Microcénoses des ambres médio-crétacés français. Taphonomie, systématique, paléoécologie et reconstitution du paléoenvironnement

Vincent Girard

▶ **To cite this version:**

Vincent Girard. Microcénoses des ambres médio-crétacés français. Taphonomie, systématique, paléoécologie et reconstitution du paléoenvironnement. Géologie appliquée. Université Rennes 1, 2008. Français. NNT : . tel-00524648

HAL Id: tel-00524648
https://theses.hal.science/tel-00524648

Submitted on 8 Oct 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

N° ORDRE : 3803
de la thèse

THESE

présentée

DEVANT L'UNIVERSITE DE RENNES 1

pour obtenir

le grade de : ***DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE RENNES 1***

Mention : Sciences de la Terre

PAR

VINCENT GIRARD

Équipe d'accueil : Laboratoire Géosciences Rennes
École Doctorale : Vie-Agro-Santé
Composante Universitaire : UFR SPM

MICROCENOSES DES AMBRES MEDIO-CRETACES FRANÇAIS. TAPHONOMIE, SYSTEMATIQUE, PALEOECOLOGIE ET RECONSTITUTION DU PALEOENVIRONNEMENT.

SOUTENUE LE 02/12/2008 devant la commission d'Examen

COMPOSITION DU JURY :

M. Didier Néraudeau	Directeur de thèse
M. Gérard Breton	Co-directeur de thèse
Mme. Simona Saint Martin	Co-encadrante de thèse
M. Xavier Delclòs	Rapporteur
M. Sina M. Adl	Rapporteur
M. Marc Philippe	Examinateur
M. Luc Aquilina	Président du Jury

Remerciements

Les trois années qui viennent de s'écouler seront passées à une vitesse folle. J'ai l'impression d'avoir débuter ma thèse hier et pourtant j'en suis rendu à rédiger ce par quoi tout le monde termine : les remerciements.

Pour commencer, je tiens à remercier mes directeurs de thèse, Didier Néraudeau et Gérard Breton, sans qui cette aventure n'aurait jamais été possible. Votre confiance, votre disponibilité et votre soutien auront été d'une grande aide pour mener ce projet à son terme. Que ce soit pour répondre à une simple petite question ou pour des problèmes plus profonds, vous avez toujours été présents. Avec un peu plus de recul et par les différents exemples de « mauvais » encadrements de thésards dont j'ai été le témoin (aussi bien à Géosciences que dans d'autres laboratoires), je vous remercie tous les deux pour avoir toujours été là quand j'en ai eu besoin.

Je tiens aussi à remercier toutes les personnes qui m'auront fourni une aide, notamment pour la détermination des microfossiles. Je ne peux malheureusement pas toutes les citer, mais je tiens à donner quelques noms. Tout d'abord, merci à Simona et Jean-Paul Saint Martin pour leur enthousiasme à travailler sur les diatomées de l'ambre. Ce fut un long travail mais, vu les publications qui en sont sorties, cela en valait en la peine. Merci à Alexander R. Schmidt. Malgré quelques frictions liées à des faits antérieurs au début de notre collaboration, j'aurai beaucoup appris à travailler avec lui. Merci aussi à Romain Vullo, Malvina Lak, Blaise Videt, Bernard Gomez, Danièle Bernard, Florentin Paris, Danièle Grosheny, Edwige Masure, Vincent Perrichot, Taniel Danelian, Daniel Peyrot… pour leur aide. Je tiens aussi à remercier Sina Adl et son équipe de l'Université de Dalhousie qui m'ont accueilli de la meilleure des manières lors de mon séjour au Canada. Je ne savais pas trop dans quoi je m'aventurai et ça a été une excellente surprise.

Je tiens aussi à remercier tous les amis qui seront venus m'aider sur les terrains. J'en profite pour passer un petit coucou à toute l'équipe d'Espéraza qui sera venue chercher de l'ambre avec moi à Fourtou. Ça aura coûté un moteur de voiture (Désolé Maïtena), mais je vous garantis que j'ai fait le meilleur usage possible de ce matériel.

Enfin, je tiens à dédier ce manuscrit à ma famille. Merci à mes parents qui se sont démenés pour me payer mes études. Je sais que ça n'aura pas été facile pour vous de subvenir à mes besoins et je vous remercie des sacrifices que vous avez faits. Un jour, on m'a dit que très peu de fils d'ouvriers accèdent au niveau d'étude qui est le mien. Si j'y suis arrivé, je sais que c'est en grande partie grâce à vous. Merci aussi à mon frère, ma sœur, mon beau-frère, ma grand-mère et à la petite Clara pour toujours avoir été là et être venus souvent me rendre visite à Rennes.

Enfin, un grand merci à Christelle qui m'aura épaulé et soutenu tout au long de ces deux dernières années. Si j'ai réussi à aller jusqu'au bout, c'est un peu grâce à toi.

