous, Spain: bacterial origin of in situ-precipitated peloid microspar? *Sedimentology*, **53**, 23–34.
- Rodríguez-Rodríguez, M. (2007) Hydrogeology of ponds, pools, and playa-lakes of southern Spain. *Wetlands*, **27**, 819–830.
- Sarmiento, G. and Monasterio, M. (1975) A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of Savanna Ecosystems in Tropical America. In: *Tropical Ecological Systems* (Eds F. Golley and E. Medina), *Ecol. Stud.*, **11**, 223–250. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Schlesinger, W.H. (1985) The formation of caliche in soils of the Mojave Desert, California. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **49**, 57–66.
- Schneider, D., Reimer, A., Reitner, J. and Daniel, R. (2013) Phylogenetic Analysis of a Microbialite-Forming Microbial Mat from a Hypersaline Lake of the Kiritimati Atoll, Central Pacific. *PLoS ONE*, **8**, 1–14.
- Scott, D.B., Medioli, Franco.S. and Schafer, C.T. (2001) *Monitoring in Coastal Environments Using Foraminifera and Thecamoebian Indicators*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Seong-Joo, L., Browne, K. and Golubic, S. (2000) On Stromatolite Lamination. In: *Microbial Sediments* (Eds R. Riding and S. Awramik), pp. 16–24. Springer, Berlin, Heidelberg.

- Shapiro, R.S.** (2000) A comment on the systematic confusion of thrombolites. *Palaios*, **15**, 166–169.
- Simone, L.** (1980) Ooids: a review. *Earth Sci. Rev.*, **16**, 319–355.
- Stal, L.J.** (1991) The metabolic versatility of the mat-building cyanobacteria *Microcoleus chthonoplastes* and *Oscillatoria limosa* and its ecological significance. *Algol. Stud.*, **64**, 453–467.
- Stal, L.J., van Gernerden, H. and Krumbein, W.E.** (1985) Structure and development of a benthic marine microbial mat. *FEMS Microbiol. Lett.*, **31**, 111–125.
- Tarhan, L.G., Planavsky, N.J., Laumer, C.E., Stolz, J.F. and Reid, R.P.** (2013) Microbial mat controls on infaunal abundance and diversity in modern marine microbialites. *Geobiology*, **11**, 485–497.
- Theisen, C.H., Sumner, D.Y., Mackey, T.J., Lim, D.S.S., Brady, A.L. and Slater, G.F.** (2015) Carbonate fabrics in the modern microbialites of Pavilion Lake: two suites of microfibrils that reflect variation in microbial community morphology, growth habit, and lithification. *Geobiology*, **13**, 357–372.
- Vasconcelos, C., McKenzie, J.A., Bernasconi, S., Grujic, D. and Tiens, A.J.** (1995) Microbial mediation as a possible mechanism for natural dolomite formation at low temperatures. *Nature*, **377**, 220–222.
- Vasconcelos, C., Warthmann, R., McKenzie, J.A., Visscher, P.T., Bittermann, A.G. and van Lith, Y.** (2006) Lithifying microbial mats in Lagoa Vermelha, Brazil: Modern Precambrian relics? *Sed. Geol.*, **185**, 175–183.
- Visscher, P.T. and Stolz, J.F.** (2005) Microbial mats as bioreactors: populations, processes, and products. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **219**, 87–100.
- Visscher, P.T., Beukema, J. and van Gernerden, H.** (1991) In situ characterization of sediments: Measurements of oxygen and sulfide profiles with a novel combined needle electrode. *Limnology and Oceanography*, **36**, 1476–1480.
- Visscher, P.T. and van Gernerden, H.** (1991) Production and consumption of dimethylsulfoniopropionate in marine microbial mats. *Appl. Environ. Microbiol.*, **57**, 3237–3242.
- Visscher, P.T. and van Gernerden, H.** (1993) Sulfur cycling in laminated marine microbial ecosystems. In: *Biogeochemistry of Global Change* (Ed. R. Oremland), pp. 672–690. Springer US, New York.
- Visscher, P.T., Reid, R.P., Bebout, B.M., Hoefft, S.E., Macintyre, I.G. and Thompson, J.A.** (1998) Formation of lithified micritic laminae in modern marine stromatolites (Bahamas); the role of sulfur cycling. *Am. Mineral.*, **83**, 1482–1493.
- Visscher, P.T., Dupraz, C., Braissant, O., Gallagher, K.L., Glunk, C., Casillas, L. and Reed, R.E.S.** (2010) Biogeochemistry of carbon cycling in hypersaline mats: linking the present to the past through biosignatures. In: *Microbial Mats* (Eds J. Seckbach and A. Oren), Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology, **14**, 443–468. Springer, Dordrecht, the Netherlands.
- Ward, W.C.** (1975) Petrology and diagenesis of carbonate eolianites of northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. In: *Belize Shelf: Carbonate Sediments, Clastic Sediments and Ecology* (Eds K.F. Wantland and W.C. Pusey III), *AAPG Stud. Geol.*, 500–571. American Association of Petroleum Geologists, Tulsa.
- Warren, J.K.** (2006) *Evaporites: Sediments, Resources and Hydrocarbons*. Springer, New York, 1035 pp.
- Warthmann, R., Vasconcelos, C., Sass, H. and McKenzie, J.** (2005) *Desulfovibrio brasiliensis* sp. nov., a moderate halophilic sulfate-reducing bacterium from Lagoa Vermelha (Brazil) mediating dolomite formation. *Extremophiles*, **9**, 255–261.
- White, B.** (1995) An imprint of Holocene transgression in Quaternary carbonate eolianites on San Salvador Island, Bahamas. In: *Terrestrial and Shallow Marine Geology of the Bahamas and Bermuda* (Eds H.A. Curran and B. White), **300**, 125–138. Geological Society of America, Boulder, CO.
- Wright, V.P.** (1990) Syngenetic Formation of Grainstones and Pisolites from Fenestral Carbonates in Peritidal Settings: DISCUSSION. *J. Sed. Res.*, **60**, 309–311.
- Wright, V.P. and Tucker, M.E.** (1991) Calcretes: an introduction. In: *Calcretes* (Eds V.P. Wright and M.E. Tucker), Reprint Series Volume 2 of the International Association of Sedimentologists, pp. 380. Blackwell Scientific Publications.
- Wright, V.P., Platt, N.H. and Wimbledon, W.A.** (1988) Biogenic laminar calcretes; evidence of calcified root-mat horizons in paleosols. *Sedimentology*, **35**, 603–620.
- Zabielski, V.P.** (1991) *The Depositional History of Storr's Lake San Salvador Island, Bahamas*. PhD Thesis, University of North Carolina, Chapel Hill.

Manuscript received 1 May 2015; revision accepted 15 October 2015

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Figure S1. Thin-section image of the microfibrils in Layers B and C of (A) a Hemispheroid and (B) a Terrace (see Table 2 for macrofabric details). Horizontal laminations and orientations of cyanobacteria filaments are visible in Layer B of panel (A). (C) Detail of peloid-dominated laminae showing a micro-columnar microstructure in Layer C. (D) Detail of bioclastic-dominated laminae, composed of miliolids and bioclasts trapped in microbial mat in Layer C. (E) Transmitted, (F) crossed-polarized, and (G) fluorescent lights images of Layer B showing microbial filaments (yellow arrows) and microbially-mediated cementation (white arrows).

Figure S2. Mineralizing microbial macrofabrics. (A) small and large Isolated Hemispheroids. (B) Snake-like Hemispheroids. (C) Large Hemispheroids showing a patchy distribution. (D) Section of a large Linked Hemispheroid, in which Layer B covers a bioclastic-rich sand (F4c, see Table 4 for details). (E) Isolated Patches located a few centimetres in front of the Terrace. (F) Distribution and orientation of the Terraces in the south-western part of the lagoon, facing the main wind direction. (G) Detail of a channel, which is partially connecting the easternmost lagoon studied here and its western neighbour (see location in Fig. 2D).

Figure S3. Morphological comparison between the Cayo Coco lagoonal network (A) and several lakes and ponds developed in aeolian interdune depressions on

San Salvador Island, Bahamas (B and C). The scale for the three aerial photographs (provided by Flashearth and Google Earth) is 1 km. (D) Location of the aerial images A, B and C, and panel E section. (E) Section in aeolian grainstones (high-angle cross-strati-

fications) cropping out on the Atlantic shore of Cayo Coco, a few kilometres from the Cayo Coco lagoonal network and at a similar altitude.

Appendix S1. Bioclastic accumulation descriptions

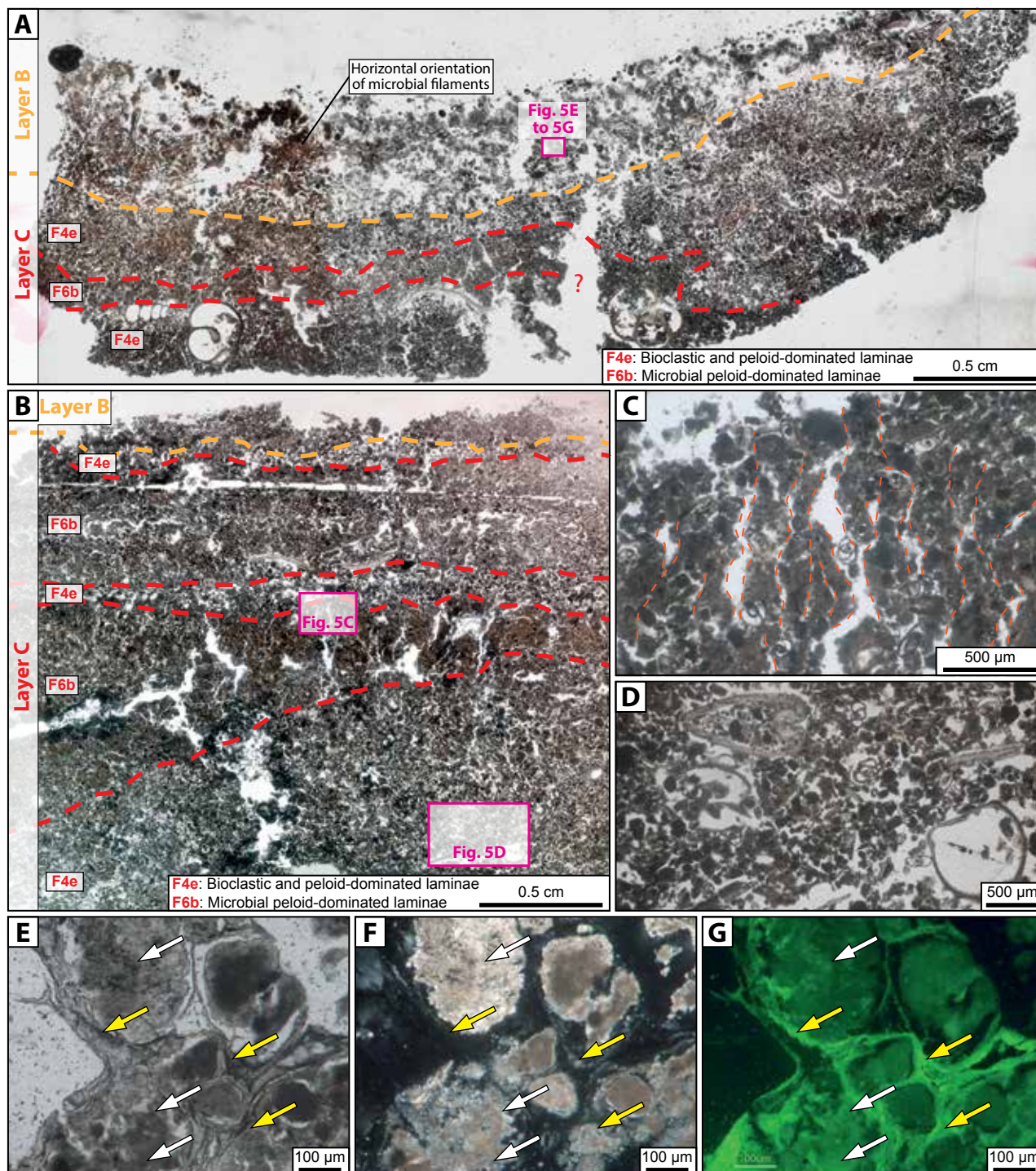


Fig. S1. Thin-section image of the microfibrils in Layers B and C of (A) a Hemispheroid and (B) a Terrace (see Table 2 for macrofabric details). Horizontal laminations and orientations of cyanobacteria filaments are visible in the layer B of panel (A). (C) Detail of peloids-dominated laminae showing a micro-columnar microstructure in Layer C. (D) Detail of bioclastic-dominated laminae, composed of miliolids and bioclasts trapped in microbial mat in Layer C. (E) Transmitted, (F) crossed-polarized, and (G) fluorescent lights images of Layer B showing microbial filaments (yellow arrows) and microbially-mediated cementation (white arrows).

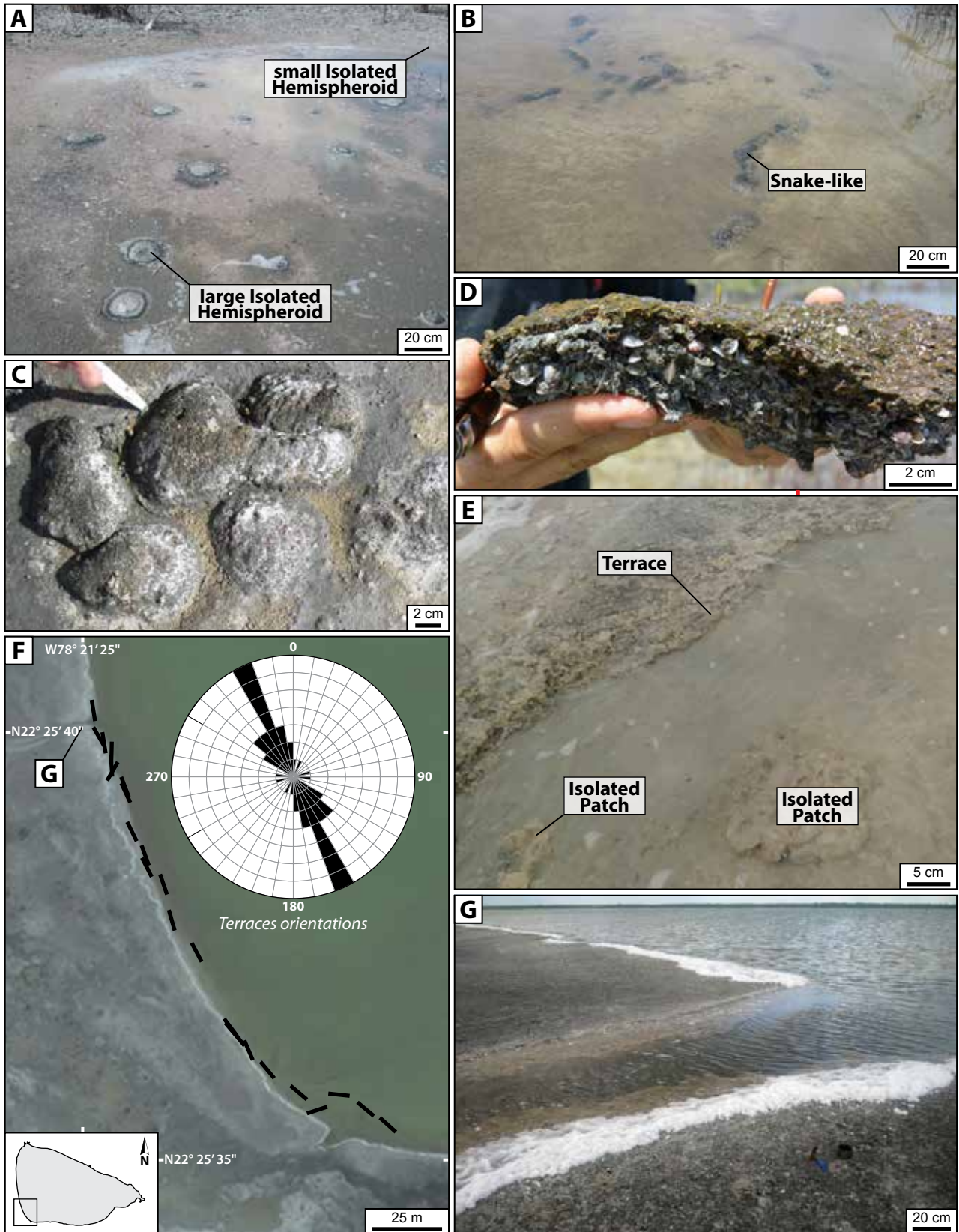


Fig. S2. Mineralizing microbial macrofabrics. (A) small and large Isolated Hemispheroids. (B) Snake-like hemispheroids. (C) Large Hemispheroids showing a patchy distribution. (D) Section of a large Linked Hemispheroid, in which Layer B covers a bioclastic-rich sand (F4c, see Table 4 for details). (E) Isolated Patches located a few centimetre in front of the Terrace. (F) Distribution and orientation of the Terraces in the south-western part of the lagoon, facing the main wind direction. (G) Detail of a channel, which is partially connecting the easternmost lagoon studied here and its western neighbour (see location in Fig. 2D).

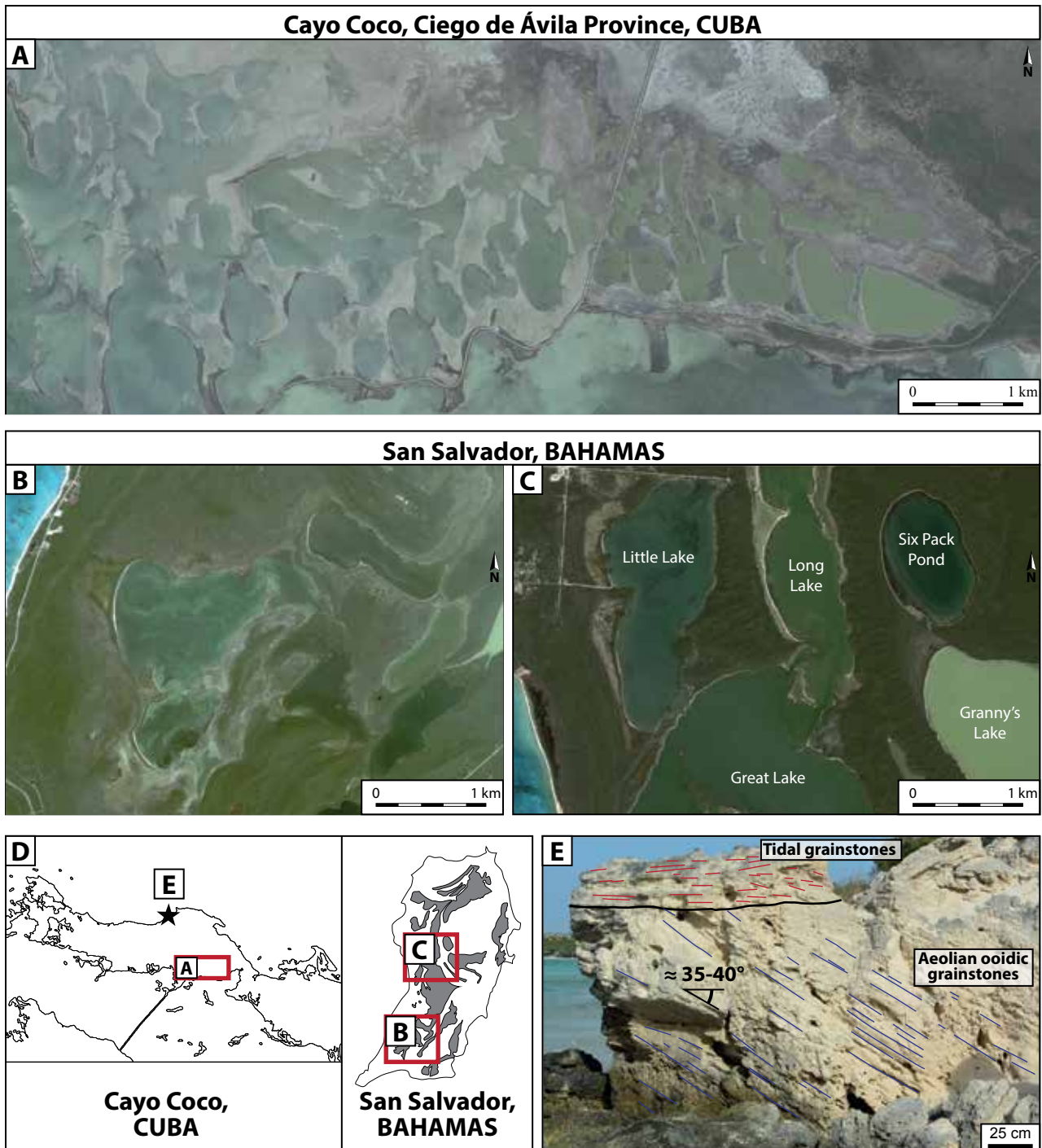


Fig. S3. Morphological comparison between the Cayo Coco lagoonal network (A) and several lakes and ponds developed in eolian interdune depressions on San Salvador Island, Bahamas (B and C). The scale for the three aerial photographs (provided by Flashearth and Google Earth) is 1 km. (D) Location of the aerial images A, B and C, and panel E section. (E) Section in eolian grainstones (high-angle cross-stratifications) outcropping on the Atlantic shore of Cayo Coco, a few kilometres from the Cayo Coco lagoonal network and at a similar altitude

SUPPORTING INFORMATION

1- Bioclastic accumulations descriptions.

External controls on the distribution, fabrics and mineralization of modern microbial mats in a coastal hypersaline lagoon, Cayo Coco (Cuba)

ANTHONY BOUTON*, EMMANUELLE VENNIN*, AURÉLIE PACE†, RAPHAËL BOURILLOT†, CHRISTOPHE DUPRAZ‡, CHRISTOPHE THOMAZO*, ARNAUD BRAYARD*, GUY DÉSAUBLIAUX§ and PIETER T. VISSCHER¶

*Laboratoire Biogéosciences UMR/CNRS 6282, Université de Bourgogne, 6 boulevard Gabriel, Dijon 21000, France (E-mail: anthony.bouton@u-bourgogne.fr)

†Géoresources et Environnement, Ensegid, Institut Polytechnique de Bordeaux, EA 4592, Université de Bordeaux, 1 Allée Daguin, 33607 Pessac, France

‡Department of Geological Sciences, Stockholm University, Svante Arrhenius väg 8, Stockholm, 06269, Sweden

§GDF Suez, Exploration Production International, 1 place Samuel de Champlain, Faubourg de l'Arche, 92930 Paris La Défense Cedex, France

¶Department of Marine Sciences, Center for Integrative Geosciences, University of Connecticut, 1080 Shennecossett Road, Groton, CT 06340, USA

BIOCLASTICS ACCUMULATIONS

Homogeneous bioclast accumulations (F4a; Fig. 13E) form along the shoreline. The lack of a fine matrix and the homogeneity of the grain size suggest deposition under high-energy conditions. The bioclastic accumulations organized in longshore bioclastic bar (F4a), channels (F4b) and washover fans (F4c).

The longshore bioclastic bars, aligning with the prevailing wind direction, were probably formed by wind-induced waves and currents (Bird, 1994). However, the presence of reactivation surfaces indicates a change in hydrodynamic conditions (Collinson, 1970; Dalrymple, 1992). Longshore bars also show curved edges toward land (Fig. 13H) and are crossed by 1-5 m wide channels with m long and cm high terraces perpendicular to the shoreline. The channels are filled with bioclasts (F4) and supply stepping lobes landward (F4b). At the bottom, the channels are often covered by mm thick mineralizing microbial mats (F2a) that stabilize the bioclastic accumulations. F4b deposits differ from the other bioclastic sands by the presence of mud drapings alternating with shells accumulations. These features are characteristics of a tidal flow in a wave-dominated environment (Hubbard, 1979). Metre to several metre-sized, lobe-shaped accumulations (F4c; Table 3) overlay the longshore bars (Fig. 13G). These accumulations are up to 40 cm high and show an erosive base that rests on the bioclastic bars or on the micritic mud (F6). They are arranged with one to several normal graded cm- to dm sized shell beds sequences. The bioclasts observed in these sequences are highly fragmented at the base and preserved as disarticulated shells at the top. These structures are interpreted as washover fans formed

by sheet flows during tropical storms (Andrews, 1970; Schwartz, 1982; Leatherman & Williams, 1983). Overall, the bioclastic accumulations in the studied lagoon (F4a to F4c) are typical of a wave-dominated dynamic regime with a secondary tidal influence.

Bioclastic accumulations may originate from episodic transport by storms (e.g. during hurricane Sandy in 2012), or developed when marine water conditions prevailed and accumulated during high/strong wind conditions. No living specimens of bivalves or gastropods were found in the lagoon during the course of this study, but they can develop abundantly under marine conditions in Perros Bay.

Control of bioclastic bars on the spatial distribution of the various microbial morphologies: towards the lagoon, microbial mats are dominated by Linked Hemispheroids (Table 2; Fig. 7E and 7F), whereas toward land, Flat microbial mats (Table 2; Fig. 7A) and Isolated Hemispheroids are dominant (Table 2; Fig. 7B and 7C), with some patches of Linked Hemispheroids. In this area, small Linked Hemispheroids are located next to mangrove trees and form polygonal networks with dimensions similar to the desiccation polygons that are present at the border of the lagoon (Fig. 13I).

REFERENCES

- Andrews, P.B. (1970) Facies and genesis of a hurricane-washover fan, St. Joseph Island, Central Texas Coast. Bureau of Economic Geology, University of Texas at Austin, 145 pp.
- Bird, E.C.F. (1994) Physical setting and geomorphology of coastal lagoons. In: Coastal Lagoon Processes (Ed B. Kjerfve), Elsevier Oceanography Series, pp. 9-39. Elsevier,

Amsterdam.

Collinson, J.D. (1970) Bedforms of the Tana River, Norway. *Geografiska Annaler. Series A, Physical Geography*, **52**, 31-56.

Dalrymple, R.W. (1992) Tidal depositional systems. In: *Facies models-response to sea-level changes* (Ed R.G. Walker, and James N.P.), pp. 195-218. Geological Association of Canada, St. John's, Newfoundland, Canada.

Hubbard, D.K., Oertel, G. and Nummedal, D. (1979) The role of waves and tidal currents in the development of

tidal-inlet sedimentary structures and sand body geometry; examples from North Carolina, South Carolina, and Georgia. *Journal of Sedimentary Research*, **49**, 1073-1091.

Leatherman, S.P. and Williams, A.T. (1983) Vertical sedimentation units in a barrier island washover fan. *Earth Surface Processes and Landforms*, **8**, 141-150.

Schwartz, R.K. (1982) Bedform and stratification characteristics of some modern small-scale washover sand bodies. *Sedimentology*, **29**, 835-849.

Partie III**Distribution, source et potentiel de préservation de la matière organique totale dans une lagune côtière hypersalée, Cayo Coco, Cuba**

La troisième et dernière partie de ce chapitre a pour objectif de caractériser la matière organique au sein du réseau lagunaire de Cayo Coco. Le potentiel de lithification, et donc de préservation, des tapis microbiens de Cayo Coco étant restreint, l'analyse de la matière organique est envisagée pour déterminer si le signal microbien peut être tout de même préservé sous cette forme dans l'enregistrement sédimentaire.

Cette étude s'inscrit dans le cadre de cette thèse ainsi que dans les travaux de Master 1 de Maxime Jaubert (2014-2015) et de Fabien Garcia (2015-2016). Ce travail est basé sur des analyses géochimiques et élémentaires (^{13}C , ^{15}N , TOC, TN, ratio atomique TOC/TN) effectuées sur des carottes prélevées à différentes positions dans la lagune la plus orientale du réseau. Après avoir déterminé les sources potentielles de matière organique (mangrove, les différents types de tapis microbien), leurs signaux isotopiques et élémentaires seront comparés avec l'enregistrement des carottes pour déterminer quel type de matière organique est préservé dans les sédiments. Les résultats obtenus au cours de ce travail ont conduit à :

- (1) Discriminer l'origine de matière organique présente dans l'enregistrement sédimentaire de la lagune.
- (2) Discuter l'évolution de ce signal organique avec la profondeur et de proposer des mécanismes pouvant l'influencer.
- (3) Discuter de la préservation du signal microbien à travers la matière organique, là où la lithification est négligeable.

1. Introduction

Cette partie porte sur la caractérisation de la matière organique (M.O.) dans et à proximité de la lagune de Cayo Coco. Plusieurs sources de M.O. peuvent être contraintes et sont issues en majorité des végétaux et des tapis microbiens. Ces différentes sources de M.O. ont été caractérisées en utilisant plusieurs outils isotopiques et élémentaires (^{13}C , ^{15}N , TOC, TN, TOC/TN). Gontharet *et al.* (2014) ont montré que la contribution et l'importance des M.O. permettent d'appréhender les mécanismes de préservation de la M.O. et leur rôle dans les cycles biogéochimiques. La capacité des tapis microbiens à minéraliser dépend de facteurs internes et externes (fluctuation période d'immersion et d'émersion, bilan hydro négatif, alcalinité, carbone organique dissous (DOC), etc.), tels que la circulation des eaux, la bathymétrie, la salinité et la température, mais aussi des diverses activités métaboliques coexistantes dans les tapis microbiens.

La présence d'une importante composante organique dans ces lagunes nous invite à nous questionner quant à la contribution relative des sources potentielles de M.O., aux modalités de transformation et au potentiel de préservation dans le registre fossile de cette M.O. L'importante productivité microbienne de surface dans la lagune est-elle préservée dans le registre sédimentaire ?

Dans cette partie, les différents protocoles analytiques utilisés seront décrits. Les résultats obtenus feront l'objet d'une discussion préliminaire. Les principaux résultats et les analyses ont été réalisés par Maxime Jaubert et Fabien Garcia sous la supervision d'Olivier Mathieu (MC UBFC).

2. Matériel et méthodes

Les prélèvements et les échantillons étudiés dans cette partie ont été positionnés sur la Figure I-6 illustrant la répartition des principaux faciès (Bouton *et al.*, 2016).

Les échantillons ont été prélevés aux mois de janvier 2013 et juillet 2014 pendant les périodes de saison sèche et humide, respectivement. Des échantillons de sol (T1-1, CC15-4, CC15-13 et CC15-15, Tableau I-1), de végétaux (T1-1 > 2 mm, CC15-3, CC15-6 et CC15-18, Tableau I-1) de tapis microbiens minéralisés (CC15-7, CC15-8, CC15-9, CC15-12, C15-24, CC15-25, CC15-26 et CC15-

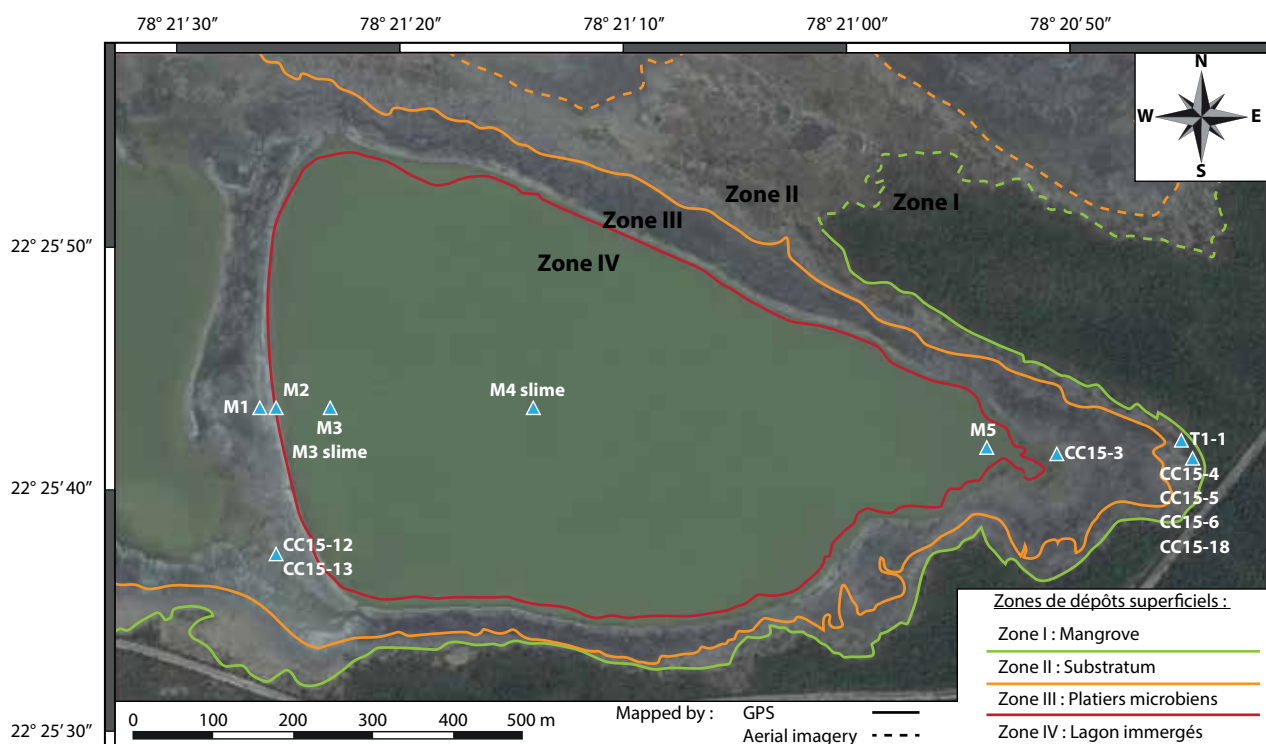


Figure I-6. Environnements de dépôts (quatre zones) et position des sites d'échantillonnage dans la lagune la plus orientale du réseau lagunaire de Cayo Coco. Les coordonnées et caractéristiques des différents échantillons prélevés sont décrits dans le Tableau I-1.

27, Tableau I-1) et non minéralisés (M3 et M4 Slime, Tableau I-1) et plusieurs carottes (M1, M2, M3 et M5, Tableau I-1) ont été prélevés à l'est du CCLN dans les différents environnements de dépôt caractérisés précédemment (Figure I-6). Les carottes M1, M2 et CC15-12 ont été prélevés à la limite entre les Zones III et IV (Figure I-6). Les carottes M3, M4 et M5 ont été échantillonnées à différents endroits de la Zone IV caractérisés par des conditions hypersalines différentielles (Figure I-6). Des prélèvements ont également été réalisés dans la colonne d'eau, mais seules des mesures de pH, de conductivité et élémentaires sont disponibles dans le cadre de cette analyse préliminaire.

2.1. Échantillonnage et préparation

Après récolte des échantillons sur le terrain, ces derniers ont ensuite été stockés au réfrigérateur 4°C en attendant les futures analyses en laboratoire. Après prélèvements des différents intervalles sur les carottes, les échantillons ont été séchés à l'étuve à 42°C et fractionnés en vue des analyses isotopiques et élémentaires.

Tableau I-1. Position et description des différents échantillons analysés au cours de cette partie.

Échantillons	Latitude (N)	Longitude (O)	Zone(s) du prélèvement	Description(s)	
T1-1	22°25'41,7	78°20'44,9	Zone I	Sols	Sol présentant des fragments végétaux dans la fraction granulométrique supérieure à 2 mm.
CC15-4	22°25'41,1	78°20'44,4	Zone I		Sol présentant des lamelles microbiennes prélevé dans la zone I émergée.
CC15-5	22°25'41,1	78°20'44,4	Zone I		Sol présentant fragments végétaux (racines et branches) prélevé dans la zone I émergée.
CC15-13	22°25'36,9	78°21'25,4	Zone I		Sol prélevé dans la zone I émergée.
CC15-6	22°25'41,1	78°20'44,4	Zone I-II	Végétaux	Végétaux de type mangrove (<i>Avicennia germinans</i> ou <i>Rhizophora mangle</i> généralement).
CC15-18	22°25'41,1	78°20'44,4	Zone I-II		
CC15-3	22°25'41,1	78°20'51,0	Zone III		
CC15-12	22°25'36,9	78°21'25,4	Zone III	Tapis microbien minéralisé	Tapis microbien minéralisé présentant un passage entre un niveau microbien à cyanobactéries au sommet de la carotte à des niveaux microbiens à métabolisme anaérobie. Niveau plus micritique à la base de la carotte.
M3 Slime	22°25'43,2	78°21'23,7	Zone IV	Tapis microbiens non-minéralisés	Tapis microbiens immergés non minéralisés et non consolidés.
M4 Slime	22°25'43,1	78°21'15,0	Zone IV		
M1	22°25'43,2	78°21'25,7	Zone III	Carottes	Tapis microbiens minéralisés dans les premiers cm de la carotte et passage à une boue micritique à bioclastes et agrégats microbiens non consolidés jusqu'à la base de la carotte. Tapis microbiens non minéralisés à texture gélatineuse se développant dans les vides cryptiques vers 13 cm de profondeur.
M2	22°25'43,2	78°21'25,3	Zone III-IV		Tapis microbiens non minéralisés non consolidés inclus dans une matrice carbonatée bioclastique dans le premier cm de la carotte. Boue micritique à bioclastes et agrégats microbiens non consolidés présentant des niveaux plus réducteurs vers 9 cm de profondeur. Tapis microbiens minéralisés lamellaires vers 5,8-6,4 et 6,8-7,1 cm de profondeur.
M3	22°25'43,2	78°21'23,7	Zone IV		Agrégats microbiens à texture gélatineuse non consolidés dans les 2 premiers cm de la carotte et passage à une boue micritique à bioclastes et agrégats microbiens non consolidés. Accumulation bioclastique à la base de la carotte.
M5	22°25'41,5	78°20'53,6	Zone IV		Agrégats microbiens à texture gélatineuse non consolidés puis passage à des niveaux microbiens à métabolismes anaérobies dans les 3 premiers cm de la carotte. Boue carbonatée à bioclastes et passage à un sable bioclastique à bivalves désarticulés et fragmentés à la base de la carotte.

Remarque : Des pertes de masse ont été observées après pesée entre la partie non fractionnée et les différentes fractions obtenues après lavages et séchages. La présence d'une grande quantité de sels associée aux conditions hypersalines du CCLN pourrait expliquer ces différences. En effet, le sel contenu dans les échantillons pourrait être dissous dans l'eau de rinçage et perdu lors de l'élimination de ce surnageant. Des mesures de la conductivité de l'eau de lavage (eau ultra pure milliQ) utilisée lors des fractionnements granulométriques ont permis de souligner la présence de ce sel et d'estimer la perte de poids liée à cette dissolution entre les différentes fractions granulométriques.

Une analyse microscopique a été réalisée avant un broyage fin au mortier en agate permettant une homogénéisation des différentes fractions granulométriques (supérieur à 2 mm, 200-2000 μm et 0-200 μm). Les échantillons ont ensuite été stockés dans des piluliers en verre pour analyses géochimiques.

Des prélèvements d'eau ont également été réalisés à plusieurs endroits du CCLN dans le but de déterminer le pH, la conductivité, la composition chimique et la signature isotopique et élémentaire des particules en suspension : phytoplancton d'eau de mer, d'eau douce ou fragments végétaux de plantes terrestres (e.g. mangrove, palétuviers). Les échantillons ont été collectés dans des fioles en verre et stockés au réfrigérateur 4°C.

2.2. Protocoles analytiques : isotopique et élémentaire

Les analyses isotopiques et élémentaires ont été réalisées dans le laboratoire Biogéoscience de l'Université de Bourgogne. Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$, $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$, TOC, TN et le ratio atomique TOC/TN ont été déterminés sur les échantillons prélevés sur les carottes M1 à M5, sur les sols, les végétaux et sur les tapis microbiens échantillonnés.

Avant les analyses, 2 g de chaque échantillon a été décarbonaté avec de l'HCl 2N pour éliminer la fraction inorganique du carbone. Le pourcentage de carbonate inorganique a été estimé par bilan de masse. Une série de lavages par centrifugation (15 min, 5000 tours.min⁻¹) a ensuite été réalisée jusqu'à atteindre un pH équivalent à celui de l'eau ultra pure utilisée pour les lavages. Les résidus insolubles obtenus ont ensuite été séchés à l'étuve à 60°C, broyés finement et stockés dans des piluliers en verre pour les analyses géochimiques.

Une petite quantité de chaque poudre décarbonatée (environ 2 g pour les boues micritiques, 2 g pour les tapis microbiens et 8 g pour les sols) a été transférée dans des capsules en étain 5 mm x 9 mm et analysée par EA-IRMS (Elemental Analysis-Isotope Ratio Mass Spectrometry). Pour vérifier la reproductibilité externe des résultats, un triplica a été réalisé pour chaque échantillon.

Les compositions isotopiques en carbone et en azote ont été exprimées en ‰ (partie pour mille) comme la différence relative entre le rapport isotopique de l'échantillon et le rapport isotopique d'un standard (Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) pour le carbone et AIR pour l'azote, d'après [Gontharet *et al.*, 2014](#)) :

$$\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N} = \left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 1000$$

avec R_{sample} = ratio isotopique de l'échantillon ; R_{standard} = ratio isotopique du standard ; $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ et ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$. La reproductibilité externe des analyses est meilleure que $\pm 0,15$ ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et $\pm 0,2$ ‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$.

Les compositions élémentaires en carbone (TOC) et en azote (TN) ont été exprimées en pourcentage massique (wt. %) en se reportant à la masse de l'échantillon fractionné (NaCl exclue) avant décarbonatation. Le ratio TOC/TN a ensuite été multiplié par 0.86 ($\text{MC (g.mol}^{-1}) / \text{MN (g.mol}^{-1})$) pour obtenir le ratio atomique TOC/TN ([Gontharet *et al.*, 2014](#)).

3. Caractérisation microscopique

Les observations microscopiques ont révélé la présence de pyrite tapissant les organismes microbenthiques ou les grains carbonatés. CCLN présente des conditions favorables à l'installation de communautés microbiennes dont certaines pourraient contribuer à la formation de pyrite primaire grâce au métabolisme de sulfato-réduction. La présence de pyrite en profondeur dans certaines carottes est attendue puisque le confinement du lagon entraîne le dépôt de sédiments à granulométrie fine, en condition suboxique à anoxique, permettant la préservation de la matière organique, mais aussi de la pyrite. De plus la fraction fine peut jouer un rôle de barrière de perméabilité pour empêcher l'oxydation. Des analyses complémentaires ont donc été réalisées pour confirmer la présence de pyrite primaire par des observations en Microscope Electronique à Balayage (MEB), Diffraction aux Rayons X (DRX) et l'extraction des sulfures par chimie en solution. La méthode d'extraction des sulfures consiste à convertir la pyrite (FeS_2) en sulfure d'hydrogène (H_2S) réagissant avec le nitrate d'argent (AgNO_3) pour former un précipité de sulfure d'argent (Ag_2S ; [Mozer, 2010](#)).

Les échantillons proviennent de tapis microbiens minéralisés échantillonnés principalement à la limite entre les Zones III et IV (Figure I-6). Des lames minces ont été réalisées sur les échantillons CC15-7, CC15-8, CC15-9, CC15-24, CC15-25, CC15-26 et CC15-27 afin d'exciter les pigments photosynthétiques des cyanobactéries sous microscope à épifluorescence.

Les tapis microbiens minéralisés ont également été prélevés dans la carotte M2 (5,8-6,4 et 6,8-7,1 cm) et ont été déshydratés progressivement dans des bains d'éthanol 15, 30, 50, 70, 90 puis 99 % et plongés dans des bains résine – éthanol en proportion 1:2, 2:1 puis résine pure. L'ajout de catalyseur en l'absence d'oxygène permet la polymérisation de la résine. Des découpes très fines du matériel ont ensuite été réalisées pour observer les échantillons sous un microscope à épifluorescence.

4. Résultats

Les résultats des analyses dans cette partie sont présentés sur les Figure I-7 Figure I-8 Figure I-9 synthétisés dans le Tableau I-2.

4.1. Distribution des échantillons dans les différents environnements de la lagune.

Les différents échantillons proviennent essentiellement des Zones I, II et III (Figure I-6), riches en tapis microbiens minéralisés et de la Zone IV (Figure I-6) où les tapis microbiens sont non minéralisés. Ces zones et leurs tapis microbiens ont été décrits par Bouton *et al.* (2016).

- **Zone I** : les prélèvements dans cette zone concernent les végétaux et plus particulièrement des palétuviers. La végétation est composée majoritairement de *Avicennia germinans* (mangrove noire) et de *Rhizophora mangle* (mangrove rouge). Les sols autour de ces végétaux proviennent en grande partie de leur décomposition.
- **Zones II et III** : les prélèvements des carottes M1 et CC15-12 à la transition des Zones III et IV périodiquement immergée (Figure I-6) ont permis de caractériser la présence de tapis microbiens en cours de minéralisation dans les premiers cm (Figure I-7). Le sommet des carottes M1 et

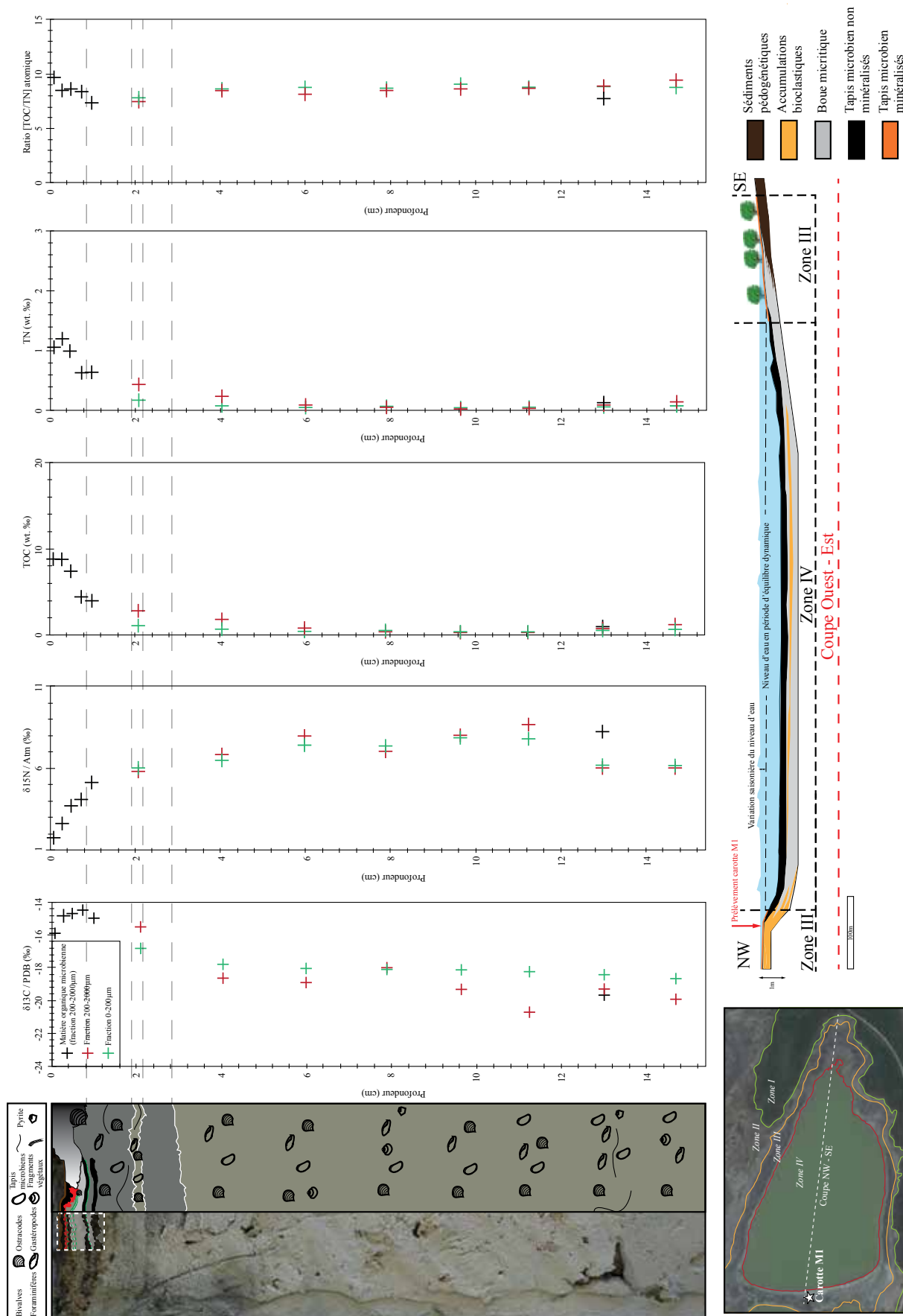


Figure I-7. Carotte M1 (Zone III - secteur ouest). Variations des différents proxys géochimiques analysés au cours de ce travail : le $\delta^{13}C_{org}$, le $\delta^{15}N$, le carbone organique total (TOC), l'azote total (TN) et le ratio atomique [TOC/TN].

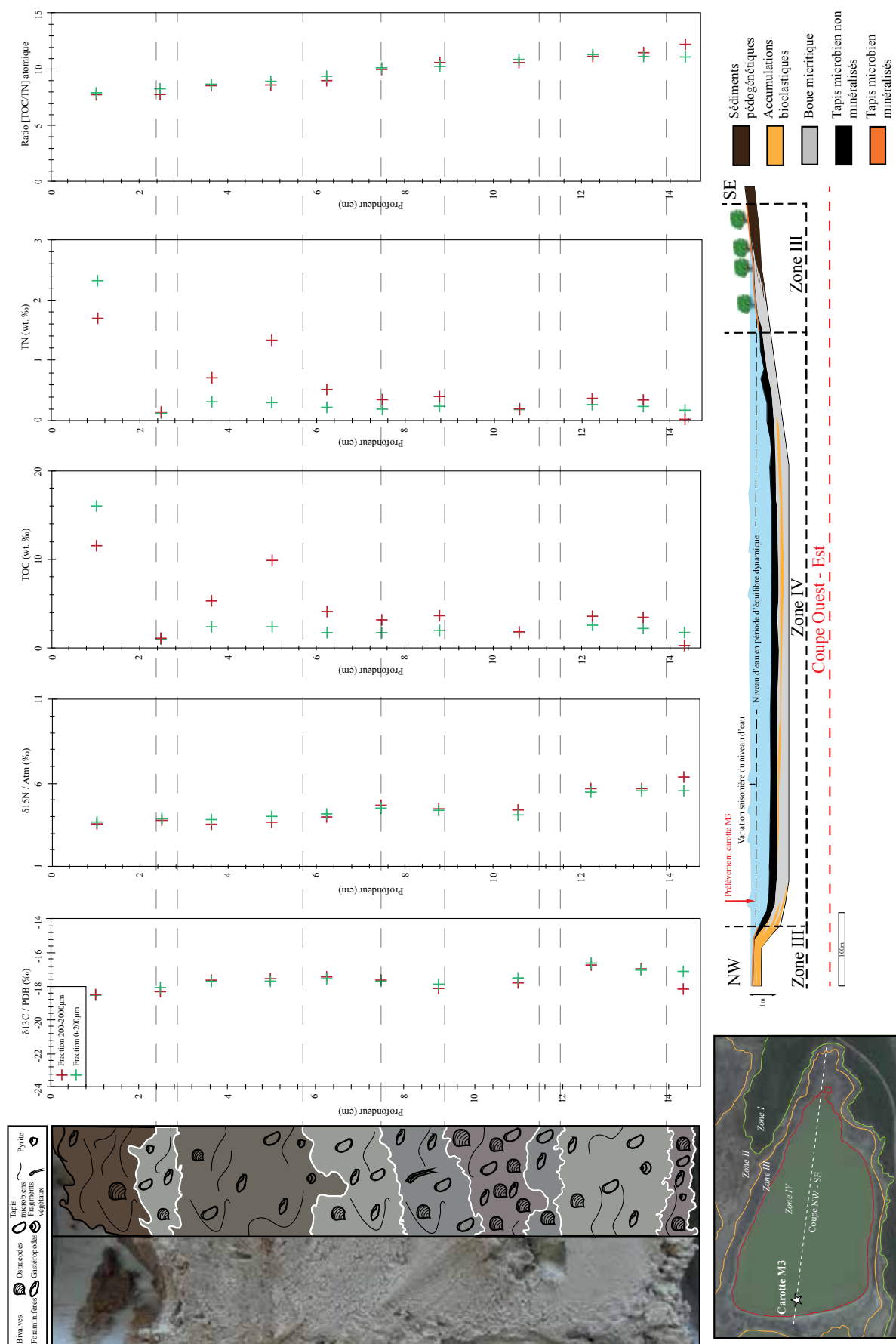


Figure I-8. Carotte M3 (Zone IV - secteur ouest). Variations avec la profondeur des différents proxys géochimiques analysés au cours de ce travail : le $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$, le $\delta^{15}\text{N}$, le carbone organique total (TOC), l'azote total (TN) et le ratio atomique [TOC/TN].

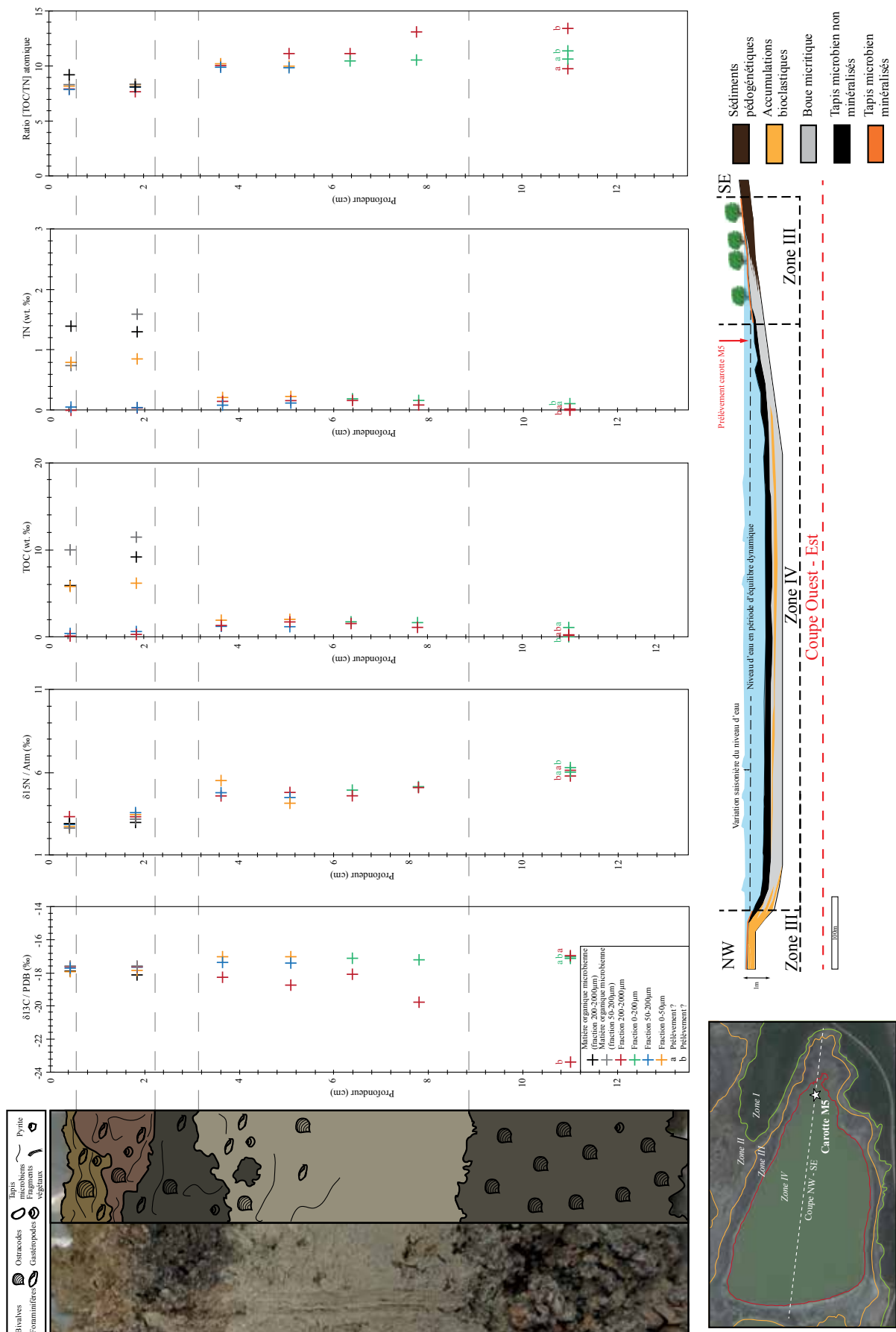


Figure I-9. Carotte M5 (Zone IV - secteur est). Variations avec la profondeur des différents proxys géochimiques analysés au cours de ce travail : le $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$, le $\delta^{15}\text{N}$, le carbone organique total (TOC), l'azote total (TN) et le ratio atomique [TOC/TN].

CC15-1 montre un tapis microbien d'épaisseur millimétrique à texture gélatineuse sans indice de minéralisation. La texture gélatineuse de cette couche semble être directement induite par la matrice organique EPS produite par les bactéries du tapis microbien (Bouton *et al.*, 2016). Cette première partie superficielle n'est pas toujours observée. Une couche sous-jacente, très continue à l'échelle de la lagune, présente un début de minéralisation et est métaboliquement active (consommation/production d'O₂ mesuré sur le terrain en utilisant une électrode). Les lamines vertes et rougeâtre discontinues témoignent de la présence de cyanobactéries et de bactéries anoxygéniques phototrophes (Bouton *et al.*, 2016). Ce tapis microbien recouvre une alternance entre des lamines micritisées à bioclastes et des lamines plus sombres cohésives contenant potentiellement d'anciens tapis microbiens minéralisés). Ces enveloppes supérieures recouvrent une boue micritique au contenu bioclastique variable

- **Zone IV et cavités cryptiques de la Zone III** : plusieurs types de tapis microbiens non minéralisés ont été observés respectivement dans la partie immergée pérenne de la lagune (Figure I-8; Figure I-9) et dans les vides cryptiques observés sur certaines carottes (e.g. M1; Figure I-7). Le centre de la lagune et la partie immergée de façon permanente sont caractérisés par un tapis microbien non minéralisé de 1 à 25 cm d'épaisseur. Ce tapis montre un gradient vertical de couleur depuis le gris foncé au gris clair en profondeur (Figure I-10), reflétant probablement une diminution du contenu en M.O. et en sulfures. La partie supérieure du tapis, comme le montre la carotte M3, est gélatineuse, non cohésive et composée d'EPS, en profondeur la floculation augmente au sein du tapis. Ce dernier est décrit dans le détail sur la Figure I-10. Les biofilms cryptiques apparaissent cohésifs dans les cavités du sédiment. Ces biofilms se concentrent dans les cavités sous les tapis minéralisant ou encore dans les cavités laissées vides par les décompositions des racines dans le sédiment boueux.

4.2. Composition isotopique et élémentaire des sources possibles de matières organiques

Le premier objectif des analyses isotopiques vise à caractériser le signal isotopique des différentes sources de M.O. de la lagune. Les contributeurs dominants étant les végétaux et les tapis microbiens,

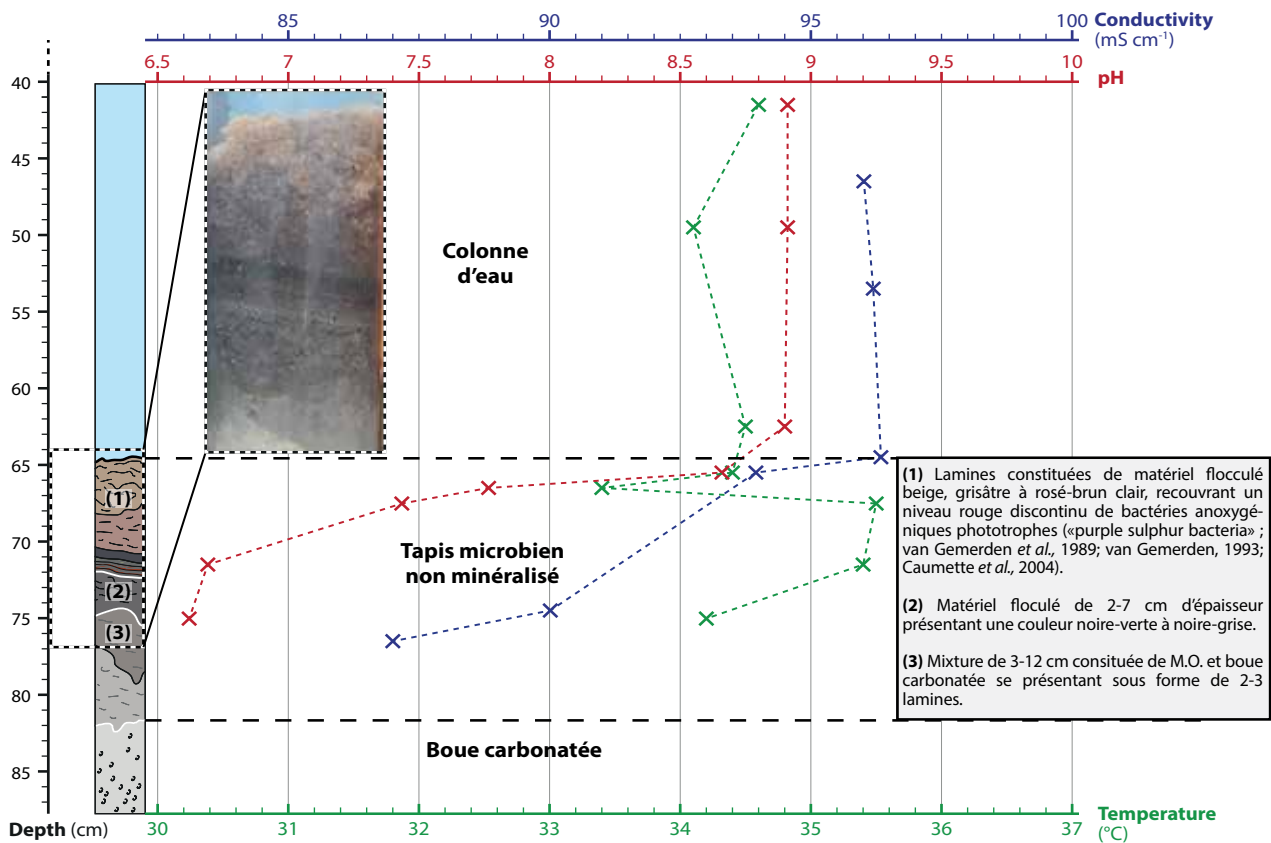


Figure I-10. Variations du pH, de la conductivité et de la température à la transition entre la colonne d'eau, le tapis microbien non-minéralisé du fond de la lagune et la boue micritique carbonatée sous-jacente.

les analyses ont porté sur des échantillons prélevés directement sur les palétuviers (CC15-3, CC15-6, CC15-13 et CC15-18), les sols associés (T1-1) et les tapis microbiens (CC15-12, M3 Slime et M4 Slime; Tableau I-1). Les valeurs obtenues à ce jour sont présentées dans le Tableau I-2.

La valeur moyenne du $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ pour le premier échantillon de mangrove (T1-1 > 2000 μm , Figure I-6) analysé est de $-25,50 \pm 0,10 \text{ ‰}$ et donc caractéristique des plantes terrestres en C3 (Gontharet *et al.*, 2014). La variation du $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ dans les plantes est en effet essentiellement contrôlé par le type de métabolisme photosynthétique de la plante (Wooller *et al.*, 2003). Cette valeur est toutefois supérieure à l'intervalle de confiance : $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}} \sim -28 \text{ à } -30 \text{ ‰}$, suggéré par Kristensen *et al.* (2008) traduisant une éventuelle autre contribution de carbone organique (communautés microbenthiques locales, autochtones ou microbiennes). Des analyses sur d'autres échantillons de végétaux sont en cours. L'échantillon de sol (T1-1 < 2000 μm , Figure I-6) analysé présente une valeur moyenne de $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$ de $8,24 \text{ ‰} \pm 0,19 \text{ ‰}$ et une valeur moyenne de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ de $-23,94 \text{ ‰} \pm 0,02 \text{ ‰}$ plus faible que l'échantillon végétal récupéré dans la fraction supérieure à 2 mm du sol T1-1 suggérant une contribution multiple de carbone organique ou une dégradation de la M.O. Des échantillons de sols (CC15-4, CC15-13 et CC15-15,) et de végétaux (CC15-3, CC15-6 et CC15-18) sont en cours d'analyses.

Tableau I-2. Caractérisation géochimique $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$, $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$, TOC, TN et ratio atomique C/N des sources potentielles de matière organique dans la lagune. Trois d'entre elles sont présentées ici, un sol, un tapis microbien minéralisé et un tapis microbien non-minéralisé (d'autres analyses, notamment sur les végétaux, sont en cours)

	Carotte	Zone	Profondeur médiane (cm)	Fraction granulométrique (μm)	$\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ (‰)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)		TOC (wt. %)		TN (wt. %)		C/N ratio atomique (mol/mol)	
					Moyenne	σ	Moyenne	σ	Moyenne	σ	Moyenne	σ	Moyenne	σ
Sol	T1-1	Zone I	>2000 (fragments végétaux)	-25,50	0,10									
			0-2000	-23,94	0,02	8,24	0,19							
Tapis microbien minéralisé	CC15-12	Zone III	a	-15,72	0,03	2,44	0,15	7,13	0,03	0,94	0,00	8,88	0,02	
			b	-15,29	0,01	2,44	0,15	8,73	0,10	1,15	0,02	8,85	0,05	
			c	-15,78	0,02	4,82	0,06	4,78	0,13	0,70	0,01	7,97	0,07	
			d	-18,62	0,02	6,38	0,16	2,01	0,01	0,31	0,00	7,59	0,02	
Tapis microbien non-minéralisé	M3 Slime	Zone IV	Slime 1	-18,14	0,04	3,70	0,05	3,38	0,00	0,11	0,00	8,12	0,01	
			Slime 2	-18,48	0,01	3,56	0,05	5,46	0,08	0,15	0,00	7,91	0,17	
			Slime 3	-18,53	0,03	2,95	0,08	2,68	0,01	0,11	0,00	8,05	0,09	
	M4 Slime	Zone IV	Slime 1	-18,39	0,03	3,50	0,07	4,67	0,05	0,60	0,01	7,99	0,01	
			Slime 2	-18,54	0,06	3,05	0,05	4,30	0,08	0,62	0,01	8,12	0,16	

Pour le pôle microbien, plusieurs analyses ont été réalisées : (1) les tapis minéralisés (CC15-12, Figure I-6) : $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}} = -14$ à -15 ‰ dans les premiers niveaux de surface ; $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}} =$ valeur de $2,4$ ‰. (2) les tapis non minéralisés (M3 et M4, Figure I-6) : $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}} = -18$ ‰ ; $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}} = 3$ à $3,7$ ‰. La valeur des tapis microbiens non minéralisés mesurée à l'interface avec la colonne d'eau est assimilée à la productivité primaire de la colonne d'eau.

4.3. Composition isotopique et élémentaire de la matière organique sédimentaire

Le Tableau I-3 donne les résultats des analyses isotopiques de l'ensemble des échantillons prélevés sur carottes de M1 à M5. Les valeurs isotopiques et les rapports ont été reportés le long des profils de carottes. Ils soulignent les principales tendances au cours du temps et l'évolution du signal isotopique entre les différents secteurs de la lagune (Figure I-7 Figure I-8 Figure I-9). Alors que la carotte M1 retrace l'histoire sédimentaire de la berge ouest de la lagune et plus particulièrement de la Zone III de platier fréquemment émergée, les carottes M3 et M5 retracent l'histoire des sédiments constamment immergés des secteurs ouest et est, respectivement. La carotte M4 concerne la partie supérieure du tapis microbien non minéralisé. La carotte M2 est en cours d'analyse.

Tableau I-3. Caractérisation géochimique $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$, $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$, TOC, TN et ratio atomique C/N de trois carottes prises à différents endroits de la lagune (voir *Figure I-6* pour localisation). Une carotte a été prélevée dans la Zone III, à l'ouest de la lagune (M1), les deux autres ont quant à elles été prélevées dans la Zone IV, une au centre de la lagune (M3), et une à l'est à proximité de la mangrove (M5).

Carotte	Zone	Profondeur médiane (cm)	Fraction granulométrique (μm)	$\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ (‰)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)		TOC (wt. %)		TN (wt. %)		C/N ratio atomique (mol/mol)	
				Moyenne	σ	Moyenne	σ	Moyenne	σ	Moyenne	σ	Moyenne	σ
M1	Zone III	0,10	tapis microbien	-15,83	0,08	1,82	0,07	8,85	0,38	1,06	0,04	9,74	0,13
		0,30	tapis microbien	-14,76	0,07	2,66	0,06	8,82	0,10	1,20	0,01	8,60	0,03
		0,50	tapis microbien	-14,61	0,03	3,75	0,04	7,50	0,24	1,00	0,03	8,71	0,03
		0,75	tapis microbien	-14,43	0,06	4,13	0,05	4,53	0,11	0,63	0,01	8,41	0,07
		1,00	tapis microbien	-14,89	0,06	5,14	0,13	4,10	0,06	0,64	0,01	7,47	0,02
		2,10	200-2000	-15,43	0,07	5,83	0,04	2,90	0,03	0,45	0,01	7,53	0,05
			0-200	-16,75	0,05	6,04	0,12	1,21	0,01	0,18	0,00	7,94	0,23
		4,05	200-2000	-18,57	0,08	6,86	0,09	1,87	0,02	0,25	0,00	8,63	0,08
			0-200	-17,72	0,01	6,52	0,06	0,70	0,01	0,09	0,00	8,73	0,10
		6,00	200-2000	-18,86	0,17	8,01	0,03	0,80	0,01	0,11	0,00	8,20	0,03
			0-200	-17,99	0,06	7,45	0,08	0,54	0,01	0,07	0,00	8,85	0,12
		7,90	200-2000	-17,94	0,13	7,07	0,11	0,55	0,03	0,07	0,00	8,58	0,21
			0-200	-18,02	0,07	7,41	0,02	0,61	0,01	0,08	0,00	8,80	0,21
		9,65	200-2000	-19,30	0,07	8,05	0,08	0,33	0,00	0,04	0,00	8,72	0,10
			0-200	-18,09	0,10	7,91	0,04	0,46	0,00	0,06	0,00	9,14	0,06
		11,25	200-2000	-20,63	0,20	8,71	0,06	0,39	0,00	0,05	0,00	8,80	0,18
			0-200	-18,19	0,04	7,83	0,13	0,42	0,00	0,06	0,00	8,89	0,12
		13,00	tapis microbien	-19,62	0,20	8,28	0,67	0,98	0,21	0,15	0,03	7,90	0,18
			200-2000	-19,23	0,08	6,02	0,16	0,83	0,01	0,11	0,00	8,95	0,10
		14,70	0-200	-18,38	0,10	6,24	0,11	0,62	0,02	0,08	0,00	8,98	0,09
200-2000	-19,85		0,15	6,06	0,08	1,31	0,02	0,16	0,00	9,50	0,30		
	0-200	-18,59	0,03	6,20	0,06	0,71	0,02	0,09	0,00	8,90	0,11		
M3	Zone IV	1,05	200-2000	-18,47	0,01	3,59	0,02	11,59	0,40	1,71	0,05	7,89	0,07
			0-200	-18,44	0,01	3,69	0,03	16,06	0,02	2,34	0,01	8,01	0,04
		2,50	200-2000	-18,28	0,06	3,75	0,04	1,09	0,02	0,16	0,00	7,86	0,07
			0-200	-18,03	0,02	3,91	0,05	1,03	0,01	0,14	0,00	8,45	0,13
		3,65	200-2000	-17,56	0,02	3,56	0,09	5,41	0,07	0,73	0,01	8,65	0,02
			0-200	-17,62	0,01	3,87	0,04	2,47	0,06	0,33	0,01	8,82	0,03
		5,00	200-2000	-17,49	0,04	3,67	0,05	9,93	0,03	1,33	0,01	8,69	0,03
			0-200	-17,61	0,03	4,02	0,05	2,40	0,00	0,31	0,00	9,01	0,05
		6,25	200-2000	-17,37	0,03	3,98	0,07	4,16	0,03	0,53	0,00	9,07	0,07
			0-200	-17,47	0,02	4,20	0,16	1,78	0,02	0,22	0,00	9,51	0,04
		7,50	200-2000	-17,56	0,02	4,68	0,26	3,15	0,01	0,36	0,00	10,08	0,02
			0-200	-17,60	0,10	4,52	0,16	1,76	0,01	0,20	0,00	10,15	0,12
		8,80	200-2000	-18,07	0,03	4,44	0,18	3,72	0,08	0,41	0,01	10,66	0,07
			0-200	-17,84	0,01	4,41	0,14	2,10	0,01	0,24	0,00	10,30	0,11
		10,60	200-2000	-17,74	0,04	4,37	0,16	1,77	0,01	0,19	0,00	10,67	0,06
			0-200	-17,43	0,06	4,12	0,35	1,81	0,02	0,19	0,01	10,96	0,26
12,25	200-2000	-16,66	0,12	5,69	0,09	3,64	0,05	0,38	0,01	11,24	0,11		
	0-200	-16,59	0,06	5,47	0,06	2,59	0,07	0,27	0,01	11,39	0,17		
13,40	200-2000	-16,90	0,08	5,67	0,04	3,52	0,06	0,36	0,01	11,53	0,04		
	0-200	-16,96	0,03	5,54	0,20	2,25	0,02	0,24	0,01	11,17	0,30		
14,35	200-2000	-18,09	0,49	6,38	0,31	0,37	0,01	0,04	0,00	12,26	0,54		
	0-200	-17,06	0,02	5,54	0,14	1,80	0,03	0,19	0,00	11,18	0,03		
M5	Zone IV	0,45	200-2000	-17,56		3,39		0,18		0,01	0,02	8,00	
			50-200	-17,65	0,03	2,90	0,09	0,45	0,00	0,07	0,00	8,02	
		0-50	-17,84	0,01	2,81	0,07	5,79	0,11	0,81	0,02	8,26		
		200-2000 rouge	-17,80	0,07	2,95	0,02	5,94	0,04	0,75	0,00	9,26	0,01	
		50-200 rouge	-17,57	0,02	2,67	0,06	10,09	0,12	1,40	0,03	8,41	0,13	

Tableau I-3. suite

	Carotte	Zone	Profondeur médiane (cm)	Fraction granulométrique (µm)	$\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ (‰)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)		TOC (wt. %)		TN (wt. %)		C/N ratio atomique (mol/mol)	
					Moyenne	σ	Moyenne	σ	Moyenne	σ	Moyenne	σ	Moyenne	σ
Carottes	M5 (suite)	Zone IV	1,85	200-2000	-17,59	0,01	3,60	0,13	0,37	0,00	0,06	0,00	7,75	0,28
				50-200	-17,58	0,06	3,61	0,06	0,74	0,00	0,10	0,00	8,20	0,06
			3,65	0-50	-17,79	0,11	3,51	0,03	6,21	0,01	0,86	0,00	8,46	0,03
				200-2000 rouge	-18,04		3,02		9,20		1,31		8,20	
			5,10	50-200 rouge	-17,60	0,02	3,23	0,11	11,50	0,42	1,60	0,05	8,40	0,05
				200-2000	-18,22	0,04	4,64	0,25	1,38	0,01	0,16	0,00	10,21	0,15
			6,40	50-200	-17,28	0,02	4,81	0,07	1,22	0,01	0,14	0,00	9,93	0,12
				0-50	-16,94	0,10	5,56	0,69	1,95	0,43	0,22	0,05	10,35	0,18
			7,80	200-2000	-18,71	0,04	4,82	0,44	1,77	0,02	0,18	0,00	11,23	0,05
				50-200	-17,35	0,03	4,52	0,20	1,28	0,01	0,15	0,00	9,89	0,09
			11,00	0-50	-16,98	0,03	4,21	0,32	2,09	0,00	0,24	0,00	10,08	0,12
				200-2000	-18,05	0,05	4,68	0,19	1,60	0,01	0,17	0,00	11,14	0,26
				0-200	-17,04	0,04	4,97	0,11	1,84	0,01	0,20	0,00	10,51	0,13
				200-2000	-19,72	0,11	5,15	0,12	1,15	0,02	0,10	0,00	13,25	0,40
				0-200	-17,19	0,05	5,21	0,21	1,66	0,04	0,18	0,01	10,55	0,14
				200-2000	-16,93	0,06	6,16	0,11	0,21	0,00	0,03	0,00	9,87	0,05
	0-200	-17,03	0,08	6,10	0,13	1,13	0,03	0,12	0,00	10,78	0,19			
	200-2000	-23,33		5,88		0,28		0,02		13,53				
			0-200	-16,97	0,11	6,34	0,10	0,10	0,02	0,12	0,00	11,48	0,16	

5. Discussion

En préambule de la discussion des analyses isotopique, il est important de signaler que les mesures portent sur la M.O. et non sur les carbonates. Les analyses de la minéralisation au sein des tapis microbiens (*Pace et al., soumis*) montrent que les minéralisations aragonitiques et dolomitiques s'effectuent en lien avec l'activité du tapis et sa décomposition. Il n'est pas utile de doser le $\delta^{13}\text{C}$ sur carbonates, car on peut raisonnablement penser que la composition reflète en grande partie l'équilibre avec le carbone organique dissous (DOC) et la reminéralisation ne contribue qu'à des variations faibles de l'ordre de 1 ‰.

La combinaison de plusieurs proxys (isotopes stables) a permis d'identifier les différentes sources potentielles de matières organiques. Les résultats montrent que les sources potentielles sont principalement les végétaux (mangrove palétuviers) et les communautés microbiennes (minéralisées ou non), et de façon secondaire les communautés microbenthiques (foraminifères, ostracodes, diatomées, etc.) et les tapis microbiens non minéralisés cryptiques.

Les analyses isotopiques ont été réalisées sur différentes fractions granulométriques. Maxime Jaubert, dans son mémoire de master I (2014-2015) a montré que seules les fractions entre 50-200 et 200-2000 µm montraient des différences notables susceptibles d'apporter des éléments de réflexion. Les analyses isotopiques de Fabien Garcia (2015-2016) n'ont montré aucune variation

pour les fractions entre 0-50 et 50-200 μm pour le $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$ et le $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$, les deux fractions ont donc été regroupées.

Les valeurs isotopiques des niveaux riches en communautés microbenthiques étant proches de celles des sédiments boueux. Le signal de M.O. associé à ces organismes est considéré comme inopérant dans ce secteur lagunaire et les deux types de sédiments seront traités de façon identique dans la lecture du signal. Toutefois, de nouvelles analyses sont en cours afin de valider cette observation.

5.1. Composition isotopique et élémentaire des sources majeures de matière organique

En ce qui concerne les sources, les valeurs extrêmes pour les deux principaux types de matière organique. Les résultats isotopiques pour les végétaux montrent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ autour de -25 ‰ et pour les sols un $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$ autour de 8 ‰. Pour les tapis microbiens minéralisés, le $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ est en moyenne de -15,5 ‰ et pour le $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$, une valeur de 2,44 ‰. Pour les tapis non minéralisés, le $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ présente une valeur de -18 ‰ et pour le $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$, les valeurs oscillent entre 2,95 et 3,70 ‰. Les valeurs des tapis microbiens non minéralisés cryptiques présentent des valeurs autour de -19 ‰.

5.2. Évolution au cours du temps de la composition isotopique et élémentaire de la matière organique

Il est difficile de comparer les différentes valeurs obtenues dans les différentes carottes par manque de datation. Les taux de sédimentation et la nature de la sédimentation étant variables au sein de la lagune, il est difficile de proposer des tentatives de corrélations entre les différentes carottes. Par contre il est intéressant de comparer les évolutions verticales des valeurs isotopes de ces carottes et de comparer les tendances pour les différents secteurs de la lagune.

Les carottes M1 et M5 montrent une différence entre les fractions 0-200 μm et 200-2000 μm avec $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ plus négatif pour la seconde. Cette différence pourrait s'expliquer par : (1) une erreur de manipulation ; (2) une concentration plus importante de végétaux dans la fraction 200-2000 μm et une

concentration microbienne plus forte dans la fraction 0-200 μm . Il est intéressant de constater que les échantillons des carottes où cette différence a été enregistrée sont proches des zones de végétation comme c'est le cas pour la carotte M5 située dans le secteur est. Le $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ des végétaux étant plus négatif que celui des microbes.

Une analyse par carotte permet de souligner :

- **M1** : les niveaux supérieurs entre 0 et 1,5 cm de profondeur présentent des $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ caractéristiques pour des valeurs attendues de tapis microbiens minéralisés (-16 à -15 ‰). On observe une tendance à la diminution du $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ avec la profondeur sur l'ensemble de la carotte (évoluant de -16 à -19,5 ‰). Le $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$ est très faible dans les premiers niveaux riches en tapis microbiens minéralisés et augmente rapidement avec la profondeur pour atteindre des valeurs entre 5 et 8 ‰.
- **M3** : les niveaux supérieurs entre 0 à 2 cm de la carotte M3 présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ typiques des tapis microbiens non minéralisés (-18,4 ‰) à l'interface avec la colonne d'eau ; ces valeurs sont plus négatives que celles des tapis minéralisés, mais le signal est à peu près le même en profondeur. Le $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$ est de 2 à 3 ‰ sur toute une partie de la carotte et tend à augmenter vers 6 ‰ autour de 12 cm de profondeur.
- **M5** : le signal du $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ est à peu près le même sur toute la carotte et est caractéristique des tapis microbiens non minéralisés (en moyenne à -18 ‰). Une particularité de cette carotte montre des valeurs plus négatives sur la fraction la plus grossière. Cette valeur est proche de celle obtenue pour les tapis microbiens non minéralisés et montre la même évolution en profondeur que pour les carottes M1 et M3. Le $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$ est assez faible dans les premiers niveaux et tend à augmenter pour atteindre des valeurs de 6 ‰ en profondeur.

Les variations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ et du $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$ peuvent être expliquées de différentes manières : (1) induit par la source (2) relève de mécanismes biologiques ou diagénétiques.

$-\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$

Les variations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ semblent s'expliquer par des sources différentes au cours du temps. En effet, dans la carotte M1 on observe en surface des tapis microbiens minéralisés qui contribuent pour l'essentiel à la composition de la M.O. En profondeur les valeurs plus proches de -18 ‰ pourraient résulter soit d'un pôle pur de M.O. issue des tapis microbiens non minéralisés ; soit d'un mélange entre valeur issue de tapis microbiens minéralisés et tapis microbiens cryptiques ; ou encore d'un mélange avec une M.O. plus négative issue de la dégradation de végétaux. L'absence de reste de tapis microbiens minéralisés et de restes de végétaux et les valeurs plus proches de -18 ‰ que de -25 ‰ permettent de proposer une source non minéralisée de tapis microbien pour la M.O. Toutefois, les végétaux montrent des valeurs très différentes de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$, une contribution de cette source ne doit pas être écartée.

La carotte M3 prélevée au centre de la lagune présente un signal plutôt stable avec la profondeur ; un montre un tapis microbien non minéralisé en surface. La M.O. au sein du sédiment en profondeur présente la même signature, mais enregistre une chute importante de la valeur du TOC. Le pourcentage passe de 10-20 % dans le tapis non minéralisé de surface à des valeurs entre 2-5 % en profondeur dans le sédiment. Le centre de la lagune ne semble pas enregistrer d'autres sources de M.O. que celle du tapis microbien non minéralisé et ne montre pas de contamination par une M.O. végétale ou de tapis microbiens minéralisés.

L'analyse de la carotte M5 montre un signal proche de -18 ‰. Cette valeur est compatible avec la présence en surface de tapis microbiens non minéralisés. Toutefois il est intéressant de noter que cette carotte se situe dans le secteur est de la lagune à proximité d'une zone de palétuvier et pourtant elle n'enregistre pas cette composante. On peut soit en déduire que les palétuviers ne contribuent pas à alimenter la lagune en M.O., soit que la valeur isotopiques des végétaux dans ce secteur est proche de celle des tapis microbiens non minéralisés. Des analyses complémentaires sur différents spécimens de végétaux sont en cours afin de discriminer cette hypothèse. La présence d'un point à -20 ‰ à 8 cm de profondeur montre que les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ peuvent parfois être plus négatives. La présence de traces d'une activité racinaire avec des fragments de végétaux à ce niveau indique que lorsque la M.O. d'origine végétale est observée, elle influence les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ vers des valeurs plus négatives, soulignant un mélange. Cette dernière observation montre que malgré la présence

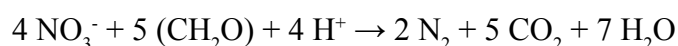
d'une source de M.O. végétale (zone de palétuvier) potentielle, le signal de M.O. de la lagune et du sédiment est celui d'une M.O. issue de tapis microbiens non minéralisés.

Les observations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ montrent que le contributeur principal de M.O. dans la lagune et sur sa bordure en profondeur est la M.O. des tapis microbiens non minéralisés ; en surface sur les bordures, le signal est celui des tapis microbiens minéralisés.

- $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$

Les variations du $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$ indiquent : (1) soit des sources différentes avec des valeurs faibles pour les microbes entre 2 ‰ et plus élevées pour les végétaux autour de 6-8 ‰. Des analyses complémentaires sont en attentes pour les végétaux afin de vérifier la variabilité entre les différents spécimens ; soit (2) des mécanismes biologiques.

Les variations du $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$ peuvent en partie être expliquées par des mécanismes biologiques. En effet, les faibles valeurs observées en surface des carottes comme en témoignent les carottes M1 et M3 résulteraient de la fixation de N_2 atmosphérique par les bactéries (cyanobactéries généralement). Une augmentation du $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$ observé en profondeur sur toutes les carottes pourraient résulter d'un processus de dénitrification. Cela correspond à une transformation de l'azote en sa forme gazeuse (N_2) et un retour vers le réservoir atmosphérique. Cette transformation, réalisée par des bactéries en milieu pauvre en oxygène, est matérialisée par l'équation :



Ce mécanisme biologique semble pouvoir être envisagé pour expliquer les valeurs de $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$ si on considère la faible contribution de M.O. végétale comme le montrent les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ pour la carotte 5. En effet la carotte M5, proche des zones de mangrove, ne présente pas de réelle contribution végétale en profondeur, sa valeur étant homogène sur toute la hauteur de la colonne sédimentaire. L'augmentation du $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$ semble s'expliquer par une dénitrification en profondeur même si on ne peut pas exclure un changement de source et une contribution végétale pour expliquer ces variations.

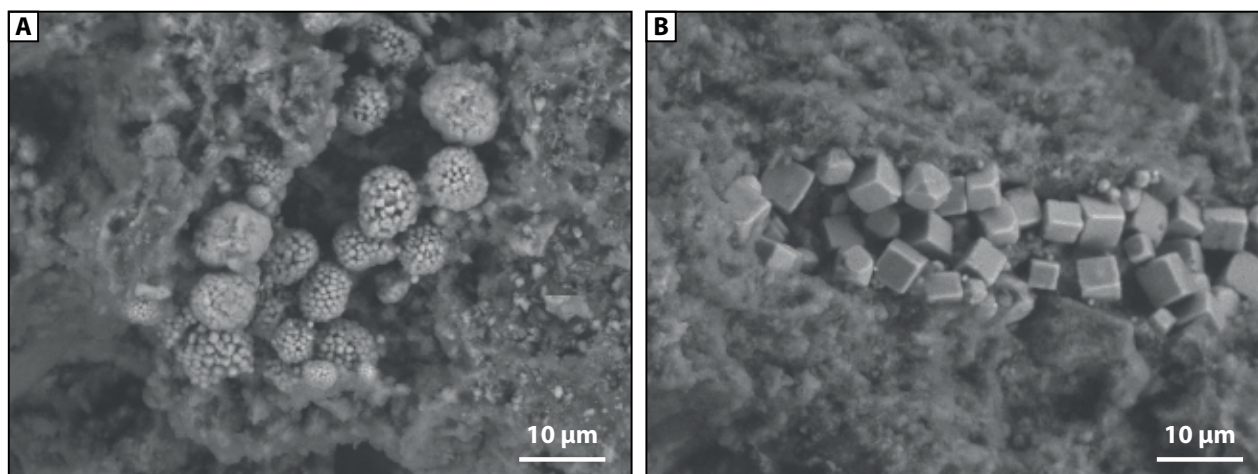


Figure I-11. Pyrites observées dans un niveau micritique probablement anoxique de la carotte M2. (A) Pyrites framboïdes et (B) Pyrites cubiques alignées

5.3. Présence de pyrites dans les tapis microbiens

Les trois méthodes de Microscope Electronique à Balayage (MEB), Diffraction aux Rayons X (DRX) et d'extraction des sulfures confirment la présence de pyrite. Les échantillons analysés au DRX, à la méthode de quantification du Soufre (M2 9,1-10,2b = zone claire) et au MEB ont été prélevés entre 9,1 et 10,2 cm de profondeur sur la carotte M2. Seul l'échantillon prélevé dans une zone sombre riche en M.O. montre avec certitude la présence de pyrite (Figure I-11). La présence d'une grande quantité de M.O. et la préservation de reste de végétaux dans ce niveau témoignent de conditions anoxiques dans ces dépôts très fins. La pyrite présente une morphologie framboïdale au MEB et est assimilée à une pyrite primaire d'origine microbienne (Figure I-11A). De la pyrite cubique alignée a également été retrouvée (Figure I-11B).

Ces résultats préliminaires offrent des pistes complémentaires pour discuter des modalités de transformation et de préservation de la M.O. La pyrite n'est observée que dans les niveaux riches en M.O. non dégradée et pourrait être considérée comme un témoin de niveau d'anoxie.

6. Conclusions

En synthèse, cet environnement lagunaire confiné semble présenter des conditions favorables à la préservation de la M.O. Les analyses de TOC dans les différents secteurs de la lagune montrent que les valeurs sont importantes en surface (20 %), et se réduisent rapidement avec la profondeur.

La M.O. est donc peu préservée dans le sédiment en profondeur malgré une forte productivité dans la lagune sur le fond et dans la colonne d'eau. Toutefois, les valeurs obtenues montrent qu'au centre de la lagune, la M.O. pourrait être en partie reminéralisée directement dans la colonne d'eau. Le signal isotopique est révélateur de l'activité microbienne dans les sédiments, même quand la quantité est réduite. La M.O. de surface témoigne de l'activité de tapis microbiens minéralisés en bordure de la lagune et de tapis microbiens non minéralisés dans la partie immergée de la lagune. Dans le sédiment en profondeur, seul le signal de la M.O. non minéralisée est préservé, témoignant soit d'une immersion passée même dans les secteurs aujourd'hui de bordure, soit d'un mélange entre une M.O. de tapis microbiens minéralisés et cryptiques. Toutefois, l'absence de reste de tapis minéralisé favorise l'hypothèse d'une période d'immersion passée de la lagune. La présence de nombreuses coquilles et de quelques foraminifères dans le sédiment participe à cette hypothèse. Enfin le $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$ indique l'importance des processus de dénitrification dans les sédiments et la colonne d'eau de la lagune, même si un changement de source n'est pas à exclure. L'analyse de la M.O. de la lagune permet de montrer l'importance de la source sur l'enregistrement de la M.O., mais également l'action de processus différents. La nature de la M.O. dépend donc de la position dans la lagune (une proximité ou non de la source) et de la stratification de la tranche d'eau.

PRINCIPAUX RÉSULTATS

Partie I

La première partie de ce chapitre présente les contextes géographiques, géodynamiques et hydrologiques du site d'étude de Cayo Coco.

- ▶ La zone étudiée se situe dans le secteur de Cayo Coco, situé sur la façade atlantique de l'île de Cuba. Tout comme le reste de l'île, ce secteur est resté relativement stable géodynamiquement depuis l'Éocène.
- ▶ Les structures microbiennes ont été étudiées dans un réseau lagunaire composé d'un assemblage de lagune de formes et dimensions similaires. Ce réseau lagunaire est connecté à un lagon côtier, lui-même connecté à l'Océan Atlantique par un système de passes.

Partie II

L'étude multi-échelles effectuée dans le réseau lagunaire de Cayo Coco a permis de déterminer différents processus influençant le développement, la distribution, les morphologies et la minéralisation des tapis microbiens.

- ▶ Les conditions physico-chimiques de plus en plus restreintes et fluctuantes vers l'est du système sont associées à une augmentation de l'abondance et du développement des tapis microbiens. Ces conditions sont délétères pour un grand nombre d'organismes alors que des écosystèmes versatiles, tels que les tapis microbiens, peuvent les supporter, expliquant ainsi leur abondance dans ce secteur.
- ▶ L'origine de ce gradient physico-chimique est associée à la morphologie même des lagunes, résultant du substrat sous-jacent. Ce substrat est caractérisé par des traces de processus pédogénétiques précoces, ayant eu lieu avant lithification. Ceci traduit donc une émergence rapide des sédiments, et dans ces secteurs côtiers fortement soumis aux vents. L'analyse des morphologies des lagunes et des composants du substrat nous a ainsi conduits à proposer une origine éolienne pour expliquer

la morphologie particulière du réseau lagunaire : les dépressions aujourd'hui ennoyées, formant les lagunes, sont assimilées à des espaces interdunaires, tandis que les zones hautes séparant les lagunes entre elles correspondent quant à elles à des vestiges d'anciennes dunes éoliennes côtières.

- ▶ Deux types de tapis microbiens ont été observés, l'un minéralisant, l'autre non. Le tapis minéralisant est constitué en majorité par des cyanobactéries filamenteuses intégrées au sein d'une matrice organique. C'est dans cette matrice organique que la minéralisation a lieu, conduisant à la formation de minéraux de HMC. Le degré de minéralisation est variable jusqu'à la formation d'une croûte continue de quelques millimètres. Les processus de trapping and binding participent également à la formation de cette croûte carbonatée.
- ▶ Les deux tapis ne sont pas répartis de manière aléatoire dans la lagune, le tapis minéralisant se développe sur le pourtour de la lagune où alternent phases d'émersion et d'immersion, alors que le tapis non minéralisant se forme au centre de la lagune, dans une zone constamment immergée. Les fluctuations du niveau d'eau jouent dès lors un rôle prépondérant sur la distribution des structures microbiennes.
- ▶ Le tapis minéralisant couvre tout le pourtour de la lagune. Ce tapis, bien que peu variable dans son aspect général et composé, forme toutefois différentes morphologies qui ne sont pas distribuées de manière aléatoire. Les formes les plus simples (e.g. tapis plan) sont associées aux secteurs les plus calmes, situés sous le vent, tandis que les formes les plus complexes (e.g. terrasses, pustules), et les plus en reliefs, sont généralement observées dans les zones les plus hydrodynamiques, faisant face aux vents dominants. D'autres paramètres, tels que les palétuviers, des polygones de dessiccation où les barrières coquillères influencent également localement les morphologies du tapis microbien. Il ressort de cette étude que les morphologies les plus complexes présentent le potentiel de minéralisation le plus élevé.

Partie III

Le potentiel de lithification, et donc de préservation, des tapis microbiens de Cayo Coco étant restreint, la troisième partie de ce chapitre avait pour objectif de déterminer si le signal microbien peut être tout de même préservé dans la matière organique déposée dans la lagune. Cinq carottes ont ainsi été prélevées à différents endroits de la lagune, selon un transect est-ouest. Les analyses géochimiques ont consisté en des mesures du $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$, $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$, TOC, TN et du ratio atomique TOC/TN, complétées par des analyses en DRX et des observations au MEB ainsi qu'en épifluorescence.

- ▶ Dans ce système lagunaire, trois sources potentielles de matières organiques ont été proposées, les tapis microbiens minéralisés, les tapis non-minéralisés ainsi que la mangrove environnante. Ces sources potentielles ont été analysées géochimiquement afin d'estimer la part de ces sources dans la matière organique préservée au centre de la lagune.
- ▶ Les mesures de carbone organique totale (TOC) ont montré une chute importante de celui-ci avec la profondeur, passant de près de 20 % en surface à moins de 1 % au bout de quelques centimètres. La matière organique apparaît peu préservée malgré une forte productivité dans la lagune.
- ▶ Quand bien même le TOC est relativement faible, le signal isotopique enregistré dans les carottes est révélateur de l'activité microbienne. D'une manière générale, les apports de matière organique depuis la mangrove semblent limités, ou sont du moins négligeables par rapport à la production microbienne locale.
- ▶ Dans les différentes carottes, le sédiment situé directement en dessous du tapis microbien enregistre la signature isotopique dudit tapis microbien, dans la Zone III il enregistre une signature reflétant les tapis microbiens minéralisés alors qu'il s'agit de celle des tapis microbiens non-minéralisés dans la Zone IV. Toutefois, dans le sédiment en profondeur, seul le signal de la M.O. non minéralisée est préservé, témoignant soit d'une immersion passée même dans les secteurs aujourd'hui de bordure, soit d'un mélange entre une M.O. de tapis microbiens minéralisés et cryptiques.
- ▶ Le $\delta^{15}\text{N}_{\text{TN}}$ semble traduire l'importance des processus de dénitrification dans les sédiments et la colonne d'eau de la lagune.

Les structures microbiennes en domaine
CONTINENTAL

Le Grand Lac Salé, Utah, USA



INTRODUCTION

Après un premier chapitre consacré aux structures microbiennes formées dans un environnement lagunaire à connexion marine, ce second chapitre s'intéresse au développement et à la préservation de structures microbiennes en domaine continental où elles ont colonisé des environnements à conditions physico-chimiques très variées, tels que des lacs alcalins (e.g. Pyramid Lake, Nevada; [Benson, 1994](#); Lac Van, Turquie; [Kempe et al., 1991](#); Mono Lake, Californie; [Scholl et Taft, 1964](#)) et/ou hypersalés (e.g. Laguna Salada, Espagne; [Guerrero et al., 1994](#)), des lacs et rivières d'eau douce (e.g. Bourgogne; [Freytet et Plet, 1996](#)), des lacs antarctiques ([Vincent, 1988](#)), des zones humides de désert (e.g. désert d'Atacama, [Fariás, 2014](#)) ou encore des sources chaudes/hydrothermales (e.g. Yellowstone; [Farmer, 2000](#)).

Notre étude se focalise sur le Grand Lac Salé qui est un lac continental hypersalin situé dans le nord de l'Utah, USA, et en est un des emblèmes. Ce lac s'étend sur près de 120 km de long (axe NO-SE) sur plus de 50 km de large (axe NE-SO). Sa profondeur est limitée à 10 m ([Baskin et Allen, 2005](#)), formant ainsi de grandes zones de platiers sur lesquelles ont pu se développer de nombreuses structures microbiennes. Les structures microbiennes du Grand Lac Salé se composent à la fois de tapis microbiens et de microbialites, dont les plus imposantes peuvent dépasser 2 m de hauteur et largeur ([Baskin et al., 2012](#)). Ces structures couvrent une superficie estimée à plus de 260 km² sur le fond du lac, selon les observations historiques ([Eardley, 1938](#)), valeur qui semble devoir être revue à la hausse ([Baskin et al., 2013](#) et ce travail). Les structures microbiennes actuelles ne constituent qu'une partie de l'histoire du système lacustre. Le Grand Lac Salé fait en effet partie d'un système lacustre mis en place depuis environ 30 000 ¹⁴C ans BP et qui peut se subdiviser en deux phases distinctes (1) la phase la plus récente, le Grand Lac Salé, s'étend depuis 11 500 ¹⁴C ans BP jusqu'à aujourd'hui et constitue une période de bas niveau du lac, autour de la valeur moyenne actuelle de 1280 m asl (above sea level); (2) la phase la plus ancienne (entre 30 000 ¹⁴C ans BP et 11 500 ¹⁴C ans BP), correspondant au lac Bonneville, pendant laquelle le lac était beaucoup plus étendu (523 km de long et 217 km de large à son maximum) et dont la profondeur a dépassé 300 m ([Gilbert, 1890](#)). Des structures microbiennes se sont également mises en place lors de la phase Bonneville, mais leur distribution et leurs fabriques sont différentes.

Les objectifs principaux de ce chapitre sont (1) de caractériser les structures microbiennes et les dépôts associés depuis 30 000 ¹⁴C ans BP, (2) d'établir les modalités de minéralisation des tapis microbiens et leur évolution en microbialites, (3) de caractériser la réponse des dépôts microbiens consécutive aux modifications drastiques des conditions environnementales, (4) de déterminer les facteurs de contrôle externes influençant leur distribution au sein du système lacustre, (5) de spécifier le rôle des dépôts microbiens dans la préservation des structures sédimentaires associées.

Ce chapitre est divisé en cinq parties :

Partie I : Contexte général du secteur du Grand Lac Salé

Dans cette partie, nous précisons le contexte général de la zone d'étude du Grand Lac Salé, en intégrant les contextes géographique, géodynamique et hydrologique de cette région des États-Unis.

Partie II : Du lac Bonneville au Grand Lac Salé, l'évolution du système lacustre au cours des derniers 30 000 ans.

Cette seconde partie se focalise sur les caractéristiques du système lacustre Bonneville - Grand Lac Salé au cours des 30 000 ¹⁴C dernières années BP. Au cours de son histoire, le lac a subi d'importantes variations de niveau d'eau et de superficie qui se sont matérialisées également par d'importantes variations des paramètres physico-chimiques associés (e.g. chimie des eaux, sédiments associés). Cette seconde partie se propose donc d'identifier ces paramètres de contrôle et de suivre leur évolution au cours du temps, dans le but d'appréhender et de discuter leurs influences respectives sur le développement des structures microbiennes.

Partie III : Près de 30 000 ans d'histoire lacustre enregistrée par les microbialites : comment reflètent-ils les changements environnementaux ?

Cette troisième partie s'intéresse aux dépôts microbiens formés tout au long de l'histoire du lac Bonneville et du Grand Lac Salé. L'analyse des microbialites présents à différentes positions dans

le bassin de Bonneville a révélé une importante variabilité spatiale et temporelle de ces dépôts. La caractérisation des structures microbiennes et leur évolution permettent d'appréhender leur environnement au sein du système lacustre.

Partie IV : Du tapis microbien aux microbialites : les modalités du processus de minéralisation essentiel pour la préservation.

Cette quatrième partie est consacrée aux processus de minéralisation du tapis microbien donnant lieu à la formation de microbialites. Différentes techniques d'analyse à micro-échelle, mêlant microscopie optique, électronique et confocale, spectrométrie Raman et infrarouge, diffractions des rayons X ou encore de la cartographie chimique sur film d'argent, ont permis de mettre en évidence plusieurs phases minérales (carbonatés et siliceuses) au sein du tapis microbien et d'imager les premières étapes de formation aboutissant à la lithification. À partir de ces observations, les modalités et la chronologie de formation des minéraux ont pu être proposées ainsi qu'un modèle synthétique d'édification des microbialites du Grand Lac Salé.

Partie V : Les structures microbiennes du Grand Lac Salé : quels facteurs régissent leur distribution et quel en est le potentiel de préservation.

Cette cinquième et dernière partie se concentre sur les dépôts microbiens retrouvés dans la partie basse du bassin, i.e. au niveau du Grand Lac Salé actuel, et dont la plupart se sont formés durant cette phase récente éponyme. Des travaux de cartographie effectués sur le terrain et complétés par de l'imagerie aérienne/satellite ont permis d'illustrer la distribution des structures microbiennes dans le lac et d'en démontrer le caractère non aléatoire, aussi bien à une échelle régionale que locale. Le premier objectif est donc d'identifier les facteurs qui contrôlent la répartition des structures microbiennes et plus particulièrement les facteurs externes. Cette partie s'intéressera également à la relation entre les structures microbiennes et les autres structures sédimentaires associées (e.g. rides de courants, dépôts gravitaires). Le second objectif est donc de définir les mécanismes impliqués dans cette relation entre structures microbiennes et sédimentaires et de discuter leur potentiel de préservation.

Partie I

Contexte général du Grand Lac Salé de son prédécesseur le lac Bonneville

Contexte géographique

Le Grand Lac Salé se situe dans le nord de l'Utah (USA; Figure II-1). Nos investigations nous ont amené dans différentes localités du Grand Lac Salé, mais également de son prédécesseur : le lac Bonneville. Pour ce dernier, nous nous sommes également rendus dans l'état voisin du Nevada. Les différents sites ayant fait l'objet d'observations sont répertoriés sur la Figure II-1. Le degré de détail apporté pour chacun des différents sites est très variable, certains ne faisant l'objet que de mesures hydrologiques ponctuelles. Trois sites ont bénéficié d'une attention plus particulière, Antelope Island, Oquirrh Mountains et Dead Horse quarry (étoiles rouges, Figure II-1).

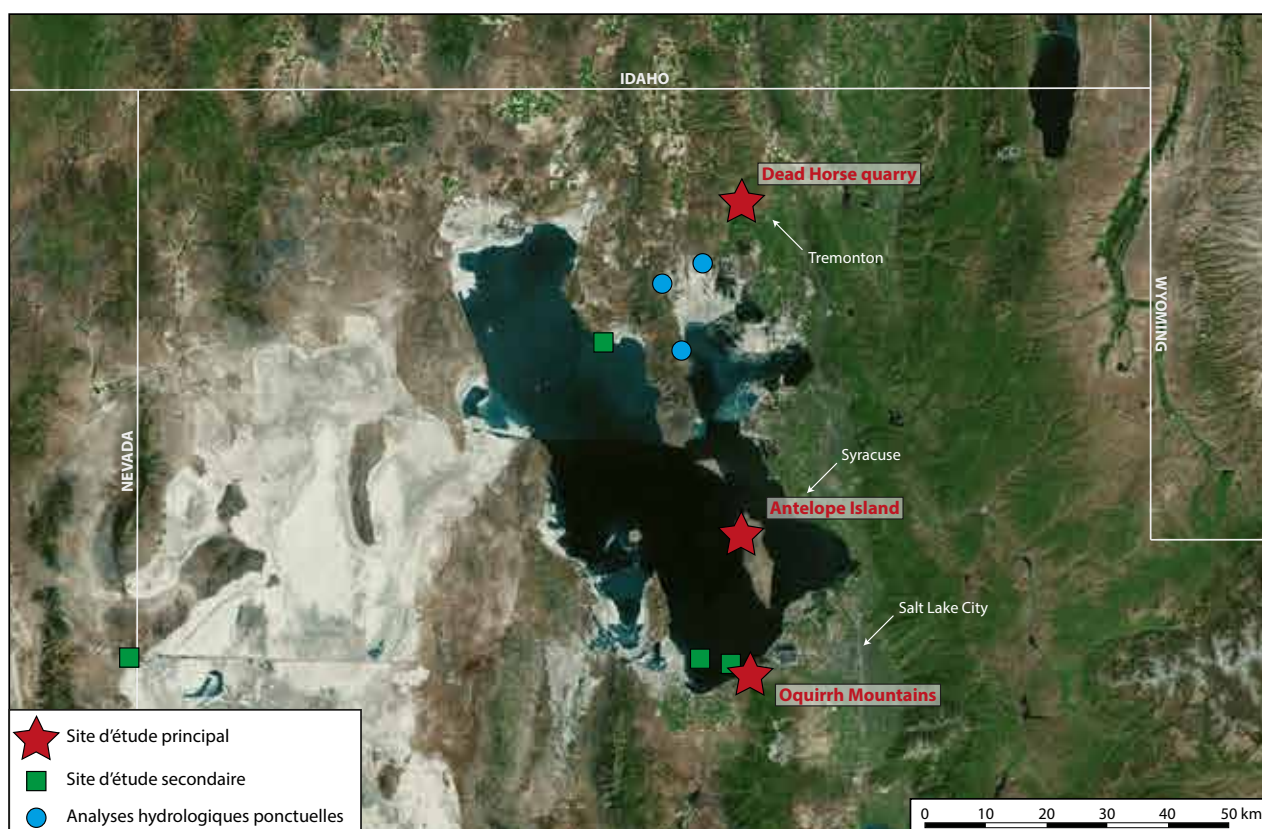


Figure II-1. Localisation des divers sites d'investigation du bassin Grand Lac Salé/Bonneville. Image satellite issue de Flash Earth (Bing maps ; © Microsoft Corporation).

- *Antelope Island (41° 02' N - 112° 16' O)*

Antelope Island est la plus grande île du Grand Lac Salé et se situe dans sa partie sud-est. L'île s'étend sur 24 km (nord-sud) pour 5 km de large (est-ouest). Elle est reliée à la rive est du lac par un pédraplain de 11 km (construit en 1969) qui relie l'île à la ville de Syracuse. Antelope Island constitue actuellement un parc d'État protégé et héberge notamment des populations d'antilope (*Antilocapra americana*; l'île ayant été nommé ainsi en leur honneur) et de bisons (*Bison bison*) introduits dans l'île à des fins de conservation. Le point culminant, Frary Peak, atteint 2010 m. Le secteur d'Antelope Island a été la zone la plus étudiée au cours de cette thèse. Les investigations ont à la fois porté sur le système lacustre actuel et sur le paléo-lac Bonneville.

D'un point de vue géologique, la majeure partie de l'île est constituée à l'affleurement par un substrat précambrien (Archéen à Néoprotérozoïque; *Farmington Canyon Complex*) formé par différents types de roches métamorphiques et intrusives (e.g. gneiss, schistes à biotites, granites intrusifs, pegmatites, mylonites; Figure II-2A et Figure II-3 ; *Yonkee et al., 2000*). Le pendage monoclinale de la série (inclinaison vers le nord) fait affleurer des roches plus jeunes dans la partie nord de l'île. La Formation *Mineral Fork* se superpose au *Farmington Canyon Complex* par un contact discordant. Cette formation correspond à une diamictite Paléoprotérozoïque (Figure II-3). La seconde unité Paléoprotérozoïque, la Formation *Kelley Canyon*, est constituée d'un membre basal dolomitique (*dolomite Member*) et d'un membre supérieur de schistes ardoises (*slate Member*; Figure II-3). Enfin, la partie nord de l'île est structurée par les quartzites d'âge Cambrien de la Formation *Tintic Quartzite* (Figure II-2; Figure II-3B et 3C). Des formations tertiaires indifférenciées composent également la partie est de l'île (Figure II-3). Antelope Island enregistre également l'activité lacustre du Grand Lac Salé ainsi que de ses prédécesseurs au cours du Pléistocène.

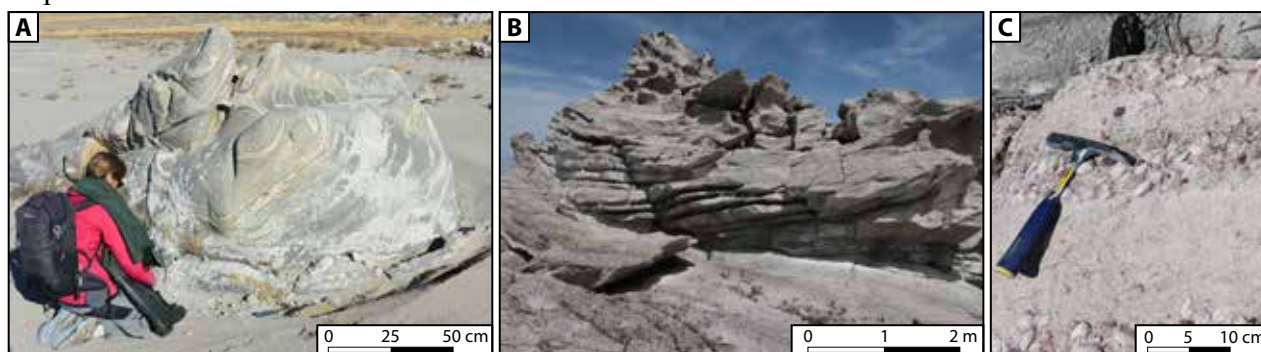


Figure II-2. (A) Gneiss chloritique appartenant à au *Farmington Canyon Complex* (Précambrien). (B) Structure chenalisée dans les quartzites cambriennes. (C) Zoom sur les quartzites cambriennes montrant des intercalations de niveaux conglomératiques de granulométrie variable.

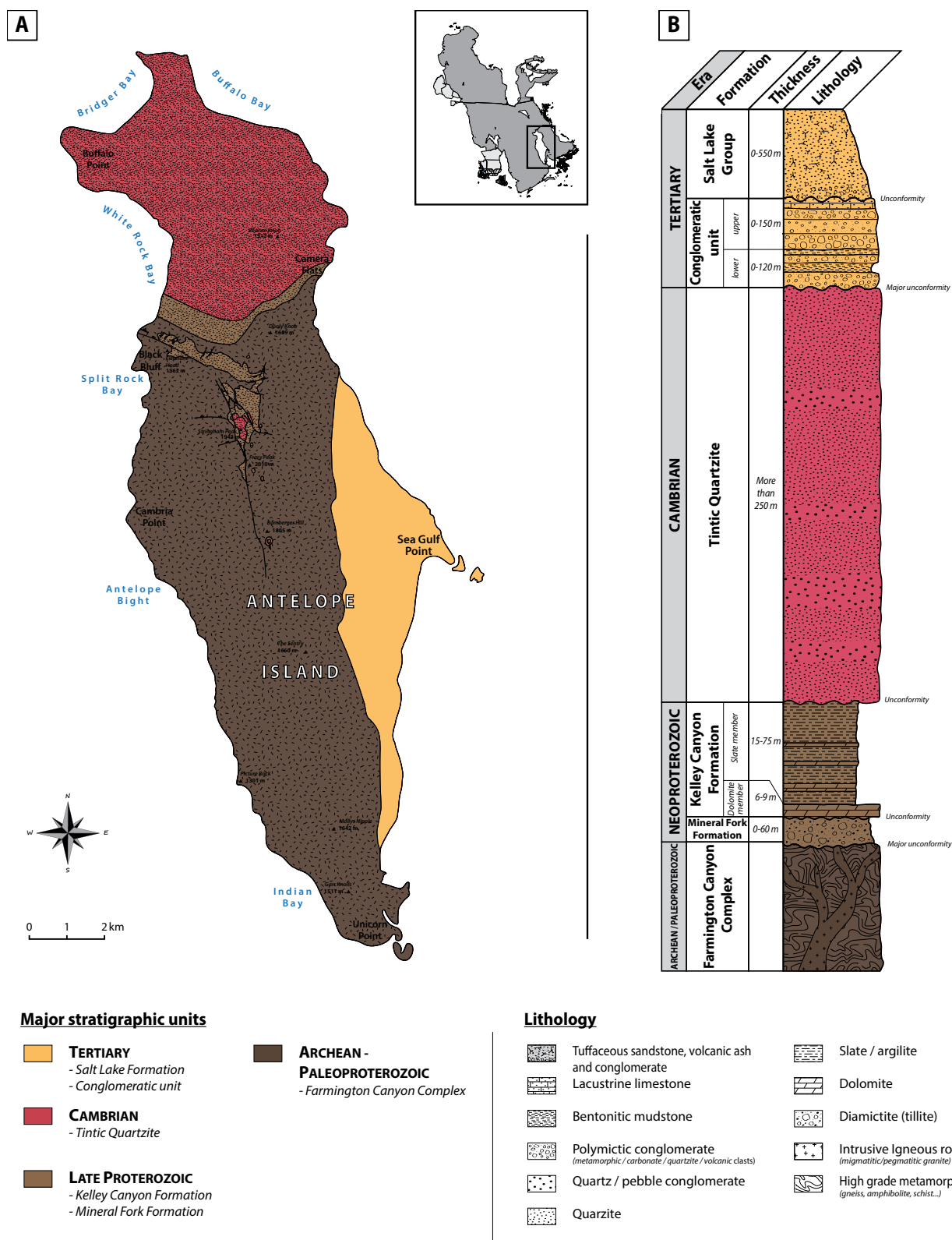


Figure II-3. Géologie de l'île d'Antelope. (A) Carte simplifiée du substrat affleurant en surface (les sédiments quaternaires ne sont pas représentés). (B) Colonne lithostratigraphique simplifiée. D'après Doelling *et al.* (1990) et Yonkee *et al.* (2000).

- *Oquirrh Mountains* ($40^{\circ} 42' N - 112^{\circ} 15' O$)

La chaîne des Oquirrh Mountains s'étend sur 50 km environ selon un axe nord-sud, et sépare les vallées de Salt Lake (à l'est) et de Tooele (à l'ouest). Le point culminant (Flat Top Mountain) atteint 3237 m. Notre étude s'est concentrée sur la pointe nord-ouest de la chaîne où le substrat est composé de carbonates carbonifères riches en coraux (*Caninia sp.*) appartenant soit à la Formation *Green Ravine* soit *Lake Point Limestone* d'âge Mississippien à Pennsylvanien (Tooker et Roberts, 1970; Figure II-4B). Les microbialites sont nombreux dans ce secteur et forment localement des planchers (Figure II-4C) en lien avec des zones topographiques plates (terrasses) ou recouvrent des escarpements formés par le substrat (Figure II-4D et E). Des conglomérats, parfois très hétérométriques (taille des grains comprise entre quelques mm et plusieurs m), sont localement cimentés par un ciment calcitique (Figure II-4F).

- *Dead Horse quarry* ($41^{\circ} 45' N - 112^{\circ} 15' O$)

Le site de Dead Horse quarry fait référence à une carrière, actuellement non exploitée, située non loin de la commune de Tremonton. Le nom Dead Horse quarry est informel et résulte des restes d'activités de chasse (?) qui ont lieu sur le site. Cette carrière se caractérise par de nombreux dépôts clastiques sableux et conglomératiques présentant une géométrie deltaïque (Figure II-5A), avec des foresets plongeant vers l'ouest, en direction du paléo-lac. Les parties distales des foresets conglomératiques sont fréquemment stabilisées par des ciments aragonitiques qui (1) recouvrent les galets sous la forme d'une croûte anisopaque (épaisseur comprise entre 1 et 20 mm, maximale vers le sommet; Figure II-5B) et (2) forment des couches planes et continues (épaisseur comprise entre 5 et 20 mm; Figure II-5B, flèche noire), constituant de véritables planchers (Figure II-5C). Ces foresets cimentés sont également recouverts par des microbialites, présentant des géométries en gerbes (Figure II-5C à E).

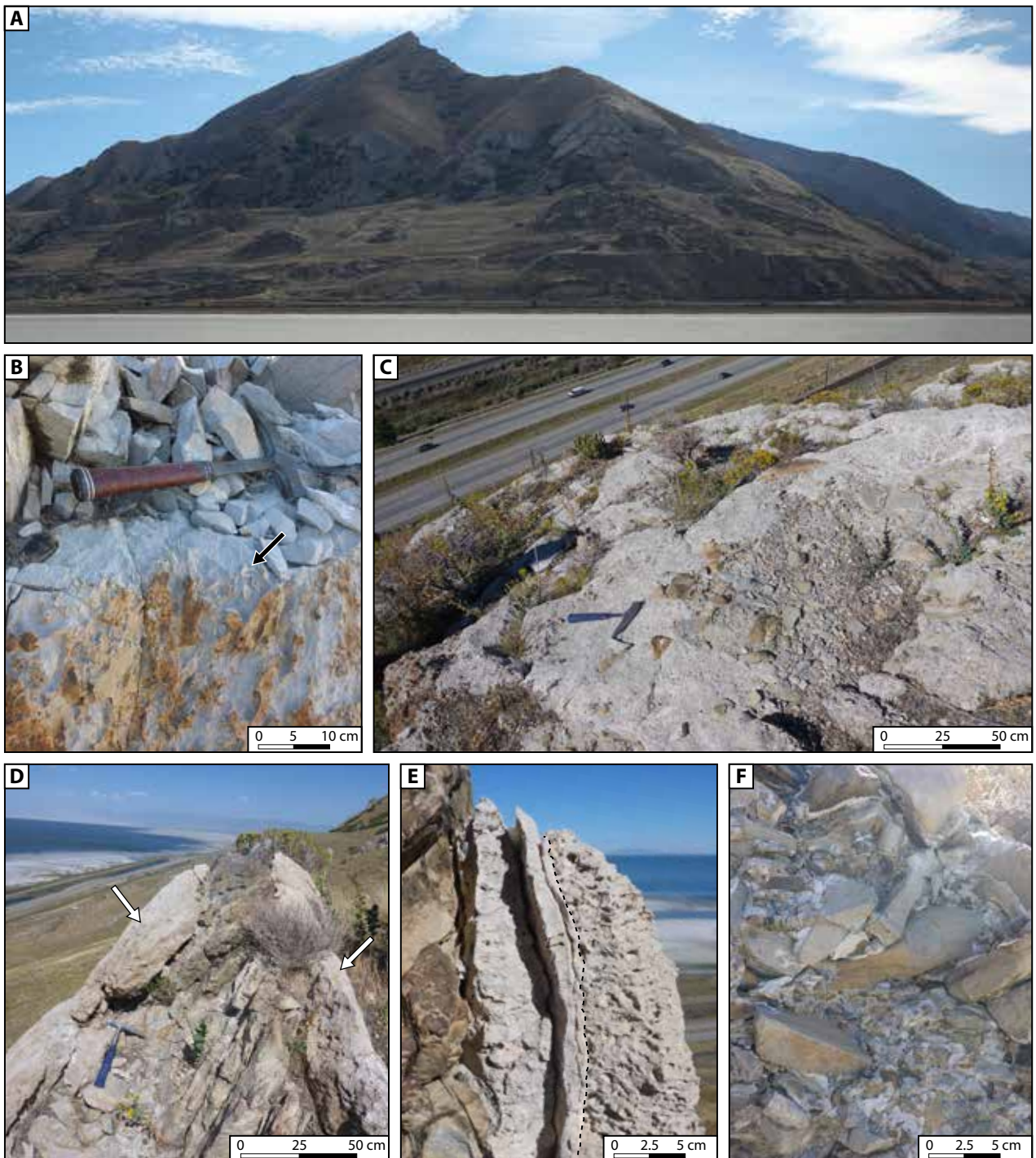


Figure II-4. Oquirrh Moutains. (A) Panorama de la pointe nord-ouest de la chaîne vu depuis le littoral du Grand Lac Salé. (B) Substrat carbonifère riche en coraux *Caninia* sp. (flèche noire). (C) Plancher de la terrasse recouvert de conglomérats et encroûté par les microbialites. (D) Microbialites (flèche blanche) recouvrant un éperon du substrat carbonifère. (E) Vue en coupe des microbialites encroûtant la paroi de la falaise rocheuse. Plusieurs phases de croissance distinctes (limite en pointillée noire) sont observées. (F) Conglomérat cimenté par un ciment péloïdal calcitique établi comblant la porosité intergranulaire.

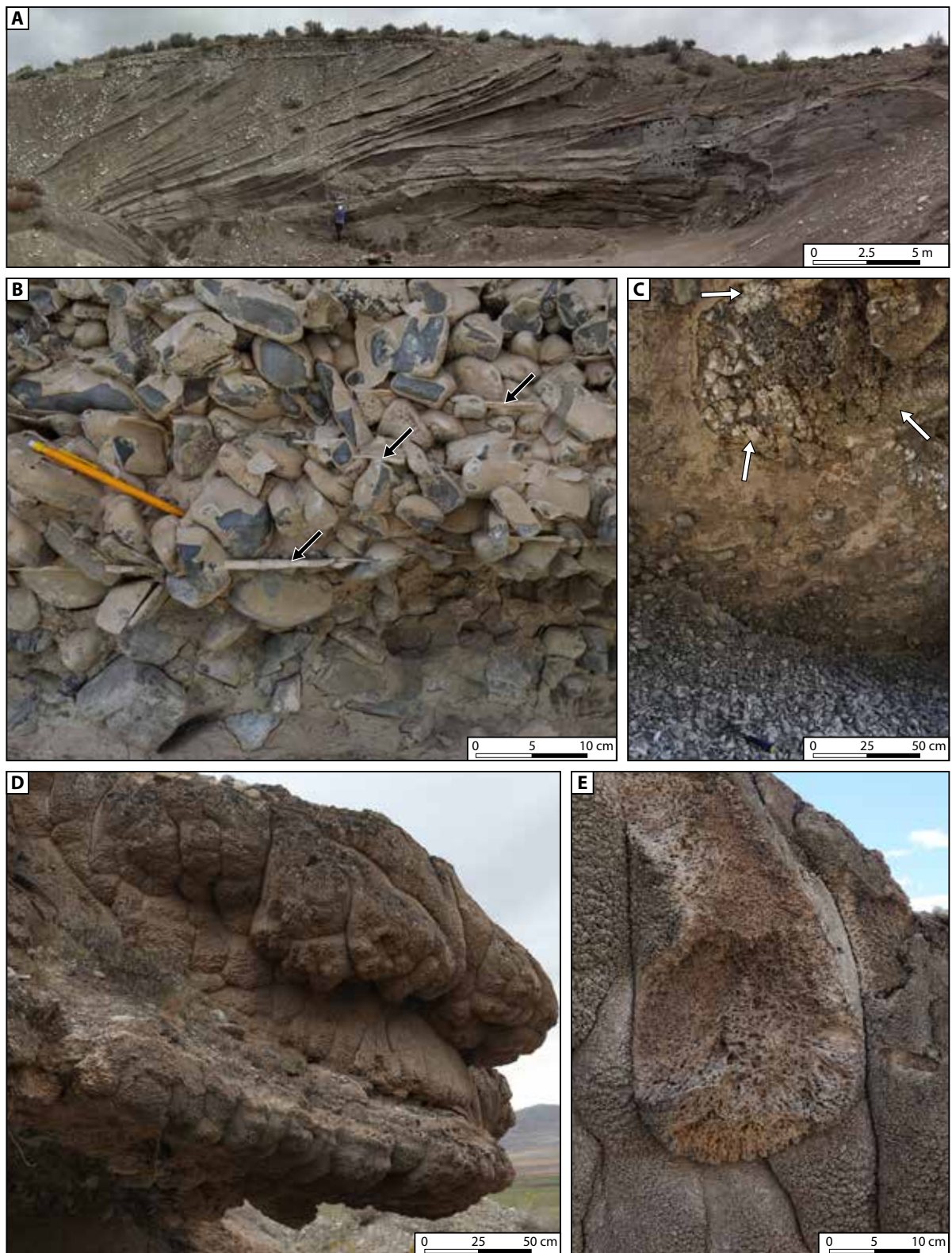


Figure II-5. Dead Horse quarry. (A) Panorama d'un delta silto-sableux de la carrière Dead Horse (voir Figure II-1 pour localisation). Les foresets plongent vers l'ouest. (B) Zoom sur un conglomérat dont les grains sont emballés et cimentés par une croûte carbonatée. Les niveaux de ciments horizontaux (flèche noire) marquent les paléo-niveaux du lac. (C) Plancher aragonitique encroûtant et stabilisant le toit d'une cavité. Des microbialites en forme de petits buissons (flèches blanches) tapissent le toit d'une cavité sous-cavée. (D) Microbialites recouvrant un foreset conglomératique dont le pendage est lié à la mise en place d'une delta de type Gilbert (Gilbert, 1890). Ces dépôts prennent la forme de gerbe s'évasant vers le bas. Le dessous de la structure est marqué par du sous-cavage, dont les dépôts microbiens ont tapissé la partie supérieure (voir panneau C). (E) Zoom sur les microbialites en forme de gerbe descendantes.

Contexte géodynamique

Le bassin du Grand Lac Salé fait partie de la province géodynamique du *Basin and Range* (Figure II-6). Cette province est caractérisée d'un point de vue géomorphologique par des séries de petites chaînes de montagnes, alignées selon un axe nord-sud et séparées les unes des autres par des bassins sédimentaires (Figure II-6; Eaton, 1982). Cette physiographie particulière résulte d'une structuration crustale par failles normales, générant horsts, grabens et demi-grabens; les horsts formant les chaînes de montagnes et les grabens les bassins (Stewart, 1971). La mise en place de cette province résulte d'une tectonique extensive régionale débutée vers la toute fin du Paléogène ou le début du Néogène et encore active aujourd'hui (Oldow *et al.*, 1989). La chronologie de cette extension et les mécanismes sous-jacents restent toutefois fortement débattus. Dickinson (2006) suggéra que deux phases distinctes

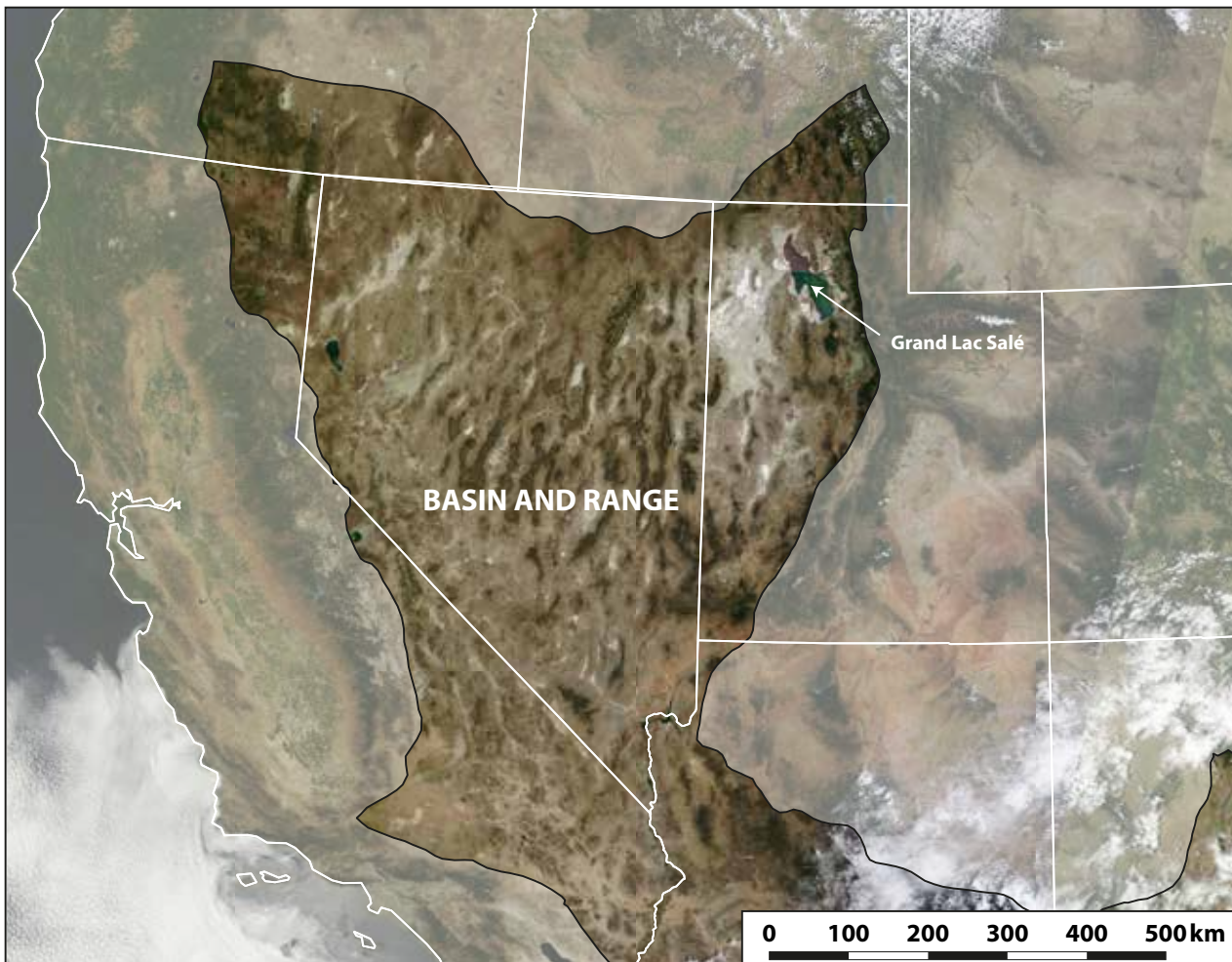


Figure II-6. Image satellite (NASA Terra (satellite EOS AM-1) du 28/07/2015, image issue de www.flashearth.com) présentant la partie nord de la province géodynamique du *Basin and Range*. Elle s'étend aux Etats-Unis entre les états de l'Orégon, de l'Idaho, de la Californie, du Néveda, de l'Utah, de l'Arizona, du Nouveau-Mexique, et continue au plus au sud au Mexique. Le bassin du Grand Lac Salé se situe dans la partie nord-est de cette province.

contribuèrent à la formation du *Basin and Range* actuel. Une première phase est associée à la subduction de la plaque Farallon, sous la plaque nord-américaine. Cette subduction combinée à celle de Kula, est assimilée à la formation des orogénèses Sevier (ca. 140-50 Ma) et Laramide (ca. 80-35 Ma; Bird, 1998). Vers la fin de la subduction, le retrait du slab (*rollback*) s'accroît générant une extension d'arrière-arc, pouvant expliquer à la fois le désépaississement de la croûte préalablement épaissie lors des phases antérieures d'orogénèses, ainsi que le volcanisme et la remontée mantellique visible sous la province du *Basin and Range*. D'autres auteurs (e.g. Zandt *et al.*, 1995; Liu, 2001) ont quant à eux suggéré que l'extension gravitaire tardi-orogénique des chaînes Laramide et Sevier a également pu jouer un rôle conséquent dans la mise en place de la province. La faille transformante de San Andreas s'étant mise en place progressivement après la fin de subduction de la plaque Farallon (ca. 30 Ma), ce changement géodynamique aurait alors entraîné un changement de moteur dans la dynamique extensive à partir de 17,5 Ma (Dickinson, 1997). À partir de cette période, l'extension dans le *Basin and Range* résulterait de contraintes transtensionnelles liées au jeu de la faille (Atwater, 1970; Dickinson, 2006).

Le Grand Lac Salé s'est mis en place au niveau de la bordure nord-est du *Basin and Range* (Figure II-6). Alors que l'épaisseur moyenne de la croûte au niveau de cette province a été estimée à environ 30-35 km, celle-ci descend à 26 km sous le Grand Lac Salé, son épaisseur la plus faible (Velasco, 2009). À l'instar du reste de la province, de nombreuses failles structurent les environs du Grand Lac Salé, dont notamment le réseau de failles *Wasatch Fault*, marquant la séparation entre le *Basin and Range* et le plateau du Colorado.

Contexte hydrologique

Le Grand Lac Salé, et son prédécesseur le lac Bonneville, sont situés dans la province hydrographique du Grand Bassin (*Great Basin*), dont l'extension est proche de celle de la province géodynamique du *Basin and Range* (Figure II-7). Le Grand Bassin s'étend dans son ensemble sur 541 730 km² et est bordé au nord par le plateau de Columbia, à l'est par le plateau du Colorado et les Montagnes Rocheuses, à l'ouest par la Sierra Nevada et la chaîne des Cascades ; la terminaison sud de ces bassins est quant à elle plus diffuse (Figure II-7). Cette province hydrographique englobe un ensemble de bassins de drainage endoréiques, sans exutoire. Quelques lacs sont établis de façon pérenne dans le Grand Bassin, comme le Grand Lac Salé, Utah Lake, Bear Lake, Mono Lake, Pyramid lake ou encore le lac Tahoe, etc. (Figure II-7). La plupart des plans d'eau sont cependant temporaires et envoyés

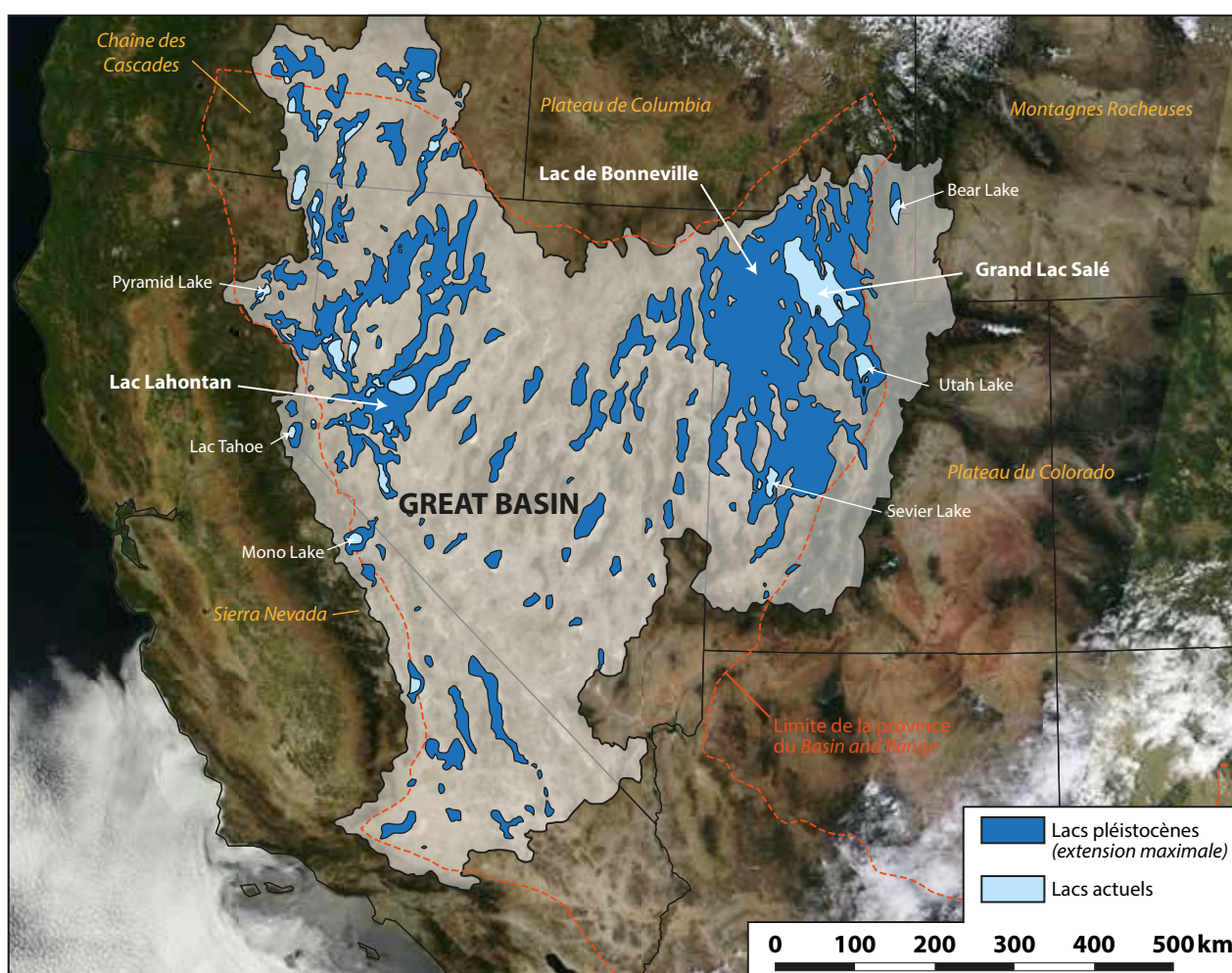


Figure II-7. Image satellite (NASA Terra (satellite EOS AM-1) du 28/07/2015, image issue de www.flashearth.com) présentant le Grand Bassin (*Great Basin*). Ce bassin endoréique s'étend sur les états de l'Oregon, de l'Idaho, du Wyoming, de la Californie, du Nevada, et de l'Utah. La position des lacs actuels et pléistocènes (lors de leur extension maximale) est également indiquée sur cette figure, d'après les données issues de Morrison (1991).

essentiellement au printemps lorsque les bassins sont alimentés par la fonte des neiges (e.g. Sevier Lake), résultant du climat aride régnant actuellement dans cette région impliquant de faibles apports et une forte évaporation. À la fin du Pléistocène, et plus particulièrement lors du paroxysme du dernier maximum glaciaire (ca. 22 000 ans BP), des conditions climatiques plus humides ont conduit à la formation de nombreux systèmes lacustres dans le Grand Bassin, la plupart ayant disparu aujourd'hui ou leur extension ayant été fortement réduite (Figure II-7; Morrison, 1991). Deux lacs majeurs ont coexisté lors de cette période, les lacs Bonneville et Lahontan, établis respectivement dans les (sous) bassins éponymes (Benson *et al.*, 1992). Dans ce chapitre, nous nous focaliserons exclusivement sur le bassin de Bonneville, dans lequel se trouve le Grand Lac Salé actuel.

Partie II

Du lac Bonneville au Grand Lac Salé, l'évolution du système lacustre au cours des derniers 30 000 ¹⁴C ans BP.

Le Bassin Bonneville a enregistré une succession de cycles lacustres depuis au moins 630 000 ans (Tableau II-1). Ces cycles lacustres correspondent à des épisodes de lacs profonds (profondeur de plus de 100 m), séparés par des périodes de faible niveau d'eau, voire même d'assèchement. Le nombre de cycles lacs profonds avait été initialement estimé à 17 (Eardley *et al.*, 1973), sur la base de l'analyse des premiers 110 m d'une carotte collectée à l'extrême sud de l'actuel Grand Lac Salé (*Burmester core*; profondeur maximale atteinte 307 m). Après réexamen de la carotte, Oviatt *et al.* (1999) ont considérablement réduit ce nombre et l'ont ramené à 4 cycles de lacs profonds (du plus récent au plus ancien) : Bonneville, Little Valley, Pokes Point et Lava Creek, se corrélant respectivement avec les OIS (marine Oxygen Isotope Stages) 2, 6, 12 et 16 (respectivement autour de 30-11.5 ¹⁴C ka BP, 140-130 ka, 250-240 ka et 630-610 ka). Dans une moindre mesure, un cinquième cycle de lac profond peut également être ajouté entre les cycles Bonneville et Little Valley : le cycle Cutler Dam (se corrélant probablement avec le cycle OIS 4, autour de 80-40 ka; Machette *et al.*, 1992).

Tableau II-1. Les cycles lacustres profonds du bassin de Bonneville au cours des derniers 630 000 ans. D'après Machette *et al.* (1992), Link *et al.* (1999); suivant une compilation de données issues de Eardley et Gvostdetsky (1960), Eardley *et al.* (1973), Scott *et al.* (1983), McCoy (1987), Machette et Scott (1988), Oviatt et Miller (1997) et Oviatt *et al.* (1999).

Cycle lacustre	Age	Altitude maximum	Oxygen Isotope Stage
Bonneville	ca. 30-11.5 ¹⁴ C ka BP	1552 m	2
Cutler Dam	ca. 80-40 ka	<1380 m	4?
Little Valley	ca. 140-130 ka	1490 m	6
Pokes Point	ca. 250-240 ka	1428 m	12
Lava Creek	antérieur à 630-610 ka	1420 m	16

Nos travaux se sont focalisés sur le dernier cycle lacustre Bonneville, correspondant approximativement aux trente derniers mille ans. Ce dernier cycle lacustre profond est considéré comme le plus profond des paléo-lacs quaternaires du Bassin Bonneville (profondeur d'eau de plus de 300 m) et serait d'ailleurs le seul à être devenu, au moins temporairement, exoréique (les eaux du bassin s'écoulaient vers l'Océan Pacifique en empruntant la rivière *Snake*, en opposition avec endoréisme traduisant un bassin hydrologiquement clos; Oviatt *et al.*, 1992). L'histoire de ce cycle est bien contrainte dans sa globalité, mais se révèle encore incertaine dans le détail. Ce cycle se

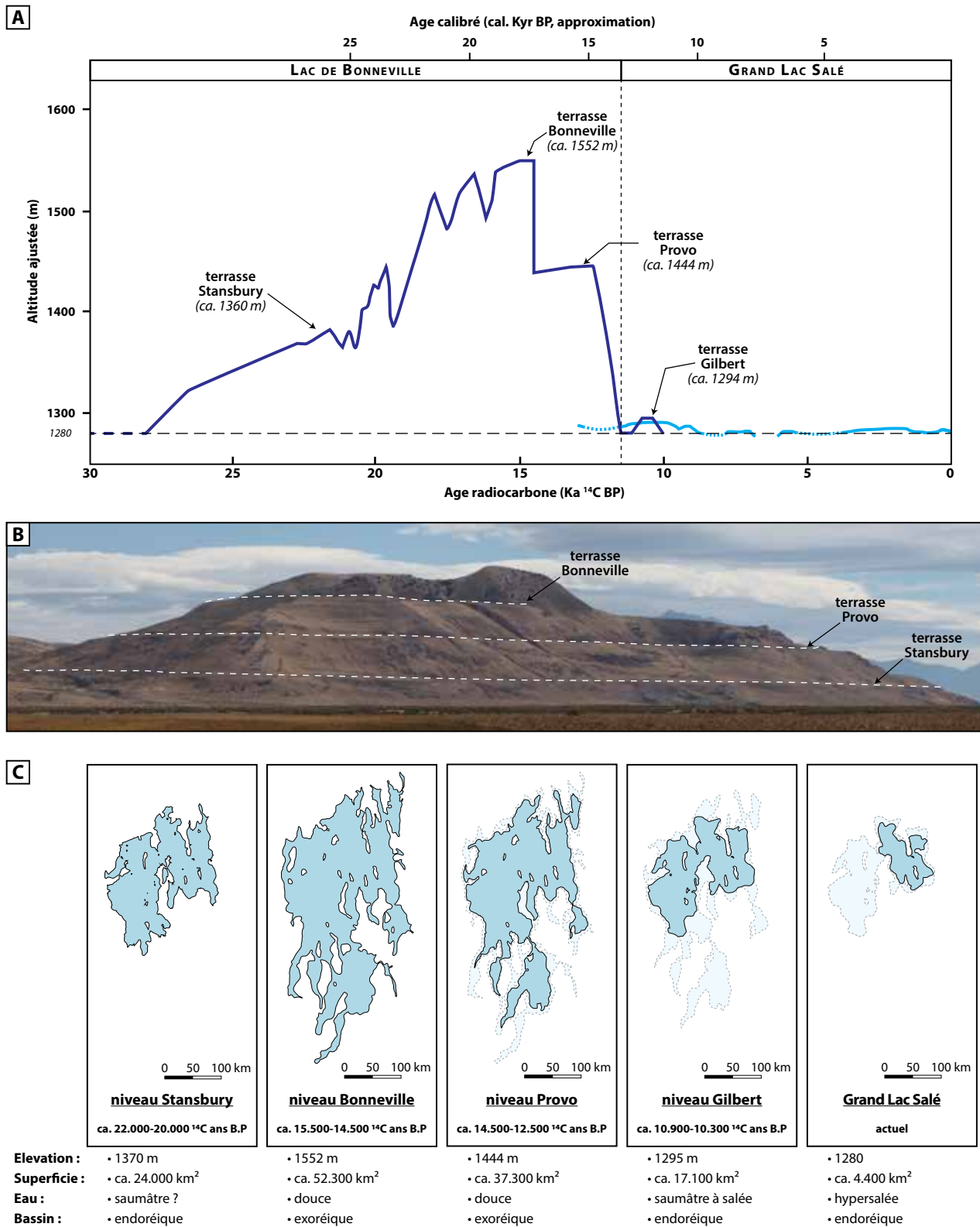


Figure II-8.  volution du syst me lacustre au cours des 30 000 ¹⁴C derni res ann es. (A) Courbes de variations du niveau du lac marquant une nette distinction entre la phase profonde lac Bonneville et la phase peu profonde Grand Lac Sal . Ces variations s'accompagnent de p riodes de relative stabilit  enregistr es dans le paysage sous la forme de terrasses, dont les principales sont Stansbury, Bonneville, Provo et Gilbert. La courbe bleu fonc  est bas e sur les donn es de Oviatt (1997 ; 2015) et Patrickson *et al.* (2010) tandis que la courbe bleu clair est issue de Murchison (1989). (B) Panorama illustrant les empreintes (en tire trait) laiss es dans le paysage par les terrasses majeures (Gilbert n'est pas visible dans ce secteur). (C) Extension spatiale du syst me lacustre au cours de cinq p riodes de r f rence correspondant aux niveaux/terrasses Stansbury, Bonneville, Provo, Gilbert ainsi que le Grand Lac Sal  actuel (d'apr s Currey, 1984).

subdivise en deux phases distinctes, une phase profonde «lac Bonneville» (ca. 30 000 - 11 500 ¹⁴C ans BP) évoluant en une phase peu profonde «Grand Lac Salé» (11 500 ¹⁴C ans BP - actuel; Figure II-8A).

1. Le lac Bonneville (ca. 30 000 - 11 500 ¹⁴C ans BP)

1.1. Généralités

Le lac Bonneville est le dernier lac profond occupant le bassin de Bonneville. Lors de son paroxysme, il recouvrait le nord-ouest de l'Utah ainsi que les régions adjacentes des États de l'Idaho, du Wyoming et du Nevada (Oviatt *et al.*, 1992). Le géologue américain GK. Gilbert (1843-1918) fut un des premiers scientifiques à se consacrer à l'étude de l'ancêtre du Grand Lac Salé. Il le nomma *Lake Bonneville* (lac Bonneville) en 1875, en référence à un officier (d'origine française) de l'armée américaine, Benjamin Louis Eulalie de Bonneville (1796–1878). Ce pionnier de l'exploration de

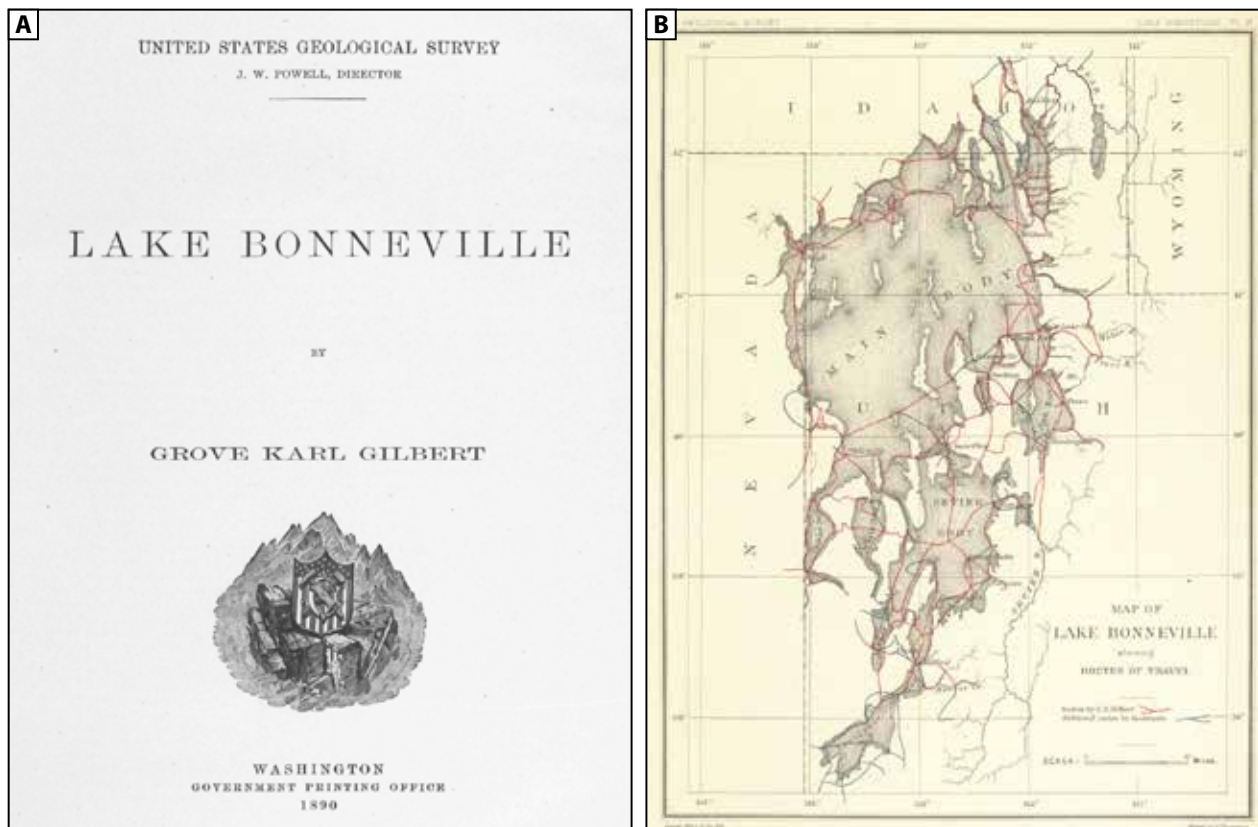


Figure II-9. «Lake Bonneville», ouvrage de référence sur ce lac publié par G. K. Gilbert en 1890. (A) Page de grand titre et frontispice de l'ouvrage. (B) Carte de l'extension maximale du lac Bonneville publiée par G. K. Gilbert (1890).

l'Ouest américain publia le premier récit authentique de la présence du Grand Lac Salé (exploration en 1833, publication du récit en 1848). Gilbert publia une étude complète du lac Bonneville (Figure II-9; Gilbert, 1890) où il décrivit notamment des structures deltaïques perchées au niveau des paléolignes de rivages du lac, structures qui sont désormais nommées Gilbert delta en référence à leur découvreur.

Peu avant que le cycle profond de Bonneville ne se mette en place, le bassin de Bonneville était occupé par une étendue d'eau éphémère de type *playa-lake* (vers 32 000 ¹⁴C ans BP; Spencer *et al.*, 1984). Dans le registre sédimentaire, ceci s'est traduit par des intercalations de niveaux aragonitiques formés par des pellets d'*Artemia* (*Artemia franciscana*; un crustacé vivant en eaux salines à hypersalines) ainsi que des restes de leurs cystes, et des niveaux clastiques dépourvus de ce biota (données issues d'une carotte prélevée au centre du lac actuel au niveau de la partie la plus déprimée du bassin; Spencer *et al.*, 1984). La présence de boues carbonatées ainsi que de sables oolithiques (datées à 31 660 ¹⁴C ans BP) déposés dans un lac de profondeur inférieur à 3 m ont permis à Currey et Oviatt (1985) de confirmer cette interprétation paléoenvironnementale. Le temps passant, cette étendue d'eau est devenue pérenne formant un lac de taille probablement comparable au Grand Lac Salé actuel (Spencer *et al.*, 1984; Currey et Oviatt, 1985).

L'âge du début du lac Bonneville *sensu stricto* reste discutable dans le sens où l'on prend comme référence soit (1) le début de la pérennité du lac entre 32 000 ¹⁴C ans BP (e.g. Spencer *et al.*, 1984) et 30 000 ¹⁴C ans BP (e.g. Oviatt *et al.*, 1992), soit (2) l'initiation de la phase d'élévation du plan d'eau estimée entre 28 000 ¹⁴C ans BP (e.g. Godsey *et al.*, 2005) et 26 000 ¹⁴C ans BP (Oviatt *et al.*, 2015). Dans ce manuscrit, nous prendrons 30 000 ¹⁴C ans BP comme référence.

1.2. Chronologie

1.2.1. La phase d'élévation du plan d'eau (ca. 28 000 - 15 500 ¹⁴C ans BP)

Au début de son histoire, le lac Bonneville entre dans une phase d'élévation du plan d'eau qui se maintiendra jusque environ 15 500 ¹⁴C ans BP (Figure II-10). Au cours de cette phase, la profondeur du lac atteint plus de 370 m. Cette augmentation du niveau d'eau est corrélée à un climat plus humide,

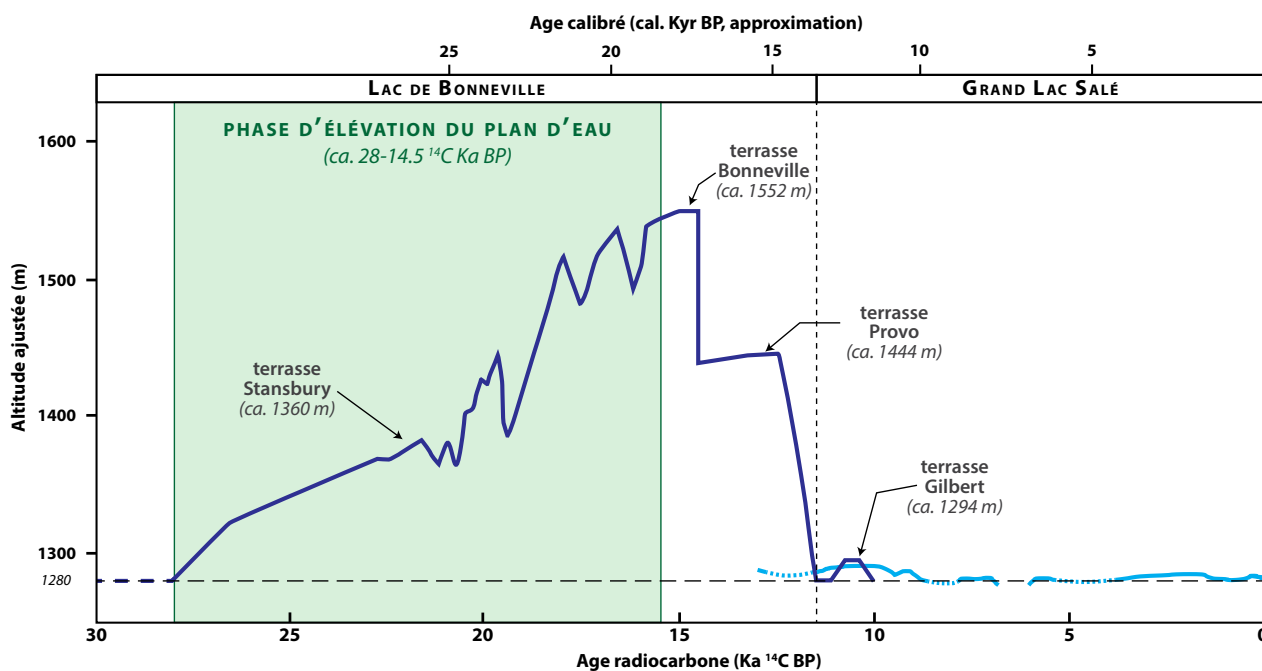


Figure II-10. La phase d'élévation du plan d'eau de l'histoire du lac Bonneville, marquée par l'oscillation Stansbury et la formation de la terrasse éponyme. La courbe bleu foncé est basée sur les données de Oviatt (1997 ; 2015) et Patrickson *et al.* (2010) tandis que la courbe bleu clair est issue de Murchison (1989).

et potentiellement plus froid, affectant la région (Madsen *et al.*, 2001 ; Lyle *et al.*, 2012). L'origine de ce changement climatique reste débattu selon deux scénarios potentiels : (1) le premier propose une modification de la trajectoire du Polar Jet Stream (PJS) entraînant une anomalie climatique et thermique locale (Antevs, 1948). La taille de la calotte glaciaire « Laurentides » (*Laurentides Ice Sheet*) combinée avec la présence d'une zone de haute pression atmosphérique permanente aurait eu pour conséquence de forcer la trajectoire du PJS vers le sud, traversant ainsi les bassins de Lahontan et Bonneville. Les conditions atmosphériques plus froides et humides auraient alors favorisé les précipitations, notamment pendant l'hiver, et la mise en place de lacs (Benson et Thompson, 1987 ; Benson *et al.*, 2011). Des modélisations numériques du climat global durant le Dernier Maximum Glaciaire (Kutzbach et Guetter, 1986) sont venues conforter cette hypothèse initialement formulée par Antevs (1948). (2) Une nouvelle hypothèse récente propose quant à elle une augmentation du niveau des lacs de la région résultant d'une remontée de masses d'air depuis le sud, provenant du Pacifique Tropical Est (*Eastern Tropical Pacific realm* ; Lyle *et al.*, 2012). Dans ce cas-ci, les masses d'air tropicales auraient engendré une augmentation des précipitations pendant les saisons printemps/été.

La phase d'élévation du plan d'eau du lac Bonneville se prolonge jusqu'à environ 15 500 ^{14}C ans BP. L'augmentation du niveau du lac serait marquée en son milieu par la double oscillation

Stansbury, d'une amplitude totale de 45 m, se déroulant entre 22 000 ¹⁴C ans BP et 20 000 ¹⁴C ans BP (Figure II-10; Oviatt *et al.*, 1990; Patrickson *et al.*, 2010). Cette oscillation a laissé son empreinte dans le paysage sous la forme d'une terrasse, nommée Stansbury, et correspondant à la plus ancienne des terrasses majeures reconnues à ce jour pour le lac Bonneville. La terrasse Stansbury, établie aux alentours de 1360 m, enregistre une période de (relative) stabilité du niveau du lac pendant la période d'élévation du plan d'eau, engendrant la formation d'une ligne de rivage pérenne, marquée par une zone de replat le long des pentes (Figure II-8B). Cette terrasse est enregistrée sur la totalité du pourtour du lac Bonneville, et permet donc de définir son extension à cette époque : la superficie du lac s'établit alors à environ 24 000 km² (Figure II-8). Le lac Bonneville a continué de croître jusqu'à environ 15 500 ¹⁴C ans BP.

Lors de cette élévation du plan d'eau, les eaux du lac Bonneville sont passées de salées à douces. Ceci se traduit dans les assemblages faunistiques enregistrés par une rapide disparition des *Artemia* au profit des ostracodes, dont les assemblages évoluaient également vers des espèces de moins en moins tolérantes aux eaux salées (Spencer *et al.*, 1984). La sédimentation enregistrée au fond du bassin est également marquée par une transition entre des carbonates devenus de plus en plus rares vers des d'argiles lors de cette période (Spencer *et al.*, 1984). Au niveau de la côte, des dépôts caractérisés comme des « tufs » (*tufa*) calcaires commencent à se former (Oviatt *et al.*, 1990). Néanmoins, peu d'informations ont été publiées jusque-là sur ces structures qui font l'objet de la troisième partie de ce chapitre.

1.2.2. Le niveau Bonneville (ca. 15 500 - 14 500 ¹⁴C ans BP)

Le niveau d'eau du lac Bonneville a cessé de croître dès lors qu'il a atteint un point de débordement situé à proximité de la localité de Zenda (Oviatt *et al.*, 1992; Oviatt, 1997; Godsey *et al.*, 2005; Godsey *et al.*, 2011). L'excédent d'eau se déversa alors dans la rivière Snake au niveau du seuil de Zenda, coulant alors jusqu'à l'Océan Pacifique (Oviatt *et al.*, 1992). D'un lac endoréique pendant la phase d'élévation du plan d'eau, le lac Bonneville s'est donc transformé en lac exoréique (Patrickson *et al.*, 2010). L'extension du lac est alors à son maximum (environ 52 300 km²; Figure II-8), de même pour l'altitude de la surface du lac culminant alors à 1552 m (Figure II-11; Gilbert, 1890; Currey

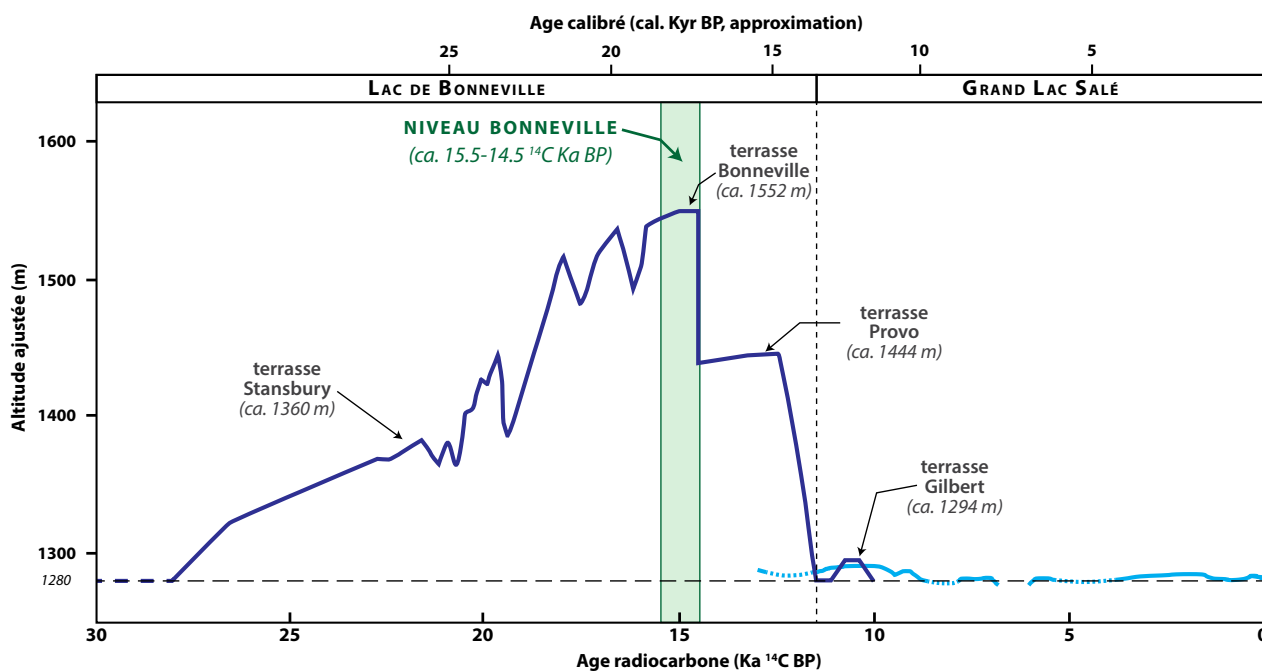


Figure II-11. Le niveau Bonneville, période de relative stabilité du niveau du lac autour d'une altitude de 1552 m. L'excédent d'eau se déverse dans la rivière Snake, le lac est alors exoréique. Le détail des courbes est disponible dans la Figure II-10.

1990; Oviatt *et al.*, 1992; Godsey *et al.*, 2011). Le niveau d'eau est alors resté suffisamment stable pour former la terrasse Bonneville (Figure II-8). Néanmoins, il semblerait que le niveau d'eau ait fluctué de plusieurs mètres, se traduisant par des phases où le niveau diminuait temporairement en deçà du point de débordement, ce dernier marquant l'élévation maximale du lac (Currey *et al.*, 1983).

Le niveau Bonneville est également marqué par la présence de tufs calcaires (e.g. Currey *et Oviatt*, 1985; Nelson *et al.*, 2005). Au niveau de cette terrasse, les grains composant les conglomérats clastiques sont scellés par des ciments (*tufaglomerate cements*; Nelson *et al.*, 2005) déposés sur le pourtour du lac. Des formes érigées en couverture de surfaces indurées (*capping tufa*) sont également reportées (e.g. Burr *et Currey*, 1992), mais minoritaires. Leur minéralogie est dominée par l'aragonite (ca. 83 %). Des datations radiométriques effectuées sur des gastéropodes lacustres (*Stagnicola*) retrouvés dans ces tufs ont montré que le niveau du lac était à, ou proche du niveau Bonneville vers $14\,400 \pm 400$ ^{14}C ans BP (Godsey *et al.*, 2005).

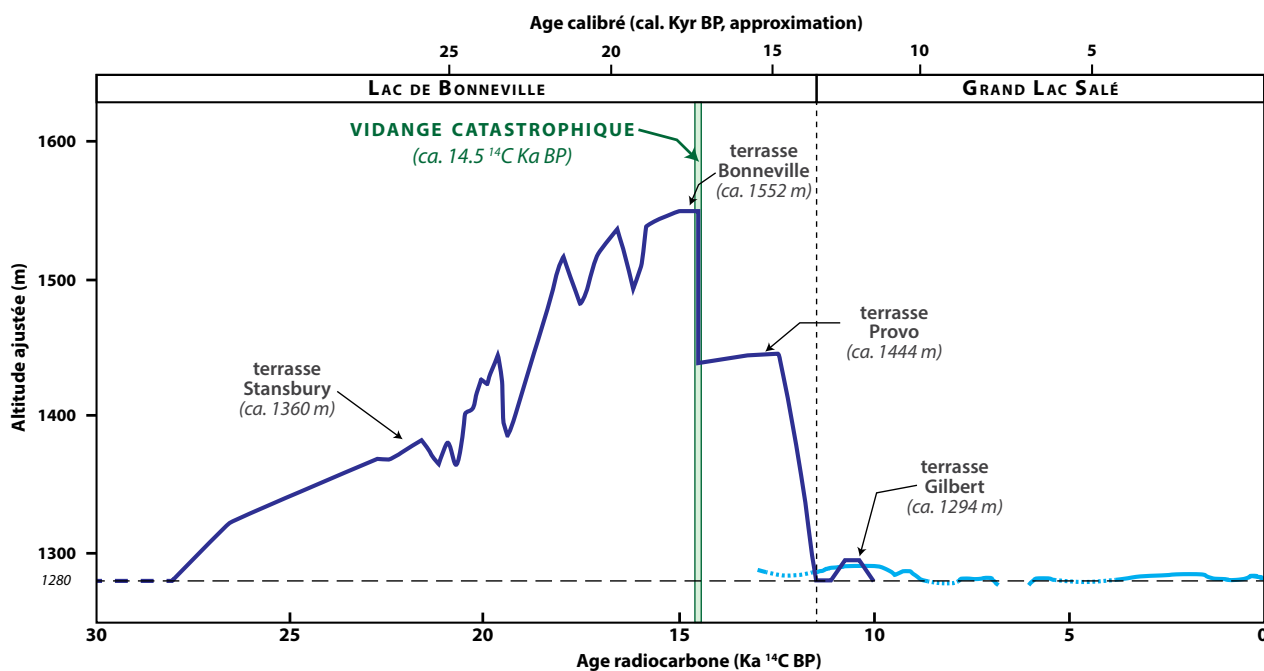


Figure II-12. La vidange catastrophique, due à la rupture d'une berge du lac, a engendré une chute du niveau du lac de l'ordre de 110-130 m en un temps extrêmement bref (entre quelques semaines à quelques années). Le détail des courbes est disponible dans la Figure II-10.

1.2.3. La vidange catastrophique (ca. 14 500 ¹⁴C ans BP)

Vers 14 500 ¹⁴C ans BP, une brèche s'est formée au niveau du seuil de Zenda, situé au nord du lac Bonneville. Constitué essentiellement par des alluvions et des roches tertiaires peu lithifiées, ce seuil s'est alors rompu et un volume d'eau considérable s'est déversé dans la rivière Snake, entraînant une inondation catastrophique (Benson *et al.*, 2011 ; Godsey *et al.*, 2011). Le volume d'eau évacué dans la Snake River est estimé à 4750 km³ (O'Connor, 1993), pour un débit maximum atteint dans les premières semaines de la crue de 0,8–1,0×10⁶ m³ s⁻¹, soit un débit comparable à celui de l'Amazonie actuelle (Jarrett et Malde, 1987). Cette chute brutale du niveau d'eau n'est répertoriée que dans le lac Bonneville, contrairement aux autres lacs majeurs du Grand Bassin (e.g. Lahontan ou Estancia) où le niveau d'eau est resté relativement stable à cette époque. L'origine de la vidange encore inconnue, mais l'hypothèse d'un séisme associé semble plausible (Janecke et Oaks, 2011). La chute du niveau d'eau a été estimée entre 110 et 130 m (le lac faisait alors plus de 300 m de profondeur) en seulement quelques semaines à quelques années (Gilbert, 1890 ; Malde, 1968 ; Currey et Oviatt, 1985 ; Jarrett et Malde, 1987 ; Oviatt *et al.*, 1992 ; O'Connor, 1993 ; Godsey *et al.*, 2005 ; Oviatt, 2015). Le niveau du lac ne culmine désormais plus qu'à 1444 m (Gilbert, 1890 ; Malde, 1968), jusqu'à atteindre le seuil de Red Rock Pass (futur exutoire de la période Provo) où le niveau s'est une nouvelle fois stabilisé (Figure II-12 ; Gilbert, 1890 ; Oviatt *et al.*, 1992).

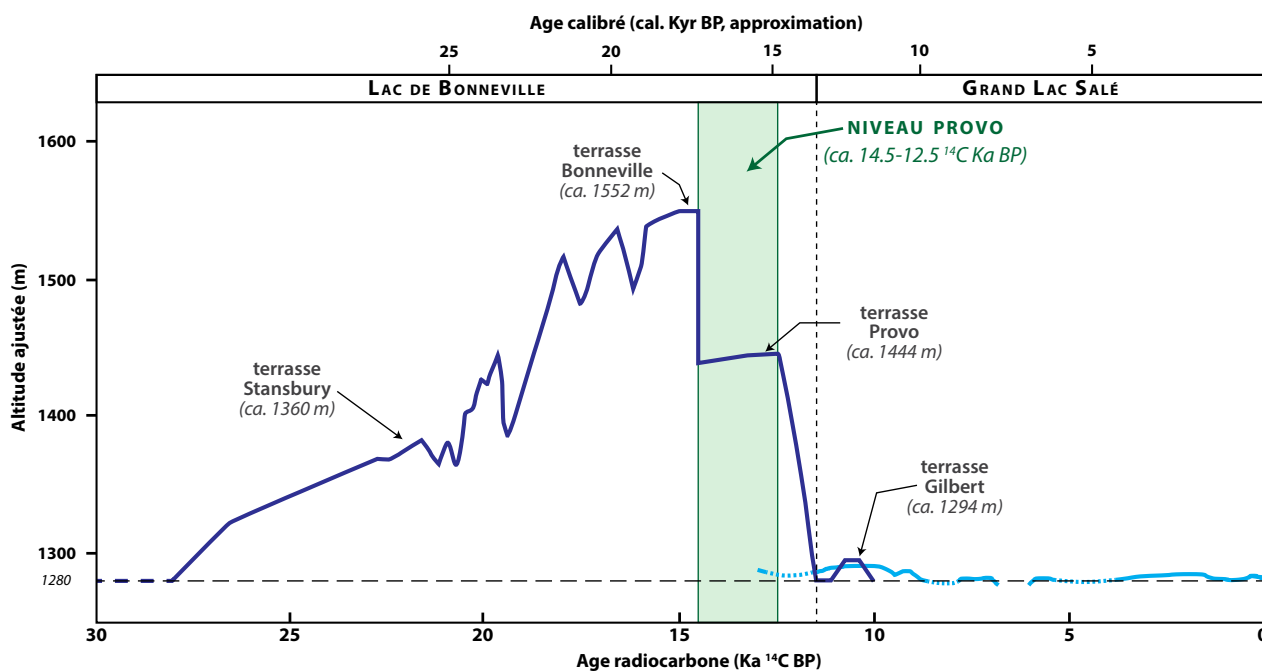


Figure II-13. Niveau Provo : la chute du niveau du lac s'est stabilisée lorsque celui-ci a atteint un le seuil de Red Rock Pass, constituant un exutoire. La terrasse Provo, résultant de cette période de relative stabilité, s'est établie à 1444 m. Le détail des courbes est disponible dans la Figure II-10.

1.2.4. Le niveau Provo (ca. 14 500 - 12 500 ^{14}C ans BP)

Consécutivement à la vidange Bonneville, le lac occupe une nouvelle ligne de rivage et se stabilise temporairement, formant ainsi la terrasse Provo (Figure II-13; Gilbert, 1890; Malde, 1968). Les premiers dépôts correspondant à ce niveau ont été enregistrés très rapidement après cet évènement catastrophique, témoignant une nouvelle fois de la faible durée de la vidange. Une première datation radiocarbone a été effectuée sur un tuf calcaire récolté au niveau de la terrasse Provo, fournissant un âge de $14\,320 \pm 90$ ^{14}C ans BP (Oviatt, 1991). Celui-ci a été récolté sur une coulée basaltique à *Tabernacle Hill* (*Black Rock Desert*, $38^{\circ} 55' \text{ N} - 112^{\circ} 32' \text{ O}$), dont l'âge d'écoulement a été estimé à $14\,500$ ^{14}C ans BP et témoignant de l'intense activité géodynamique de la région. Le plus ancien âge associé à la terrasse Provo est de $14\,290 \pm 120$ ^{14}C ans BP, obtenu sur des gastéropodes d'eau douce (*Stagnicola*) récoltés dans des dépôts de barres sableuses juste en dessous de la terrasse (Light, 1996). En raison des marges d'erreur, l'âge moyen de début d'occupation de la terrasse est défini aux alentours de $14\,500$ ^{14}C ans BP (Oviatt *et al.*, 1992; Patrickson *et al.*, 2010; Godsey *et al.*, 2011)

L'altitude de référence de la terrasse Provo est estimée autour de 1444 m, le lac couvrait alors une superficie d'environ $37\,300$ km^2 (Figure II-8). Il est globalement admis que le niveau d'eau serait resté relativement stable (Figure II-13). Cette notion de relative stabilité est mise en avant

par la présence de la terrasse Provo, nécessitant un niveau d'eau à une altitude définie suffisamment longtemps pour façonner durablement le paysage (Gilbert, 1890). Néanmoins, l'histoire de la terrasse Provo est complexe et apparaît encore incertaine : son caractère composite tend plutôt à signifier une histoire polyphasée (e.g. Currey et Burr, 1988). Benson *et al.* (2011) ont proposé une chute suivie d'une remontée (*drawdown*) du niveau d'eau jusqu'au niveau de débordement dans la Snake River au cours de cette phase Provo. Plus récemment, Miller *et al.* (2013) ont proposé une montée progressive du niveau d'eau Provo de l'ordre de 15 m, en réponse à une remontée du seuil de débordement suite à des glissements de terrain.

La durée de la phase Provo reste également incertaine et discutée. Dès 1890, Gilbert, qui avait estimé que la terrasse Provo était postérieure à celle de Bonneville, suggéra une durée d'occupation de la terrasse Provo cinq fois supérieure à celle de Bonneville, en se basant sur la largeur de la terrasse. Les datations au radiocarbone (^{14}C) ont permis de définir un calage temporel d'occupation de la terrasse. Oviatt *et al.* (1992) ont ainsi proposé une durée d'occupation limitée à 500 ans (de 14 500 à 14 000 ^{14}C ans BP). Des études plus récentes tendent cependant à revenir à l'hypothèse de Gilbert, i.e. une durée d'occupation plus longue, estimant une fin d'occupation de la terrasse Provo entre 13 600 ^{14}C ans BP (16,7 cal ka ; Miller *et al.*, 2013 ; Oviatt, 2015) et 12 000 ^{14}C ans BP (Light, 1996 ; Godsey *et al.*, 2005), soit respectivement des durées d'occupation de 900 et 2500 ans. Dans sa dernière synthèse, Oviatt (2015) propose un âge estimatif de 12 500 ^{14}C ans BP, qui sera considéré dans ce manuscrit comme âge de fin d'occupation de la terrasse..

Les tufs calcaires sont très abondants juste en dessous de cette terrasse et se matérialisent également sous la forme de ciments scellant des conglomérats (*tufaglomerate*) et de structures érigées formant des croûtes de 5-20 cm d'épaisseur recouvrant le substrat rocheux et/ou les précédents conglomérats (*capping tufa* ; Nelson *et al.*, 2005). Il semble néanmoins, d'après les données disponibles dans la littérature (e.g. Nelson *et al.*, 2005), que ces dernières sont beaucoup plus nombreuses au niveau Provo qu'au niveau Bonneville, au moins pour les formes érigées. Les tufs du niveau Provo semblent se différencier par leur minéralogie, ici majoritairement dominée par de la calcite (Nelson *et al.*, 2005 ; Felton *et al.*, 2006). Cependant, cette minéralogie semble varier selon la localité, avec parfois des formes érigées majoritairement en aragonite (Felton *et al.*, 2006). Des analyses en lames minces ont permis à Felton *et al.* (2006) d'identifier le rôle d'algues (non déterminées) dans la précipitation

de ces tufs érigés. Les filaments considérés comme algaires par ces auteurs représentent en moyenne 45 % de leurs lames minces (33 % pour la micrite; 18 % pour la porosité; 2,5 % pour les fragments clastiques et moins de 1 % pour du matériel divers incluant des fragments de coquilles).

La troisième partie de ce chapitre (voir page 173) se consacre en partie à ces structures carbonatées formées lors de la phase Bonneville. Les données apportées revisitent en profondeur ces structures et apportent des informations nouvelles par rapport aux données de la littérature.

1.2.5. La phase de baisse du niveau du lac (ca. 12 500 - 11 500 ¹⁴C ans BP)

Le lac Bonneville entame une phase de baisse de son niveau entre 12 500 et 11 500 ¹⁴C ans BP (Figure II-14; Godsey *et al.*, 2005). Le niveau d'eau passant sous le seuil de débordement, le lac redevient alors endoréique, une configuration qui perdure jusqu'à l'heure actuelle. Cette phase de chute du niveau du lac est matérialisée par le passage d'une altitude de 1444 m à 1280 m (voire plus bas), correspondant au niveau du Grand Lac Salé actuel. Une fois ce niveau 1280 m atteint, le lac Bonneville devient le Grand Lac Salé.

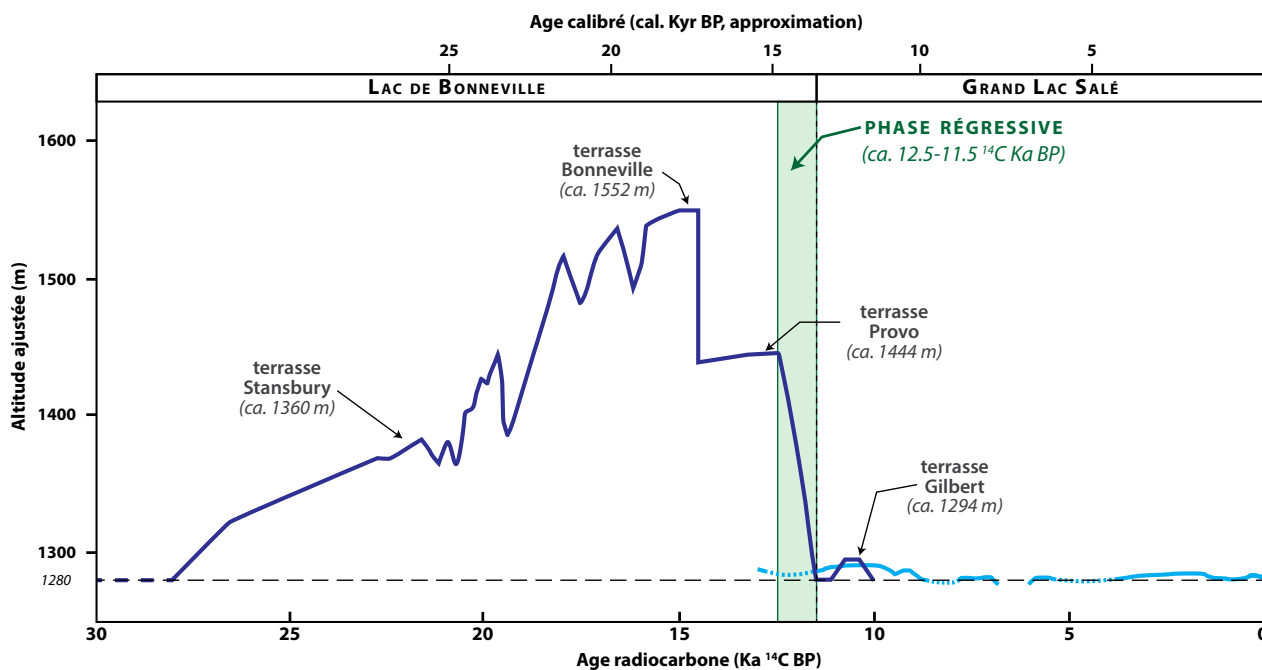


Figure II-14. La phase régressive. Des conditions climatiques plus sèches ont eu pour conséquence la chute du niveau du lac depuis le niveau Provo (ca. 1444 m) vers un niveau semblable au Grand Lac Salé actuel (ca. 1280 m). Le détail des courbes est disponible dans la Figure II-10.

Cette chute abrupte du niveau du lac Bonneville post-Provo est synchronisée de celles d'autres lacs du Grand Bassin, comme les lacs Lahontan (Nevada) et Estancia (Nouveau-Mexique; [Godsey et al., 2011](#)). Cet événement est donc régional, et non plus local comme la chute entre les niveaux Bonneville et Provo (liée à une rupture de berge). La phase de baisse du niveau du lac coïncide également avec le début de l'événement climatique chaud Bølling–Allerød ([Godsey et al., 2011](#)) et est donc très certainement d'origine climatique. Localement, l'analyse de restes végétaux et de pollens a plutôt suggéré une transition depuis un climat froid et humide auparavant (permettant la formation du lac Bonneville) vers des conditions toujours froides, mais cette fois-ci sèches, limitant les apports hydriques et favorisant l'évaporation ([Madsen et al., 2001](#)).

1.3. Rebond isostatique

L'élévation de base du lac Bonneville lors de ses prémices est considérée comme similaire à celle du Grand Lac Salé actuel, soit 1280 m. Ainsi, le volume d'eau présent dans le bassin à cette période devait être relativement similaire à celui du Grand Lac Salé actuel, soit $1,892 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ (cette valeur sera arrondie à $2 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ pour les calculs qui suivront dans ce travail). Lors du niveau Bonneville, le volume du lac a atteint environ $1 \cdot 10^{16} \text{ m}^3$ ([Oviatt, 2015](#)). Ce volume supplémentaire d'eau constitue alors un poids conséquent appuyant sur la lithosphère, la masse d'eau passait alors de $2 \cdot 10^9 \text{ t}$ à $1 \cdot 10^{16} \text{ t}$, soit 5 millions de fois supérieure. Sous cette charge, la lithosphère a subi une inflexion qui devint maximale au niveau du centre du bassin (là où la colonne d'eau, et donc le poids, était la plus importante). Depuis la chute du niveau du lac et le retour à un faible niveau lacustre depuis environ 11 500 ^{14}C ans BP, la charge s'est réduite et la lithosphère a donc repris sa position initiale (pré-Bonneville) sous l'influence du rebond isostatique.