Résumé

Connu depuis plus de 150 ans, les ambres médio-crétacés français ont livré à ce jours plus de 1500 arthropodes (principalement des diptères et des hyménoptères, mais aussi des coléoptères, des neuroptères, des arachnides…). Un premier inventaire des microfossiles préservés dans ces ambres, mené en 2003, a montré qu'une large gamme de microorganismes a été préservée. Cependant, il a surtout mis en avant une importante contamination des morceaux d'ambre, principalement due à des actinomycètes, des champignons et des diatomées. Pour y remédier, un protocole de décontamination a été élaboré, permettant de détruire les éventuels microorganismes contaminants, sans altérer l'ambre et son contenu.

L'observation d'échantillons décontaminés a permis d'établir un inventaire aussi complet que possible des microorganismes des ambres médio-crétacés français. Si les actinomycètes ont été retrouvés dans tous les ambres étudiés, la cyanobactérie *Palaeocolteronema cenomanensis* reste, de beaucoup, le taxon le plus fréquent. Les eucaryotes ont montré une diversité plus importante que les procaryotes avec notamment de nombreux restes de champignons (incluant des Ascomycètes, des Basidiomycètes, un champignon carnivore…), des protistes végétaux (quatre taxa d'algues vertes) et des protistes animaux (nombreuses amibes et quelques ciliés).

Ces découvertes mettent en évidence divers assemblages de microfossiles en fonction de leur lieu et de leurs modalités de piégeage. Certains microorganismes ont été piégés directement sur les arbres, d'autres lors de la chute au sol de la résine ou au moment de sa sécrétion par des racines aériennes, souterraines ou encore immergées. Le plus spectaculaire concerne la découverte d'un riche assemblage de microfossiles marins (principalement des diatomées et des spicules de spongiaires), apportés dans la résine par une hausse du niveau marin (une marée exceptionnelle par exemple) ou par les embruns.

L'analyse globale des inclusions retrouvées dans les ambres français, principalement des Charentes, montre que des liens trophiques complexes existaient au niveau du sol de la forêt médio-crétacée. Procaryotes, champignons et quelques arthropodes constituaient les organismes saprotrophes. Amibes et ciliés représentaient les principaux organismes bactérivores tandis que certains acariens et coléoptères étaient fongivores. Divers diptères, hyménoptères, neuroptères, hétéroptères… correspondaient aux principaux prédateurs, les chaînes trophiques étant dominées par les araignées.

Microcoenosis from mid-Cretaceous French ambers.
Taphonomy, Systematic, Palaeoecology and Palaeoenvironmental reconstruction.

Abstract

Known for more than 150 years, Mid-Cretaceous French ambers already provided more than 1500 arthropods (mostly Dipterans and Hymenopterans, but also Coleopterans, Neuropterans, Arachnids…). A first inventory of the microfossils preserved in these ambers, carried out in 2003, revealed a great amount of microorganisms. But, it mostly showed that an intense contamination of the amber pieces occurs, mostly by actinomycetes, fungi and diatoms. A decontamination protocol was elaborated to destroy all the contaminants without attacking the amber itself.

The investigation of decontaminated pieces allowed to realize an inventory of the microfossils from Mid-Cretaceous French ambers. If the Actinomycetes were found in all the studied ambers, the cyanobacterium *Palaeocolteronema cenomanensis* is the most frequent microorganism. The eukaryotes showed a great diversity, with numerous specimens of fungi (including Ascomycetes, Basidiomycetes, a carnivorous fungus…), unicellular algae (four taxa of green algae) and protozoans (various amoebae and few ciliates).

These discoveries allowed to highlight different microassemblages of fossils due to their place and modality of trapping. Some were embedded in the resin directly on the tree bark, other when the resin fell down on the forest floor or when resin flows were produced by aerial, underground or subaquatic roots. However, the most spectacular is the discovery of a rich assemblage of marine microfossils (mostly diatoms and sponge spines), transported into the resin during high sea levels or by sprays.

The analysis of all the different inclusions found in the French ambers, mostly from Charentes, showed that complex trophic links existed in the soil of the Mid-cretaceous forest. Prokaryotes, fungi and few arthropods were the saprotrophic organisms. Amoebae and ciliates were the most common bacterivores whilst few Acari and Coleopterans were the main fungivores. Diverse Dipterans, Hymenopterans, Neuropterans, Heteropterans… were the main predators, and the food web was dominated by the spiders.