Ce phénomène a été proposé dès 1890 par Gilbert qui observa un décalage dans les altitudes des différentes terrasses, notamment Bonneville et Provo, entre la bordure et le centre du bassin (Figure II-15). Currey ([1982](#)) compila les données d'altitude des terrasses Bonneville, Provo et Gilbert dans tout le bassin Bonneville (d'après les travaux de [Webster, 1890](#); [Crittenden, 1963](#); [Doelling, 1964](#); [Bucknam, données non publiées, 1975](#); [DeGraff, 1976](#), [Passey, 1981](#)) et montra une augmentation de l'ordre de 75 m de la terrasse Bonneville des bordures vers le centre du bassin (1552 m à 1628 m)

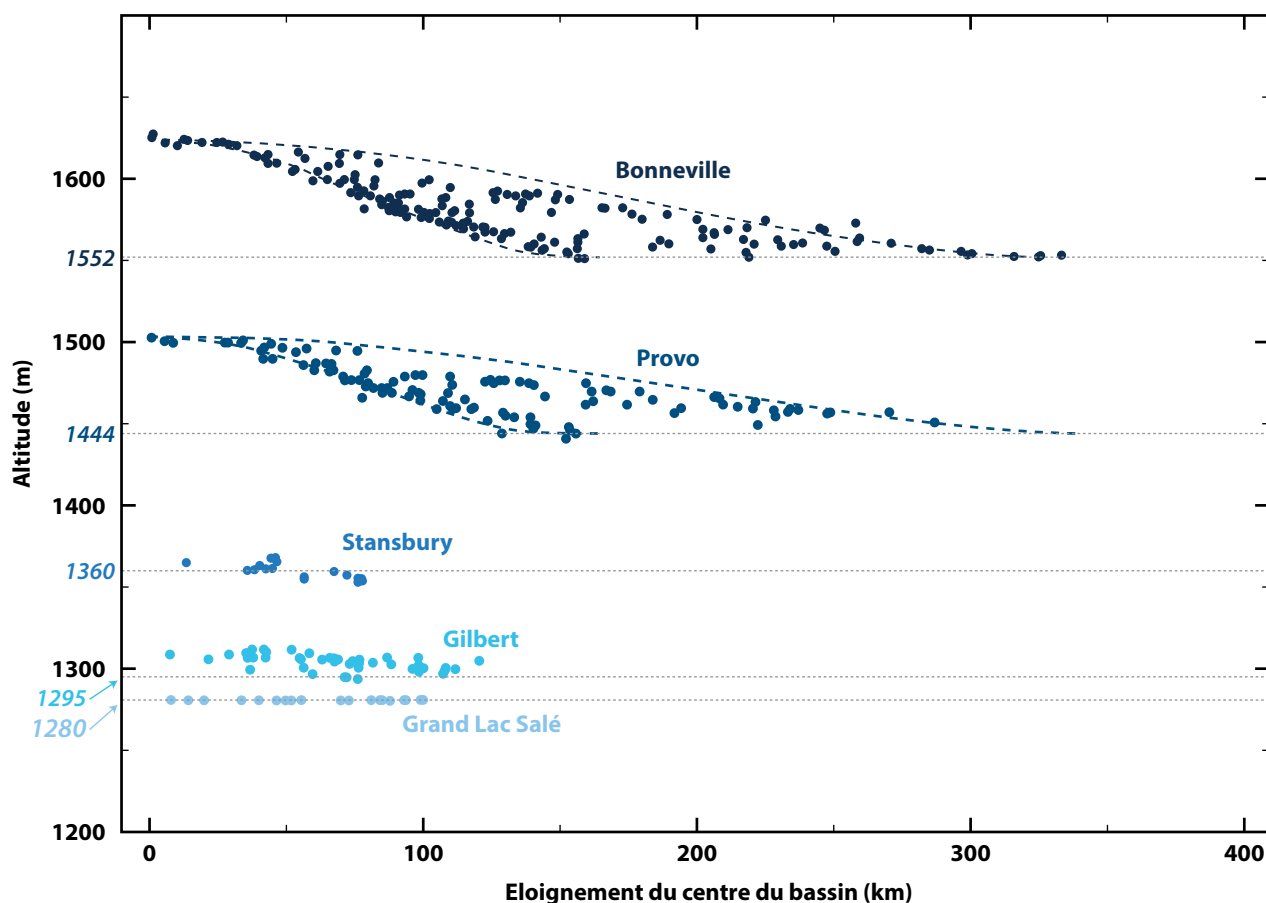


Figure II-15. Altitude des terrasses Bonneville, Provo, Stansbury et Gilbert, ainsi que celle du Grand Lac Salé en fonction de leur distance par rapport au centre du bassin. L'altitude des terrasses Bonneville et Provo varie fortement en fonction de la distance au centre du bassin, les plus élevées se situant au centre. Ces deux terrasses sont ainsi fortement impactées par le rebond isostatique (jusqu'à plus de 75 m pour Bonneville). L'amplitude légèrement inférieure pour les altitudes de la terrasse Provo par rapport à Bonneville suggère un rebond initié dès la vidange catastrophique Bonneville (ca. 14 500 ^{14}C ans BP). À l'opposé, l'altitude des terrasses Stansbury et Gilbert évolue peu en fonction de la distance au centre du bassin. Pour Stansbury, cela suggère que la déflexion liée au surpoids de l'eau n'était pas encore effective lors de cette période. Pour Gilbert, cela tend à signifier que l'essentiel du rebond était terminé, le bassin étant retourné à son niveau d'équilibre. D'après Bills *et al.* (2002), qui s'est basé en partie sur des données de Currey (1982).

et de 60 m pour la terrasse Provo (1441 m à 1503 m). Les données de la terrasse Gilbert montrent une augmentation de l'altitude de la terrasse inférieure à 20 m. Cependant, cette terrasse reste problématique (observable dans peu de localités du bassin et aucun seuil documenté ayant pu conduire à une stabilisation autour d'un niveau donné) et son tracé doit être considéré avec précaution (Oviatt, 2014). Les données disponibles pour la terrasse Stansbury sont quant à elle restreintes à la moitié est du bassin (travaux de Bills *et al.*, 2002). Elles montrent néanmoins un décalage du même ordre que la terrasse Gilbert. Les différentes terrasses se sont formées lorsque le niveau du lac s'est stabilisé pendant une durée suffisamment importante pour modeler durablement le paysage. Ainsi l'altitude d'une terrasse était identique, quelle que soit sa position dans le bassin lors de sa formation. Or, avec

la chute du niveau d'eau, la partie centrale du bassin (là où le poids et donc l'inflexion engendrée étaient maximum) est remontée progressivement, faisant s'élever les terrasses formées pendant le haut niveau du lac. Ainsi, le décalage d'environ 75 m pour la terrasse Bonneville, entre le centre et la bordure du bassin, suggère une inflexion maximum de la lithosphère du même ordre. De même, la profondeur maximale du lac Bonneville ne doit pas être déduite de la différence entre l'altitude ajustée de la terrasse Bonneville et l'altitude du fond du lac actuel (soit $1552-1270=282$ m), mais depuis l'altitude de la plus haute occurrence de la terrasse Bonneville qui correspondait certainement au point le plus bas lors de cet épisode (soit $1628-1270=358$ m ; ces calculs ne prennent pas en compte de l'épaisseur de la pile sédimentaire).

Le fait que la terrasse Provo ne soit décalée que de 60 m, soit 15 m de moins que la terrasse Bonneville, montre que le rebond isostatique s'est initié consécutivement à la vidange Bonneville. Le rebond avait déjà atteint une amplitude de 15 m lors de la mise en place de la terrasse Provo. Miller *et al.* (2013) considèrent d'ailleurs que le rééquilibrage suite à la brutale chute de plus de 100 m du niveau du lac était complété avant la fin de la période Provo, soit en 1.500 à 3 000 ans. Les reconstructions de l'évolution temporelle du rebond isostatique suggèrent que l'essentiel de celui-ci s'est déroulé avant le début de la phase Grand Lac Salé (décalage d'altitude inférieur à 10 m au centre du bassin ; Bills *et al.*, 2002 ; Oviatt, 2015). Cette estimation est notamment basée sur les décalages observés au niveau de la terrasse Gilbert.

2. Le Grand Lac Salé (11 500 ¹⁴C ans BP - actuel)

2.1. Généralités

Le Grand Lac Salé (Great Salt Lake) est bordé au sud et à l'est par la ville de Salt Lake City (Figure II-1) et correspond au plus grand lacsalé d'Amérique du Nord. Son éloignement de plus de 900 km des côtes du Pacifique, couplé à sa faible profondeur, a pour conséquences de générer de grandes variations saisonnières de température des eaux, passant de près de 0 °C en hiver à plus de 27 °C en été (Wurtsbaugh et Maciej Gliwicz 2001 ; Wurtsbaugh *et al.*, 2011). Il s'étend sur plus de 120 km pour 51,5 km de largeur tandis que sa superficie moyenne est de 4480 km², valeurs qui restent fortement influencées par les variations de son niveau. Le Grand Lac Salé résulte d'une longue phase

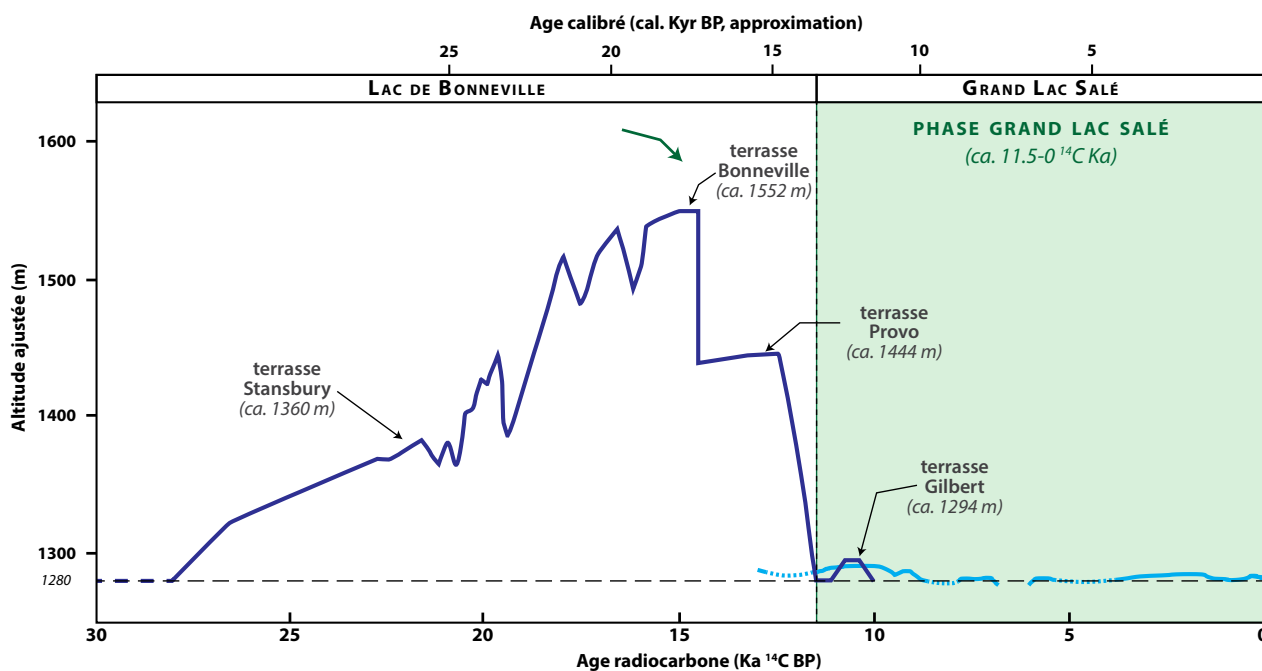


Figure II-16. La phase Grand Lac Salé. Le système lacustre est entré dans une phase de bas niveau depuis 11 500 ^{14}C ans BP. Il enregistre de nombreuses fluctuations, mais dont les amplitudes sont limitées. La courbe bleu foncé est basée sur les données de Oviatt (1997 ; 2015) et Patrickson *et al.* (2010) tandis que la courbe bleu clair est issue de Murchison (1989).

endoréique établie depuis 11 500 ^{14}C ans BP. Son évaporation entraîne une concentration des ions dans l'eau du lac, le rendant salé à hypersalé.

2.2. Chronologie

La phase Grand Lac Salé débute aux alentours de 11 500 ^{14}C ans BP, consécutivement à la baisse du niveau du lac post-Provo. Le niveau du lac est alors autour ou sous le niveau de référence 1280 m. Des niveaux de *red beds* sont retrouvés sur les bordures du Grand Lac Salé actuel et sont interprétés comme résultant de l'oxydation des sédiments déposés au fond du lac Bonneville, alors anoxique (Currey, 1990). Ces *reds beds* sont retrouvés de nos jours à l'affleurement et contiennent des fentes de dessiccation, indiquant leur émergence. Ils évoluent latéralement vers le centre de l'actuel Grand Lac Salé vers des intercalations de mirabilite ($\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10 (\text{H}_2\text{O})$; Currey, 1990) ou de thénardite (son équivalent non hydraté, Na_2SO_4 ; Balch *et al.*, 2005) et de boues observées dans différents carottages et en sismique (e.g. Colman *et al.*, 2002). L'épaisseur de mirabilite atteint localement 13 m dans le centre du lac, et se réduit en direction de la bordure du lac (Benson *et al.*, 1990). Le dépôt de ces évaporites est directement associé à la chute du niveau du lac post-Provo. Depuis cette période, le lac

Bonneville et le Grand Lac Salé sont endoréiques, la chute du niveau d'eau par évaporation a entraîné une concentration des ions en solution bien supérieure à celle de la phase Bonneville. La précipitation de mirabilite requiert des saumures avec de fortes concentrations ioniques, notamment en sulfates (Garrett, 2001). La présence de thénardite en lieu et place de la mirabilite dans certains sédiments du Grand Lac Salé peut s'expliquer par une recristallisation de mirabilite en thénardite dans le sédiment plutôt que par une précipitation primaire de ce minéral non hydraté (Garrett, 2001). La déshydratation entraînant ce changement minéralogique peut être liée à une surconcentration de NaCl dans le milieu (effet de relargage) ou par des températures assez élevées au-delà de 9-32°C (Garrett, 2001). Le passage d'eau douce pendant la période de haut niveau du lac durant la phase Bonneville, vers des eaux salées à hypersalées de la phase Grand Lac Salé est également visible au travers des assemblages fauniques. En effet, réapparaissent dans l'enregistrement sédimentaire des restes d'*Artemia*, alors qu'ils étaient absents de sédiments associés à la phase Bonneville, à l'exception de la phase pré-Stansbury (Spencer *et al.*, 1984).

Le Grand Lac Salé est resté à un bas niveau pendant plusieurs centaines d'années (1400 ans selon Oviatt, 2014), avant d'entamer une phase d'élévation faisant croître son niveau vers 1295-1297 m (+15-17 m par rapport au niveau de référence; Oviatt, 2014) entre 10900 ¹⁴C ans BP et 10300 ¹⁴C ans BP (Figure II-17; Benson *et al.*, 1992). L'amplitude de cette élévation, nommée *Gilbert episode*, est observable dans le paysage par le biais de la terrasse éponyme, la plus basse des quatre terrasses majeures communément reconnues. Cette terrasse est plus diffuse dans le paysage et identifiable uniquement localement (notamment sur le pourtour d'Antelope Island). La présence d'ostracodes associée à l'absence d'*Artemia* suggère une eau moins salée, probablement saumâtre (Oviatt, 2014). L'origine de cette phase d'élévation est encore discutée (Oviatt, 2014). Bien que souvent associée à l'épisode climatique du Dryas récent (ultime fin de la dernière période glaciaire), la terrasse Gilbert s'est formée à la toute fin de cet événement froid (Oviatt, 2014). La période de bas niveau précédent l'épisode Gilbert est quant à elle corrélée au paroxysme du Dryas récent dans la région, et questionne donc l'influence réelle de cet épisode froid et plus humide sur le Grand Lac Salé (Oviatt, 2014). En effet, il serait attendu que le pic du Dryas récent coïncide avec le pic d'élévation du niveau du lac à cette époque, or celui-ci montre un décalage de plusieurs centaines d'années. Le lac se trouvant dans un bassin clos, l'augmentation du niveau d'eau résulte d'une augmentation des apports d'eau douce et/ou d'une baisse de l'évaporation et revêt donc une origine climatique, qui reste cependant à

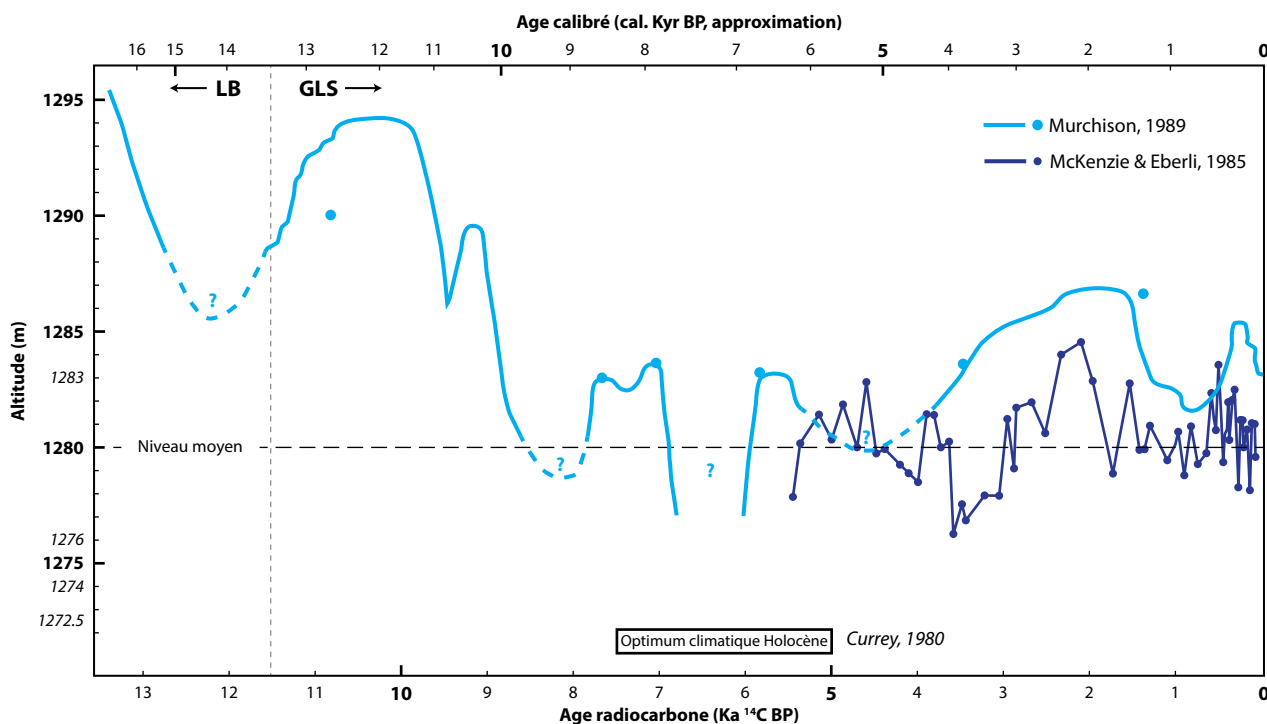


Figure II-17. Variations du niveau du lac lors de la phase Grand Lac Salé. Les données restent encore souvent peu précises et lacunaires, notamment pour les périodes de bas niveau. D'après McKenzie et Eberli (1985 ; courbe bleu foncé) et Murchison (1989 ; courbe bleue claire).

déterminer. De même, la stabilisation entre 1295 et 1297 m, à l'origine de la formation de la terrasse, reste également incomprise puisqu'aucun seuil physique n'a été retrouvé à ces altitudes dans le bassin.

Vers 10900 ¹⁴C ans BP, le niveau du lac décroît et retourne vers une altitude de 1280 m qui constitue alors un niveau moyen (Figure II-17). À partir de cette époque, il n'atteindra plus un niveau tel que celui atteint au cours de l'épisode Gilbert. L'histoire récente du lac est faite de fluctuations dont l'amplitude est limitée à une dizaine de mètres autour de l'altitude 1280 m (Figure II-17). Une période marquante de bas niveau est néanmoins à signaler autour de 6700 ans BP, identifiée en sismique par des réflecteurs tronqués (Colman *et al.*, 2002) ainsi qu'en imagerie aérienne par la présence de polygones de dessiccation géants (Currey, 1980). Lors de cette période, qui coïncide avec l'optimum climatique de l'Holocène (Colman *et al.*, 2002), il est suggéré que le Grand Lac Salé fut proche de l'assèchement et formait alors un environnement de playa (Currey, 1980).

2.3. Caractéristiques du Grand Lac Salé actuel

2.3.1. Variations historiques du niveau du lac

Le niveau d'eau du Grand Lac Salé est mesuré instrumentalement depuis 1876 par l'United States Geological Survey (USGS) et la base de données est mise à disposition en ligne (http://waterdata.usgs.gov/ut/nwis/uv?site_no=10010000). Cet enregistrement a permis de mettre en évidence d'importantes fluctuations du niveau d'eau, en un temps parfois restreint. Ainsi, le niveau du lac a fluctué entre 1 277 m d'altitude (minima, année 1963) et 1 284 m (maxima, années 1873 et 1986) (Figure II-18; Figure II-19; Gwynn, 1987; Davis, 1998). Entre 1963 et 1986, 23 ans ont suffi pour faire varier le niveau du lac sur une amplitude de 7 m.

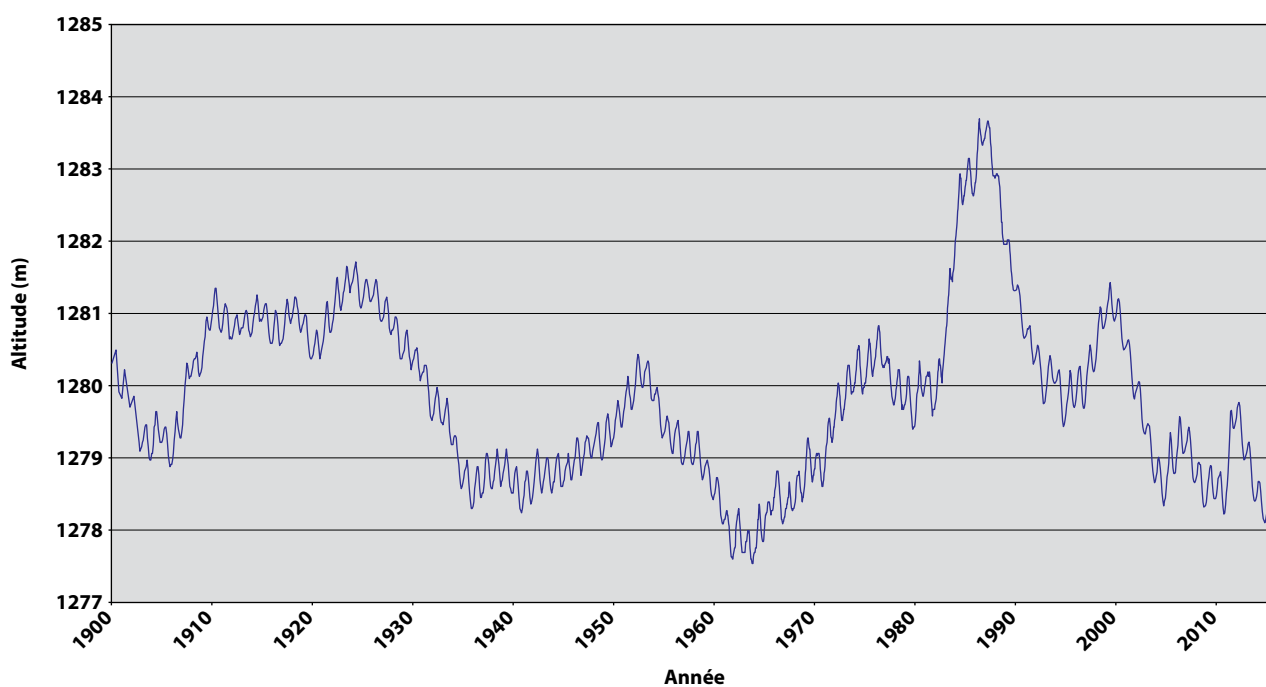


Figure II-18. Variations du niveau du Grand Lac Salé entre janvier 1900 et février 2016 (moyenne mensuelle). Les données sont fournies par l'USGS, et relevées dans la baie Gilbert au niveau du site 10010000 (Great Salt Lake at Saltair Boat Harbor; http://waterdata.usgs.gov/nwis/dv?referred_module=sw&site_no=10010000)

Le niveau de référence du Grand Lac Salé a été établi à 1280 m, soit l'élévation moyenne depuis 1873. La profondeur maximale du lac étant relativement faible (entre 8 et 15 m) et ses marges relativement plates, la moindre variation dans le niveau d'eau a pour conséquence de faire varier significativement la superficie du lac. Lors du bas niveau de 1963, le Grand Lac Salé ne couvrait plus que 2 427 km², soit 1,8 fois moins que la valeur moyenne, pour une profondeur réduite uniquement à 3 m. Lors du haut niveau de 1983, celui-ci atteint en 5 957 km² (voire 8 547 km² si l'on compte l'enneigement du

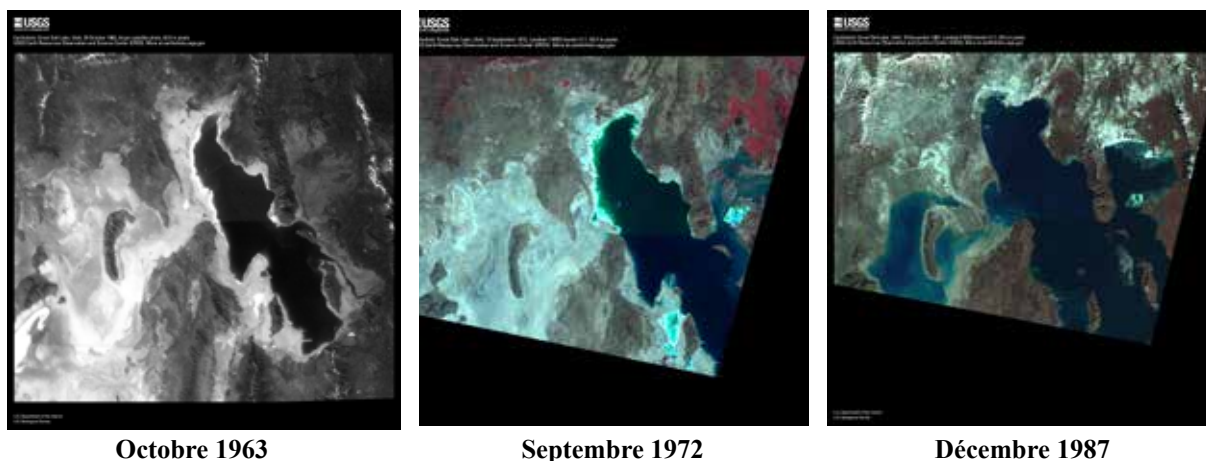


Figure II-19. Images satellites Landsat (1 et 5) et Argon du Grand Lac Salé à trois niveaux caractéristiques : le bas niveau historique de 1963 (1277 m), le niveau moyen de 1972 (1280 m) et le haut niveau historique de 1987 (1284 m; [USGS, 2007. http://earthshots.usgs.gov/GreatSaltLake/GreatSaltLake](http://earthshots.usgs.gov/GreatSaltLake/GreatSaltLake)).

Grand Désert Salé; Figure II-19; [USGS, 2012; http://ut.water.usgs.gov/greatsaltlake/](http://ut.water.usgs.gov/greatsaltlake/)).

Les fluctuations du niveau du lac sont également saisonnières, en fonction des apports en eau notamment par la fonte des glaces et de la couverture neigeuse. Leur amplitude est quant à elle comprise entre 0,6 et 0,9 m ([Pedone et Folk, 1996](#)).

2.3.2. Hydrologie

2.3.2.1. *Composition ionique*

La notion de «salinité» fait référence à la quantité de «sels» dissous dans l'eau du lac, les sels correspondant à des composés chimiques combinant cations et anions formant un produit neutre. La salinité est une valeur difficilement mesurable puisqu'elle nécessite un séchage de la solution afin de mesurer les résidus solides, sans que certains composés s'évaporent pendant la procédure. La valeur de la salinité peut néanmoins être estimée à partir de la valeur de matières solides dissoutes (*Total Dissolved Solids*, TDS). En effet, le TDS prend en compte toutes les particules ioniques de taille inférieure à 2 μm , donc les sels, mais également la matière organique dissoute. Dans des eaux (sur) salées, la concentration de la matière organique dissoute est négligeable en comparaison avec les sels (sauf si les eaux sont extrêmement polluées). Le TDS fournit donc une très bonne approximation de la salinité. L'unité de référence de la salinité est normalement le g kg^{-1} , mais sera fournie en g l^{-1} dans ce manuscrit puisque la valeur sera déduite du TDS (dont l'unité de référence est le g l^{-1}). Le système lacustre lac Bonneville/Grand Lac Salé présente

Tableau II-2. Composition chimique en ions majeurs (en % du TDS) des eaux du Grand Lac Salé en comparaison avec celles de l'Océan (valeurs moyennes), de la Mer Morte et du Lac Sevier. Données issues de Gwynn (1997) et Utah Geological Survey (2011 ; <http://geology.utah.gov/>).

Site	Salinité moyenne (g/l)	pH	Sodium (Na ⁺)	Potassium (K ⁺)	Magnésium (Mg ²⁺)	Calcium (Ca ²⁺)	Chlore (Cl ⁻)	Sulfate (SO ₄ ²⁻)
Grand Lac Salé	130	7,5-8,5	32,8	2	3,3	0,2	54,5	5,2
Océan (moyen)	35	8,2	30,8	1,1	3,7	1,2	55,5	7,7
Mer Morte	220 à 340	6-6,5	12,3	2,3	12,8	5,3	67,2	0,1
Lac Sevier	200		35,5	1,4	1,6	0,2	49,1	12,1

un caractère endoréique depuis environ 14 500 ¹⁴C ans BP. Ceci implique que même si le volume d'eau est régulé par l'évaporation, l'essentiel des ions est piégé dans le système où ils s'accumulent, formant d'une part des eaux (hyper) salées, ainsi que la formation d'évaporite (e.g. mirabillite, gypse) lors que les seuils de solubilité sont dépassés.

Le Tableau II-2 présente la proportion de chaque ion majeur dans la valeur du TDS pour les eaux du Grand Lac Salé (valeur moyenne), en comparaison avec celles de l'Océan (moyen) et deux autres lacs endoréiques, le lac Sevier également dans l'Utah et la mer Morte. Bien que la salinité du Grand Lac Salé soit presque quatre fois plus importante que celle de l'océan, les proportions des différents ions majeurs sont relativement proches. La différence majeure concerne la proportion d'ions calcium (Ca²⁺) qui est six fois inférieure pour le Grand Lac Salé, et dans une moindre mesure le potassium (K⁺) qui lui y est presque deux fois plus élevé. Le lac Sevier, situé à moins de 200 km du Grand Lac Salé, présente également des proportions similaires. Les valeurs sont très différentes dans le cas de la mer Morte. Le ratio Mg²⁺/Ca²⁺ du Grand Lac Salé est d'environ 16:1 favorisant la précipitation d'aragonite au lieu de la calcite (à 25 °C, la calcite précipite si ce ratio passe en dessous de 4:1 ; Morse *et al.*, 1997).

En comparant la composition ionique des eaux du Grand Lac Salé avec celles de ses trois principales rivières tributaires (Hahl et Langford, 1964), il apparait que les ions Ca²⁺ et SO₄²⁻ représentent une part non négligeable du TDS des apports de rivière (entre environ 10 et 30 %), alors que ceux-ci ne représentent que respectivement 0,2 et 5,5 % du TDS du lac. Ces éléments, s'ils ne sont pas en solution dans les eaux du lac, doivent vraisemblablement se retrouver dans la colonne sédimentaire. Les ions Ca²⁺ sont donc probablement utilisés dans la formation des oolithes et microbialites composés d'aragonite (CaCO₃) et qui constituent une part importante des sédiments se formant actuellement dans le lac (voir paragraphe 2.3.4 : *les sédiments*). Le SO₄²⁻ est quant à lui probablement utilisé dans la formation de mirabillite ((Na₂SO₄ · 10 (H₂O)).

Tableau II-3. Composition chimique des eaux apportées au Grand Lac Salé par les trois grandes rivières tributaires, représentant à elles seules près de deux tiers des apports en eau douce dans le lac. Données de Jones *et al.* (2009) prélevées en avril 2000.

Tributaire		Sodium (Na ⁺)	Potassium (K ⁺)	Magnésium (Mg ²⁺)	Calcium (Ca ²⁺)	Chlore (Cl)	Sulfate (SO ₄ ²⁻)	Salinité totale en ions majeurs
Weber River	mg/l	32,6	3,8	14,6	45,4	50,7	19,8	166.9 mg/l
	%	19,5	2,3	8,7	27,2	30,4	11,9	
Bear River	mg/l	72,1	7,1	24,1	50,8	107	30,9	292 mg/l
	%	24,7	2,4	8,3	17,4	36,6	10,6	
Jordan River	mg/l	139	11,9	43,1	68	185	189	636 mg/l
	%	21,8	1,9	6,8	10,7	29,1	29,7	

2.3.2.2. Apports en eau et en minéraux

Les apports en eau dans le Grand Lac Salé se font par les précipitations, les rivières et les recharges de subsurface (Utah Geological Survey, 2011. <http://geology.utah.gov/>). Le lac étant peu profond et très étendu, il propose une grande superficie vis-à-vis de son volume (4 480 km² de superficie pour un volume de ca. 19 km³), ce qui entraîne une forte participation (31 %) des précipitations directes sur le volume d'eau total arrivant dans le lac. L'apport par les rivières contribue à environ 66 % du volume total des apports. Ces derniers se font par le biais de trois rivières majeures, les rivières Jordan (13 % du volume total), Weber/Ogden (13 %) et Bear (40 %), drainant les chaînes de montagnes des Wasatch et de l'Uinta (nord-ouest de l'Utah dont le point culminant atteint 4 123 m). Ces chaînes correspondent à des segments des Montagnes Rocheuses. D'autres rivières peuvent générer des apports épisodiques en eau douce, mais leur volume reste négligeable par rapport à ceux générés par les trois rivières majeures (Eardley, 1938). La proportion des rivières dans les apports en minéraux est estimée à 82 %. Les concentrations des ions majeurs présents dans les rivières sont présentées dans le Tableau II-3. Enfin, les recharges de subsurface participent seulement à environ 3 % du volume total des apports en eau dans le lac, mais à 18 % des apports en ions (Hahl et Langford, 1964). La contribution des apports de subsurface est difficile à estimer, tant au niveau de la reconnaissance des différentes sources que de la forte disparité des compositions ioniques des solutions. Ainsi, pour deux sources situées à quelques centaines de mètres l'une de l'autre (Hooper Hot Spring et Southwest Hooper Warm Spring, 41° 8' N - 112° 10' O), les concentrations sont respectivement de 459.0 et 536,0 mg L⁻¹ et les températures de 57 °C et 32 °C (Mundorff, 1970).

Tableau II-4. Concentration en métaux dans la colonne d'eau de la baie Gilbert (valeurs moyennes, en surface et en profondeur), en comparaison avec les normes de l'United States Environmental Protection Agency (EPA). D'après Utah Division of Water Quality (2014); données monitorées entre 2011 et 2012.

	Site	Salinité (%)	Arsenic ($\mu\text{g L}^{-1}$)	Cadmium ($\mu\text{g L}^{-1}$)	Cuivre ($\mu\text{g L}^{-1}$)	Mercure (ng L^{-1})	Plomb ($\mu\text{g L}^{-1}$)	Selenium ($\mu\text{g L}^{-1}$)	Thallium ($\mu\text{g L}^{-1}$)
Grand Lac Salé	moyenne	11,4	77 852 (± 25760)	0,046 ($\pm 0,065$)	25 539 (± 2742)	9 866 ($\pm 13 541$)	2 117 ($\pm 2 538$)	0,379 ($\pm 0,113$)	0,038 ($\pm 0,015$)
	surface du lac	10,2	67 063 (± 20783)	0,020 ($\pm 0,013$)	1,825 ($\pm 0,602$)	3 562 ($\pm 2 108$)	1,084 ($\pm 0,232$)	0,362 ($\pm 0,106$)	0,032 ($\pm 0,008$)
	fond du lac	12,6	113 367 (± 19555)	0,155 ($\pm 0,084$)	5 621 (± 5353)	38 900 ($\pm 8 186$)	6 474 ($\pm 3 344$)	0,488 ($\pm 0,142$)	0,056 ($\pm 0,026$)
	rapport fond/surface	1,24	1,69	7,75	3,08	10,92	5,97	1,35	1,75
Normes EPA	Eau douce		150	0,76	30,5	12	18,6	4,6	0,03
	Eau salée		36	8,8	3,1	940	8,1	71	17

2.3.2.3. Métaux

Les concentrations en métaux varient énormément dans le milieu naturel, et il est complexe de déterminer une valeur moyenne pour des eaux de lacs continentaux douces ou salées. Néanmoins, des agences gouvernementales déterminent des seuils de concentration au-delà desquels il y a nocivité pour le biotope, notamment les algues. Les concentrations moyennes en métaux dans le Grand Lac Salé sont relativement conformes aux normes établies par l'United States Environmental Protection Agency (EPA), à la fois pour les eaux douces et eaux salées (Tableau II-4). Seule la concentration en arsenic est bien supérieure (2 fois) à la norme pour les eaux salées et peut donc avoir des effets néfastes sur certains organismes.

Les concentrations en métaux varient également entre la couche de surface et la couche de fond (Tableau II-4). D'une manière générale, les concentrations augmentent dans la couche de fond. La salinité de cette couche de fond étant 1,24 supérieure à la couche de surface, il serait attendu de trouver cette même augmentation pour les métaux. Pour l'arsenic, le sélénium et le thallium, l'augmentation est de cet ordre; cependant, il est bien supérieur pour le cadmium (7,75 fois), le cuivre (3,08 fois), le plomb (5,97 fois) et surtout, le mercure (10,92 fois).

2.3.3. Paramètres physico-chimiques du Grand Lac Salé

Le Grand Lac Salé est actuellement divisé en quatre baies principales sous l'action anthropique. L'année 1959 marque un tournant dans l'histoire du Grand Lac Salé avec la construction d'un pédraplaine (pour le passage d'une voie de chemin de fer) recoupant le lac selon un axe est-ouest. Le lac se retrouve tout d'abord séparé en trois baies principales : Gunnison au nord-ouest, Bear River au nord-est et enfin Gilbert au sud (Figure II-20). La baie Farmington est séparée de la baie Gilbert en 1969 par la construction du pédraplaine reliant la ville de Syracuse à l'île d'Antelope Island (Figure II-20), portant le total à quatre baies.

La construction des différents pédraplains a eu un impact majeur sur la chimie du lac avec la formation de baies plus ou moins cloisonnées avec chacune des paramètres physico-chimiques propres. Avant leurs constructions, il est supposé que la salinité était relativement homogène à travers le lac et évoluait en fonction des fluctuations du niveau, et donc du volume d'eau du lac (Gwynn, 2002).

- la baie Gunnison (nord-ouest; Figure II-20) couvre une superficie d'environ 2 520 km². Cette baie, presque close depuis la construction de la voie de chemin de fer, a la particularité de ne pas être reliée à un réseau hydrique de surface conséquent. Des ouvertures ont été aménagées pour permettre une circulation des eaux entre cette baie et la baie Gilbert. Au milieu des années 80, l'ajout de matériaux sur le pédraplaine afin de surélever les rails lors du haut niveau du lac a engendré une forte baisse de la perméabilité de cette barrière, isolant plus encore la baie Gunnison. La salinité actuelle de cette baie dépasse 300 g l⁻¹. Du fait de l'importante salinité, la diversité des organismes établis dans cette baie est relativement limitée, et comprend des organismes halophiles comme des *Halobacteriums* ou des algues rouges de type *Dunaliella salina*, responsables de la couleur rougeâtre des eaux de la baie (NASA, <http://earthobservatory.nasa.gov/IOTD/view.php?id=7857>).

- La baie Gilbert (sud; Figure II-20) est la baie principale du Grand Lac Salé et s'étend sur environ 2 400 km². Elle est alimentée directement par la rivière Weber, mais bénéficie également indirectement des apports des rivières Bear et Jordan (connexions avec les baies voisines Bear et Farmington). L'amplitude des variations de salinité dans cette baie est très importante et est directement liée aux variations du niveau du lac. Ainsi, entre 1966 (période de très bas niveau) et 1986 (période de

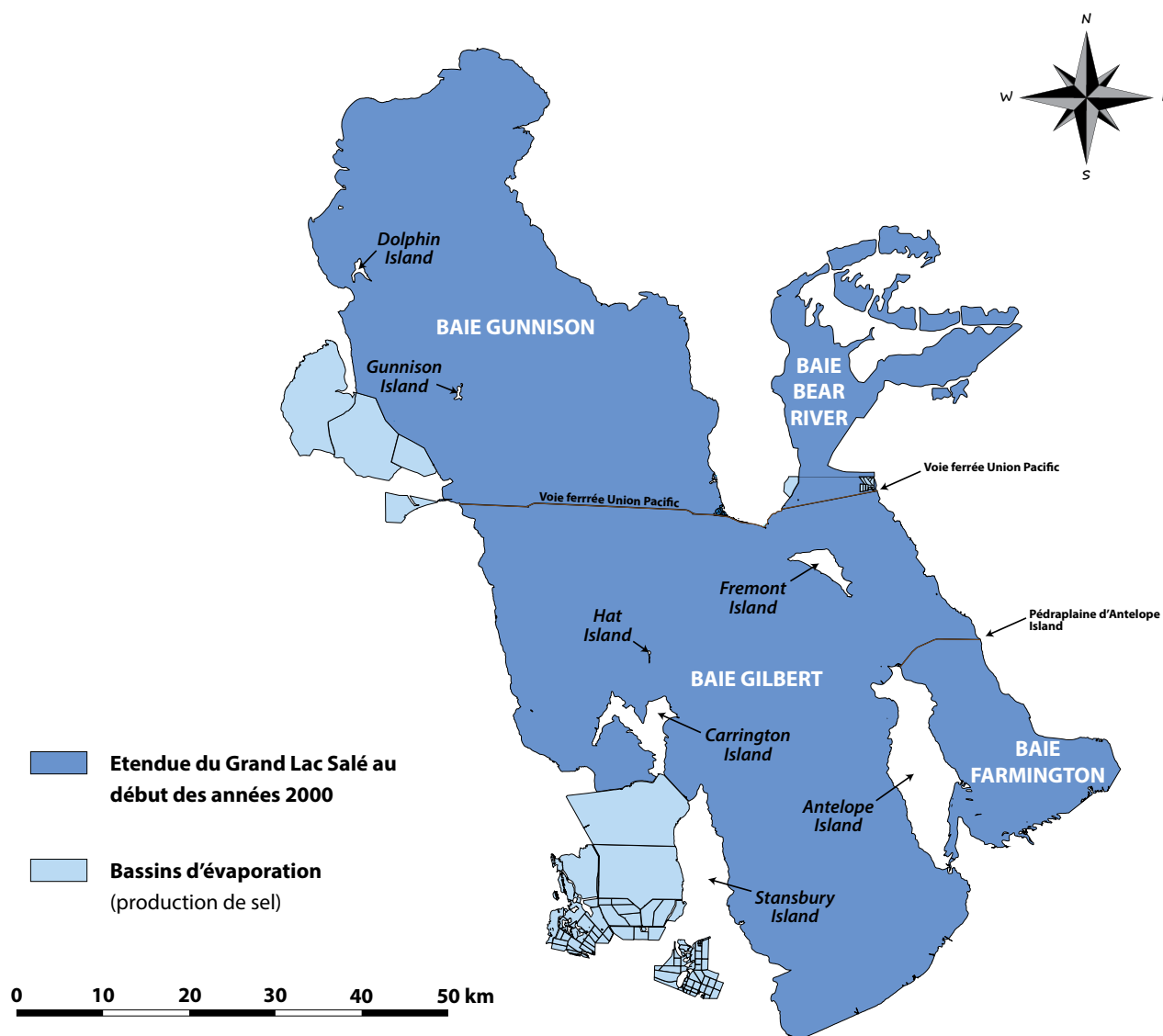


Figure II-20. Structuration du Grand Lac Salé en quatre baies principales (Gunnison au nord-ouest, Bear River au nord-est, Gilbert au sud-ouest et Farmington au sud-est) suite à la construction de la voie ferrée Union Pacific et du pédraplaine d'Antelope Island. Contour du lac d'après Baskin et Allen (2005) et Baskin et Turner, (2006).

très haut niveau), la salinité est passée de plus de 250 g l^{-1} à environ 50 g l^{-1} . En moyenne, la salinité de cette baie s'établit autour de 130 g l^{-1} (le seuil de précipitation du gypse est de 140 g l^{-1}). Lors de la construction du pédraplaine, des ouvertures ont été aménagées entre cette baie et la baie Gunnison. Cette dernière, sans alimentation de surface suffisante, a vu sa salinité augmenter. Les ouvertures dans le pédraplaine permettent à l'eau plus salée de la baie Gunnison de rentrer dans la baie Gilbert, forment une couche de fond plus salée. S'instaure alors une halocline engendrée par la stratification entre les eaux de surface et cette saumure profonde située entre 6,7 m et le fond du lac (Wurstbaugh *et al.*, 2011). Cette couche de fond est anoxique et riche en H_2S . En 1991, elle disparut, probablement suite à la forte réduction des échanges avec la baie Gunnison résultant de l'imperméabilisation du

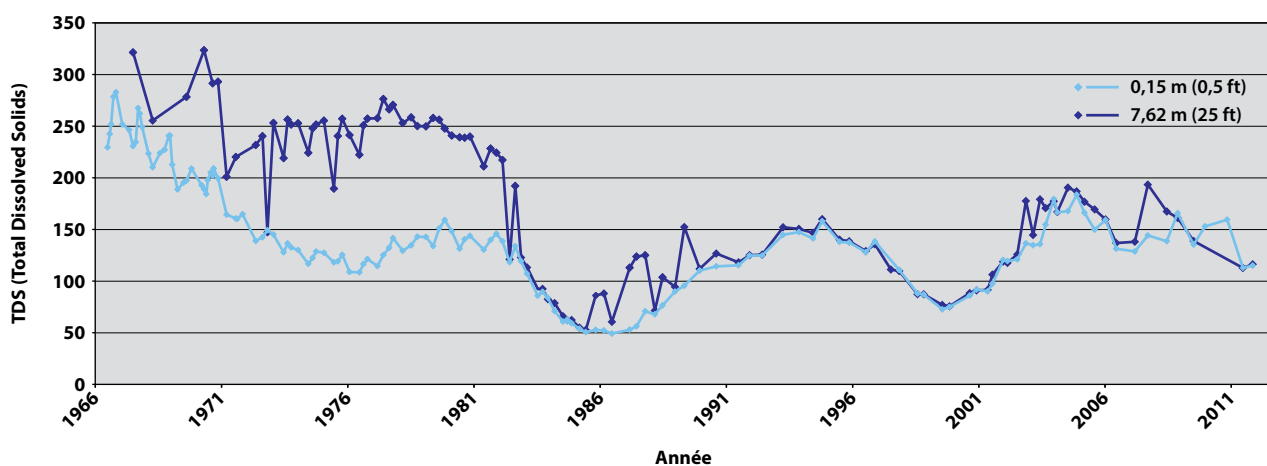


Figure II-21. Évolution du TDS (Total Dissolved Solids, i.e. matières solides dissoutes) des eaux de surface (0,15 m) et des eaux de fonds (7,62 m) de la baie Gilbert entre 1966 et 2015. Des valeurs décalées indiquent la présence d'une halocline séparant deux masses d'eaux distinctes. Données issues de Rupke et McDonald (2012), site AS2.

pédraplaine. Sa présence est depuis épisodique (Figure II-21 ; données entre 1966 et 2011). Des données chimiques de 2011 semblent en effet témoigner de nouveau de sa présence, mais seulement dans les parties les plus profondes du lac ([Utah Division of Water Quality, 2014](#)).

- La baie Farmington (sud-est ; Figure II-20) représente une superficie de 260 km². Cette baie est alimentée en eau douce par la rivière Jordan qui lui confère une salinité moyenne comprise entre 20 et 90 g l⁻¹. Cette baie est en règle générale deux fois moins salée que la baie Gilbert, à laquelle elle est connectée par le biais d'ouvertures dans le pédraplaine. Il en résulte une circulation avec les eaux plus salées et plus denses de la baie Gilbert qui entrent périodiquement dans la baie Farmington pour s'y concentrer en profondeur. Il se forme alors une couche de fond qui se distingue de la couche supérieure plus douce. À l'inverse, les eaux moins salées de la couche supérieure entrent en surface dans la baie Gilbert abaissant la salinité de cette dernière. Lorsque le niveau du lac dépasse 1282 m, les eaux des baies Farmington et Gilbert se mélangent.

- La baie Bear River (nord-est ; Figure II-20) est alimentée par la Bear River qui lui fournit une alimentation importante en eau douce. La salinité moyenne y est de 10-20 g l⁻¹. Cette baie est également en contact avec la baie Gilbert, avec laquelle une circulation s'établit.

La salinité du Grand Lac Salé restant dans son ensemble très élevée (environ 4 fois supérieure à l'eau de mer), elle a des effets écologiques importants, réduisant la biodiversité à quelques rares espèces spécifiques. Dans la baie principale du lac, la baie Gilbert, les macro-organismes(aquatique)

se limite aux *Artemia franciscana* et aux larves d'*Ephydriidae gracilis* et *E. hians* (diptères; Stephens et Gillespie, 1976; Wurtsbaugh, 1988; Wurstbaugh *et al.*, 2011). Les conditions hypersalines sont délétères pour les vertébrés, notamment les poissons (USGS, 2012, <http://ut.water.usgs.gov/greatsaltlake>). Les *Artemia*, habituellement nourriture de choix pour les poissons, se retrouvent donc en grande concentration et constituent la base alimentaires des oiseaux migrateurs qui viennent séjourner sur les rives du Grand Lac Salé. Une importante économie s'est également développée autour de la récolte des œufs d'*Artemia*. Les micro-organismes sont quant à eux plus abondants, et représentés par différents types de microbes comme des cyanobactéries (de type *Aphanothece packardii* ou *Coccochloris elabens* par exemple, Bauld, 1981), des chloroflexi, des archées (Weimer *et al.*, 2009) ou encore des algues vertes de type *Dunaliella viridis* donnant la couleur verte à l'eau de la baie (<http://earthobservatory.nasa.gov/IOTD/view.php?id=7857>).

2.3.4. Les sédiments

Les sédiments du Grand Lac Salé se divisent en trois grandes catégories, définies et cartées en 1938 par Eardley : les «argiles», les «oolithes» et les «biohermes algaires» (Figure II-22). Ces trois grandes catégories restent toujours valides aujourd'hui, même si la nomenclature nécessite d'être revue en profondeur en tenant en compte leurs caractéristiques pétrographiques. Ainsi, les termes de boue carbonatée de fond de lac, sables à oolithes et structures microbiennes remplaceront respectivement argiles, oolithes et biohermes algaires (explication et descriptions ci-après). Les informations concernant les différents sédiments sont synthétisées dans les paragraphes suivants, mais seront reprises dans le détail en ce qui concerne les sables à oolithes et les dépôts microbiens, et les relation entre ces deux sédiments.

2.3.4.1. Boues carbonatées

Ce sédiment compose la partie la plus profonde du lac, généralement en dessous d'une altitude de 1275,5 m, soit 4,5 m sous le niveau moyen du lac (Figure II-22). Même si d'un point de vue granulométrique ce sédiment peut être qualifié d'argile, d'un point de vue pétrographique, sa forte

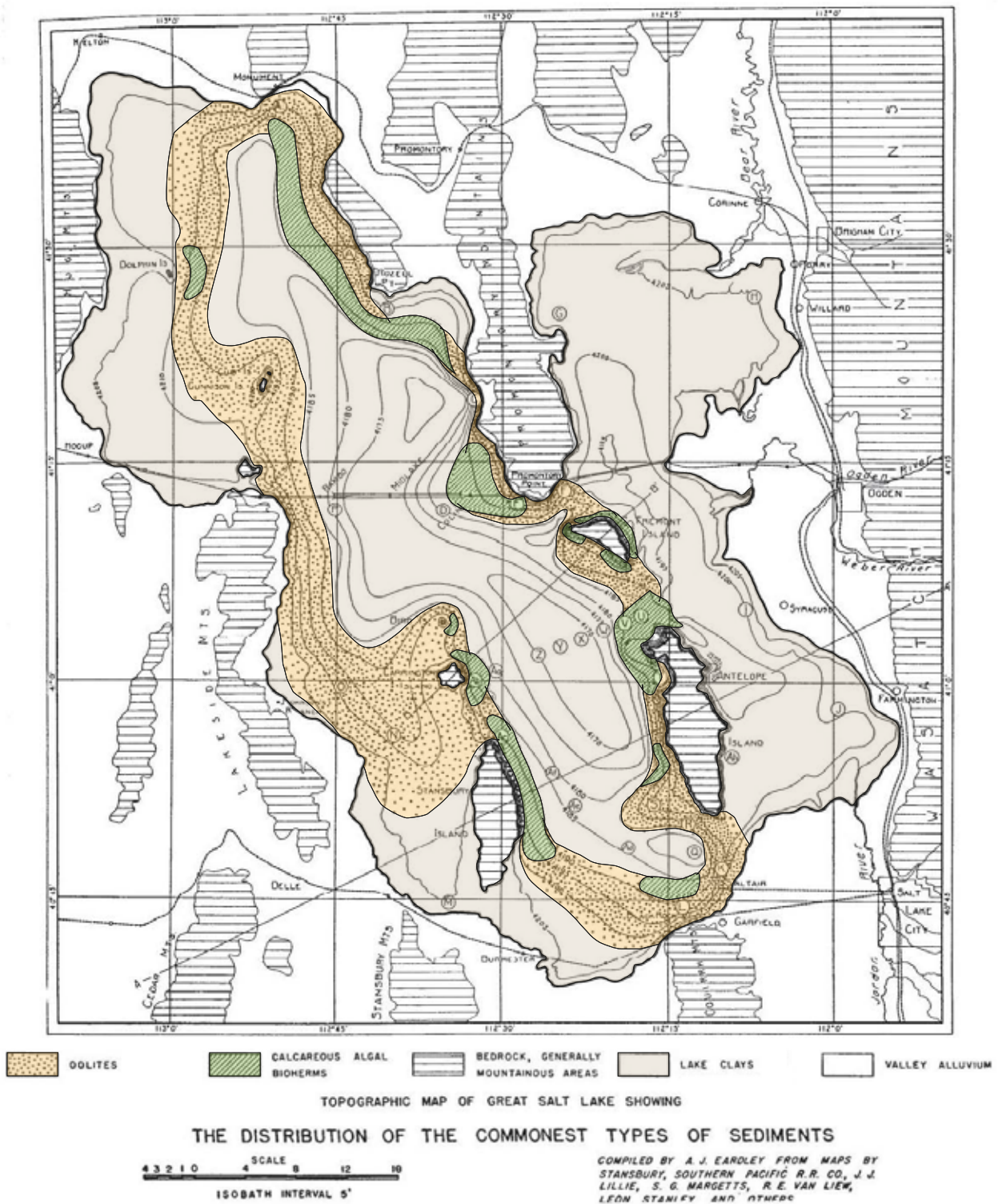


Figure II-22. Répartition des grands types de sédiments (sables oolithiques = «oolites», structures microbiennes = «calcareous algal bioherms» et boues carbonatées = «lake clays») du Grand Lac Salé par Eardley (1938)

teneur en carbonates (ca. 70 %) la classe plutôt dans la catégorie des boues carbonatées. Ces boues carbonatées sont constituées de pellets fécaux d'*Artemia*, en aragonite, qui se déposent lors des blooms au printemps/été et forment des sédiments laminés (Eardley, 1938). La fraction clastique se compose en majorité de montmorillonite et d'illite, et dans une moindre mesure de kaolinite; et provient probablement de l'érosion des bassins versants et transportées par les différentes rivières tributaires (Grim *et al.*, 1960).

2.3.4.2. Les sables à oolithes

Les sables à oolithes constituent le sédiment de surface de la bordure et des zones peu profondes du Grand Lac Salé, au-dessus de 1275,5 m (Figure II-22 et Figure II-23A; Eardley, 1938). Eardley observa notamment que les accumulations oolithiques étaient les plus abondantes à l'ouest du lac. Cette aire coïncide avec des zones de platiers peu profonds et plus développés sur cette bordure du lac (e.g. le long de Stansbury Island). Cette différence topographique favorable aux dépôts oolithiques peut s'expliquer par la structuration même du lac en demi-grabens. Les compartiments supérieurs (*hanging-wall*) effondrés se situent majoritairement dans la partie est (e.g. le long d'Antelope Island), ayant pour conséquence de générer des pentes plus fortes de ce côté du système.

Les oolithes composant ce sable ont un diamètre variant de 0,15 à 1,5 mm (Eardley, 1938). Dans nos échantillons bien triés, la majorité d'entre elles présentent un diamètre de l'ordre de 0,4 mm (Figure II-23B). La forme des grains est majoritairement sphérique, mais pour certaines, un axe préférentiel d'allongement est visible (Figure II-23C). *Cet allongement* résulte de la nature du nucléus, dans ce cas-ci des pellets fécaux d'*Artemia*. Les autres nucléus correspondent principalement à des grains de quartz, des fragments remaniés d'oolithes ou encore à des fragments de microbialites. Le cortex des oolithes est constitué essentiellement d'aragonite, même si Eardley (1938) nota également la présence en faible proportion (<15 %) de dolomite et d'argiles. L'aragonite des cortex est cristallisée soit sous la forme d'une couche micritique isopaque d'épaisseur inférieure à 4 μm (structure concentrique), soit de cristaux allongés pouvant atteindre 160 μm d'épaisseur pour 50 μm de large (structure radiale; Figure II-23C; Pedone et Norgauer, 2002). Il en résulte des oolithes présentant une structure purement radiale (les différentes couches radiales étant néanmoins séparées par de fines interbandes micritiques, dont le

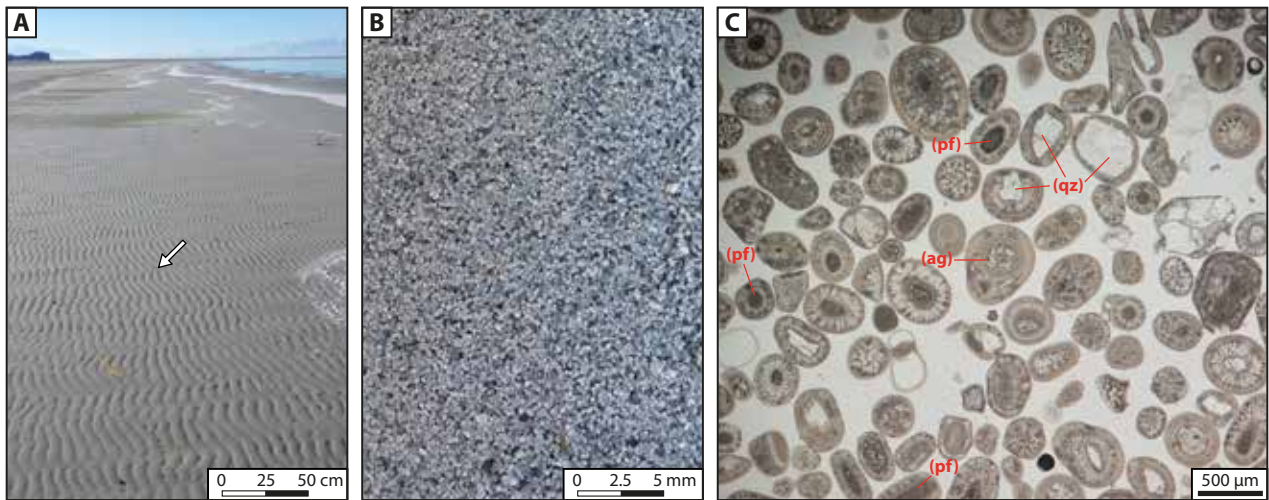


Figure II-23. Les oolithes d'Antelope Island. (A) Sable oolithique de White Rock Bay présentant une géométrie en rides de vague légèrement asymétriques à crêtes sinueuses. Noter également la présence de bifurcations (exemple marqué par la flèche blanche), caractéristiques de courants bidirectionnels. (B) Zoom sur un sable oolithique récolté à Bridger Bay. La présence de nombreux grains clastiques (aspect rose/vert sur l'image), essentiellement des quartz, est due aux quartzites environnantes. (C) Image en lame mince des oolithes de White Rock Bay. Le nucléus se compose généralement de pellets fécaux d'*Artemia* (pf), de grains de quartz (qz) ou de morceaux d'oolithes remaniés, formant parfois des grains agglutinés (ag). Le cortex montre une alternance entre croissances radiales et concentriques. A noter également que la phase de croissance la plus externe, donc la plus récente, est généralement concentrique.

nombre est variable) ainsi que radiales-concentriques lorsque les deux types de structures internes sont présentes. L'origine des structures radiales est restée problématique jusque dans les années 70. Les techniques d'analyse modernes (diffraction des rayons X, microscope électronique à balayage) ont confirmé le caractère primaire et non diagénétique de ces structures (Kahle, 1974; Sandberg, 1975; Halley, 1977). Les deux types de structures corticales (i.e. radiales ou concentriques) marquent probablement des différences dans les modalités de leur formation. Pedone et Norgauer (2002) ont ainsi pu établir que les structures à dominante concentrique sont souvent associées à des zones de basse énergie du lac, tandis que les structures radiales prédominent dans les zones de plus haute énergie. Ces observations contrastent néanmoins avec ce qui est communément admis en domaine marin, où les cortex concentriques sont d'avantages synonymes d'environnement à haute énergie et les cortex radiaux correspondent à des milieux de basse énergie (Strasser, 1986).

Les différentes structures composant les oolithes traduisent également différentes périodes d'accrétion. Un micro-échantillonnage sérié, basé sur des étapes successives de dissolution du cortex, a permis de montrer que les oolithes se sont formées depuis au moins $8144 (\pm 29)$ ^{14}C ans BP (McGuire, 2014). À titre de comparaison, une analyse sur le matériel bulk réalisée dans le cadre de cette étude donne un âge de $3283 (\pm 42)$ ^{14}C ans BP pour des oolithes récoltées au nord-ouest d'Antelope Island (voir tableau 1, p 250).

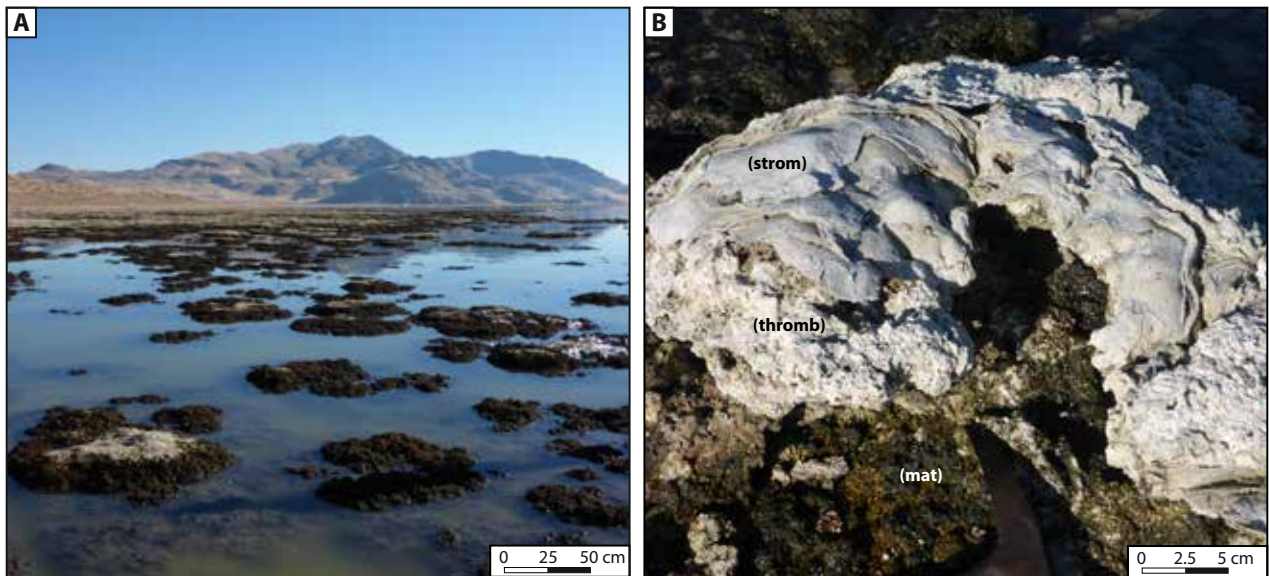


Figure II-24. Les structures microbiennes d'Antelope Island. (A) Les structures microbiennes peu profondes d'Antelope Island. (B) Zoom sur une structure microbienne montrant aussi bien des phases laminées (stromatolithiques; strom) et des phases grumeleuses (thrombolithiques; thromb). La partie supérieure de la structure est purement fossile, tandis que les parties plus basses, proches du niveau d'eau à ce moment-là, sont recouvertes par un tapis microbien (mat) d'aspect verdâtre à noirâtre.

2.3.4.3. Les structures microbiennes

Les dépôts microbialitiques du Grand Lac Salé ont été reportés pour la première fois par Eardley (1938) dans sa conséquence analyse des sédiments du lac. Celui-ci les décrit comme des «dépôts calcaires d'origine algaire» qu'il nomma biohermes algaires (*algal bioherms*). La notion d'origine algaire avancée par Eardley provient de la présence d'organismes, en majorité *Aphanothece packardii* alors assimilée à des algues dites bleues-vertes, au sommet des biohermes (Eardley, 1938). Une révision de la systématique concernant ces organismes unicellulaires photosynthétiques les classe désormais dans l'embranchement des cyanobactéries. Ceux-ci forment un tapis microbien, qui par des processus d'organominéralisation (Dupraz *et al.*, 2009), a permis de générer au cours du temps des structures lithifiées en carbonate de calcium : les microbialites (Figure II-24).

Ces structures lithifiées sont répertoriées essentiellement dans les baies Gunnison et Gilbert. Alors que les tapis microbiens prospèrent dans la baie Gilbert, ceux-ci ne sont actuellement plus observés dans la baie Gunnison, désormais isolée et dont la salinité excède 300 g l⁻¹. Avant la construction du pédraplaine, lorsque les conditions chimiques étaient relativement proches de l'actuelle baie Gilbert, les tapis microbiens étaient très développés cette baie (Eardley, 1938), comme en témoigne la présence de nombreuses structures lithifiées. Leur absence actuelle souligne le rôle primordial des conditions

chimiques dans le développement des structures microbiennes. Au-delà d'une certaine salinité, le tapis microbien ne peut plus se former.

Les structures microbiennes du Grand Lac Salé se présentent sous diverses macrofabriques. Leur taille est également très variable, allant de quelques millimètres à 1-2 mètres de diamètre et de hauteur, voire même des dizaines de mètres (Baskin *et al.*, 2012). Ces dépôts microbiens se retrouvent essentiellement en bordure du lac, dans les zones peu profondes (Figure II-24), et couvrent une superficie de plus de 260 km², selon les estimations originales (Eardley, 1938). Néanmoins, des campagnes de prospections géophysiques modernes (e.g. CHIRP, Sonar à balayage latéral) suggèrent une extension plus importante de ces dépôts (Baskin *et al.*, 2011, 2012).

3. Conclusions

Le système lacustre lac Bonneville/Grand Lac Salé enregistre une histoire complexe, marquée par d'importantes variations de niveaux d'eau et des paramètres physico-chimiques associés. Ces conditions ont été propices à l'installation, à plusieurs moments de son histoire, de communautés microbiennes qui ont pu être préservées sous la forme de microbialites. Ce système lacustre constitue ainsi un cas d'étude idéal pour aborder les facteurs qui contribuent à la formation de ces structures, ainsi qu'à leur préservation.

Partie III**Près de 30 000 ans d'histoire lacustre enregistrée par les microbialites, comment reflètent-ils les changements environnementaux.**

Cette troisième partie est consacrée aux dépôts microbiens édifiés tout au long de l'histoire du lac Bonneville et du Grand Lac Salé et fera l'objet d'une prochaine soumission d'article. Les caractérisations proposées dans ce travail serviront de base à la Partie V où des zooms sont effectués dans ce système lacustre, aussi bien spatialement que temporellement.

L'analyse des structures microbiennes, de leurs morphologies, de leurs distributions, a révélé une importante variabilité spatiale et temporelle. Des descriptions sédimentologiques fines, associées à de la cartographie de terrain et sur image satellite/aérienne ainsi qu'à des datations radiocarbones nous a permis de proposer une chronologie et un modèle de mise en place de ces dépôts microbiens. Bien que ce travail soit encore préliminaire, plusieurs orientations de discussion apparaissent, telles que (1) les effets des variations de salinité (d'eaux douces à hypersalines) au cours du temps sur les structures microbiennes, (2) le rôle du climat et de la tectonique sur l'espace d'accommodation, la géométrie et la distribution des dépôts microbiens, (3) l'influence du substrat et son rôle sur la croissance des édifices microbiens et (4) comment la diversité et l'abondance des dépôts microbiens peuvent être reliés à la topographie et à l'évolution du niveau lacustre.

30 000 years of microbial deposits record in the Bonneville basin

1. Introduction

This section constitutes a preliminary work where we focus on the different microbial structures formed throughout the lacustrine system (LB and GSL) history. We describe the different microbial morphologies and structures, and their temporal and spatial distribution. We discuss the microbial deposits evolution through times and propose to define the relations between the microbial structures, their morphologies, their distribution and the paleoenvironmental conditions.

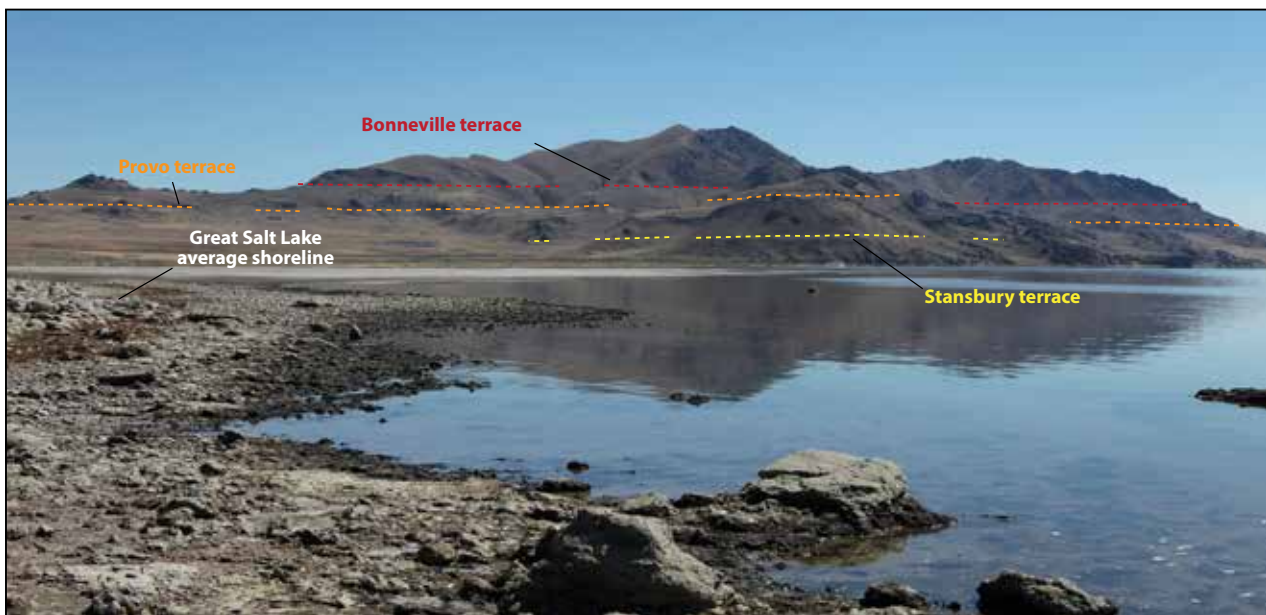


Figure II-25. Panorama of the White Rock Bay of Antelope Island depicting the geomorphology of the main terraces (from bottom to top: Great Salt Lake average shoreline, Stansbury, Provo and Bonneville terraces. The Gilbert terrace is more diffused and not presented here.

2. Microbial deposits description following topographic elevation

The description of the microbial structures are detailed in Tableau II-5 and are replaced thereafter along their topographic repartition. The microfabrics are specified in Tableau II-6.

2.1. Present-day GSL elevation (ca. 1280 m)

Between 1272.5 m and 1283 m, two main groups of microbial deposits have been identified depending of their ages: (1) capping crusts formed during the Bonneville phase, (2) microbialites, microbial mat and bioaccumulations developed during GSL phase.

Tableau II-5. Detailed descriptions of the microbial structures associated with the Bonneville Lake and the Great Salt Lake.

	Macrofabric	Mesofabrics	Microfabrics	Description	Lithification	Active microbial mats	Microbialites
GSL phase	Oncoid	Thrombolitic	Peloids, coccoids	Pop-corn structures, reworked fragments of microbial mats	Low	High	Low
	Mimetic substrate crusts	Thrombolitic (to stromatolitic)	Peloids, cements	Flat pustular, and associated cemented crust	Low to moderate	High (0,2 mm up to 2 cm-thick)	Low to high: irregular and discontinuous crusts
	Cow-pie	Stromatolitic	Micritic laminae	Irregular to planar laminae, stacking laminae arranged in alignments with coalescent ridge contact	Complete	Low	Laminated to clotted peloidal (associated with trapping and binding)
		Thrombolitic	Peloids, coccoids	Hemispheric section; hollow interior (void)	Low to complete	Low	Low to high (infra-mm crust); microbially induced cementation
Domes and columns	Thrombolitic and stromatolitic	Peloids, coccoids, micritic laminae	Circular section; single to coalescent structures; encrusted by cow pie microbial mats and mimetic crusts	Low to complete	Moderate to high (up to 2 cm thick)	Very high (up to 1 m thick); trapping-binding and microbially induced cementation	
Bonneville phase	Columns crusts	Thrombolitic and stromatolitic	Peloids, micritic laminae, filaments	Isolated to fused columns organized in continuous and flat capping layers, bundles of filaments and isolated filaments at the base of the columns	Complete	-	Trapping-binding and microbially induced cementation
	Bushy to cauliflower crusts	Thrombolitic	Peloids, micritic laminae, filaments (bundles and isolated)	Layers composed of bushes and showing either a flat surface or either an external cauliflower structures	Complete	-	Microbially induced cementation, trapping-binding
	Capping micritic crusts	Flat laminated to stromatolitic	Micritic laminae	Flat, undulated to domal, encrusting other structures (columns and surfaces), intense trapping depending of the position in the shore and the wall cliffs	Complete	-	Trapping-binding and microbially induced cementation
	Peloidal cements	Thrombolitic-like	Peloids	Cluster of peloids rimmed by fibrous cements	Associated cements	-	Fibrous cements and microbially induced cementation

Size	Stratal organization	Associated bio and sedimentary structures	Other components	Substratum	Depositional environment
1 mm to 2 cm in diameter, organized in cm- to dm-thick layers	Bioaccumulation and locally buried in sands (up to 1 m deep)	Encrusting by brine fly exuviae	Quartz, clays, gastropods, brine fly exuviae, bird plume, mirabilite, gypsum, halite	Sands	Onshore to deep lake, concentrated on the shoreline
Up to 2 cm-thick, pluri-cm to pluri-m large	On top of sediments (bioconstruction)	Ripples, microbial structures	Quartz, clays, brine fly exuviae	Sands (ooids, oncoids, quartz), microconglomerate, and all microbial structures, desiccation cracks	Shore to deep lake
up to 10 cm-thick; few dm to m width and coalescent structures reaching tens or hundreds of m	Bioconstruction with low synoptic relief; upper part of the cow-pie	Abundant shrinkle surface, few wrinkle, karstification surface	Quartz, gastropods, ostracods, ooids	Blocks, boulders, Cambrian substratum, encrusting other microbial structures	Shore and paleoshoreline
2 cm to 30 cm-thick; few dm to m width and coalescent structures of tens to hundreds of m	Bioconstruction with low synoptic relief	Karstification, dissolution surfaces	Quartz, clays, (in the living part: gastropods, brine fly exuviae, bird plume)	Ooid, oncoid and microconglomerate; encrusting other microbial structures	Onshore and paleoshoreline
Diameter: 10-50 cm; and 5 cm to 1 m-high; coalescent structures of tens to hundreds of m	Bioconstruction with synoptic relief, developed on top of the microbial structures and embedded in ooidic sands	Ripples, cow-pie structures, mimetic crusts	Interlayered with and trapping quartz, clays and ooids	Ooid, microconglomerate and cow-pie structures	Shore (initial growing phase) to deep lake
0,5 to 3 cm in diameter; 3-10 cm high; Capping crusts with an extension of tens to hundreds of m	Capping vertical crusts and rare in flat topographic surface	Erosion surface and karstification; pore space filled by a mix terrigenous and carbonate sediment	Gastropods, ostracods, terrigenous fragments	Conglomerate and different Precambrian and Paleozoic substrates, other capping micritic crusts	Encrusting wall on slope and rare on shore (terrace)
Bushes 2 to 0,7 mm organized in flat layers to cauliflower, cauliflowers are 2-10 cm wide and 5-20 cm thick and organized in a extended layer of tens to hundreds of m long	Capping vertical crusts and in flat topographic surface	Erosion surface; pore space filled by a mix terrigenous and carbonate sediment	Gastropods, ostracods, terrigenous fragments	Previous microbial crusts, or directly on Precambrian and Paleozoic substrates	Encrusting wall on slope and on shore (terrace)
0,5-5 cm-thick	Capping crust, encrusting all type of surfaces	Karstification surfaces, miming previous sedimentary structures	Peloids	Boulders, microconglomerate, microbial surfaces	Encrusting cliff walls and on shore (terrace)
Depending of the voids between boulders and gravels (up to 2 cm-thick)	In conglomerate	Cavities with flat floor and roof; bothroid fibrous cements	Gastropods, ostracods	Conglomerates	Shore (terraces) and on slope

Tableau II-6. Detailed descriptions of the four principal microfabrics observed in the microbial mats and microbialites of the Lake Bonneville and the Great Salt lake

Microfabric	Description	Size	Mesofabrics	Macrofabrics	
				Bonneville phase	Great Salt Lake phase
Peloidal	Individual peloids or fused into clusters, organized in laminae, in columns and rimmed by cements; locally presenting a «spongiostromid» like structures - with cavities parallel to the laminae (GSL phase)	<i>Peloids</i> : 10-100 µm	Thrombolitic (+++) and stromatolitic (+)	Bushy structures, cauliflowers, columns	Domes, columns, cow-pie;
Filamentous	Thin isolated filaments, poorly segmented, aligned to scattered, associated with peloids and cements	<i>Filaments</i> : 5 µm in diameter, and 50 to 250 µm-long	Thrombolitic (laminated and columns)	Bushy structures	-
	Coarse isolated filaments, frequently segmented and rarely bifurquated, embedded in micritic matrix, organized in mm-thick layers	<i>Filaments</i> : 10-30 µm in diameter, and 100 to 600 µm long	Stromatolitic	Cauliflowers	-
	Coarse to thin filaments organized in bundles encrusted by micritic crusts	<i>Filaments</i> : 10-30 µm in diameter <i>Bundles</i> : up to 1 cm-long	Thrombolitic	Cauliflowers, bushy structures	-
Coccoloids	Coccoloids are arranged in clusters, highly recrystallized	<i>Coccoloids</i> : 5 µm in diameter Clusters: between 100 to 500 µm	Thrombolitic (laminated and columns)	Cauliflowers (associated with filaments)	Abundant in cow-pie and dome and columns;
Micritic laminae	Continuous, thin micritic laminae, may coalesce to form stromatolites	Each laminae are up 2 mm-thick in the GSL phase and between 20-200 µm in the Bonneville phase	Stromatolitic and associated with peloid laminae in thrombolites	Cauliflowers, micritic crusts	Abundant in cow-pie, less widespread in columns

(1) Capping crusts formed during the Bonneville phase.

The capping crusts were investigated in the northwestern part of Antelope Island (Figure II-26A). Their vertical extension is limited between 1279 and 1283 m. These crusts are only observed on hard substrate, as outcrops of Tintic Quartzite Formation (Cambrian) or the Dolomite Member of the Kelley Canyon Formation (Neoproterozoic), or on cemented microconglomerate blocks extending along the shore area. (Figure II-26B and C) The capping crusts display two main fabrics, one laminated and one resembling cauliflowers and are organized in four phases (Figure II-26D). The first phase corresponds to 1 to 3 cm thick irregular crust composed of 1-2 cm domes that fused locally. The microfabric is a complex network of ‘ghosts’ of poorly preserved coccoloids (less than 5 µm) and filaments (5 µm in diameter and 100 µm long). The filaments, frequently segmented, can be either isolated or group in clusters (Figure II-26E). Their diameter is ca. 50 µm with a thick wall up of 15 µm, and can be elongated up to 800 µm. A $21,900 \pm 120$ ^{14}C BP radiocarbon age was obtained on this first phase. The macrofabric of the second phase presents vertically oriented columns that widen upward (Figure

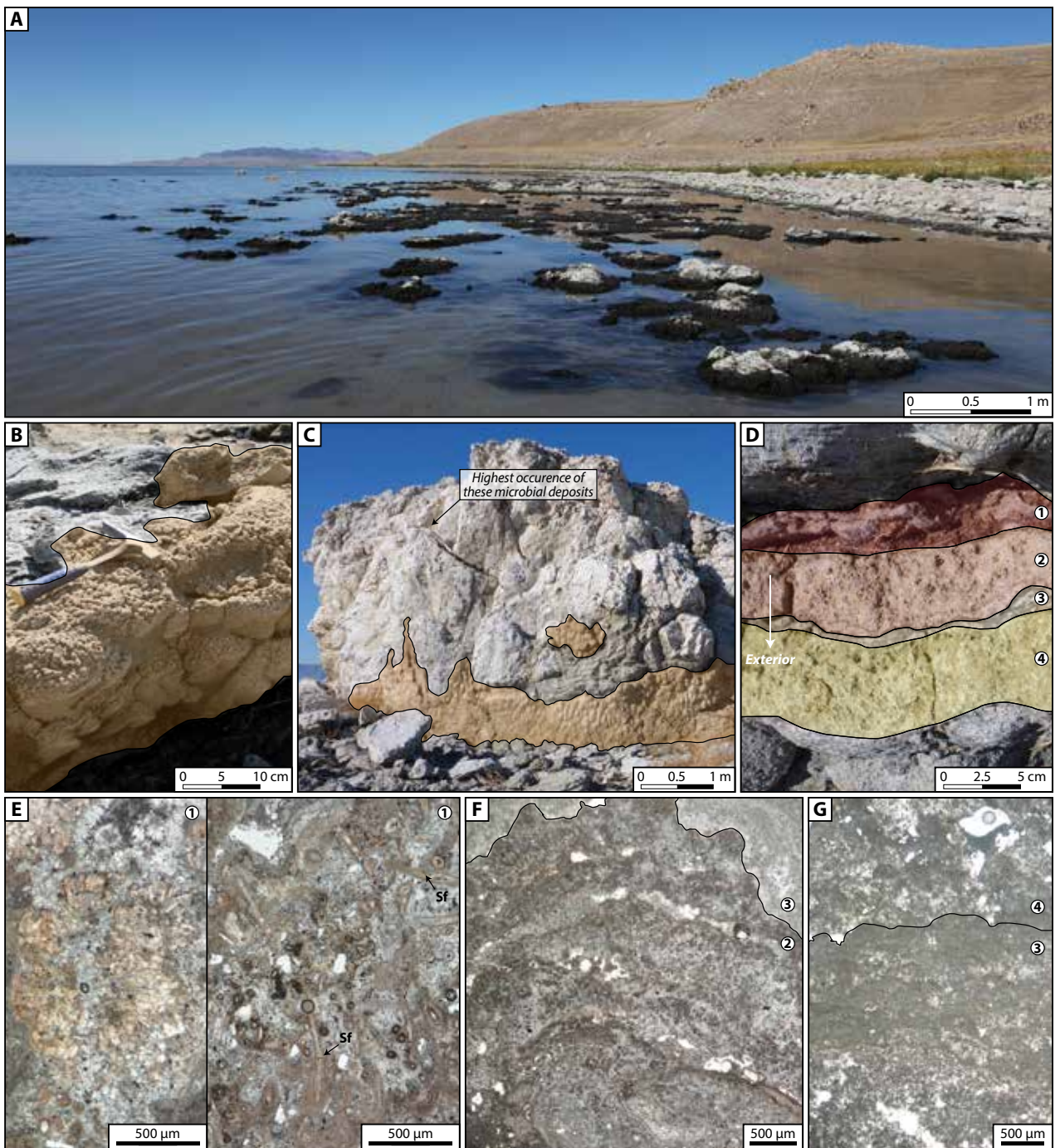


Figure II-26. Capping crusts formed during the Bonneville phase. (A) Panorama of the shore domain of Buffalo Point. (B) Characteristic cauliflower structures capping a cemented blocks of microconglomerate on the shore. (C) Picture of the White Rock capped by the microbial crusts. A zoom in these crusts in (C) reveals the four main growing phases whose microfabric features are shown in (E ; phase 1), (F ; boundary between phase 2 and 3) and (G ; boundary between phase 3 and 4). See text and Table 2 for descriptions.

II-26F). The intercolumnar cavities are partially filled by micrite, ostracods and quartz elements. The microfabric is highly recrystallized but show a vertical succession of clotted laminae. The top surface of this columnar phase is coalescent and highly dissolved (Figure II-26F). The third phase constitutes a discontinuous dense stromatolitic layer showing important lateral variation of thickness (from less than 5 mm up to 5 cm thick; Figure II-26D) accentuating the surface irregularities of the previous

phase. The microfabric is made of a succession of dense clotted layers passing upward to dense stacked laminae organized in mm-thick domes (Figure II-26G). The fourth phase displays a 5–15 cm thick dense bushy structure composed of highly recrystallized vertical loose-clotted columns to bush (Figure II-26B and G). The last bushy structures fused and form the characteristic cauliflower appearance of this phase. The porosity between the clotted bushes is filled by microconglomerate sediment, ostracods embedded in a dolomicrite matrix.

(2) Microbialites, microbial mats and bioaccumulations developed during GSL phase.

Since the microbial system is still active, metabolically active microbial mats are observed in addition to microbialites. The lithification of the GSL microbialites results from microbially-mediated precipitation (Dupraz *et al.*, 2009) and trapping and binding processes within the microbial mats. The mineralogy of these microbial structures is dominated by aragonite which may be partially replaced by dolomite as the results of early diagenetic processes (Pace *et al.*, *subm.*). In addition, an early Mg-clays phase resulting from microbially-mediated precipitation can also be observed (Pace *et al.*, *subm.*). The active microbial mats display a clotted mesofabric resulting from merging clusters of coccoids cyanobacteria. They show a succession of thin (<3 mm) orange and thick (up to 2 cm) porous green clotted laminae associate with attached brine fly larvae, pennate diatoms and *Artemia*. The orange color is indicative of carotenoids, protecting the deeper part of the mats by quenching UV (Collister and Schamel, 2002), their presence within the mat may reflect ancient mat surfaces. The lower part of the mat is probably dominated by heterotrophic bacteria since the oxygen level rapidly decreased below 2 mm (<25 μM). The microbial mats were mostly observed in submersed area, but can persist in subaerial exposure if the emersion is limited in time. Since the lake level encounters an important water level drop since 2011, a retreat toward the lake of the microbial mat boundary was observed between field missions of 2013 and 2015.

The microbial deposits developed during the GSL phase show a heterogeneous spatial distribution along the lake margin. Four main macrofabrics can be distinguished along the shore-to-lake transect distributed both on temporarily emersed and submersed areas:

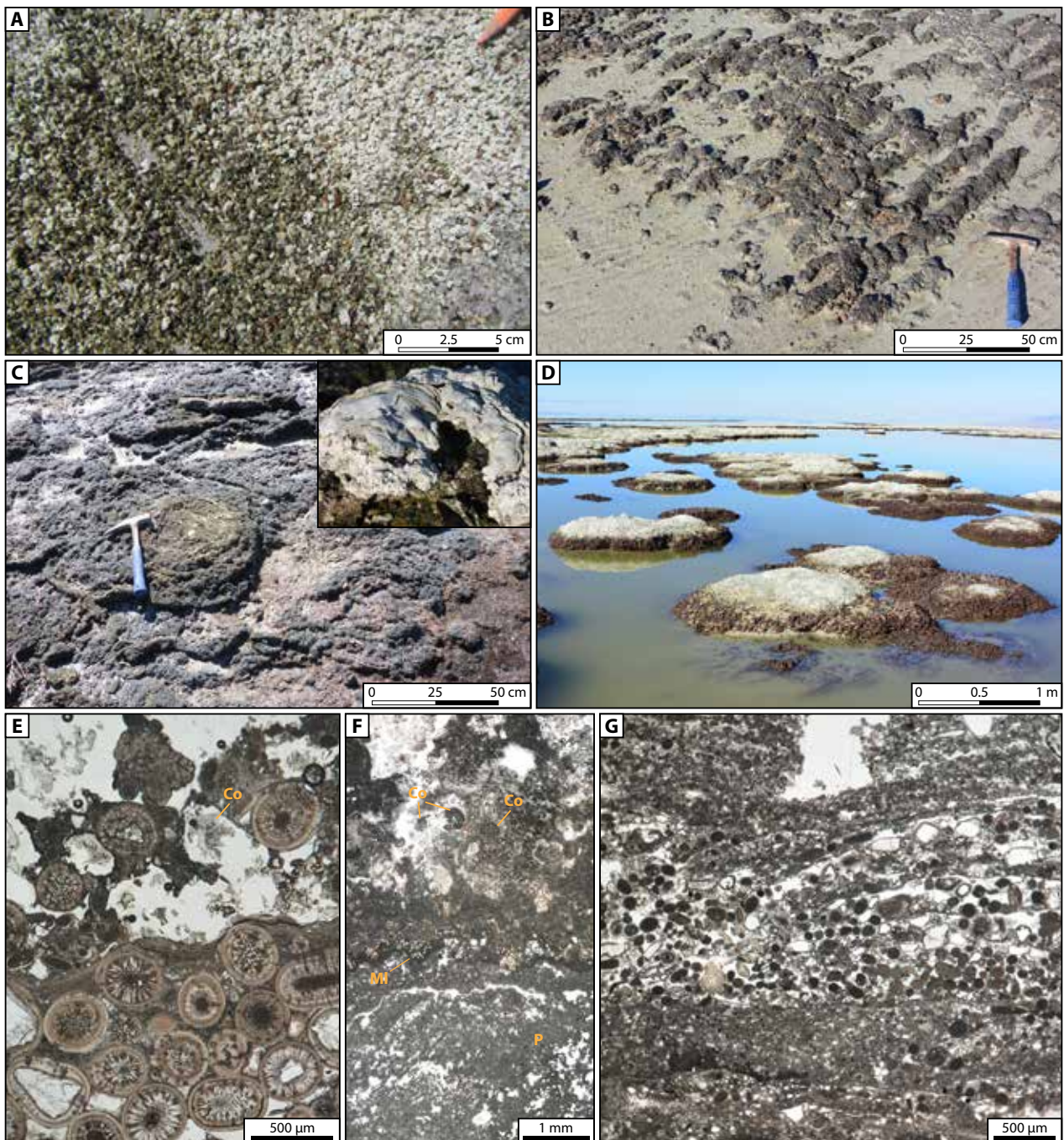


Figure II-27. Microbialites, microbial mats and bioaccumulations developed during GSL phase. (A) Oncoid sands. (B) Mimetic substrate crust established over sedimentary ripples. (C) Cow-pie structures. (D) Domes and columns. Panels (E) to (F) depict the main microfabrics : (E) cluster of coccoid cyanobacteria from the base of the living mat; (F) transition between peloidal, micritic laminae and coccoids microfabrics; (G) clotted peloidal fabric evidencing vertical accretion and interrupted by micritic laminae.

- Oncoids have accumulated and form sands along the shoreline (Figure II-27A). The oncoïd's diameter is comprised between 0.1 and 2 cm, the accumulation may exceed 20 cm on the shore and spread on over 30 m. The clotted mesofabric observed in the oncoïds is similar to the one of the living microbial mat, suggesting that these macrofabrics results from the snatching of microbial mats. A -11 ± 46 ¹⁴C BP age of these structures conduces to consider them as recent sediments.

- A crust miming its substrate is recorded along the western Antelope Island shore domain. This crust is covering ooids sand (including sedimentary ridges; Figure II-27B), micro-conglomerates as well as the surrounding substrate. This flat crust, up to 10 cm thick, exhibits a stromatolitic to thrombolitic mesofabric and is usually covered by an active microbial mat when submersed.

- Cow-pie is a common macrofabric in the shore domain facing steep topographic areas, while they are absent of ooid sands embayment emplaced in front of low topographic areas. They show a scattered to a full-coverage distribution just below 1280 m, in the temporarily exposed zone of the shore (Figure II-27C). Locally, these structures can be observed on the surface of linear belts lakeward following isobaths (Bouton *et al.* 2016) or in a relative paleohigh induced by the presence of unusual conglomeratic deposits (Bouton *et al.*, *subm*). The cow-pie structures are prevailing as individual and coalescent structures, with early phases dated ca. $10,634 \pm 54$ ^{14}C BP and up to present for the living ones. Each structure is limited to few dm to m wide; they can coalesce and colonize the flat up to reach tens or hundreds of m. When coalescent, the merging structures form a linear growing-upward ridge. The central part of the cow-pie is frequently eroded and covered by a new-growing cow-pie phase. The cow-pies are composed of microbialites, consisting of a complex succession of purely clotted thrombolitic layers to purely laminated stromatolites, and covered by an active microbial mat when located below or just few above the water surface (Figure II-27C). The microfabrics of both stromatolites and thrombolites are complex, mainly composed of alternating peloids and micritic laminae (Figure II-27F and G). The upper part frequently comprises fused clusters of coccoids (Figure II-27G).

- Lakeward, the cow-pie structures pass to domes and columns, which are organized as isolated circular structures or coalescent merging into clusters (Figure II-27D). Domes and columns have circular cross-sections (0.2-1.2 m in diameter) and form a multiple-dm relief (up to 2 m) above the lake floor in deep environments. Their distribution frequently display linear alignment either parallel to isobaths (the proximal alignments are covered by cow-pie structures), interpreted as paleoshorelines (Bouton *et al.*, 2016) or along fault systems (Baskin *et al.*, 2012; Bouton *et al.*, 2016). The top of one of them, below the active microbial mat, has been dated ca. 2678 ± 72 ^{14}C BP. Their mesofabric is mainly thrombolitic with rare alternating laminated layers. The microfabric is composed of clotted peloids interrupted by infra-mm micritic laminae.

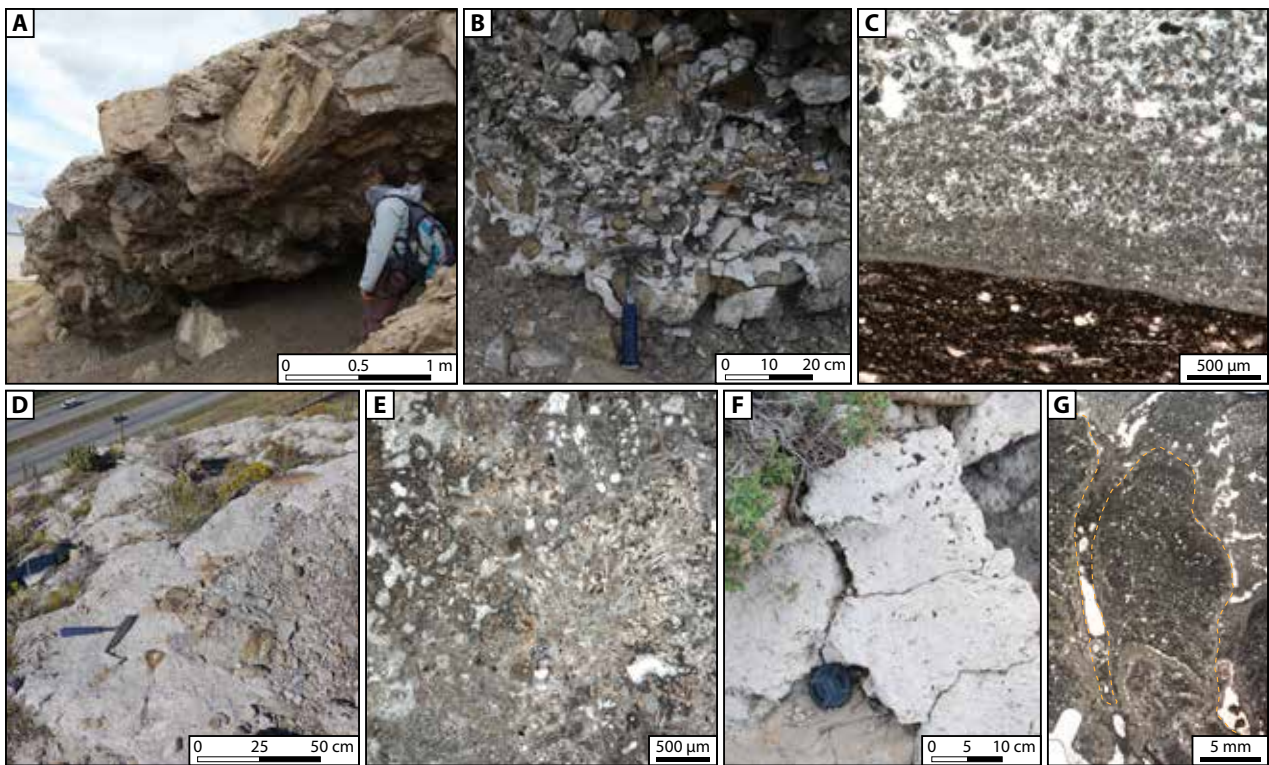


Figure II-28. The Stansbury terrace. (A) Heterometric cemented conglomerate from the Stansbury terrace. (B) Zoom on the cements. (C) Thin section picture of the accreting peloidal cements. (D) First phase of microbial crust forming a pavement on the terrace. (E) Bundles of (cyanobacteria?) filaments within the first phase. (F) Second phase of microbial crust showing the small columns in surface. (G) Section of a column in thin section.

2.2. Around Stansbury Terrace (ca. 1360 m)

The Stansbury terrace is characterized by two main facies corresponding to fine to coarse conglomerates and a capping microbial crust, respectively (Figure II-28A).

The conglomerates have been observed in the flat of the terrace close to the slope break and spreads in the first metres of the slopes (Figure II-28A). Its thickness reaches 50 cm on the flat and locally 4 m on the slope. The conglomerates are organized as discontinuous sheets covering the flat terrace and as debris flows on the slope. They consist of alternating conglomerates with cemented pebbles to boulders (up to 3 m) layers and/or sand to microconglomerate layers (Figure II-28B). Their fabrics extend from chaotic to well organized showing normal and reverse grading. Locally, flat cemented floor with a down growth of speleothems is recorded among conglomeratic/sand layers. Their horizontal floor contrasts with the oblique laminations observed in the debris flow conglomerates. The conglomerates are cemented by a main laminated peloidal phase, showing multi stepped mm layers of stacked peloids which locally fused in small domes (Figure II-28B and C).

This cement has been dated ca. $22,630 \pm 150$ ^{14}C BP and post-dated the conglomerate installation. Rimmed fibrous as well as botryoid cements were also documented. Following the cementation, these conglomerates from the terrace and the slope are encrusted by a 2 to 30 cm thick microbial crust.

The microbial crust show two main phases with: (1) a first well developed contorted network phase and (2) a second thin and poorly represented columnar phase. The crusts trap locally an important fraction of the terrigenous material, disorganizing their structures. (1) The first phase is the most developed here (up to 20 cm-thick) and present a contorted design structure (Figure II-28D). The contorted network is complex and composed, when not recrystallized, of fibrous calcite cements, isolated and bundles (up to 2-mm thick ; Figure II-28E) of filaments, either in contact or embedded in a micritic matrix and clusters of coccoid structures. The preserved bundles resemble those made by modern *Gloeotrichia/Rivularia* cyanobacteria (Brook *et al.*, 2012) or extinct *Cladophorites* (Riding, 1979). The isolated filaments are segmented and sometimes bifurcated. They are 50-70 μm in diameter and up to 1 mm long and present a thick wall up to 15 μm . The coccoids are recrystallized but still keep a similarity with the coccoid cyanobacteria observed in the living microbial mat of the GSL. The microbial crust traps gastropods, ostracods and terrigenous grains during their growing phases. The pore space is filled by a mix terrigenous and carbonate sediment composed of micritic matrix, peloids, ostracods and rare gastropods. The contact between contorted network and pore space filling is sharp and lined by cements. (2) The second phase does not exceed 4 cm thick and is composed of small columns, usually 0.5 to 3 cm in diameter and less than 3-4 cm-high (Figure II-28F). The columns are formed by the accretion of thin (infra mm-thick) peloidal layers (Figure II-28G).

2.3. Interval between Stansbury and Provo terraces (ca. 1360-1444 m)

The cliffs between the Stansbury and Provo terraces are draped by a three-phase microbial crust, up to 40 cm-thick (Figure II-29A). The first two phases constitute the continuity of those described previously on the Stansbury terrace, with the difference that the second phase is better developed here (up to 15 cm-thick) than the first one (around 1 cm-thick). They extend until few below the Provo elevation, where they disappear. The columns of the second phase present a characteristic aligned design in surface (Figure II-29B and C) and have been dated ca. $21,360 \pm 120$ ^{14}C BP close to the

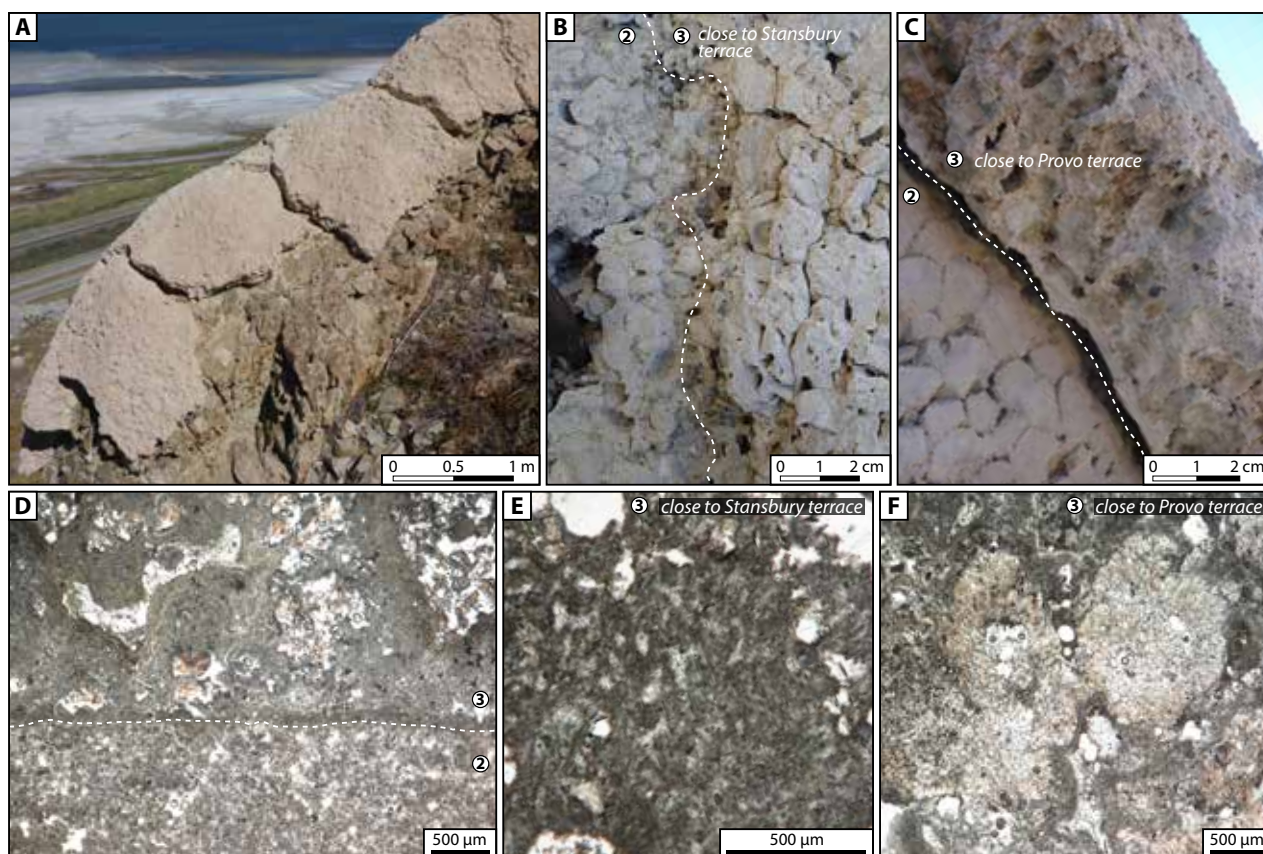


Figure II-29. Interval between Stansbury and Provo terraces. (A) Microbial crust covering the outcropping Mississippian substrate. (B) and (C) While the second phase of the microbial crust is homogeneous along the cliffs, the third phase evolves from a contorted fabric close to the Stansbury terrace (B) to a bushy fabric near the Provo one (C). Panels (D) to (F) depict the microfabrics : (D) show the transition between phases 2 and 3, marked by an important interruption surface (white dashed line); (E) represents the richness in isolated filaments characteristic of the phase 3 close to the Stansbury terrace; (F) show *Gloeotrichia/Rivularia*-like bundles characteristic of the phase 3 close to the Provo terrace.

Stansbury terrace. A sharp surface of growth interruption separated the previous two phases from a third one (Figure II-29D). Locally, this third phase directly encrusts the cliff surface where the previous phases are absent. This third phase starts with a mm-size stromatolitic fabric and follows with a up to 20-cm thick crust showing a transitional variability of the fabric between the two terraces. Close to the Stansbury terrace, the macrofabric is contorted (Figure II-29B). The microfabric is mainly composed of successive laminated peloidal layers and is rich in microbial filaments (5 µm in diameter and up to 150 µm long; Figure II-29E). Upward, it evolves to a bushy macrofabrics (Figure II-29C) composed of a peloidal-rich matrix with filaments (with local gastropods and ostracods entrapped in the microbial laminae) and filamentous bacteria bundles (*Gloeotrichia/Rivularia*-like; Figure II-29F). The bundles are up to 1 mm-long and 0.5 to 0.7 mm-large and organized vertically. Close to the Provo terrace, this third phase incorporates numerous terrigenous fragments (up to gravel size) as well as gastropods which were dated ca. $12,610 \pm 60$ ^{14}C BP.

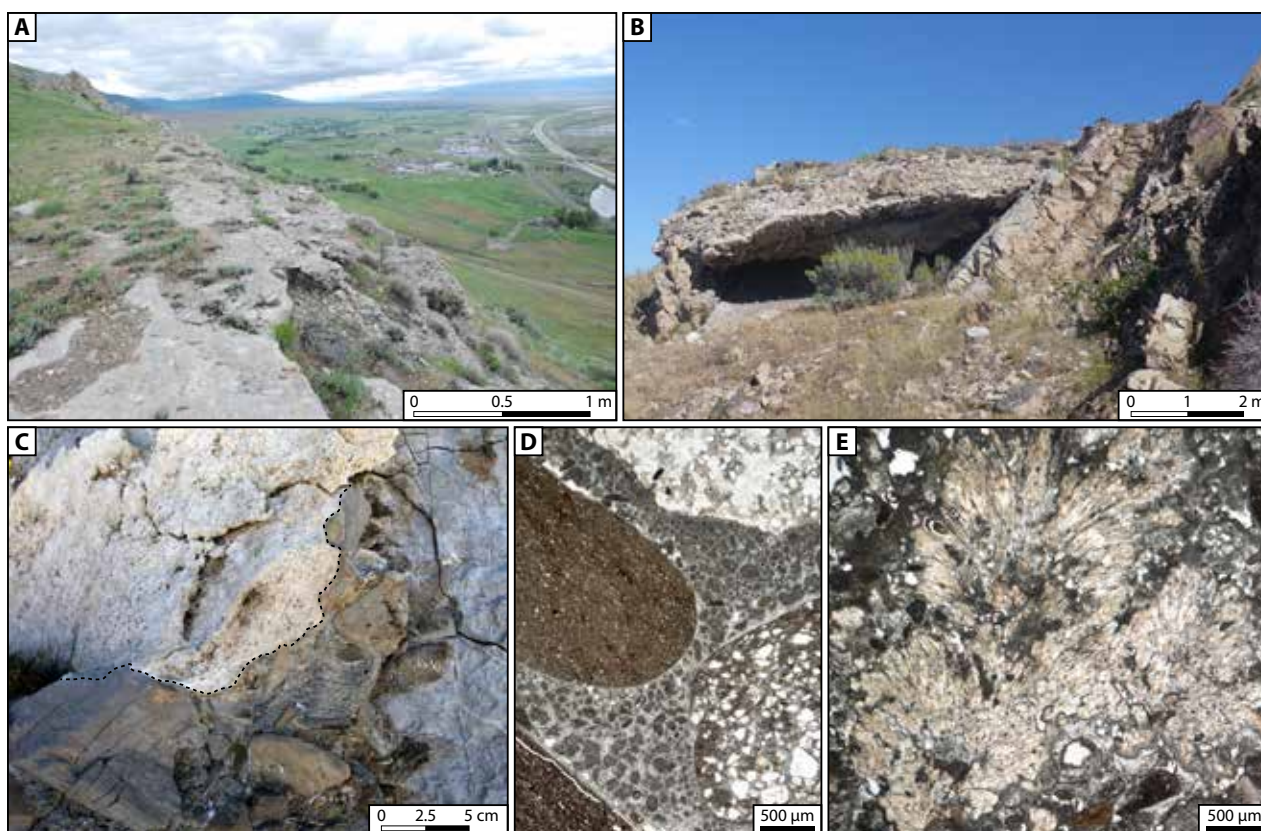


Figure II-30. The Provo terrace. (A) Pavement formed by the microbial cements and crusts covering the terrace. (B) Cement conglomerate at the Provo terrace affected by undercutting process; microbial crusts have grown in the induced cavity. (C) Cemented conglomerate covered by the microbial crust (phase 3). (D) Thin section picture of the peloidal cements in the conglomerate. (E) Characteristic bundles of filaments (*Gloeotrichia/Rivularia*-like) of the phase 3 of the microbial crust present in the Provo terrace.

2.4. Around Provo terrace (ca. 1444 m)

The Provo terrace is also characterized by two main facies, including a fine to coarse conglomerates and a microbial crust, respectively (Figure II-30A to C). The conglomerates present the same organization in this terrace than the one described in the Stansbury terrace, but is less heterometric and the biggest grains (i.e. boulders over 1 m) are rarer. The conglomerates are cemented by a dense peloidal matrix (Figure II-30D) dated ca. $13,030 \pm 70$ ^{14}C BP and aragonite fibrous botryoid rim. The crust, up to 40 cm-thick, grows capping the conglomerates or directly the outcropping substrate. The crust is a unique bushy phase composed of well-developed filamentous bacteria bundles (*Gloeotrichia/Rivularia*-like) and is considered as an equivalent to the third phase observed between Stansbury and Provo terraces (Figure II-30E). The bundles are up to 2 mm-wide and up to 5 mm-long, each filament reaching 50 μm in diameter. The bundles are embedded in a peloidal-rich matrix with abundant microbial filaments characterized by different sizes (from 10 to 30 μm in diameter and from 100 μm to 500 μm long).

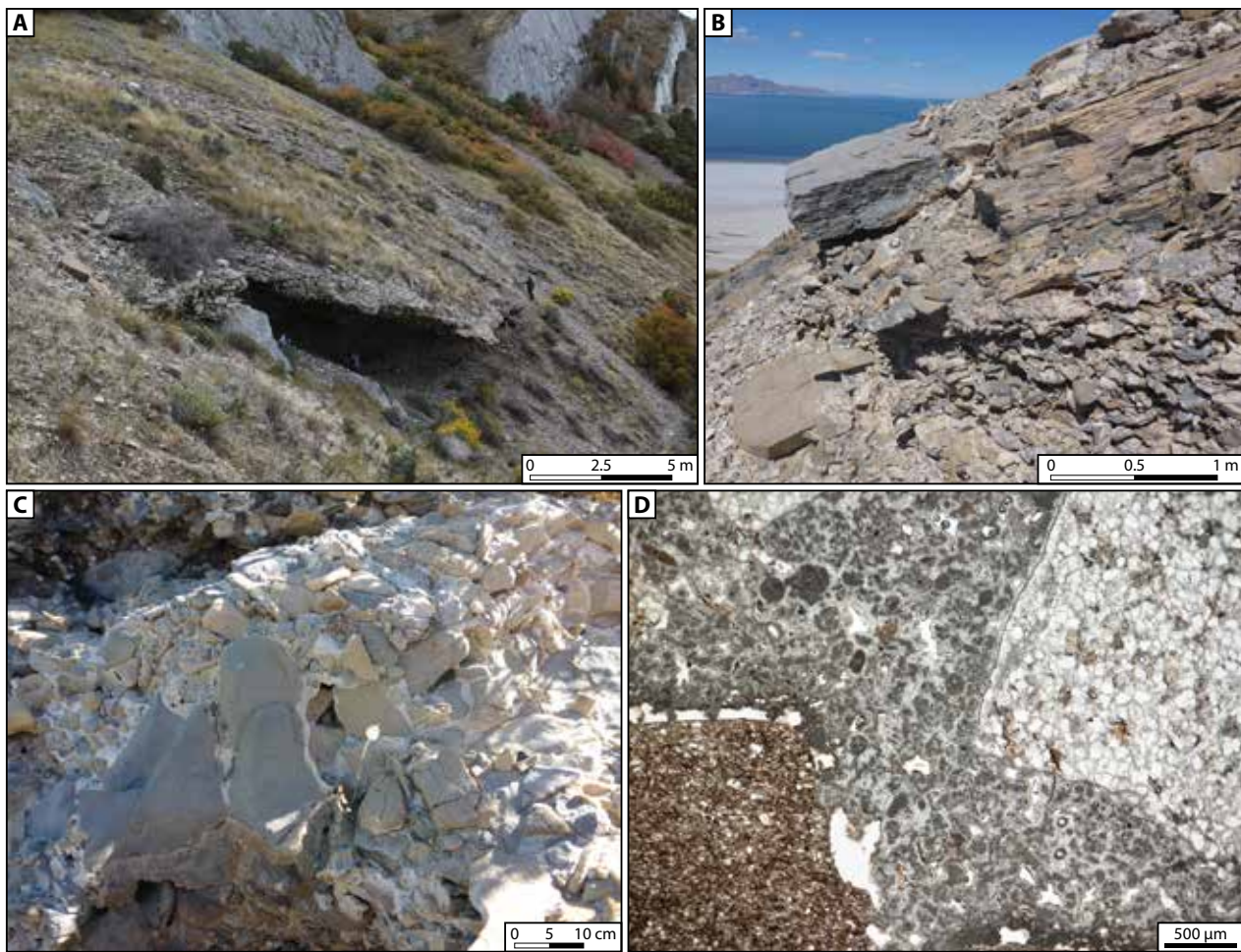


Figure II-31. The Bonneville terrace. (A) Channelized conglomerate deposited at the mouth of a perched valley. (B) Reverse graded, heterometric conglomerate observed on the slopes below Bonneville terrace and interpreted as resulting from a debris flow. (C) Close-up view of the cement affecting the conglomerate of the terrace. (D) Thin section view of this cement showing a peloidal fabric.

2.5. Around Bonneville terrace (ca. 1552 m)

The Bonneville terrace is characterized by conglomerates developed in the flat close to the slope break. The conglomerates were also reported in the first 30 m of the slopes below this terrace. On the flat, the conglomerate usually fills the irregularities of the substrate (cavities/fractures) and is mostly composed of angular pebbles; coarser grains (i.e. cobbles) are less than 30%. In front of the mouth of perched valley, the conglomerates are channelized and show successive normal graded erosional units (Figure II-31A). On the slope, debris flows are characterized by a large range of grain size (from sand to boulders), frequently angular and organized in a reverse grading (Figure II-31B). The conglomerates are cemented by heterogeneously distributed peloidal cement, dated ca. $14,120 \pm 70$ ^{14}C (Figure II-31C and D). Gastropods are frequently trapped in the cements. The cements are locally organized as horizontal flat floor between the conglomerate layers.

3. Microbial deposits

The microbial deposits are composed of four main microstructures described in Tableau II-6.

(1) The peloids, composing the cements and the thrombolitic/stromatolitic fabrics described in the GSL and LB microbialites, are characteristic of a microbial origin (Freytet & Plaziat, 1965; Flügel, 2004). The peloids, referred as mesoclots (Kennard and James, 1986), are organized as (i) laminated fine-grained agglutinated stromatolites resulting from binding, trapping and microbially induced cementation. It consists of thicker peloid layers and thinner micritic layers. (ii) Clotted thrombolites with spongiostromate structures or laminoid fenestrae. The spongiostromate structures are laminated, poorly differentiated micritic and peloidal microfabric and differ from the laminoid fenestrae by the presence of elongate horizontal fenestrae within fine-peloid or grain-supported sediments in the latter. (iii) Spherulites with a cloudy micrite core, when highly recrystallized. The peloids are frequently associated with filaments and coccoids.

(2) The filaments are organized in three different categories reflecting their size and organization. They are mainly observed in the Bonneville phase, and rare to absent in the GSL phase. The largest filaments can be isolated and embedded in a micritic matrix, but are more frequently organized in bundles resembling *Gloeotrichia/Rivularia* (recent), extinct *Cladophorites* (Riding, 1979) and *Cayeuxia* (Mesozoic carbonate platform, Flügel, 2004). Bundles are described as erect radial clusters of branched tubes (Flügel, 2004). The smaller filaments are observed associated with peloids and are present in both thrombolitic and stromatolitic mesofabrics.

(3) The coccoids are a major component of the recent and fossil counterpart of the GSL phase. However, they are poorly recognized in the Bonneville phase, either because of their facility to be recrystallized or because they did not develop. They are organized as 0.5 mm large clusters and observed in the thrombolitic mesofabric. The dominant species are *Aphanothece utahensis* and *Pleurocapsa entrophysaloides* (Tilden, 1898).

(4) The micritic laminae can coalesce to form stromatolitic mesofabric. They encrust other components or surfaces interrupting the previous growing phases. They are common both in the GSL and Bonneville phases.

4. Discussion

4.1. History of microbialites deposition

The range of microbial deposits distribution throughout the whole Bonneville and GSL phases exceeds 300 m in vertical. The lowermost microbial deposits, which have been described in seismic data, are reported in the deepest part of the Great Salt Lake, ca. 1270 m (Spencer *et al.*, 1984; Colman *et al.*, 2002; Baskin *et al.*, 2012), while the uppermost ones are documented around the Bonneville terrace (Burr and Currey, 1992; Nelson *et al.*, 2005). The sedimentological observations made in this study associated with the radiocarbon ages allow to propose a reconstruction of the different phases of growth of the microbial structures recorded during the LB and GSL history, synthesized in Figure XX

The oldest microbial deposits dated here refer to the cements lining the conglomerates of the Stansbury terrace. This age of ca. $22,630 \pm 150$ ^{14}C BP fits with the Stansbury Oscillation, during which the Stansbury terrace formed (Patrickson *et al.*, 2010) and appears therefore relevant. The conglomerates are considered as older since the cements rimmed the component and the horizontal speleothem floors crosscut the synsedimentary oblique laminations of debris flows. The second (chronological) age of ca. $21,900 \pm 120$ ^{14}C BP is more questionable. This age was obtained from the first phase of the crust capping the substrate and the conglomerates from 1279 to 1283 m, i.e. near the present Great Salt Lake elevation. This first phase, as well as the second, looks similar to those observed in the Stansbury terrace. Despite their resemblance, their development is necessarily diachronic as both terraces are separated by 80 m in vertical. This age implies a lake level drop of the same magnitude in less than 700 years. Two hypothesis can be proposed to explain this age: (1) the radiocarbon age is not relevant and is the consequence of the reset of the radiochronometer, probably induced by an intense recrystallization. However, this microbial crust shows an aragonite mineralogy with no major evidence of recrystallization. (2) This age is relevant, but implies a significant lake level drop in a very short time during or following the Stansbury Oscillation. Contrary to the Bonneville Flood, no outflow may lead to a drastic drop in the Stansbury configuration. In addition, no major erosion surfaces link to draining events has been reported in the sedimentary succession related to this period (Patrickson *et al.*, 2010). In this endoreic lake, evaporation should be the only mechanism allowing such a drop; a reduction of the input only conducting in a stabilization in the lake level. New datations are therefore needed to specify the age of the microbial crusts developed at the lake

present-day elevation. Anyway, the presence of this fossil microbial crust associated with a flat and continuous cemented conglomerate (locally still constituting a pavement) supposed the development of a terrace around 1282 m during the early stages of the Bonneville phase (before the initial lake level rise?).

Independently of this hypothetical drop, the lake level was few above the Stansbury terrace ca. $21,360 \pm 120$ ^{14}C BP, as evidenced by the presence of a microbial crust. This crust, observed at the Stansbury terrace, spreads on the cliffs up to the elevation of the forthcoming Provo terrace. The elevation seems to coincide to a stop in the increasing water level episode ('U1') proposed by Oviatt (1997) ca. 19000-18500 ^{14}C BP. This elevation is closed to the Provo shoreline altitude but the age is significantly older, inducing a possible short time still-stand event.

According to the different reconstructions available in the literature (e.g. Oviatt *et al.*, 2015), the water level then increases, with some fluctuations, until it reached its maximal elevation corresponding to the Bonneville terrace. Surprisingly, no microbial crusts have been observed in our different mapping studies between the Provo elevation/terrace and the Bonneville one. This observation appears in agreement with the data compilation of tufa occurrence available in the literature (Oviatt, 2015), which highlights the lack of tufa between Provo and Bonneville elevation. Capping tufa (i.e. microbial crusts) were reported at the Bonneville terrace, but are a very rare feature (Burr and Currey, 1992; Nelson *et al.*, 2005). The major microbial deposits at the Bonneville terrace are microbial-cemented observed in conglomerates. An age obtained from this cement ($14,120 \pm 70$ ^{14}C BP) appears to corroborate with the commonly assumed age for this terrace (ca. 15,500 to 14,500 ^{14}C BP; Oviatt *et al.*, 1992).

Subsequently to the drastic water level (Bonneville Flood; Malde, 1968), the lake level stabilized at the Provo level ca. 14,500 ^{14}C BP inducing the formation of the Provo terrace (Oviatt *et al.*, 1992). The microbial-cemented conglomerate covering the terrace is dated at $13,030 \pm 70$ ^{14}C BP and draped by the third microbial crust phase dated as $12,610 \pm 60$ ^{14}C BP. The obtained datations are consistent with a long duration of Provo terrace occupation as suggested by Light (1996), Miller *et al.* (2013) and Oviatt (2015). This microbial crust is observed covering the previous microbial crusts formed during the increasing water level phase. It extends from the Provo terrace down to the Stansbury one. Considering the age of the upper occurrence of this crust on Provo terrace, only a development of this

crust during the post-Provo water level decrease can be assumed. The presence of a major surface of interruption between microbial crust phases 2 and 3 argue for a long time spanning between the development of these two phases.

The datations on the microbial deposits formed during the GSL phase extends from $10,634 \pm 54$ ^{14}C BP until now, indicating a probable (sub)continuous development of these structures since the lake reaches its modern configuration.

All these observations, based on new radiocarbon ages and detailed sedimentological mapping, allowed to propose three major episodes of growing phases for the microbial crusts: (1) one episode during the water level increase of LB; (2) a second during the Post-Provo decrease water level; and (3) a still stand episode, around the present-day elevation, since the GSL phase. The absence of the phase 3 between Bonneville and Provo terraces is easily explained by the too rapid fall of lake level preventing the formation of this crust. However, how to explain the absence of the phases 1 and 2 (columns) that developed during the increasing water level above the Provo altitude, up to the Bonneville altitude?

This work has to be continued, but opens the discussion on:

We observe that the diversity and abundance of the microbial deposits are higher in the last GSL episode compared with the Bonneville episode. Even more, no important differences have been observed in the different terraces.

Among the questions, we plan to discuss: (1) the effects of changes in water composition from freshwater to hypersaline conditions through time in the different microbial deposits and the evolution of the floro-faunal components; (2) the impact of the climate and tectonics on the accommodation space, the geometry and the distribution of microbial deposits; (3) the influence of the substrate as a major driver favouring the development of the microbial deposits and how the growth pattern of the microbial deposits was influenced by the geometry of the underlying substrate and (4) the role of the topography (terraces) and the relief to explain the diversity and abundance of the microbial deposits.

Partie IV**Du tapis microbien aux microbialites, les modalités du processus de minéralisation essentiel pour la préservation.**

Cette quatrième partie se concentre sur les processus de minéralisation du tapis microbien donnant lieu à la formation de microbialites. Cette partie se focalise principalement sur le rôle des paramètres intrinsèques, ce qui correspond au volet du projet supporté par Aurélie Pace et présente donc une partie de son travail. Ce travail en collaboration s'intègre parfaitement dans ce manuscrit dans le but de proposer une évaluation multi-échelles et multi-facteurs du développement et de la préservation des structures microbiennes du Grand Lac Salé.

Cette partie fait l'objet d'un article soumis dans la revue *PNAS* (Pace A., Bourillot R., Bouton A., Vennin E. et coll.) :

«Microbial and diagenetic steps leading to the mineralization of Great Salt Lake microbialites»

Cet article se propose d'examiner les processus lithification des tapis microbiens du Grand Lac Salé et de leur transition vers la formation de microbialites. Une analyse à l'échelle de la microstructure a mis en évidence la formation de trois phases minérales distinctes au sein du tapis microbien, incluant silicates et carbonates. La précipitation *in situ* de ces différentes phases minérales est corrélée à différentes propriétés du tapis microbien, notamment les métabolismes mis en jeu. Ces travaux ont permis de :

- (1) Discuter le rôle joué par certaines communautés microbiennes sur l'organominéralisation.
- (2) Proposer un scénario en plusieurs étapes de minéralisation et de lithification conduisant à la formation des microbialites dans le lac.

Synthèse de l'article

Des analyses minéralogiques détaillées, couplées à des observations en microscopie et spectrométrie (e.g. Raman) ont permis de déterminer les processus conduisant à la formation des microbialites dans le Grand Lac Salé. Pour ce faire, deux structures microbiennes ont été étudiées : un tapis microbien en cours de lithification et un fragment de la partie supérieure d'une colonne microbialitique. Des profils d'évolution de la concentration en O_2 et HS^- et du pH effectués sur le tapis microbien ont d'abord permis de déterminer la position des différentes communautés microbiennes et de souligner l'action des différents métabolismes sur l'environnement chimique du tapis microbien. La forte concentration, et donc production, d' O_2 en surface du tapis durant la journée est associée à l'activité métabolique de cyanobactéries (coccoïdes), alors que la réduction drastique de la concentration de ce composé la nuit est plutôt synonyme de consommation par des métabolismes hétérotrophes. Le pic d' O_2 est également associé à un pic de pH pouvant dépasser 10. La cartographie chimique sur film d'argent a permis d'identifier des locus où le métabolisme de sulfato-réduction est actif. Ces locus ont ensuite été corrélés aux concentrations de minéraux formés dans le tapis. La croissance et la fusion de ces minéraux conduisent à la lithification du tapis, et ainsi à la formation de microbialites.

Les observations en microscopie confocale et électronique à balayage ont révélé trois phases minérales majeures formées successivement au cours de la lithification du tapis microbien. La première phase minérale correspond à des silicates faiblement cristallisés, voire en phase amorphe et riches en magnésium observés dans la matrice organique du tapis microbien. La seconde phase est constituée quant à elle d'aragonite, dont la nucléation débute à l'intérieur des coccoïdes (une absence de pigments photosynthétiques est à noter à l'intérieur de ceux-ci). Cette minéralisation entraîne une perminéralisation de la paroi de la cyanobactérie. Ce minéral se propage ensuite dans la matrice organique adjacente. Enfin, la dernière phase minérale correspond à de la dolomite quasi-stœchiométrique, se développant à l'intérieur des patches d'aragonite ou de silicates magnésiens. Cette dernière phase minérale n'a été observée que dans les microbialites et est absente des tapis microbiens même en cours de lithification.

Le début de ce manuscrit se consacre à définir un scénario en quatre étapes de la formation de microbialites dans le Grand Lac Salé.

(1) La première étape consiste à l'édification (nécessaire) d'un tapis microbien et à la mise en place des différentes réactions métaboliques et géochimiques qui sont des prérequis facilitant la minéralisation.

(2) La seconde étape fait référence au stade initial des processus d'organominéralisation. La première phase minérale à être précipitée dans le tapis microbien est le silicate-magnésien. Sa précipitation est permise par la sursaturation des eaux du lac pour cette phase minérale, ainsi que par l'augmentation locale du pH dans le tapis microbien par l'activité photosynthétique des cyanobactéries.

(3) La troisième étape est la nucléation d'aragonite en lien avec la dégradation des EOM (Extracellular Organic Matter, incluant les EPS). Les locus de minéralisation d'aragonite sont fréquemment associés à des zones privilégiées de réduction des sulfates témoignant de l'activité métabolique des bactéries sulfato-réductrices, qui sont également connues pour dégrader les EOM. La minéralisation d'aragonite est ainsi supposée liée à l'activité de ces bactéries et à la libération des cations Ca^{2+} . L'aragonite va progressivement remplacer les EOM, permettant la lithification du tapis microbien.

(4) La quatrième étape correspond au remplacement partiel de l'aragonite par de la dolomite en lien avec des eaux porales neutres à légèrement acides. Cette étape constitue la transformation du tapis microbien en microbialite. Les silicates-magnésiens présentent une signature chimique légèrement différente des précédentes, traduisant une réduction du ratio Mg:Si lors de la transition entre les étapes 3 et 4 et mobilisant une partie du Mg^{2+} . La phase aragonitique est quant à elle partiellement dissoute et libère des cations Ca^{2+} . L'interface entre ces précédentes phases minérales et les EOM est marquée par la précipitation de dolomite, dont l'origine résulterait de la dégradation des EOM en lien avec une phase d'émersion de longue durée.

Dans une seconde partie, ce manuscrit discute la présence d'une phase minérale Mg-Si peu cristallisée dans d'autres systèmes lacustres et de sa potentielle préservation dans le registre fossile. Ce travail suggère que des phases minérales semblables ont été préservées dans les microbialites fossiles et pourraient être des marqueurs de photosynthèse oxygénique.

Cette étude souligne la capacité des différents métabolismes microbiens à modifier leur microenvironnement. Ces changements chimiques, notamment au niveau des EPS, contrôlent

la nucléation, la structure ainsi que la composition des produits d'organominéralisation du tapis microbiens. Cette paragenèse n'est toutefois pas unique et est documentée dans d'autres systèmes lacustres (e.g. Mono Lake, USA; lac Clifton, Australie). Cependant, alors que la minéralisation des phases carbonatées est bien connue, la production de silicates-magnésiens par le tapis microbien est une thématique de recherche en développement dont les implications sont grandes, notamment pour les microbialites archéens.

Microbial and diagenetic steps leading to the mineralization of Great Salt Lake microbialites

Aurélie Pace^{†,§,a}, Raphaël Bourillot[†], Anthony Bouton[‡], Emmanuelle Vennin[‡], Serge Galaup[†], Irina Bundeleva[‡], Patricia Patrier[#], Christophe Dupraz^{*}, Christophe Thomazo[‡], Pierre Sansjofre^{††}, Yusuke Yokoyama^{###}, Michel Franceschi[†], Yannick Anguy^{§§}, Léa Pigot[†], Aurélien Virgone^{‡‡} and Pieter T. Visscher^{**}

[†] Géoressources et Environnement, Ensegid, Bordeaux INP, EA 4592, Université de Bordeaux, 1 Allée Daguin, 33607 Pessac, France;

[§] Université Bordeaux 3, Domaine Universitaire, 33607 Pessac, France;

[‡] Laboratoire Biogéosciences UMR 6282 UBFC/CNRS, Univ. Bourgogne Franche-Comté, 6 boulevard Gabriel, Dijon 21000, France;

[#] Université de Poitiers, UMR 6269 CNRS, HYDRASA, 40 avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers, France;

^{*} Department of Geological Sciences, Stockholm University, Svante Arrhenius väg 8, Stockholm, 06269, Sweden;

^{††} Laboratoire Domaines Océaniques, Université de Bretagne Occidentale, UMR 6538 CNRS, 29280 Plouzané, France;

^{###} Atmosphere and Ocean Research Institute, Department of Earth and Planetary Sciences, University of Tokyo, 5-1-5 Kashiwanoha, Chiba 277-8564, Japan

^{§§} I2M, ENSAM, UMR 5285 CNRS, Esplanade des Arts et Métiers, 33405 Talence, France;

^{‡‡} Total, CSTJF, Avenue Larribau, 64018 Pau, France.

^{**} Department of Marine Sciences, University of Connecticut, 1080 Shennecossett Road, Groton, CT 06340, USA

^a to whom correspondence should be addressed. E-mail: aurelie.pace@ensegid.fr.

Keywords: geobiology; microbial mats; hypersaline; mineralization

Abstract : Microbialites are widespread in modern and fossil hypersaline environments, where they provide a unique sedimentary archive. Authigenic mineral precipitation in modern microbialites results from a complex interplay between microbial metabolisms, organic matrices and environmental parameters. Paleoenvironmental reconstruction based on microbialites requires a fundamental knowledge of their mineralization mechanisms. Here, we combined detailed mineralogical analyzes and microscopic observations with measurements of metabolic activity in order to characterize the mineralization of microbial mats forming microbialites in the Great Salt Lake (Utah, USA). Our results show that the mineralization process takes place in three steps progressing along a geochemical depth gradient produced through microbial activity. First, a poorly crystallized Mg-Si phase precipitates on the cyanobacterial extracellular organic matrix due to a rise of the pH in the zone of active oxygenic photosynthesis. Second, aragonite nucleation occurs in close proximity to sulfate reduction hotspots, probably as a result of the degradation of extracellular organic matrix mediated by, among others, sulfate reducing bacteria. A final step consists of partial replacement of aragonite by dolomite, possibly in neutral to slightly acidic porewater. This might occur due to dissolution-precipitation reactions when the most recalcitrant part of the organic matrix is degraded. The mineralization pathways proposed here provides pivotal insight for the interpretation of microbial processes in past hypersaline environments.

Significance

Microbialites are organo-sedimentary deposits resulting from the mineralization of benthic microbial mats. These predominantly prokaryotic biofilms represent the oldest ecosystem on Earth and they are commonly found in modern hypersaline lakes, where they provide a unique archive of climatic and biologic changes. Some microbial mats produce magnesium silicates, which have a great potential for the preservation of microbial biomarkers. Here, we show the initial nucleation of a Mg-Si phase in the Great Salt Lake microbial mats, following a pH increase during oxygenic photosynthesis. Carbonate minerals likely precipitate owing to the degradation of extracellular organic matrix by heterotrophic bacteria in a circum neutral pH environment. Preservation of similar parageneses provide a mechanistic link between extant and extinct microbial sedimentary systems.

Introduction

Microbial mats are metabolically diverse biofilm communities that potentially are the site for the precipitation of authigenic minerals, predominantly carbonates, but also silicates and oxides (1). Following lithification, microbial mats form organo-sedimentary deposits referred to as microbialites (2). Some of the microbialites in the Pilbara (Australia) date back to ca. 3.4 Ga and are evidence for the oldest known ecosystem (3). Since the Archean, microbialites have colonized almost all environments, hence constitute a unique geological archive (4). The mineralogy and geochemistry (e.g., trace elements concentrations, isotopic ratio) of microbialite minerals are used for the reconstruction of past Earth's surface environmental conditions, e.g., oceanic redox conditions (5, 6), continental weathering (7) or volcanic hydrothermal activity (8).

The structure and composition of authigenic minerals in microbial mats depends on a complex interplay between extrinsic (physicochemical) and intrinsic (biological) factors (1, 9). Assessing the relative contribution of these factors is key to decipher the paleoenvironmental information recorded in ancient microbialites. The mineralization mechanisms of ancient microbialites are inferred from comparisons with their modern counterparts. Microbial mats are abundant in hypersaline environments, e.g., lakes, salinas and lagoons (1, 10) where shell producing fauna are impoverished (11). In the last decades, several mineralization mechanisms have been proposed for modern hypersaline mats (12–

14). In seawater-fed lakes, several key microbial guilds are able to create steep chemical gradients (10, 15). Oxygenic photosynthesis is a key metabolism enhancing the nucleation of carbonate minerals by fixing CO₂ and increasing pH (1). Cyanobacteria produce copious amounts of extracellular organic matter (EOM), which provides the main site for mineral precipitation. EOM are composed of two pools: (i) high molecular weight organic carbon, notably extracellular polymeric substances (EPS) and (ii) low molecular weight organic carbon (LMWOC), mainly comprising ~C1-C5 compounds (16). EPS notably provide structural integrity and allow the coexistence of diverse microbial communities in the mats (17), whereas LMWOC is excreted by autotrophic microbes (e.g., cyanobacteria) to maintain a favorable internal redox potential and mostly serves as carbon source for heterotrophic metabolisms (16). Acidic functional groups within the EOM, which deprotonate as a function of the pH (18), bind cations (e.g., Mg²⁺, Ca²⁺) and thus strongly influence nucleation, structure and chemical composition of carbonate minerals (15, 17, 18). Precipitation will only take place through alteration of the ion-binding EOM matrix either through physicochemical (e.g., extrinsic supersaturation, UV degradation) or microbial (e.g., heterotrophic degradation releasing cations) processes (1, 14).

A few studies have shown the precipitation of poorly crystallized magnesium silicates (kerolite, stevensite; named here Mg-Si phases) on EOM and cell material in both seawater-fed and continental lakes (19, 20). Three chemical conditions are required for Mg-Si phases to precipitate: an elevated pH (>8.6-8.7) combined with high dissolved silica and magnesium activities (20, 21). These Mg-Si minerals also participate to the fossilization of microorganisms (cyanobacteria, diatoms) through permineralization. Due to their intimate link with organic matrices, these minerals could potentially include organic molecules and help their preservation through diagenesis (20). However, it is still unknown if microbial activity has a direct or indirect role in the precipitation of these minerals, and if so, which metabolisms are involved. Mg-Si phases are also associated with carbonate minerals (e.g., aragonite, hydromagnesite), which should theoretically precipitate under different chemical conditions. Therefore, establishing the sequence of their precipitation (paragenesis) could help to interpret the evolution of microbial and chemical reactions in the mat.

The margins of Great Salt Lake (GSL) are extensively covered by microbial mats and microbialites. In addition to carbonate minerals, Eardley (22) identified hydrated magnesium silicates in GSL microbialites. He postulated that these Mg clays were chemically precipitated in the water column

and trapped in microbial mucus. Eardley was the first to suggest a role of cyanobacteria in carbonate precipitation in GSL. GSL, the fourth largest endorheic lake in the world is a hypersaline (salinity 50-285 g.l⁻¹; average 120 g.l⁻¹ since 1876), shallow system (depth <10 m) covering an average area of 4480 km² (23, 24). Due to its size and water chemistry, GSL is considered as an analogue to some ancient large scale hypersaline lakes (25), and its mineral composition has been studied for the detection of paleolakes in future Mars missions (26).

In this multidisciplinary study, we assessed the structure, composition and sequential precipitation of mineral phases, including Mg silicates, in GSL microbial mats and microbialites. The processes of mineralization were investigated by comparing the mineral paragenesis with measures of microbial activity. The conceptual mineralization model proposed here provides a context for the interpretation of the geochemical and mineral composition of fossil microbialites.

Results

Two types of microbial structures, modern lithifying microbial mats and fossil microbialites (Age 2.8 Ka calBP; SI Materials and methods, Figs S1 and S2 and Table S1), were sampled along the shore of Antelope Island. The lithifying mats show a succession of thin orange and thick porous green laminae (Fig. 1). The orange color is indicative of carotenoids, protecting the deeper part of the mats by quenching UV (27). This implies that the orange layers could represent the former surfaces of the mat. The maximum of oxygen production during daylight (600-800 μM) occurred at ca. 2 mm depth, in the uppermost green lamina (Fig. 1A). This subsurface oxygen peak resulted from active photosynthesis, predominantly by coccoid cyanobacteria (the dominant species in GSL mats are *Aphanothece utahensis* (28) and *Pleurocapsa entrophysaloides* (28)). Pennate diatoms were observed on the surface of the mats (Fig. S3A). The oxygen level rapidly decreased below 2 mm. The concave shape of the curve indicates oxygen consumption, probably by heterotrophic bacteria. The sulfide concentration increased with depth and reached values of 130 and 185 μM at 11 mm during the daytime and nighttime respectively (Fig. 1C). The daytime pH value peaked at 10.4 in close proximity to the O₂ maximum. In the anoxic part of the mat, at the end of the nighttime, the pH had declined to ca. 5.4, possibly due to accumulation of fermentation products (1). Active sulfate reduction spots were found

throughout the mat, including a few spots in the mat substratum (Fig. 1B). There was a marked spatial concurrence between sulfate reduction (SRA) hotspots and aragonite-dominated patches (0.1-2 mm in diameter; Fig. 1B; Fig. S4; Table S2): aragonite was observed at 97.8% of spots with high SRA, 64.5% of spots with medium SRA and 82.3% of spots with low SRA.

In both lithifying mats and microbialites (Fig. S2), carbonate patches fused to form an intestine-like clotted (i.e., thrombolitic) fabric. The lower part of the microbialites showed a laminated structure (stromatolitic; Fig. S2F). The X-ray diffraction patterns (Fig. 2A) showed that the predominant minerals were aragonite (CaCO_3) and quartz, and addition that microbialites included dolomite [$\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$].

Observations using confocal laser scanning microscopy (CLSM) and scanning electron microscopy (SEM) showed a recurrent mineral superposition (Fig. 3). In the lithifying mat, photosynthetically active coccoid cyanobacteria (Fig. 3A) were embedded in EOM (Fig. S3B and S3C). The calcein labelling (Fig. 3C) indicates an enrichment of these EOM in Ca^{2+} or Mg^{2+} . SEM images of the same zones (Fig. 3D and 3E) showed the organic matrix completely covered by anhedral, round, ca. 200 nm, Mg-Si rich crystals (Fig. 3B). FTIR analyzes (Fig. 2B) of the same sample revealed an absorption band at 3685 cm^{-1} , indicating the presence of trioctahedral $\text{Mg}_3\text{-OH}$ groups, typical of the sepiolite or stevensite mineral groups (29). Successive FTIR analyzes on heated powders (150 to 300°C) showed a progressive increase of this peak associated with the dehydration of the sample. However, the absence of typically well-marked diffraction peaks (Fig. 2A) indicates poor crystallization. The calculated structural formula (Table S3) pointed to an excess of Mg and a deficit of Si compared to standard sepiolite [$\text{Mg}_4\text{Si}_6\text{O}_{15}(\text{OH})_2 \cdot 6(\text{H}_2\text{O})$] and stevensite [$(\text{Ca}_{0.5}, \text{Na})$

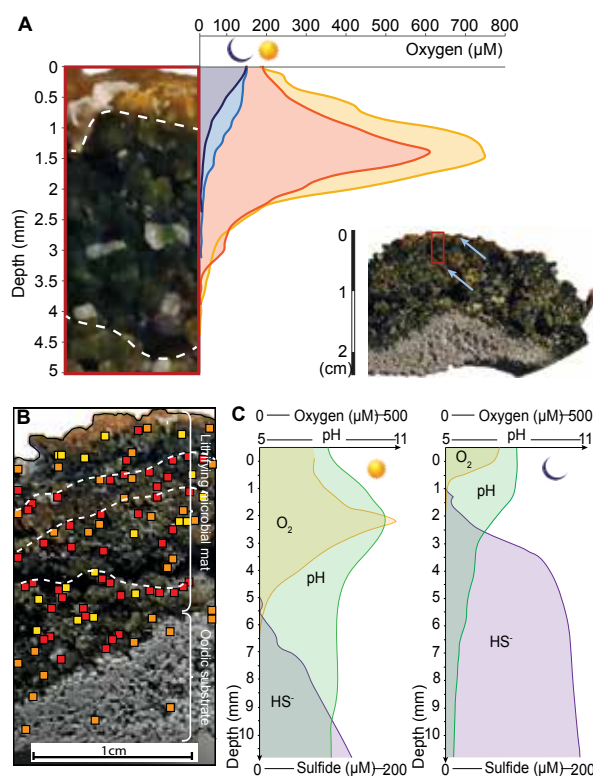
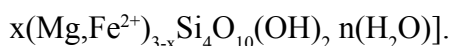


Figure 1: Microbial activity in lithifying mats of GSL. A. Representative O₂ depth profiles of the top of the mat (red rectangle in hand sample image insert), measured in daylight (red and orange curves) and during the night (light and dark blue curves). The peak of O₂ production indicates oxygenic photosynthesis is maximum at ca. 1.5 mm B. Distribution of sulfate reduction determined on the identical sample as used for the oxygen profiles (panel A). Red, orange and yellow squares correspond respectively to high, medium and low sulfate reduction rates. C. Representative O₂, pH and HS⁻ depth profiles during day (left) and night (right). See text for detail.



Macroscopically, intestine-like aragonite perfectly mimicked the porous network of the mat (Fig. S3D, S3E and S3F). The zones of aragonite precipitation were devoid of photosynthetic pigments (Figs 3F and S5). SEM images showed aragonite crystals, nucleating first inside coccoids, then permineralizing their wall, expanding into the surrounding organic matrix (Figs 3B, 3G and 3H and S6), and finally precipitating around and embedding the Mg-Si phase crystals (Fig. 3G). In the microbialite (Fig. 4A; Fig. S2F), patches of aragonite embedding Mg-Si round crystals were still abundant. The Mg-Si phase showed a relative increase in Si and decrease in Mg compared to the lithifying mat (Table S3). The structural formula that was calculated appeared closer to that of stevensite or sepiolite than in the lithifying mat. Spherical aggregates (5-10 μm in diameter) of quasi-stoichiometric dolomite micro-rhombs (50.5 mol% of MgCO_3) developed around and inside aragonite-Mg-Si phase patches (Figs 3B, 4A and 4B, S3G, S3H and S6). These aggregates were often surrounded by alveolar EOM, and were similar in shape and size to coccoid cyanobacteria (Figs 4B and S3). They locally developed inside dissolution micropores within aragonite crystals (Fig. 4C).

Mineralization model

Based on the mineral sequence we observed, a four steps scenario leading to the lithification of GSL microbialites emerges (Fig. 5):

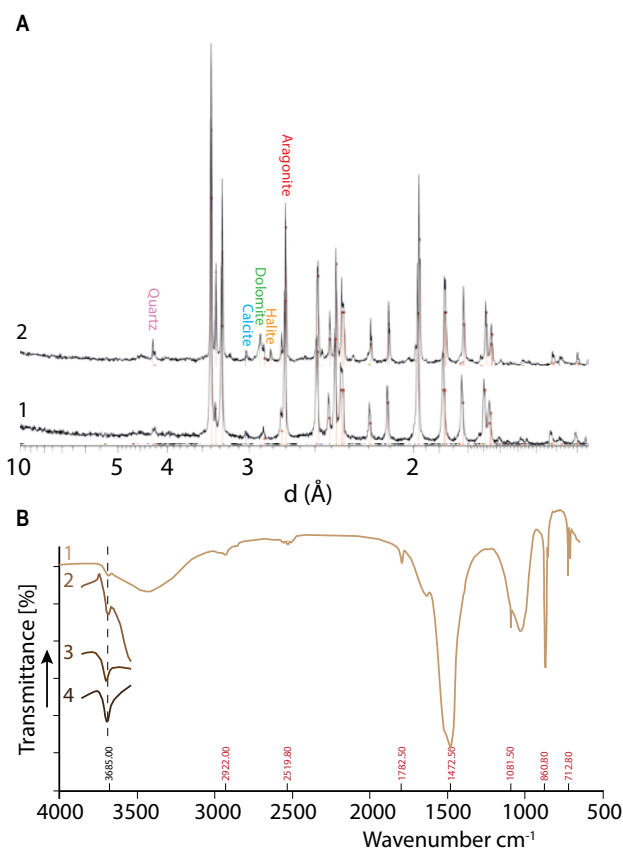


Figure 2: A. X-ray diffraction (XRD)-based composition of the mineral fractions from a lithifying mat (Curve 1; fraction <math><100 \mu\text{m}</math>) and a microbialite (Curve 2; bulk). B. Fourier Transform Infrared Spectrometry (FTIR) of a lithifying microbial mat (1). The absorption band at

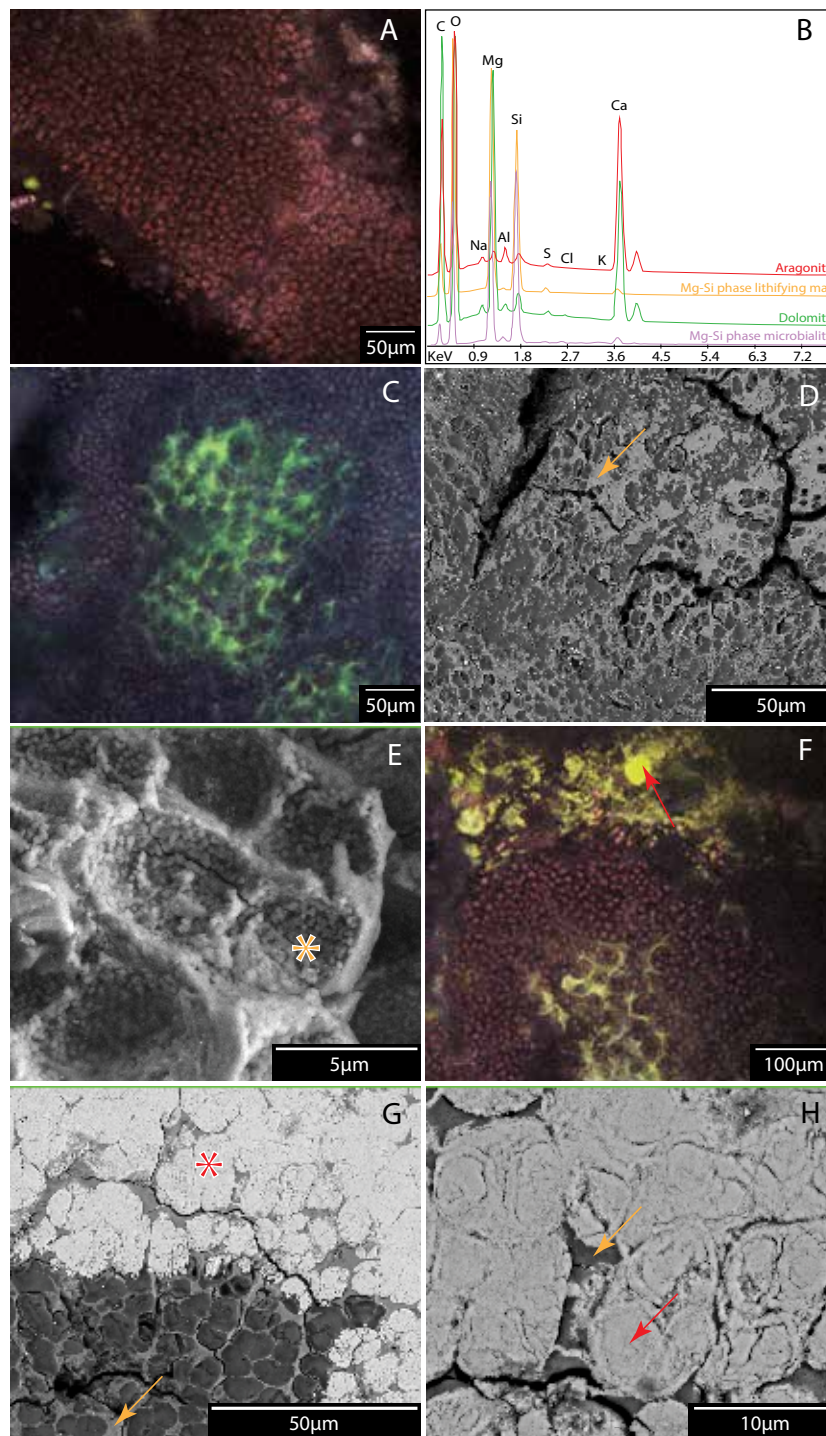


Figure 3: Characterization of the successive mineralization steps and composition of the mineral phases in a lithifying mat. A. CLSM image of photosynthetically active coccoid cyanobacteria (red fluorescence) embedded in extracellular organic matrix (EOM). B. Representative EDS spectra of the four main mineral phases, each color corresponding to a specific mineral. The location of EDS analyses is indicated by asterisks on the SEM images. C. CLSM image showing photosynthetically active coccoid cyanobacteria (red) embedded in EOM. The green fluorescence labelling is indicative of binding of Mg by the EOM. D. SEM image of the same sample as C (CLSM). EOM is completely covered in Mg-Si anhydrous, round crystals (orange arrow). E. Image showing EOM casts of coccoid bacteria, covered by round Mg-Si crystals (Mg-Si phase lithifying mat; orange asterisk; EDS signature Fig.3B and Table S3). F. CLSM image showing aragonite (bright yellow fluorescence; red arrow; corresponding raman spectrum can be found in Fig. S5) nucleating in zone lacking photosynthetically active cyanobacteria. G and H. SEM images showing aragonite nucleation (Ar; red asterisk locates the EDS spectrum Fig. 3B). Aragonite (AR) precipitates first inside dead coccoid cells, mineralizes their wall and expands into the surrounding EOM, partly covered by Mg-Si phase (orange arrow).

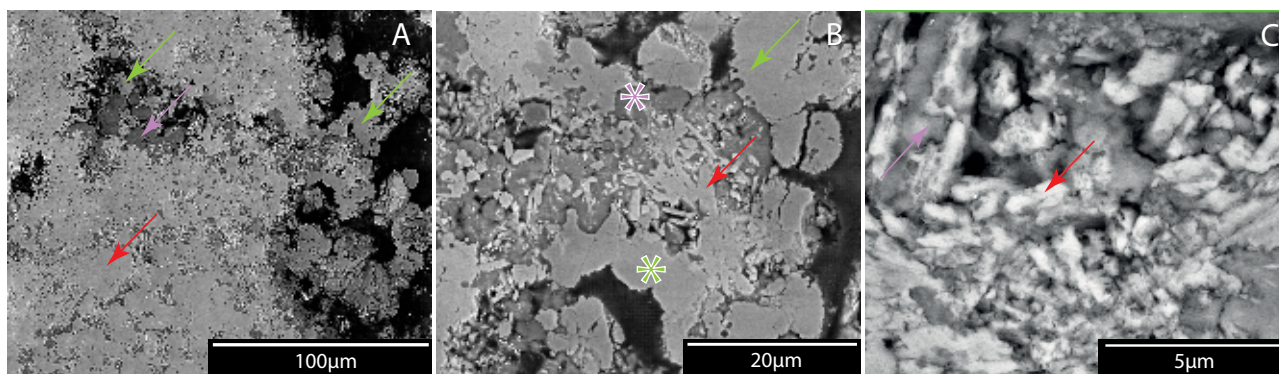


Figure 4: SEM images of a fossil microbialite. A and B. ‘Rice grain’ aragonite crystals (red arrow) are covered by patches of Mg-Si crystals (Mg-Si phase microbialite; purple asterisk; EDS signature Fig.3B and Table S3). Dolomite precipitates (green asterisk and arrows; EDS signature Fig. 3B) located at the edge of the around and inside aragonite (red arrow) patches. C. Aragonite crystals showing irregular borders, holes indicating dissolution.

(i) During the initial phase, a microbial mat dominated by coccoid cyanobacteria (Fig. 3A and S3B and S3C) develops on the lake floor (Fig. 5 step1).

(ii) Cation-binding EOM constitute the site for nucleation and mineral growth of a Mg-Si phase (Fig. 5step2). GSL surface water is supersaturated for the main Mg-silicate minerals (Fig. S7; Table S4). However, its pH (ca. 8.2) is below the threshold (pH> 8.6-8.7) above which Mg silicates precipitation is experimentally observed (21). In contrast, high rates of photosynthetic activity yield pH values above 10 in the uppermost millimeters of the mineralizing mat thereby creating conditions favoring the nucleation of the Mg-Si phase. Geochemical modeling indicates that at pH>9, amorphous silica would dissolve in GSL (Fig. S8). The dissolution of diatoms skeleton inside the mat (opal A; [SiO₂, nH₂O]) represents an additional source of dissolved silica, which could be incorporated in the Mg-Si phases.

(iii) During the third step (Fig. 5step3), aragonite nucleates and grow in pockets created by the microbial degradation of EOM. The aragonite perfectly surrounds and permineralizes bacterial cells (Figs. 3G and 3H). This precipitation is strongly correlated with ‘hot-spots’ of sulfate reduction activity (Fig. 1B), which is indicative of a critical role of SRB in the organomineralization process. As demonstrated in seawater-fed lakes and open marine environment, SRB are known to utilize the LMWOC fraction of the EOM (16, 30) producing (i) dissolved inorganic carbon increasing alkalinity and, (ii) sites for carbonate nucleation on the EPS matrix (14, 31). This process leads to intimate complexes of organic matter and minerals within the EOM where active sulfate reduction takes place.. Consequently, aragonite precipitation could result from LWMOC consumption by SRB in

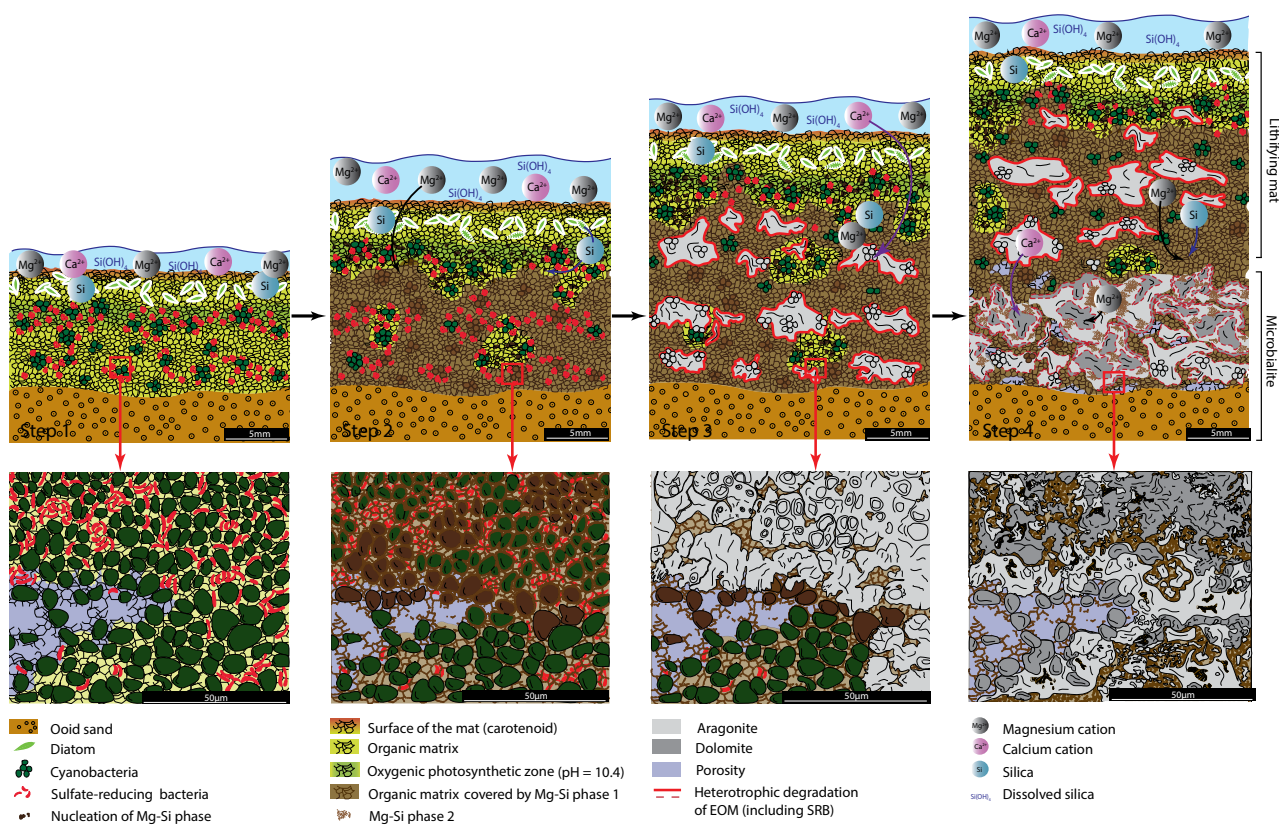


Figure 5: Conceptual model of microbialite mineralization in GSL (see text for detail). Step 1: Development of a microbial mat on a hard substrate. Step 2: Mg-Si phase nucleation on the EOM in the zone of active oxygenic photosynthesis. Two sources of silica can be identified: lake water-dissolved silica and silica originating from the dissolution of diatom skeletons in the zone of maximum photosynthesis zone ($\text{pH} > 10$). Step 3: Degradation of EOM by heterotrophs, notably SRB, allowing the nucleation of aragonite. Aragonite precipitates first inside dead coccoid cells and then extends into the EOM. Degradation of EOM creates a zone of low pH in the deepest parts of the mat, inducing a partial dissolution of aragonite. Step 4: Pockets of partially degraded EOM bind Mg^{2+} (from porewater and possibly from Mg-Si phase) and Ca^{2+} (from aragonite dissolution), leading to the nucleation of dolomite at the interface between degraded EOM and previously precipitated aragonite/Mg-Si phase patches.

both oxygenic and anoxygenic zones of the mat (32). Aragonite will progressively replace the EOM, participating to the lithification of the mat.

(iv) The final step (Fig. 5step4) characterizes the transition from the lithifying mat to the microbialite. From step 3 to step 4, the Mg-Si phase evolves chemically, with a decreasing Mg:Si ratio (Table S3). Aragonite is partially dissolved (Figs 4C) and dolomite precipitates at the interface between EOM and aragonite-Mg-Si phase patches. Ca^{2+} supplied by aragonite dissolution could be incorporated into dolomite, and, similarly, Mg^{2+} from release by the Mg-Si phase and what remained in the porewater. Significant pH variations were documented during diel cycles in GSL microbial mats (Fig. 1C). During the day, pH decreases to 7.9-8.3 (i.e., the pH of the lake water) below the photosynthetically active zone. At the end of the night, the pH becomes slightly acidic in the permanently anoxic part of the mat, which we attribute to accumulation of fermentation products. Chemical modelling shows

that at pH range from 6.5 to 7.5, i.e. values which prevail in the deeper layers during most of the day, aragonite would thermodynamically dissolve, whereas dolomite would still be oversaturated (SI Materials and Methods, Fig. S8).

However, in spite of supersaturation, dolomite was not detected in GSL lithifying mats. Dolomite nucleation is known to be inhibited at ambient pressure and temperature in inorganic medium (33). Various experiments have documented that this inhibition is alleviated when specific organic substrates are involved in the precipitation (34–36). Carboxyl functional groups are particularly efficient in binding metallic cations and can promote dolomite nucleation by removing the hydration shell of Mg^{2+} ions, even in the absence of active microbial metabolism (36). In GSL microbialites, the stable carbon isotope composition ($\delta^{13}C=3.06\%$) of the dolomite (SI Materials and Methods, Figs S1 and S9) is ca. 2‰ less than the co-occurring aragonite patches ($\delta^{13}C=4.98\%$). The microbial degradation of organic matter (including EOM) lowers pH, thereby modifying the composition of dissolved inorganic carbon (DIC) and inducing a negative shift in the $\delta^{13}C$ of DIC (37). The carbonates precipitated in microbial mats from this DIC would have more negative values (38). We postulate that in GSL microbialites, dolomite precipitates following EOM degradation during long-term exposure to porewater with circum neutral pH values.

Comparison with other lakes

The paragenesis in GSL microbialites reflects a pronounced modification of the porewater chemistry (e.g., dissolved oxygen, pH) through changes of microbial metabolisms with depth. Production and degradation of EOM appears critical for the observed mineral sequence.

Poorly crystallized Mg-Si phases, e.g., stevensite (smectite mineral group), kerolite and sepiolite (sepiolite mineral group), are now known to be major authigenic components of microbialites in modern saline and alkaline lakes (19, 20, 39). These phases have been observed in lakes both with a pH above (Mexican crater lakes) (20) or below (19) the 8.6-8.7 threshold required for their precipitation. Consequently, physicochemical processes alone cannot explain the precipitation of these minerals. In GSL, the observed Mg-Si phase, likely a precursor of stevensite or sepiolite, is precipitated on the organic matrix by incorporating water Mg^{2+} and dissolved silica originating from lake water (Fig. S8

and Table S4) and potentially from diatom dissolution. Active oxygenic photosynthesis, promoting elevated pH conditions by producing OH^- (1), seems to be the microbial mechanism inducing the precipitation of this poorly crystallized phase. Here, microbial activity allows for lowering the kinetic barrier for Mg-Si phase nucleation. In addition, laboratory precipitation experiments demonstrate that some organic compounds that make up the EOM pool enhance Mg-Si phase nucleation (e.g., succinic acid), whereas others inhibit this (e.g., oxalic acid). Succinic acid also seems to influence the formation of dioctahedral (Mg-rich) vs. trioctahedral (Al-rich) smectites (40). Future research will focus on the influence of various natural EOM components on the composition of Mg-Si phases. The Mg-Si phase-aragonite sequence has been observed in microbialites from other saline lakes, including Mono Lake tufas (USA; (39)) and Lake Clifton thrombolites (Australia; (19)). In Lake Clifton, stevensite nucleates on the organic matrix and around cyanobacterial cells, with aragonite subsequently covering both the organic matrix and the cells. The precipitation of aragonite in GSL microbial mats is probably related to degradation of EOM and cell material by a microbial community in which SRB play an important role. Open marine stromatolites and thrombolites in Bahamas show similar examples of aragonite precipitation at sulfate reduction hotspots (15, 32, 41, 42). In GSL, alteration of EOM by heterotrophs over long time periods could have led to dissolution of aragonite and its partial replacement by dolomite.

Implications for the fossil record

The preservation and/or modification of the primary microbial microstructures as well as the mineral sequence after diagenesis are critical when interpreting paleoenvironmental conditions and/or microbial metabolisms from fossil microbialites. Mg-Si phases have been found associated with microbialites in hypersaline paleolakes. For example, thrombolitic columns formed in the high energy littoral zones of hypersaline and alkaline lake deposits found in the Eocene Green River Formation (54-43 Ma) (43). Some of these buildups show a similar fabric to GSL microbialites, which suggests that they could have formed through comparable processes. The presence of intestine-like structures in the Green River thrombolites (44) could indicate heterotrophic EOM degradation. The clay mineral composition of these ancient microbial buildups was not reported, but stevensite was found in the ooids surrounding microbialites (45). Stevensite and talc have also been reported in deeply buried

microbialites and oncoids of the early Cretaceous (Barremian) rift deposits offshore in the Congo and Cabinda basins (46).

Zeyen *et al.* (20), postulated that authigenic microbial Mg-Si phases have a great potential for the preservation of organic biomarkers. This implies to understand their evolution through diagenesis. Mineral transformations have been observed in laboratory experiments reproducing burial and subsequent diagenetic conditions: after a few weeks under hydrothermal conditions, poorly crystallized Mg-Si phases tend to recrystallize as kerolite ($T=180^{\circ}\text{C}$), and eventually as more stable minerals, such as talc, especially under increased temperature and pressure ($T=400^{\circ}\text{C}$; 1kbar) (21). Similarly, at high temperature ($T=200\text{-}300^{\circ}\text{C}$), sepiolite is also converted to stevensite (47). Tosca *et al.* (21) found talc, probably derived from a poorly crystallized Mg-Si phase, in association with dolomite in Neoproterozoic microbialites (800-700 Ma) from Yukon and Svalbard. Based on laboratory experiments, these authors explain the formation of the precursor of this talc by an increase in porewater pH resulting from anaerobic respiration and bacterial sulfate reduction. The current investigation suggests that similar mineral compositions in ancient microbialites could also be a marker of oxygenic photosynthesis, which is a major finding with respect to the interpretation of ancient microbial metabolisms.

In conclusion, this study shows the important role of various microbial metabolisms in modifying their microenvironment by producing and degrading EOM in extant GSL microbial mats. The chemical changes induced by microbial activity in turn control the nucleation, structure and composition of the minerals produced in the mats. The mineralization processes documented in the present study were likely active in numerous paleolakes. Future work will focus on the diagenetic transformations of mineral products, especially microbial Mg-Si phases, and further enhance to improve the interpretations of ancient microbialites.

Materials and Methods

Microelectrode and biogeochemical measurements

Samples were collected between Bridger Bay and White Rock Bay along the shoreline of Antelope

Island (Fig. S1) in May 2013, September 2013 and November 2015. Part of the lithifying mats samples were stored at 4°C directly after being collected; in order to preserve EOM for Confocal Laser Scanning Microscopy (CLSM) and Cryo-SEM analyzes, other subsamples were fixed in filtered (0.22 µm) lake water with the addition of formaldehyde (2% final concentration). Dissolved oxygen concentration profiles (vertical resolution = 250 µm; Fig. 1A) were measured *ex situ* in lithifying microbial mats under natural light, within 2 hours of sampling. The measurements were taken using polarographic microelectrodes in combination with a picoammeter (Unisense, Aarhus, Denmark; (48)). Selected mat samples were transferred to the lab, where they were submersed in ca. 5 cm of GSL site water, and incubated in a greenhouse for 2 weeks. Subsequently, microelectrode profiles of pH, HS⁻ and O₂ profiles were measured using the Unisense Field Microsensor Multimeter system. (Fig. 1C).

The sulfate reduction activity was mapped in two mat samples using ³⁵SO₄²⁻-coated silver foil. During a 4-hr incubation of vertically cut mat sample, sulfate reduction produced sulfide, which precipitated as Ag₂ ³⁵S onto the foil surface. The distribution of the Ag₂ ³⁵S radioactivity was mapped using a BioRad Molecular Imager System GS-525 (Hercules, California) radioactive gel scanner. Pixel maps of sulfate-reducing activity were generated using Adobe software (32). The color of the pixels is indicative of the rate of reduction (i.e., red pixels represent high, orange intermediate and yellow pixels lower activity; Fig. 1B).

Optical and Scanning Electron Microscopy

A slab and thin section were prepared from each microbial mat and microbialite sample (Table S1). Thin sections were examined first using polarizing light microscopy (Eclipse Ci-Pol Nikon), and then with a FEI Quanta 250 environmental scanning electron microscope, under low vacuum. X-ray spectral microanalyzes and X-ray maps were performed using energy dispersive spectrometry (EDS; EDAX Apollo XL; I2M, Bordeaux, France). Additional X-ray spectral microanalyzes were performed on a Jeol 5600LV SEM equipped with an EDS analyzer (silicon drift detector BRUKER). The analytical conditions were an acceleration voltage of 15 kV, probe current at 1 nA, working distance at 16.5 mm, and counting time is 60 s. The standards used for EDS consist of albite (Na, Al, Si), almandine (Mg, Fe), diopside (Ca), orthoclase (K), spessartine (Mn) and Ti metal (Ti).

In order to observe the three-dimensional relationships between the EOM and the minerals, one unimpregnated mat sample (WP136A-2) was viewed at high magnification by combining cryofixation and SEM (Phillips XL 30, field emission gun).

Confocal Laser Scanning Microscopy and Raman Spectrometry

Samples preparation and analyzes were carried out as described by Gérard (49) without modifications. The thin sections of the sample WP20A-1 were observed under Confocal Laser Scanning Microscopy (CLSM), at the Institut de Physique du Globe de Paris (France), using a FluoView FV1000 CLSM with a spectral resolution of 2 nm and a spatial resolution of 0.2 μm (Olympus, Tokyo, Japan) coupled to an Invia Raman Spectrometer (Renishaw, Wotton-under-Edge, UK); (49). Fluorescence image stacks were obtained by using 405-nm laser diode, 488-nm multiline argon and 543-nm helium-neon-green lasers (at 5%, 10% and 30% of maximum power, respectively). A 514-nm Ar laser source was used for Raman spectral analyzes.

Mineralogy

The organic matter was removed in all samples by reaction with H_2O_2 (30%). X-ray diffractometry (Siemens D500 Bragg-Brentano equipped with scintillation detector, using 30 kV Cu-K α radiation) was successively performed on the bulk, sieved (fraction <100 μm) and clay fraction (<2 μm) of the samples. The clay fraction was analyzed on oriented and unoriented powders. All mineral phases were determined using Bruker AXS software Eva (Diffract+ 14.0).

Micro-FTIR (Fourier Transform Infrared spectroscopy) was performed on the same fractions as XRD analyzes. 1 mg of the powder was mixed with 150 mg of potassium bromide. The powders were pressed for 5 minutes under 8 tons, then for 1 minute under 10 tons and finally put in the oven for 3 hours (successively at 150, 200, 300°C). Then powders were then analyzed with a Fourier Nicolet spectrometer (detector: DTGS CSI, separating: CSI) in the 300–400 cm^{-1} wavenumber range (spectral resolution of 4 cm^{-1}), at the HYDRASA laboratory (Poitiers, France).

Acknowledgments

This study was supported by a grant from the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche and complementary funding from Total S.A.

References

1. Dupraz C, *et al.* (2009) Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats. *Earth-Sci Rev* 96(3):141–162.
2. Burne RV, Moore LS (1987) Microbialites: Organosedimentary Deposits of Benthic Microbial Communities. *PALAIOS* 2(3):241–254.
3. Allwood AC, Walter MR, Kamber BS, Marshall CP, Burch IW (2006) Stromatolite reef from the Early Archaean era of Australia. *Nature*.
4. Riding R (2000) Microbial carbonates: the geological record of calcified bacterial–algal mats and biofilms. *Sedimentology* 47:179–214.
5. Loope GR, Kump LR, Arthur MA (2013) Shallow water redox conditions from the Permian–Triassic boundary microbialite: The rare earth element and iodine geochemistry of carbonates from Turkey and South China. *Chem Geol* 351:195–208.
6. Eigenbrode JL, Freeman KH (2006) Late Archean rise of aerobic microbial ecosystems. *Proc Natl Acad Sci* 103(43):15759–15764.
7. Kamber BS, Webb GE (2001) The geochemistry of late Archaean microbial carbonate: implications for ocean chemistry and continental erosion history. *Geochim Cosmochim Acta* 65(15):2509–2525.
8. Anadón P, Canet C, Friedrich WL (2013) Aragonite stromatolitic buildups from Santorini (Aegean Sea, Greece): Geochemical and palaeontological constraints of the caldera palaeoenvironment prior to the Minoan eruption (ca 3600 yr bp). *Sedimentology* 60(5):1128–1155.
9. Arp G, Reimer A, Reitner J (2003) Microbialite Formation in Seawater of Increased Alkalinity, Satonda Crater Lake, Indonesia. *J Sediment Res* 73(1):105–127.
10. Des Marais DJ (2003) Biogeochemistry of Hypersaline Microbial Mats Illustrates the

- Dynamics of Modern Microbial Ecosystems and the Early Evolution of the Biosphere. *Biol Bull* 204(2):160–167.
11. Warren JK (2006) *Evaporites: Sediments, Resources and Hydrocarbons* (Springer Science & Business Media).
 12. Vasconcelos C, McKenzie JA (1997) Microbial Mediation of Modern Dolomite Precipitation and Diagenesis Under Anoxic Conditions (Lagoa Vermelha, Rio de Janeiro, Brazil). *J Sediment Res* 67(3).
 13. Arp G, *et al.* (2012) Photosynthesis versus Exopolymer Degradation in the Formation of Microbialites on the Atoll of Kiritimati, Republic of Kiribati, Central Pacific. *Geomicrobiol J* 29(1):29–65.
 14. Dupraz C, Fowler A, Tobias C, Visscher PT (2013) Stromatolitic knobs in Storr's Lake (San Salvador, Bahamas): a model system for formation and alteration of laminae. *Geobiology* 11(6):527–548.
 15. Visscher PT, *et al.* (2002) Microelectrode measurements in stromatolites: Unraveling the Earth's past? *Environmental Electrochemistry: Analyses of Trace Element Biogeochemistry*.
 16. Decho AW, Visscher PT, Reid RP (2005) Production and cycling of natural microbial exopolymers (EPS) within a marine stromatolite. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 219(1–2):71–86.
 17. Decho AW (2000) Microbial biofilms in intertidal systems: an overview. *Cont Shelf Res* 20(10–11):1257–1273.
 18. Braissant O, *et al.* (2007) Exopolymeric substances of sulfate-reducing bacteria: Interactions with calcium at alkaline pH and implication for formation of carbonate minerals. *Geobiology* 5(4):401–411.
 19. Burne RV, *et al.* (2014) Stevensite in the modern thrombolites of Lake Clifton, Western Australia: A missing link in microbialite mineralization? *Geology* 42(7):575–578.
 20. Zeyen N, *et al.* (2015) Formation of low-T hydrated silicates in modern microbialites from Mexico and implications for microbial fossilization. *Front Earth Sci*:64.
 21. Tosca NJ, Macdonald FA, Strauss JV, Johnston DT, Knoll AH (2011) Sedimentary talc in Neoproterozoic carbonate successions. *Earth Planet Sci Lett* 306(1–2):11–22.
 22. Eardley AJ (1938) Sediments of Great Salt Lake, Utah. *AAPG Bull* 22(10):1305–1411.
 23. Baskin RL, Allen DV (2005) Bathymetric map of the south part of Great Salt Lake.

24. Rupke AL, McDonald A (2012) Great Salt Lake Brine Chemistry Database, 1966-2011.
25. Chidsey TC, Berg MDV, Eby DE (2015) Petrography and characterization of microbial carbonates and associated facies from modern Great Salt Lake and Uinta Basin's Eocene Green River Formation in Utah, USA. *Geol Soc Lond Spec Publ* 418:SP418–940.
26. Lynch KL, *et al.* (2015) Near-infrared spectroscopy of lacustrine sediments in the Great Salt Lake Desert: An analog study for Martian paleolake basins. *J Geophys Res Planets* 120(3):2014JE004707.
27. Collister JW, Schamel S (2002) Lipid composition of recent sediments from the Great Salt Lake. *Great Salt Lake: An Overview of Change*, Utah Department of Natural Resources Special Publication, pp 127–142.
28. Tilden J (1898) *Aphanothece utahensis* (American algae exsiccata).
29. Wilson MJ (1994) *Clay Mineralogy: Spectroscopic and Chemical Determinative Methods* (Springer Science & Business Media).
30. Gallagher KL, Kading TJ, Braissant O, Dupraz C, Visscher PT (2012) Inside the alkalinity engine: the role of electron donors in the organomineralization potential of sulfate-reducing bacteria. *Geobiology* 10(6):518–530.
31. Lippmann F (1973) *Sedimentary carbonate minerals: minerals, rocks and inorganic materials* (Springer-Verlag Berlin).
32. Visscher PT, Reid RP, Bebout BM (2000) Microscale observations of sulfate reduction: Correlation of microbial activity with lithified micritic laminae in modern marine stromatolites. *Geology* 28(10):919–922.
33. Land LS (1998) Failure to Precipitate Dolomite at 25 °C from Dilute Solution Despite 1000-Fold Oversaturation after 32 Years. *Aquat Geochem* 4(3-4):361–368.
34. Van Lith Y, Warthmann R, Vasconcelos C, McKenzie JA (2003) Sulphate-reducing bacteria induce low-temperature Ca-dolomite and high Mg-calcite formation. *Geobiology* 1(1):71–79.
35. Krause S, *et al.* (2015) Microbial nucleation of Mg-rich dolomite in exopolymeric substances under anoxic modern seawater salinity: New insight into an old enigma. *Geology* 43(10):906–906.
36. Roberts JA, *et al.* (2013) Surface chemistry allows for abiotic precipitation of dolomite at low temperature. *Proc Natl Acad Sci* 110(36):14540–14545.
37. Swart PK (2015) The geochemistry of carbonate diagenesis: The past, present and future.

- Sedimentology 62(5):1233–1304.
38. Andres MS, Sumner DY, Reid RP, Swart PK (2006) Isotopic fingerprints of microbial respiration in aragonite from Bahamian stromatolites. *Geology* 34(11):973–976.
 39. Souza-Egipsy V, Wierzchos J, Ascaso C, Neelson KH (2005) Mg–silica precipitation in fossilization mechanisms of sand tufa endolithic microbial community, Mono Lake (California). *Chem Geol* 217(1–2):77–87.
 40. Bontognali TRR, *et al.* (2014) Smectite synthesis at low temperature and neutral pH in the presence of succinic acid. *Appl Clay Sci* 101:553–557.
 41. Myshrall KL, *et al.* (2010) Biogeochemical cycling and microbial diversity in the thrombolitic microbialites of Highborne Cay, Bahamas. *Geobiology* 8(4):337–354.
 42. Reid RP, *et al.* (2000) The role of microbes in accretion, lamination and early lithification of modern marine stromatolites. *Nature* 406(6799):989–992.
 43. Awramik SM, Buchheim HP (2015) Giant stromatolites of the Eocene Green River Formation (Colorado, USA). *Geology* 43(8):691–694.
 44. Sarg JF, Suriamin N, Tīnavsuu-Milkeviciene K, Humphrey JD (2013) Lithofacies, stable isotopic composition, and stratigraphic evolution of microbial and associated carbonates, Green River Formation (Eocene), Piceance Basin, Colorado. *AAPG Bull* 97(11):1937–1966.
 45. Tettenhorst R, Moore GE, Jr (1978) Stevensite Oolites from the Green River Formation of Central Utah. *J Sediment Res* 48(2):587–594.
 46. Wasson MS, Saller A, Andres M, Self D, Lomando A (2012) Lacustrine microbial carbonate facies in core from the lower Cretaceous Toca Formation, Block 0, offshore Angola. *Am Assoc Pet Geol Hedberg Conf ‘Microbial Carbonate Reserv Charact* Houston TX:4–8.
 47. Guven N, Carney LL (1979) The hydrothermal transformation of sepiolite to stevensite and the effect of added chlorides and hydroxides. *Clays Clay Miner* 27(4):253–260.
 48. Visscher, *et al.* (2002) *Environmental Electrochemistry: Analyses of Trace Element Biogeochemistry*. (Oxford University Press, Washington, DC).
 49. Gérard E, *et al.* (2013) Specific carbonate–microbe interactions in the modern microbialites of Lake Alchichica (Mexico). *ISME J* 7(10):1997–2009.
 50. Yokoyama Y, Koizumi M, Matsuzaki H, Miyairi Y, Ohkouchi N (2010) Developing ultra small-scale radiocarbon sample measurement at the University of Tokyo. *Radiocarbon* 52(3):310.
 51. Parkhurst DL, Appelo CAJ (2013) Description of input and examples for PHREEQC version

- 3: a computer program for speciation, batch-reaction, one-dimensional transport, and inverse geochemical calculations (U.S. Geological Survey, Reston, VA).
52. Pitzer KS (1979) Theory: Ion Interaction Approach, Chapter 7 in Activity Coefficients in Electrolyte Solutions, RM Pytkowicz, Ed (CRC Press, Boca Raton, FL).
53. Clark DL, Oviatt CG, Dinter DA (2014) Interim Geologic Map of the East Part of the Tooele 30' x 60' Quadrangle, Year 1 of 3 (Utah Geological Survey).
54. Anderson RB, *et al.* (2014) Quantity and quality of groundwater discharge in a hypersaline lake environment. *J Hydrol* 512:177–194.
55. Kasai K, Sato K, Kimura S, Shakunaga N, Obara K (2000) Characterization of smectite scale and scale inhibition test by pH control at the Mori geothermal power plant, Japan. *Proc World Geotherm Congr*:1331–1336.
56. García-Romero E, Suárez M (2010) On the Chemical Composition of Sepiolite and Palygorskite. *Clays Clay Miner* 58(1):1–20.

Sample ID	Location	Depth (m)	Type	Morphology	Sub-sample type	Stable Isotopy (‰, v. PDB)		$\Delta^{14}\text{C}$ Age (yrs BP, calibrated)
						$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	
WP15A-1	N41°02.531" W112°16.084"	0	Ooids		Bulk	4,03	-5,25	3517 ± 48
			Pellets		Bulk	3,76	-4,77	
WP20A-1	N41°02.567" W112°16.088"	0	Lithifying microbial mat	Reworked fragments of microbial mats	Bulk	5,06	-4,09	
					Fraction < 250 μm	5,07	-3,78	
					Fraction < 100 μm	5,01	-3,78	
WP50A-1	N41°01.954" W112°16.336"	Buried (-0.10)	Buried microbial mat	Flat microbial mat	Bulk	2,07	-5,99	
WP68A-1	N41°02.063" W112°16.448"	0	Microbialite	Thrombolitic crust	Top	3,88	-3,30	
					Bottom	4,51	-4,41	
WP68A-4	N41°02.063" W112°16.448"	0	Microbialite	Thrombolitic crust	Bulk	4,53	-4,71	
WP342-3B	N41°01.669" W112°16.354"	0,4	Microbialite	Column	Aragonite	4,98	-5,54	2811 ± 55
					Dolomite	3,06	-4,05	
WP366-1	N41°01.666" W112°16.344"	0,04	Lithifying microbial mat	Column				
WP367-1	N41°01.659" W112°16.385"	0,15	Lithifying microbial mat	Pustular microbial mat				
WP1007-1	N41°01.856» W112° 16.575»	0,5	Lithifying microbial mat	Column				

Table S1: List of main characteristics of the samples analyzed in this study

	Number of spots	Aragonite	Mat green layer	Mat orange layer	Ooid substrate
High SR	46	45	1	0	0
Medium SR	31	20	3	2	6
Low SR	17	14	1	2	0
Total number of SR hotspots	94	79	5	4	6
	% of superposition with SR	84,04	5,32	4,26	6,38

Table S2: Correspondence between sulfate reduction (SR) hotspots and aragonite patches in the lithifying mat (WP367-1; Fig. 1B).

A

Oxides (At%)	Lithifying mat (WP20A-1)		Microbialite (WP342-3B)		Standard Stevensite	Standard Sepiolite
	Av	SD	Av	SD		
SiO ₂	52,36	1,88	61,38	1,81	51,2	69,04
MgO	42,02	1,82	35,32	0,95	23,4	30,57
Al ₂ O ₃	3,55	3,11	0,53	0,29	1,6	0,25
CaO	1,56	0,61	1,02	0,90	0,6	0,02
Na ₂ O	0,20	0,10	0,14	0,06	1,4	
K ₂ O	0,12	0,05	0,21	0,14	0,3	0,06
MnO	0,09	0,06	1,07	0,46	1,6	
Fe ₂ O ₃	0,05	0,05	0,31	0,19		0,07
TiO ₂	0,03	0,04	0,02	0,03		

B

	Lithifying mat (WP20A-1)		Microbialite (WP342-3B)		Standard stevensite
	Av	SD	Av	SD	
Si	3,28	0,11	3,77	0,08	3,92
Mg	3,92	0,17	3,24	0,09	2,67
Al	0,26	0,23	0,04	0,02	0,08
Ca	0,10	0,04	0,07	0,06	0,05
Na	0,02	0,01	0,02	0,01	0,21
K	0,01	0,00	0,02	0,01	0,03
Mn	0,00	0,00	0,06	0,02	0,10
Fe	0,00	0,00	0,01	0,01	0,01
Ti	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Tetra	3,54		3,81		4,00
Octa	3,93		3,31		2,84
Charge	0,24		0,17		

C

	Lithifying mat (WP20A-1)		Microbialite (WP342-3B)		Standard sepiolite
	Av	SD	Av	SD	
Si	9,53	0,33	10,97	0,24	11,98
Mg	11,40	0,48	9,41	0,28	7,91
Al	0,76	0,67	0,11	0,06	0,02
Ca	0,30	0,12	0,20	0,18	0,00
Na	0,07	0,04	0,05	0,02	0,00
K	0,03	0,01	0,05	0,03	0,01
Mn	0,01	0,01	0,16	0,07	0,00
Fe	0,01	0,01	0,04	0,03	0,01
Ti	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00
Tetra	10,29		11,08		12,00
Octa	11,43		9,62		7,97
Charge	0,71		0,49		0,02

Table S3: EDS of representative Mg-Si phases in a lithifying mat and a microbialite. (Av: average on 10 measurements; SD: standard deviation). B. Number of atoms normalized to 11 oxygen atoms compared with stevensite (6). The theoretical structural formula, is calculated as tetrahedron (Tetra). C. Number of atoms normalized to 32 oxygen atoms compared with sepiolite (7). The theoretical structural formula, is calculated as tetrahedron (Tetra) and octahedron (Octa).

	Latitude (NAD 27)	Longitude (NAD 27)	Depth (m)	pH	T°	Salinity (ppt)	Na+ (mg/L)	Mg2+ (mg/L)	K+ (mg/L)	Ca2+ (mg/L)	Cl- (mg/L)	SO42- (mg/L)	Si (mg/L)	Alkalinity (mg/L)
May 2013	N40°53'56"	W112°20'56"	0,20	8,20	13*	120	38000	4020	2390	226	72600	8560	7,65	380
July 2013	N40°53'56"	W112°20'56"	0,10	8,20	26*	129	38400	4220	2490	235	67800	8070	7,76	345

Table S4: Chemical composition of GSL water at station GSL 3510 in May and July 2013 (<http://www.usgs.gov/water/>). *Temperature data were unavailable, so they were replaced by June and August 2013 temperatures at the same location.