SOMMAIRE

Remerciements

Résumé

Abstract

Sommaire

Liste des abréviations

I- Introduction **1**

II- Historique **5**
1- Les procaryotes 8
Les bactéries (hors cyanobactéries et actinomycètes) 8
Les actinomycètes 12
Les cyanobactéries 12
2- Les eucaryotes 14
Les champignons 14
Les protistes animaux 18
Les algues 21
Autres 25
3- Les principaux faits à retenir de cet historique 27

III- Matériel et méthode **29**
1- Cadre géologique 31
a- Stratigraphie 31
Les Charentes 31
Aude 36
Ouest du bassin de Paris 38
Bassin vocontien 40
b- L'ambre 40
c- Conditions d'affleurement et contraintes liées aux microorganismes 43
2- Méthodologie 50
a- Protocole de décontamination 50
b- Limites du protocole 53
c- Préparation de l'ambre 54

IV- Les microinclusions **57**
1- Les pseudoprotistes 59
a- Microtextures des différents types d'ambres 59
b- Origine de ces microinclusions 62
2- Les microorganismes 65
Les PROCARYOTES 67
Bactéries : coques, bacilles et bactéries filamenteuses 67
Actinomycètes 72
Cyanobactéries 80

Les CHAMPIGNONS 88
Les PROTISTES VEGETAUX 112
Les PROTISTES ANIMAUX 140
Les METAZOAIRES 165
DIVERS 175
Les INCERTAE SEDIS 177

V- Evolution 184
1- Les procaryotes 188
Cyanobactéries 188
Autres bactéries 188
2- Les eucaryotes 189
Champignons 190
Diatomées 192
Autres algues 196
Ciliés 198
Amibes 199
Vers 201
3- Stases morphologiques ? 202

VI- Processus taphonomiques et paléoécologie 205
1- Assemblages microfaunique et microfloristique 207
a- Distribution géographique et fréquence des microorganismes 207
b- Répartition écologique des microorganismes 210
1-b-1 Les microinclusions arboricoles 212
1-b-2 Les microinclusions de sols secs à humides 214
1-b-3 Les microinclusions de sols inondés 218
1-b-4 Les microinclusions importées 222
1-b-5 Les microinclusions d'origine indéterminée 225
2- Implications paléoenvironnementales 226
a- L'ambre de l'Aude 230
b- L'ambre du bassin vocontien 231
c- L'ambre de l'Ouest du bassin de Paris 231
d- Les ambres charentais 232
3- Préservation d'un signal paléoclimatique dans les ambres des Charentes ? 242

VII- Les chaînes alimentaires du sol d'une forêt médio-crétacée 245
1- La forêt charentaise 249
2- Ce qu'il est possible de dire sur le sol de la forêt ambrifère 250
3- Le réseau trophique du sol de la forêt 251
a- Les procaryotes 253
b- Les Champignons 254
c- Les organismes bactérivores 256
d- Les organismes fongivores 258
e- Les organismes saprotrophes secondaires 258
f- Les consommateurs 260
4- Liens avec les autres organismes de la forêt charentaise 261
5- Conclusions 263

VIII- Conclusions 267

Références **273**

Glossaire

Annexes

Annexe 1 : Comparaison de la classification d'Adl et al. (2005) avec celle utilisée dans cette étude
Annexe 2 : Index alphabétique des genres et des espèces cités
Annexe 3 : Index des figures
Annexe 4 : Index des tableaux

Liste des abréviations

Aix B1	Île d'Aix, niveau B1cs
Aix B2	Île d'Aix, niveau B2gl
Arc A1	Archingeay-les Nouillers, niveau A1
Arc A2	Archingeay-les Nouillers, niveau A2
Ban	Banon
Bri	Brion
Buz A2	La Buzinie, niveau A2/B1
Buz B2	La Buzinie, niveau B2gl
Cdl	Cadeuil, niveau A1
Comm. Pers.	Communication Personnelle
Eco	Écommoy
Frs	Fouras-Bois Vert, niveau B2
Fou	Fourtou
indet.	indéterminé (ée, és, ées)
inf.	inférieur
moy.	moyen
Olé	Île d'Oléron
Puy	Puy-Puy, niveau A1
Rnd	Les Renardières, niveau A1
Sal	Salignac
ter.	terminal

- I -
INTRODUCTION

I- Introduction

Le Crétacé moyen est une période de grand changement, tant au niveau paléogéographique (fin de l'ouverture de l'océan Atlantique Nord, fermeture de la partie occidentale de la Téthys) qu'au niveau biologique (période cruciale de l'évolution de vertébrés, des insectes et des plantes à fleurs ; Perrichot 2005 ; Coiffard et al. 2006 ; Vullo 2007). Ces grands bouleversements biologiques ont souvent été attribués à diverses raisons d'ordre tectonique, climatique, eustatique…