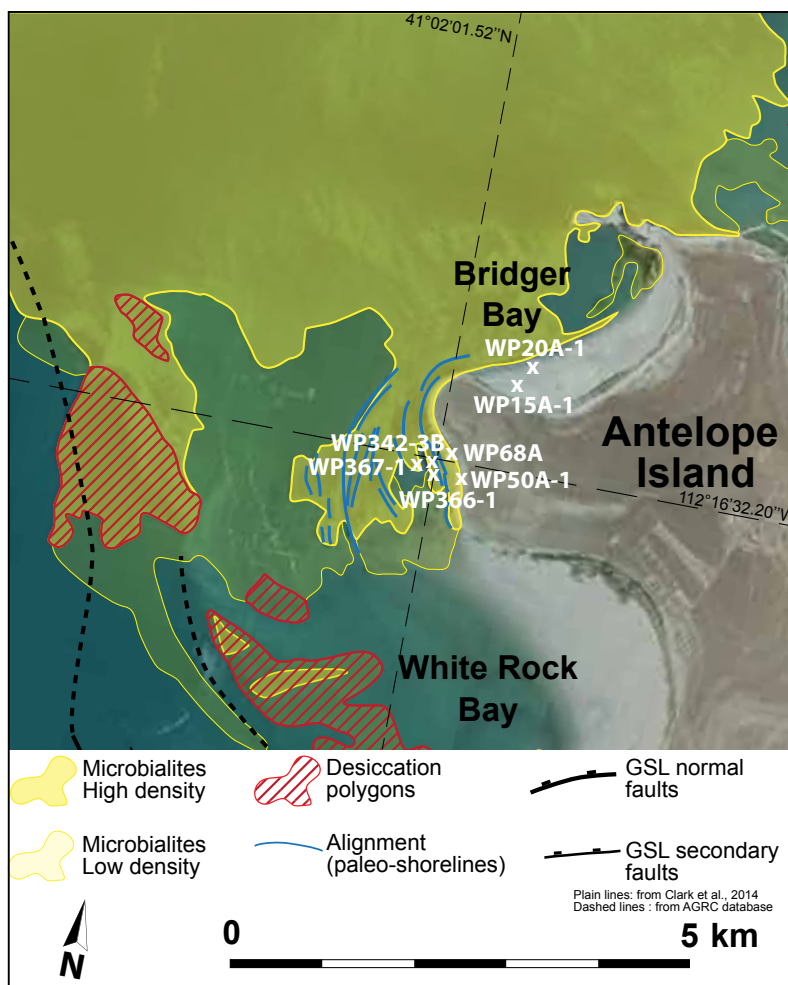


Figure S1: Map of the sampling site GSL, indicating microbialite distribution.

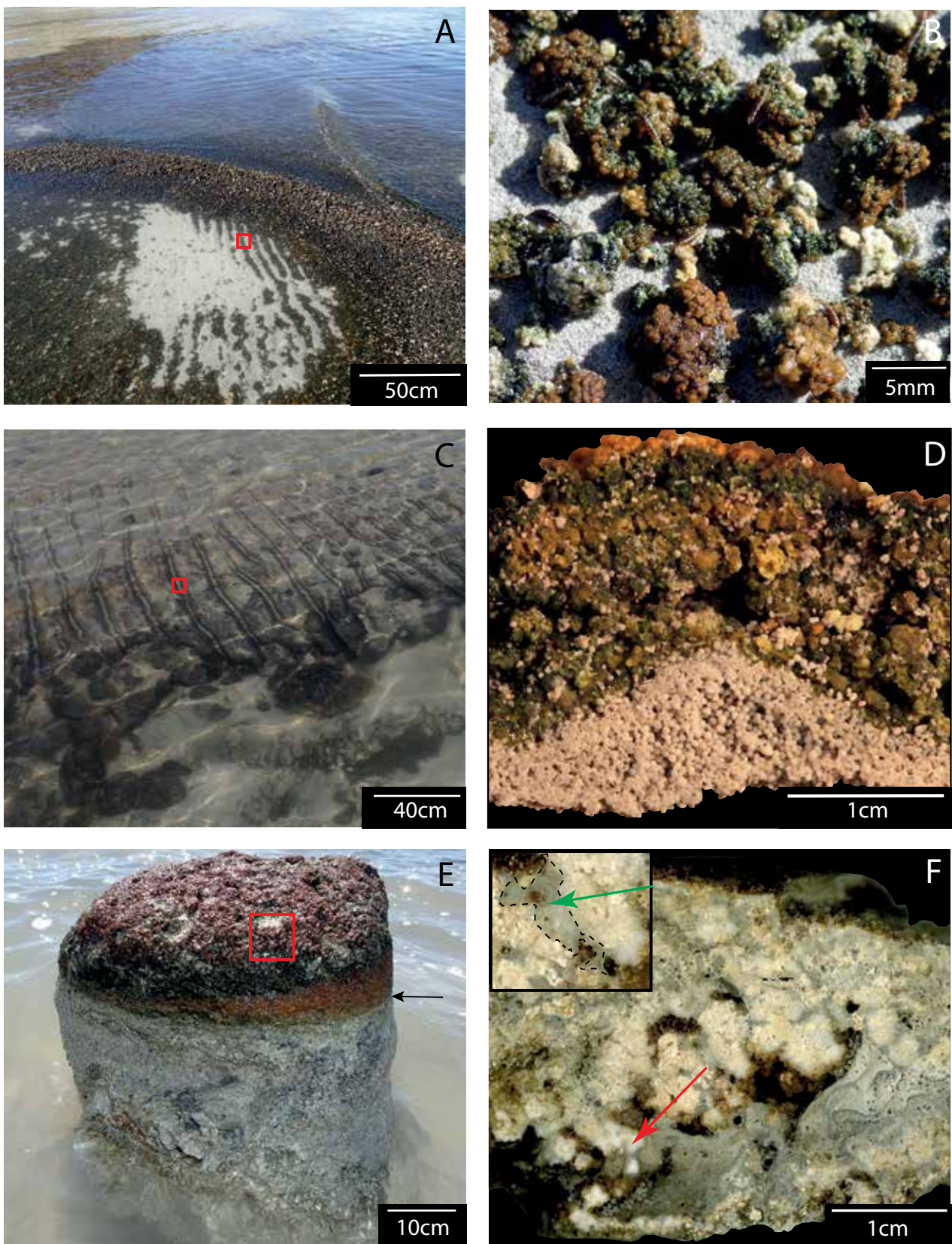


Figure S2: Photographs (field overview and detailed hand samples) of microbial mats and microbialites. A. Reworked fragments of lithifying microbial mats. B. Detail of A; C. Lithifying microbial mat developing on ooid sand ripple. D. Cross-section of the lithifying mat (C). E. Microbialite column exhumed from ooid sand. The black arrow indicates the boundary between the buried and exposed part. F. Polished slab of the microbial crust at the top of the column (E) showing white carbonate patches (red arrow: aragonite; green arrow: dolomite) forming an intestine-like, clotted fabric (thrombolite - type). The base of the crust has a laminated fabric (stromatolite -type).

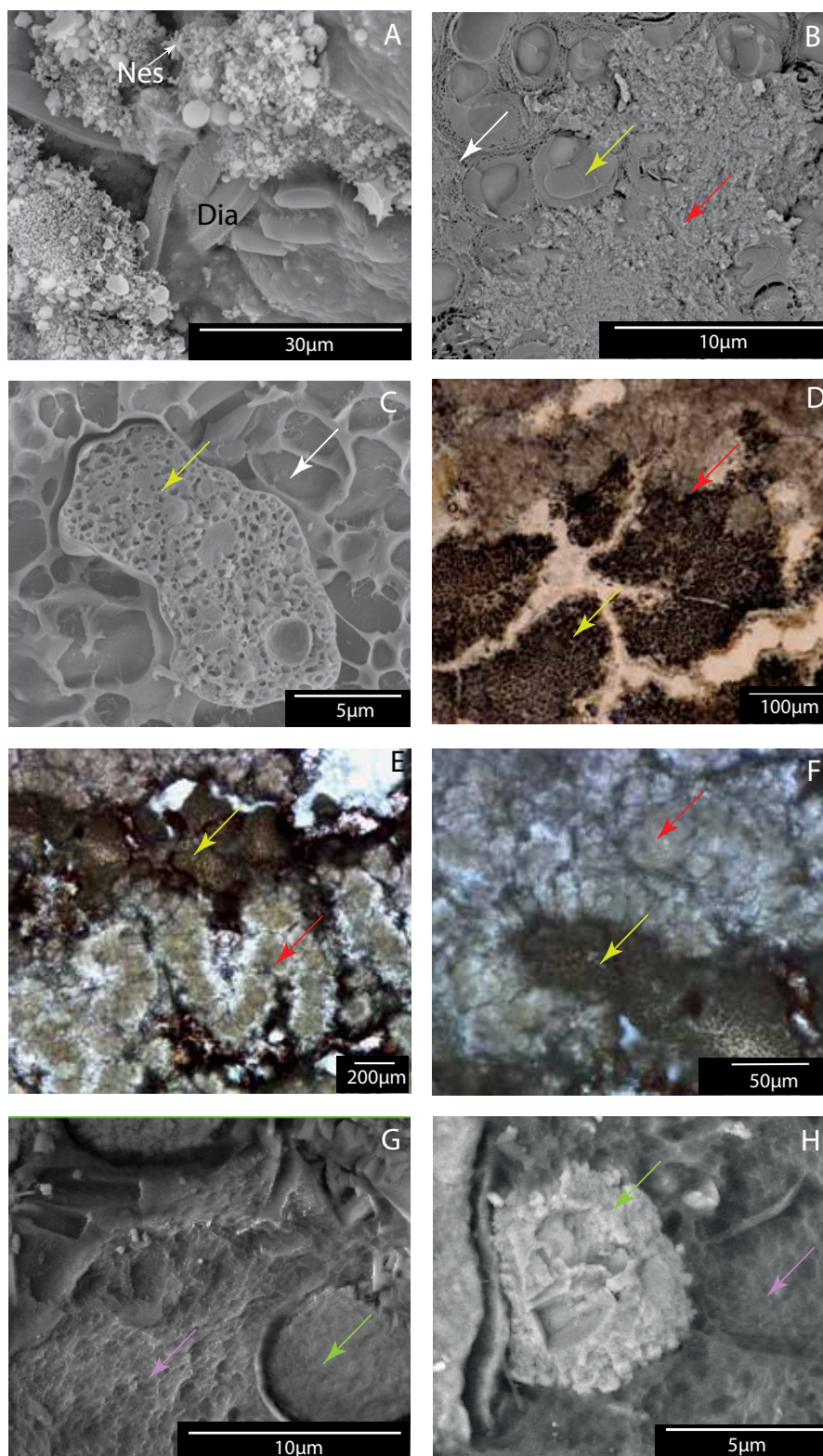


Figure S3: Microscopic observations of lithifying mats and microbialites. A - C are cryo-SEM images of a soft mat (WP136A-2); D - F depict polarizing microscope images of a lithified microbialite (WP342-3B); G and H show environmental SEM images of a lithified microbialite (WP342-3B). A. Diatoms (Dia) and authigenic minerals (including possible nesquehonite; Nes) at the surface a lithifying microbial mat. B. Progressive replacement of coccoid cells (yellow arrow) and EOM (white arrow) by aragonite (red arrow). C. Cluster of high density EOM encapsulating coccoid cyanobacteria (yellow arrow), surrounded by lower density EOM (white arrow). D. Clusters of coccoid cyanobacteria (yellow arrow) are progressively replaced by aragonite (red arrow). E. Aragonite acquires an intestine-like fabric (red arrow) on the coccoids cyanobacteria (yellow arrow) by replacing microbial clusters (yellow arrow). F. Detail of a cluster of coccoids (yellow arrow) progressively replaced by intestine-like aragonite (red arrow). G and H. Dolomite filling a spherical structure, possibly a former coccoid cyanobacteria (green arrow) in between EOM (purple arrow) and a patch of aragonite.

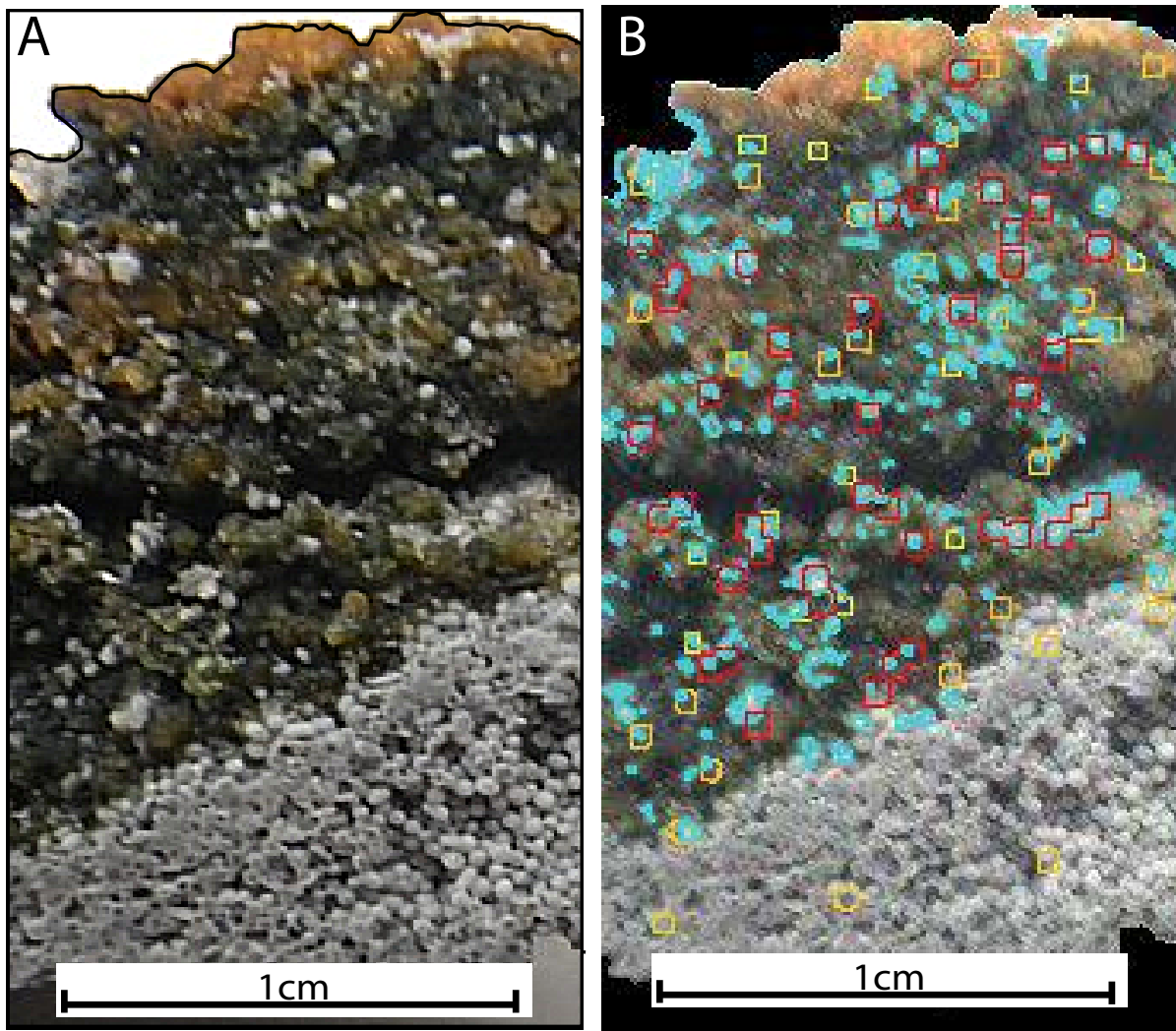


Figure S4: Correspondence between sulfate reduction (SR) hotspots and aragonite patches in the lithifying mat (WP367-1; Fig. 1B). A. Lithifying mat. B. Map of SR activity by image processing (blue: aragonite, red: high SR activity, orange: medium SR activity, yellow: low SR activity).

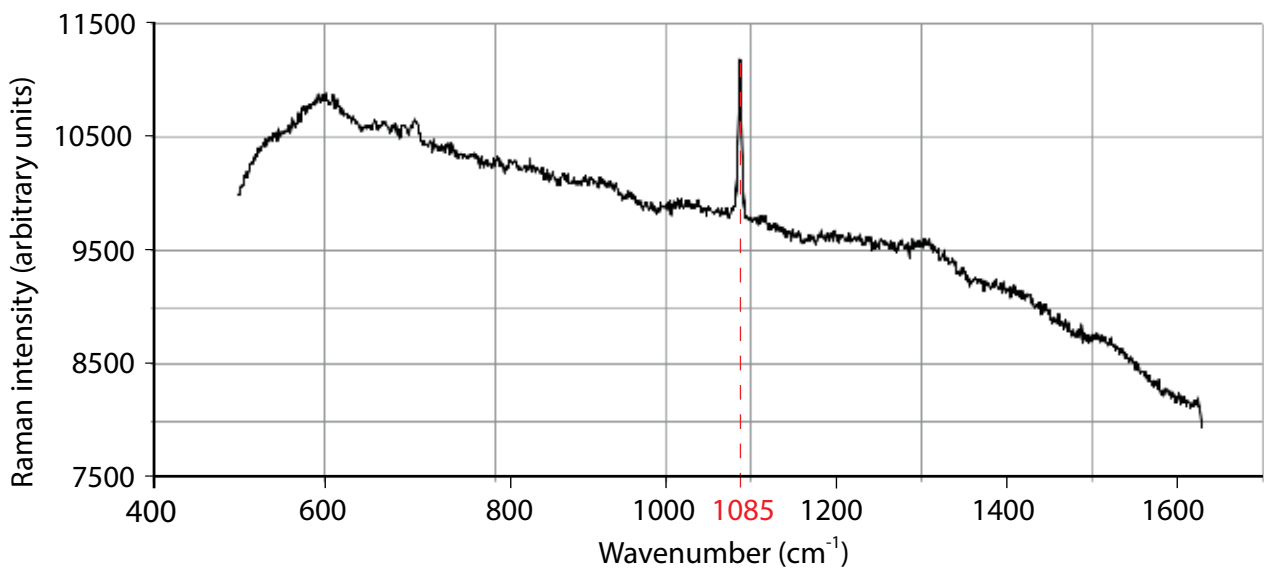


Figure S5: Raman spectrum (for location see red arrow on Fig. 3F) showing a peak at 1085 cm⁻¹ indicative of a CaCO₃ phase (here aragonite).

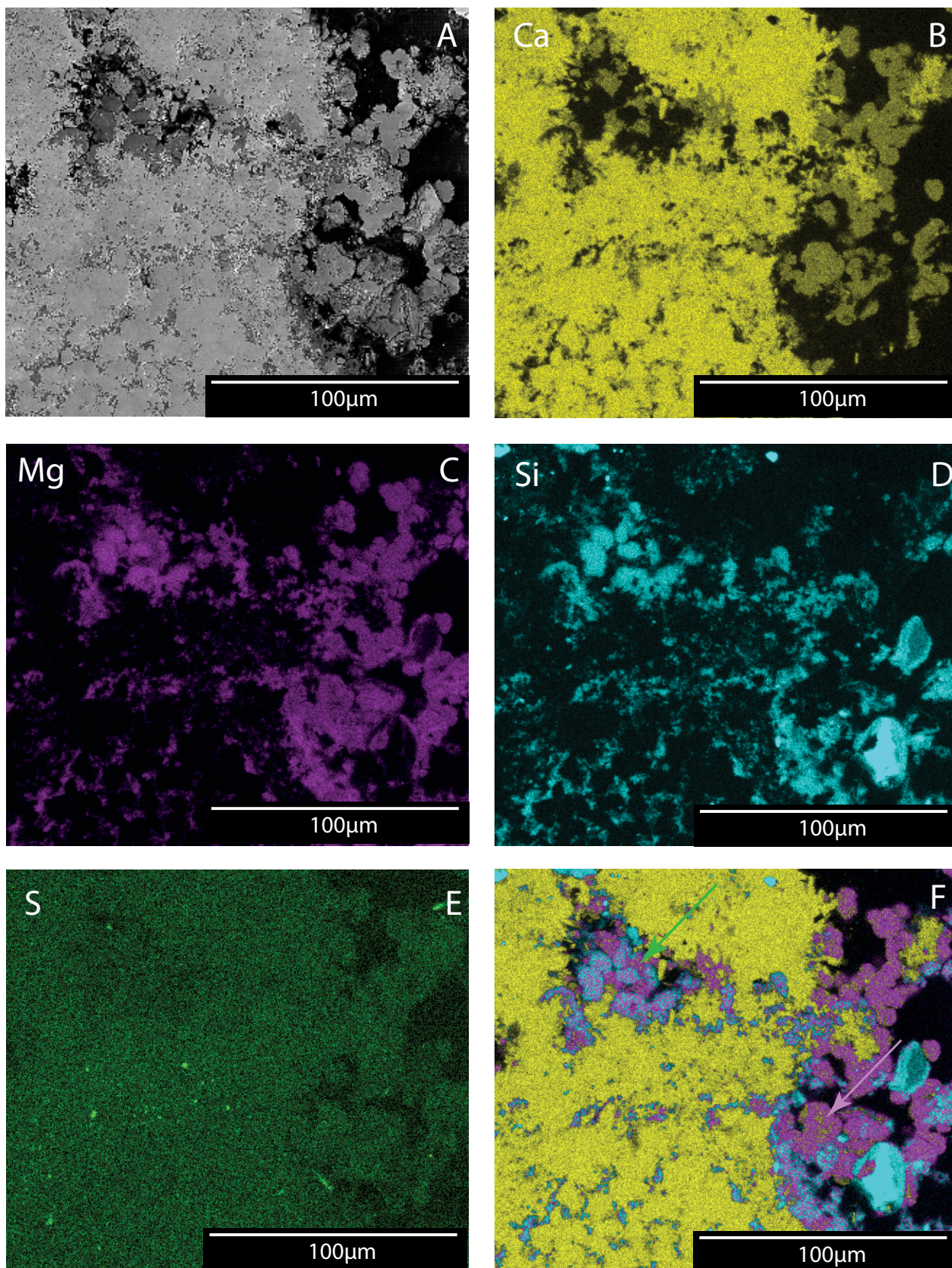


Figure S6: Elemental EDS maps of a microbialite (WP342-3B). A. Back scattered electron image. B, C, D and E. respectively depict calcium, magnesium, silicon and sulfur maps. F. Overlay of Ca (yellow), Mg (purple) and Si (blue). Aragonite is yellow, dolomite is mixed purple and yellow (green arrow) and the Mg-Si phase (Mg-Si phase 2) is mixed purple and blue (purple arrow).

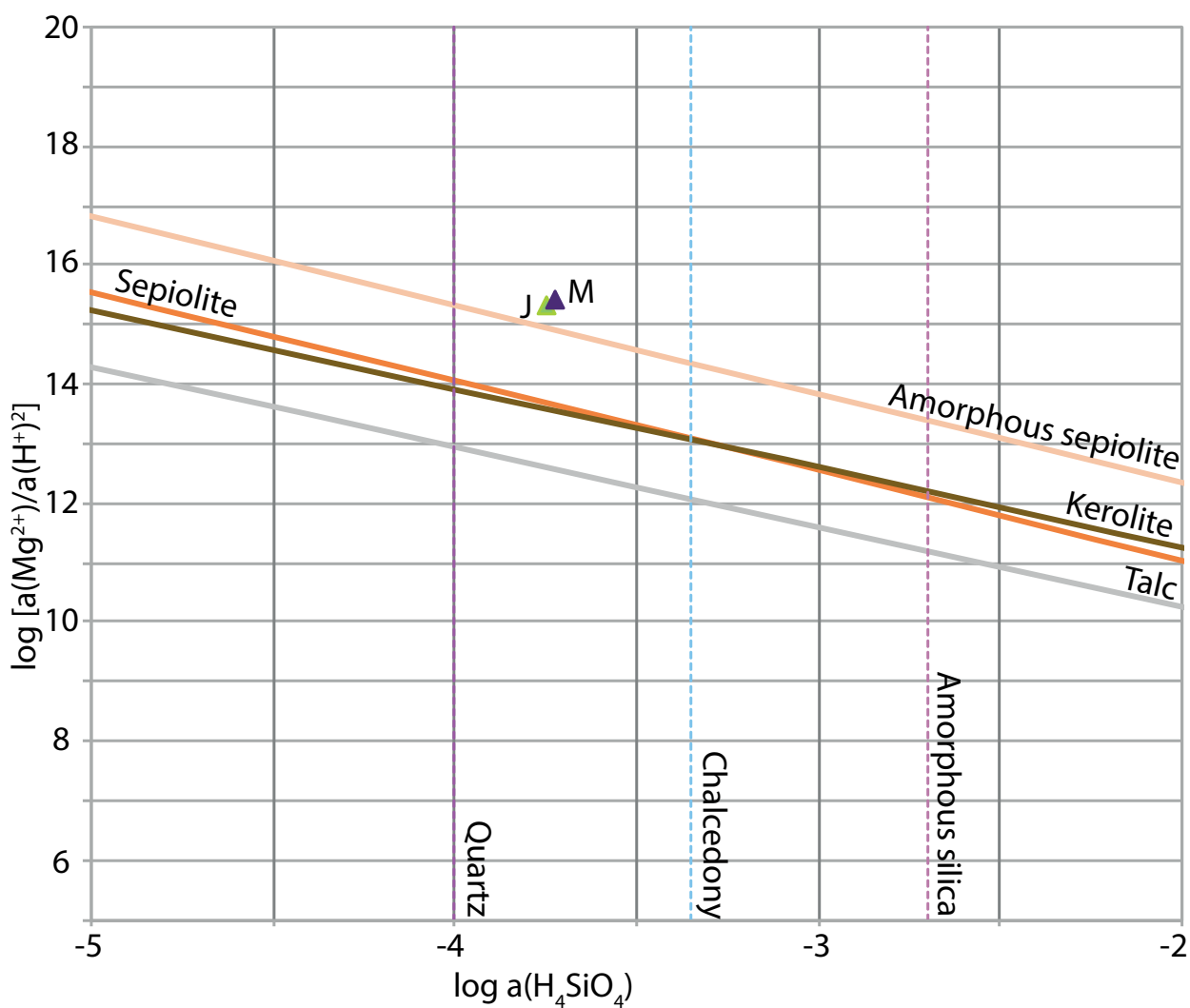


Figure S7: Solubility diagram showing apparent solubilities of different Mg-silicate phases. Solubility lines of crystalline and amorphous phases are generated from the Pitzer model (3) on Phreeqc. Violet triangle represents the water solution sampled in May ($T^\circ=13^\circ\text{C}$) and green triangle represents the water solution sampled in July ($T^\circ=26^\circ\text{C}$; see Table S4).

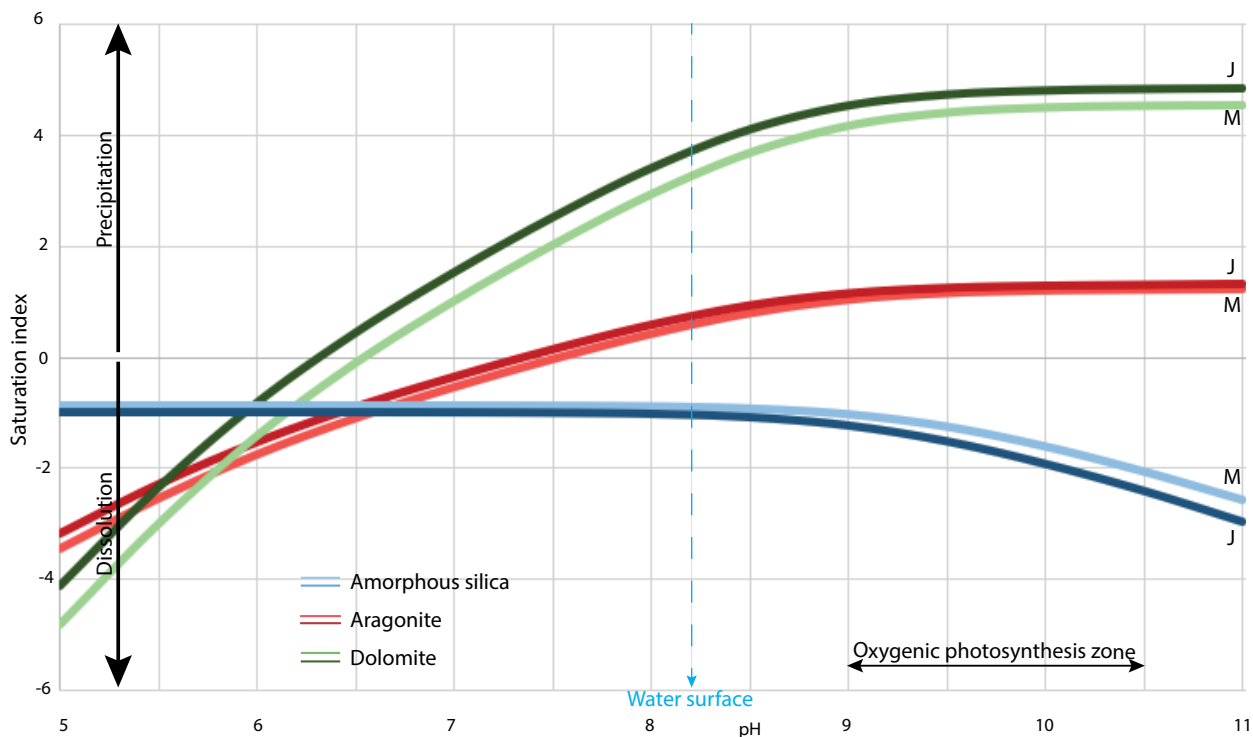


Figure S8: Results of Phreeqc modelling based on GSL surface water composition (USGS; Table S2). Saturation index as a function of the pH for three minerals (amorphous silica, aragonite and dolomite). Each mineral is represented by two curves showing the variation induced by seasonal temperature fluctuations (M: May; J: July).

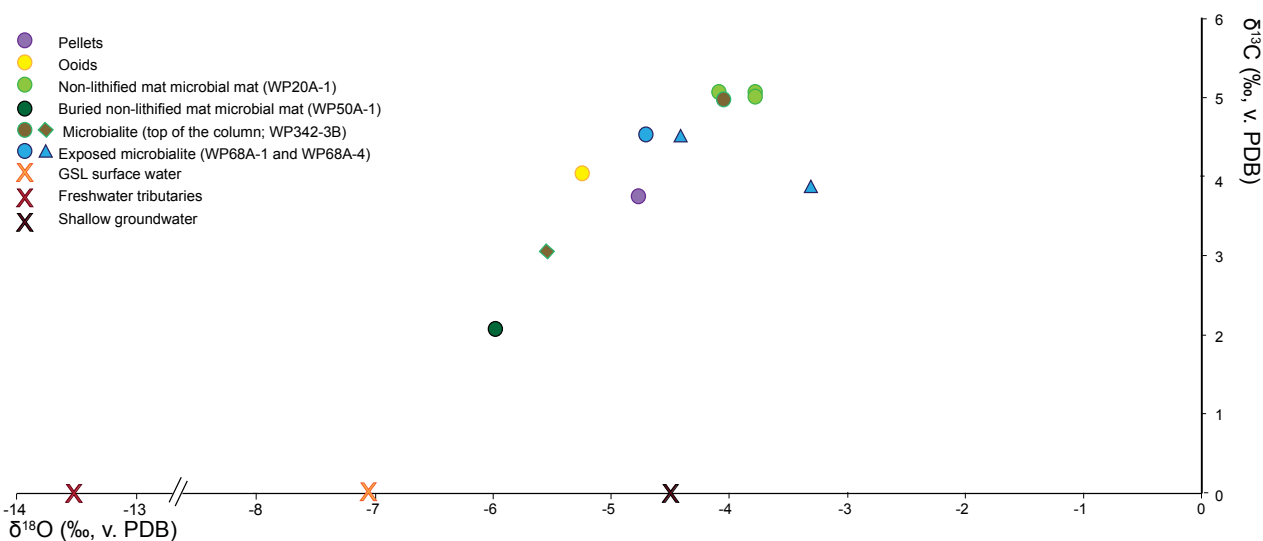


Figure S9: Plot of $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ of mineral phases and GSL water. Circles: aragonite; Diamonds: dolomite; Triangles: calcite. $\delta^{18}\text{O}_{\text{H}_2\text{O}}$ data from(5).

SI references:

1. Yokoyama Y, Koizumi M, Matsuzaki H, Miyairi Y, Ohkouchi N (2010) Developing ultra small-scale radiocarbon sample measurement at the University of Tokyo. *Radiocarbon* 52(3):310.
2. Parkhurst DL, Appelo CAJ (2013) *Description of input and examples for PHREEQC version 3: a computer program for speciation, batch-reaction, one-dimensional transport, and inverse geochemical calculations* (U.S. Geological Survey, Reston, VA).
3. Pitzer KS (1979) Theory: *Ion Interaction Approach, Chapter 7 in Activity Coefficients in Electrolyte Solutions*, RM Pytkowicz, Ed (CRC Press, Boca Raton, FL).
4. Clark DL, Oviatt CG, Dinter DA (2014) *Interim Geologic Map of the East Part of the Tooele 30' x 60' Quadrangle, Year 1 of 3* (Utah Geological Survey).
5. Anderson RB, *et al.* (2014) Quantity and quality of groundwater discharge in a hypersaline lake environment. *J Hydrol* 512:177–194.
6. Kasai K, Sato K, Kimura S, Shakunaga N, Obara K (2000) Characterization of smectite scale and scale inhibition test by pH control at the Mori geothermal power plant, Japan. *Proc World Geotherm Congr*:1331–1336.
7. García-Romero E, Suárez M (2010) On the Chemical Composition of Sepiolite and Palygorskite. *Clays Clay Miner* 58(1):1–20.

Partie V**Les structures microbiennes du Grand Lac Salé : quels facteurs régissent leur distribution et quel en est le potentiel de préservation.**

La question de la distribution des structures microbiennes dans le Grand Lac Salé a été abordée dès 1938 dans la conséquente étude menée par Eardley sur les sédiments composant le lac. Sa cartographie a permis de mettre en évidence la présence de structures microbiennes restreinte aux environnements les moins profonds du lac, où la profondeur ne dépassait pas 3,65 m (12 ft). Aucun autre travail de validation ou d'affinement de leur distribution n'a été entrepris avant les années 2000 lors des campagnes de prospections géophysiques (e.g. side-scan sonar, CHIRP) menées par Baskin *et al.* (2011, 2012, 2013). Ces travaux ont notamment permis d'illustrer la présence de structures microbiennes au niveau de reliefs micro-topographiques. Ces reliefs étant associés à la présence de failles, Baskin *et al.* (2012) ont ainsi proposé un rôle tectonique dans leur distribution spatiale. Le rôle des failles avait déjà été suggéré par Colman *et al.* (2002), qui avaient identifié des structures en « monticules » présentes à l'aplomb de failles, interprétés comme des structures microbiennes.

Nos observations sur le terrain ainsi qu'en imagerie aérienne/satellite soulèvent plusieurs questions :

- (1) Peut-on mieux contraindre des facteurs de contrôle sur la distribution des structures microbiennes et sédimentaires associées ?
- (2) Les structures microbiennes exercent-elles un rôle sur leur environnement et notamment dans la préservation de certaines structures sédimentaires ?

Pour répondre à ces questions, nous avons mis en place une analyse multi-échelles centrée sur l'île d'Antelope Island, allant (1) de l'étude de la marge ouest de l'île dans son intégralité, (2) à un zoom sur la pointe nord-ouest de l'île (échelle locale) et enfin (3) à l'échelle de la structure sédimentaire. Cette cinquième partie sera donc subdivisée en trois sous-parties relatives à l'échelle d'investigation.

1^{ère} sous-partie : la marge ouest de l'île Antelope Island

Cette première sous-partie fait l'objet d'un article accepté pour discussion publique dans la revue *Biogeosciences* :

«Linking the distribution of microbial deposits from the Great Salt Lake (Utah, USA) to tectonic and climatic processes»

La distribution des structures microbiennes de la marge ouest de l'île d'Antelope Island a été cartographiée à la fois à partir des images satellites et aériennes disponibles, et également directement sur le terrain. Cette analyse cartographique montre que les structures microbiennes ne sont pas distribuées aléatoirement le long de la marge et s'organisent fréquemment selon des motifs caractéristiques (alignements, polygones, etc.). Les résultats de cette cartographie haute résolution ont permis de :

- (1) discuter des facteurs contrôlant la distribution des structures microbiennes à large échelle,
- (2) établir un lien entre les structures microbiennes et certaines des structures sédimentaires associées, telles que les fentes de dessiccation,
- (3) définir comment la répartition de ces structures le long d'un transect proximal-distal et leur préservation est contrôlée par des changements environnementaux
- (4) d'établir une chronologie de mise en place des différentes structures sédimentaires et microbiennes.

Synthèse de l'article

La cartographie des structures microbiennes situées autour de la ligne de rivage actuelle de la marge ouest d'Antelope Island a révélé une aire de plus de 90 km² couverte par ces structures le long de l'île. Les structures microbiennes sont observées entre 1272,5 m et 1283 m, soit 7,5 m sous le niveau moyen du lac (1280 m) et 3 m au-dessus. Ces structures ont été décrites dans le détail afin d'établir une relation entre leur position et leur morphologie.

Rarement isolées, ces structures sont généralement regroupées montrant une extension latérale pouvant atteindre plusieurs kilomètres. La distribution de ces structures n'apparaît pas aléatoire, mais semble plutôt suivre des motifs caractéristiques décrits ci-dessous. La limite distale de ces structures est généralement franche et rectiligne, et coïncide avec des failles normales syn-sédimentaires. Cette distribution particulière témoigne vraisemblablement de l'influence de la tectonique sur la distribution de ces structures. La tectonique n'est pas le seul facteur de contrôle majeur. En effet, elle ne peut expliquer ni la présence de structures microbiennes au-dessus de 1280 m, ni les alignements mimant l'actuelle ligne de rivage (interprétés comme des paléo-lignes de rivage) et ni la présence de structures polygonales associées aux structures microbiennes et interprétées comme des polygones de dessiccation. La présence de structures microbiennes sur les arêtes des polygones et au sein de ces structures témoigne d'une relation forte mais diachrone entre ces structures. Ce travail montre que les polygones de dessiccation se sont développés en période d'assèchement du lac et que c'est lors de la remontée du niveau du lac que les tapis microbiens ont minéralisé et colonisé l'ensemble de ces structures polygonales. La mise en place de ces tapis microbiens et la formation de microbialites a ainsi entraîné la préservation de polygones de dessiccation dans le registre fossile. La découverte de polygones de dessiccation associés à des tapis microbiens au niveau de la baie oolithique Bridger vient soutenir cette hypothèse.

La formation de ces structures caractéristiques témoigne donc de variations du niveau du lac, d'une part des niveaux hauts pour les structures fossiles situées entre 1280 m et 1283 m et d'autre part des niveaux bas pour expliquer les paléo-lignes de rivage et les polygones de dessiccation observés jusqu'à 1274 m et 1272,5 m. Le Grand Lac Salé étant endoréique, ces fluctuations sont contrôlées par les variations climatiques qui agissent donc comme un forçage majeur pour le développement des structures microbiennes qui ne se développent qu'en contexte aquatique.

Une chronologie de mise en place des structures microbiennes a été proposée (voir Figure 7) après avoir synthétisé les reconstructions des fluctuations du niveau du lac proposées dans la littérature. La présence de microbialites situés jusqu'à 3 m au-dessus du niveau moyen du lac implique un niveau d'eau atteignant au minimum cette élévation. Par ailleurs, pour permettre le développement des microbialites, le niveau d'eau se doit d'avoir perduré en configuration haute pendant une période relativement longue. Une proposition de calcul de la durée nécessaire à la croissance d'édifices microbiens, dont l'épaisseur atteint 15 cm sans discontinuité majeure, indique une durée d'au moins 300 ans (pour un taux de croissance de 0,5 mm/an). Aucune période de haut niveau du lac s'étendant sur une telle durée n'a été mise en évidence pendant la phase Grand Lac Salé. Par contre, au début de la phase Bonneville (ca. 30 cal ka BP), le niveau du lac était suffisamment bas pour en permettre le développement. Des datations radiocarbone effectuées sur ces objets ont fourni un âge de 21,9 ka BP, ce qui situerait leur formation autour de l'oscillation Stansbury, dans la phase Bonneville. Toutefois, la position de ces structures microbiennes anciennes à proximité du niveau actuel du lac questionne les reconstitutions publiées récemment, dont le niveau d'eau était estimé environ 50 m plus haut lors de cette période. Nos données suggèrent ainsi que le niveau du lac a pu descendre beaucoup plus bas que ce qu'il est communément admis lors de l'oscillation Stansbury.

Des périodes de bas niveau du lac durant la phase Grand Lac Salé ont également été mises en évidence par l'intermédiaire des paléo-lignes de rivages et des polygones de dessiccation. Bien que le niveau du lac ait beaucoup fluctué, les périodes de très bas niveau du lac sont rares au cours de son histoire. Ainsi, la formation des polygones de dessiccation les plus profonds (1274 m) n'a vraisemblablement pu se dérouler que lors de l'optimum climatique de l'Holocène, entre ca. 6,9 et 6,0 ka BP, lorsque le lac était presque asséché. Les polygones les moins profonds ainsi que les paléo-lignes de rivages distales ont également pu se former durant cette période (soit pendant la phase de descente, soit de montée), ou alors durant une autre de période de bas niveau, mais de moindre amplitude, datée de 3,6 à 2,9 ka BP.

À l'échelle régionale, la distribution des structures microbiennes du Grand Lac Salé répond principalement aux forçages tectoniques et climatiques, faisant de ces structures de bons marqueurs de changements paléoenvironnementaux et paléoclimatiques. De plus, le

développement de ces structures a permis la conservation de structures sédimentaires (e.g. les polygones de dessiccation) dont le potentiel de préservation dans le registre fossile était quasiment nulle dans ces conditions environnementales.

Biogeosciences Discuss., doi:10.5194/bg-2015-647, 2016

Manuscript under review for journal Biogeosciences

Published: 11 March 2016

© Author(s) 2016. CC-BY 3.0 License.



Linking the distribution of microbial deposits from the Great Salt Lake (Utah, USA) to tectonic and climatic processes

Anthony Bouton¹, Emmanuelle Vennin¹, Julien Bouille¹, Aurélie Pace², Raphaël Bourillot², Christophe Thomazo¹, Arnaud Brayard¹, Guy Désaubliaux³, Tomasz Goslar^{4,5}, Yusuke Yokoyama⁶, Christophe Dupraz⁷ and Pieter T. Visscher⁸

¹ Laboratoire Biogéosciences UMR 6282 UBFC/CNRS, Univ. Bourgogne Franche-Comté, 6 boulevard Gabriel, Dijon 21000, France

² Géoressources et Environnement, Ensegid, Institut Polytechnique de Bordeaux, EA 4592, Université de Bordeaux, 1 Allée Daguin, 33607 Pessac, France

³ GDF Suez, Exploration Production International, 1 place Samuel de Champlain, Faubourg de l'Arche, 92930 Paris La Défense Cedex, France

⁴ Adam Mickiewicz University, Faculty of Physics, Poznań, Poland

⁵ Poznań Radiocarbon Laboratory, Foundation of the Adam Mickiewicz University, Poznań, Poland

⁶ Atmosphere and Ocean Research Institute, Department of Earth and Planetary Sciences, University of Tokyo, 5-1-5 Kashiwanoha, Chiba 277-8564, Japan

⁷ Department of Geological Sciences, Stockholm University, Svante Arrhenius väg 8, Stockholm, 06269, Sweden

⁸ Department of Marine Sciences, University of Connecticut, 1080 Shennecossett Road, Groton, CT 06340, USA

Correspondence to: Anthony Bouton (anthony.bouton@u-bourgogne.fr)

Abstract. The Great Salt Lake is a modern hypersaline system in which an extended modern and ancient microbial sedimentary system has developed. Detailed mapping based on aerial images and field observations can be used to identify non-random distribution patterns of microbial deposits, such as paleoshorelines associated with extensive polygons or fault-parallel alignments. Although it has been inferred that climatic changes controlling the lake level fluctuations explain the distribution of paleoshorelines and polygons, straight microbial deposit alignments may underline a normal fault system parallel to the Wasatch Front. This study is based on observations over a dm to km spatial range, resulting in an integrated conceptual model for the controls on the distribution of the microbial deposits. The morphology, size and distribution of these deposits result mainly from environmental changes (i.e. seasonal to long-term water level fluctuations, particular geomorphological heritage, fault-induced processes, groundwater seepage) and have the potential to bring further insights into the reconstruction of paleoenvironments and paleoclimatic changes through time. New radiocarbon ages obtained on each microbial macrofabrics described in this study improve the chronological framework and question the lake level variations that are commonly assumed.

Biogeosciences Discuss., doi:10.5194/bg-2015-647, 2016

Manuscript under review for journal Biogeosciences

Published: 11 March 2016

© Author(s) 2016. CC-BY 3.0 License.



1 Introduction

Lacustrine microbialites have been linked to significant petroleum systems, especially prolific ones in the Lower Cretaceous “pre-salt” systems found offshore in Brazil and Angola (Davison, 2007; Mello et al., 2012). The discovery of extensive microbial deposits associated with petroleum reservoirs has increased the interest in modern and ancient microbialite analogs (Chidsey et al., 2015). The Great Salt Lake (GSL) shares numerous comparable geodynamical characteristics with pre-salt deposits (e.g. normal fault system framework, volcanic activity; Liu, 2001) and additionally shows a high diversity and abundance of lacustrine microbialites (e.g. Eardley, 1938). The GSL thus represents an appropriate modern analog for Lower Cretaceous and other petroleum systems, as well as microbial dominated lakes in general.

The GSL represents the last 11.5 ka BP phase of a long spanning lake history initiated ca. 30 ka BP ago with the Lake Bonneville (LB) phase (Oviatt et al., 1992; Godsey et al., 2005). The first investigations into the GSL sedimentary record were performed by Eardley (1938) who extensively described its sediment lithology and distribution, including that of microbial deposits, referred to as calcareous algal bioherms. Recent geophysical methods have expanded the knowledge on these microbial deposits and provided a preliminary understanding of the factors controlling their spatio-temporal distribution, especially the active tectonic and anthropogenic effects (Baskin et al., 2011, 2012, 2013). Other studies have paved the way to describe the GSL microbial system in comprehensive and integrated models and focused on (i) how the growth pattern of the microbial deposits was influenced by the geometry of the underlying substrate (Carozzi, 1962), (ii) the calcium carbonate precipitation processes (Halley, 1977; Post, 1980; Pedone and Folk, 1996), (iii) the petrography of the microbial deposits (Chidsey et al., 2015), and (iv) the adaptation of microbial organisms to this unstable and harsh environment (Baxter et al., 2005). However, the combination of detailed descriptions of both microbial and sedimentary structures and the evaluation of the factors controlling their distribution through time (e.g. water level fluctuations, tectonics) have been poorly investigated to date.

In the GSL environment, microbial deposits are composed of both microbial mats and microbialites. Microbial mats are organosedimentary structures, characterized by the presence of phototrophic bacteria and high microbial metabolic rates (Stal et al., 1985, Van Gernerden, 1993). They form sedimentary ecosystems that consist of a diverse microbial community embedded in an organic biofilm matrix (Decho et al., 2000, Ley et al., 2006; Baumgartner et al., 2009). Microbial mats can mineralize either through trapping and binding detrital sediments, and/or through microbially-mediated precipitation (Burne and Moore, 1987; Dupraz et al., 2009). The resulting structures, called microbialites, can be preserved in the rock record (Dupraz et al., 2011).

Here, we focused on the western margin of Antelope Island, in the southeastern part of the GSL (Fig. 1). We mapped the spatial-temporal distribution of the microbial and non-microbial deposits as well as the sedimentary structures. Even if other microbial deposits (“tufa”) have already been described for the Pleistocene LB (Felton et al., 2006), we focused on the well-developed and extended structures outcropping close to the modern-day water level. We relate the observed variations to the potential environmental (external) controlling parameters (i.e. bathymetry, shoreline migration, desiccation, hydrogeology).



Finally, we discuss the influence of climate vs. tectonics on the formation, distribution and preservation of microbial deposits through time.

2 Settings

The GSL is an endorheic hypersaline lake located in northwestern Utah (USA; Fig. 1). It is part of the Basin and Range Province, which formed by the gravitational collapse of the North American Cordillera (Liu, 2001). The GSL surface area averages 4480 km² (since at least 1876) with a maximal depth of 10 m (Baskin and Allen, 2005). The mean historical water level (MHWL) has been set at 1280 m asl (above sea level; from the GSL level record available from the U.S. Geological Survey), which is used as the reference value in this study. The average salinity in the south arm of the GSL where Antelope Island is located (Fig. 1) is approximately 120 g L⁻¹ (from 1966 onwards), but shows an important range of fluctuations (from 50 g L⁻¹ to 285 g L⁻¹ since 1966) resulting from the variations in the water volume (Rupke and McDonald, 2012). GSL water inputs come from rivers (66%; Bear, Jordan and Weber/Ogden Rivers), rainfall (31%) and subsurface flow (3%; Gwynn, 1996). As a closed basin lake, the GSL water level reflects the balance between these inputs and net evaporation. At an annual scale, the seasonality of the inputs and evaporation induces an average of 0.3-0.6 m fluctuations in the lake level (Chidsey et al., 2015). At a longer timescale, the GSL water level is mainly under the control of pluri-metre scale climate-induced variations (Lall and Mann, 1995) resulting from the interplay between the climatic Pacific Quasidecadal Oscillation and the Interdecadal Pacific Oscillation (Wang and Gillies, 2012).

Modern fluctuations in the GSL level are in the same range as those estimated for its entire history (e.g. Murchison, 1989). However, the GSL only dates back to the last 11.5 ka BP, and is the remnant of the LB phase (from ca. 30 to 11.5 ka BP; Oviatt et al., 1992; Godsey et al., 2005) during which the fluctuations in the lake level were significantly higher. LB reached a maximal surface area of 52,000 km² with a corresponding maximal depth close to 372 m (Patrickson et al., 2010). During this period, the mass of water was considered as sufficient (ca. 1.10¹⁶ m³) to isostatically weigh down the crust of the earth thereby inducing a depression (Oviatt, 2015). The different water level falls following the LB highstand episode induce the consequent removal of the water load and generate an isostatic rebound of the crust to its original position (Oviatt, 2015). Therefore, the isostatic rebound differently affects the four main terraces, which are easily recognizable in the current landscape (Stansbury, Bonneville, Provo and Gilbert; Patrickson et al., 2010), and which reflect the main lake level variations. Oviatt (2015) considered that the entire water level elevation below an altitude of 1300 m asl (i.e. at or below the Gilbert shoreline) was not affected by the isostatic rebound and suggest that the post-Bonneville rebound ceased before the GSL phase ca. 11.5 ka BP (around 13 cal ka).



3 Antelope Island: shore to lake transect and dating

In this study, we mapped the distribution of ancient and recent microbial deposits, non-microbial deposits and sedimentary structures along the GSL shoreline on the western margin of Antelope Island (Fig. 2). The shoreline terminology is used to describe the boundary line between the lake water and the land. Therefore, it is an ephemeral feature that constantly shifts in the vertical and horizontal positions following changes in weather, climate, tectonics, and geomorphic processes (Oviatt, 2014). The shore is considered as the land along the edge of the lake and thus corresponds to an area that is usually emerged. In order to estimate the duration of microbialite development and improve the chronology of the lake level variations, nine new radiocarbon ages of microbial structures and ooids are provided in this study. Ages were measured using AMS spectrometers from the Atmosphere and Ocean Research Institute at the University of Tokyo (Yamane et al., 2014; sample preparation and analytical details are different depending on the sample size and are described in detail in Yokoyama et al., 2007, 2010) and the Adam Mickiewicz University in Poznań (Goslar et al., 2004; the samples were prepared in the Poznań Radiocarbon Laboratory before the analysis).

3.1 Microbial deposits

Microbial deposits extensively colonize the lake margin and show a heterogeneous spatial distribution and macrofabrics (Fig. 2). Five macrofabrics can be distinguished along the shore-to-lake transect distributed both on emerged or recent submersed area. On the emerged shore, fossil microbialites (Fig. 3a, b), composed of carbonate minerals (aragonite and calcite, associated with dolomite in pore spaces), are common but there is a lack of living microbial mats. In the submersed area, microbially-mediated precipitation (Dupraz et al., 2009) yields abundant microbialites (Fig. 3c, d) composed of carbonate minerals (aragonite evolving to dolomite) and preserved Mg-clays through microbially-mediated and early diagenetic processes (Pace et al., ongoing work). Trapping and binding are involved in the accretion of these microbialites, which comprise living microbial mats. The mats show a succession of thin orange and thick porous green clotted laminae.

The fossil microbialites correspond to laminated and cauliflower structures (Fig. 2), with early phases dated ca. 21.9 ka BP (Table 1). The laminated and cauliflower structures (15 and 30 cm high) are subdivided in four growing phases: (1) a first phase of coalescent knobs, 1 to 2 cm thick, showing successive clotted-thrombolitic and mm-laminated microstructures; (2) a second, 4–5 cm thick thrombolitic layer composed of peloidal and clotted clusters; (3) a third, 1–2 cm thick homogeneous laminae organized in a dense set of mm-large micro-columns; and (4) a fourth, 5–15 cm thick bushy structures composed of highly recrystallized vertical loose-clotted columns. The last bushy structures fused building the cauliflower appearance (Fig. 3e). All the phases extend laterally in a covering drape of in place Cambrian quartzite and blocks of cemented microconglomerates (Fig. 3b).

In the temporarily exposed zone of the shore, cow-pie structures are prevailing as individual and coalescent structures (Fig. 2), with early phases dated ca. 10.6 ka BP and up to present for living ones (Table 1). They are composed of microbialites, made of alternating laminated and clotted mesofabrics, covered by an active surface microbial mat when located below or



just few above the water surface. Semi-lithified to non-lithified cow-pie structures form an extended flat of coalescing structures with a thickness comprised between 2 cm to 30 cm. Each structure is limited to few dm to m width while coalescent structures colonizing the flat reach tens or hundreds of metres; (Fig. 3a). When coalescent, the merging structures form a linear growing upward ridge. The central part of cow-pie can be frequently truncated in the exposed area with an erosion surface locally covered by a new cow-pie growing phase. The active microbial mat is also observed laterally as a flat pustular crust covering ooids sand ridges and sands as well as micro-conglomerates (Fig. 2). The associated mineralized microbially-mediated carbonates are dated ca. 0.064 ka BP (Table 1). Oncoid sands, resulting from the snatching of microbial mats, are observed accumulated along the shoreline (Fig. 2) and are considered as recent sediment (ca. -0.011 ka BP; Table 1). They show a clotted mesofabric similar to the one observed in the living mats.

5 In deeper environment, domes and columns (Fig. 2) present circular cross-sections (0.2-1.2 m in diameter). The top of one of them, below the active microbial mat, has been dated ca. 2.7 ka BP (Table 1). Temporarily exposed structures show deposition relief of less than 15 cm, but reach several decimetres-scale relief lakeward in deeper environment (1–2 m). Their mesofabric is mainly clotted with rare alternating laminated layers.

10

3.2 Non-microbial deposits

15 The non-microbial deposits present along Antelope Island western margin are organized in a shore to lake transect. The shore flat deposits are dominated by sub-angular to rounded boulders composed of Cambrian quartzite in the NW part of the island. At the 1280 m asl shoreline, the pluri-decimetric to metric-sized rounded boulders are aligned in a conglomeratic belt (Fig. 3a). This shoreline marks the distal boundary of boulders dominated area. The shore domain also locally exhibits metric- to pluri-metric sized tilted blocks of microconglomerates (Fig. 3b). These deposits are composed of angular quartz grains, forming a micro-breccia. The grain sizes range from < 1 mm to more than 2 cm and are organized in planar beds of fairly sorted grains. The cementation is ensured by a fibrous aragonitic cement. Both boulders and microconglomeratic blocks are encrusted by the fossil laminated and cauliflower structures. Below 1280 m asl, ooid sands are prevalent along Antelope Island western margin (Fig. 3d). These sands are mainly composed of individual ooids associated with fecal pellets of *Artemia* and clastic grains as secondary components. The ooids sands can be classified into medium sands since the diameter of the ooids mostly range between 200 and 500 μm . The ooids show alternating radial and concentric layers of aragonite forming the cortices. A bulk radiocarbon dating on the cortex indicates an age of 3.3 ka BP (Table 1). The nuclei are mostly made of fecal pellets or quartz fragments, even though some ooids have grown over ancient ooids or microbialite fragments. These sands are locally cemented, forming grainstones. The thickness of ooid sands is highly variable. In the shore flat, ancient ooid sands are preserved as 50 cm thick and 2–4 m large ridges parallel to the shoreline. In the temporarily exposed part of the shore, ooid sands thickness evolve from few cm near the 1280 m shoreline to more than 70 cm in the ooid sand embayment of White Rock Bay (Fig. 1b). Deepward, the ooid sands overlie a finely laminated green to grey clay sediment, mostly composed of quartz, smectite, illite, and ca. 30% of carbonates (dolomite and calcite). In the exposed embayments, these clays were also observed in surface as 10–30 cm wide strips showing a 5 cm relief above the flat. These

20

25

30

Biogeosciences Discuss., doi:10.5194/bg-2015-647, 2016

Manuscript under review for journal Biogeosciences

Published: 11 March 2016

© Author(s) 2016. CC-BY 3.0 License.



strips form a polygonal network extending over hundreds of metres, individual polygon ranging from 5 to 20 m in diameter (Fig. 4a-b). In section, clay sediments exhibit a wedge-shape morphology widening toward the surface associated with gypsum crystals (Fig. 4c). Thin crusts of microbial mats can also be observed on surface of the clay strips (Fig. 4d). The microbial mats show green or red pigments (Fig. 4e-f), and evolve from a planar to hemispheroid uncemented fabric. Other evaporites were also observed such as <1mm crust of halite at the surface of the exposed ooids sands and ephemeral of mirabilite ($\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10(\text{H}_2\text{O})$) crystals in small depressions of the flat, frequently adjacent to the polygons (Fig. 4g-h). The sediments in the deepest parts of the lake consist of clays with a high amount of carbonates, especially near Antelope Island where Eardley (1938) reported a ca. 70% carbonate content (aragonite and dolomite).

4 Mapping of microbial and non-microbial deposits and sedimentary structures

10 4.1 Method

Geological field mapping (GPS, facies, sampling etc.) was performed during three field campaigns in June 2013, September 2013 and November 2015 on the northwestern shore of Antelope Island, extending from White Rock Bay up to Bridger Bay (Fig. 1). Field observations were combined with aerial and satellite images. Aerial images were obtained from Google Earth Pro 7.1.2 (from State of Utah, USDA Farm Service Agency and NASA; unknown remote-sensors), the Utah Automated Geographic Reference Center (2014 NAIP 1 Meter 4-bands (RGB and infrared) Orthophotography, used in 3-bands RGB natural colour) and the USGS EarthExplorer (aerial photo single frames, NAPP, NAHP; mixing black and white, RGB and infrared bands). Satellite images correspond to Digitalglobe® images (WV02 spacecraft, Imaging bands Pan-MS1-MS2; obtained from Garmin Birdseye) and Landsat images (NASA Landsat Program, 1972 to 2015, L1-5 MSS/L4-5 TM/L7 ETM+ SLC-On/L7 ETM+ SLCOff/L8 OLI/TIRS, Sioux Falls, USGS, 08/07/72-10/13/2015). The dark orange to dark green pigments of the modern living mats in the aerial and satellite images allow us to distinguish between submersed living microbial deposits and light coloured uncolonized ooid sands or clays. This mapping approach required suitable visibility through the atmosphere and water column, and images showing water turbidity, cloud cover or waves were discarded. Aerial images have been imported in ArcGIS in order to perform the mapping. The first approach consists in converting the pixel showing microbial deposits into black pixel and integrated them into a shapefile layer. The percentage of points (i.e. microbial deposits) per surface unit was used in order to calculate the density of the microbial structures (in ArcGIS; Point density tool, 15 m output cells and 50 m circular neighbourhood). Calculations were difficult below a pixel resolution of 15 m due to the high amount of point; thereby it was completed with a visual approach improving the mapping resolution. For this we defined high and low densities areas of microbial deposits in aerial images which match with the perception in the field. These results have been emplaced in a metric topographic map for the GSL floor. This map was constructed by extrapolating the feet-unit map provided by Baskin and Allen (2005).



4.2 Results

The distribution of the microbial, non-microbial deposits and relevant sedimentary structures along Antelope Island is mapped in Figs. 5 (standard resolution maps and aerial images) and S1 (high-resolution distribution map). It complements the maps published by Eardley (1938) and Baskin et al. (2012; based on geophysical data). Using recent aerial images of the Antelope Island area, we estimate that the coverage of the microbial deposits may be at least 90 km² wide with a patchy distribution and a density varying from isolated to a local full coverage of the lake bottom (Fig. 5a-b). A comparison of the temporal series of aerial images (since 1950) provides insights on the migration and burying dynamics of the microbial deposits (Fig. 6a-b). For instance, on the western Antelope Island margin, microbial deposits appeared to be intermittently buried by loose sediments (Fig. 6a-b). This process likely results in a ca. 10% underestimation of the total surface of the western Antelope Island margin covered by microbial deposits. An initial approximation of 260 km² has been proposed by Eardley (1938) for the extent of the microbial structures in the whole lake. Only considering the Antelope Island area, our mapping results reach a third of the total extent proposed by Eardley (1938). Therefore, its initial estimation is likely an underestimation as (i) a significant part of these structures can be buried under the ooid sand or clay sediments, and (ii) they are partially eroded around the shoreline (Fig. 6).

Most microbial deposits around the margin of Antelope Island were found between 7.5 m below (1272.5 m asl) and 3 m above (1283 m asl; Fig. 5c) the MHWL. Above 1280 m asl, microbial deposits are scattered and mainly correspond to fossil laminated and cauliflower structures. In the temporarily exposed zone of the shore facing steep topographic area, cow-pie structures are preserved along the flat. They are absent in the embayment areas (like White Rock and Bridger bays; Fig. 1) emplaced in front of low topographic area. They form a dense network just below 1280 m asl showing a scattered to a full coverage distribution. In addition, the cow-pie macrofabrics are located along linear belts following isobaths and are locally observed in a relative paleohigh induced by the presence of unusual conglomeratic deposits (Fig. 5h). Lakeward, cow-pie structures pass to domes and columns, which are organized as isolated circular structures or coalescent merging into clusters. Between 1276 m and 1278.5 m asl (4 m and 1.5 m below the MHWL), microbial structures are frequently arranged in m- to km-long linear belts following the isobaths and parallel to the shoreline (Fig. 5a, d). They are also organized following the edge of 20–80 m wide submersed polygons (Fig. 5a, e, h). Locally, the centre of the polygons can be colonized as well. The polygons are interconnected in a network covering a surface of tens of km² down to 1274 m asl. Deeper occurrences of microbialites were reported (e.g. Colman et al., 2002); they are visible on aerial/satellite images when the conditions (e.g. turbidity) are optimal (Fig. 5a, dashed yellow polygons; ca. 9 m below the MHWL, 1271 m asl). The depth limit of the microbial deposits along the western margin of Antelope Island (approximately 5 m) coincided with a relative sharp topographic drop off (Fig. 5a, c, f). This abrupt slope break marks the transition from a shallow platform shoreward with abundant microbial deposits, to a deeper area with seldom occurrences of microbialite (Fig. 5a, c). Along the slope break, scattered lens-shaped detachments of microbial structures have been observed (Fig. 5g).



5 Influence of water level fluctuations

5.1 Markers of the present-day water level

Living microbial mats develop on top of microbialites and cemented ooid sands documented in the submersed area. They can also persist on the shore where emersion is limited to a short time, e.g. corresponding to annual water level fluctuations.

5 Therefore, the upper occurrence of the living mat, corresponding to the boundary between living and ancient structures, is a good indicator of the annual mean elevation of the shoreline.

Onshore, the polygonal networks are associated with green clays and prismatic gypsum crystals, thin crusts of microbial mats resulting from blistering and mirabilite mineral reflecting alternating wet/dry conditions. Such conditions are suitable for the formation of desiccation polygons (Warren, 2006). The extended polygonal networks observed in the embayments
10 area are indeed related to desiccation processes. The polygons are locally encrusted by microbial mats probably associated with fluid circulations in the underlying crack system (Bouton et al., in press). Both the sedimentary structures and the evaporite can be used to define the emersion conditions and to estimate the shoreline position. Based on a uniformitarianism approach, we therefore consider that similar structures with the same underlying processes are preserved in the fossil record.

5.2 Markers of past lake levels

15 The occurrence of ca. 21.6 ka BP laminated and cauliflower microbialites, up to 3 m above the MHWL, indicates that the lake level was (i) much higher when these structures developed, and (ii) lasted long enough to support mineral precipitation and growth. The growth rates reported in the literature are generally below 1 mm yr⁻¹ (e.g. between 0.1 and 0.54 mm yr⁻¹ for the Shark Bay microbialites, and potentially up to 0.75 mm yr⁻¹, Jahnert and Collins, 2012; ca. 0.16 mm yr⁻¹ in a Bahamian lagoon, with a maximal growth rate estimated at 0.88 mm yr⁻¹, Paull et al., 1992; and ca. 0.1 mm yr⁻¹ for the hypersaline
20 dolomite stromatolites of Lagoa Salgada, Brazil, Bahniuk Rumbelsperger, 2013). Some of the laminated and cauliflower structures on the shore of the GSL are > 30 cm high. Continuous intervals of up to 15 cm and the absence of major discontinuities suggest no long-term exposures during microbial deposit growth. Considering a growth rate of 0.88 mm yr⁻¹ and 15 cm of continuous growth, the formation of these structures would have required at least 170 years.

The fig. 5 shows the distribution of the microbial deposits and associated features (faults, dominant sediment, GSL bottom topography etc.) along the western Antelope Island shoreline. Along a shore to lake transect, microbialites are frequently
25 observed aligned and following polygons. Most of the cow-pie structures are aligned along the major 1280 m shoreline. They are observed in surface of proximal domes and columns alignments, alignments which persist down to 1276 m asl. Considering their similarity with the present day shore line, the m- to km-long linear arrangements of microbial structures following the isobaths and parallel to the shoreline are interpreted as paleoshorelines. Each alignment represents a specific
30 water elevation during periods of stable lower water levels. The development of the cow-pie structures along the shoreline may constitute an initial step in the formation of larger structures, resulting in submersed alignments.



In the submersed area (between 1278.5 and 1274 m asl), microbial deposits are also closely associated with polygonal network where they develop following the edges and occasionally colonize the centre of these polygons. The same polygonal geometry associated with microbial mats interpreted as desiccation structures have been observed in the emerged embayment area. Therefore, the submersed polygons are considered as remnants of desiccation polygons related to past stable low water levels of the GSL. The regular pattern of polygons and their morphology are indicative of desiccation rather than synaeresis formed under subaqueous conditions (Nichols, 2009). This extensive polygon development requires protracted and high amplitude drop in the lake water level. Their presence and stability shown by old USGS aerial images indicate that they formed prior to 1950 and that they have been stable since then. These polygonal networks were previously documented by Currey (1980) but they were not linked to any type of microbial structures. They are similar to the polygonal structures identified in Great Basin playas (Neal et al., 1968). Currey (1980) interpreted the GSL polygons as a giant desiccation crack network which may have formed in aerial conditions by the drying out of a sediment that was previously waterlogged (Nichols, 2009). Giant desiccation polygons have been recognized in in the recent shore domain of White Rock Bay (this study; Fig. 5a, d). The present-day polygon position down to 1274 m asl (6 m below the MHWL) implies a low water elevation during their formation. The submersion of polygons following a flooding may trigger the preferential development of microbial structures at the edges of the polygons, i.e. atop the cracks and then favour the preservation of the polygons. This process can be enhanced by preferential fluid migration through cracks and underlying fractures (Fig. 5c, f; Bouton et al., in press). We hypothesize here that the formation of the desiccation polygons occurs during emersion, but that the establishment of mineralizing microbial deposits associated with the polygons allows the preservation of this peculiar sedimentary geometry through time (Gerdes, 2007 and Bouton et al., in press).

20 **6 Climate as a major driver of microbial deposit distribution**

The previous results suggest that microbial and sedimentary structures accurately record water level fluctuations. The lake water volume increases in spring and early summer owing to snow melt and rainfall, and decreases in late summer and autumn due to extensive evaporation. Analyses of aerial images spanning the last seven decades, combined with our field observations suggest a rather stable development and position of the observed microbial structures (at least 170 years for a 15 cm thick structure and 22 years for a 2 cm thick crust, assuming a growth rate of 0.88 mm yr^{-1}). Annual and short-term (i.e. a few years) fluctuations in the GSL water level cannot account for their development given that the inundation episodes are not long enough, even if the GSL water level fluctuation has reached an amplitude of 7 m since 1963. The origin of the microbial deposits, especially the ancient structures above the MHWL, paleoshorelines and polygonal networks, can be related to older and longer water level fluctuations. The peculiar distribution of the microbial deposits and their duration are therefore used in the following discussion to suggest a chronological succession of the lake level variations. The lake level has strongly varied since its formation ca. 30 ka BP and its variations are showed in Fig. 7, which combines three different reconstructions taken from the literature (McKenzie and Eberli, 1985; Murchison, 1989 and Patrickson, 2010). The first one



is proposed by Patrickson et al. (2010) and encompasses the whole LB history. This curve presents a low resolution pattern for the LB water level variations based on a compilation of radiocarbon ages. The second reconstruction corresponds to a synthetic curve obtained by Murchison (1989) compiled from numerous works combining different approaches (e.g. sedimentology, geomorphology, archaeology, palynology and stable isotopes) (e.g. Ross, 1973; Rudy, 1973; Currey, 1980; Currey and James, 1982; Currey et al., 1984; McKenzie and Eberli, 1985). This curve spans from the present to the late LB phase and has been calibrated with radiocarbon dating on various materials (e.g. woods, charcoals, marsh). However, Murchison's curve (1989) reflects punctual events whereas continuous and detailed records are mandatory here. The third reconstruction is from McKenzie and Eberli (1985), who reconstructed the last 5500 years using the $\delta^{18}\text{O}$ isotope signal from the bulk carbonate content of a sedimentary core obtained near Antelope Island. It shows an apparent correlation between the oxygen-isotope record of the upper 20 cm of the studied core and the direct measurement of the historic GSL water level fluctuations since 1876. The $\delta^{18}\text{O}$ fractionation associated with lake elevations yields an average rate of approximately 0.35‰ m^{-1} . This approach provides a high temporal resolution with, on average, one extrapolated value of the lake level every 88 years. However, their sampling resolution (ca. 0.5 cm) corresponds to a time-average of ca. 20 years and hence tends to smooth the signal, including several punctual events.

According to McKenzie and Eberli (1985), Murchison (1989) and Patrickson (2010) reconstruction, only the initial history of LB or the last ca. 11.5 ka BP phase correspond to a period of low water level around 1280 m asl (Spencer et al., 1984) and may be involved in the formation of the extended microbial deposits described above. The presence of well-dated microbial deposits on the four main LB terraces indicates that they formed during the whole lake history. However the geomorphology of the successive LB terraces, characterized by a reduced extension of the shore, is conducive to a restricted spatial extension of the associated microbial deposits.

The role of climate in the GSL level fluctuations was recognized both in its recent history (e.g. Lall and Mann, 1995) and during the LB phase. For instance, Godsey et al. (2005) suggested that very dry conditions resulted in the drastic water level decrease (ca. 160 m) following the Provo stage (ca. 12 ka BP; Fig. 7). McKenzie and Eberli (1985) proposed a climatic control on the GSL level fluctuations. They discussed cyclic fluctuations over the past 5500 years (Fig. 7) and estimated an amplitude for the water level fluctuations of ca. 6 m, (i.e. between 1278 and 1284 m asl), showing a 1500 year duration for the maxima and a 750 year duration for the minima. Similarly, Murchison (1989) proposed several long-term water level increases and decreases (Fig. 7). Our results suggest that the distribution of the microbial deposits and sedimentary structures (e.g. alignments, polygons) is related to fluctuations in the lake level and consequently, mostly to climatic changes. The local influence of tectonics (Holocene fault activity) cannot be excluded but cannot be related to the post-Bonneville isostatic rebound, which is considered as negligible during this period (Oviatt, 2015).

Here we propose to discriminate the different major climatic events involved in the non-random distribution of microbial deposits (Fig. 7) using a composite LB curve provided by Patrickson et al. (2010), McKenzie and Eberli (1985) and Murchison (1989). A water elevation of 1283 m asl is necessary to explain the presence of the laminated and cauliflower structures 3 m above the MHWL (Fig. 7) dated ca. 21.9 ka BP. At anytime, during the GSL phase, water level elevation



exceeding 1283 m asl were probably too brief to allow the growth of microbialites. Considering the higher growth rate suggested in this work (15 cm phase growing over 170 years at 0.88 mm yr^{-1}), only intervals of more than 150 years might be considered. The unique candidate issued from the low resolution Murchison curve's is an interval between ca. 3.5 to 1.3 ka BP. While the higher resolution curve proposed by McKenzie and Eberli (1985) confirms this high water level episode, its duration is reduced down to 250 years. Although this time interval is sufficient at a maximal growth rate, the most commonly reported rates (ca. 0.5 mm yr^{-1} ; e.g. Jahnert and Collins, 2012) do not allow the growth of this microbial structure in such short time interval. Moreover, the 21.9 ka BP radiocarbon age obtained for the laminated and cauliflower microbial structures rules out the hypothesis of a development during the GSL phase and rather support the Stansbury oscillation (22.0 to 20.0 ka BP; Patrickson et al., 2010) as a possible candidate. Observed structures moreover rather resemble to the ones developed on Stansbury and Provo terraces (21.0 ka BP and 15.5-12.5 ka BP, respectively; Oviatt, 2015) than the ones developed during the GSL phase. However, this novel age is puzzling regarding the published curves of LB water level reconstruction (e.g. Oviatt et al., 1992; Patrickson et al., 2010; Oviatt, 2015). Indeed, the estimation of the lake water level was 50 m higher at this period than the proposed low water level associated with the development of such structures. Their presence in the deeper part of the Bonneville Basin, close to the modern GSL configuration may therefore underline previously unrecognized low water level occurrence during the Stansbury oscillation (22.0 to 20.0 ka BP; Patrickson et al., 2010).

The development of microbial deposits near the shore or toward the lake may have taken place during the entire history of the GSL and potentially during the late LB phases, because they could have formed near or below the mean range of the water level fluctuations. These deposits indicate a water level for the shoreline close to the modern one during this period. It fits with episodes above the MHWL recorded in Murchison's curve (1989). However, the presence of desiccation polygons and microbialite-rich shorelines at low elevations (1274 m asl for the deeper desiccation polygons and 1276 m asl for the deepest paleoshoreline) suggests the occurrence of very low lake levels, which are seldom in the history of the GSL (Fig. 7). All of the paleoshorelines displaying from the modern shore to ca. 1276 m asl may have developed between ca. 3.6 – 2.9 ka BP.; Fig. 7). The corresponding low level can explain the shallow polygons but is not low enough to explain the deepest ones (ca. 1274 m asl). The formation of deeper polygons and paleoshorelines could also have occurred during other major events of low water levels (Fig. 7). The first known event corresponds to the Holocene climatic optimum (ca. 7.5 – 5.0 ka BP.; Currey, 1980), which resulted in a drastic water level drop for North American lakes (Street and Grove, 1979). During this period, the GSL level dropped to 1274 m asl (Murchison, 1989) and a large part of the GSL was an almost desiccated playa (Currey, 1980). Currey (1980) postulated that the desiccation polygons were formed during this period, and Murchison (1989) further narrowed down the dating for polygon development between ca. 6.9 – 6.0 ka BP (Fig 7). A low lake level during this period has been also suggested using a slight angle truncation in a seismic reflector that correlated with a 6.7 ka BP tephra (Colman et al., 2002). A significant amount of authigenic dolomite in the sediments in association with the playa configuration is also documented for this time interval (McKenzie and Eberli, 1985). Dolomite precipitation can result from chemical precipitation under evaporitic conditions (Pierre et al., 1984) but also from microbial organomineralization

Biogeosciences Discuss., doi:10.5194/bg-2015-647, 2016

Manuscript under review for journal Biogeosciences

Published: 11 March 2016

© Author(s) 2016. CC-BY 3.0 License.



(Vasconcelos et al., 1995). A second and older episode of low water levels occurred at the end of the LB phase, ca. 11.5 ka BP (Fig. 7). A drill core from the deepest part of the GSL (41° 07'50"N - 112° 33'46"W) showed the presence of thenardite layers between 14.4 and 8 m below the lake floor, with an intercalation of black sapropelic muds (Balch et al., 2005). The age of these layers was estimated as between 17 ± 3 and 11 ± 4 cal ka (U-series geochronology; can be approximated in uncalibrated radiocarbon age to 13.8 – 9.6 ka BP) and probably relate to a low lake level succeeding the post-Provo regression, and preceding the Gilbert transgressive episode. The deposition of a 6-m-thick evaporitic layer in this part of the lake suggests an extensive desiccation event forming a playa environment with only few remaining salt marshes and/or hypersaline ponds. The lake level during this event was low enough to expose the whole microbialite-polygon area. The presence of a 8-m-thick sedimentary record above the thenardite layer, ca. 25 km away from the NW Antelope Island, in one of the deepest parts of the GSL, suggests that extensive erosion removed the homogeneous sedimentary cover in the NW Antelope Island area. Accordingly, even if the accumulation of sediment was probably thinner near Antelope Island, given that it is a topographic high, the thickness of the sedimentary record is probably still too large and will cover the polygons. Additionally, the homogeneity of the seismic reflectors acquired close to Antelope Island (Colman et al., 2002), suggest a continuous sedimentary record at the lake scale and low erosion. It is confirmed by sedimentological correlations, which indicate at least 4 m of sedimentary record above the tephra layer (estimated ca. 6.7 ka BP) located stratigraphically above the salt deposits (Spencer et al., 1984). Thus, we conclude that the Holocene climatic optimum event remains the most probable phase during which deeper polygons and microbialitic fossil shorelines formed.

7 Impact of tectonics on the distribution of the microbial deposits

The spatial distribution of the microbial deposits and sedimentary structures can be an accurate proxy of the water level fluctuations through time and most of these fluctuations can be explained in the climatic record of the LB and GSL. However, the peculiar straight distribution of the Antelope Island microbialites along a sharp topographic fall (Fig. 5a, f) raises the question of whether tectonics may be an additional driver on the development and distribution of microbial deposits. The topographic fall is interpreted as a major fault belonging to the GSL complex fault system with a N-S to NW-SE orientation (Clark et al., 2014). The scattered lens-shaped detachments of microbial structures, which developed along the fault, probably initiated by gliding (Fig. 5g). Glidings are commonly observed in an extensional context (e.g. passive margin) and reflect the response of the superficial sedimentary cover to extensional tectonics (Cobbold and Szatmari, 1991). Colman et al. (2002) reported the presence of possible microbial mound structures on seismic profiles located in the central area of the GSL, some of which are partly buried under Holocene sediments. Their occurrences were confirmed by geophysical prospects (CHIRP, Sidescan sonar; Baskin et al. 2012). They formed atop of (sub) vertical faults (Colman et al., 2002) or on structural microtopographic highs with onlapping sediments on the corresponding hanging wall lows (Baskin et al., 2012).



The tectonic framework in the Great Basin has led to significant groundwater fluxes, especially near the GSL (Cole, 1982). The contribution of hydrothermal and groundwater influxes is limited to 3% of the total water input, but accounts for 18% of the total ionic influx (Hahl and Langford, 1964). The ion-rich groundwater could enhance the mineralization of the microbial structures. A similar relationship between fluid circulation and microbialite formation has already been observed in the East African Rift where microbialites (chimney stromatolites) were aligned along fractures and resulted from hydrothermal water input (Casanova, 1994). The presence of microbial deposits along the extended fault system in the GSL opens new perspectives with regards to the role of groundwater fluxes in microbialite mineralization processes.

8 Conclusions

The Great Salt Lake is a modern hypersaline lake in which an extensive microbial system composed both of microbial mats and microbialites has developed. Detailed mapping of microbial, non-microbial and sedimentary structures along the western margin of Antelope Island using aerial images and field observations can be used to identify a specific non-random distribution of the microbial deposits and sedimentary structures. Microbial deposits, covering ca. 90 km² of the margin, are aligned with paleoshorelines and syndimentary normal faults and are frequently observed on the border of large-scale polygonal structures. Climate-driven water level fluctuations are evidenced here as a strong potential candidate to explain the distribution of the paleoshorelines and polygons associated with the microbialites. Almost all of the lowermost mapped paleoshorelines composed of coalescent microbial deposits may have developed during ca. 3.6 and 2.9 ka BP. The most extended and distal submersed desiccation polygons probably formed during a period of prolonged lowstand (Holocene climatic optimum ca. 6.9 and 6.0 ka BP). Climate is therefore a major driver of the GSL microbial deposits, but the influence of tectonics (normal fault system) is also evidenced. Interestingly, radiocarbon age ca. 21.9 ka BP obtain for the laminated and cauliflower structures observed up to 1283 m asl question the commonly assumed LB lake level record. These structures suggest a low water lake level episode (close to the modern one) during the Stansbury oscillation, which was not reported in the literature so far. The LB lake level possibly dropped off drastically during the Stansbury oscillation. The spatio-temporal distribution of the microbial deposits therefore appears to be a sensitive marker of environmental changes and tectonics. They can thus provide an additional tool to reconstruct paleoenvironmental and paleoclimatic changes at a regional scale.

The interplay of the contribution of the climate and tectonic frameworks is determinant in the non-random distribution of the microbial deposits along the western Antelope Island margin. A closer observation of these microbial structures reveals a variety of mineral products (Mg clays, aragonite, dolomite) and fabrics. These features cannot be only explained by the external factors discussed above (e.g. climate and tectonics). The combination of observations of environmental conditions (e.g. hydrodynamics, substrate) as well as microbial and physicochemical parameters will eventually lead to an integrated conceptual model for the development, distribution and diversity of the GSL microbial deposits.

Biogeosciences Discuss., doi:10.5194/bg-2015-647, 2016

Manuscript under review for journal Biogeosciences

Published: 11 March 2016

© Author(s) 2016. CC-BY 3.0 License.



Acknowledgements

This work is a contribution to the SEDS team at the Biogéosciences Laboratory (Dijon, France) and Géoressources et Environnement team at the ENSEGID (Bordeaux, France). This study is also supported by funding provided by GDF Suez EP (ENGIE). We acknowledge John Luft and his colleagues from the Utah Division of Wildlife Resources for their help in the field and the boat provided to sample in the Great Salt Lake. We thank Fabien Garcia and Cédric Bougeault for the XRD analyses. We are grateful to the U.S. Geological Survey, Google Earth, Utah Automated Geographic Reference Center, Garmin and Digitalglobe® for providing the aerial and satellite images used in this paper. We thank NASA and the USGS for providing the Landsat space images. These data are distributed by the Land Processes Distributed Active Archive Center (LP DAAC), located at USGS/EROS, Sioux Falls, SD. <http://lpdaac.usgs.gov>.

10 References

- Bahnjuk Rumberlsperger, A. M.: Coupling Organic and Inorganic Methods to Study Growth and Diagenesis of Modern Microbial Carbonates, Rio de Janeiro State, Brazil: Implications for Interpreting Ancient Microbialite Facies Development, PhD, ETH Zurich, 2013.
- Balch, D. P., Cohen, A. S., Schnurrenberger, D. W., Haskell, B. J., Valero Garces, B. L., Beck, J. W., Cheng, H., and Edwards, R. L.: Ecosystem and paleohydrological response to Quaternary climate change in the Bonneville Basin, Utah, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 221, 99–122.
- Baskin, R. L., and Allen, D. V.: Bathymetric Map of the South Part of Great Salt Lake, Utah, Scientific Investigations Map 2894, U.S. Geological Survey, 2005.
- Baskin, R. L., Driscoll, N., and Wright, V. P.: Lacustrine microbialites in Great Salt Lake: life in a dead lake [Abstract], American Association of Petroleum Geologists Annual Convention Abstracts Volume, 2011.
- Baskin, R. L., Wright, V. P., Driscoll, N., Graham, K., and Hepner, G.: Microbialite Bioherms in Great Salt Lake: Influence of Active Tectonics and Anthropogenic Effects, 2012.
- Baskin, R. L., Driscoll, N., and Wright, V. P.: Controls on lacustrine microbialite distribution in Great Salt Lake, Utah. [Abstract.], *Microbial Carbonates in Space and Time: Implications for Global Exploration and Production*, 2013.
- Baumgartner, L. K., Spear, J. R., Buckley, D. H., Pace, N. R., Reid, R. P., Dupraz, C., and Visscher, P. T.: Microbial diversity in modern marine stromatolites, Highborne Cay, Bahamas, *Environmental Microbiology*, 11, 2710–2719, 2009.
- Baxter, B., Litchfield, C., Sowers, K., Griffith, J., Dassarma, P., and Dassarma, S.: Microbial Diversity of Great Salt Lake, in: *Adaptation to Life at High Salt Concentrations in Archaea, Bacteria, and Eukarya*, edited by: Gunde-Cimerman, N., Oren, A., and Plemenitaš, A., *Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*, Springer Netherlands, 9–25, 2005.
- Bouton, A., Vennin, E., Pace, A., Bourillot, R., Dupraz, C., Thomazo, C., Brayard, A., Désaubliaux, G., and Visscher, P. T.: External controls on the distribution, fabrics and mineralization of modern microbial mats in a coastal hypersaline lagoon, Cayo Coco (Cuba), *Sedimentology*, in press.



- Burne, R. V., and Moore, L. S.: Microbialites; organosedimentary deposits of benthic microbial communities, *PALAIOS*, 2, 241–254, 1987.
- Carozzi, A. V.: Observations on Algal Biostromes in the Great Salt Lake, Utah, *The Journal of Geology*, 70, 246–252, 1962.
- Casanova, J.: Stromatolites from the East African Rift: A Synopsis, in: *Phanerozoic Stromatolites II*, edited by: Bertrand-
5 Sarfati, J., and Monty, C., Springer Netherlands, 193–226, 1994.
- Chidsey, T. C., Vanden Berg, M. D., and Eby, D. E.: Petrography and characterization of microbial carbonates and associated facies from modern Great Salt Lake and Uinta Basin's Eocene Green River Formation in Utah, USA, Geological Society, London, Special Publications, 2015.
- Clark, D., L., Oviatt, C. G., and Dinter, D. A.: Interim Geologic Map of the East Part of the Tooele 30' x 60' Quadrangle,
10 Year 1 of 3, Utah Geological Survey Open-File Report 633, 2014.
- Cobbold, P. R., and Szatmari, P.: Radial gravitational gliding on passive margins, *Tectonophysics*, 188, 249–289, 1991.
- Cole, D. R.: Tracing Fluid Sources in the East Shore Area, Utah, *Ground Water*, 20, 586–593, 1982.
- Colman, S. M., Kelts, K. R., and Dinter, D. A.: Depositional history and neotectonics in Great Salt Lake, Utah, from high-resolution seismic stratigraphy, *Sedimentary Geology*, 148, 61–78, 2002.
- 15 Currey, D. R.: Coastal geomorphology of Great Salt Lake and vicinity, in: *Great Salt Lake: a Scientific, Historical and Economic Overview*, edited by: Gwynn, J. W., Utah Geological and Mineral Survey, Salt Lake City, Utah, 1980.
- Currey, D. R., and James, S. R.: Paleoenvironments of the northeastern Great Basin and northeastern Basin rim region: a review of geological and biological evidence, in: *Man and Environment in the Great Basin*, edited by: Madsen, D. B., and O'Connell, J. F., Soc. American Archaeology Papers, 27–52, 1982.
- 20 Currey, D. R., Atwood, G., and Mabey, D. R.: Major levels of Great Salt Lake and Lake Bonneville, Utah Geological and Mineral Survey map 73, 1984.
- Davison, I.: *Geology and tectonics of the South Atlantic Brazilian salt basins*, Geological Society, London, Special Publications, 272, 345–359, 2007.
- Decho, A.: Exopolymer Microdomains as a Structuring Agent for Heterogeneity Within Microbial Biofilms, in: *Microbial
25 Sediments*, edited by: Riding, R., and Awramik, S., Springer Berlin Heidelberg, 9–15, 2000.
- Dupraz, C., Reid, R. P., Braissant, O., Decho, A. W., Norman, R. S., and Visscher, P. T.: Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats, *Earth-Science Reviews*, 96, 141–162, 2009.
- Dupraz, C., Reid, R. P., and Visscher, P.: Microbialites, Modern, in: *Encyclopedia of Geobiology*, edited by: Reitner, J., and Thiel, V., Encyclopedia of Earth Sciences Series, Springer Netherlands, 617–635, 2011.
- 30 Eardley, A. J.: Sediments of Great Salt Lake, Utah, *AAPG Bulletin*, 22, 1305–1411, 1938.
- Felton, A., Jewell, P. W., Chan, M., and Currey, D. R.: Controls of tufa development in Pleistocene Lake Bonneville, Utah, 3, University of Chicago Press, Chicago, IL, USA, 2006.

Biogeosciences Discuss., doi:10.5194/bg-2015-647, 2016

Manuscript under review for journal Biogeosciences

Published: 11 March 2016

© Author(s) 2016. CC-BY 3.0 License.



- Gerdes, G.: Structures left by modern microbial mats in their host sediments, in: Atlas of Microbial Mat Features Preserved within the Siliciclastic Rock Record, edited by: Schieber, J., Bose, P., Eriksson, P. G., Banerjee, S., Sarkar, S., Altermann, W., and Catuneanu, O., Elsevier, 5–38, 2007.
- Godsey, H. S., Currey, D. R., and Chan, M. A.: New evidence for an extended occupation of the Provo shoreline and implications for regional climate change, Pleistocene Lake Bonneville, Utah, USA, *Quaternary Research*, 63, 212–223, 2005.
- Goslar, T., Czernik, J., Goslar, E.: Low-energy ¹⁴C AMS in Poznan radiocarbon Laboratory, Poland. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B*, 223–224, 5–11. 2004
- Gwynn, J. W.: Commonly asked questions about Utah's Great Salt Lake and ancient Lake Bonneville, Public Information Series, edited by: Survey, U. G., 22 pp., 1996.
- Hahl, D. C., and Langford, R. H.: Dissolved-mineral inflow to Great Salt Lake and chemical characteristics of the Salt Lake brine, Part II: technical report, 1964.
- Halley, R. B.: Ooid fabric and fracture in the Great Salt Lake and the geologic record, *Journal of Sedimentary Research*, 47, 1977.
- Lall, U., and Mann, M.: The Great Salt Lake: A Barometer of Low-Frequency Climatic Variability, *Water Resources Research*, 31, 1995.
- Ley, R. E., Harris, J. K., Wilcox, J., Spear, J. R., Miller, S. R., Bebout, B. M., Maresca, J. A., Bryant, D. A., Sogin, M. L., and Pace, N. R.: Unexpected diversity and complexity of the Guerrero Negro hypersaline microbial mat, *Appl. Environ. Microbiol.*, 72, 3685–3695, 2006.
- Liu, M.: Cenozoic extension and magmatism in the North American Cordillera: the role of gravitational collapse, *Tectonophysics*, 342, 407–433, 2001.
- McKenzie, J. A., and Eberli, G., P.: Late Holocene lake-level fluctuations of the Great salt Lake (Utah) as deduced from oxygen-isotope and carbonate contents of cored sediments, Problems of and prospects for predicting Great Salt Lake levels, Salt Lake City, Utah, 1985.
- Mello, M. R., De Azambuja Filho, N. C., Bender, A. A., Barbanti, S. M., Mohriak, W., Schmitt, P., and De Jesus, C. L. C.: The Namibian and Brazilian southern South Atlantic petroleum systems: are they comparable analogues?, Geological Society, London, Special Publications, 369, 2012.
- Murchison, S. B.: Fluctuation history of Great Salt Lake, Utah, during the last 13,000 Years, PhD, Department of geography, University of Utah, Salt Lake City, 157 pp., 1989.
- Neal, J. T., Langer, A. M., and Kerr, P. F.: Giant Desiccation Polygons of Great Basin Playas, *Geological Society of America Bulletin*, 79, 69–90, 1968.
- Nichols, G.: *Sedimentology and Stratigraphy*, 2nd ed., Wiley-Blackwell, 432 pp., 2009.
- Oviatt, C. G.: The Gilbert episode in the Great Salt Lake Basin, Utah, Miscellaneous publications, Utah Geological Survey, 20 pp., 2014.