De nombreuses études ont été réalisées, depuis longtemps, sur les faunes et flores américaines, asiatiques et africaines de cette époque. En revanche, le cas européen est resté, jusqu'à très récemment, mystérieux. Les découvertes (ou re-découvertes), plus ou moins simultanées, de riches gisements en Espagne (Buscalioni et al. 1999 ; Alonso 2000 ; Peñalver et al. 2007b), en Allemagne (Schönborn et al. 1999 ; Schmidt et al. 2001 ; Schmidt et Schäfer 2005) et en France (Néraudeau et al. 2002, 2003, 2005, sous presse a,b ; Breton et Tostain 2005 ; Vullo et al. 2005 ; Perrichot et al. 2007b) ont permis d'en apprendre un peu plus sur les végétaux et les animaux présents, au Crétacé moyen, sur l'archipel européen. L'ambre, abondant dans ces gisements, a notamment permis de découvrir de rares, mais précieux, fossiles d'arthropodes. Ces découvertes ont autorisé la révision de la phylogenèse de nombreux groupes, comme les fourmis dont il a été possible de mettre en évidence une différenciation en castes dès le Crétacé moyen, et donc une origine beaucoup plus ancienne de la lignée (Nel et al. 2004 ; Perrichot et al. 2008a).

Pour ce qui est des ambres médio-crétacés français, le travail sur les arthropodes, qui se poursuit toujours (thèse de Malvina Lak), a aussi débouché sur la prise en compte d'un autre type d'inclusions biologiques remarquables par leur diversité. Il s'agit de microorganismes comme des bactéries (bacilles, coques, actinomycètes et cyanobactéries), des champignons (inférieurs et supérieurs), des protistes (algues unicellulaires, ciliés, amibes testées) et bien d'autres encore. La qualité de préservation de ces microorganismes est telle que leurs contenus cellulaires est parfois accessible. Bien que des travaux sur ce type d'inclusions aient été menés depuis plus d'un siècle et demi, ils sont restés très marginaux dans l'histoire de l'étude de l'ambre, avec une seule étude détaillée. Alexander R. Schmidt (Universität Göttingen) a en effet réalisé sa thèse sur les microfossiles de l'ambre cénomanien de Schliersee (Cénomanien, Allemagne).

Tostain (2003) a réalisé un premier inventaire des microorganismes des ambres d'Archingeay-les Nouillers, de Cadeuil et de l'île d'Aix (Charente-Maritime). Le peu de travaux réalisés dans ce domaine, ainsi que la diversité des inclusions trouvées ont permis de se rendre compte à quel point cette voie de recherches était prometteuse. Néanmoins, il a aussi été mis en évidence une contamination des échantillons par des microorganismes actuels (procaryotes, champignons, diatomées). Celle-ci est si importante sur certains morceaux que la surface de l'ambre, couverte par un voile microbien, n'est plus accessible. Compte-tenu des divers problèmes mentionnés dans la littérature, liés à un tel phénomène (Cano et Borucki 1995 ; Priest et al. 1995 ; Austin et al. 1997 ; Orlando 2005), quel crédit alors apporter aux travaux de Tostain (2003) ? Si, pour certaines inclusions (mycélium sur cadavre d'insecte), aucun doute n'est permis, il en est tout autre pour les microorganismes retrouvés isolés dans l'ambre.

Un premier objectif de ce travail était de développer une méthode afin de rendre indiscutables les résultats obtenus. Pour cela, un protocole de décontamination des échantillons (Girard et al. accepté a) a été mis au point afin de totalement éliminer les contaminants de surface sans détruire (ne serait-ce que partiellement) les morceaux d'ambre. À la suite de quoi, un nouvel inventaire des microorganismes des ambres des Charentes a été réalisé. Ceci a permis de valider une partie des données acquises par Tostain (2003) et de les compléter. Des microfossiles ont ainsi été retrouvés dans les ambres étudiés par Tostain (2003), mais aussi dans quatre autres localités des Charentes. Ce travail a permis de mieux caractériser les environnements de production des ambres charentais ainsi que les modalités de cette dernière.

Parallèlement au travail réalisé en Charentes, la prospection de nouveaux gisements (Aude, Vendée, Maine-et-Loire, Sarthe…), ainsi que les dons de matériel de plusieurs personnes (Gérard Breton, Bernard Gomez, Olivier Brisville), ont permis de comparer les microassemblages de l'ambre des Charentes à ceux d'autres région (Aude, Ouest du bassin de Paris, bassin vocontien). Ce travail a permis d'aboutir à une meilleure compréhension de mécanismes de piégeage des différentes microinclusions.

Enfin, les données acquises par l'équipe de paléobiologistes du Laboratoire Géosciences Rennes (c'est-à-dire les données sur les insectes, sur la végétation, sur les vertébrés, sur la sédimentologie ou encore sur le climat) ont été analysées dans leur globalité afin de proposer une reconstitution de ce que pouvait être l'écosystème de la forêt ambrifère charentaise, notamment les chaînes alimentaires qu'elle abritait.