- Oviatt, C. G.: Chronology of Lake Bonneville, 30,000 to 10,000 yr B.P, *Quaternary Science Reviews*, 110, 166–171, 2015.
- Oviatt, C. G., Currey, D. R., and Sack, D.: Radiocarbon chronology of Lake Bonneville, Eastern Great Basin, USA, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 99, 225–241, 1992.
- Patrickson, S. J., Sack, D., Brunelle, A. R., and Moser, K. A.: Late Pleistocene to early Holocene lake level and paleoclimate insights from Stansbury Island, Bonneville Basin, Utah, *Quaternary Research*, 73, 237–246, 2010.
- Paull, C. K., Neumann, A. C., Bebout, B., Zabielski, V., and Showers, W.: Growth rate and stable isotopic character of modern stromatolites from San Salvador, Bahamas, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 95, 335–344, 1992.
- Pedone, V. A., and Folk, R. L.: Formation of aragonite cement by nanobacteria in the Great Salt Lake, Utah, *Geology*, 24, 763–765, 1996.
- Pierre, C., Ortlieb, L., and Person, A.: Supratidal evaporitic dolomite at Ojo de Liebre Lagoon; mineralogical and isotopic arguments for primary crystallization, *Journal of Sedimentary Research*, 54, 1049–1061, 1984.
- Post, F. J.: Biology of the North Arm, in: *Great Salt Lake – A Scientific, Historical and Economic Overview*, edited by: Gwynn, J. W., Utah Geological and Mineral Survey, Bulletins, 313–321, 1980.
- Ross, D. S.: Holocene fluctuations of Great Salt Lake, with special reference to evidence from the Eastern Shore, M.S. Thesis, University of Utah, 1973.
- Rudy Jr, R. C.: Holocene fluctuations of Great Salt Lake, with special reference to evidence from the Western Shore, M.S. thesis, University of Utah, 1973.
- Rupke, A., and McDonald, A.: Great Salt Lake brine chemistry database, 1966–2011, Utah Geological Survey Open-File Report 596, 2012.
- Spencer, R., Baedeker, M. J., Eugster, H. P., Forester, R. M., Goldhaber, M. B., Jones, B. F., Kelts, K., McKenzie, J., Madsen, D. B., Rettig, S. L., Rubin, M., and Bowser, C. J.: Great Salt Lake, and precursors, Utah: The last 30,000 years, *Contr. Mineral. and Petrol.*, 86, 321–334, 1984.
- Stal, L. J., van Gemerden, H., and Krumbein, W. E.: Structure and development of a benthic marine microbial mat, *FEMS Microbiology Letters*, 31, 111–125, 1985.
- Street, F. A., and Grove, A. T.: Global maps of lake-level fluctuations since 30,000 yr B.P, *Quaternary Research*, 12, 83–118, 1979.
- van Gemerden, H.: Microbial mats: A joint venture, *Marine Geology*, 113, 3–25, 1993.
- Vasconcelos, C., McKenzie, J. A., Bernasconi, S., Grujic, D., and Tiens, A. J.: Microbial mediation as a possible mechanism for natural dolomite formation at low temperatures, *Nature*, 377, 220–222, 1995.
- Wang, S. Y., and Gillies, R. R.: Climatology of the U.S. Inter-Mountain West, in: *Modern Climatology*, edited by: Wang, S. Y., InTech, 2012.
- Warren, J. K.: *Evaporites: Sediments, Resources and Hydrocarbons*, Springer, New York, 1035 pp., 2006.

Biogeosciences Discuss., doi:10.5194/bg-2015-647, 2016

Manuscript under review for journal Biogeosciences

Published: 11 March 2016

© Author(s) 2016. CC-BY 3.0 License.



Yamane, M., Yokoyama, Y., Miyairi, Y., Suga, H., Matsuzaki, H., Dunbar, R. B., and Ohkouchi, N.: Compound-Specific ¹⁴C Dating of IODP Expedition 318 Core U1357A Obtained off the Wilkes Land Coast, Antarctica, Radiocarbon; Vol 56, No 3 (2014), 2014.

5 Yokoyama, Y., Koizumi, M., Matsuzaki, H., Miyairi, Y., and Ohkouchi, N.: Developing Ultra Small-Scale Radiocarbon Sample Measurement at the University of Tokyo, Radiocarbon; Vol 52, No 2 (2010), 2010.

Yokoyama, Y., Miyairi, Y., Matsuzaki, H., and Tsunomori, F.: Relation between acid dissolution time in the vacuum test tube and time required for graphitization for AMS target preparation, Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section B: Beam Interactions with Materials and Atoms, 259, 330–334, 2007.

**Table 1: Radiocarbon ages acquired for this paper.**

Lab. number	¹⁴ C age BP	¹⁴ C error	Material
POZ-77888	21900	± 120	Laminated and cauliflower
YAUT-016612	10634	± 54	Cow-pie
YAUT-016613	7312	± 113	Cow-pie
YAUT-016611	7060	± 40	Cow-pie
POZ-77886	5780	± 40	Cow-pie
YAUT-016617	3283	± 42	Ooid
YAUT-016620	2678	± 72	Domes and columns
YAUT-016619	64	± 96	Flat pustular crusts
YAUT-016618	-11	± 46	Oncoid

Biogeosciences Discuss., doi:10.5194/bg-2015-647, 2016

Manuscript under review for journal Biogeosciences

Published: 11 March 2016

© Author(s) 2016. CC-BY 3.0 License.

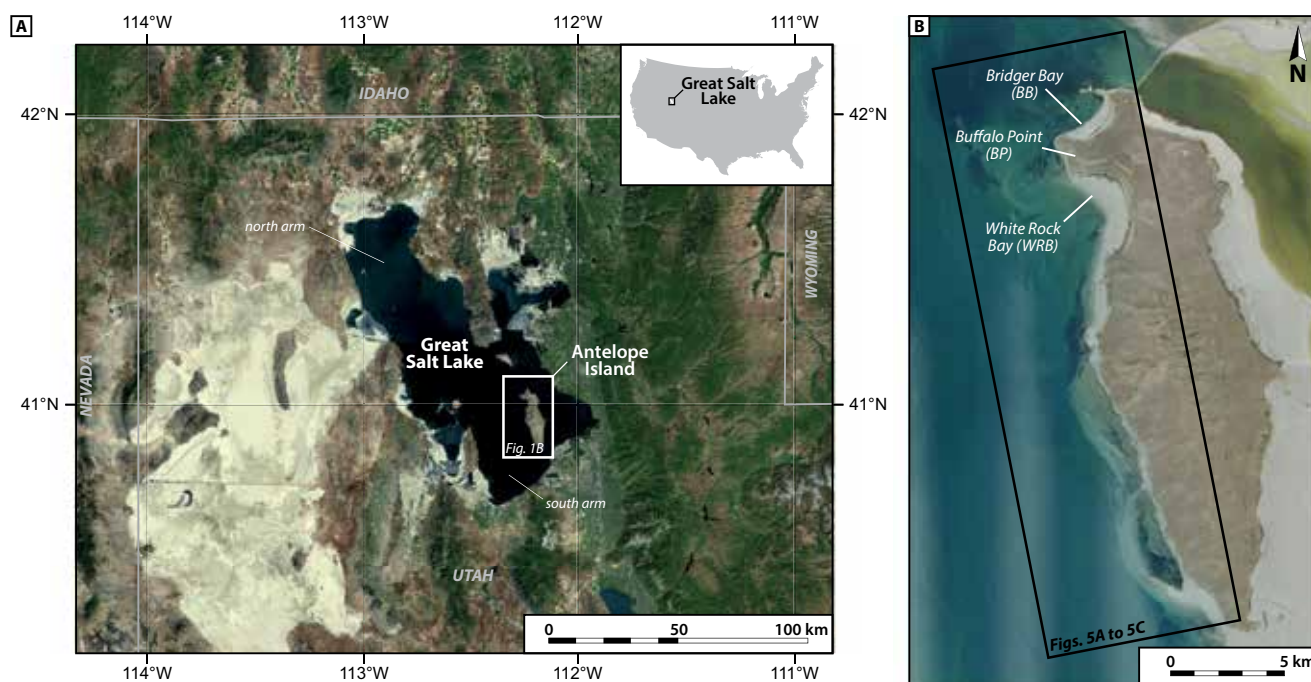


Figure 1: Satellite images of the Great Salt Lake (A) and Antelope Island (B) showing the studied localities: Bridger Bay (BB), Buffalo Point (BP) and White Rock Bay (WRB). The satellite images are provided by Flashearth (with Bing maps; © Microsoft Corporation – Imagery © Harris Corp, Earthstar Geographics LLC), and the Utah Automated Geographic Reference Center (2014 NAIP 1 Meter Orthophotography).

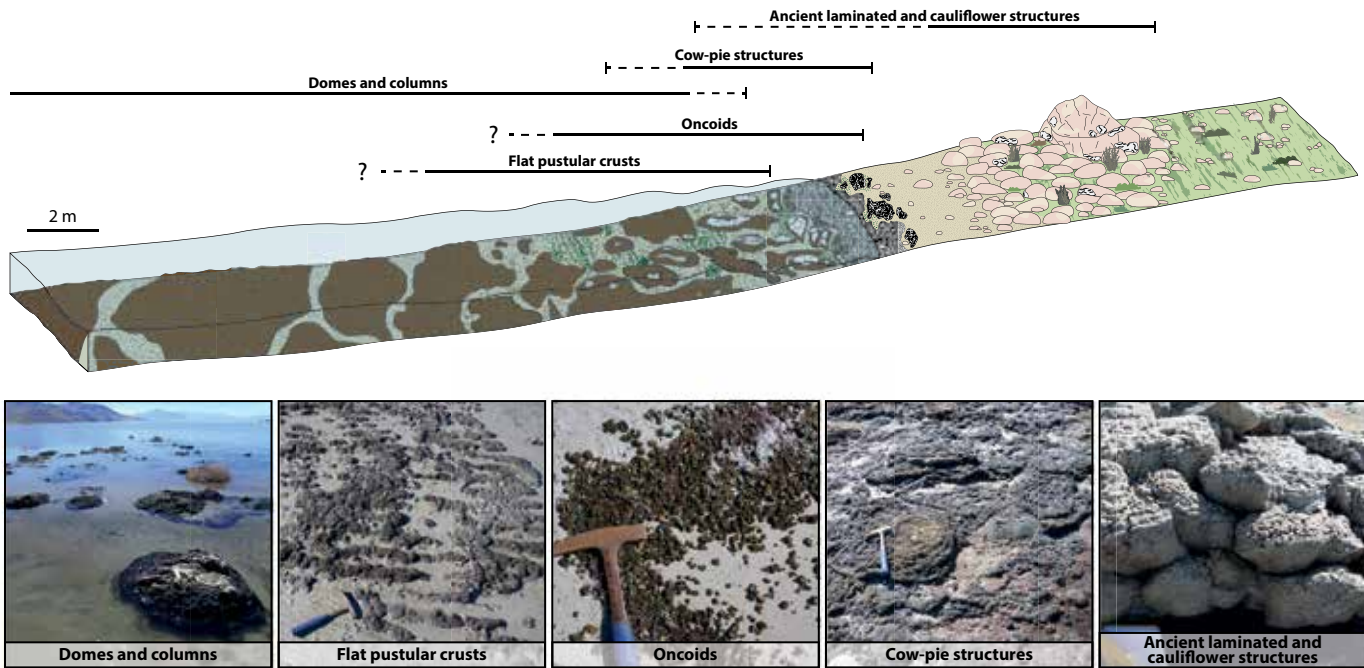


Figure 2: Shore-to-lake transect depicting the position of the microbial macrofabrics used for mapping.

Biogeosciences Discuss., doi:10.5194/bg-2015-647, 2016
 Manuscript under review for journal Biogeosciences
 Published: 11 March 2016
 © Author(s) 2016. CC-BY 3.0 License.



5 **Figure 3: Panoramic view of the depositional environments on the shore. The microbial deposits are fossilized; the non-microbial deposits are dominated by Cambrian quartzite rounded blocks, quaternary micro-conglomerates and some ooid sands. (B) Details of the microbial deposits located in the area subject to annual water level fluctuations along the shore (2013 shown). The boundary between the living mat and the fossil part of the microbial structure indicates the water level elevation. (C) Panoramic view of the lakeward depositional environment. Most of the microbial deposits (cow-pie structures) consist of a living part (dark brown); the light grey appearance in microbial deposits surface refers to only mineralized structures, suggesting a prolonged period of emersion. (D) Details of the lakeward microbial deposits and the surrounding ooid sand. (E) Relative chronology between the cow-pie structures, dated as at least ca. 10.6 cal ka, onlapping older laminated and cauliflower structures.**

10



Figure 4: Polygonal architectures of the emersed White Rock Bay ooid sand flat. (A) Aerial image of the White Rock Bay polygons (Google Earth). (B) Field photograph of the emersed polygonal architecture observed in the sand flat with the rise of the underlying green clays in the cracks. (C) Section through the crack of a polygon showing the rise of the green clays. The different vertical shades of green suggest preferential fluid pathways through the clays. (D) Formation of microbial mat hemispheroids through blistering above the polygons. (E) Cut into a microbial mat hemispheroid showing green pigments which are frequently associated with cyanobacteria. (F) Section within a hemispheroid made of cemented ooid grainstone. The presence of an infra-mm thin red-coloured layer 0.5 mm below the top probably reflects the presence of purple sulfur bacteria. (G) Accumulations of mirabilite ($\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10(\text{H}_2\text{O})$) within small depressions (sinkholes) in the vicinity of the polygons. (H) Detail of mirabilite crystals.

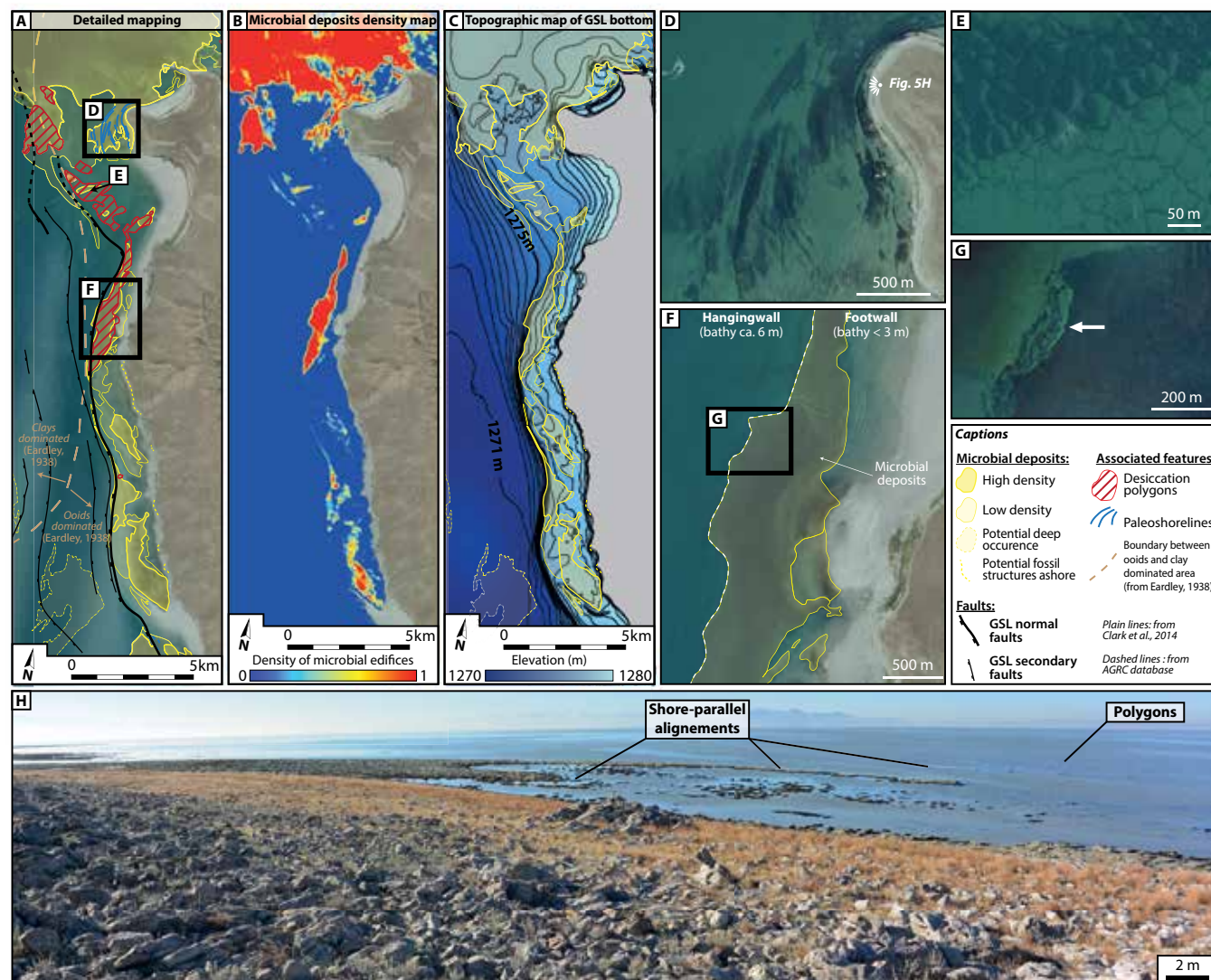


Figure 5: Detailed maps of the western side of Antelope Island. (A) Distribution and organization of the microbial deposits and sedimentary structures (2014 NAIP 1 Meter Orthophotography). (B) Density map of the distribution of the microbial deposits. (C) Bathymetric map showing isopleths of 0.5 m. (D) Details of the microbial alignments interpreted as paleoshorelines. (E) Details of the desiccation polygons. (F) GSL major normal fault and lower limit of the microbial deposits (white dashed line); the microbial deposits are present in the footwall (yellow polygon), but not observed on the hanging wall. (G) Details of a lens-shaped detachment of the microbial deposits resulting from gliding (white arrow). (H) Photographs taken from the heights of the NW area of Antelope Island of the shore-parallel alignments of the microbial deposits on the shore.

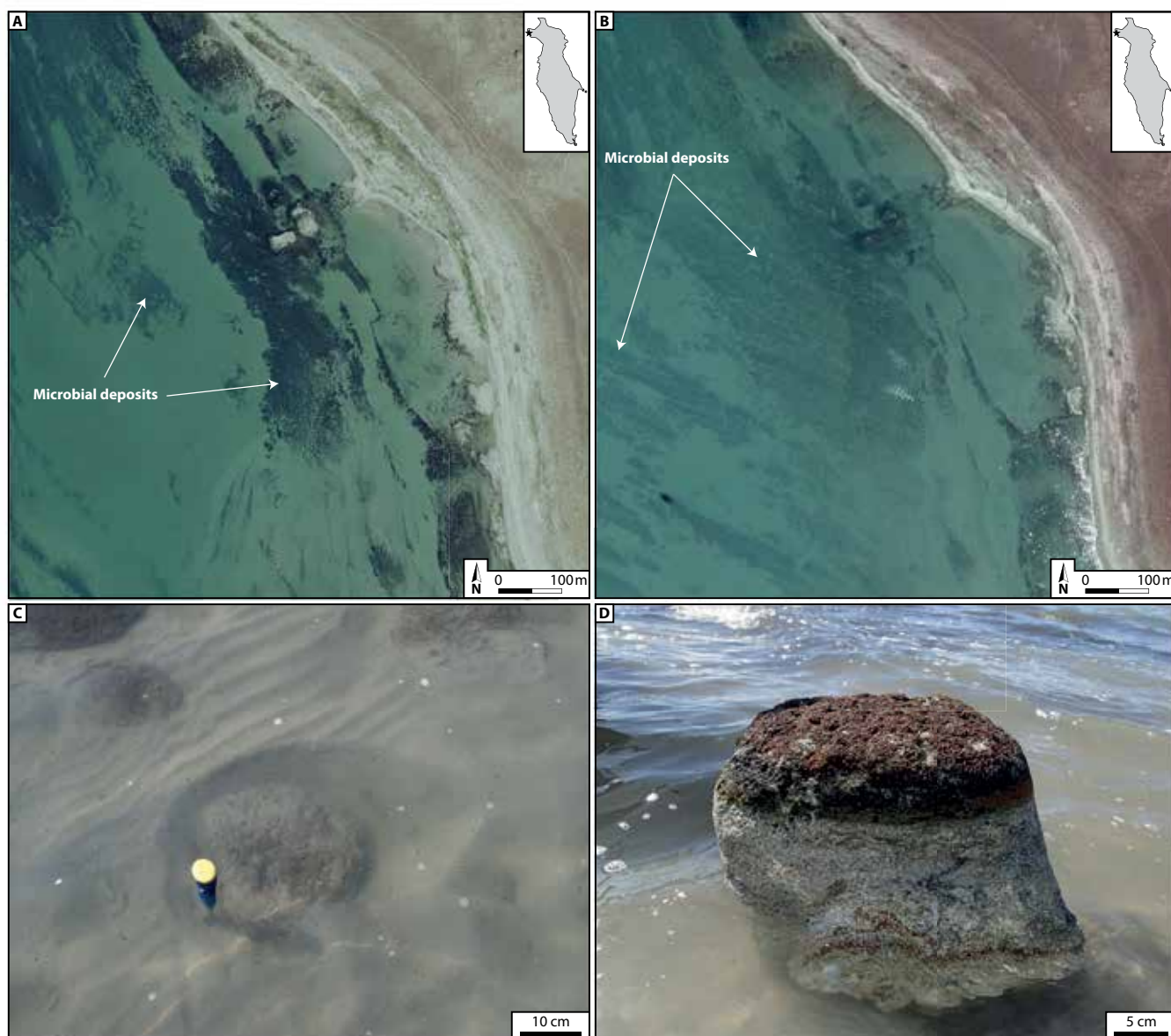


Figure 6: Illustrations of sediment removal. (A) Typical aerial/satellite images of NW Antelope Island (since 1950) with abundant microbial deposits (2014 NAIP 1 Meter Orthophotography). (B) The same area as shown in panel A showing the burial of microbial deposits in ooid sands (Digitalglobe® images through the Garmin Birdseye software; exact date unknown but probably ca. 2013). (C) and (D) depict a microbial structure that is partially buried in the ooid sand; the outcropping part (C; 3 cm high) is the only visible part; after removal from the surrounding sediment, the structure is 40 cm high (D) and the base of the column shows the attachment to an indurated substrate.

Biogeosciences Discuss., doi:10.5194/bg-2015-647, 2016
 Manuscript under review for journal Biogeosciences
 Published: 11 March 2016
 © Author(s) 2016. CC-BY 3.0 License.

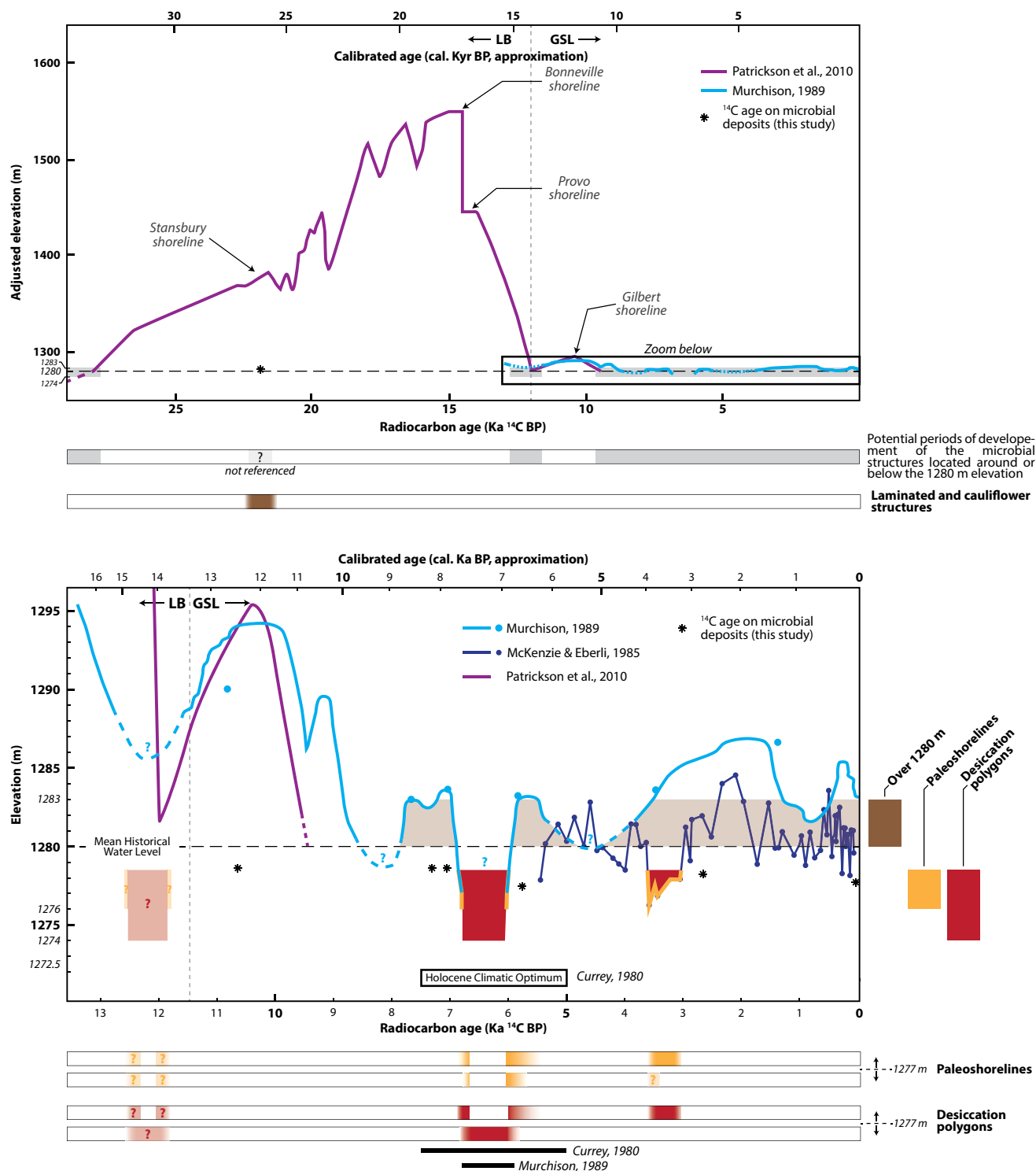


Figure 7: Reconstitution curve of the water level at Lake Bonneville and the Great Salt Lake showing potential periods of formation of the fossil microbial structures (brown), paleoshorelines (yellow) and desiccation polygons (red).

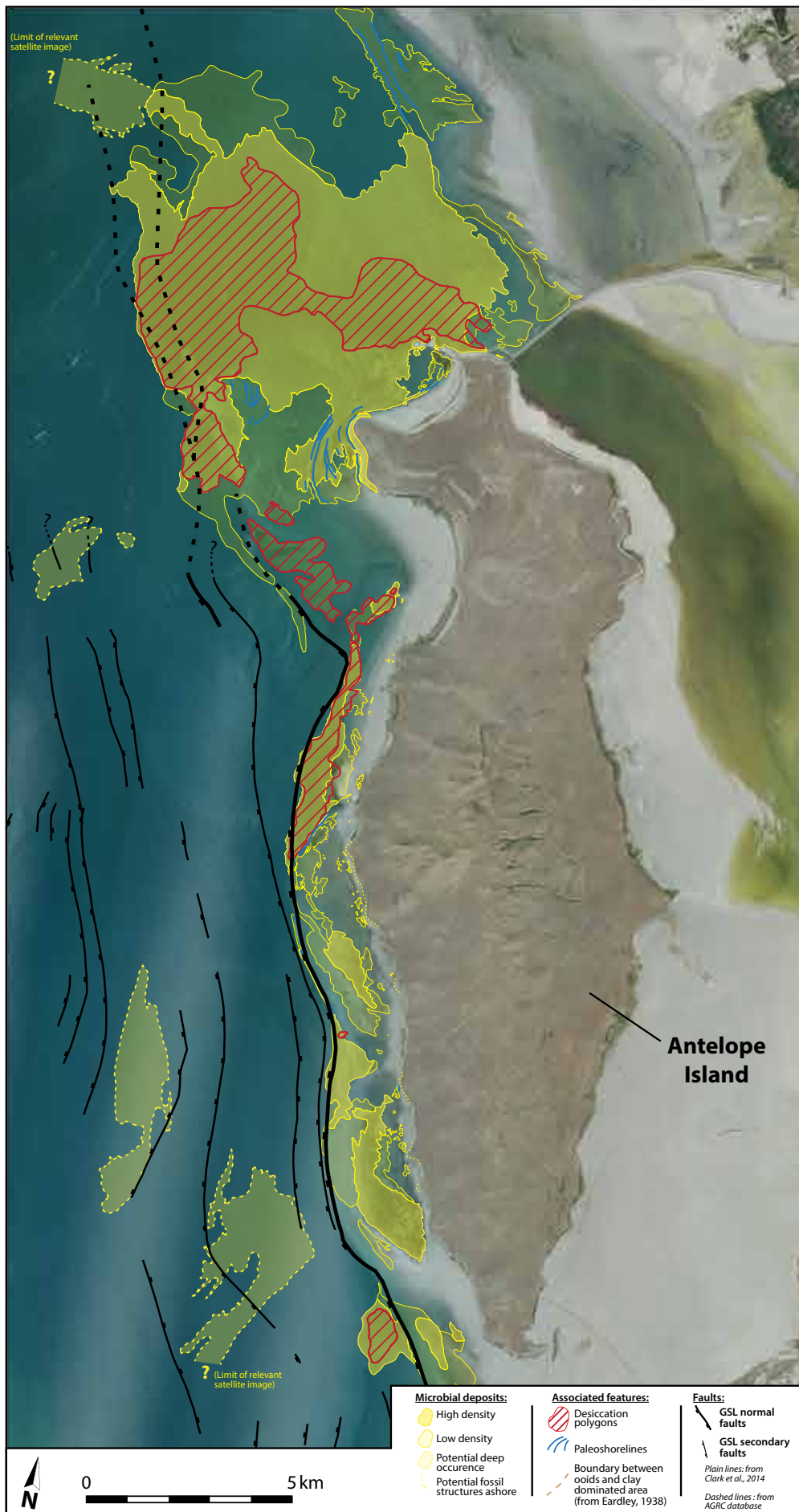


Fig. S1 Detailed distribution and organization of the microbial deposits and sedimentary structures at the eastern margin of Antelope Island, Great Salt Lake, Utah, USA.

2^{ème} sous-partie : échelle locale, influence des dépôts gravitaires sur le développement des structures microbiennes au nord-ouest d'Antelope Island

Cette seconde sous-partie fait l'objet d'un article soumis à la revue *Sedimentary Geology* :

«Influence of a gravity flow on the development of lacustrine microbial deposits, Great Salt Lake, USA»

Après avoir défini précédemment les facteurs impliqués sur la distribution des structures microbiennes à large échelle, cette seconde sous-partie se propose d'en examiner la distribution plus localement. Une cartographie à haute résolution de la marge ouest de Buffalo Point (le relief situé entre les baies White Rock et Bridger, au nord-ouest d'Antelope Island) a dévoilé la présence d'une forte concentration de dépôts microbiens organisés en un lobe s'étendant selon un axe proximal-distal. Ce dernier contraste avec les géométries faites d'alignements, parallèles au trait de côte, décrites précédemment sur la marge. Les investigations sur le terrain ont révélé que les dépôts microbiens recouvraient un conglomérat composé de blocs métriques, formant ce lobe ; les dépôts microbiens ne faisant que mimer et recouvrir cette géométrie.

La présence inhabituelle de ce conglomérat dans ce secteur nous a conduits à :

- (1) définir les modalités de sa mise en place le long de la marge,
- (2) estimer sa période de dépôt,
- (3) proposer des facteurs initiateurs au dépôt de ce conglomérat,
- (4) illustrer l'influence de ce conglomérat sur la distribution des structures microbiennes dans ce secteur.

Synthèse de l'article

La cartographie de la distribution des édifices microbiens le long de la marge ouest de Buffalo Point a mis en évidence une zone de forte densité de structures de type cow-pie suivant une géométrie en lobe, s'étendant selon un axe proximal-distal. Les investigations menées sur le terrain ont révélé que ces structures s'étaient mises en place sur un conglomérat composé de blocs arrondis de quartzite cambrienne de taille variable (millimétrique à métrique) et mimaient la géométrie en lobe de ce dernier. Le conglomérat s'étend depuis le pied des pentes de Buffalo Point jusqu'à plus de 330 m de celui-ci, soit plus de 200 m au-delà de la ligne de rivage moyenne 1280 m. Cette ligne de rivage constitue habituellement la limite distale de présence des blocs de quartzite cambrienne, leur présence plus de 200 m au-delà apparaît dès lors inhabituelle. Le conglomérat est subdivisé en deux parties qui montrent une inégale qualité de préservation. La limite de séparation coïncide avec la ligne de rivage actuelle. Alors que la partie proximale proche de la pente ne montre que des blocs épars, la partie distale le plus souvent submergée montre une quantité plus importante de blocs, même si ces derniers sont le plus souvent recouverts par des structures microbiennes.

Les blocs composant ce conglomérat ne sont pas en place et ont donc été transportés jusqu'à leur position actuelle. Leur poids fréquemment supérieur à la tonne limite les processus capables de les transporter, qui plus est sur une surface sub-horizontale (pente de l'ordre de 1° depuis le pied de pente). Parmi ceux-ci, seuls les processus gravitaires apparaissent comme de potentiels bons candidats compte-tenu de la configuration de Buffalo Point (altitude réduite, faible bassin versant, absence de glaciers, etc.). Les chutes de pierre (i.e. avalanche) produisent des accumulations de blocs, souvent anguleux, qui restent au pied de la pente et ne peuvent donc pas être responsable de la formation du lobe conglomératique. La distance et le transport de ce conglomérat sur une surface sub-horizontale, ainsi que la forme en lobe du dépôt traduisent plutôt un écoulement gravitaire riche en eau soit par le biais de coulées de débris (debris flow), soit d'écoulements de densités hyperconcentrés (hyperconcentrated density flow). Bien que ces deux événements gravitaires puissent avoir lieu en conditions subaériennes ou subaquatiques, seul un écoulement en conditions subaquatiques (au moins majoritairement) a pu permettre le transport des blocs de quartzite sur une surface sub-horizontale. Cette condition requiert un niveau du lac beaucoup plus important que dans la configuration actuelle, limitant ainsi la période durant laquelle a pu avoir lieu l'écoulement. La période Grand Lac Salé,

perdurant depuis 12 ka BP, constitue une période de bas niveau du lac et n'a donc pas pu fournir les conditions adéquates pour le dépôt du lobe conglomératique, même pendant la période Gilbert qui ne représente qu'une quinzaine de mètres d'élévation. En revanche, le niveau du lac a été beaucoup plus élevé lors de la phase Bonneville (30-12,5 ka BP), et constitue donc la période la plus probable pour la mise en place de ce conglomérat. L'estimation minimale de mise en place est confirmée par l'observation de la terrasse Gilbert (ca. 10,5 ka BP) qui scelle et recouvre le conglomérat. Il est possible d'affiner l'âge de mise en place de ce conglomérat en prenant en compte l'absence des microbialites datés de 21,3 ka BP dans la partie proximale du lobe (au niveau de la côte), alors que ces dernières y abondent aux zones alentours. Leur absence sur le rivage au niveau du lobe traduit vraisemblablement une érosion, une incorporation et un transport, réduisant ainsi sa période potentielle de mise en place du conglomérat entre 21 et 12 ka BP. Sur cette base, il a été possible de proposer des facteurs responsables du déclenchement de cet événement gravitaire. Un épisode climatique marqué par des pluies intenses entre 28 et 14 ka BP a pu être à l'origine de la déstabilisation des sédiments sur la pente et générer l'écoulement. Cela ne peut se produire que si l'écoulement débute de manière subaérienne en haut de pente, mais que l'essentiel de l'écoulement reste subaquatique, impliquant une élévation importante du niveau lac, mais pas un recouvrement total du relief. Deux autres facteurs déclencheurs, potentiellement liés, apparaissent plus probables : (1) d'une part la vidange catastrophique du lac Bonneville, responsable d'une chute brutale du niveau du lac de plus de 110 m ayant entraîné une chute brutale de la pression de pore dans le sédiment, et (2) d'autre part des séismes, la période 21-12 ka BP ayant été sismiquement très active. Pour ce dernier facteur, une faille active majeure passe à moins de 5 km de la zone où a eu lieu l'écoulement. Les séismes qu'elle génère pouvant atteindre une magnitude de 7, ceux-ci sont suffisants pour engendrer une déstabilisation des sédiments et entraîner l'écoulement.

Parmi les questions posées, il reste celle de l'impact de la mise en place du debris flow sur le développement des structures microbiennes. Au niveau de Buffalo Point, les structures microbiennes s'organisent généralement en alignements successifs parallèles au trait de côte. Ces structures passent de structures de type cow-pie dans la zone de rivage, à des structures en dômes et colonnes lorsque la profondeur d'eau augmente. Cette observation souligne un contrôle de l'accommodation sur la morphologie des structures. Cependant, les structures microbiennes présentent une tout autre organisation au niveau du conglomérat, celles-ci mimant la forme en lobe du conglomérat. Le lobe

conglomératique est recouvert de structure de type cow-pie, à une distance de la ligne de rivage ou latéralement abondent les dômes et colonnes. La présence de ce conglomérat semble donc impacter significativement la distribution et le type de structures microbiennes dans ce secteur. Les blocs composant le conglomérat constituent des points de nucléation stables favorisant le développement pérenne des structures microbiennes, et induisant une forte densité de ces structures localement. Le relief généré par le conglomérat provoque une réduction locale de l'espace d'accommodation favorisant une croissance latérale préférentielle des structures et le développement des structures de type cow-pie. Ce développement contraste avec les alentours du conglomérat où une croissance préférentielle en dômes et colonnes est favorisée par un espace d'accommodation supérieur.

À l'échelle locale, d'autres facteurs influençant la distribution des structures microbiennes viennent se surimposer aux facteurs à large échelle. Ce cas d'étude a mis en évidence le rôle des dépôts gravitaires sur la distribution des édifices microbiens, mais également sur leur fabrication. Des dépôts gravitaires sont fréquemment observés le long de marges continentales fossiles et sont parfois associés à des structures microbiennes. Néanmoins, la grande taille de ces objets rend difficile l'accès aux mécanismes de mise en place. Le système sédimentaire étudié ici est de taille restreinte et offre ainsi un accès à la structure dans son intégralité permettant de contraindre les mécanismes de mise en place du dépôt gravitaire et du développement des structures microbiennes.

Influence of gravity flow on the development of lacustrine microbial deposits, Great Salt Lake, Utah, USA

Anthony Bouton ^{a*}, Emmanuelle Vennin ^a, Thierry Mulder ^b, Aurélie Pace ^c, Raphaël Bourillot ^c, Christophe Thomazo ^a, Arnaud Brayard ^a, Tomasz Goslar ^{d,e}, Jean-François Buoncristiani ^a, Guy Désaubliaux ^f, and Pieter T. Visscher ^g

^a Université de Bourgogne Franche-Comté, Laboratoire Biogéosciences UMR 6282 UBFC/CNRS, 6 boulevard Gabriel, Dijon 21000, France

^b Université de Bordeaux, UMR CNRS 5805 EPOC, Allée Geoffroy Saint-Hilaire, 33 615, Pessac CEDEX, France

^c Université de Bordeaux, Ensegid, Bordeaux INP , EA 4592 Géoressources & Environnement, 1 Allée Daguin, 33607 Pessac, France

^d Adam Mickiewicz University, Faculty of Physics, Poznań, Poland

^e Poznań Radiocarbon Laboratory, Foundation of the Adam Mickiewicz University, Poznań, Poland

^f GDF Suez, Exploration Production International, 1 place Samuel de Champlain, Faubourg de l'Arche, 92930 Paris La Défense Cedex, France

^g Department of Marine Sciences, University of Connecticut, 1080 Shennecossett Road, Groton, CT 06340, USA

Corresponding author: anthony.bouton@u-bourgogne.fr

Keywords: microbialites, gravity flow, controlling factors, lacustrine, Great Salt Lake

Abstract

The Great Salt Lake, Utah, USA is a shallow, hypersaline, intracontinental lake hosting extensive microbial deposits. At a large spatial scale, the distribution of these deposits is driven by environmental and geodynamical factors (i.e. water-level fluctuations and a fault-related framework). A detailed mapping of the Buffalo Point area, in the north-western part of Antelope Island, indicates the presence of an anomalous concentration of microbial deposits dated ca. 5.8 ka BP and distributed along a lobe-shaped geometry. This uncommon microbial deposit geometry results from an extensive colonization of a conglomerate substrate exhibiting an accumulation of m-sized rounded Cambrian quartzite boulders. We suggest that this conglomerate substrate provides a stable nucleation point that promotes the development and preservation of the lobe-shaped microbial deposits. Microbial deposits may also have protected the conglomerate substrate from erosional processes and thereby increased the preservation potential of the lobe-shaped structure. Based on the characteristics of the conglomerate (e.g. grain size, texture) and its location (i.e. 200 m beyond the average shoreline), this lobe-shaped structure likely results from subaqueous debris or a hyperconcentrated density flow that transports sedimentary material from the Buffalo Point slopes downward to the shore. We estimate the age of the conglomerate deposition to be between 21 and 12 ka BP. The initiation of the flow may have been triggered by various mechanisms, but the existence of a major active normal fault in the vicinity of these deposits suggests that an earthquake could have destabilized the accumulated sediments and resulted in conglomerate emplacement. The catastrophic 15 ka BP Bonneville Flood, which led to a drop in the lake level (approximately 110 m), may also provide an explanation for the initiation of the flow.

1. Introduction

Investigations of modern and ancient microbialites have significantly increased in the last decades following the discovery of major petroleum reservoirs associated with offshore deposits of lacustrine microbialites in Brazil and Angola (“pre-salt” deposits). These microbialites were deposited during the Early Cretaceous in an active rift setting which led to the opening of the South Atlantic Ocean (Buckley *et al.*, 2015; Chidsey *et al.*, 2015). Research on modern analogues aims to better understand the development of these relict microbial deposits and to predict their distribution. Several of these investigations have been conducted in the Great Salt Lake, Utah, USA (e.g. Baskin *et al.*, 2011, 2012, 2013, Chidsey *et al.*, 2015, Della Porta, 2015), which shares numerous characteristics with the pre-salt systems (e.g. significant lacustrine microbial deposits and an active extensional framework). The large-scale distribution of the microbial deposits within the Great Salt Lake has been studied within the context of tectonics (e.g. Colman *et al.*, 2002; Baskin *et al.*, 2011, 2012; Bouton *et al.*, 2016) and climate-driven fluctuations of the lake level (Bouton *et al.*, 2016). In contrast, the high-resolution variations of the sedimentary features associated with the microbialites are still under-investigated.

In this paper, we report the presence of an uncommon conglomeratic structure along the north-western margin of Antelope Island, which controls the local distribution of the microbial deposits by supporting their development. We discuss the influence of substrate on the development and distribution of microbial deposits and, in turn, the role of microbialites in the preservation of fossil sedimentary structures. The slope-related depositional environment of this conglomerate highlights the influence of extensional margins in the distribution of lacustrine microbialites.

2. Geological context

This study concentrates on the north-western part of Antelope Island (NW AI), the major island of the Great Salt Lake (GSL). NW AI is composed of two embayments comprising ooid sands bays separated by a relief called Buffalo Point (Fig. 1). The culminating height of Buffalo Point is 1455 m above sea level (all the following elevations are given in metres above sea level), corresponding to a 175 m relief above the average water level of the GSL (currently at 1280 m). Ancient shorelines, identified by Gilbert’s pioneering study (1890), are easily recognizable in the landscape by terraces

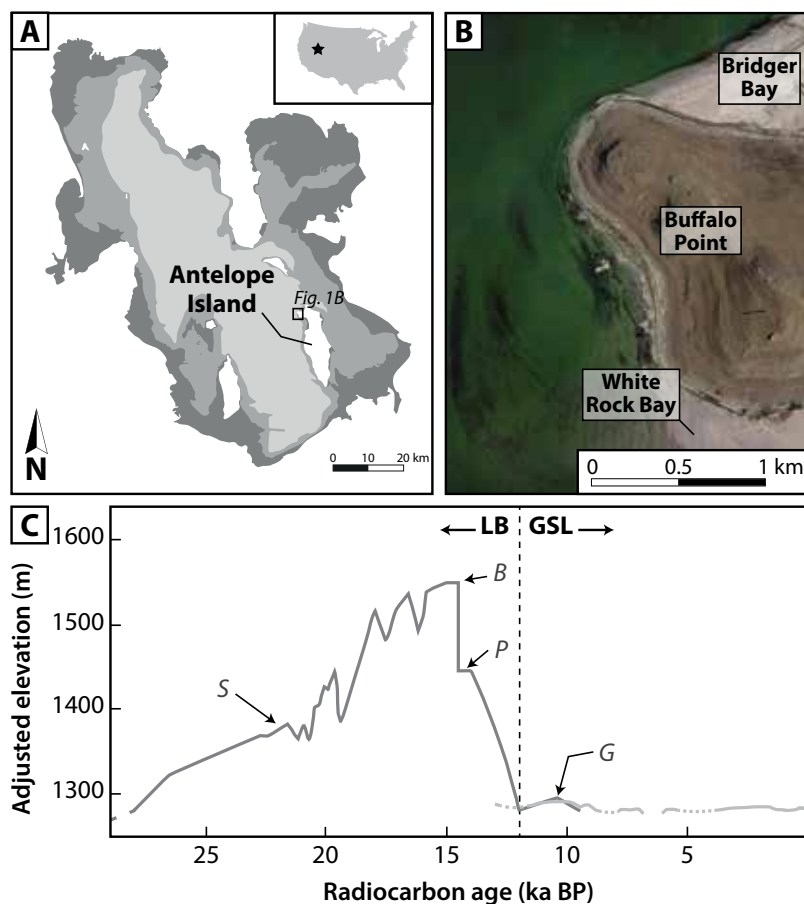


Figure 1. Geographic and hydrologic contexts. (A) Map of the Great Salt Lake, Utah, USA, showing the major water level: historical low water level (ca. 1277 m, light grey), historical high water level (ca. 1284 m, dark grey) and historical average water level (ca. 1280 m, medium grey; after Currey *et al.*, 1984). (B) Aerial image of the north-western part of Antelope Island (star symbol in Fig. 1A; Google Earth Image). (C) Evolution of the water level in Lake Bonneville (LB), from ca. 30 ka BP to ca. 12 ka BP, and the Great Salt Lake (GSL) since ca. 12 ka BP (modified after Patrickson *et al.*, 2010, dark grey curve and Murchison, 1989, light grey curve). S, B, P, G: superposed terrace names: S: Stansbury; B: Bonneville; P: Provo; G: Gilbert. The elevation is given in metres above sea level (m) after adjustment from the isostatic rebound.

and directly reflect the main lake water level variations. Four major terraces (Stansbury, Bonneville, Provo and Gilbert, in chronological order) record the long lake history, starting 30 ka BP ago with the Lake Bonneville (LB) phase, followed by the GSL phase (since 12 ka BP), but only two are visible at Buffalo Point (Fig. 1; Oviatt *et al.*, 1992). The oldest, Stansbury terrace, lies at ca. 1350–1360 m and formed during the Stansbury Oscillation (ca. 21 ka BP; Oviatt, 2015), i.e. during the rise phase of LB (Fig. 1). The Bonneville terrace, corresponding to the maximal highstand of LB (1552 m; ca. 15 ka BP; Oviatt, 1997) is not present at Buffalo Point. Subsequent to the catastrophic Bonneville Flood (Malde, 1968), the Provo terrace developed at ca. 1444 m between ca. 15 and 12.5 ka BP (Oviatt, 2015). However, this terrace is now set at ca. 1480 m in Antelope Island as a consequence of an isostatic rebound (Bills *et al.*, 2002), and cannot be seen in Buffalo Point. The GSL phase started ca. 12 ka BP after the post-Provo regression and established close to or slightly below the modern GSL level (ca. 1280 m; Oviatt *et al.*, 1992). A short rise in the lake level occurred between 10.9 and 10.3 ka BP and is recorded in the landscape by the Gilbert terrace at ca. 1295–1305 m (Oviatt *et al.*, 1992). The lake level stabilized around 1280 m since 10.3 ka BP with fluctuations limited to ca. 10 m (Murchison, 1989).

3. Materials & methods

Field investigations were performed during three campaigns in May 2013, October 2013 and November 2015. A detailed mapping of the NW AI sedimentary system was carried out using GPS (Garmin eTrex 30 and 20). The facies, petrography and a description of the sedimentary structure of the exposed surfaces were completed with digging (using a shovel) and coring (using 10 cm diameter PVC and 5 cm diameter PMMA core liners) all along the NW AI margin. A detailed sampling was also carried out. This database was increased with aerial images obtained from the Utah Automated Geographic Reference Center (2014 NAIP 1 Metre Orthophotography) and Google Earth Pro 7.1.2.

The term microbial deposit is used here when both microbial mats and microbialites were considered. Microbial mats are organo-sedimentary systems consisting of diverse microbial communities embedded in an organic biofilm matrix (Stal *et al.*, 1985; Decho, 2000; Baumgartner *et al.*, 2009; Bouton *et al.*, 2015). Lithified (i.e., mineralized) microbial mats form microbialites, which may be subsequently preserved in the rock record (Dupraz *et al.*, 2009).

The shoreline, which forms the boundary between the lake and the land, is therefore spatially shifted to follow the changes in lake level (Oviatt, 2014). The 1280 m shoreline, corresponding to the GSL mean water level, is considered as the reference shoreline in this study. The shore is considered as the land along the edge of the lake and is thus an emersed area.

Three radiocarbon ages were determined: one from a wood fragment and two from microbialites sampled at Buffalo Point. The samples were prepared in the Poznań Radiocarbon Laboratory and analysed with the ^{14}C AMS spectrometer at the Adam Mickiewicz University in Poznań, Poland (Goslar *et al.*, 2004). Non-calibrated ages (given in ka BP) were used in this paper in order to be consistent with the ages obtained from the literature, especially older studies. Two cosmogenic ages (^{10}Be ; from Licciardi *et al.*, 2004) were used and given in ka, combined with an estimation of their equivalence in non-calibrated radiocarbon ages in brackets.

4. Results

4.1. Prevailing sedimentary distribution

The western part of Buffalo Point exhibits a concave profile facing the GSL and displays a land-to-lake zonation of the facies (Fig. 2). This profile displays a smooth geomorphology with steep slopes averaging 25° , extending to a maximum of ca. 44° . Buffalo Point is a relief structured by a Cambrian quartzite substrate (Tintic Quartzite Fm., Figs. 2A to 2C; Doelling *et al.*, 1990). It is characterized by highly fractured, fine- to coarse-grained quartzite with local intercalations of quartz pebble (conglomeratic) layers (Figs. 2B and 2C). The footslope is located ca. 1285 m at the onset of a sub-horizontal area (slopes quickly reaching ca. 1°) corresponding to the shore domain and extending to the lake (Fig. 2A). Cambrian quartzite boulders are prevalent in this shore domain and form a coastal bar at the 1280 m shoreline (Figs. 2D and 2E). The boulder shape varies from sub-angular at the footslope to rounded at the 1280 m shoreline. Additionally, boulders are locally overlapped by sand ridges composed of non-cemented ooids parallel to the shoreline (Figs. 2E and 2F). Driftwood is frequently found on the ooid sand ridges. On the emersed shore close to the 1280 m shoreline, ooid sands are often associated with metre- to multi-metre sized tilted blocks of microconglomerates composed of quartz grains. The ooid sands become prevalent lakeward of the 1280 m shoreline, where they overlie dark green to dark grey clays (Figs. 2E and 2F).

Extensive microbial deposits proliferate along NW AI and cover more than 90 km² (Bouton *et al.*, 2016). They extend from the shore domain to more than 10 km into the lake, between 1283 m and 1272.5 m. They are pervasive below 1280 m (i.e. submersed), scarce above 1280 m, and disappear above 1283 m. The microbial macrofabric evolves along a shore-to-lake transect (Figs. 2E-2H and 3), aligned parallel to the coastline (interpreted as palaeoshorelines) or associated with polygonal networks (former interpreted as palaeoshorelines) and desiccation polygons) (Fig. 3A; Bouton *et al.*, 2016). Above 1280 m, microbial deposits are principally represented by fossil laminated crusts and cauliflower structures (Fig. 2H), with early phases dated ca. 21.9 ka BP (Poz-77888; Table 1). They drape in place Cambrian quartzite and blocks of cemented conglomerates. Below 1280 m, semi-lithified to non-lithified cow-pie structures prevail lakeward in deeper water, frequently forming an extended flat of coalescing structures (with a thickness ranging from 2 to 30 cm) : the width of individual structures spans several dm to one metre, while merging structures extend tens to

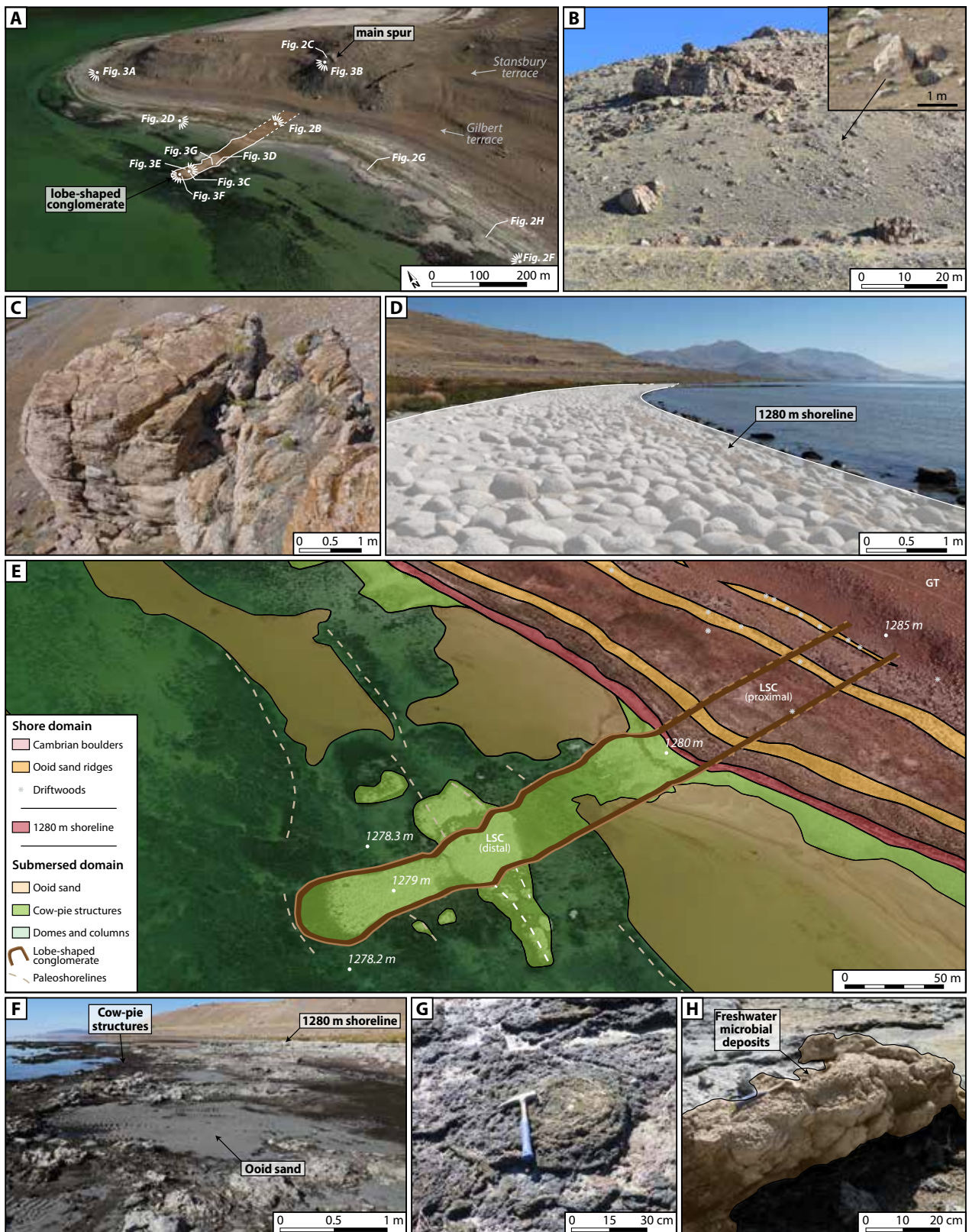


Figure 2. Illustrations of the Buffalo Point slopes and shore area: (A) 3D view of Buffalo Point illustrating the geomorphology, location and extension of the spur comprised of Cambrian quartzite, and lobe-shaped conglomerate. The locations of the pictures shown in Figs. 2 and 3 are indicated. (B) Main spur of Buffalo Point. Metric to multi-metric sized sub-angular blocks (see detailed picture) have accumulated along the slope downward from the spur, suggesting recent erosion. (C) Outcrop of Cambrian quartzite presenting a significant degree of fracturing and erosion. (D) Picture of the 1280 m shoreline composed of multi-dm to m-sized rounded Cambrian quartzite boulders. This shoreline corresponds to the average water elevation of the Great Salt Lake since its formation 12 ka BP ago. (E) Facies zonation of the shore domain separating a predominantly emerged area from a submersed area. The 1280 m shoreline is composed of Cambrian quartzite boulders. The emerged proximal area extending from the Gilbert terrace (GT) to the shoreline is characterized

by angular erratic Cambrian boulders and blocks embedded in vegetation and successive ooid sand ridges associated with driftwoods. The submersed distal area shows microbial deposits (cow-pie structures, domes and columns) and ooid sands. This gradient is cross-cut by a lobe-shaped conglomerate (LSC), which is better preserved in the distal area. The shore presents a concave profile in the vicinity of the lobe-shaped conglomerate. The lobe-shaped conglomerate and shoreline area are characterized by cow-pie microbial structures. The surrounding areas are characterized by the presence of domes and columns. Palaeoshorelines are also reported. (F) Picture of the shore area located lakeward from the 1280 m shoreline in a low water level configuration (September 2013). Ooid sands marked by ripples are prevalent in this area and are frequently associated and encrusted with cow-pie structures. (G) Details for the cow-pie macrofabrics located in the shore area. (H) Tilted block of cemented microconglomerates inherited from a fossil palaeoshoreline observed on the shore. This block is covered on its edge by laminated and cauliflower structures.

hundreds of metres (Figs. 2F and 2G). The cow-pie structures transition into domes and columns (from decimetres to decametres in width and height; Baskin *et al.*, 2013; Wurtsbaugh, pers. comm.) lakeward in deeper environments. Most of these microbial deposits are rooted in or cap indurated to semi-indurated substrates composed of Cambrian quartzite boulders or microconglomerates in the shore domain (Fig. 2H). Below the mean 1280 m shoreline level, they cap cemented ooid grainstones and fossilize the ripples (Fig. 2F).

4.2. Unusual conglomerate and associated microbial deposits

Although Buffalo Point is characterized by a smooth profile, several rocky spurs are obvious. The main spur (41°2'10"N–112°16'16"W) forms a positive relief at ca. 1360 m, (i.e. at a same elevation as the Stansbury terrace; Fig. 2A), which is ca. 50 m wide and 30 m high. Downslope from the spur, the Gilbert terrace is present between 1295 and 1305 m. The Gilbert terrace forms a ca. 40 m wide area, with flatter slopes (ca. 14°) than those extending between the Stansbury and Gilbert terraces (ca. 30° average; Fig. 2A). Sub-angular blocks, up to several metres in diameter, have accumulated along and at the foot of the steeper slopes (Figs. 2B). The sub-angular shape suggests that these blocks recently eroded from the main spur. In contrast, the blocks observed at the 1280 m shoreline have rounded shapes, indicating long intervals of exposition to erosional processes (Fig. 2D).

Downward from Buffalo Point's main spur, a conglomerate dominated by multiple-decimetres to metre sized Cambrian boulders is deposited lakeward from the 1280 m shoreline (Figs. 2E, 3B and 3C). The boulders comprised in the conglomerate are typically round in shape, similar to those observed at the 1280 m shoreline (Fig. 2D). The conglomerate forms an elongated 50 m wide lobe-shaped morphology, extending over 330 m from the footslope to the lake, and is arranged in the



Figure 3. Illustrations of the microbial deposits and lobe-shaped conglomerate: (A) Successive alignments of microbial deposits parallel to the coastline (palaeoshorelines) and polygonal networks (proof of old desiccation polygons). (B) View of the lobe-shaped conglomerate from Stansbury terrace in November 2015. The low water level configuration is responsible for the emersion of part of the distal conglomerate, which is covered by microbial deposits and cross-cut by successive palaeoshorelines. (C) View from the distal part of the lobe-shaped conglomerate toward Buffalo Point (November 2015). The flat is entirely covered by cow-pie structures with few exposed Cambrian quartzite boulders taller than the mean conglomerate (in red). (D) Close-up view of a mineralizing cow-pie structure (September 2013). The upper white part is purely mineralized while the dark brown colour indicates an active microbial mat. (E) Close-up view of a Cambrian boulder, which is partly exposed (in red). This boulder is encrusted by a mineralizing cow-pie microbial structure. (G) View of the distal end of the lobe-shaped conglomerate toward the lake with two distinct microbial macrofabrics: cow-pie structures in a proximal position covering the lobe-shape conglomerate, and domes and columns distally.

landward proximal and lakeward distal parts (Figs. 2E and 3B). The proximal part is located between the footslope and the 1280 m shoreline. The limits of this structure are unclear and, consequently, its extent is difficult to map accurately. This area is covered by sub-angular to angular Cambrian boulders. The shore forms an easily recognizable overhang in contrast to the general concave profile of the shoreline and is underlined by the vegetation (Fig. 2A). While the distance between the footslope and the 1280 m shoreline at Buffalo Point is usually ca. 80 m, it increases to 130 m in the lobe area, forming a ca. 50 m extension over the lake. Here, the conglomerate is overlapped by non-cemented ooid sand ridges parallel to the shoreline as well as driftwood accumulations (Fig. 2E). The distal part extends from the 1280 m shoreline to more than 175 m into the lake. The conglomerate displays a relief of ca. 70 cm above the adjacent lake bottom, but its total thickness is unknown. From the surface to a depth of approximately 50 cm deep into the conglomerate, the inter-boulder space is filled by interlayered ooid sands, microconglomerates (mostly quartz grains) and microbial crusts. A wood fragment ca. 5.8 ka BP (Poz-78049; Table 1) was collected 30 cm below the lake floor. The fragment was covered by a laminated microbial crust, which was also dated at ca. 5.8 ka BP (Poz-77 886; Table 1). Locally, the conglomerate overlies, with an erosive contact, dark green to dark grey clay layers.

The lobe-shaped conglomerate is covered by extended microbial deposits (Figs. 2E and 3C), which differ in their distribution, and macrofabrics from the surrounding structures (Fig. 2E). Microbial deposits are only preserved in the distal part of the lobe, where they encrust the conglomeratic boulders. These deposits exhibit a cow-pie macrofabric composed of coalescing structures, forming a flat with local reliefs where the blocks are taller than the mean conglomerate elevation (Figs. 3C and 3D). The flat developed above the lobe-shaped conglomerate and shows a 200 m lakeward extension (Fig. 2E). The density of the microbial deposits associated with the lobe is higher than in the surrounding area and their thickness varies from several to more than 30 cm. Microbial deposits are also located within the conglomerate at a depth of at least 35 cm, showing cm-thick laminated crusts draping buried boulders. The cow-pie macrofabric forms linear belts that follow the isobaths,

Table 1. Radiocarbon ages acquired for this paper. See materials and methods section for details

Lab. number	¹⁴ C age BP	¹⁴ C error	Material	Locality
Poz-78049	5,770	40	Wood	NW Antelope Island
Poz-77886	5,780	40	Microbialites	NW Antelope Island
Poz-77888	21,900	120	Microbialites	NW Antelope Island

commonly restricted to both the present shoreline as well as palaeoshorelines (Fig. 2E; Bouton *et al.*, 2016). Linear alignments of microbial deposits parallel to the shoreline are observed on both sides of the lobe-shaped conglomerate flat (Figs. 2E and 3B). At the edge of the lobe, the deposits overlap the Cambrian boulders and merge with the cow-pie structures of the flat. The microbial deposits found laterally to the lobe show dm to >2 m-wide domal and columnar macrofabrics (Fig. 3F). The thickness of these deposits increases with depth, reaching 70 cm in the vicinity of the distal part of the lobe. The upper limit of the structures extends to ca. 1279 m.

The surface of the domes and columns is often eroded, especially in the proximal area, revealing a circular organization of the microbial accretion and alternating thrombolitic and stromatolitic mesostructures. When the water level is sufficiently high, these structures are covered by a living microbial mat (1 to 20 mm thick) with a dark green to dark orange appearance (possibly dark brown when subject to emersion; Figs. 3C and 3D) which contrasts the light appearance of the ooid sands, making the structures easy to recognize in aerial images (Bouton *et al.*, 2016). The base of the columns usually roots into a semi-indurated surface such as cemented ooid sands (grainstones) or cemented microconglomerates.

5. Discussion

5.1. Conglomerate emplacement: a key to understanding the distribution of microbial deposits

The deposition of the lobe-shaped conglomerate is key to understanding the spatial distribution of the microbial deposits. In front of the spur, Cambrian boulders are found 200 m beyond their usual distal boundary (the 1280 m shoreline) forming the lobe-shaped conglomerate (Fig. 4A). The location and composition of this conglomerate is atypical along Buffalo Point because of the linear distribution of the boulders along the shorelines and terraces (Fig. 4A) and appear to have been displaced. The Cambrian boulders are possibly transported on the ca. 1° slope over a distance of 330 m. The weight of an individual boulder can exceed 1 tonne (m-sized boulder, mass density ca. 2.6 g.cm⁻³) and significant energy is required for this displacement. The transport of such conglomerates can be carried out through three main processes: (i) fluid (water) flow, (ii) ice flow and (iii) sediment

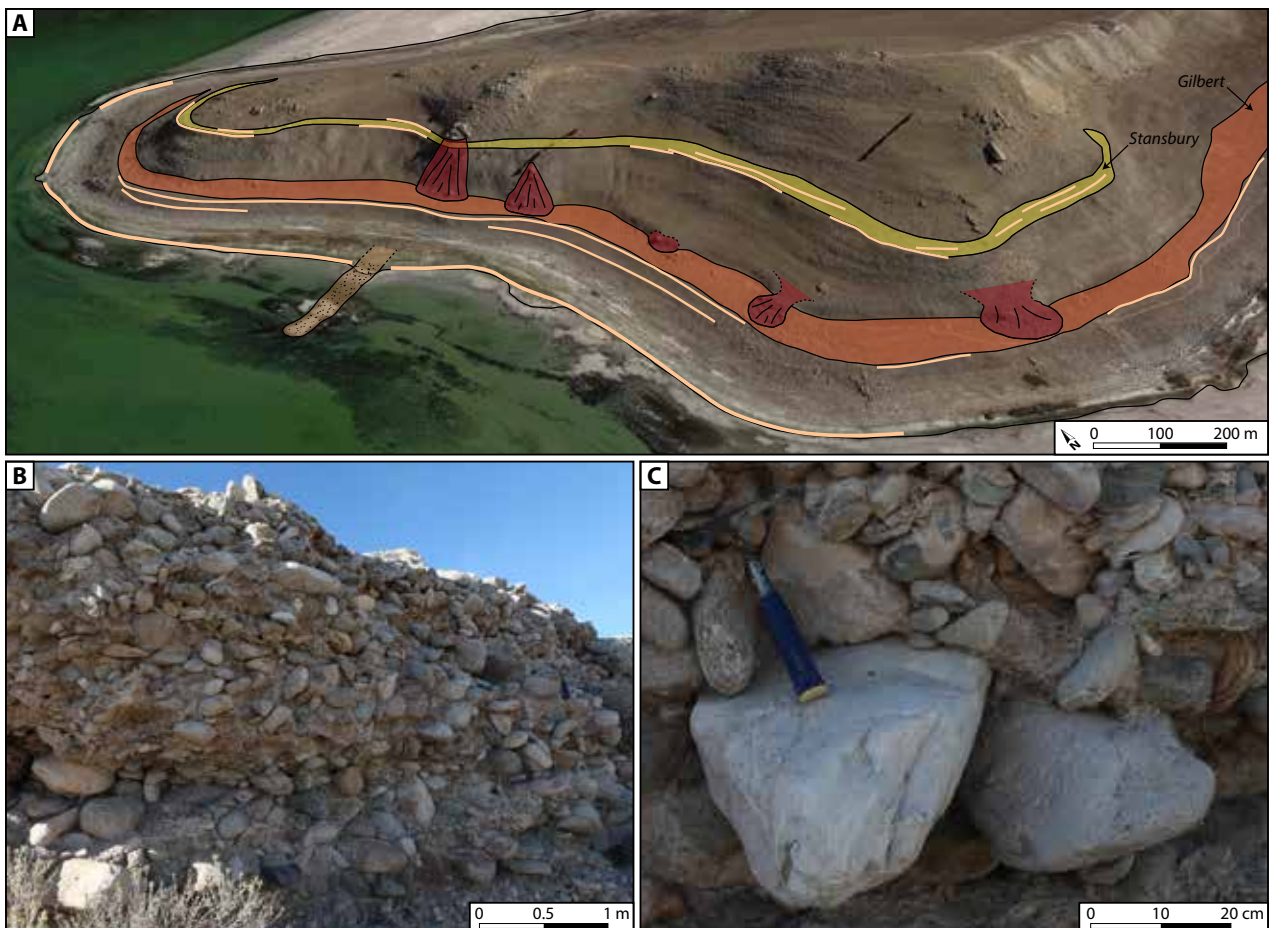


Figure 4. (A) 3D view of Buffalo Point showing the main terraces/palaeoshorelines observed: Gilbert (in dark orange) and Stansbury oscillations (in yellow). Rockfall fan accumulations (in red) are observed along the slope from the Stansbury to Gilbert terraces and the lobe-shaped conglomerate (in brown with black dots) cross-cut the recent palaeoshorelines. Boulders and blocks are also organized in a linear belt parallel to the topography (cream line) corresponding to the palaeoshorelines. (B) Picture of rounded gravels to boulders comprising a palaeoshoreline. Even if this palaeoshoreline does not belong to the four main ones, the grains are rounded by wave-cut processes. (C) Zoom on a massive boulder from the previous palaeoshoreline.

gravity flow (Boggs, 2009).

Fluid (water) flow includes both coastal and fluvial stream processes (Boggs, 2009). Coastal processes encompass waves, storms or coastal currents reworking of the grains. The remobilization of m-sized boulders would only occur during intense storms or tsunamis. However, at a large scale, deposits resulting from fluid flow would not form the observed elongate land-to-lake lobe morphology, but more likely conglomeratic belts that follow the topography parallel to the coast. At a small scale, the roundness of the blocks observed along the shore can be partly explained by these hydrodynamic processes. Stream processes could generate a downdip lobe-shaped morphology, especially where these terminate. However, no stream has been reported at Buffalo Point and the drainage basin able to feed the lobe is very limited ($< 0.3 \text{ km}^2$). Even under intense rain or snowmelt, a sporadic streamflow

at Buffalo Point is not enough to carry m-sized boulders on a sub-horizontal surface in this area.

Ice flows are effective transport mechanics for conglomerates. The LB phase coincided with the end of the Last Glacial Maximum in North America. Ice sheets were limited to Canada and north-eastern USA, even though several alpine glaciers were reported in the Wasatch and Uinta Mountains in Utah (Shakun, 2003). Shakun (2003) estimated the equilibrium-line altitude, i.e. the boundary between the accumulation and ablation zone, in the Wasatch front at ca. 2460 m, which indicates that alpine glaciers were eroding below this elevation making their presence below 2460 m only possible if fed by snow at higher elevations. Since Buffalo Point peaks at 1455 m and because it was submersed (see Oviatt, 2015, for the LB level reconstruction curve) during the two sea-level maxima of the Last Glacial Maximum ca. 21 ka (ca. 18 ka BP) and 17 ka (ca. 14 ka BP) (Licciardi *et al.*, 2004), a conglomerate deposition mediated by ice flows seems unlikely. In addition, streamflows and ice flows are unlikely to have supported the observed conglomerate because both of these processes tend to generate an organization within the boulder deposits. In streamflows or ablation moraines, boulders show a statistical upflow dip because they have been transported as individual clasts. In our deposits, no such fabric is observed in the organization of the boulders.

Sediment gravity processes constitute the third mechanism at the origin of the transport of boulders and deposition of conglomerates (Boggs, 2009). Sediment gravity can be divided into the rockfall of individual blocks or avalanches, and mass failures including slide and slumps and sediment gravity flows depending on the absence or presence of carrier fluids, respectively. When comparing the boulder accumulations, most seem to rest on the Gilbert terrace or directly on the recent shore domain. A single boulder accumulation extends beyond the 1280 m shoreline. All the boulders originated from the erosion of Cambrian Quartzite substrates. The boulders present at the footslope are similar to those observed in a scattered distribution on the slope (Fig. 2B) and are angular to sub-angular. The angularity of the boulders probably reflects the duration of their subaerial exposure. The boulder accumulations located at the footslope are then considered as rockfall resulting from the recent erosion of the spur which accumulate at the base. In contrast, the deposition 330 m from the footslope of the lobe-shaped conglomerate composed of rounded to sub-rounded boulders most likely did not result from rockfall processes and other transport mechanisms should be invoked. The transport of m-sized boulders on a sub-horizontal surface and a deposition as a lobe points to a water-

rich sediment gravity flow. Among such gravity flows, debris flow and hyperconcentrated density flow (grain flow) are capable of transporting m-sized boulders over large distances (Mulder and Alexander, 2001). The deposits (debrites) associated with the debris and hyperconcentrated density flows frequently have a lobe-shaped morphology (Mulder and Alexander, 2001), especially when deposition occurs “en masse” (freezing mechanism of Middleton and Hampton, 1973; Lowe, 1979, 1982). The flows consist of both a mixture of various-sized clasts (sedimentary material including grains and matrices) and fluids incorporating a wide range of grain sizes, from clays to boulders (Mulder and Alexander, 2001). Debris flows are cohesive flows in which clast support is due to the strength of the fine-grained matrix, while hyperconcentrated density flows are non-cohesive and clast support is allowed by grain-to-grain collision generating dispersive pressures (Nardin *et al.*, 1971). Hyperconcentrated flow deposits do not show any sedimentary structures. Debrites can show a crude grading and, in particular, the presence of large rafted clasts. The fabric is typically crude but never as well-developed as in sediment-laden flows where clasts are transported as individual particles. Our investigation focused on the upper part (0.5 m deep pit) of the conglomerate because the lower part was buried and below the lake level, making observations difficult. The current upper inter-boulder space, ranging from the surface down to a depth of 0.5 m, is composed of ooid sands, microconglomerates and microbial crusts corresponding to the present GSL nearshore sediments (Fig. 2E). The original fine-grained fraction that was present at the deposition of the conglomerate was not found and was probably removed by waves and currents based on the present nearshore location of the conglomerate. The distinction between debris flows and hyperconcentrated density flows that requires the analysis of the internal structure of the deposits and particularly the presence or the absence of a matrix is therefore difficult in this case. (Iverson, 1997; Mulder and Alexander, 2001).

Debris flows and hyperconcentrated density flows can be triggered either under subaerial or subaqueous conditions (e.g. Costa, 1988; Mulder and Alexander 2001; Sohn *et al.*, 2002). Under subaqueous conditions, the presence of a fluid layer wedge pinched at the base of the flow or the presence of a liquefied sole result in a reduction of the frictional forces between the flow and the substrate. This phenomenon reduces the flow viscosity and allows for a longer runout distance (hydroplaning of Mohrig *et al.*, 1998; Ilstad *et al.*, 2004). In contrast, frictional forces are concentrated at the front and sides of the flow in subaerial environments (Ilstad *et al.*, 2004). As a result, subaerial flows usually freeze when the slope is $< 9^\circ$, while subaqueous flows can travel over several hundreds

of kilometres on slopes $< 1^\circ$ (Mohrig *et al.*, 1998). At Buffalo Point, the Cambrian boulders were transported on a ca. 1° slope over a distance of 330 m after a vertical fall that is currently limited to 130 m. Because of the composition and distribution of the boulders and the elongated shape of the lobe deposit, interstitial fluid may have played an important part in flow transport, suggesting that the movement occurred preferentially under subaqueous conditions. However, a subaerial trigger cannot be totally excluded, but only if most of the transport was subaqueous. The absence of weathering of the boulders is also consistent with a subaquatic transport.

5.2. Estimation of the flow age

By combining sedimentological and geomorphological evidence to reconstruct the evolution of the GSL (e.g. Murchison, 1989) and LB (e.g. Oviatt, 2015), it is possible to estimate the age for the deposition of the lobe-shaped conglomerate. The water elevation remained close to 1280 m during most of the GSL phase. At this elevation, the flow might have been subaerial. Considering a subaqueous nature of the flow, transport of the m-sized boulders must have occurred during a period of higher water elevation. The Gilbert episode (between ca. 10.9 and 10.3 ka BP) supports a higher water level in GSL with the lake water surface reaching 1295 to 1297 m (i.e. 15 to 17 m above the mean water level; Oviatt, 2014). However, the lateral continuity of the Gilbert terrace without cuts and geomorphological irregularities in front of the lobe indicates that this terrace was not affected by the mass flows and therefore deposited after the conglomerate emplacement. The Gilbert terrace developed close to the slope-break, forming the toe of the slope and was partially sealed off the proximal lobe-shaped conglomerate (Fig. 4A). The development of this terrace and the landward migration of the shoreline are partly responsible for the poor record for the conglomerate in this area. In addition, the water elevation only reached 1297 m during the Gilbert episode, indicating that the flow might have been mostly subaerial, which seems unlikely considering the characteristics of the conglomerate. The environmental conditions during the GSL phase, even during the Gilbert terrace configuration, did not support the deposition of the lobe-shaped conglomerate. More likely, the flow occurred during a period of high water level, which prevailed during the LB phase (Fig. 1) between ca. 26 and 12 ka BP (Oviatt, 2015).

The older age can be estimated by the absence of the fossil laminated and cauliflower-shaped microbial deposits dated at ca. 21.9 ka BP found in the shore domain of the conglomerate, whereas these deposits are present in the adjacent area (Fig. 2H). The absence of microbial deposits in the flow pathway suggests that they have probably been removed during transport and were deposited further downstream. The age of the flow thus likely postdates ca. 21.9 ka BP.

Additional evidence to refine the deposition age of the conglomerate is provided by the morphology of the boulders. The roundness of the Cambrian quartzite boulders comprising the conglomerate suggests a pronounced erosion and alteration process. The boulders are made up of grains that are resistant to erosion (quartzite) and which need long-time exposure under water to acquire a rounded shape. The mechanical action of waves during the last 12 ka BP may be involved in the rounding of the 1280 m shoreline boulders, but cannot explain their transport over a long distance. The boulders forming the conglomerate present a similar roundness to those comprising the longstanding shorelines (Figs. 2D and 4A to 4C). However, due to the weight of the boulders and the lobe-shaped morphology of the conglomerate, transport from the 1280 m shoreline to the distal part of the lobe can be ruled out. Instead, the boulders probably originated from the Buffalo Point slopes. They were buried and capped by ca. 5.8 ka BP microbialites as shown by the presence of several microbial crusts interlayered with siliciclastic and carbonate sediments. Based on a study of the growth and expansion rates of 0.16 mm yr⁻¹ for microbialites in a Bahamian lagoon (Paull *et al.*, 1992), it can be assumed that the conglomerate was rapidly covered. Microbial deposits could possibly act as a protective coating from mechanical erosion, supporting the argument that the blocks were rounded prior to deposition. Moreover, the debris and/or hyperconcentrated density flows do not generate a strong erosion of the transported grains, especially when the distance is short. Instead, the degree of roundness is determined by processes at the source (Boggs, 2009). As the Cambrian Quartzite boulders cannot be associated with the recent GSL shorelines (including the Gilbert terrace), the boulders probably originate from an older, longstanding palaeoshoreline. During the LB history, three main palaeoshorelines (Stansbury, Bonneville and Provo) have established and preserved conglomerates with rounded boulders. The Provo and Bonneville palaeoshorelines developed at 1444 m and 1552 m respectively, but as a consequence of the isostatic rebound (Bills *et al.*, 2002), they are currently established at ca. 1480 m and 1590 m in Antelope Island (Bouton *et al.*, 2016). Since Buffalo Point only reaches 1455 m, these palaeoshorelines are not recorded in this area and can be excluded as an

initiation point for the flow. In conclusion, in the Buffalo Point area, the only longstanding preserved shoreline that can be considered as an appropriate candidate to have fed the debrite is the Stansbury shoreline which developed during the Stansbury Oscillation (ca. 21 ka BP; Oviatt, 2015). If so, the lobe-shaped conglomerate has to be younger than the Stansbury Oscillation and must have been deposited between 21 and 12 ka BP.

5.3. Triggering factor of the flow

Fluctuations in the LB water level were predominantly controlled by climate variations (e.g. Madsen *et al.*, 2001; Lyle *et al.*, 2012; Nishizawa *et al.*, 2013). The LB rise corresponds to a wet episode from 28 to 14 ka BP (Madsen *et al.*, 2001), most likely related to increased precipitation (likely in spring and summer), resulting from the inflow of tropical eastern Pacific air masses (Lyle *et al.*, 2012). Intense rainfall, especially associated with thunderstorms, may have triggered the flow. Flows resulting from rainfalls can only be initiated in subaerial conditions (Godt *et al.*, 2007). However, the lobe shaped-conglomerate deposition requires a prevailing subaquatic transport.

In addition to the influence of climate on the LB water level, a catastrophic flood ca. 15 ka BP (Bonneville Flood; Oviatt, 2015) caused a ca. 110 m drop in the lake level (Malde, 1968; O'Connor, 1993). This drop instantaneously created a disequilibrium of ca. 10.8 bars between the internal pore pressure in the lake sediments and the water pressure along the lake floor. A similar rapid excess pore pressure has been responsible for triggering flow slides such as the one that caused the Vaiont Dam to break in Italy in 1963 (Semenza and Ghirotti, 2000). Smaller pressure changes at a lower rate sometimes suffice to generate submarine slides: Bjerrum (1971) reported subaqueous slope failures in Norwegian fjords that occurred during exceptionally low tides. Roughly half the LB volume (ca. 4750 km³) was released into the Snake River during a short time interval estimated to have ranged from several weeks to several years (Malde, 1968; O'Connor, 1993). This massive discharge may have disturbed the sediments deposited on steeper slopes.

The origin of the Bonneville Flood is still under discussion and it is possible that regional seismicity was involved (Janecke and Oaks, 2011). Earthquakes are frequently at the origin of debris and hyperconcentrated density flows (e.g. the 1929 Grand Banks earthquake and associated debris

flow; Piper *et al.*, 1988) through the generation of liquefied silt and fine-sand layers caused by excess pore pressure created by seismic waves. Both earthquakes and the Bonneville Flood can thus be considered as potential candidates for the flow reported at Buffalo Point. Several earthquakes were reported at various locations close to LB around 15 ka BP (e.g. in the Wasatch Fault Zone; DuRoss and Hylland, 2015), but the uncertainties surrounding their exact ages raise questions whether these events coincided with the Bonneville Flood. Alternatively, these were successive events, as the seismicity increased the isostatic rebound induced by the water load removal consecutive to the catastrophic flood (Currey and Sack, 2009). Even though the exact timing is unknown, the 21-12 ka BP interval was seismically active (e.g. Janecke *et al.*, 2013; DuRoss and Hylland, 2015), making an earthquake-triggered flow possible.

The major Great Salt Lake Fault (GSLF) is located less than 5 km west from the lobe (Dinter and Pechmann, 2014). This fault is part of the GSLF system, which was involved in the structuring of the lake. Core and seismic data reveal at least three earthquakes in the AI segment of the GSLF during the Holocene (Dinter and Pechmann, 2005). The average recurrence interval was estimated to be ca. 4200 ± 1400 years (Dinter and Pechmann, 2014), but it is assumed that this fault was active prior to the Holocene. The GSLF constitutes the footwall of a large half-graben filled at depth with post-Oligocene sediments that has been active since ca. 23 My (Mohapatra and Johnson, 1998; Dinter and Pechmann, 2014). The importance of the GSLF is often underestimated and could have produced earthquakes with similar magnitudes to those at the Wasatch Front (Dinter and Pechmann, 2000). The GSLF earthquakes may have reached 7.0 in magnitude (Dinter and Pechmann, 2000), which is sufficient enough to destabilize the sediments on the Buffalo Point slopes and to generate debris/hyperconcentrated density flows.

5.4. Influence of the lobe-shaped conglomerate on the development of microbial deposits

The distribution of microbial deposits on AI mainly responds to climate-driven water level fluctuations, which resulted in giant polygonal networks and palaeoshorelines (Bouton *et al.*, 2016). The distribution is also controlled by movements of the GSLF positioned along the western margin

of AI, generating a micro-topographic high (Baskin *et al.*, 2012; Bouton *et al.*, 2016). In addition, the substrate type plays a key role in the formation and distribution of microbial deposits, which preferentially grow on the Cambrian Quartzite substrate of Bridger Bay (see location in Fig. 1B) rather than on soft mud or mobile ooid sands (Della Porta, 2015).

At Buffalo Point, high-density microbial deposits (Figs. 2A and 2E) built a flat covering the lobe-shaped conglomerate thereby representing a new potentially suitable substrate type for microbial deposit development. The microbial flat highlights the flat surface of the conglomerate, which probably results from wave impinging on the shore creating wave-cut benches, or from lacustrine standing lake levels (Burkank and Anderson, 2011; Oviatt, 2014). The morphology of the microbial flat results from the erosional resistance of the bedrock at the shoreline, the length of time during which the lake level remained constant, as well as the local shoreline geometry and hydrodynamics (Burkank and Anderson, 2011). The distal part of the lobe-shaped conglomerate shows the highest density of microbial deposits compared to both (i) the proximal part of the lobe and (ii) its surroundings. The main difference between the proximal and distal parts of the lobe is caused by the wave-cut effect and duration of the emersion. The boundary between the proximal and distal parts corresponds to the 1280 m shoreline, i.e. the mean water elevation during the last 12 ka BP. Above this elevation, emersed conditions are prevailing, and conversely, below 1280 m, submersed conditions have been (pre)dominant. Investigations carried out in Buffalo Point in May and October 2013 and November 2015, i.e. at different lake level configurations, have shown that microbial mats flourish underwater but can survive during short emersions, and disappear when the emersion persists for a few months. Above 1280 m and toward the slope, prevailing emersed conditions during the last 12 ka BP may have limited the development and preservation of microbial deposits. Episodic floods recorded from 12 ka BP until the present, marked by the occurrence of ooid sand ridges and driftwoods (Fig. 2E), were probably not long enough to support the development of microbial crusts. In addition, weathering may have destroyed microbial structures. Below 1280 m, longstanding submersions likely enhance the extensive development and preservation of microbial deposits during the GSL phase, likely initiated ca. 12 ka BP (Baskin *et al.*, 2013). The wood fragment trapped between the boulders of the conglomerate was dated at ca. 5.8 ka BP. Its presence implies the removal of the fine matrix associated with the boulders during the deposition of the lobe-shaped conglomerate at which time a microbial crust cover was absent. The removal of the fine grained material and weathering may be

explained by a long period of wave-cutting processes (lasting from 12 Ka BP until 5.8 ka BP) and by an intense lowstand in the lake during the Holocene Climatic Optimum, respectively.

The early cow-pie structures covering and capping the wood fragments and boulders date back to at least ca. 5.8 ka BP and coincide with a period of rising lake level postdating the Holocene Climatic Optimum event. The cow-pie structures cover the entire conglomerate and extend laterally above the domes and columns. These structures are also preserved on adjacent palaeoshorelines, parallel to the modern shoreline (Fig. 2E). The successive fossil palaeoshorelines resting on the lobe-shaped conglomerate underline the long time span following the deposition of the lobe (Fig. 2E). The surrounding areas of the distal part of the lobe are contrasting due to the absence of Cambrian boulders and the presence of columns and domes increasing in size with depth.

At Buffalo Point, Cambrian boulders may have acted as stable nucleation points for the mineralizing cow-pie macrofabrics. The local high density of microbial deposits over the lobe could therefore be directly related to the abundance of boulders in this area. Additionally, the difference in the macrofabrics present in the lobe (cow-pie structures) and its surroundings (domes and columns) are directly linked to the presence of the conglomerate and the available accommodation space. The lobe-shaped conglomerate forms a relief of ca. 70 cm, bringing its surface close to the mean GSL water level, over a distance of 330 m lakeward. A reduced accommodation space on the lobe area favours a lateral migration of the microbial deposits, thereby enhancing the development of cow-pie structures. The greater accommodation space laterally to the lobe is in turn responsible for the prevailing upward growth of the dome and column macrofabrics.

6. Conceptual depositional model

A six-step model (Fig. 5) summarizes the deposition of the lobe-shaped conglomerate and the subsequent development of microbial structures: step 1 corresponds with the development of the Stansbury terrace resulting from a stabilization of the lake level around 21 ka BP. During this period, the boulders composing the shoreline are rounded by wave-cutting. Steps 2 and 3 illustrate the processes of lobe-shaped conglomerate positioning along the Buffalo Point slope. The destabilization of the margin at the origin of the debris/hyperconcentrated density flow may result from several

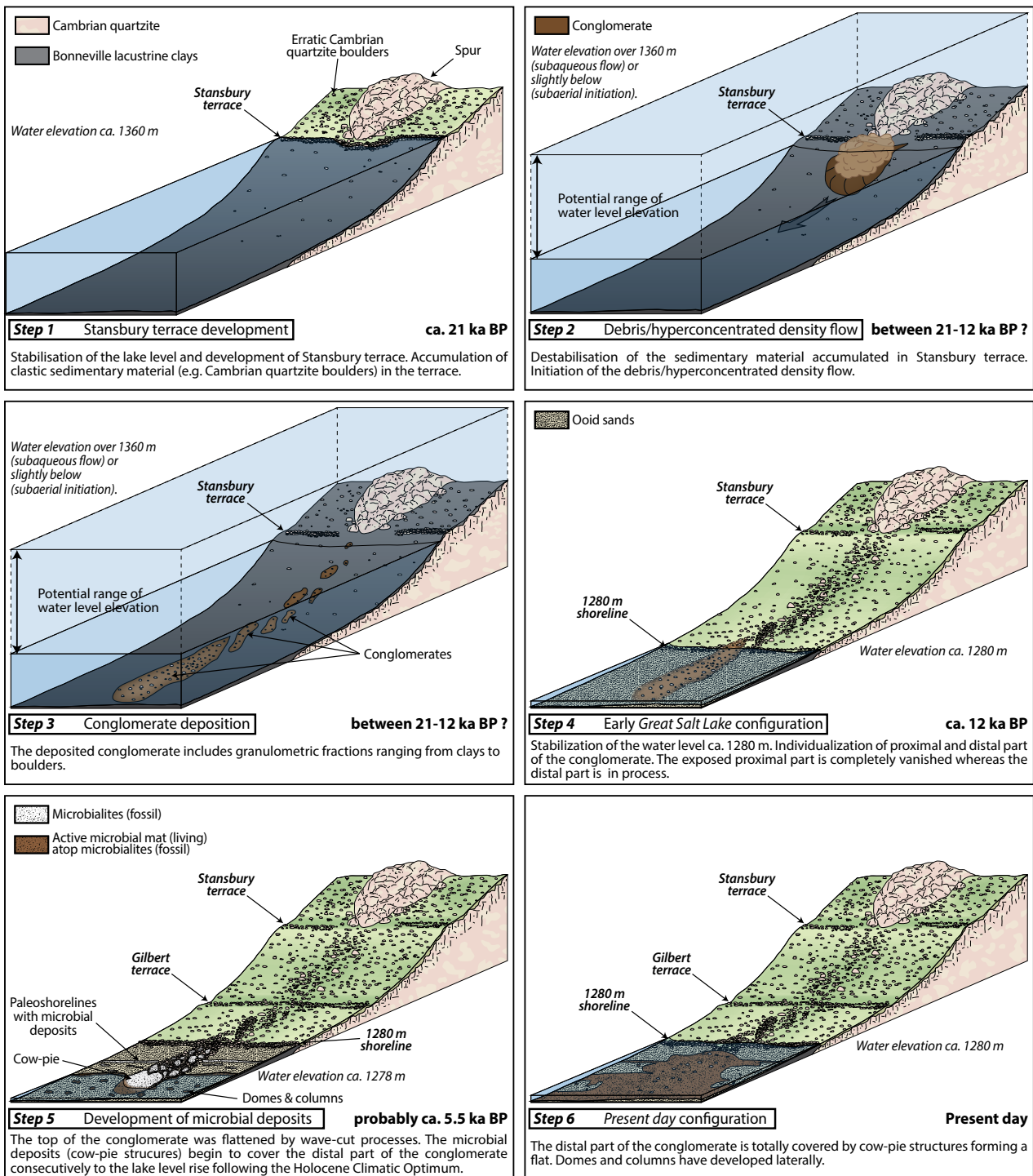


Figure 5. A six-step conceptual depositional model proposed for the lobe-shaped conglomerate and the evolution of the associated microbial structures.

events, including earthquakes and the Bonneville Flood among others. The age for the initiation of the flow is estimated as between ca. 21 ka BP and 12 ka BP. Step 3 focuses on the lobe morphology and matrix supporting the composition of the conglomerate. Step 4 represents the early stage of the

Great Salt Lake configuration (ca. 12 ka BP) with the lake level dropping to ca. 1280 m. From step 4 to step 5, wave action and weathering result in a removal of fine grains from the conglomerate and the flattened surface. Step 5 shows the encrustment of the flat-top lobe-shaped conglomerate by microbial deposits. A radiocarbon age of 5.8 ka BP obtained from an early microbial crust suggests their intense development simultaneously with the post-Holocene Climatic Optimum lake level rise. Step 6 is the present-day configuration, depicting a high density of microbial deposits developed as an extended flat and covering the lobe-shaped conglomerate.