- II -
HISTORIQUE

II – Historique

L'homme s'est intéressé très tôt à cette gemme semi-précieuse qu'est l'ambre, pour sa beauté et son éclat (en témoignent les nombreux bijoux en ambre retrouvés dans diverses sépultures d'âge paléolithique, mésolithique… ; voir par exemple Peñalver et al. 2007a). Les paléontologues n'ont pas tardé eux aussi à se pencher sur ce matériel. En effet, grâce à ses propriétés physiques et chimiques, l'ambre a permis la préservation de nombreux organismes à corps mou qui, autrement, ne sont fossilisés que de manière très rare et souvent très imparfaite. C'est le cas pour de nombreux arthropodes (voir Perrichot 2005 et sa bibliographie), des fleurs (Castaneda-Posadas et Cavallos-Ferriz 2007), des mousses (Grolle et Meister 2004)… Cet intérêt a débouché sur la publication d'un grand nombre travaux traitant des macro- et mésoinclusions de l'ambre (plusieurs milliers, Poinar 1992).

En ce qui concerne les microinclusions de l'ambre, l'état des connaissances est tout autre. Les publications concernant les microorganismes de l'ambre restent relativement rares, bien que les premières aient été publiées très tôt. La première publication semble être celle de Göppert et Berendt en 1845 (Figure II-1). Ces auteurs ont décrit un assemblage de microorganismes préservé dans l'ambre de la Baltique (Eocène). Depuis (c'est-à-dire en un peu plus de 150 ans), un nombre relativement faible d'études de ces microfossiles de l'ambre a été réalisé, mais celles-ci ont révélé qu'un grand nombre de groupes de microorganismes ont pu être préservés.

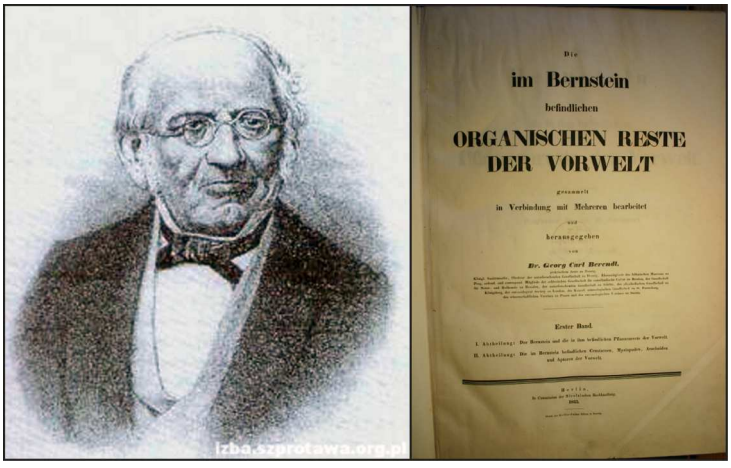

Figure II-1 : Johann Heinrich Robert Göppert (à gauche), un des premiers paléontologues à avoir mentionné des microorganismes dans l'ambre en 1845. Une de ses publications, co-écrite avec Georg Karl Berendt (première page de la publication à droite), est maintenant préservée dans une vitrine du musée de l'ambre (Allemagne).

Ce chapitre présente rapidement les différentes études concernant les microorganismes de l'ambre depuis la plus ancienne publication jusqu'à nos jours. Les différentes découvertes publiées depuis 163 ans seront présentées non pas selon un ordre chronologique, mais par groupe d'organismes en commençant par les organismes les plus simples morphologiquement (les procaryotes) et en terminant par les plus complexes (les eucaryotes multicellulaires). Les différentes mentions de microorganismes préservés dans l'ambre ont été récapitulées dans des tableaux pour chaque section.

1- Les procaryotes

- Les bactéries (hors cyanobactéries et actinomycètes ; Tableau II-1)

Le premier a avoir mentionné des bactéries préservées dans l'ambre est Galippe (1920). Il a étudié des ambres et des copals de diverses localités (principalement de France, mais aussi de la Baltique, d'Afrique et de diverses régions d'Europe) et de divers âges (Cénomanien, Eocène notamment). Par un procédé de dissolution de l'ambre dans l'éther, il a mis en culture de très fins morceaux qu'il avait ramolli. Il a noté que des bactéries se développaient sur les différentes préparations qu'il avait placées à l'étuve. De ces expériences, il en a déduit que la flore de l'ambre était relativement réduite. En effet, de tous les ensemencements qu'il a réalisé, il n'est parvenu qu'à isoler que des microzymas (c'est-à-dire des microorganismes supposés agir comme un ferment et pouvant causer ou propager certaines infections ou maladie contagieuses) comme des bactéries ovoïdes et des bactéries en bâtonnets. Malheureusement Galippe (1920) ne disposait pas de toutes les connaissances que nous avons à l'heure actuelle. Notre connaissance de l'ADN, notamment, a énormément évolué. Il est clairement établi maintenant que la survivance de l'ADN dans la résine ou l'ambre ne peut excéder quelques centaines de milliers d'années en raison de sa dégradation par la lumière (Lindahl 2000 ; Orlando 2005). Il apparaît désormais que ce que Galippe (1920) a pris pour des bactéries de l'ambre n'était en fait que des bactéries actuelles ayant contaminé ses échantillons.

Jusqu'aux années 90, peu de mentions de bactéries dans l'ambre sont à signaler. Blunck (1929) a décrit quatre espèces de bactéries (*Bacillus elektroni* Blunck 1929, *Longibacillus elektroni* Blunck 1929, *Micrococcus elektroni* Blunck 1929 et *Spirillum elektroni* Blunck 1929) de l'ambre éocène de la Baltique sur la base de critères morphologiques. Katinas

(1983) a complété cette liste en mentionnant la présence, dans l'ambre balte, de bactéries de type *Succinococcus* Katinas 1983.

Nos connaissances des bactéries de l'ambre ont rapidement augmenté à partir des années 90. Poinar (1992) a été le premier à signaler des bactéries dans un autre ambre que celui de la Baltique, en l'occurrence l'ambre miocène du Mexique. Les premiers filaments de bactéries gainées ont été décrits par Poinar et al. (1993a) de l'ambre Cénomanien d'Allemagne[1]. De nouvelles bactéries dans l'ambre éocène de l'état de Washington (États-Unis) ont été signalées par Waggoner (1993).

À la suite de deux publications, de nombreuses bactéries vont être découvertes dans l'ambre. Hamamoto et Horikoshi (1994) ont été les tous premiers à tenter d'extraire de l'ADN de microorganismes de l'ambre. Les auteurs ont décrit pour la toute première fois un procédé d'isolation et d'amplification d'ADN issu de microorganismes préservés dans l'ambre. Malgré son caractère novateur, cette étude reste assez méconnue à la différence de celle qui la suivit un an plus tard. En 1995, Cano et Borucki ont annoncé dans *Science* avoir réussi à isoler et séquencer l'ADN d'une bactérie de l'ambre balte nommée *Bacillus sphaericus* Meyer et Neide 1904. Si la publication de Hamamoto et Horikoshi (1993) est passée presque inaperçue, celle-ci n'a pas laissé la communauté scientifique indifférente. Toujours en 1995, la même revue a publié deux autres articles (Fishman 1995 ; Priest et al. 1995). Les auteurs de ces articles ont émis des doutes sur les résultats obtenus par Cano et Borucki (1995), parlant notamment d'une possible contamination des échantillons par des microorganismes actuels même si les auteurs s'en sont défendus (Priest et al. 1995). Malgré ces mises en garde, plusieurs études sur l'ADN fossile de l'ambre ont été publiées par la suite, augmentant considérablement le nombre de bactéries préservées dans l'ambre (Lambert et al. 1998 ; Greenblatt et al. 1999,2004 ; Veiga-Crespo et al. 2004, 2007). Greenblatt et al. (1999) ont mentionné la présence de douze bactéries différentes via les méthodes d'extraction puis d'amplification d'ADN de l'ambre aptien d'Israël et de l'ambre oligo-miocène de République dominicaine. Chaque nouvelle publication a apporté son lot de nouvelles critiques concernant leurs résultats (Austin et al. 1997 ; Lindahl 2000 ; Orlando 2005 ; Parducci et Bennett 2005) laissant toujours planer un doute quant à la validité de ces résultats.

[1] À noter que cet ambre fut tout d'abord daté du Trias, mais qu'il a depuis été redaté du Cénomanien (Schmidt et al. 2001).