7. Conclusions

The distribution of microbial deposits around Buffalo Point is influenced by the presence of a lobe-shaped conglomerate, consisting of metre-sized, rounded Cambrian boulders. This conglomerate is characterized by a high density of microbial deposits, forming cow-pie structures. These structures significantly differ from the surrounding microbial columns and domes that develop in deeper water, and are indicative of a shallow water depth. However, these cow pies resemble structures observed in the successive fossil palaeoshorelines onlapping the lobe-shaped conglomerate. The boulders acted as stable nucleation points, enhancing the development and preservation of the microbial deposits. The lobe-shaped conglomerate may have resulted from a subaqueous debris or hyperconcentrated density flow, transporting sedimentary material from the Buffalo Point slopes to the relatively flat bottom of the lake. This event may have transpired between ca. 21 and 12 ka BP. The catastrophic Bonneville Flood also occurred during this period (ca. 15 ka BP), which caused a rapid drop in the lake level of approximately 110 m and potentially destabilized the sediments accumulated on the slopes by creating a sudden excess pore pressure initiating the flow. In addition, the period from 21 ka to 12 ka BP is characterized by an intense local seismic activity, possibly linked to the Bonneville Flood. Near Buffalo Point, the presence of a major active normal fault 5 km west of the conglomerate suggests that an earthquake was a likely trigger for initiating the flow. Consequently, this sedimentary system can potentially evolve into a productive hydrocarbon reservoir. Its understanding may offer new perspectives for hydrocarbon exploration in ancient extensional margin contexts.

Acknowledgements

This study is supported by GDF Suez EP (ENGIE). We acknowledge John Luft and his colleagues from the Utah Division of Wildlife Resources for their help in the field and the boat provided to take samples in the Great Salt Lake. Wayne Wurtsbaugh is thanked for discussions concerning Great Salt Lake microbialites. We also thank Christopher DuRoss (USGS) for his help on the Great Salt Lake and Lake Bonneville palaeoseismicity and Julien Boulle for his work in ArcGis. The authors are grateful to Google Earth and the Utah Automated Geographic Reference Center for providing the aerial images used in this paper.

References

- Baskin, R.L., Driscoll, N., Wright, V.P., 2011. Lacustrine microbialites in Great Salt Lake: life in a dead lake [Abstract], American Association of Petroleum Geologists Annual Convention Abstracts Volume.
- Baskin, R.L., Driscoll, N., Wright, V.P., 2013. Controls on lacustrine microbialite distribution in Great Salt Lake, Utah. [Abstract.], Microbial Carbonates in Space and Time: Implications for Global Exploration and Production. The Geological Society, London, Programme & Abstracts Volume, pp. 70-71.
- Baskin, R.L., Wright, V.P., Driscoll, N., Graham, K., Hepner, G., 2012. Microbialite Bioherms in Great Salt Lake: Influence of Active Tectonics and Anthropogenic Effects. American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, OK, Search & Discovery, article #90153.
- Baumgartner, L.K. *et al.*, 2009. Microbial diversity in modern marine stromatolites, Highborne Cay, Bahamas. *Environmental Microbiology*, 11(10): 2710-2719.
- Bjerrum, L., 1971. Subaqueous slope failures in Norwegian fjords. *Norge Geotech. Bull.*, 88: 1-8.
- Boggs Jr., S., 2009. *Petrology of Sedimentary Rocks*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bouton, A. *et al.*, 2016. Linking the distribution of microbial deposits from the Great Salt Lake (Utah, USA) to tectonic and climatic processes. *Biogeosciences Discuss.*, 2016: 1-26.
- Bouton, A. *et al.*, in press. External controls on the distribution, fabrics and mineralization of modern microbial mats in a coastal hypersaline lagoon, Cayo Coco (Cuba). *Sedimentology*: n/a-n/a.
- Buckley, J.P., Bosence, D., Elders, C., 2015. Tectonic setting and stratigraphic architecture of an Early Cretaceous lacustrine carbonate platform, Sugar Loaf High, Santos Basin, Brazil. *Geological Society, London, Special Publications*, 418(1): 175-191.
- Chidsey, T.C., Vanden Berg, M.D., Eby, D.E., 2015. Petrography and characterization of microbial carbonates and associated facies from modern Great Salt Lake and Uinta Basin's Eocene Green River Formation in Utah, USA. *Geological Society, London, Special Publications*, 418.
- Colman, S.M., Kelts, K.R., Dinter, D.A., 2002. Depositional history and neotectonics in Great Salt Lake, Utah, from high-resolution seismic stratigraphy. *Sedimentary Geology*, 148(1-2): 61-78.
- Costa, J.E., 1988. Rheologic, geomorphic, and sedimentologic differentiation of water floods, hyperconcentrated flows, and debris flows. In: V.R. Baker, R.C. Kochel, P.C. Patton (Eds.), *Flood Geomorphology*. John Wiley & Sons, Inc., Chichester, pp. 113-122.
- Currey, D., Sack, D., 2009. Hemiarid Lake Basins: Hydrographic Patterns. In: A.J. Parsons, A.D. Abrahams (Eds.), *Geomorphology of Desert Environments*. Springer Netherlands, pp. 471-487.
- Currey, D.R., Atwood, G., Mabey, D.R., 1984. Major levels of Great Salt Lake and Lake Bonneville. *Utah Geological and Mineral Survey map* 73.
- Decho, A., 2000. Exopolymer Microdomains as a Structuring Agent for Heterogeneity Within Microbial Biofilms. In: R. Riding, S. Awramik (Eds.), *Microbial Sediments*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 9-15.
- Della Porta, G., 2015. Carbonate build-ups in lacustrine, hydrothermal and fluvial settings: comparing depositional geometry, fabric types and geochemical signature. *Geological Society, London, Special Publications*, 418.
- Dinter, D.A., Pechmann, J.C., 2000. Late Quaternary slip rates and recurrence intervals of large earthquakes on the East Great Salt fault, Utah-Estimates from high-resolution seismic reflection data [abs.], *Geological Society of America, Abstracts with*

- Programs, 2000 Annual Meeting.
- Dinter, D.A., Pechmann, J.C., 2005. Segmentation and Holocene displacement history of the Great Salt Lake fault, Utah. In: W.L. Lund (Ed.), Proceedings Volume, Basin and Range Province Seismic Hazards Summit II. Utah Geol. Survey, Misc. Publ., pp. 5.
- Dinter, D.A., Pechmann, J.C., 2014. Paleoseismology of the Promontory Segment, East Great Salt Lake Fault, U.S. Geological Survey Award Number 02HQGR0105.
- Doelling, H.H. *et al.*, 1990. Geological map of Antelope Island, Davis County, Utah. Utah Geological and Mineralogical Survey.
- Dupraz, C. *et al.*, 2009. Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats. *Earth-Science Reviews*, 96(3): 141-162.
- DuRoss, C.B., Hylland, M.D., 2015. Synchronous Ruptures along a Major Graben-Forming Fault System: Wasatch and West Valley Fault Zones, Utah. *Bulletin of the Seismological Society of America*, 105(1): 14-37.
- Gilbert, G.K., 1890. Lake Bonneville. Monograph of the United States geological survey, 1. U.S. government printing office, Washington, 438 pp.
- Godt, J.W., Coe, J.A., 2007. Alpine debris flows triggered by a 28 July 1999 thunderstorm in the central Front Range, Colorado. *Geomorphology*, 84(1-2): 80-97.
- Goslar, T., Czernik, J., Goslar, E., 2004. Low-energy ¹⁴C AMS in Poznań Radiocarbon Laboratory, Poland. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section B: Beam Interactions with Materials and Atoms*, 223-224: 5-11.
- Ilstad, T., Marr, J.G., Elverhøi, A., Harbitz, C.B., 2004. Laboratory studies of subaqueous debris flows by measurements of pore-fluid pressure and total stress. *Marine Geology*, 213(1-4): 403-414.
- Iverson, R.M., 1997. The physics of debris flows. *Reviews of Geophysics*, 35(3): 245-296.
- Janecke, S.U., Oaks, R.Q., 2011. Reinterpreted history of latest Pleistocene Lake Bonneville: Geologic setting of threshold failure, Bonneville flood, deltas of the Bear River, and outlets for two Provo shorelines, southeastern Idaho, USA. *Field Guides*, 21: 195-222.
- Licciardi, J.M., Clark, P.U., Brook, E.J., Elmore, D., Sharma, P., 2004. Variable responses of western U.S. glaciers during the last deglaciation. *Geology*, 32(1): 81-84.
- Locat, J., Lee, H., 2005. Subaqueous debris flows, Debris-flow Hazards and Related Phenomena. Springer Praxis Books. Springer Berlin Heidelberg, pp. 203-245.
- Lowe, D.R., 1979. Sediment Gravity Flows: Their Classification and Some Problems of Application to Natural Flows and Deposits *Geology of Continental Slopes*. SEPM Society for Sedimentary Geology, Tulsa, pp. 75-82.
- Lowe, D.R., 1982. Sediment gravity flows; II, Depositional models with special reference to the deposits of high-density turbidity currents. *Journal of Sedimentary Research*, 52(1): 279-297.
- Lyle, M. *et al.*, 2012. Out of the Tropics: The Pacific, Great Basin Lakes, and Late Pleistocene Water Cycle in the Western United States. *Science*, 337(6102): 1629-1633.
- Madsen, D.B. *et al.*, 2001. Late Quaternary environmental change in the Bonneville basin, western USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 167(3-4): 243-271.
- Malde, H.E., 1968. Catastrophic Late Pleistocene Bonneville Flood in the Snake River Plain, Idaho. Geological Survey Professional Paper, 596. United States Printing Office, Washington.
- Middleton, G.V., Hampton, M.A., 1973. Sediment gravity flows: mechanics of flow and deposition. In: G.V. Middleton, A.H. Bouma (Eds.), *Turbidites and deep sea sedimentation*. SEPM, Pacific Section, Short Course Lecture Notes, Anaheim, pp. 1-38.
- Mohapatra, G.K., Johnson, R.A., 1998. Localization of listric faults at thrust fault ramps beneath the Great Salt Lake Basin, Utah: Evidence from seismic imaging and finite element modeling. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 103(B5): 10047-10063.
- Mohrig, D., Ellis, C., Parker, G., Whipple, K.X., Hondzo, M., 1998. Hydroplaning of subaqueous debris flows. *Geological Society of America Bulletin*, 110(3): 387-394.
- Mulder, T., Alexander, J., 2001. The physical character of subaqueous sedimentary density flows and their deposits. *Sedimentology*, 48(2): 269-299.
- Murchison, S.B., 1989. Fluctuation history of Great Salt Lake, Utah, during the last 13,000 Years, University of Utah, Salt Lake City, 157 pp.
- Nardin, T.R., Hein, F.J., Gorsline, D.S., Edwards, B.D., 1979. A Review of Mass Movement Processes, Sediment and Acoustic Characteristics, and Contrasts in Slope and Base-of-Slope Systems Versus Canyon-Fan-Basin Floor Systems, *Geology of Continental Slopes*. SEPM Society for Sedimentary Geology, Tulsa, pp. 61-73.
- Nishizawa, S., Currey, D.R., Brunelle, A., Sack, D., 2013. Bonneville basin shoreline records of large lake intervals during Marine Isotope Stage 3 and the Last Glacial Maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 386: 374-391.
- O'Connor, J.E., 1993. Hydrology, Hydraulics, and Geomorphology of the Bonneville Flood. *Geological Society of America Special Papers*, 274: 1-84.
- Oviatt, C.G., 1997. Lake Bonneville fluctuations and global climate change. *Geology*, 25(2): 155-158.
- Oviatt, C.G., 2014. The Gilbert episode in the Great Salt Lake basin, Utah. *Miscellaneous publications*, 14-3. Utah Geological Survey, 20 pp.
- Oviatt, C.G., 2015. Chronology of Lake Bonneville, 30,000 to 10,000 yr B.P. *Quaternary Science Reviews*, 110(0): 166-171.
- Oviatt, C.G., Currey, D.R., Sack, D., 1992. Radiocarbon chronology of Lake Bonneville, Eastern Great Basin, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 99(3): 225-241.

- Patrickson, S.J., Sack, D., Brunelle, A.R., Moser, K.A., 2010. Late Pleistocene to early Holocene lake level and paleoclimate insights from Stansbury Island, Bonneville basin, Utah. *Quaternary Research*, 73(2): 237-246.
- Piper, D.J.W., Shor, A.N., Hughes Clarke, J.E., 1988. The 1929 "Grand Banks" earthquake, slump, and turbidity current. *Geological Society of America Special Papers*, 229: 77-92.
- Semenza, E., Ghirotti, M., 2000. History of the 1963 Vaiont slide: the importance of geological factors. *Bulletin of Engineering Geology and the Environment*, 59(2): 87-97.
- Shakun, J., 2003. Last Glacial Maximum equilibrium-line altitudes and paleoclimate, northeastern Utah, Middlebury College, Middlebury, VT, USA, 55 pp.
- Sohn, Y.K., Choe, M.Y., Jo, H.R., 2002. Transition from debris flow to hyperconcentrated flow in a submarine channel (the Cretaceous Cerro Toro Formation, southern Chile). *Terra Nova*, 14(5): 405-415.
- Stal, L.J., van Gemerden, H., Krumbein, W.E., 1985. Structure and development of a benthic marine microbial mat. *FEMS Microbiology Letters*, 31(2): 111-125.

3^{ème} sous-partie : échelle de la structure sédimentaire, les rides

1. Introduction

Les précédentes sous-parties ont permis de mettre en évidence l'étroite relation existant entre structures microbiennes et structures sédimentaires, favorisant la préservation de ces dernières. Le rôle des tapis microbiens dans la préservation de structures sédimentaires a été particulièrement mis en évidence dans les environnements silicoclastiques. Dans ces environnements, les processus d'organominéralisation sont très restreints, voire inexistant. Néanmoins la présence et l'activité d'un tapis microbien peuvent conduire à la préservation de structures sédimentaires qui correspondent à des « Microbially-Induced Sedimentary Structures » (ou MISS ; [Noffke et al., 1996 ; 2001](#)). Cinq processus de formation des MISS, associés à l'activité du tapis microbien, ont été définis : (1) l'aplanissement (levelling), (2) la biostabilisation (biostabilization), (3) l'impression (imprinting), (4) la séparation de grains (grain separation) et (5) le piégeage et fixation (baffling-trapping-binding; [Noffke et al., 2001](#)). Les trois premiers impactent directement la préservation des structures sédimentaires. La reconnaissance dans le registre sédimentaire de structures de type MISS permet ainsi d'établir la présence de tapis microbiens dans cette zone au moment de leur formation, ainsi que leur influence sur la sédimentation.

Dans les environnements carbonatés ou mixtes, où l'organominéralisation est effective, les structures engendrées par l'activité microbienne correspondent majoritairement aux microbialites (voir comparaison entre MISS et stromatolites par [Noffke et Awramik, 2013](#)). Les microbialites observés dans le registre fossile sont fréquemment associés à des sédiments environnants empreints de structures sédimentaires telles que des rides de vagues/courants ([Bosak et al., 2013](#)). La reconnaissance des microbialites dans le registre fossile étant souvent plus aisée que celle des MISS, les structures sédimentaires au voisinage des microbialites constituent un thème relativement peu abordé (ref). Pourtant, ces structures physiques et biologiques semblent parfois intimement liées. Les processus biologiques pourraient avoir ainsi favorisé la préservation des structures physiques tels que les rides, ou encore les fentes de dessiccation comme cela a été évoqué dans les parties précédentes.

La relation étroite entre les structures microbiennes et les structures sédimentaires voisines et la découverte de microbialites recouvrant des rides et des fentes de dessiccation, nous amène dans cette troisième sous-partie :

- (1) à définir l'origine de la préservation de ces structures sédimentaires associées en prenant l'exemple actuel du Grand Lac Salé, et plus particulièrement le nord-ouest de l'île d'Antelope Island.
- (2) à comprendre les mécanismes impliqués dans la préservation des rides dans le registre géologique.
- (3) à établir le rôle de l'activité microbienne directe ou indirecte dans la cimentation et préservation des rides fossiles.

2. Les sédiments oolithiques

La cartographie des sédiments composant le Grand Lac Salé, publiée par Eardley (1938) a permis d'illustrer la distribution des oolithes à travers le lac. Ces sédiments sont restreints aux zones peu profondes du lac, où la profondeur est inférieure à 4,5 m (par rapport au niveau moyen 1280 m), et sont fréquemment associés avec des structures microbiennes. Les oolithes sont particulièrement abondantes au niveau des bordures nord, ouest et sud d'Antelope Island. Au niveau de la pointe nord-ouest de l'île, les oolithes sont présentes sur toute la marge et forment également deux baies, Bridger Bay et White Rock Bay.

2.1. Morphologie et composition des oolithes

Au nord-ouest d'Antelope Island, les oolithes ont un diamètre compris entre 200 et 500 μm (Figure II-32). La forme des grains est majoritairement sphérique, mais certains présentent tout de même un axe d'allongement préférentiel (Figure II-32A). Cet axe d'allongement est lié à la nature du nucléus de l'oolithe, qui dans ce cas est constitué par des pellets fécaux d'*Artemia* de forme cylindrique (Figure II-

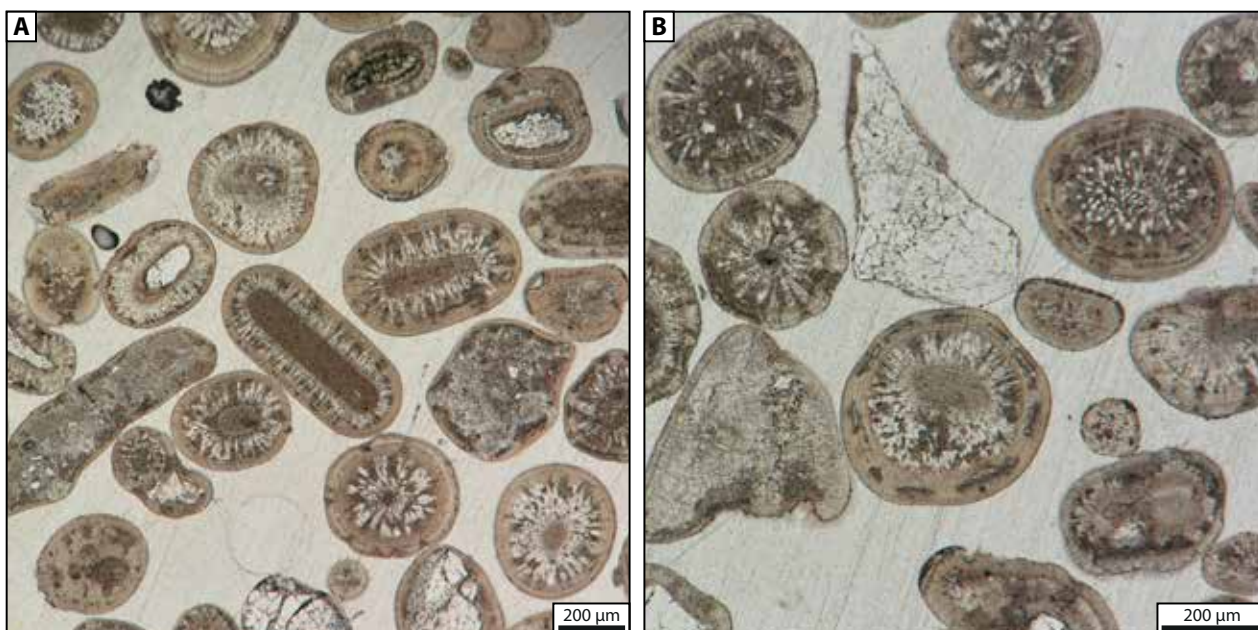


Figure II-32. Les oolithes du nord-ouest d'Antelope Island en lame mince. (A) Oolithes à cortex radiales puis tangentiels sur la partie externe. Les nuclei sont des pellets, des grains de quartz ou encore des oolithes d'une phase antérieure; (B) Les cortex présentent de nombreuses traces de dissolution au cours de leur croissance et certains grains terrigènes sont peu cortiqués.

32A). Dans ce secteur, l'essentiel des oolithes ont nucléées autour de ces pellets ou de grains de quartz, même s'il est également possible d'observer des fragments d'oolithes ou de microbialites. Le cortex des oolithes est aragonitique et présente deux modes de cristallisation distincts : (1) des structures radiales formées par des cristaux d'aragonite allongés (jusqu'à 160 µm, [Pedone et Norgauer, 2002](#)), et/ou (2) des structures tangentiels/concentriques composées de couches micritiques isopaques dont l'épaisseur unitaire ne dépasse pas les 4 µm ([Pedone et Norgauer, 2002](#)). Ces deux structures distinctes alternent au sein des oolithes, ces dernières présentant alors une structure hybride radiale-concentrique (Figure II-32). Même s'il existe une grande variabilité dans ces alternances, le motif dominant se compose d'une structure interne radiale composant l'essentiel du cortex, suivi d'une succession de couches concentriques externes plus mince. Des datations radiocarbone sur les parties les plus internes du cortex ont donné un âge d'environ 8144 (± 29) ^{14}C ans BP ([McGuire, 2014](#)). Ainsi, il est très probable que les oolithes se sont formés durant toute la phase Grand Lac Salé.

Les oolithes du Grand Lac Salé forment aussi bien des sables meubles que des dépôts indurés de type grainstones.



Figure II-33. (A) Vue panoramique de la baie White Rock formée par des sables oolithiques. (B) Photographie d'une carotte montrant le contact entre les sables oolithiques et les argiles lacustres sous-jacentes. (C) Barre sableuse oolithique parallèle au trait de côte établi au dessus de l'altitude moyenne 1280 m.

2.2. Les sables oolithiques

En surface, l'essentiel des oolithes s'accumule sous la forme de sables (Figure II-33). Les différentes carottes et tranchées effectuées jusqu'à près de 70 cm de profondeur, à proximité de la ligne de rivage ainsi qu'à Bridger et White Rock Bay, ne montrent pas de tendance à l'induration avec la profondeur, les seuls niveaux indurés rencontrés sont très localisés. Les oolithes sont majoritaires, et associées à des pellets fécaux d'*Artemia* ou des grains clastiques (e.g. quartz; Figure II-32B), des plumes d'oiseaux, des exuvies d'insectes et de rares gastéropodes. De même, l'espace poral inter-grains est parfois rempli par de la boue aragonitique, ou encore par des cristaux de halite, ou d'autres évaporites de façon plus générale. Ces sables oolithiques reposent sur des sédiments plus

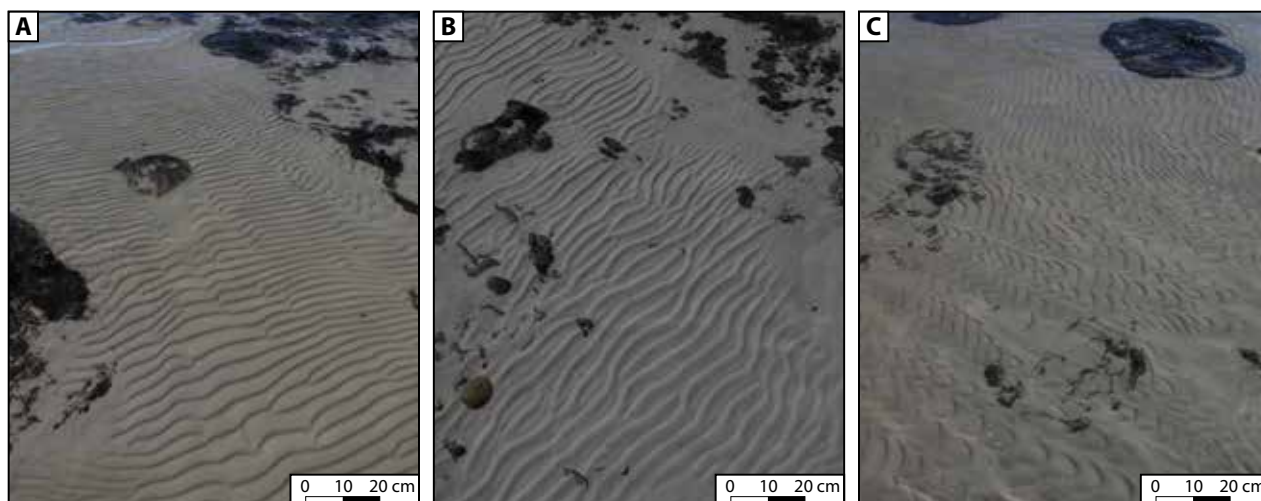


Figure II-34. Différents types de rides asymétriques retrouvés au nord-ouest d'Antelope Island. La forme des crêtes marque une transition entre des formes droites (à sinueuses ; A), sinueuses (B) et en croissant (C), traduisant une augmentation de l'hydrodynamisme.

argileux, parfois finement laminés qui sont attribués à la phase profonde Bonneville (Figure II-33B). A l'interface entre les sédiments argileux et les sables, des oncoïdes, ou encore un niveau microbien de 2 à 5 cm, présentant une pigmentation verte bien marquée, se développent localement. Les sables à oolithes sont répertoriés entre des altitudes de 1275,5 m d'altitude et 1285 m, soit 4,5 m sous le niveau moyen 1280 m et 5 m au-dessus. Néanmoins, l'essentiel de ces sables à oolithes se trouve en dessous de 1280 m ; au-dessus ils ne sont observés que sous la forme de barres sableuses, bien triées, de 2 à 10 m de large, parallèles au trait de côte et continues sur plusieurs centaines de mètres (Figure II-33C).

La surface des sables à oolithes est plane ou marquée de structures sédimentaires de type rides (Figure II-34). L'orientation des rides est variable et suit la direction du vent. Les vents dominants balayant le Grand Lac Salé proviennent généralement du sud-ouest (SO) ou de l'ouest-nord-ouest (ONO), l'orientation des rides est donc fréquemment orthogonale à ces deux directions. Ces rides présentent un profil légèrement asymétrique, le côté le plus pentu faisant face à l'est, ce qui est également en accord avec la direction des vents dominants (Figure II-34). La forme des crêtes varie en fonction de l'hydrodynamisme, les rides à crêtes droites se mettent en place lorsque celui-ci est modéré (i.e. soit faible vent soit profondeur d'eau plus importante ; Figure II-34A), viennent ensuite des crêtes sinueuses (Figure II-34B) puis en croissant (Figure II-34C) lorsque l'hydrodynamisme augmente. Lorsque ces rides sont émergées, la déflation engendre le remaniement des oolithes et donc leur effacement.

2.3. Les grainstones oolithiques

Bien que la plupart des sédiments oolithiques de la partie nord-ouest d'Antelope Island soient des sables meubles, certains sables indurés de type grainstones sont formés. Les grainstones ont été observés sous trois formes distinctes (1) des plaquettes, (2) des hémisphéroïdes entiers ou écrêtés des rides et (3) des rides, constituant donc des structures locales d'extension irrégulière et variable.

(1) Les plaquettes de grainstones sont des structures de forme sub-arrondie à anguleuse dont la taille varie entre quelques millimètres à plus de 10 cm de longueur; leur épaisseur étant cependant inférieure à 1 cm (Figure II-35A). Localement, lorsqu'elles sont anguleuses, les plaquettes sont encore jointives et témoignent d'une faible fragmentation et d'un faible transport. Certaines de ces plaquettes peuvent également être agglomérées (Figure II-35B). Elles se retrouvent aussi bien en surface des sables oolithiques, qu'enfouies dans ce sable. Elles sont également retrouvées au niveau des barres sableuses déposées au-dessus de 1280 m, mais en nombre plus restreint, de taille moyenne plus faible que celle de la ligne de rivage et avec des orientations quelconques.

(2) Les hémisphéroïdes de grainstones forment des structures en relief avec un intérieur creux, telle une bulle. Leur diamètre est généralement autour de 10 cm, pour un relief synoptique de 3 à 10 cm. Ceux-ci peuvent être retrouvés entiers, mais sont le plus souvent écrêtés. Ces hémisphéroïdes sont essentiellement retrouvés en surface des baies oolithiques et plus rarement au niveau des environnements de shore.

Bien qu'étant les structures oolithiques indurées les plus couramment rencontrées au nord-ouest d'Antelope Island, les mécanismes de formation et préservation des plaquettes ne seront pas abordés par la suite, même si comme pour les rides elles sont souvent associées aux microbialites. Les hémisphéroïdes résultent quant à eux de processus d'expulsion de gaz; ce mécanisme de formation et de préservation de grainstones n'est pas décrit la suite de ce manuscrit (voir [Burke et Gerhard, 2000](#), pour des informations concernant la mise en place de ces structures).

(3) Les rides de grainstones sont des structures indurées mimant les rides de vague/courants observées dans les zones peu profondes (Figure II-35C). Les rides indurées s'organisent sous forme des trains de rides couvrant jusqu'à plusieurs mètres (Figure II-35C à E), selon plusieurs orientations de rides fossiles pouvant s'entrecouper (Figure II-35D). Ces structures sédimentaires indurées sont

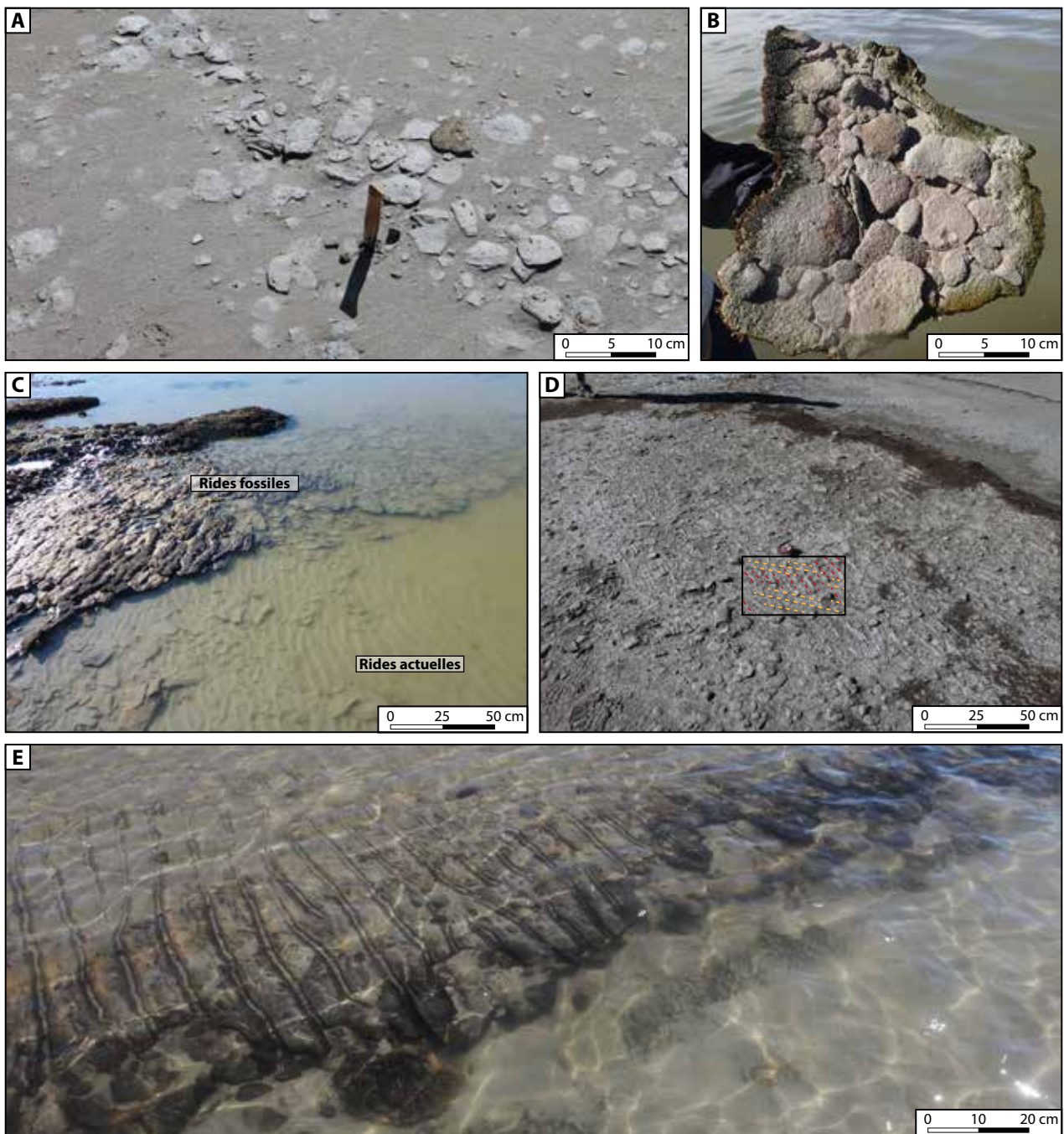


Figure II-35. Grainstones oolithiques observés au nord-ouest d'Antelope Island, les plaquettes (A et B) et les rides (C à E). (A) Accumulation de plaquettes de grainstone en surface de la baie oolithique Bridger Bay. (B) Plaquettes de grainstones agglomérées et fixées entre elles par la présence d'un tapis microbien sur la face opposée non visible. (C) Rides actuelles et fossiles au niveau de la ligne de rivage. (D) rides fossiles présentant plusieurs orientations distinctes. (E) Train de rides fossiles. Ces rides indurées sont enfouies sous le sable oolithique non induré en arrière de l'image et sont encroûtées par un tapis microbien (plus foncé).

préservées aussi bien au niveau des baies Bridger et White Rock que de la marge de Buffalo Point, mais ne sont pas observées au-dessus de 1280 m, contrairement aux plaquettes. Ces rides fossiles sont observées en surface du sable oolithique ou enfouies sous plusieurs centimètres de ce sable (Figure II-35E). La partie indurée de ces rides fossiles est très mince et se limite aux premiers millimètres voire centimètres supérieurs. En dessous les oolithes restent meubles. Cette induration relève de la

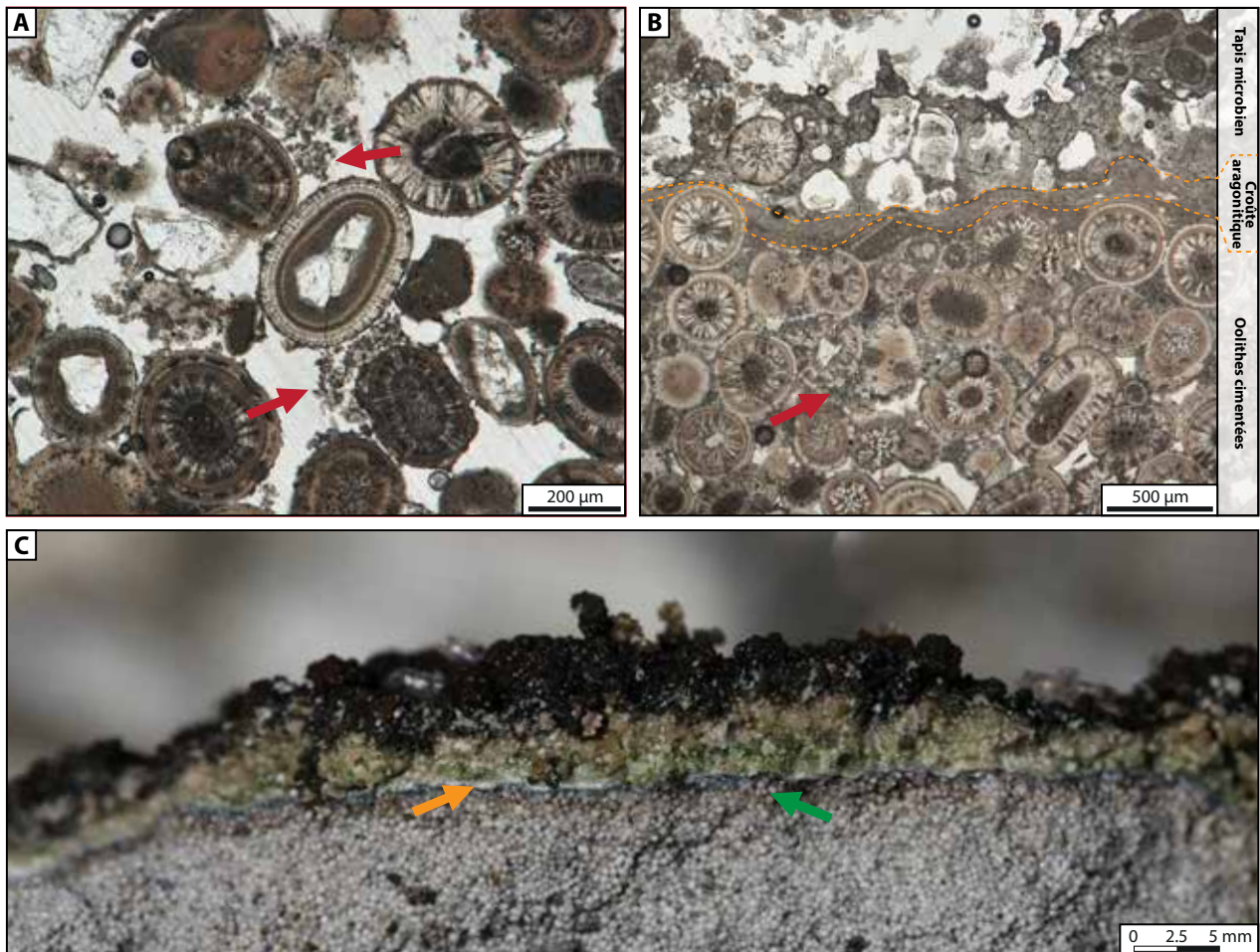


Figure II-36. (A) Image en lame mince (lumière naturelle) des ciments micritiques péloïdaux irréguliers (flèches rouges) liant les oolithes, engendrant l'induration de la structure. (B) Image en lame mince (lumière naturelle) d'un grainstone oolithiques cimenté par une micrite péloïdale irrégulière (flèche rouge) et recouvert par un niveau aragonitique fortement anisopaque recouvrant les oolithes; certaines ont également été intégrées à ce niveau. Au-dessus, se trouve un tapis microbien actuel témoignant à la fois de processus de piégeage et fixation de grains (*trapping and binding*) ainsi que de minéralisation de micrite péloïdale. (C) Vue macroscopique de la précédente lame mince, montrant le niveau aragonitique recouvrant le grainstone oolithiques (flèche orange). Un tapis microbien est présent au-dessus du grainstone. Des niveaux pigmentés noir et marron dans les premiers millimètres du grainstone sous le niveau aragonitique témoigne également de la pénétration du tapis microbien au sein du grainstone (flèche verte).

présence de ciments aragonitiques composés de péloïdes microcristallins (10 et 30 μm) présentant une distribution irrégulière (Figure II-36A et B). La densité des ciments est maximale au sommet de la ride sédimentaire et décroît avec la profondeur. Par ailleurs, une croûte aragonitique relativement continue, même si fortement anisopaque (son épaisseur variant entre moins de 10 μm et plus de 500 μm) peut être retrouvée au sommet du grainstone (Figure II-36B et C). Contrairement aux ciments qui se mettaient en place entre les oolithes, cette croûte vient recouvrir la structure sédimentaire, et constitue alors un drapage (Figure II-36B et C). Cette croûte aragonitique s'organise en deux niveaux distincts et témoigne donc d'une histoire de formation polyphasée. La partie basale peu épaisse (entre

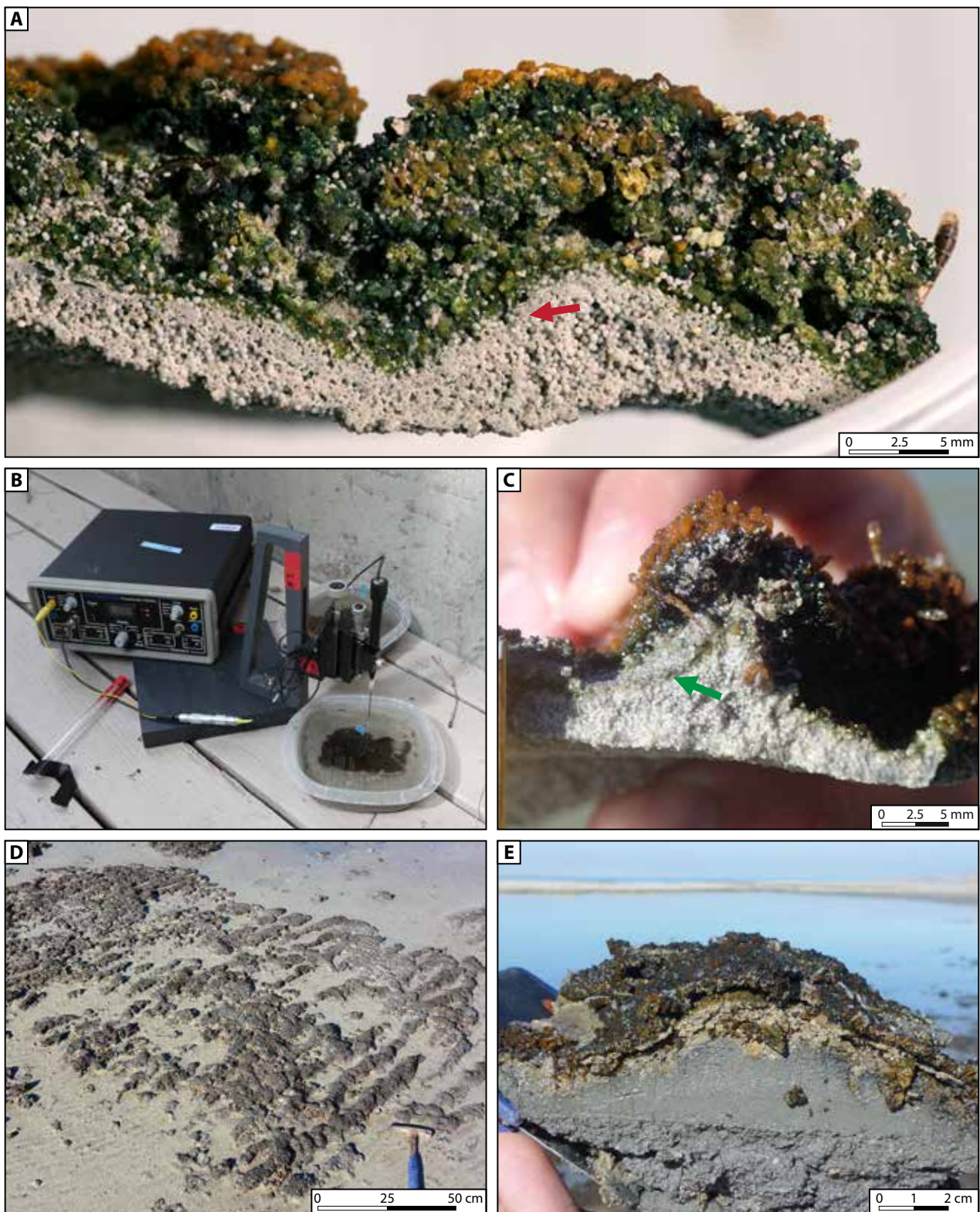


Figure II-37. (A) Section à travers une ride oolithique indurée recouverte par un tapis microbien métaboliquement actif. La cimentation affectant la partie supérieure de la ride est particulièrement visible sur cette image (flèche rouge). (B) Elaboration de profils de production d'oxygène dans le tapis recouvrant les rides à l'aide d'une micro-sonde et d'un pico-ampèremètre. (C) Section à travers une ride oolithique indurée. Un niveau pigmenté vert établis au sein même du grainstone traduit probablement la présence d'un tapis microbien (flèche verte). (D) Trains de rides recouverts par des tapis microbiens. (E) Section à travers une ride de l'image précédente montrant la transition entre une boue carbonatée argileuse, un sable oolithique induré dans sa partie sommitale et une croûte microbienne recouvrant le tout.

0 et 25 μm) et discontinue est formée par une succession de couches aragonitiques très minces, dont l'apparence est proche des cortex concentriques des oolithes. La partie supérieure, qui constitue l'essentiel de cette croûte aragonitique, est formée de micrite pseudo-péloïdale grossièrement laminée. Elle est également fortement anisopaque, mais plus continue que la couche basale.

Cette croûte aragonitique est parfois recouverte d'un tapis microbien (Figure II-36B et C). Il s'agit du même type de tapis que ceux retrouvés actuellement sur les microbialites. Ce tapis microbien comporte des parties minéralisées composées de micrites aragonitiques pseudo-péloïdales dont la transition avec la croûte précédemment abordée est graduelle, sans discontinuité majeure. Les tapis métaboliquement actifs (Figure II-37B) sont uniquement reportés lorsque le grainstone est submergé ou situé légèrement au-dessus de la ligne de rivage. Ils présentent une structure pustulaire, liée à la prédominance des cyanobactéries coccoïdes en regard de celles filamenteuses, dont l'épaisseur est comprise entre 2 mm et 2 cm (Figure II-37A et C). Ces tapis ont été observés aussi bien sur des grainstones déjà pleinement indurés, que sur des structures en cours d'induration dont la cohésion était modérée (Figure II-37D et E). En plus de recouvrir le grainstone oolithique, le tapis microbien semble également imprégner sa surface, comme attesté par des horizons de couleurs noire et brune entre les oolithes (Figure II-36C ; Figure II-37A).

3. Mécanismes de préservation des structures sédimentaires (rides)

3.1. Influence de la cimentation précoce

Les rides de vagues/courants se forment en surface des sables oolithiques sous l'impulsion de l'hydrodynamisme. Le type, la forme et l'orientation des rides sont dépendant de leur position, de la profondeur d'eau ainsi que de la force et de la direction du vent (et donc du courant/vagues ; Figure II-34). Ces paramètres étant soumis à de fortes variations dans le Grand Lac Salé, les structures sédimentaires sont fréquemment remaniées. Dans une même journée, il est courant d'enregistrer des changements importants de direction du vent, voire même une inversion avec pour conséquence un remaniement des structures sédimentaires précédemment formées et la mise en place de nouvelles. Sur une période plus longue, les fortes fluctuations du niveau du lac (e.g. 7 m d'amplitude entre

1963 et 1986 m) ont des conséquences sur les structures sédimentaires et les modalités de leur préservation. Lorsque le niveau du lac est dans une configuration basse, comme à l'heure actuelle, les sables à oolithes les plus proximaux sont émergés et affectés par les processus éoliens. Les taux de sédimentation faibles dans le Grand Lac Salé, en lien avec le faible espace d'accommodation, ne facilitent pas la préservation des figures sédimentaires.

Certaines de ces structures fossiles ont été observées avec les particularités d'être indurées et de présenter un ciment aragonitique entre les oolithes. Dans un environnement où les conditions ne sont pas favorables à la préservation des structures sédimentaires, la mise en place de ce ciment permet d'expliquer cette préservation. Une cimentation précoce des sables entraîne leur stabilisation et semble dès lors un prérequis à la préservation des structures sédimentaires dans les environnements proximaux de ce système, où les conditions sont les plus changeantes.

3.2. Genèse des ciments : rôle des tapis microbiens ?

Lorsqu'elles sont immergées, les rides indurées, donc cimentées, sont généralement associées à des tapis microbiens. En revanche, le tapis microbien est absent lorsque les rides sont établies dans une zone émergée, seul le ciment est alors observé. Le processus d'organominéralisation induit par le tapis microbien peut conduire à la formation de ciments carbonatés (e.g. [Reitner, 1993](#) ; [Neuweiler, 1997](#)), nous amenant ainsi à évaluer le rôle des tapis microbiens dans la cimentation et la préservation des rides de grainstone.

L'origine de la cimentation est un élément fondamental dans la préservation des structures sédimentaires de ce système. L'induration et la cimentation des sables oolithiques ne sont pas systématiques comme le montre la présence des sables oolithiques non indurés du nord-ouest d'Antelope Island. La cimentation n'augmente pas en profondeur dans le sédiment. L'enfouissement n'apparaît donc pas comme une cause potentielle de la préservation des structures. Le ciment des rides indurées présente une fabrique péloïdale microcristalline attribuée à précipitation chimique et/ou induite par l'activité microbienne ([Flügel, 2004](#)). Bien que possible, une origine chimique est peu probable en raison de la distribution du ciment. En effet, la cimentation n'affecte que la partie supérieure des structures sédimentaires et pénètre sur seulement quelques millimètres. En dessous, le sable reste

peu cohésif. Il en résulte une fine croûte indurée, mais préservant tout de même la géométrie du dépôt. La précipitation chimique semble exclue par l'aspect trop localisé de la cimentation en surface des structures et devrait affecter la structure sur une plus grande surface (Ahr, 2008). La cimentation limitée à la partie supérieure de la structure indique une mise en place localisée et venant depuis le haut. La profondeur d'imprégnation du sédiment oolithique par des tapis microbiens (communautés endolithiques ?) coïncide avec la profondeur de pénétration des ciments aragonitiques péloïdaux dans le sédiment. Différentes techniques d'analyse (e.g. microscopie optique, électronique et confocale, spectrométrie Raman et infrarouge, diffractions des rayons X ; voir Pace *et al.*, soumis, partie 5) ont permis de montrer la précipitation *in situ* de plusieurs phases minérales, dont de l'aragonite (phase dominante), au niveau de ces tapis microbiens. La présence de tapis microbiens imprégnant les premiers millimètres du sédiment, là où la cimentation a été observée, a pu donc conduire à de la minéralisation biologiquement induite ou influencée (Dupraz *et al.*, 2009) d'aragonite sous forme de ciments péloïdaux entre les oolithes. Ceci établit un lien direct entre les tapis microbiens et la cimentation observée dans les sables oolithiques. Les structures microbiennes seraient responsables de l'induration de la structure sédimentaire.

Une première étape du processus de préservation des rides sédimentaires concerne la colonisation des rides meubles par un tapis microbien. Ce tapis va dans un premier temps permettre la stabilisation mécanique de la ride, de manière similaire à la formation des structures MISS (Microbially Induced Sedimentary Structures ; Noffke *et al.*, 2001). Les MISS sont fréquents dans les environnements silicoclastiques, là où les conditions de saturations en ions hydrogénocarbonates, calcium, magnésium, etc., sont insuffisantes pour permettre la minéralisation de carbonates sous l'effet le tapis microbien (Gerdes et Krumbein, 1987). Lorsque les conditions de sursaturation vis-à-vis de ces ions sont favorables (Pace *et al.*, soumis), comme c'est le cas pour le Grand Lac Salé, les tapis microbiens peuvent être à l'origine de la minéralisation de carbonates, d'aragonite ici en occurrence. A la différence des MISS, l'activité microbienne induit la précipitation d'un ciment péloïdal entre les oolithes et facilite la préservation des rides du Grand Lac Salé diffère. La mise en place de ce ciment permet l'induration du sable oolithique, le transformant en grainstone. Il offre également une rétroaction positive pour le développement des tapis microbiens, trouvant ici un substrat stable.

Une seconde étape du processus de conservation concerne la minéralisation engendrée par le tapis microbien qui va permettre la formation d'une croûte carbonatée (aragonitique essentiellement, mais d'autres phases minérales comme la dolomie peuvent également être impliquées) recouvrant la structure sédimentaire préalablement stabilisée et cimentée. Cette croûte minéralisée forme alors un microbialite. Bien que cette croûte soit à un stade précoce de formation de microbialite, la structure va pouvoir grandir et se complexifier pour former par la suite une macrofabrique distincte.

4. Conclusions

Dans le Grand Lac Salé actuel, les microbialites érigés, i.e. structures en cow-pie, dômes et colonnes, côtoient des sables oolithiques présentant des structures sédimentaires de rides liées à l'hydrodynamisme. Les conditions environnementales changeantes et le faible espace d'accommodation ne favorisent pas la préservation de ces structures sédimentaires. Cependant, la mise en place de tapis microbiens au toit de ces structures sédimentaires permet d'augmenter leur potentiel de préservation à la fois en agissant en tant que biostabilisateur ainsi qu'en favorisant une cimentation précoce de ces structures. La préservation du ciment péloïdal précoce d'origine microbienne est probablement faible au cours de la diagenèse.

PRINCIPAUX RÉSULTATS

Partie I

La première partie de ce chapitre présente les contextes géographiques, géodynamiques et hydrologiques du site d'étude du Grand Lac Salé.

- ▶ Le Grand Lac Salé se situe au nord de l'Utah, à proximité de la ville de Salt Lake City. Il s'est mis en place dans la province géodynamique du *Basin and Range*, caractérisée par des chaînes de montagnes allongées selon un axe nord-sud et séparées les unes des autres par des bassins sédimentaires. Le secteur est structuré par des failles normales crustales.
- ▶ Le Grand Lac Salé est un lac endoréique (i.e. sans connexion avec l'océan) appartenant à la province hydrographique du Grand Bassin.

Partie II

La seconde partie de ce chapitre retrace l'évolution du système lacustre du Grand Lac Salé et de son prédécesseur le lac Bonneville, depuis 30 000 ¹⁴C ans BP.

- ▶ L'histoire de ce lac débute aux alentours de 30 000 ¹⁴C ans BP par une phase d'augmentation significative du niveau d'eau reliée à un climat plus humide au cours du dernier maximum glaciaire. Cette augmentation est néanmoins ponctuée par quelques périodes d'oscillation du niveau d'eau et de stabilité, dont la principale est nommée Stansbury et responsable de la formation d'une terrasse géomorphologique. L'augmentation du niveau d'eau s'interrompt vers 15 500 ¹⁴C ans BP lorsqu'un seuil est atteint, le trop-plein d'eau se déversant dans la rivière Snake et transitant jusqu'à l'Océan Pacifique (le lac étant alors exoréique). La hauteur du lac atteint à ce moment-là une profondeur de près de 375 m (altitude 1552 m) pour une superficie de ca. 52 000 km². Il se stabilise pendant au moins 1000 ans et forme dans le paysage la terrasse Bonneville. Une rupture dans une berge sur la bordure du lac conduit à une vidange catastrophique vers 14 500 ¹⁴C ans BP, le niveau d'eau baissant de plus de 100 m en un temps très bref. Le niveau du lac se stabilise

pendant plusieurs centaines d'années engendrant la formation de la terrasse Provo. Un épisode climatique plus sec conduit enfin à la chute du niveau du lac jusqu'à atteindre un niveau proche de celui du Grand Lac Salé actuel (vers 1280 m). À partir de cette période, le lac Bonneville laisse place au Grand Lac Salé.

- ▶ Le Grand Lac Salé est un lac de relativement grande dimension (ca. 4480 km²), mais dont la profondeur est limitée à 10 m aujourd'hui. Même si cela n'a pas atteint les amplitudes de la phase Bonneville, le niveau d'eau du Grand Lac Salé a fluctué au cours de son histoire selon une amplitude de plus de 20 m. Les eaux de ce lacs sont hypersalines, avec une salinité moyenne d'environ 140 g l⁻¹. Ces conditions sont restrictives pour une grande partie du biotope (notamment les eucaryotes) et fluctuent de manière prononcée en lien avec les variations du niveau d'eau. Ainsi, peu d'organismes prospèrent dans le Grand Lac Salé. L'essentiel des sédiments du Grand Lac Salé est des boues carbonatées dans les zones profondes et des sables oolithiques associés à des structures microbiennes dans les secteurs les moins profonds.

Partie III

La troisième partie est consacrée aux dépôts microbiens édifiés sur une période de 30 000 ans. Une analyse sédimentologique fine, couplée à de la cartographie de terrain et sur image satellite/aérienne ainsi qu'à des datations radiocarbone nous a permis de définir les caractéristiques énoncées ci-dessous :

- ▶ La distribution spatiale des édifices microbiens est très inégale en fonction de la période étudiée : pour la phase Bonneville, les importantes variations du niveau du lac ont conduit à une distribution des structures microbiennes sur plus de 300 m en vertical, alors qu'elle se limite à une amplitude d'environ 10 m pour les structures formées lors de la phase Grand Lac Salé.
- ▶ Les morphologies des structures microbiennes associées à chacune de ces phases sont distinctes : pour la phase Bonneville, elles sont essentiellement constituées de croûtes et de ciments alors que des formes érigées (e.g. dôme, colonnes) dominent pour la phase Grand Lac Salé. Cette différence est en partie liée à (1) la physiographie du bassin : le Grand Lac Salé se situant dans le fond du

bassin, il offre des zones de platiers peu profondes et très étendues qui ont été colonisées par les structures microbiennes. Le lac Bonneville est quant à lui caractérisé par les bordures plus abruptes et des aires de sédimentation littorales réduites ; et (2) l'espace d'accommodation. Ce dernier est variable sur un transect étendu pour le GSL allant depuis des domaines de rivage à des domaines distaux plus profonds. L'accommodation pour le lac Bonneville concerne essentiellement les terrasses qui restent dans des tranches d'eau relativement faibles.

► Une chronologie de mise en place de ces dépôts a pu être proposée :

- Les plus anciennes structures microbiennes datées au cours de ce travail sont retrouvées au niveau de la terrasse Stansbury (ca. 22.6 ka BP) et correspondent à un ciment péloïdal observé dans un conglomérat dont l'âge correspond à celui de l'Oscillation Stansbury.
- Un second âge, plus problématique, est fourni par une croûte située à l'altitude de l'actuel Grand Lac Salé. Sa présence implique soit une chute drastique (80 m) du niveau du lac pendant l'oscillation Stansbury soit une recristallisation entraînant une remise à zéro du radiochronomètre. Dans ce cas cette croûte pourrait s'être formée antérieurement, probablement au tout début de l'histoire du lac de Bonneville, ce qui constituerait une observation inédite. Par ailleurs et de façon inédite, la présence de cette croûte est le témoin d'une ancienne terrasse.
- Le troisième âge a été obtenu sur une croûte recouvrant le conglomérat au niveau de Stansbury et continuant sur les parois sus-jacentes. À ce niveau, la croûte microbienne est composée de trois phases, dont les deux premières ont été datées ca. 21.3 ka BP. Cette même croûte s'étend ensuite verticalement jusqu'à l'altitude de la terrasse Provo et semble se former lors de la montée du niveau du lac, consécutivement à l'oscillation Stansbury. Cependant, leur disparition au niveau de l'élévation Provo est problématique puisque le lac a continué de transgresser jusqu'à atteindre l'altitude Bonneville.
- Au niveau de la terrasse Bonneville, des ciments péloïdaux microbiens ont été reportés, mais aucune croûte n'a été observée entre cette terrasse et Provo.
- Suite à la vidange Bonneville, le niveau du lac se stabilise et forme la terrasse Provo. Des

ciments et des croûtes d'origines microbiennes se développent alors au niveau de cette terrasse. Lorsque le niveau du lac entame sa baisse post-Provo, les croûtes microbiennes tapissent une nouvelle fois les parois entre Stansbury et Provo, recouvrant les croûtes précédemment formées pendant la montée du lac.

- Alors que l'absence de croûtes microbiennes est surprenante pendant la montée, la chute brutale du niveau du lac, liée à la vidange Bonneville, peut expliquer pourquoi ces structures n'ont pas pu s'y déposer pendant cette baisse et réapparaisse seulement au niveau de Provo.
- Enfin, les structures microbiennes se sont développées de manière relativement continue depuis que le lac est entré dans sa phase Grand Lac Salé. Les plus anciennes structures ont été datées vers 10,6 ka BP.

Partie IV

Cette quatrième partie traite surtout de l'influence du tapis microbien sur la minéralisation. Le processus de lithification du tapis microbien se déroule en quatre étapes principales et permet de discuter de la paragenèse de minéralisation :

- ▶ (1) Mise en place du tapis microbien, les activités métaboliques impliquent une variabilité des gradients géochimiques au sein de ce tapis.
- ▶ (2) Production d'une phase minérale de silicate-magnésiens à travers les processus d'organominéralisation, reliée à l'augmentation locale du pH dans la partie supérieure du tapis microbien suite à l'activité métabolique des cyanobactéries.
- ▶ (3) Nucléation d'aragonite dans la matrice organique, probablement en lien avec la dégradation de cette dernière par l'activité métabolique des bactéries sulfato-réductrices.
- ▶ (4) Remplacement partiel de l'aragonite par de la dolomite, probablement consécutivement à une phase d'émersion prolongée. Cette étape marque la transformation du tapis microbien en microbialite.

Partie V

La cinquième partie s'intéresse à deux grandes thématiques intimement liées :

- La distribution des structures microbiennes
 - Les relations entre structures microbiennes et sédimentaires
- La distribution des structures microbiennes à large échelle est non aléatoire dans le lac. Trois motifs principaux ont été observés : (a) des alignements suivant les courbes bathymétriques et parallèles au trait de côte, (b) une distribution liée aux motifs polygonaux, les structures microbiennes se développant autour et au centre des polygones et (c) une concentration des structures microbiennes dans les secteurs les moins profonds en liant avec une rupture distale franche et rectiligne coïncidant avec un ressaut topographique.
- (a) Les alignements parallèles au trait de côte ont été interprétés comme des anciennes lignes de rivages. Leur formation témoigne ainsi des fluctuations du niveau du lac.
- (b) Les motifs polygonaux sont quant à eux interprétés comme d'anciens polygones de dessiccation, colonisés par des structures microbiennes. La formation de ces structures sédimentaires implique une émergence de la zone, traduisant une nouvelle fois les variations du niveau du lac. Des structures de polygones ont été retrouvées jusqu'à 7,5 m sous le niveau moyen, impliquant une baisse du niveau d'eau et une configuration proche de l'assèchement. Lors du réennoisement, les circulations préférentielles de fluides à travers les fentes de dessiccation semblent avoir favorisé le développement de structures microbiennes, qui s'établissent dès lors sur les polygones et permettent également la préservation de cette structure sédimentaire.
- (c) La concentration des structures microbiennes dans le domaine le moins profond du lac et leur disparition vers les domaines plus profonds de façon abrupte pourrait s'expliquer par la présence d'un ressaut topographique. Ce ressaut est relié au contexte géodynamique régional et à la présence d'une faille normale syn-sédimentaire.

- ▶ La distribution non aléatoire des structures microbiennes montre déjà qu'il existe une relation entre les structures microbiennes et sédimentaires, comme c'est le cas pour les polygones de dessiccation. La présence des structures microbiennes impacte la préservation des structures sédimentaire et c'est ce qu'a également montré l'étude des rides et de leur préservation dans le Grand Lac Salé. Ces rides sédimentaires seraient associées aux tapis microbiens. Néanmoins, les conditions environnementales changeantes conduisent à un fort remaniement de ces objets par érosion, émergence, et abrasion et ainsi un faible potentiel de préservation. La préservation de rides sédimentaires indurées sur le platier en domaine émergé reste alors énigmatique à la vue des conditions environnementales locales. Les résultats de cette étude ont montré que lorsqu'elles étaient immergées, ces rides étaient généralement recouvertes par des tapis microbiens. Une analyse fine de ces rides a montré la présence d'un ciment péloïdal en surface de la structure auquel est parfois associée une fine croûte aragonitique, en permettant la lithification et donc leur préservation. L'origine des ciments péloïdaux et de la croûte aragonitique est vraisemblablement à relier aux processus d'organominéralisation générés par l'activité des bactéries présentes au sein des tapis microbiens. La minéralisation contribue ainsi à la préservation des structures sédimentaires.

- ▶ Enfin, à une échelle plus locale, la présence d'un conglomérat composé de blocs métriques sur le platier de la marge d'Antelope Island semble modifier la distribution des structures microbiennes. La mise en place de dépôts gravitaires sert de support au développement des croûtes microbiennes engendrant une concentration localisée des structures microbiennes.

Synthèse

COMPARAISON, CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES



COMPARAISON

Le réseau lagunaire côtier de Cayo Coco (Cuba) et le lac continental Grand Lac Salé (Utah, USA), ont fait l'objet dans ce travail de thématiques de recherche se focalisant sur le développement des structures microbiennes. Plusieurs points de similitudes et de différences majeures sont ressorties entre les deux systèmes.

Problématique 1 : Tapis microbiens et microbialites, importance de la minéralisation

Les tapis microbiens des deux systèmes présentent une zonation de couleur classiquement rencontrée, à savoir : une lamine verte en surface reflétant la présence de cyanobactéries, une lamine rose/violette en dessous traduisant la présence de bactéries anoxygéniques phototrophes (*purple sulfur bacteria*, PSB), et enfin une lamine noire dans la partie inférieure du tapis, impliquant la présence de FeS/FeS₂ témoignant de la présence métabolismes hétérotrophes anaérobiques, notamment des bactéries sulfato-réductrices (Figure conclusion-1 ; Stal *et al.*, 1985 ; Visscher et van Gemerden, 1991 ; van Gemerden, 1993 ; Arp *et al.*, 2003). Même si la couleur de ces différentes lames est le reflet d'un métabolisme particulier, l'idée d'une stricte stratification entre ces communautés est erronée. En effet, ces dernières sont bien plus intriquées entre les lames et bénéficient des réactions et produits métaboliques de chacune d'entre elles (Visscher *et al.*, 2002).

Les mesures de concentration d'O₂ et d'HS⁻ à différentes profondeurs (de jour et de nuit) dans les tapis microbiens de Cayo Coco et du Grand Lac Salé ont permis de mettre en évidence certaines réactions biogéochimiques inhérentes à l'activité des différentes communautés microbiennes. De jour, un pic d'O₂ situé 2 mm sous la surface du tapis est observé dans les deux cas d'étude, témoignant de l'importance du métabolisme photoautotrophe oxygénique associé aux cyanobactéries. La concentration d'O₂ décroît ensuite en profondeur jusqu'à ce que le tapis ne devienne anoxique et que la concentration d'HS⁻ n'augmente en lien avec la sulfato-réduction.

Bien que les métabolismes soit les mêmes, les micro-organismes constituant les tapis microbiens des deux localités sont différents : à Cayo Coco, la majorité des cyanobactéries sont filamenteuses (ressemblant à *Phormidium* spp.), alors qu'au Grand Lac Salé il s'agit essentiellement de coccoïdes

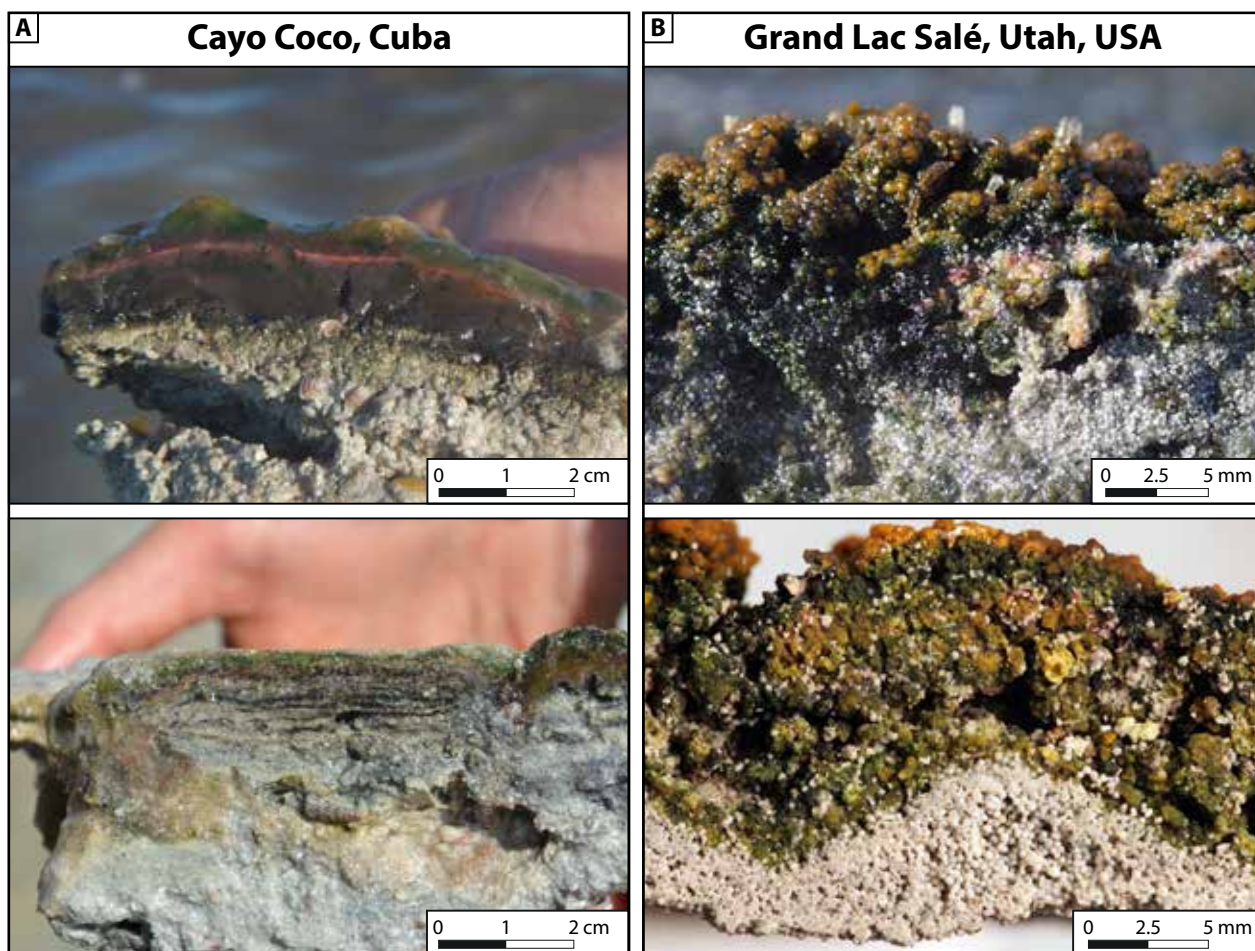


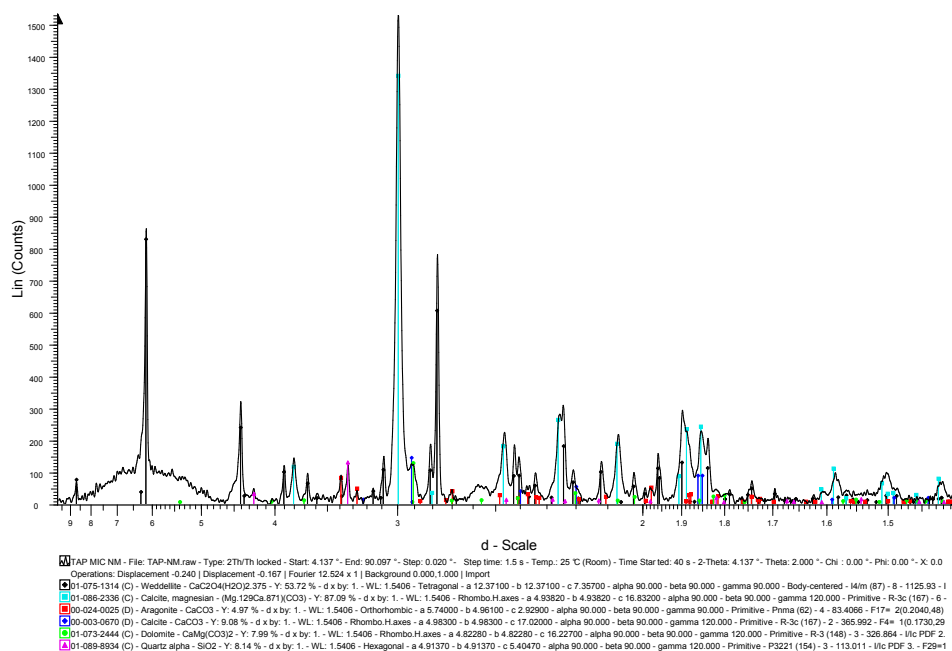
Figure conclusion-1. Les tapis microbiens de (A) Cayo Coco (Cuba) et (B) du Grand Lac Salé (Utah, USA).

(probablement de type *Aphanothece utahensis* et *Pleurocapsa entrophysaloides*; voir [Pace et al., soumis](#)). Toutefois, des analyses génomiques seraient nécessaires pour avoir accès à la diversité écologique de ces deux tapis microbiens, et de les comparer.

Des analyses par diffraction des rayons X ont permis de déterminer les composants minéralogiques principaux rencontrés dans les tapis microbiens des deux cas d'étude (après élimination des grains résultant de piégeage; Figure conclusion-2). L'aragonite est le composé carbonaté majoritaire des tapis microbiens du Grand Lac Salé, tandis qu'il s'agit de calcite magnésienne (HMC) pour Cayo Coco, traduisant deux minéralogies distinctes probablement associées à des processus d'organominéralisation différents entre les deux tapis. Toutefois, de la dolomite a été retrouvée dans les deux systèmes, marquant quant à elle plutôt des processus diagénétiques précoces.

Des analyses minéralogiques plus précises (spectroscopie Raman, FITR, etc.) sont en cours pour le tapis microbien de Cubain, mais ont déjà été effectuées dans les structures microbiennes du Grand

Cayo Coco, Cuba



Grand Lac Salé, Utah, USA

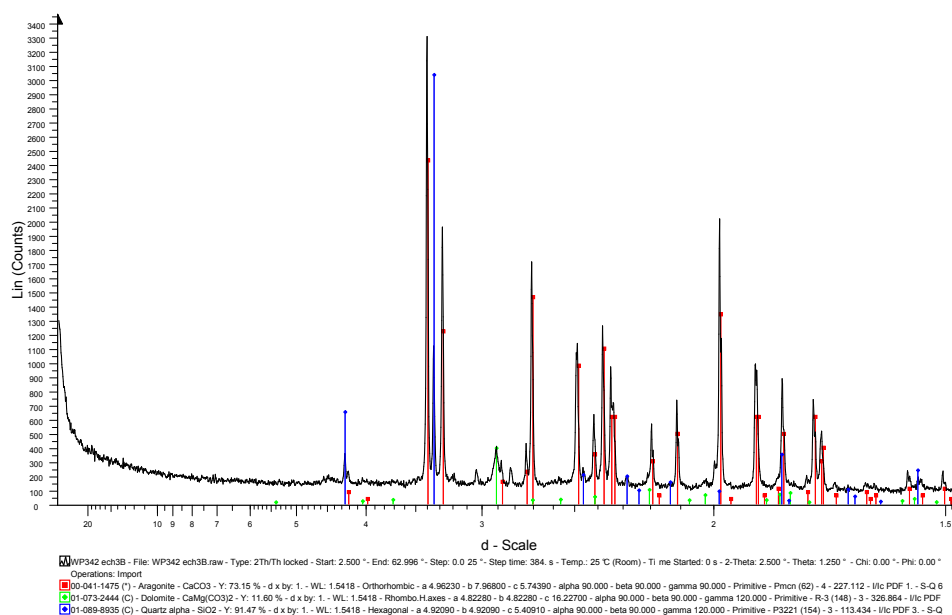
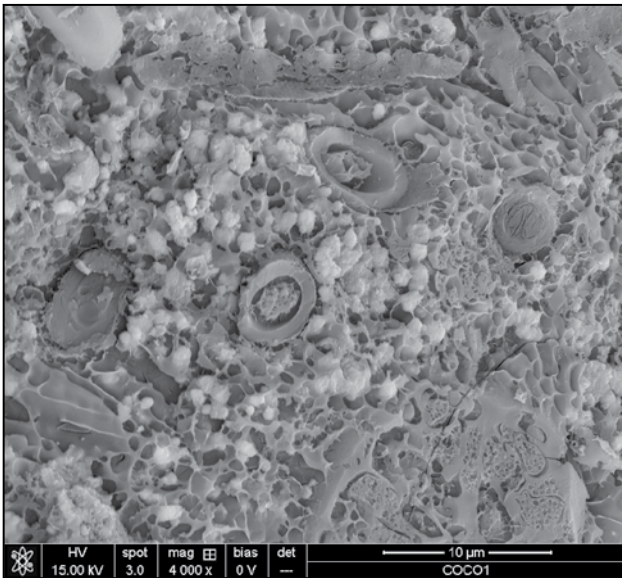


Figure conclusion-2. Comparaison des spectres DRX des minéraux présents dans les tapis microbiens de Cayo Coco (Cuba) et du Grand Lac Salé (Utah, USA), après retrait manuel des grains piégés (les particules les plus fines subsistent toutefois, notamment le quartz). La phase carbonatée majoritaire issue des processus d'organominéralisation est la calcite magnésienne (HMC) pour Cayo Coco, et l'aragonite pour le Grand Lac Salé.

Lac Salé, permettant de définir une paragenèse minérale. Une phase précoce, constituée de silicates magnésiens amorphes à faiblement cristallins, a été observée dans ces structures microbiennes. La nucléation de ces minéraux se localise dans les EPS et résulterait de la combinaison d'une saturation des eaux du lac en ces éléments, et de conditions de pH devenus favorables (plus basique) au sein du

tapis, de même qu'une hausse de l'alcalinité en lien avec l'activité photosynthétique des cyanobactéries (les valeurs de pH de l'eau du lac n'étant pas favorables à la précipitation de cette phase minérale). Par ailleurs, la présence de diatomées, dont le test est finalement dissous dans les conditions de pH du lac, participerait à l'augmentation de la saturation en Si et favoriserait donc la minéralisation de cette phase amorphe. La phase de Si-Mg amorphe montre une diminution du rapport Mg/Si entre le tapis lithifiant et les microbialites. Le Mg issu de cette transformation participerait probablement à la précipitation de dolomite secondaire comme le discute le modèle proposé par Pace *et al.* (soumis).

Cayo Coco, Cuba



Grand Lac Salé, Utah, USA

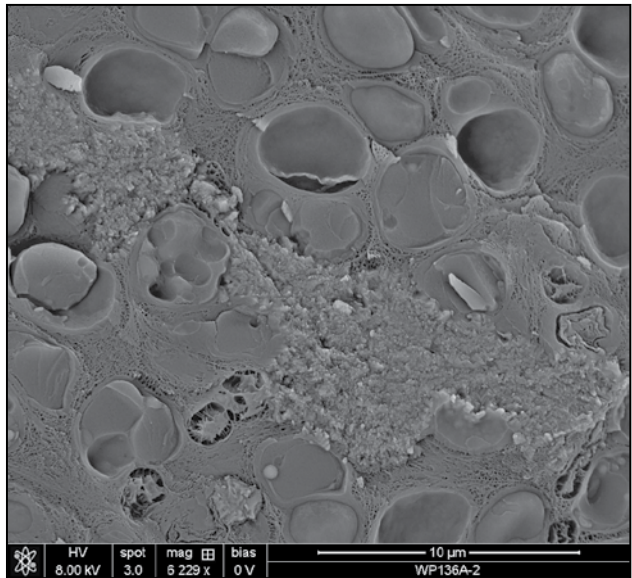










Figure conclusion-3. Illustrations des bactéries et de la minéralisation associée. Les minéraux de HMC nucléent dans la matrice organique (EPS) du tapis microbien de Cuba, au voisinage des cyanobactéries filamenteuses. Dans le tapis microbien du Grand Lac Salé, l'aragonite nucléée dans les EPS et est associée à des cyanobactéries coccoïdes.

Pour les deux chantiers, l'essentiel de la minéralisation se met en place dans les EPS associés et produits par les différentes bactéries (Figure conclusion-3). Cette précipitation induite microbiologiquement participe à la minéralisation des tapis microbiens et est associée à des processus de piégeage des sédiments (*trapping and binding*). Dans le cas du Grand Lac Salé, la minéralisation conduit à une lithification du tapis microbien, et donc la formation de microbialites; dans le cas de Cayo Coco, le faible potentiel de lithification est en majeure partie responsable de la rareté des microbialites.





Problématique 2 : Morphologies

Les morphologies de structures microbiennes diffèrent fortement entre les deux chantiers (Tableau conclusion-1).

Cayo Coco, Cuba

		Macrofabric	Picture	
Microbial mat			Flat microbial mat	
	Hemispheroids	Isolated	Small to large	
		Linked	Small	
			Large	
		Snake-like		
			Pustular microbial mat	
			Cerebroid microbial mat	
		T-IP		

Great Salt Lake, Utah, USA

		Macrofabric	Picture	
Microbialites			Oncoids	
			Mimetic substrate crusts	
			Cow-pie	
			Domes & columns	

Bonneville Lake





		Macrofabric	Picture	
Microbialites			Columnar crusts	
			Bushy to cauliflower crusts	
			Micritic crusts	
Cement			Peloidal cements	

Tableau conclusion-1. Comparaison des morphologies des tapis microbiens et microbialites de Cayo Coco et du Grand Lac Salé (phase Grand Lac salé et Bonneville)

Alors que les morphologies décrites pour Cayo Coco correspondent essentiellement à des tapis microbiens en cours de minéralisation, les morphologies du Grand Lac Salé englobent à la fois le tapis microbien et les microbialites. Cette différence relève certainement du faible potentiel de lithification observé à Cayo Coco. Par ailleurs, les conditions environnementales divergentes entre ces deux secteurs expliquent en partie ces différences.

L'analyse du tapis microbien actuellement présent dans le Grand Lac Salé souligne sa forte homogénéité dans tous les secteurs du lac, que cela soit sur le rivage ou plus en profondeur. Ce tapis, dominé par des cyanobactéries coccoïdes, a été observé en surface des dômes et colonnes, des cow-pie, de rides sédimentaires ainsi qu'encroûtant le substrat rocheux. Le démantèlement des tapis microbiens est responsable de la formation des bioaccumulations d'oncoïdes. La variabilité morphologique du tapis microbien est relativement faible dans le Grand Lac Salé, celle-ci étant principalement inhérente au substrat sur lequel il se développe et à son démantèlement. Plusieurs morphologies de microbialites ont été rencontrées, que cela soit durant la phase Bonneville ou la phase Grand Lac Salé, mais leur variabilité morphologique reste tout de même faible. Pour la phase Bonneville, les structures microbiennes érigées forment essentiellement des croûtes, mais aussi des ciments péloïdaux d'origine microbienne sont également retrouvés dans des conglomérats. Pour la phase Grand Lac Salé, la variabilité morphologique se résume à des oncoïdes, des croûtes (stromatolites et thrombolites) mimant leur substrat, des cow-pie et des dômes et colonnes. Dans la littérature, la variabilité morphologique reflète surtout l'activité de différentes communautés (e.g. [Glunk et al., 2011](#) ; [Bowlin et al., 2012](#) ; [Dupraz et al., 2013](#) ; [Jahnert et Collins, 2013](#) ; [Harwood Theisen et al., 2015](#)). Cependant, les méso- et microfabriques observées dans les dômes et colonnes et les cow-pie apparaissent similaires et semblent de ce fait issus des mêmes communautés microbiennes : leurs différences morphologiques semblent résulter davantage de l'espace d'accommodation ou de la nature du substrat sur lequel les microbialites se développent.

L'analyse des tapis cubains révèle un tout autre résultat. Bien que le tapis soit effectivement homogène sur l'ensemble de la lagune étudiée ([Bouton et al., 2015](#)), les morphologies de ce tapis diffèrent fortement dans les différents secteurs de la lagune. Le Tableau conclusion-1 illustre cette variabilité. Les différences de morphologies ne trouvent pas leur explication dans la nature et le type de substrat sur lequel se développent les tapis, ceux-ci recouvrant pour l'essentiel des dépôts

coquilliers et de la boue micritique. Nous avons pu montrer que la morphologie des tapis est ici liée à l'influence de facteurs de contrôle externes tels que les variations du niveau de la lagune, l'hydrodynamisme, et des facteurs plus locaux liés à l'activité racinaire, à la dessiccation et à la présence de cordons coquilliers.

Il est intéressant de souligner que, ponctuellement, certains de ces facteurs sont communs sur les deux sites d'études. En effet, la présence de petits dômes sur les fentes de dessiccations à Cayo Coco et au Grand Lac Salé montre que le processus sous-jacent est similaire, quelle que soit la nature du tapis microbien.

Problématique 3 : Distribution spatio-temporelle

La cartographie fine réalisée dans les deux secteurs d'étude montre que la distribution des tapis microbiens (Cayo Coco et Grand Lac Salé) et des microbialites (Grand Lac Salé) n'est pas aléatoire (Figure conclusion-4 et Figure conclusion-5).

Les dépôts microbiens se forment dans une large gamme de paramètres physico-chimiques, allant d'eaux douces (lac Bonneville, prédécesseur du Grand Lac Salé), à des eaux saumâtres à faiblement hypersalines (réseau lagunaire de Cayo Coco) et enfin, dans des environnements de forte hypersalinité (Grand Lac Salé).

L'hypersalinité et les variations de salinité sont des facteurs défavorables pour le développement de beaucoup d'organismes, dont la plupart des métazoaires. Cependant, ces conditions particulières ne semblent pas contrarier le développement des écosystèmes microbiens qui, au contraire, tolèrent ces conditions. Toutefois, de brèves et fortes variations de salinité semblent être à l'origine de perturbation des systèmes microbiens, comme le montrent les lagunes de Cayo Coco. De ces études, il ressort au premier ordre que les variations des paramètres physiques et chimiques des eaux et des tapis microbiens peuvent modifier fortement le potentiel de minéralisation.

Nos observations ont également mis en évidence que les structures microbiennes se développent préférentiellement dans les zones de platiers proximales des systèmes lacustres et lagunaires. Les

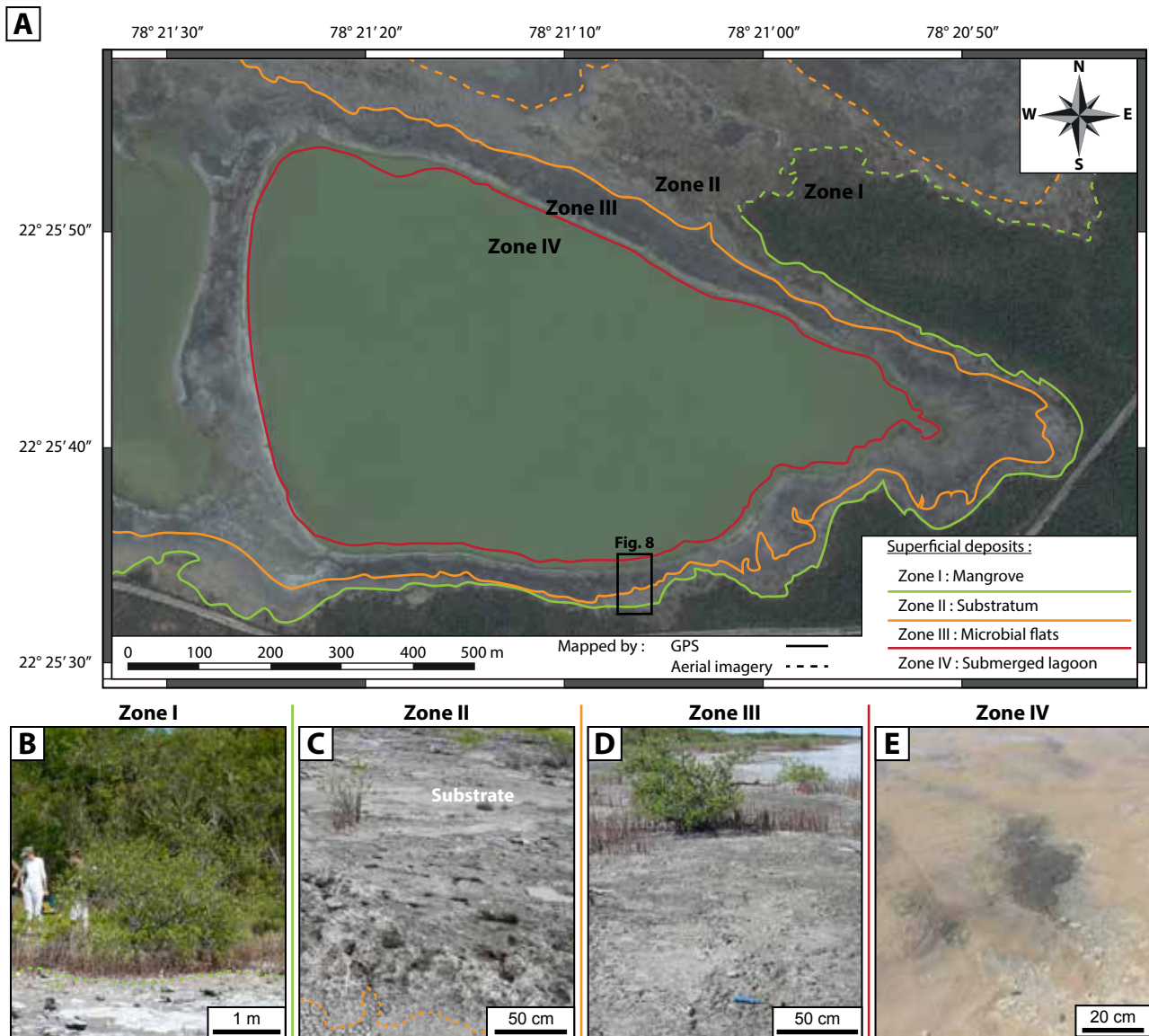


Figure conclusion-4. Distribution des environnements de dépôts définis pour la lagune la plus orientale du réseau lagunaire de Cayo Coco. Les tapis microbiens non-minéralisés sont localisés dans la Zone IV, tandis que les tapis minéralisés recouvrent entièrement la Zone III ; ces-derniers sont également localement présents dans la Zone II.

fluctuations du niveau d'eau dans la lagune de Cayo Coco et sur le platier du Grand Lac Salé influencent également le développement et la distribution des tapis microbiens en modifiant les surfaces propices à leur développement. Par ailleurs, ces surfaces sont contrôlées par le contexte géodynamique et la morphologie locale. Les morphologies des lagunes cubaines résultent d'anciens appareils éoliens qui exercent un contrôle sur les circulations des eaux et la dimension des surfaces et ainsi la répartition des tapis microbiens.

La dimension des surfaces favorables au développement des structures microbiennes diffère fortement entre le Grand Lac Salé et son prédécesseur le lac Bonneville. La morphologie de fond

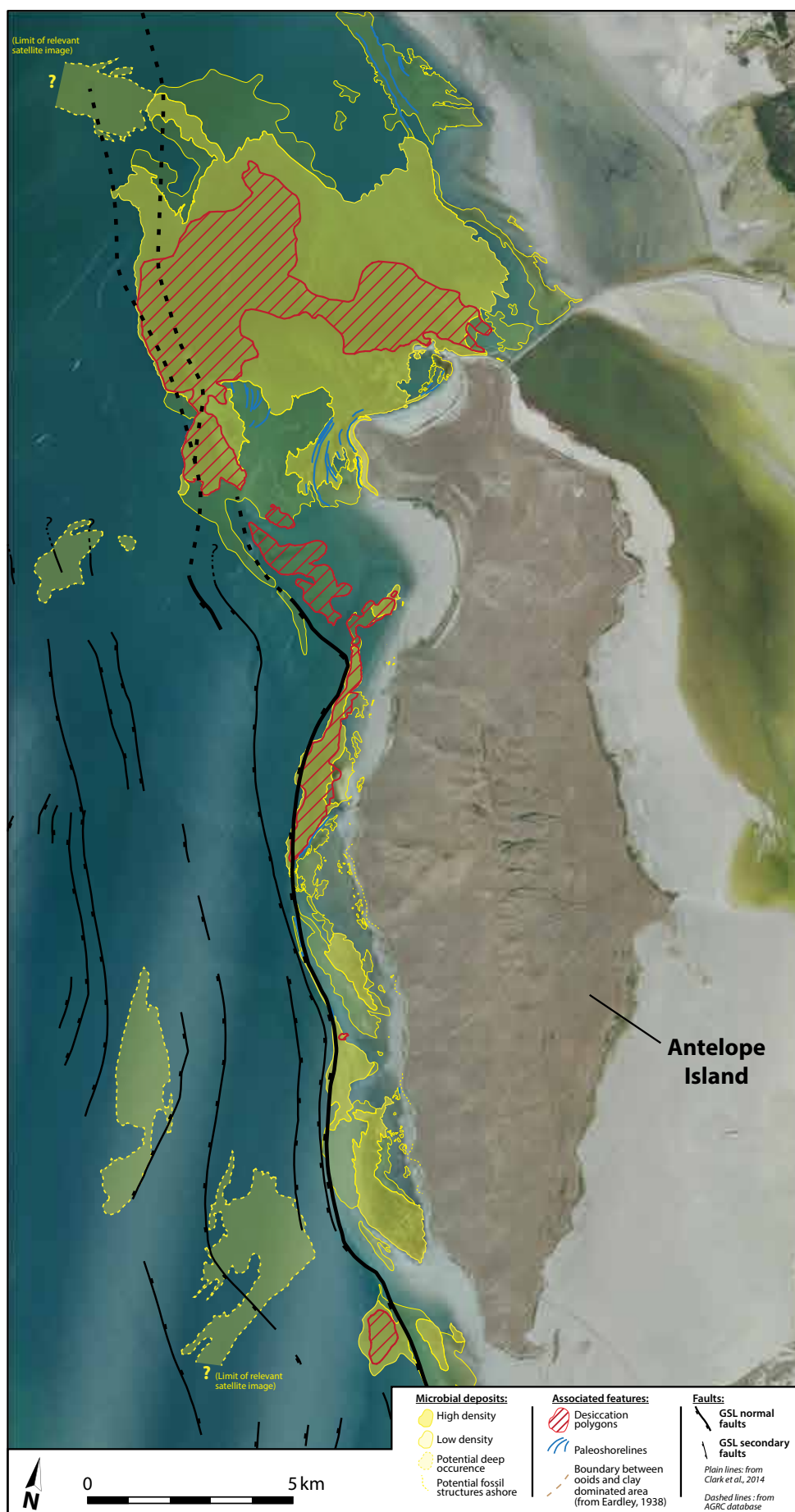


Figure conclusion-5. Distribution et organisation des structures microbiennes et sédimentaires le long de la marge ouest d'Antelope Island, Grand Lac Salé, Utah, USA.

de bassin, couplée à des profondeurs d'eaux limitées (un maximum de 10 m dans la configuration actuelle du GSL) et soumises à de faibles variations (relatives) de niveau, ont conduit à la mise en place de larges zones de platiers dans le Grand Lac Salé. En revanche, les pentes plus abruptes et les fortes variations de niveau d'eau liées au lac Bonneville entraînent une plus faible extension spatiale des édifices microbiens. La largeur des terrasses et la durée pendant laquelle elles ont potentiellement favorisé le développement des tapis microbiens, exercent un contrôle direct sur la répartition des tapis microbiens et la diversité des structures observées.

Des facteurs géodynamiques locaux semblent également influencer la distribution des structures microbiennes, notamment dans le Grand Lac Salé où les failles peuvent induire une concentration localisée de ces dépôts microbiens.