Fossiles	Région	Âge	Référence (s)
Microzymas et autres bactéries	Divers	Divers	Galippe (1920)
Bacillus elektroni	Baltique	Éocène	Blunck (1929)
Longibacillus elektroni	Baltique	Éocène	Blunck (1929)
Micrococcus elektroni	Baltique	Éocène	Blunck (1929)
Spirillum elektroni	Baltique	Éocène	Blunck (1929)
Succinococcus sp.	Baltique	Éocène	Katinas (1983)
Bactéries *indet.*	Mexique	Miocène	Poinar (1992)
Bactéries gainées	Allemagne	Cénomanien	Poinar et al. (1993a)
Bactéries *indet.*	États-Unis	Éocène	Waggoner (1993)
Bacillus subtilis	Baltique	Éocène	Hamamoto et Horikishi (1994)
Bacillus sphaericus	République dominicaine	Oligo-Miocène	Cano et Borucki (1995)
cf. *Leptothrix* sp.	États-Unis	Albien/Cénomanien ?	Waggoner (1996a)
Staphylococcus succinus	République dominicaine	Oligo-Miocène	Lambert et al. (1998)
Bactéries *indet.*	France	Sparnacien	Breton et al. (1999) ; Breton (2007)
Bacillus circulans	Israël	Aptien	Greenblatt et al. (1999)
Bacillus coagulans	Israël	Aptien	Greenblatt et al. (1999)
Bacillus coagulans	République dominicaine	Oligo-Miocène	Greenblatt et al. (1999)
Bacillus licheniformis	Israël	Aptien	Greenblatt et al. (1999)
Bacillus licheniformis	République dominicaine	Oligo-Miocène	Greenblatt et al. (1999)
Bacillus megaterium	Israël	Aptien	Greenblatt et al. (1999)
Bacillus pumilus	Israël	Aptien	Greenblatt et al. (1999)
Bacillus pumilus	République dominicaine	Oligo-Miocène	Greenblatt et al. (1999)
Bacillus sphaericus	Israël	Aptien	Greenblatt et al. (1999)
Micrococcus agilis	Israël	Aptien	Greenblatt et al. (1999)
? Micromonospora sp.	République dominicaine	Oligo-Miocène	Greenblatt et al. (1999)
Paenibacillus curdanolyticus	Israël	Aptien	Greenblatt et al. (1999)
Staphylococcus aureus	Israël	Aptien	Greenblatt et al. (1999)
Staphylococcus epidermidis	Israël	Aptien	Greenblatt et al. (1999)
Staphylococcus epidermidis	République dominicaine	Oligo-Miocène	Greenblatt et al. (1999)
Staphylococcus warneri	Israël	Aptien	Greenblatt et al. (1999)
Bactéries filamenteuses *indet.*	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al.(1999)
cf. *Arthromitus* sp.	République dominicaine	Oligo-Miocène	Wier et al. (2002)
Bactéries Spirochètes	République dominicaine	Oligo-Miocène	Wier et al. (2002)
cf. *Gallionella sp.*	Espagne	Albien	Ascaso et al. (2003)
Micrococcus luteus	Israël	Aptien	Greenblatt et al. (2004)
Saccharomyces cerevisiae	République dominicaine	Oligo-Miocène	Veiga-Crespo et al. (2004)
Diverses bactéries *indet.*	France	Cénomanien	Breton et Tostain (2005) ; Breton (2007)
Leptotrichites resinatus	Allemagne	Cénomanien	Schmidt et Schäfer (2005)
Eubactéries *indet.*	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Bactéries *indet.*	Italie	Trias	Schmidt et al. (2006)
cf. *Bacillus* sp.	Mexique	Miocène	Veiga-Crespo et al. (2007)
cf. *Bacillus* sp.	République dominicaine	Oligo-Miocène	Veiga-Crespo et al. (2007)
cf. *Bacillus* sp.	Birmanie	Albien/Cénomanien ?	Veiga-Crespo et al. (2007)

Tableau II-1 : Les différentes mentions de bactéries (à l'exception des actinomycètes) préservées dans l'ambre.

Greenblatt et al. (2004) ont montré que la bactérie *Micrococcus luteus* (Schroeter 1872) Cohn 1872, retrouvée dans l'ambre d'Israël, et dont ils ont extrait et amplifié l'ADN, semble beaucoup plus jeune que l'ambre qui la contenait. En effet, le morceau d'ambre en question a été daté de l'Aptien et les dates moléculaires réalisés sur l'ADN de la bactérie n'ont indiqué que 34000 à 170000 ans de divergence entre la bactérie de l'ambre et l'ADN de référence de

la bactérie *M. luteus*. Cette différence a été expliquée par les auteurs de la manière suivante. La bactérie dont ils ont séquencé l'ADN est sans doute une bactérie qui s'est retrouvé piégée dans une fracture de l'ambre de son vivant. Cette fracture s'est ensuite refermée, emprisonnant la bactérie dans l'ambre. Même si les auteurs s'en défendent, cette hypothèse met ainsi en avant le phénomène de contamination et tous les problèmes que cela cause.

L'ambre est une matière relativement fragile. Lors de sa collecte sur le terrain, il est parfois difficile de ne pas briser les nodules d'ambre. L'hypothèse de Greenblatt et al. (2004) ne semble donc pas si irréaliste. Cette hypothèse, associée à une possible contamination en laboratoire, permet d'expliquer le nombre important de bactéries de l'ambre identifiées (plus d'une vingtaine) ces dernières années grâce aux méthodes d'extraction de l'ADN. De plus de nombreux travaux sur l'ADN fossile convergent pour dire qu'il ne semble pas possible de préserver de l'ADN plus vieux que quelques centaines de milliers d'années, et seulement dans des conditions très particulières (*i.e.* à l'abri de toute source lumineuse et dans des conditions de grand froid comme dans les permafrosts de Sibérie ; Orlando 2005).

En parallèle de ces études fondées sur l'analyse de l'ADN préservé dans l'ambre, quelques auteurs ont mentionné des bactéries identifiées uniquement sur la base de critères morphologiques. Des bactéries filamenteuses proches du genre *Leptothrix* Kützing 1843 ont été mentionnés dans les ambres crétacés du Kansas (Waggoner 1996a) et d'Allemagne (Schönborn et al. 1999 ; Schmidt et Schäfer 2005). Diverses bactéries non identifiées ont été signalées dans des ambres des divers âges et de diverses origines géographiques (Breton et al. 1999 ; Breton et Tostain 2005 ; Antoine et al. 2006 ; Schmidt et al. 2006 ; Breton 2007).