Problématique 4 : Environnement

Les environnements des deux chantiers d'étude sont très différents : une lagune côtière d'une part et un lac continental hypersalin d'autre part. Ce choix résulte de la problématique générale de cette thèse visant à différencier les structures microbiennes se développant en domaine marin de celles se formant en domaine continental, ceci dans l'optique d'extrapoler en partie nos résultats dans le registre fossile où cette différenciation peut parfois être ténue. Quelques réponses préliminaires sont dans nos conclusions. Toutefois, l'analyse fine des structures microbiennes et des sédiments associés dans les deux secteurs d'étude ne permet pas d'établir des critères diagnostiques fiables permettant de discriminer un domaine lacustre hypersalin d'un domaine marin.

L'analyse des composés organiques, des propriétés chimiques locales et des structures sédimentaires peut apporter des éléments de réponses, mais doit être manipulée avec précaution. Un environnement comme celui du Grand Lac Salé actuel est un exemple approprié de milieu où la discrimination continental/marin pourrait parfois être problématique dans le registre fossile. En effet, la physiographie des marges, la présence de microbialites associés à des oolites, les figures sédimentaires (etc.) peuvent être aisément confondues avec des caractéristiques observées en un environnement marin si la base de données est limitée à quelques carottes et à une sismique basse résolution, ou si les environnements restent difficiles à contraindre comme c'est le cas pour les périodes les plus reculées de l'histoire de notre planète (Archéen, par exemple).

CONCLUSIONS

Ce travail s'est focalisé sur le développement des structures microbiennes (i.e. tapis microbiens et microbialites) modernes en domaine de transition continental-marin. Deux cas d'étude, le Grand Lac Salé (Utah, USA) et Cayo Coco (Cuba), correspondant respectivement aux précédents domaines énoncés, ont fait l'objet de nos investigations. Nos observations se sont particulièrement intéressées à la composante environnementale et aux facteurs extrinsèques qui ont influencé le développement des structures microbiennes dans ces systèmes. Les différents résultats obtenus durant cette thèse de doctorat l'ont été à travers l'acquisition de données de terrain, complétées par de la cartographie en imagerie aérienne/satellite ainsi que par des analyses en laboratoire. Ces résultats peuvent être synthétisés au sein de quatre grandes problématiques de recherche, dont les réponses aux questions énoncées dans l'introduction générale sont synthétisées ci-dessous.

A. Tapis microbiens et microbialites, importance de la minéralisation

Peut-on définir une limite entre tapis microbiens et microbialites ?

Les observations effectuées sur les processus de minéralisation et de lithification des tapis microbiens du Grand Lac Salé ont permis d'illustrer les différentes étapes amenant à la formation des microbialites. Ces processus résultent de la dégradation de la matrice organique et de la précipitation de minéraux *in situ*. Les différentes étapes observées de paragenèse minérale conduisent au remplacement progressif de la structure organique par une structure minérale. Dès lors, définir une limite entre tapis microbien et microbialites ne semble pas pertinent : il s'agit plus d'une transition entre une structure à l'origine essentiellement organique, le tapis microbien, vers une structure essentiellement minérale, le microbialite. Cette transition implique la lithification de la structure microbienne.

L'exemple cubain a permis de mettre en évidence que le seul critère de la minéralisation ne peut être pris en compte pour définir une limite entre tapis microbiens et microbialites. En effet, bien que le potentiel de minéralisation soit important dans ce système, la préservation des produits de minéralisation est extrêmement faible. Lorsque le potentiel de préservation est faible, la lithification des tapis microbiens et la formation de microbialites sont limitées.

Une minéralisation signifie-t-elle pour autant lithification ?

Les investigations effectuées dans le réseau lagunaire de Cayo Coco nous ont révélé un important développement de tapis microbiens, au contraire des microbialites qui sont extrêmement rares. Alors qu'au centre de la lagune les tapis microbiens ne sont pas minéralisés et ont un potentiel de lithification nulle, les tapis microbiens observés sur le pourtour de la lagune ont montré un important potentiel de minéralisation, avec la formation d'une croûte carbonatée (essentiellement de la HMC) de quelques millimètres et continue, et ce en l'espace de quelques mois. La formation de cette croûte carbonatée par le tapis microbien est la première étape vers la lithification, or la notion de lithification implique la préservation de cette croûte carbonatée dont le potentiel est très faible dans ce cas. Les secteurs où se forment ces croûtes carbonatées sont des zones où alternent phases d'immersion et d'émersion. Une exposition prolongée conduira à une forte dessiccation et aura pour conséquence l'érosion de la croûte carbonatée. À l'opposée une immersion prolongée facilitera l'installation d'une couche microbienne de surface très riche en EPS, mais dont la présence engendre la dissolution de la croûte carbonatée sous-jacente. De plus, les tempêtes, fréquentes dans ce secteur sont parfois responsables de l'arrachement des tapis microbiens et de leurs produits d'organominéralisation.

Alors que la minéralisation est un processus essentiel pour la lithification, ce seul mécanisme ne peut être suffisant pour la formation des microbialites. En effet, la minéralisation doit être couplée à la préservation des produits de minéralisation pour que la lithification puisse avoir lieu et s'inscrire de façon pérenne dans le registre sédimentaire.

Peut-on différencier paramètres intrinsèques et extrinsèques et comment influencent-ils le potentiel de minéralisation des dépôts microbiens ?

Les différences de potentiel de minéralisation entre les tapis situés (1) sur le pourtour et (2) au centre sur le pourtour des lagunes de Cayo Coco sont reliées à des différences majeures dans la structuration du tapis, et donc probablement à des communautés microbiennes distinctes. Les métabolismes et les réactions biogéochimiques qui en résultent sont ainsi de différentes natures entre les deux tapis : l'un favorisant la minéralisation (1), l'autre non (2). Ces observations témoignent ainsi de l'importance majeure des paramètres intrinsèques, sans qui l'organominéralisation ne peut avoir lieu.

Sur le pourtour de la lagune, des variations dans le potentiel de minéralisation sont apparues au sein du même tapis microbien, en lien avec la morphologie des édifices, leur position dans la lagune (etc.) et variant également dans le temps. Bien qu'il s'agisse du même tapis microbien, donc potentiellement des mêmes communautés microbiennes et métabolismes, ces variations reflètent davantage l'influence des paramètres extrinsèques.

Même si la composante intrinsèque est un prérequis essentiel à la minéralisation, les paramètres extrinsèques peuvent également avoir une influence non négligeable sur le potentiel de minéralisation d'un tapis microbien et son potentiel de préservation.

B. Morphologies

Les morphologies des microbialites sont-elles systématiquement liées à la nature du tapis microbien ?

Nos observations le long de la marge ouest d'Antelope Island ont permis de caractériser des édifices de morphologies différentes parmi les microbialites. Cependant, le tapis microbien actuellement présent au sommet de ces édifices est sensiblement le même, quelle que soit la macrofabrique. Au cours de l'histoire du lac, le type de tapis microbien a certainement changé comme en témoignent la présence de mésosfabriques purement stromatolitiques et d'autres, purement thrombolitiques. Néanmoins, ces mésosfabriques ne sont pas (toujours) caractéristiques d'une morphologie microbialitique particulière, mais alternent fréquemment au sein d'un même édifice (e.g. cow-pie, colonnes). Les différentes morphologies microbiennes n'apparaissent donc pas systématiquement liées à la nature du tapis microbien. De même, alors que le tapis microbien de la lagune de Cuba présente une forte homogénéité, les macrofabriques sont nombreuses et fortement différenciées. De multiples morphologies peuvent donc s'établir à partir d'un tapis microbien homogène.

Existe-t-il un lien entre morphologies des structures microbiennes et potentiel de minéralisation ?

Le pourtour des lagunes du réseau lagunaire de Cayo Coco est entièrement recouvert par un tapis microbien minéralisant. Les différentes morphologies observées présentent des potentiels de minéralisation différents. Dans ce système, les morphologies de tapis microbiens les plus complexes présentent le potentiel de minéralisation le plus important, au contraire des structures plus simples telles que le tapis plan. La différence principale entre formes simples et complexes réside dans le relief synoptique généré par les structures complexes. Dans des conditions de submersions prolongées de ce secteur, une couche microbienne peu cohésive, très riche en EPS, se met en place au-dessus du tapis microbien minéralisé et conduit à la dissolution des produits de minéralisation. Les structures complexes en sont généralement dépourvues, pour deux raisons principales : (1) le relief synoptique dépasse en hauteur le tapis non minéralisé plan qui envahit les zones basses entre les reliefs et latéralement les zones planes de la lagune, et (2) les structures complexes se forment généralement là où l'hydrodynamisme est le plus important, conditions ne permettant pas la mise en place pérenne des EPS peu cohésifs.

Quel est le rôle des facteurs extrinsèques sur la morphologie des dépôts microbiens ?

Le tapis microbien minéralisant de Cayo Coco étant homogène, les communautés microbiennes impliquées, leur métabolisme et les gradients géochimiques en résultant sont alors relativement similaires. Cependant, différentes morphologies de ce tapis microbien ont été rencontrées et ne peuvent donc pas résulter seulement des variations des paramètres intrinsèques. La morphologie plane du tapis microbien est considérée comme la forme initiale, qui évolue vers des formes plus complexes sous l'impulsion de paramètres tels que l'hydrodynamisme, les fluctuations du niveau d'eau ou encore des influences locales telles que les palétuviers. Ces paramètres agissent différemment en fonction de la position dans la lagune, conduisant à des variations spatiales dans la distribution des objets microbiens.

Au Grand Lac Salé, les différentes macrofabriques des microbialites n'apparaissent pas systématiquement dépendantes du type de tapis microbien. Deux macrofabriques peuvent être

directement comparables, les cow-pies et les dômes et colonnes, puisqu'elles se forment de manière relativement synchrone dans le lac et sont constituées des mêmes méso- et microstructures. Ces deux structures diffèrent majoritairement par leurs modes de croissance dominants, celui des cow-pie étant latéral, tandis que celui des colonnes étant vers le haut. La distribution de ces différentes macrofabriques sur un profil rivage-lac montre des morphologies en cow-pie essentiellement en domaine très proximal et en dômes & colonnes dans les zones plus distales. En domaine très proximal, le faible espace d'accommodation entraîne une croissance majoritairement latérale des structures microbiennes en cow-pie. En revanche, là où l'espace d'accommodation est plus important, une croissance préférentielle vers le haut conduit à la formation de structures à fort relief synoptique : les dômes et colonnes. La présence de hauts-fonds topographiques hérités confirme cette distribution des structures microbiennes, avec l'installation de cow-pie dans les domaines à faible accommodation.

C. Distribution spatio-temporelle

La distribution des structures microbiennes est-elle aléatoire ou alors suit-elle des motifs particuliers ?

Les travaux de cartographie des tapis microbiens et des microbialites ont clairement montré une distribution non aléatoire des structures microbiennes dans nos deux cas d'étude. À Cayo Coco, la distribution des tapis microbiens suit les différents environnements de dépôts. Cependant, c'est au Grand Lac Salé que la distribution des structures microbiennes est la plus caractéristique. Nos travaux le long de la marge ouest d'Antelope Island ont défini trois motifs particuliers, (1) des alignements parallèles aux courbes de niveau et au trait de côte, (2) un alignement le long d'une rupture topographique et (3) des motifs polygonaux, où les structures microbiennes forment le contour des polygones (l'intérieur est également parfois colonisé). Ces motifs caractéristiques sont le reflet d'une dynamique environnementale complexe précisée ci-dessous.

Existe-t-il une relation entre les dépôts microbiens et certaines structures sédimentaires associées ?

L'observation des motifs particuliers formés par les structures microbiennes a permis de les associer à des structures sédimentaires et de remonter à leurs mécanismes de formation. Ainsi, les motifs polygonaux géants du Grand Lac Salé ont été assimilés à des polygones de dessiccation. La circulation préférentielle de fluides au niveau des fentes de dessiccation a probablement favorisé le développement des structures microbiennes, qui s'organisent dès lors sur le pourtour du polygone. Elles ont de ce fait permis de préserver la géométrie des polygones, dont le potentiel de préservation était normalement très faible étant donné les conditions du système (fort hydrodynamisme, fortes fluctuations du niveau du lac, etc.). Un phénomène similaire a été aussi mis en évidence à Cuba, où cette fois-ci les remontées de fluides à travers les fentes de dessiccation et leur accumulation sous le tapis microbien relativement hermétique ont engendré la formation de cloques (hémisphéroïdes).

Le développement des structures microbiennes semble être également favorisé par la présence d'un point de nucléation stable. La mise en place de dépôts gravitaires, notamment grossiers, offre un lieu de développement préférentiel pour les structures microbiennes qui vont ainsi venir recouvrir la structure. De plus, cette action est double puisqu'elle favorise également la préservation du dépôt gravitaire, protégé de l'érosion par la stabilisation du substrat.

Enfin, la cimentation précoce de structures sédimentaires, telles que les rides de courants/vagues, induite par la présence d'un tapis microbien offre à ces structures un potentiel de préservation bien plus important. Les rides sédimentaires sont souvent associées aux microbialites dans le registre fossile (e.g. à l'Archéen). Leur préservation peut être ainsi être éventuellement mise en lien avec l'activité microbienne, à l'instar des MISS.

Dépôts microbiens et structures sédimentaires sont souvent intimement liés. La mise en place de structures microbiennes favorise fréquemment la préservation de structures sédimentaires dont le potentiel de préservation était relativement faible en regard des conditions environnementales. De plus, certaines structures sédimentaires favorisent également la mise en place des dépôts microbiens, aussi bien en leur proposant un point de nucléation stable ou alors en leur offrant des conditions physico-chimiques optimales.

Que peut nous apprendre la distribution des structures microbiennes sur la dynamique du système ?

Le système lacustre Lac Bonneville/Grand Lac Salé offre une excellente opportunité d'étudier l'évolution des structures microbiennes en fonction de l'évolution du lac. Une des particularités de ce système lacustre est l'importante amplitude de variations de niveau d'eau, et ce à différentes échelles temporelles. À l'échelle du système lacustre, les dépôts microbiens sont retrouvés sur un intervalle vertical de plus de 300 m, contrastant avec le Grand Lac Salé actuel, dont la profondeur est limitée à 10 m. Leur présence à une telle hauteur est ainsi le reflet de la dynamique de ce système lacustre et de l'évolution de sa profondeur à long terme. Nos investigations sur le Grand Lac Salé (établi depuis 11 500 ¹⁴C ans BP) ont permis de mettre en évidence des variations du niveau du lac à une échelle beaucoup plus fine. Les alignements de microbialites qui suivent les courbes de niveau et parallèles au trait de côte ont été interprétés comme des paléo-lignes de rivages, et sont donc les marqueurs des fluctuations des niveaux du lac. De la même manière, les structures polygonales interprétées comme des structures de dessiccation nécessitent une émergence. Leur distribution est donc le reflet des phases d'émergence majeures qui ont jalonné l'histoire du Grand Lac Salé.

Dans le cas de Cayo Coco, la distribution des tapis microbiens traduit la dynamique d'enneigement de la lagune. Le tapis microbien non minéralisé se développe dans un secteur constamment immergé, au contraire du tapis minéralisé qui se met en place dans des secteurs alternants phases d'immersion et d'émergence. Dans les secteurs soumis à une dessiccation trop importante (émergence > immersion), les tapis microbiens minéralisés sont érodés et donc rarement préservés. La présence de matière organique issue des tapis microbiens non minéralisés dans les sédiments des secteurs marginaux de la lagune indique des périodes d'enneigement passées. La distribution des tapis microbiens à l'échelle de la lagune traduit donc l'amplitude des variations du niveau d'eau dans le système.

Les facteurs de contrôle agissant sur la distribution des structures microbiennes et sédimentaires associées diffèrent-ils selon l'échelle d'investigation ?

À large échelle, la distribution non aléatoire des structures microbiennes répond fréquemment à des variations du plan d'eau, aussi bien pour le Grand Lac Salé que pour Cayo Coco. Pour Cuba, les variations de niveaux d'eau dans le réseau lagunaire sont majoritairement contrôlées par les variations

climatiques saisonnières (saison humide/sèche). La distribution des édifices microbiens du Grand Lac Salé a permis d'illustrer l'amplitude des fluctuations du niveau du lac depuis près de 30 000 ¹⁴C ans BP, qui reflètent des variations climatiques à large échelle, dont les cycles glaciaires/interglaciaires. Le facteur climatique n'est toutefois pas le seul contrôle sur la distribution des structures microbiennes. En effet, la limite abrupte des structures microbiennes le long d'un ressaut topographique suivant la marge ouest d'Antelope Island est attribuée à la présence d'une faille normale majeure participant à la structuration du lac. Tectonique et climats apparaissent donc comme les facteurs de contrôle affectant la distribution des structures microbiennes à large échelle. D'autres facteurs ont une influence plus locale sur la distribution de ces édifices. Au Grand Lac Salé, les processus gravitaires fournissent des sites de nucléation préférentiels pour l'édification de microbialites conduisant à de fortes densités ponctuelles de structures microbiennes.

D. Environnement

Les structures microbiennes permettent-elles de définir des conditions environnementales précises ?

Les tapis microbiens et microbialites sont retrouvés dans une large gamme d'environnements, allant par exemple d'eaux douces à hypersalées. Leur présence est cependant souvent associée à une faible diversité des métazoaires (notamment brouteurs/fouisseurs) et ainsi reliée à des conditions environnementales souvent qualifiées d'extrêmes. Dans le Grand Lac Salé, la salinité moyenne de 130 g l⁻¹ se situe au-dessus du seuil de tolérance de la plupart des macro-organismes, expliquant leur faible diversité. Toutefois, dans l'exemple de Cuba, ce sont davantage les importantes fluctuations des paramètres physico-chimiques qui sont à l'origine de la prolifération des tapis microbiens, et non des conditions extrêmes durables. Cependant, la faible diversité des métazoaires n'est pas nécessairement un prérequis à l'édification des structures microbiennes. De nombreux restes de poissons ont été préservés dans les sédiments du lac Bonneville, ces macro-organismes coexistaient donc avec des tapis microbiens.

La présence de structures microbiennes ne permet donc pas de définir des conditions environnementales précises. Cependant, bien qu'elles puissent se développer dans des conditions environnementales

variées et être associées à des macro-organismes, leur présence est souvent le témoin d'une faible diversité des métazoaires en lien soit avec des conditions physico-chimiques extrêmes, soit avec des fluctuations trop importantes dépassant le seuil de tolérance des autres organismes.

Les dépôts microbiens observés dans le registre fossile reflètent-ils l'activité microbienne passée? En sont-ils des représentants qualitatifs et quantitatifs?

Les deux systèmes microbiens étudiés au cours de ce travail se différencient (entre autres) sur un critère majeur, la lithification. Dans le Grand Lac Salé, le potentiel de lithification est important conduisant à la formation de microbialites. Le potentiel de préservation de ces structures étant important, celles-ci pourront vraisemblablement être préservées dans le registre fossile et constitueront ainsi un bon reflet de l'activité microbienne ayant eu lieu dans le lac. À l'inverse, le potentiel de lithification des tapis microbiens de Cayo Coco est actuellement négligeable, induisant un faible potentiel de préservation. Malgré l'abondance des structures microbiennes dans ce système, les traces de leur présence et de leur activité dans la lagune seront vraisemblablement limitées, mis à part le signal géochimique qui semble être potentiellement préservé dans la matière organique. Ces observations tendent à signifier que seule une faible part de l'activité microbienne va être préservée dans le registre fossile (sous forme de microbialites). La diversité et l'abondance des structures microbiennes dans le registre fossile ne sont pas nécessairement le reflet de la l'intensité de l'activité microbienne, mais davantage de leur potentiel de lithification.

Quels critères peuvent permettre une différenciation marin/continental? Est-ce exportable dans l'enregistrement sédimentaire?

La comparaison de nos deux cas d'études ne permet pas d'avoir accès à la variabilité des paramètres environnementaux dans lesquels se développent les structures microbiennes, aussi bien en domaine marin que continental. Les données disponibles dans la littérature permettent de comparer nos résultats avec les autres environnements dans lesquels se développent ces structures. Cependant, à l'échelle de nos investigations, il n'a pas été possible de définir clairement des critères de différenciation entre domaines marins et continentaux qui soient extrapolables au le registre fossile.

La minéralogie des produits d'organominéralisation majoritaires de Cayo Coco (i.e. calcite-magnésienne) et du Grand Lac Salé (i.e. aragonite), ne sont pas caractéristiques de leurs environnements de dépôts, les microbialites de Shark Bay (domaine marin) étant en aragonite (Jahnert *et al.*, 2012) et celles de du lac Satonda Crater (domaine continental) étant en calcite magnésienne (Arp *et al.*, 2003). Il en est de même pour les morphologies des édifices microbiens où des colonnes se forment aussi bien en domaine continental (e.g. le Grand Lac Salé) et en domaine marin ouvert (e.g. Bahamas, Andres et Reid, 2006). Dans ces deux localités, l'espace d'accommodation apparaît être un critère déterminant. En plus de ce dernier, les variations du niveau d'eau, de l'hydrodynamisme, ou encore la présence d'un point de nucléation stable (i.e. des facteurs de contrôle extrinsèques), jouent un rôle prépondérant sur les morphologies, la distribution et la minéralisation des structures microbiennes.

Basé sur nos observations, les structures microbiennes ne permettent pas de différencier environnements marins et continentaux. Une vision du cadre tectono-sédimentaire à l'échelle du bassin fournit davantage de précisions, mais ne permet pas toujours de différencier facilement domaines marins et continentaux, surtout lorsqu'il s'agit d'une transition (e.g. dépôts aptiens de l'Atlantique Sud, Mello *et al.*, 2012).

D'autres critères, et notamment des échelles d'investigations plus fines (microstructures), semblent nécessaires pour aborder cette thématique. Nos observations dans le système lacustre Bonneville/Grand Lac Salé permettent de proposer des angles d'approches en mettant en évidence une préservation différentielle des restes de microbes constituant le tapis microbien : ceux-ci apparaissent mieux préserver dans des eaux douces (Bonneville) que dans le Grand Lac Salé, et ce malgré une intense météorisation depuis près de 25 000 ans pour certains d'entre eux.

PERSPECTIVES

À l'issu de ce travail, il ressort qu'il serait pertinent de poursuivre l'étude des processus de minéralisation en se focalisant notamment sur la différenciation entre les deux types de tapis microbiens des deux secteurs d'étude. Au-delà d'une simple différenciation entre les types de cyanobactéries majoritaires (i.e. filamenteuses à Cuba et coccoïdes au Grand Lac Salé), des analyses génomiques (e.g. ARN 16s) permettraient de contraindre les communautés microbiennes dominantes dans chacun de ces tapis.

Le travail de cartographie des microbialites du Grand Lac Salé a été réalisé pour l'essentiel à travers de l'imagerie aérienne et satellite. Les informations issues de la littérature indiquent la présence de structures construites en domaine de subsurface, des prospections géophysiques (e.g. sismique, sonar, CHIRP) seraient à même de fournir (1) une géométrie en trois dimensions de ces objets ainsi que leur taille, et également (2) la part des édifices enfouis dans le sédiment et non visible en surface. Même si nos résultats ont montré des relations entre faille / microbialites et entre fente de dessiccation / microbialites, des prospections à haut degré de détail permettraient de mieux les comprendre.

En plus de la cartographie géophysique, un échantillonnage par carottage profond des microbialites distaux pourrait être envisagé. Ceci permettrait entre autres de (1) comparer morphologiquement et géochimiquement les édifices formant les paléo-lignes de rivages, les structures polygonales et ceux associés aux failles. Dans ce cas, le signal géochimique pourrait potentiellement être différent au niveau des structures bénéficiant d'apports ioniques de subsurface (e.g. au niveau des failles ou des polygones.), et ainsi pourrait fournir un proxy visant à les discriminer. (2) Cet échantillonnage permettrait également de dater leur formation et de le confronter au modèle proposé dans ce manuscrit.

Une colonne a été prélevée au niveau d'une paléo-ligne de rivage à proximité du rivage d'Antelope Island. Des travaux préliminaires ont été entrepris sur cette colonne ayant abouti à une datation de la partie supérieure (ca. 2678 ± 72 14C BP ans) et une représentation imagée par CT-scan pour obtenir une reconstitution 3D de cet édifice (voir remerciements). Cette colonne a ensuite été coupée en deux (voir Figure Intro-4), ce qui va permettre d'effectuer (1) un transect de datations (14C couplé ponctuellement à de l'U/Th pour estimer l'effet réservoir et calibrer la courbe) qui permettra de déterminer avec précision le taux de croissance de la colonne et de caractériser des surfaces d'arrêt afin

de les relier à d'éventuelles variations du niveau du lac, et (2) deux transects géochimiques, le premier sur la phase carbonatée ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$) qui devrait permettre d'illustrer les variations isotopiques des eaux du lac (voir McKenzie et Eberli, 1985), et le second sur la matière organique ($\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ et $\delta^{15}\text{N}$) afin d'en définir la source. Ces informations pourront peut-être permettre de comprendre les changements de mésofabriques stromatolitiques/thrombolitiques rencontrés dans certains édifices du Grand Lac Salé, qui sont encore mal contraint à ce stade.

Un changement d'échelle pourrait être également envisagé : alors que l'essentiel des observations rapportées dans ce manuscrit s'est focalisé sur le secteur d'Antelope Island, une extension à d'autres secteurs du lac (e.g. sur la marge ouest, au centre de la baie Gilbert, dans la baie Gunnison) pourrait permettre d'illustrer d'autres phénomènes et facteurs de contrôle (locaux notamment, à l'instar de la débrite présentée dans p 263 de ce manuscrit ; ou encore l'influence des facteurs anthropiques sur la croissance des structures microbiennes).

La structuration du Grand Lac Salé résulte d'une tectonique extensive complexe conduisant à la mise en place de zones de platiers sur le compartiment inférieur des failles normales. Au niveau d'Antelope Island et probablement à l'échelle du lac dans son intégralité, ces secteurs apparaissent comme les plus favorables au développement des microbialites où ils sont associés à des sables oolithiques, alors que ces deux sédiments sont plus discrets en secteur distal, où l'on retrouve essentiellement de la boue carbonatée. Bien que restant à affiner, ce modèle peut avoir d'importantes implications pour la prospection pétrolière puisque microbialites et grainstones à oolithiques constituent de bons réservoirs à hydrocarbures (si la diagenèse le permet...). Dans des systèmes fossiles jugés similaires au Grand Lac Salé, la reconnaissance de ces zones hautes de platiers en imagerie sismique pourrait guider les choix d'emplacements des puits d'exploration. Enfin la caractérisation des remontées fluides au niveau des systèmes de faille permettrait d'établir un lien entre leur nature et celle des microbialites associées.

Le rôle spécifique de certains facteurs de contrôle extrinsèques (proposés dans ce manuscrit) agissant sur le potentiel de minéralisation et la morphologie des structures microbiennes peut être testé à travers une modélisation analogique. La mise en culture des tapis microbiens et microbialites en aquarium, et notamment de certaines souches microbiennes caractéristiques, a permis de tester un à un l'influence des facteurs de contrôle intrinsèque. Il serait également tout à fait possible d'observer

leur réaction (résistance, minéralisation, modifications morphologiques) face à la modification de différents paramètres environnementaux tels que l'hydrodynamisme (via un module d'agitation), le bilan radiatif, la salinité, la température, des variations du niveau d'eau (impliquant une émergence), la présence d'un substrat induré (etc.) selon différentes intensités et durées.

Les résultats de cette étude ont également insisté sur l'importance de « revisiter » certains systèmes fossiles et notamment concernant la part effective des systèmes microbiens sur la sédimentation (caractérisation des matières organiques) et la préservation de certaines structures associées (i.e. polygones, rides, etc.).

BIBLIOGRAPHIE



BIBLIOGRAPHIE

- Aitken, J.D.** (1967) Classification and environmental significance of cryptalgal limestones and dolomites, with illustrations from the Cambrian and Ordovician of SW Alberta. *J. Sed. Petrol.*, **37**, 1163-1178.
- Aitken, J.D. and Narbonne, G.M.** (1989) Two Occurrences of Precambrian Thrombolites from the Mackenzie Mountains, Northwestern Canada. *PALAIOS*, **4**, 384-388.
- Allwood, A.C., Walter, M.R., Burch, I.W. and Kamber, B.S.** (2007) 3.43 billion-year-old stromatolite reef from the Pilbara Craton of Western Australia: Ecosystem-scale insights to early life on Earth. *Precambrian Research*, **158**, 198-227.
- Allwood, A.C., Walter, M.R., Kamber, B.S., Marshall, C.P. and Burch, I.W.** (2006) Stromatolite reef from the Early Archaean era of Australia. *Nature*, **441**, 714-718.
- Anderson, K.L., Tayne, T.A. and Ward, D.M.** (1987) Formation and Fate of Fermentation Products in Hot Spring Cyanobacterial Mats. *Applied and Environmental Microbiology*, **53**, 2343-2352.
- Andres, M.S. and Reid, R.P.** (2006) Growth morphologies of modern marine stromatolites: A case study from Highborne Cay; Bahamas. *Sed. Geol.*, **185**, 319-328.
- Antevs, E.** (1948) Climatic changes and pre-white man. In: *The Great Basin, with Emphasis on Glacial and Post-Glacial Times*, vol. 38. University of Utah, pp. 168-191. Bulletin.
- Arp, G., Hofmann, J. and Reitner, J.** (1998) Microbial fabric formation in spring mounds ("microbialites") of alkaline salt lakes in the Badain Jaran sand sea, PR China. *PALAIOS*, **13**, 581-592.
- Arp, G., Reimer, A. and Reitner, J.** (2003) Microbialite Formation in Seawater of Increased Alkalinity, Satonda Crater Lake, Indonesia. *Journal of Sedimentary Research*, **73**, 105-127.
- Atwater, T.** (1970) Implications of Plate Tectonics for the Cenozoic Tectonic Evolution of Western North America. *Geological Society of America Bulletin*, **81**, 3513-3536.
- Awramik, S.M.** (1971) Precambrian columnar stromatolite diversity: reflection of metazoan appearance. *Science*, **174**, 825-827.
- Awramik, S.M. and Margulis, L.** (1974) Definition of stromatolite. In: *Stromatolite Newsletter* (Ed E. Walter), **2**, pp. 5.
- Awramik, S.M. and Sprinkle, J.** (1999) Proterozoic stromatolites: the first marine evolutionary biota. *Historical Biology*, **13**, 241-253.
- Balch, D.P., Cohen, A.S., Schnurrenberger, D.W., Haskell, B.J., Valero Garces, B.L., Beck, J.W., Cheng, H. and Edwards, R.L.** (2005) Ecosystem and paleohydrological response to Quaternary climate change in the Bonneville Basin, Utah. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **221**, 99-122.
- Bartok, P.** (1993) Prebreakup geology of the Gulf of Mexico-Caribbean: Its relation to Triassic and Jurassic rift systems of the region. *Tectonics*, **12**, 441-459.

- Baskin, R.L. and Allen, D.V.** (2005) Bathymetric Map of the South Part of Great Salt Lake, Utah, pp. Scientific Investigations Map 2894. U.S. Geological Survey.
- Baskin, R.L., Driscoll, N. and Wright, V.P.** (2011) Lacustrine microbialites in Great Salt Lake: life in a dead lake [Abstract]. In: *American Association of Petroleum Geologists Annual Convention Abstracts Volume*, **13**.
- Baskin, R.L., Driscoll, N. and Wright, V.P.** (2013) Controls on lacustrine microbialite distribution in Great Salt Lake, Utah. [Abstract.]. In: *Microbial Carbonates in Space and Time: Implications for Global Exploration and Production*, pp. 70-71. The Geological Society, London, Programme & Abstracts Volume.
- Baskin, R.L. and Turner, J.** (2006) Bathymetric Map of the North Part of Great Salt Lake, Utah, pp. Scientific Investigations Map 2894. U.S. Geological Survey.
- Baskin, R.L., Wright, V.P., Driscoll, N., Graham, K. and Hepner, G.** (2012) Microbialite Bioherms in Great Salt Lake: Influence of Active Tectonics and Anthropogenic Effects. American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, OK, Search & Discovery, article #90153.
- Basso, D., Bracchi, V. and Favalli, A.** (2013) Microbialite formation in southern Sinai (Egypt). *Facies*, **59**, 7-18.
- Baumgartner, L.K., Reid, R.P., Dupraz, C., Decho, A.W., Buckley, D.H., Spear, J.R., Przekop, K.M. and Visscher, P.T.** (2006) Sulfate reducing bacteria in microbial mats: Changing paradigms, new discoveries. *Sed. Geol.*, **185**, 131-145.
- Baumgartner, L.K., Spear, J.R., Buckley, D.H., Pace, N.R., Reid, R.P., Dupraz, C. and Visscher, P.T.** (2009) Microbial diversity in modern marine stromatolites, Highborne Cay, Bahamas. *Environmental Microbiology*, **11**, 2710-2719.
- Bell, P.R.F.** (1992) Eutrophication and coral reefs: some examples in the Great Barrier Reef lagoon. *Water Research*, **26**, 553-568.
- Benson, L.** (1994) Carbonate deposition, Pyramid Lake Subbbasin, Nevada: 1. Sequence of formation and elevational distribution of carbonate deposits (Tufas). *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, **109**, 55-87.
- Benson, L.V., Currey, D.R., Dorn, R.I., Lajoie, K.R., Oviatt, C.G., Robinson, S.W., Smith, G.I. and Stine, S.** (1990) Chronology of expansion and contraction of four great Basin lake systems during the past 35,000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **78**, 241-286.
- Benson, L.V., Currey, D.R., Lao, Y. and Hostetler, S.** (1992) Lake-size variations in the Lahontan and Bonneville basins between 13,000 and 9000 14C yr B.P. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **95**, 19-32.
- Benson, L.V., Lund, S.P., Smoot, J.P., Rhode, D.E., Spencer, R.J., Verosub, K.L., Louderback, L.A., Johnson, C.A., Rye, R.O. and Negrini, R.M.** (2011) The rise and fall of Lake Bonneville between 45 and 10.5 ka. *Quaternary International*, **235**, 57-69.
- Benson, L.V. and Thompson, R.S.** (1987) The physical record of lakes in the Great Basin. In: *North America and adjacent oceans during the last glaciation* (Ed a.W. Ruddiman W.F., H.E., Jr.), **K-3**, pp. 241-260. Geological Society of America, The Geology of North America.

- Benzerara, K. and Menguy, N.** (2009) Looking for traces of life in minerals. *Comptes Rendus Palevol*, **8**, 617-628.
- Bertrand-Sarfati, J. and Trompette, R.** (1976) Use of Stromatolites for Intrabasinal Correlation: Example from the Late Proterozoic of the Northwestern Margin of the Taoudenni Basin. In: *Developments in Sedimentology* (Ed M.R. Walter), **Volume 20**, pp. 517-522. Elsevier.
- Bills, B.G., Wambeam, T.J. and Currey, D.R.** (2002) Geodynamics of Lake Bonneville. In: *Great Salt Lake, an overview of change* (Ed J.W. Gwynn), pp. 7-32. Utah Geological Survey, Salt Lake City.
- Bird, D.E., Burke, K., Hall, S.A. and Casey, J.F.** (2005) Gulf of Mexico tectonic history: Hotspot tracks, crustal boundaries, and early salt distribution. *AAPG Bull.*, **89**, 311-328.
- Bird, P.** (1998) Kinematic history of the Laramide orogeny in latitudes 35°–49°N, western United States. *Tectonics*, **17**, 780-801.
- Bosak, T., Mariotti, G., Macdonald, F.A., Perron, J.T. and Pruss, S.B.** (2013) Microbial sedimentology of stromatolites in Neoproterozoic cap carbonates. *Ecosystems Paleobiology and Geobiology*, **19**.
- Bourillot, R.** (2009) *Evolution des plates-formes carbonatées pendant la crise de salinité messinienne : de la déformation des évaporites aux communautés microbialithiques (Sud-Est de l'Espagne)*, Université de Bourgogne, Dijon, 384 pp.
- Bourillot, R., Vennin, E., Rouchy, J.-M., Durllet, C., Rommevaux, V., Kolodka, C. and Knap, F.** (2010) Structure and evolution of a Messinian mixed carbonate-siliciclastic platform: the role of evaporites (Sorbas Basin, South-east Spain). *Sedimentology*, **57**, 477-512.
- Bouton, A., Vennin, E., Pace, A., Bourillot, R., Dupraz, C., Thomazo, C., Brayard, A., Désaubliaux, G. and Visscher, P.T.** (2016) External controls on the distribution, fabrics and mineralization of modern microbial mats in a coastal hypersaline lagoon, Cayo Coco (Cuba). *Sedimentology*, n/a-n/a.
- Bowlin, E.M., Klaus, J.S., Foster, J.S., Andres, M.S., Custals, L. and Reid, R.P.** (2012) Environmental controls on microbial community cycling in modern marine stromatolites. *Sedimentary Geology*, **263–264**, 45-55.
- Braga, J.C., Martin, J.M. and Riding, R.** (1995) Controls on microbial dome fabric development along a carbonate-siliciclastic shel-basin transect, Miocene, SE Spain. *Palaios*, **10**, 347-361.
- Braissant, O., Decho, A.W., Dupraz, C., Glunk, C., Przekop, K.M. and Visscher, P.T.** (2007) Exopolymeric substances of sulfate-reducing bacteria: Interactions with calcium at alkaline pH and implication for formation of carbonate minerals. *Geobiology*, **5**, 401-411.
- Brayard, A., Vennin, E., Olivier, N., Bylund, K.G., Jenks, J., Stephen, D.A., Bucher, H., Hofmann, R., Goudemand, N. and Escarguel, G.** (2011) Transient metazoan reefs in the aftermath of the end-Permian mass extinction. *Nature Geosci*, **4**, 693-697.
- Buchheim, H.P. and Awramik, S.M.** (2011) Predicting lacustrine microbialite distribution and facies associations: the Eocene Green River Formation analogue. In: *GSA Annual Meeting*, pp. 61. Geological Society of America, Minneapolis.

- Buchheim, H.P., Awramik, S.M. and Leggit, V.L.** (2009) Paleoenvironmental factors controlling microbialite bioherm deposition and distribution in the Green River Formation. In: *GSA Annual Meeting* (Ed G.S.o. America), pp. 511, Portland.
- Bucknam, R.C.** (1975) unpublished data.
- Buick, R., Thornett, J.R., McNaughton, N.J., Smith, J.B., Barley, M.E. and Savage, M.** (1995) Record of emergent continental crust [sim]3.5 billion years ago in the Pilbara craton of Australia. *Nature*, **375**, 574-577.
- Burke, R.B. and Gerhard, L.C.** (2000) Aragonite cementation and related sedimentary structures in Quaternary lacustrine deposits, Great Salt Lake, Utah. In: *The geology of Antelope Island* (Eds J.K. King and G.C. Willis), pp. 99-115. Utah Geological Survey, Salt Lake City.
- Burne, R.V. and Moore, L.S.** (1987) Microbialites: Organosedimentary deposits of benthic microbial communities. *Palaios*, **2/3**, 241-254.
- Burr, T.N. and Currey, D.R.** (1992) Hydrographic modeling at the Stockton Bar. In: *Field guide to geologic excursions in Utah and adjacent areas of Nevada, Idaho, and Wyoming* (Ed J.R. Wilson), **92-3**, pp. 207-219. Utah Geological Survey Miscellaneous Publication.
- Byerly, G.R., Lower, D.R. and Walsh, M.M.** (1986) Stromatolites from the 3,300-3,500-Myr Swaziland Supergroup, Barberton Mountain Land, South Africa. *Nature*, **319**, 489-491.
- Cady, S.L., Farmer, J.D., Grotzinger, J.P., Schopf, J.W. and Steele, A.** (2003) Morphological Biosignatures and the Search for Life on Mars. *Astrobiology*, **3**, 351-368.
- Cepero, E. and Lawrence, A.** (2006) Before and After the Cayo Coco Causeway, Cuba: A Critical View From Space. *Cuba in Transition*, **16**, 212-220.
- Characklis, W.G. and Wilderer, P.A.** (1989) Structure and function of Biofilms. *Life Sciences Research Report*, **46**, 1-387.
- Chen, J. and Lee, J.-H.** (2014) Current Progress on the Geological Record of Microbialites and Microbial Carbonates. *Acta Geologica Sinica - English Edition*, **88**, 260-275.
- Clarke, J.D.A. and Stoker, C.R.** (2013) Searching for stromatolites: The 3.4 Ga Strelley Pool Formation (Pilbara region, Western Australia) as a Mars analogue. *Icarus*, **224**, 413-423.
- Collin, P.Y., Kershaw, S., Tribovillard, N., Forel, M.B. and Crasquin, S.** (2015) Geochemistry of post-extinction microbialites as a powerful tool to assess the oxygenation of shallow marine water in the immediate aftermath of the end-Permian mass extinction. *International Journal of Earth Sciences*, **104**, 1025-1037.
- Collister, J.W. and Schamel, S.** (2002) Lipid Composition of Recent Sediments from the Great Salt Lake. In: Great Salt Lake: an overview of change (Ed J.W. Gwynn), pp. 127-142. Utah Department of Natural Resources, Salt Lake City.
- Colman, S.M., Kelts, K.R. and Dinter, D.A.** (2002) Depositional history and neotectonics in Great Salt Lake, Utah, from high-resolution seismic stratigraphy. *Sedimentary Geology*, **148**, 61-78.
- Costerton, J.W. and Stoodley, P.** (2003) A closer look: the complexities of dental biofilm. *Dimensions of Dental Hygiene*, **1**, 36-37.

- Couradeau, E., Benzerara, K., Gerard, E., Moreira, D., Bernard, S., Brown, G.E., Jr. and Lopez-Garcia, P.** (2012) An early-branching microbialite cyanobacterium forms intracellular carbonates. *Science*, **336**, 459-62.
- Crittenden Jr, M.D.** 1963. New data on the isostatic deformation of Lake Bonneville. 454E.
- Currey, D.R.** (1990) Paleoenvironments of Arid Lands Quaternary palaeolakes in the evolution of semidesert basins, with special emphasis on Lake Bonneville and the Great Basin, U.S.A. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **76**, 189-214.
- Currey, D.R., Atwood, G. and Mabey, D.R.** (1984) Major levels of Great Salt Lake and Lake Bonneville. Utah Geological and Mineral Survey map 73.
- Currey, D.R. and Oviatt, C.G.** (1985) Durations, average rates, and probable causes of Lake Bonneville expansions, stillstands, and contractions during the last deep-lake cycle, 32,000 to 10,000 years ago. In: *Problems of and Prospects for Predicting Great Salt Lake Levels* (Ed P.A. Kay, Diaz, H.F.), pp. 9-24. University of Utah Center for Public Affairs and Administration, Salt Lake City.
- Currey, D.R., Oviatt, C.G. and Plyler, G.B.** (1983) Lake Bonneville stratigraphy, geomorphology, and isostatic deformation in west-central Utah. In: *Geologic Excursions in Neotectonics and Engineering Geology in Utah, Guidebook-Part IV*, **62**, pp. 63-82. Utah Geological and Mineralogical Survey Special Studies.
- D'Amelio, E.D., Des Marais, D.J. and Cohen, Y.** (1989) Comparative functional ultrastructure of two hypersaline submerged cyanobacterial mats - Guerrero Negro, Baja California Sur, Mexico, and Solar Lake, Sinai, Egypt. In: *Microbial mats: Physiological ecology of benthic microbial communities*. (Eds Y. Cohen and E. Rosenberg), pp. 97-113. American Society for Microbiology, Washington DC.
- Davis, O.K.** (1998) Palynological evidence for vegetation cycles in a 1.5 million year pollen record from the Great Salt Lake, Utah, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **138**, 175-185.
- Davison, I.** (2007) Geology and tectonics of the South Atlantic Brazilian salt basins. *Geological Society, London, Special Publications*, **272**, 345-359.
- De Philippis, R., Margheri, M.C., Materassi, R. and Vincenzini, M.** (1998) Potential of Unicellular Cyanobacteria from Saline Environments as Exopolysaccharide Producers. *Applied and Environmental Microbiology*, **64**, 1130-1132.
- De Philippis, R., Sili, C., Paperi, R. and Vincenzini, M.** (2001) Exopolysaccharide-producing cyanobacteria and their possible exploitation: A review. *Journal of Applied Phycology*, **13**, 293-299.
- Decho, A.** (2000) Exopolymer Microdomains as a Structuring Agent for Heterogeneity Within Microbial Biofilms. In: *Microbial Sediments* (Eds R. Riding and S. Awramik), pp. 9-15. Springer Berlin Heidelberg.
- Decho, A.W.** (1990) Microbial exopolymer secretions in ocean environments: their role(s) in food webs and marine processes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **28**, 73-154.
- Decho, A.W. and Kawaguchi, T.** (1999) Confocal imaging of in situ natural microbial communities and their extracellular polymeric secretions using Nanoplast resin. *Biotechniques*, **27**, 1246-52.

- DeGraff, J.V.** (1976) *Quaternary geomorphic features of the Bear River Range, north-central Utah*, University of Utah, 199 pp.
- Della Porta, G.** (2015) Carbonate build-ups in lacustrine, hydrothermal and fluvial settings: comparing depositional geometry, fabric types and geochemical signature. *Geological Society, London, Special Publications*, **418**.
- Dickinson, W.R.** (1997) Overview: Tectonic implications of Cenozoic volcanism in coastal California. *Geological Society of America Bulletin*, **109**, 936-954.
- Dickinson, W.R.** (2006) Geotectonic evolution of the Great Basin. *Geosphere*, **2**, 353-368.
- Dill, R.F., Shinn, E.A., Jones, A.T., Kelly, K. and Steinen, R.P.** (1986) Giant subtidal stromatolites forming in normal salinity waters. *Nature*, **324**, 55-58.
- Doelling, H.H.** (1964) *Geology of the northern Lakeside Mountains and the Grassy Mountains and vicinity, Tooele and Box Elder Counties*, University of Utah.
- Doelling, H.H., Willis, G.C., Jensen, M.E., Hecker, S., Case, W.F. and Hand, J.S.** (1990) Geological map of Antelope Island, Davis County, Utah. Utah Geological and Mineralogical Survey.
- Dravis, J.J.** (1983) Hardened subtidal stromatolites. *Science*, **219**, 385-386.
- Dupraz, C., Fowler, A., Tobias, C. and Visscher, P.T.** (2013) Stromatolitic knobs in Storr's Lake (San Salvador, Bahamas): a model system for formation and alteration of laminae. *Geobiology*, **11**, 527-548.
- Dupraz, C., Reid, R.P., Braissant, O., Decho, A.W., Norman, R.S. and Visscher, P.T.** (2009) Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats. *Earth-Science Reviews*, **96**, 141-162.
- Dupraz, C., Reid, R.P. and Visscher, P.** (2011) Microbialites, Modern. In: *Encyclopedia of Geobiology* (Eds J. Reitner and V. Thiel), *Encyclopedia of Earth Sciences Series*, pp. 617-635. Springer Netherlands, University of Göttingen, Germany.
- Dupraz, C. and Strasser, A.** (1999) Microbialites and micro-encrusts in shallow coral bioherms (Middle to Late Oxfordian, Swiss Jura Mountains). *Facies*, **40**, 101-130.
- Dupraz, C. and Strasser, A.** (2002) Nutritional modes in coral-microbialite reefs (Jurassic, Oxfordian, Switzerland): evolution of trophic structure as a response to environmental change. *Palaios*, **17**, 449-471.
- Dupraz, C. and Visscher, P.T.** (2005) Microbial lithification in marine stromatolites and hypersaline mats. *Trends Microbiol*, **13**, 429-38.
- Dupraz, C., Visscher, P.T., Baumgartner, L.K. and Reid, R.P.** (2004) Microbe–mineral interactions: early carbonate precipitation in a hypersaline lake (Eleuthera Island, Bahamas). *Sedimentology*, **51**, 745-765.
- Eardley, A.J.** (1938) Sediments of Great Salt Lake, Utah. *AAPG Bulletin*, **22**, 1305-1411.
- Eardley, A.J. and Gvosdetsky, V.** (1960) Analysis of Pleistocene core from Great Salt Lake, Utah. *Geological Society of America Bulletin*, **71**, 1323-1344.

- Eardley, A.J., Shuey, R.T., Gvostdetsky, V., Nash, W.P., Dane Picard, M., Grey, D.C. and Kukla, G.J.** (1973) Lake Cycles in the Bonneville Basin, Utah. *Geological Society of America Bulletin*, **84**, 211-216.
- Eaton, G.P.** (1982) The Basin and Range Province: Origin and Tectonic Significance. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **10**, 409-440.
- Edgcomb, V.P., Bernhard, J.M., Summons, R.E., Orsi, W., Beaudoin, D. and Visscher, P.T.** (2014) Active eukaryotes in microbialites from Highborne Cay, Bahamas, and Hamelin Pool (Shark Bay), Australia. *ISME J*, **8**, 418-429.
- Eggleston, J.R. and Dean, W.E.** (1976) Freshwater stromatolitic bioherms in Green Lake, New York. In: *Stromatolites* (Ed M.R. Walter), **20**, pp. 479-488.
- Farias, M.E., Contreras, M., Rasuk, M.C., Kurth, D., Flores, M.R., Poire, D.G., Novoa, F. and Visscher, P.T.** (2014) Characterization of bacterial diversity associated with microbial mats, gypsum evaporites and carbonate microbialites in thalassic wetlands: Tebenquiche and La Brava, Salar de Atacama, Chile. *Extremophiles*, **18**, 311-29.
- Farmer, J.D.** (2000) Hydrothermal systems: doorways to early biosphere evolution. *GSA Today*, **10**, 1-6.
- Feldmann, M. and MacKenzie, J.** (1998) Stromatolite-Thrombolite associations in a modern environment, Lee Stocking Island, Bahamas. *Palaios*, **13**, 201-212.
- Felton, A., Jewell, P.W., Chan, M. and Currey, D.** (2006) Controls of tufa development in Pleistocene Lake Bonneville, Utah. *J. Geol.*, **114**, 377-389.
- Fischer, A.G.** (1965) Fossils, early life, and atmospheric history. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **53**, 1205-1215.
- Flügel, E.** (2004) *Microfacies of Carbonate Rocks: Analysis, Interpretation and Application*. Springer, Berlin, 976 pp.
- Frankel, R.B. and Bazylinski, D.A.** (2003) Biologically Induced Mineralization by Bacteria. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, **54**, 95-114.
- Frantz, C.M.** (2015) Research focus: They might be Giants: Colossal lacustrine stromatolites. *Geology*, **43**, 751-752.
- Freytet, P. and Plet, A.** (1996) Modern freshwater microbial carbonates: the Phormidium stromatolites (tufa-travertine) of southeastern Burgundy (Paris Basin, France). *Facies*, **34**, 219-238.
- Freytet, P. and Verrecchia, E.P.** (1998) Freshwater organisms that build stromatolites: a synopsis of biocrystallization by prokaryotic and eukaryotic algae. *Sedimentology*, **45**, 535-564.
- Freytet, P. and Verrecchia, E.P.** (1999) Calcitic radial palisadic fabric in freshwater stromatolites: diagenetic and recrystallized feature or physicochemical sinter crust? *Sed. Geol.*, **126**, 97-102.
- Friedman, G.M. and Krumbein, W.E.e.** (1985) *Hypersaline ecosystems: The Gavish Sabkha*. Springer, Berlin, 484 pp. pp.
- García-Casco, A., Iturralde-Vinent, M.A. and Pindell, J.** (2008) Latest Cretaceous Collision/Accretion between the Caribbean Plate and Caribbeana: Origin of Metamorphic Terranes in the Greater Antilles. *International Geology Review*, **50**, 781-809.

- Garrett, D.E.** (2001) Chapter 1 - The Origin of Sodium Sulfate and Its Deposits. In: *Sodium Sulfate* (Ed D.E. Garrett), pp. 1-18. Academic Press, San Diego.
- Garrett, P.** (1970) Phanerozoic stromatolites: noncompetitive ecologic restriction by grazing and burrowing animals. *Science*, **119 or ?169?**, 171-173.
- Gasiewicz, A. and Peryt, T.M.** (1994) Biolaminites at the Zechstein (Upper Permian) Platy Dolomite (Ca3)-Main Anhydrite (A3) boundary: implications for evolution of an evaporite basin. *Beitr. Paläont.*, **19**, 91-101.
- George, A.D.** (1999) Deep-water stromatolites, Canning Basin, Northwestern Australia. *Palaios*, **14**, 493-505.
- Gerdes, G.** (2010) What are Microbial Mats? In: *Microbial Mats: Modern and Ancient Microorganisms in Stratified Systems* (Eds J. Seckbach and A. Oren), pp. 3-25. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Gerdes, G., Spira, J. and Dimentman, C.** (1985) The fauna of the Gavish Sabkha and the Solar Lake - a comparative study. In: *Hypersaline Ecosystems: The Gavish Sabkha* (Eds G.M. Friedman and W.E. Krumbein), pp. 322-345. Springer, Berlin.
- Gerdes, K. and Krumbein, W.E.** (1987) Biolaminated deposits. *Lecture Notes in Earth Sciences*, **9**.
- Gilbert, G.K.** 1890. Lake Bonneville. 1.
- Glunk, C., Dupraz, C., Braissant, O., Gallagher, K.L., Verrecchia, E.P. and Visscher, P.T.** (2011) Microbially mediated carbonate precipitation in a hypersaline lake, Big Pond (Eleuthera, Bahamas). *Sedimentology*, **58**, 720-736.
- Godsey, H.S., Currey, D.R. and Chan, M.A.** (2005) New evidence for an extended occupation of the Provo shoreline and implications for regional climate change, Pleistocene Lake Bonneville, Utah, USA. *Quaternary Research*, **63**, 212-223.
- Godsey, H.S., Oviatt, C.G., Miller, D.M. and Chan, M.A.** (2011) Stratigraphy and chronology of offshore to nearshore deposits associated with the Provo shoreline, Pleistocene Lake Bonneville, Utah. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **310**, 442-450.
- Golubic, S.** (1992) Stromatolites of Shark Bay (Ed L.O.L.e.E.e.e.o.t.o.a.e.o.l.o.p.e. Margulis), pp. 103-130. Mass. Insitute of Technology, Cambridge.
- Golubic, S. and Focke, J.W.** (1978) Phormidium hendersoni Howe: Identity and significanca of a modern stromatolite building microorganisms. *J. Sed. Petrol.*, **48**, 751-764.
- Gontharet, S., Mathieu, O., Lévêque, J., Milloux, M.J., Lesourd, S., Philippe, S., Caillaud, J., Gardel, A., Sarrazin, M. and Proisy, C.** (2014) Distribution and sources of bulk organic matter (OM) on a tropical intertidal mud bank in French Guiana from elemental and isotopic proxies. *Chemical Geology*, **376**, 1-10.
- González-Fernández, J.A., Menéndez-Pérez, H., González-Santana, R., Fonseca-Roselló, J.A., González-Abreu Fernández, R. and Vidal-Olivera, V.** (2008) Papel regulador de las zonas inundables del humedal en el intercambio salino subterráneo entre las bahías interiores-acuíferos en el gran humedal del norte de Ciego de Avila. *Ciencia en su PC*, **2**, 66-74.
- González, J.A., Menéndez, H., González, R., Días, G.B. and Borroto, P.** (2013) Contribución de las variaciones naturales y antrópicas a los valores de temperatura y salinidad de las aguas de la bahía de Perros. *Serie Oceanológica*, **12**, 36-47.

- Grim, R.E., Kulbick, G. and Carozzi, A.V.** (1960) Clay mineralogy of the sediments of the Great Salt Lake, Utah. *Geological Society of America Bulletin*, **71**, 515-520.
- Grotzinger, J.P.** (1989) Facies and Evolution of Precambrian Carbonate Depositional Systems. In: *Controls on Carbonate Platforms and Basin Development*, **44**, pp. 79-106. SEPM Society for Sedimentary Geology.
- Grotzinger, J.P.** (1990) Geochemical model for Proterozoic stromatolite decline. *Am. J. Sci.*, **290-A**, 80-103.
- Grotzinger, J.P. and Knoll, A.H.** (1999) Stromatolites in Precambrian carbonates: Evolutionary mileposts or environmental dipsticks. *Annual Review of Earth and Planetary Science*, **27**, 313-358.
- Grotzinger, J.P. and Rothman, D.H.** (1996) An abiotic model for stromatolite morphogenesis. *Nature*, **383**, 423-425.
- Guerrero, M.-C., Tadeo, A.-B. and Wit, R.** (1994) Environmental factors controlling the development of microbial mats in inland saline lakes; the granulometric composition of the sediment. In: *Microbial Mats: Structure, Development and Environmental Significance* (Eds L.J. Stal and P. Caumette), pp. 85-90. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Gwynn, J.W.** (1987) Fluctuations of water level, water quality, and biota of the Great Salt Lake, Utah 1847-1986. In: *Cenozoic Geology of Western Utah* (Ed R.S. Kopp, Cohenour, R.E.), *Utah Geol. Assoc. Publ.*, **16**, pp. 165-180.
- Gwynn, J.W.** (1997) Brine properties, mineral extraction industries, and salt load of Great Salt Lake, Utah. Utah Geological Survey, Public Information Series 51.
- Gwynn, J.W.** (2002) Chemical and physical variations of the brine and effects of the SPRR causeway, 1966–1996. In: *Great Salt Lake: An Overview of Change* (Ed J.W. Gwynn). Utah Geological Survey, Salt Lake City.
- Hahl, D.C. and Langford, R.H.** 1964. Dissolved-mineral inflow to Great Salt Lake and chemical characteristics of the Salt Lake brine, Part II: technical report.
- Halley, R.B.** (1977) Ooid fabric and fracture in the Great Salt Lake and the geologic record. *Journal of Sedimentary Research*, **47**, 1099-1120.
- Harwood Theisen, C., Sumner, D.Y., Mackey, T.J., Lim, D.S.S., Brady, A.L. and Slater, G.F.** (2015) Carbonate fabrics in the modern microbialites of Pavilion Lake: two suites of microfabrics that reflect variation in microbial community morphology, growth habit, and lithification. *Geobiology*, n/a-n/a.
- Haslett, P.G.** (1976) Lower Cambrian Stromatolites from Open and Sheltered Intertidal Environments, Wirrealpa, South Australia. In: *Developments in Sedimentology* (Ed M.R. Walter), **Volume 20**, pp. 565-584. Elsevier.
- Hatten, C.W.** (1967) Principal features of Cuban geology. *AAPG Bull.*, **51**, 780-789.
- Hoffman, P.** (1974) Shallow and deepwater stromatolites in Loer Proterozoic platform-to-basin facies change, Great Slave Lake, Canada. *Amer. Ass. Petrol. Geol. Bull.*, **58/5**, 856-867.
- Hoffman, P.** (1976) Environmental Diversity of Middle Precambrian Stromatolites. In: *Developments in Sedimentology* (Ed M.R. Walter), **Volume 20**, pp. 599-611. Elsevier.

- Hofmann, H.J.** (2000) Archean Stromatolites as Microbial Archives. In: *Microbial Sediments* (Eds R.E. Riding and S.M. Awramik), pp. 315-327. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Hofmann, H.J., Grey, K., Hickman, A.H. and Thorpe, R.I.** (1999) Origin of 3.45 Ga coniform stromatolites in Warrawoona Group, Western Australia. *Geological Society of America Bulletin*, **111**, 1256-1262.
- Ionescu, D., Spitzer, S., Reimer, A., Schneider, D., Daniel, R., Reitner, J., de Beer, D. and Arp, G.** (2015) Calcium dynamics in microbialite-forming exopolymer-rich mats on the atoll of Kiritimati, Republic of Kiribati, Central Pacific. *Geobiology*, **13**, 170-180.
- Iturralde-Vinent, M.A.** (1994) Cuban geology: a new plate-tectonic synthesis. *Journal of Petroleum Geology*, **17**, 39-69.
- Iturralde-Vinent, M.A.** (1998a) Introducción a la geología de Cuba. In: *Estudios sobre Geología de Cuba* (Eds G. Furrázola Bermúdez and K. Núñez Cambra), pp. 35–68. Centro Nacional de Informacion Geologica, La Habana.
- Iturralde-Vinent, M.A.** (1998b) Sinopsis de la Constitución Geológica de Cuba. In: *Geología y Metalogénia de Cuba: Una Introducción* (Eds M. J.C. and J.A. Proenza), **33**, pp. 9-56. Acta Geologica Hispanica.
- Jahnert, R.J. and Collins, L.B.** (2011) Significance of subtidal microbial deposits in Shark Bay, Australia. *Marine Geology*, **286**, 106-111.
- Jahnert, R.J. and Collins, L.B.** (2012) Characteristics, distribution and morphogenesis of subtidal microbial systems in Shark Bay, Australia. *Marine Geology*, **303–306**, 115-136.
- Jahnert, R.J. and Collins, L.B.** (2013) Controls on microbial activity and tidal flat evolution in Shark Bay, Western Australia. *Sedimentology*, **60**, 1071-1099.
- James, H.L. and Wolf, K.H.C.G.V.e.D.** (Eds)(1992) *Precambrian iron-formations: nature, origin, and mineralogic evolution from sedimentation to metamorphism*, 543-589 pp.
- Janecke, S.U. and Oaks, R.Q.** (2011) Reinterpreted history of latest Pleistocene Lake Bonneville: Geologic setting of threshold failure, Bonneville flood, deltas of the Bear River, and outlets for two Provo shorelines, southeastern Idaho, USA. *Field Guides*, **21**, 195-222.
- Jarrett, R.D. and Malde, H.E.** (1987) Paleodischarge of the late Pleistocene Bonneville Flood, Snake River, Idaho, computed from new evidence. *Geological Society of America Bulletin*, **99**, 127-134.
- Javaux, E.J.** (2011) Palaeontology: Microfossils from early Earth. *Nature Geosci*, **4**, 663-665.
- Javor, B.J. and Castenholz, R.W.** (1984) Productivity studies of microbial mats, Laguna Guerrero Negro, Mexico. In: *Microbial Mats-Stromatolites* (Ed Y. (Cohen, Castenholz, R.W. and Halvorsen, H.O.), pp. 149-170. Allan R. Liss, New York.
- Jones, B.F., Naftz, D.L., Spencer, R.J. and Oviatt, C.G.** (2009) Geochemical Evolution of Great Salt Lake, Utah, USA. *Aquatic Geochemistry*, **15**, 95-121.
- Kah, L.C.** (1990) *Early proterozoic (1.9 Ga) thrombolites of the Rocknest formation, Northwest Territories, Canada*, Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, MS.

- Kah, L.C. and Grotzinger, J.P.** (1992) Early Proterozoic (1.9 Ga) thrombolites of the Rocknest Formation, Northwest Territories. *PALAIOS*, **7**, 305-315.
- Kahle, C.F.** (1974) Ooids from Great Salt Lake, Utah as an analogue for the genesis and diagenesis of ooids in marine limestones. *J. Sed. Petrol.*, **40/1**, 30-39.
- Kalkowsky, E.** (1908) Oolith und Stromatolith im norddeutschen Buntsandstein. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **60**, 68-125.
- Kempe, S., Kazmierczak, J., Landmann, G., Konuk, T., Reimer, A. and Lipp, A.** (1991) Largest known microbialites discovered in Lake Van. *Nature*, **349**, 605-608.
- Kennard, J.M. and James, N.P.** (1986) Thrombolites and stromatolites: Two distinct types of microbial structures. *Palaaios*, **1/5**, 492-503.
- Kerr, A.C., Iturralde-Vinent, M.A., Saunders, A.D., Babbs, T.L. and Tarney, J.** (1999) A new plate tectonic model of the Caribbean: Implications from a geochemical reconnaissance of Cuban Mesozoic volcanic rocks. *Geological Society of America Bulletin*, **111**, 1581-1599.
- Kershaw, S., Crasquin, S., Li, Y., Collin, P.Y., Forel, M.B., Mu, X., Baud, A., Wang, Y., Xie, S., Maurer, F. and Guo, L.** (2012) Microbialites and global environmental change across the Permian-Triassic boundary: a synthesis. *Geobiology*, **10**, 25-47.
- Khudoley, K.M.** (1967) Principal features of Cuban geology. *AAPG Bull.*, **51**, 668-677.
- Khudoley, K.M. and Meyerhoff, A.A.** (1971) Paleogeography and Geological History of Greater Antilles. *Geological Society of America Memoirs*, **129**, 1-192.
- Kiessling, W.** (2002) Secular variations in the Phanerozoic reef systems. In: *Phanerozoic reef patterns* (Eds W. Kiessling, E. Flügel and J. Golonka), **72**, pp. 625-690.
- Krajewski, K.P., Lesniak, P.M., L.....cka, B.L. and Zawidzki, P.** (2000) Origin of phosphatic stromatolites in the Upper Cretaceous condensed sequence of the Polish Jura Chain. *Sed. Geol.*, **136**, 89-112.
- Kristensen, E., Bouillon, S., Dittmar, T. and Marchand, C.** (2008) Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: A review. *Aquatic Botany*, **89**, 201-219.
- Krumbein, W.E., Cohen, Y. and Shilo, M.** (1977) Solar Lake (Sinai). 4. Stromatolitic cyanobacterial mats. *Limnology and Oceanography*, **22**, 635-656.
- Kutzbach, J.E. and Guetter, P.J.** (1986) The influence of changing orbital parameters and surface boundary conditions on climate simulations for the past 18000 years. *Journal of the atmospheric sciences*, **43**, 1726-1759.
- Lewis, J.F. and Draper, G.** (1990) Geology and tectonic evolution of the northern Caribbean margin. In: *The Caribbean region* (Eds G. Dengo and J.E. Case), pp. 77-140. Geological Society of America, Boulder, Colorado.
- Ley, R.E., Harris, J.K., Wilcox, J., Spear, J.R., Miller, S.R., Bebout, B.M., Maresca, J.A., Bryant, D.A., Sogin, M.L. and Pace, N.R.** (2006) Unexpected Diversity and Complexity of the Guerrero Negro Hypersaline Microbial Mat. *Applied and Environmental Microbiology*, **72**, 3685-3695.

- Light, A.** (1996) *Amino acid paleotemperature reconstruction and radiocarbon shoreline chronology of the Lake Bonneville Basin*. U.S.A Thesis, University of Colorado, Boulder, 56 pp.
- Link, P.K., Kaufman, D.S. and Thackray, G.D.** (1999) Field Guide to Pleistocene Lakes Thatcher and Bonneville and the Bonneville Flood, Southeastern Idaho. In: *Guidebook to the Geology of Eastern Idaho* (Eds S.S. Hughes and G.D. Thackray), pp. 251-266. Idaho Museum of Natural History.
- Liu, M.** (2001) Cenozoic extension and magmatism in the North American Cordillera: the role of gravitational collapse. *Tectonophysics*, **342**, 407-433.
- Logan, B.W.** (1961) Cryptozoon and associate stromatolites from the Recent, Shark Bay, Western Australia. *J. Geol.*, **69**, 517-533.
- Logan, B.W., Hoffman, P. and Gebelein, C.D.** (1974) Algal mats, cryptalgal fabrics, and structures, Hamelin Pool, Western Australia. In: *Evolution and diagenesis of Quaternary carbonate sequence Shark Bay West Australia* (Eds B.W. Logan, P. Hoffman and C.D. Gebelein), **22**, pp. 140-194.
- Lowe, D.R.** (1980) Stromatolites 3,400-Myr old from the Archean of Western Australia. *Nature*, **284**, 441-443.
- Lowe, D.R.** (1983) Restricted shallow-water sedimentation of Early Archean stromatolitic and evaporitic strata of the Strelley Pool Chert, Pilbara Block, Western Australia. *Precambrian Research*, **19**, 239-283.
- Lowe, D.R.** (1994) Abiological origin of described stromatolites older than 3.2 Ga. *Geology*, **22**, 387-390.
- Lyle, M., Heusser, L., Ravelo, C., Yamamoto, M., Barron, J., Diffenbaugh, N.S., Herbert, T. and Andreasen, D.** (2012) Out of the Tropics: The Pacific, Great Basin Lakes, and Late Pleistocene Water Cycle in the Western United States. *Science*, **337**, 1629-1633.
- Machette, M.N., Personius, S.F. and Nelson, A.R.** (1992) Paleoseismology of the Wasatch fault zone: a summary of recent investigations, interpretations, and conclusions. In: *Assessment of Regional Earthquake Hazards and Risk Along the Wasatch Front, Utah* (Eds P.L. Gori and W.W. Hays). U.S. Geological Survey.
- Machette, M.N. and Scott, W.E.** (1988) Field trip introduction: A brief review of research on lake cycles and neotectonics of the eastern Basin and Range Province. *Utah Geological and Mineral Survey Miscellaneous Publication*, **88**, 7-14.
- Madsen, D.B., Rhode, D., Grayson, D.K., Broughton, J.M., Livingston, S.D., Hunt, J., Quade, J., Schmitt, D.N. and Shaver Iii, M.W.** (2001) Late Quaternary environmental change in the Bonneville basin, western USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **167**, 243-271.
- Malde, H.E.** (1968) *Catastrophic Late Pleistocene Bonneville Flood in the Snake River Plain, Idaho*. United States Printing Office, Washington.
- Mann, C.J. and Nelson, W.M.** (1989) Microbialitic structures in Storr's Lake, San Salvador Island, Bahama Islands. *Palaios*, **4/3**, 287-293.
- Marton, G. and Buffler, R.T.** (1994) Jurassic Reconstruction of the Gulf of Mexico Basin. *International Geology Review*, **36**, 545-586.

- McCoy, W.D.** (1987) Quaternary aminostratigraphy of the Bonneville Basin, western United States. *Geological Society of America Bulletin*, **98**, 99-112.
- McCutcheon, J., Wilson, S.A. and Southam, G.** (2016) Microbially Accelerated Carbonate Mineral Precipitation as a Strategy for in Situ Carbon Sequestration and Rehabilitation of Asbestos Mine Sites. *Environmental Science & Technology*, **50**, 1419-1427.
- McGuire, K.M.** (2014) *Comparative Sedimentology of Lake Bonneville and the Great Salt Lake*, Brigham Young University.
- McKay, C.P. and Stoker, C.R.** (1989) The early environment and its evolution on Mars: Implication for life. *Reviews of Geophysics*, **27**, 189-214.
- McLoughlin, N., Wilson, L.A. and Brasier, M.D.** (2008) Growth of synthetic stromatolites and wrinkle structures in the absence of microbes - implications for the early fossil record. *Geobiology*, **6**, 95-105.
- Mello, M.R., De Azambuja Filho, N.C., Bender, A.A., Barbanti, S.M., Mohriak, W., Schmitt, P. and De Jesus, C.L.C.** (2012) The Namibian and Brazilian southern South Atlantic petroleum systems: are they comparable analogues? *Geological Society, London, Special Publications*, **369**.
- Menéndez-Perez, H., Díaz-Martínez, R., González-de Zayas, R. and González-Fernández, J.A.** (2011) Caracterización hidroquímica del Gran Humedal del Norte, Ciego de Ávila, Cuba. *Minería y Geología*, **27**, 15-41.
- Meyerhoff, A.A. and Hatten, C.W.** (1968) Diapiric structures in central Cuba. In: *Diapirism and diapirs: AAPG Memoir 8* (Eds J. Braunstein and G.D. O'Brien), pp. 315–357. American Association of Petroleum Geologists, Tulsa.
- Meyerhoff, A.A. and Hatten, C.W.** (1974) Bahamas Salient of North America: Tectonic Framework, Stratigraphy, and Petroleum Potential. *AAPG Bull.*, **58**, 1201-1239.
- Miller, D.M., Oviatt, C.G. and McGeehin, J.P.** (2013) Stratigraphy and chronology of Provo shoreline deposits and lake-level implications, Late Pleistocene Lake Bonneville, eastern Great Basin, USA. *Boreas*, **42**, 342-361.
- Morrison, R.B.** (1991) Quaternary stratigraphic, hydrologic, and climatic history of the Great Basin, with emphasis on Lakes Lahontan, Bonneville, and Tecopa. In: *Quaternary Nonglacial Geology: Conterminous U.S* (Ed R.B. Morrison), pp. 283-320. Geological Society of America.
- Morse, J.W., Wang, Q. and Tsio, M.Y.** (1997) Influences of temperature and Mg:Ca ratio on CaCO₃ precipitates from seawater. *Geology*, **25**, 85-87.
- Mozer, A.** (2010) Authigenic pyrite framboids in sedimentary facies of the Mount Wavel Formation (Eocene), King George Island, West Antarctica. *Polish Polar Research*, **31**, 255-272.
- Mundorff, J.C.** 1970. Major thermal springs of Utah.
- Murchison, S.B.** (1989) *Fluctuation history of Great Salt Lake, Utah, during the last 13,000 Years*, University of Utah, Salt Lake City, 157 pp.
- Nelson, S.T., Wood, M.J., Mayo, A.L., Tingey, D.G. and Eggett, D.** (2005) Shoreline tufa and tufaglomerate from Pleistocene Lake Bonneville, Utah, USA: stable isotopic and mineralogical records of lake conditions, processes, and climate. *Journal of Quaternary Science*, **20**, 3-19.

- Neu, T.R.** (1994) Biofilms and microbial mats. In: *Biostabilisation of sediments* (Eds W.E. Krumbein, D.M. Paterson and L.J. Stal), pp. 9-15. Carl von Ossietzky Univ, Oldenburg.
- Neuweiler, F., Reitner, J. and Monty, C.e.** (1997) Biosedimentology of microbial buildups. IGCP Project No. 380, Proceedings of 2nd Meeting, Göttingen/Germany 1996. *Facies*, **36**, 195-284.
- Noffke, N. and Awramik, S.M.** (2013) Stromatolites and MISS—Differences between relatives. *GSA Today*, **23**, 4-9.
- Noffke, N., Gerdes, G., Klenke, T. and Krumbein, W.E.** (1996) Microbially induced sedimentary structures - examples from modern sediments of siliciclastic tidal flats. *Zbl. Geol. Paläont., Teil I*, **1995**, 307-316.
- Noffke, N., Gerdes, G., Klenke, T. and Krumbein, W.E.** (2001) Microbially Induced Sedimentary Structures: A New Category within the Classification of Primary Sedimentary Structures. *Journal of Sedimentary Research*, **71**, 649-656.
- O'Connor** (1993) Hydrology, hydraulics, and geomorphology of the Bonneville Flood. *Geological Society of America Special Paper*, **274**, 83 pp.
- Oldow, J.S., Bally, A. W., Lallemand, A. and Leeman, W.P.** (1989) Phanerozoic evolution of the North American Cordillera; United States and Canada. In: *The Geology of North America*, pp. 139-232.
- Olivier, N. and Boyet, M.** (2006) Rare earth and trace elements of microbialites in Upper Jurassic coral- and sponge-microbialite reefs. *Chemical Geology*, **230**, 105-123.
- Oviatt, C.G.** (1991) *Quaternary geology of the Black Rock Desert, Millard County, Utah*. Utah Geological and Mineral Survey Special Studies, 67 pp.
- Oviatt, C.G.** (2014) *The Gilbert episode in the Great Salt Lake basin, Utah*. Utah Geological Survey, 20 pp.
- Oviatt, C.G.** (2015) Chronology of Lake Bonneville, 30,000 to 10,000 yr B.P. *Quaternary Science Reviews*, **110**, 166-171.
- Oviatt, C.G., Currey, D.R. and Miller, D.M.** (1990) Age and paleoclimatic significance of the Stansbury shoreline of Lake Bonneville, Northeastern Great Basin. *Quaternary Research*, **33**, 291-305.
- Oviatt, C.G., Currey, D.R. and Sack, D.** (1992) Radiocarbon chronology of Lake Bonneville, Eastern Great Basin, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **99**, 225-241.
- Oviatt, C.G. and Miller, D.M.** (1997) New explorations along the northern shores of Lake Bonneville. *Brigham Young University Geology Studies*, **42**, 345-371.
- Oviatt, C.G., Thompson, R.S., Kaufman, D.S., Bright, J. and Forester, R.M.** (1999) Reinterpretation of the Burmester Core, Bonneville Basin, Utah. *Quaternary Research*, **52**, 180-184.
- Papineau, D., Walker, J.J., Mojzsis, S.J. and Pace, N.R.** (2005) Composition and Structure of Microbial Communities from Stromatolites of Hamelin Pool in Shark Bay, Western Australia. *Applied and Environmental Microbiology*, **71**, 4822-4832.
- Pardo, G.** (1975) Geology of Cuba. In: *The ocean basins and margins, v. 3: The Gulf of Mexico and the Caribbean* (Eds A.E. Nairn and F.G. Stehli), pp. 553-615. Plenum Press, New York.

- Pardo, G.** (2009) *Geology of Cuba* American Association of Petroleum Geologists, 73 pp.
- Passey, Q.R.** (1981) Upper mantle viscosity derived from the difference in rebound of the Provo and Bonneville Shorelines: Lake Bonneville Basin, Utah. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, **86**, 11701-11708.
- Patrickson, S.J., Sack, D., Brunelle, A.R. and Moser, K.A.** (2010) Late Pleistocene to early Holocene lake level and paleoclimate insights from Stansbury Island, Bonneville basin, Utah. *Quaternary Research*, **73**, 237-246.
- Pedone, V.A. and Folk, R.L.** (1996) Formation of aragonite cement by nanobacteria in the Great Salt Lake, Utah. *Geology*, **24**, 763-765.
- Pedone, V.A. and Norgauer, C.H.** (2002) Petrology and geochemistry of recent ooids from the Great Salt Lake, Utah. In: *Great Salt Lake: an overview of change* (Ed J.W. Gwynn), pp. 33-41. Utah Department of Natural Resources, Salt lake City.
- Pindell, J.L.** (1985) Alleghenian reconstruction and subsequent evolution of the Gulf of Mexico, Bahamas, and Proto-Caribbean. *Tectonics*, **4**, 1-39.
- Pindell, J.L.** (1994) Evolution of the Gulf of Mexico and the Caribbean. In: *Caribbean Geology: An Introduction* (Eds S.K. Donovan and T.A. Jackson), pp. 13-39. U.W.I. Publishers' Association, Kingston, Jamaica.
- Pindell, J.L. and Barrett, S.F.** (1990) Geological evolution of the Caribbean region: a plate tectonic perspective. *The Caribbean region: Boulder, Colorado, Geological Society of America, Geology of North America*, v. H, 405-432.
- Planavsky, N.J., Asael, D., Hofmann, A., Reinhard, C.T., Lalonde, S.V., Knudsen, A., Wang, X., Ossa Ossa, F., Pecoits, E., Smith, A.J.B., Beukes, N.J., Bekker, A., Johnson, T.M., Konhauser, K.O., Lyons, T.W. and Rouxel, O.J.** (2014) Evidence for oxygenic photosynthesis half a billion years before the Great Oxidation Event. *Nature Geosci*, **7**, 283-286.
- Playford, P.E.** (1990) Geology of the Shark Bay area, Western Australia (Ed P.F.B.S.D.W.B.R.e.R.S.B.R.F.-A.B.E.C. Berry), pp. 13-31. West. Australian Museum Perth.
- Reid, P.R., MacIntyre, I.G., Browne, K.M., Steneck, R.S. and Miller, T.** (1995) Modern marine stromatolites in the Exuma cays, bahamas: uncommonly common. *Facies*, **33**, 1-18.
- Reid, R.P., Foster, J.S., Radtke, G. and Golubic, S.** (2011) Modern Marine Stromatolites of Little Darby Island, Exuma Archipelago, Bahamas: Environmental Setting, Accretion Mechanisms and Role of Euendoliths. In: *Advances in Stromatolite Geobiology*, pp. 77-89. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Reid, R.P., James, N.P., MacIntyre, I.G., Dupraz, C.P. and Burne, R.V.** (2003) Shark Bay stromatolites: Microfabrics and reinterpretation of origins. *Facies*, **49**, 299-324.
- Reid, R.P., Visscher, P.T., Decho, A.W., Stolz, J.F., Bebout, B.M., Dupraz, C., Macintyre, I.G., Paerl, H.W., Pinckney, J.L., Prufert-Bebout, L., Steppe, T.F. and DesMarais, D.J.** (2000) The role of microbes in accretion, lamination and early lithification of modern marine stromatolites. *Nature*, **406**, 989-992.
- Reitner, J.** (1993) Modern cryptic microbialite/metazoan facies from Lizard Island (Great Barrier Reef, Australia). formation and concepts. *Facies*, **29**, 3-40.

- Reitner, J.** (2011) Microbial Mats. In: *Encyclopedia of Geobiology* (Eds J. Reitner and V. Thiel), pp. 606-608. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Reitner, J., Paul, J., Arp, G. and Hause-Reitner, D.** (1996) Lake Thetis domal microbialites - a complex framework of calcified biofilms and organomicrites (Cervantes, Western Australia). *Göttinger Arb. Geol. Paläont., Sonderband*, **2**, 85-89.
- Rezak, R.** (1957) Stromatolites of the Belt Series in Glacier National Park and vicinity, Montana. *U.S. Geol. Survey Prof. Paper*, **294-D**, 127-154.
- Riding, R.** (1988) Classification of microbial carbonates. In: *Benthic microbes and reefs. 6th Int. Coral Reef Symp.*, pp. 5, Townsville.
- Riding, R.** (1991) Classification of microbial carbonates. In: *Calcareous algae and stromatolites* (Ed R. Riding), pp. 21-51. Springer, Berlin.
- Riding, R.** (1999) The term stromatolite: towards an essential definition. *Lethaia*, **32**, 321-330.
- Riding, R.** (2000) Microbial carbonates: The geological record of calcified bacterial-algal mats and biofilms. *Sedimentology*, **47**, 179-214.
- Riding, R.** (2005) Phanerozoic reefal microbial carbonate abundance: Comparisons with metazoan diversity, mass extinction events and seawater saturation state. *Rev. Esp. de Micropaleontol.*, **37**, 23-39.
- Riding, R.** (2006) Microbial carbonate abundance compared with fluctuations in metazoan diversity over geological time. *Sed. Geol.*, **185**, 229-238.
- Riding, R.** (2011) Microbialites, Stromatolites, and Thrombolites. In: *Encyclopedia of Geobiology* (Eds J. Reitner and V. Thiel), pp. 635-654. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Riding, R. and Liang, L.** (2005) Geobiology and microbial carbonates: Metazoans and seawater saturation state influences on secular trend during the Phanerozoic. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, **219**, 101-115.
- Riding, R., Liang, L. and Braga, J.C.** (2014) Millennial-scale ocean acidification and late Quaternary decline of cryptic bacterial crusts in tropical reefs. *Geobiology*, **12**, 387-405.
- Rojas-Agramonte, Y., Neubauer, F., Garcia-Delgado, D.E., Handler, R., Friedl, G. and Delgado-Damas, R.** (2008) Tectonic evolution of the Sierra Maestra Mountains, SE Cuba, during Tertiary times: From arc-continent collision to transform motion. *Journal of South American Earth Sciences*, **26**, 125-151.
- Rouchy, J.M. and Monty, C.** (2000) Gypsum microbial sediments: Neogene and modern examples (Ed R.E.A.S.M.e.M.s. Riding), pp. 209-216. Springer, Berlin.
- Rowland, S.M. and Shapiro, R.S.** (2002) Reef patterns and environmental influences in the Cambrian and earliest Ordovician. In: *Phanerozoic reef patterns* (Eds W. Kiessling, E. Flügel and J. Golonka), **72**, pp. 95-128.
- Salvador, A.** (1987) Late Triassic-Jurassic paleogeography and origin of Gulf of Mexico Basin. *AAPG Bull.*, **71**, 419-451.
- Sandberg, P.A.** (1975) New interpretation of Great Salt Lake ooids and of ancient nonskeletal carbonate mineralogy. *Sedimentology*, **22**, 497-537.

- Schneider, D., Reimer, A., Reitner, J. and Daniel, R.** (2013) Phylogenetic Analysis of a Microbialite-Forming Microbial Mat from a Hypersaline Lake of the Kiritimati Atoll, Central Pacific. *PLoS ONE*, **8**, 1-14.
- Scholl, D.W. and Taft, W.H.** (1964) Algae, contributors to the formation of calcareous tufa, Mono Lake, California. *Journal of Sedimentary Research*, **34**, 309-319.
- Schopf, J.W.** (1993) Microfossils of the Early Archean Apex chert: new evidence of the antiquity of life. *Science*, **260**, 640-6.
- Schopf, J.W.** (2014) Geological evidence of oxygenic photosynthesis and the biotic response to the 2400-2200 Ma "Great Oxidation Event". *Biochemistry (Moscow)*, **79**, 165-177.
- Schopf, J.W., Kudryavtsev, A.B., Czaja, A.D. and Tripathi, A.B.** (2007) Evidence of Archean life: Stromatolites and microfossils. *Precambrian Res.*, **158**, 141-155.
- Scott, W.E., McCoy, W.D., Shroba, R.R. and Rubin, M.** (1983) Reinterpretation of the exposed record of the last two cycles of Lake Bonneville, Western United States. *Quaternary Research*, **20**, 261-285.
- Seckbach, J.** (Ed), 2007) *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments*, Dordrecht, The Netherlands.
- Semikhatov, M.A., Gebelein, C.D., Cloud, P., Awramik, S.M. and Benmore, W.C.** (1979) Stromatolite morphogenesis - progress and problems. *Canad. J. Earth Sci.*, **16/5**, 992-1015.
- Semikhatov, M.A. and Raaben, M.E.** (2000) Proterozoic stromatolite taxonomy and biostratigraphy. In: *Microbial sediments* (Eds R.E. Riding and S.M. Awramik), pp. 295-306. Springer, Berlin.
- Seong-Joo, L., Browne, K. and Golubic, S.** (2000) On Stromatolite Lamination. In: *Microbial Sediments* (Eds R. Riding and S. Awramik), pp. 16-24. Springer Berlin Heidelberg.
- Shapiro, R.S.** (2000) A comment on the systematic confusion on thrombolites. *Palaios*, **15**, 166-169.
- Spencer, R., Baedeker, M.J., Eugster, H.P., Forester, R.M., Goldhaber, M.B., Jones, B.F., Kelts, K., McKenzie, J., Madsen, D.B., Rettig, S.L., Rubin, M. and Bowser, C.J.** (1984) Great Salt Lake, and precursors, Utah: The last 30,000 years. *Contributions to Mineralogy and Petrology*, **86**, 321-334.
- Stal, L.J.** (2000) Microbial mats and stromatolites. In: *The Ecology of Cyanobacteria. Their Diversity in Time and Space* (Eds B.A. Whitton and M. Potts). Kluwer, Dordrecht.
- Stal, L.J., van Gemerden, H. and Krumbein, W.E.** (1985) Structure and development of a benthic marine microbial mat. *FEMS Microbiology Letters*, **31**, 111-125.
- Stewart, J.H.** (1971) Basin and Range Structure: A System of Horsts and Grabens Produced by Deep-Seated Extension. *Geological Society of America Bulletin*, **82**, 1019-1044.
- Strasser, A.** (1986) Ooids in Purbeck limestones (lowermost Cretaceous) of Swiss and French Jura. *Sedimentology*, **33**, 711-727.
- Sumner, D.Y.** (2000) Microbial vs environmental influences on the morphology of Late Archean fenestrate microbialites. In: *Microbial sediments* (Eds R.E. Riding and S.M. Awramik), pp. 307-314. Springer, Berlin.

- Tarhan, L.G., Planavsky, N.J., Laumer, C.E., Stolz, J.F. and Reid, R.P.** (2013) Microbial mat controls on infaunal abundance and diversity in modern marine microbialites. *Geobiology*, **11**, 485-497.
- Tooker, E.W. and Roberts, R.J.** (1970) Upper Paleozoic rocks in the Oquirrh Mountains and Bingham Mining District, Utah. *Geological Survey Professional paper*, **629**.
- Utah Division of Water Quality** 2014. Integrated Report (IR) on the condition of Utah's river, streams lakes and wetlands, Utah Department of environmental quality.
- van Gernerden, H.** (1993) Microbial mats: A joint venture. *Marine Geology*, **113**, 3-25.
- van Lith, Y., Warthmann, R., Vasconcelos, C. and McKenzie, J.A.** (2003) Sulphate-reducing bacteria induce low-temperature Ca-dolomite and high Mg-calcite formation. *Geobiology*, **1**, 71-79.
- Vasconcelos, C. and McKenzie, J.A.** (1997) Microbial mediation of modern dolomite precipitation and diagenesis under anoxic conditions (Lagoa Vermelha, Rio de Janeiro, Brazil). *Journal of Sedimentary Research*, **67**, 378-390.
- Vasconcelos, C., Warthmann, R., Mckenzie, J.A., Visscher, P.T., Bittermann, A.G. and Lith, Y.v.** (2006) Lithifying microbial mats in Lagoa Vermelha, Brazil: Modern Precambrian relics? *Sed. Geol.*, **185**, 175-183.
- Velasco, M.S.** (2009) *Eastern Basin and Range crustal extension: A view from seismology and geodesy*, University of Arizona, 169 pp.
- Vennin, E., Olivier, N., Brayard, A., Bour, I., Thomazo, C., Escarguel, G., Fara, E., Bylund, K.G., Jenks, J.F., Stephen, D.A. and Hofmann, R.** (2015) Microbial deposits in the aftermath of the end-Permian mass extinction: A diverging case from the Mineral Mountains (Utah, USA). *Sedimentology*, **62**, 753-792.
- Vincent, W.F.** (1988) *Microbial Ecosystems of Antarctica*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Visscher, P.T., Dupraz, C., Braissant, O., Gallagher, K.L., Glunk, C., Casillas, L. and Reed, R.E.S.** (2010) Biogeochemistry of Carbon Cycling in Hypersaline Mats: Linking the Present to the Past through Biosignatures. In: *Microbial Mats* (Eds J. Seckbach and A. Oren), *Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*, **14**, pp. 443-468. Springer Netherlands.
- Visscher, P.T., Hoefft, S.E., Surgeon, T.-M.L., Rogers, D.R., Bebout, B.M., Thompson, J.S. and Reid, R.P.** (2002) Microelectrode Measurements in Stromatolites: Unraveling the Earth's Past? In: *Environmental Electrochemistry, ACS Symposium Series*, **811**, pp. 265-282. American Chemical Society.
- Visscher, P.T., Reid, R.P., Bebout, B.M., Hoefft, S.E., Macintyre, I.G. and Thompson, J.A.** (1998) Formation of lithified micritic laminae in modern marine stromatolites (Bahamas); the role of sulfur cycling. *American Mineralogist*, **83**, 1482-1493.
- Visscher, P.T. and Stolz, J.F.** (2005) Microbial mats as bioreactors: populations, processes, and products. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **219**, 87-100.
- Wacey, D., Kilburn, M.R., Saunders, M., Cliff, J. and Brasier, M.D.** (2011) Microfossils of sulphur-metabolizing cells in 3.4-billion-year-old rocks of Western Australia. *Nature Geosci*, **4**, 698-702.

- Walter, M.R.** (Ed),1976) *Stromatolites*, 790 pp. pp.
- Walter, M.R., Bauld, J. and Brock, T.D.** (1972) Siliceous algal and bacterial stromatolites in hot springs and geyser effluents of Yellowstone National Park. *Science*, **178**, 402-505.
- Walter, M.R., Buick, R. and Dunlop, J.S.R.** (1980) Stromatolites 3,400-3,500 Myr old from the North Pole area, Western Australia. *Nature*, **284**, 443-445.
- Walter, M.R. and Des Marais, D.J.** (1993) Preservation of biological information in thermal spring deposits: developing a strategy for the search for fossil life on Mars. *Icarus*, **101**, 129-43.
- Walter, M.R., Grotzinger, J.P. and Schopf, J.W.** (1992) Proterozoic Stromatolites. In: *The Proterozoic Biosphere* (Eds J.W. Schopf and C. Klein), pp. 253-260. Cambridge University Press, Cambridge.
- Walter, M.R. and Heys, G.R.** (1985) Links between the rise of the Metazoa and the decline of stromatolites. *Precambrian Research*, **29**, 149-174.
- Webster, A.L.** (1890) Altitudes and their determination. In: *Appendix A in. G. K. Gilbert, Lake Bonneville*, pp. 405-419. U.S. Geological Survey Monograph 1.
- Wilson, E.O.** (1992) *The diversity of life*. WW Norton & Company.
- Winker, C.D. and Buffler, R.T.** (1988) Paleogeographic evolution of early deep-water Gulf of Mexico and margins, Jurassic to Middle Cretaceous (Comanchean). *AAPG Bull.*, **72**, 318-346.
- Wooller, M., Smallwood, B., Jacobson, M. and Fogel, M.** (2003) Carbon and nitrogen stable isotopic variation in *Laguncularia racemosa* (L.) (white mangrove) from Florida and Belize: implications for trophic level studies. *Hydrobiologia*, **499**, 13-23.
- Wurtsbaugh, W.A., Gardberg, J. and Izdepski, C.** (2011) Biostrome communities and mercury and selenium bioaccumulation in the Great Salt Lake (Utah, USA). *Sci Total Environ*, **409**, 4425-34.
- Wurtsbaugh, W.A. and Maciej Gliwicz, Z.** (2001) Limnological control of brine shrimp population dynamics and cyst production in the Great Salt Lake, Utah. *Hydrobiologia*, **466**, 119-132.
- Yonkee, W.A., Willis, G.C. and Doelling, H.H.** (2000) Petrology and geologic history of the Precambrian Farmington Canyon Complex, Antelope Island, Utah. In: *The geology of Antelope Island* (Eds J.K. King and G.C. Willis). Utah Geological Survey, Salt Lake City.
- Zandt, G., Myers, S.C. and Wallace, T.C.** (1995) Crust and mantle structure across the Basin and Range-Colorado Plateau boundary at 37°N latitude and implications for Cenozoic extensional mechanism. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, **100**, 10529-10548.