Deux intéressantes mentions de bactéries préservées dans l'ambre ont été faites ces dernières années. Des bactéries spirochètes (et d'autres types de bactéries) ont été signalées dans l'ambre de la République dominicaine (Wier et al. 2002). Ces bactéries sont associées à un fossile de termite et semble être les premières bactéries symbiotiques mentionnées dans l'ambre. Des filaments d'une bactérie proche de la bactérie *Gallionella* Ehrenberg 1838 ont été retrouvés momifiés dans l'ambre crétacé d'Espagne (Ascaso et al. 2003). Ils ont été observés au microscope électronique à balayage, étant piégés à l'intérieur d'une bulle de l'ambre.

- Les actinomycètes (Tableau II-2)

Par comparaison aux autres bactéries, très peu d'actinomycètes ont été signalés dans l'ambre. Les premières mentions d'actinomycètes ont été publiées au début des années 90. Trois types de filaments d'actinomycètes (*Streptomyces* sp. Waksman et Henrici 1943, *Streptosporangiopsis russelli* Waggoner 1994 et *Paleomonospora tishomingoensis* Waggoner 1994) ont été signalés dans les ambres éocène et turonien des États-Unis (Waggoner 1993, 1994a). Seuls deux autres ambres ont livré des spécimens d'actinomycètes identifiés à l'aide de la microscopie optique. Il s'agit de l'ambre oligo-miocène de la République dominicaine dans lequel ont été retrouvés des filaments de *Nocardioformis dominicanus* Waggoner 1994 (Waggoner 1994b) et de l'ambre sparnacien des Corbières dans lequel Breton *et al*. (1999), puis Breton (2007), ont mentionné la présence de filaments d'actinomycètes indéterminés.

Tout comme pour les autres bactéries, les études sur l'ADN ont provoqué une nette augmentation du nombre d'actinomycètes trouvés dans l'ambre. Cependant, si, dans les cas des autres bactéries, beaucoup d'étude ont mentionné des résultats positifs, une seule étude a signalé avoir trouvé des actinomycètes préservés dans l'ambre à l'aide de leur ADN. Greenblatt et al. (1999) ont en effet mentionné la présence des genres *Streptomyces*, *Nocardioides* Prauser 1976 et *Rathayibacter* Zgurskaya et al. 1993 dans les ambres aptien d'Israël et oligo-miocène de la République dominicaine. Là encore, des doutes pèsent sur la validité de ces résultats compte-tenu de toutes les réserves émises dans le paragraphe précédant quant à l'origine des ADNs préservés dans l'ambre.

Fossiles	**Région**	**Âge**	**Référence (s)**
Streptomyces sp.	États-Unis	Éocène	Waggoner (1993)
Streptosporangiospsis russelli	États-Unis	Turonien	Waggoner (1994a)
Palaeomonospora tishomingoensis	États-Unis	Turonien	Waggoner (1994a)
Nocardioformis dominicanus	République dominicaine	Oligo-Miocène	Waggoner (1994b)
Actinomycètes *indet.*	France	Sparnacien	Breton et al. (1999) ; Breton (2007)
Nocardioides albus	République dominicaine	Oligo-Miocène	Greenblatt et al. (1999)
Rathayibacter rathyi	Israël	Aptien	Greenblatt et al. (1999)
? Streptomyces sp.	Israël	Aptien	Greenblatt et al. (1999)
? Streptomyces sp.	République dominicaine	Oligo-Miocène	Greenblatt et al. (1999)

Tableau II-2 : Les différentes mentions d'actinomycètes préservés dans l'ambre.

- Les cyanobactéries (Tableau II-3)

Très peu de cyanobactéries ont été retrouvées dans l'ambre. Krichner (1950) a décrit une cyanobactérie (qu'il nomma *Discophyton electroneion* Krichner 1950) retrouvée dans un

morceau d'ambre de la Baltique. Presque toutes les autres cyanobactéries de l'ambre mentionnées depuis proviennent de gisements crétacés de France. Waggoner (1994c) en a décrit trois d'un ambre dont il situe l'origine géographique, peu plausible, à Bretagnolles (département de l'Eure ; Gérard Breton, comm. pers[2]). Il les a rapproché des genres *Coelosphaerium* Nägeli 1849, *Lyngbya* Agardh 1824 et *Plectonema* Thuret 1875. Plus récemment, Breton et Tostain (2005) ont décrit une cyanobactérie sous le nom de *Palaeocolteronema cenomanensis* Breton et Tostain 2005 (Figure II-2) de l'ambre d'un gisement d'Ecommoy (Sarthe). De plus, ces auteurs ont mentionné avoir trouvé des filaments de *P. cenomanensis* dans les ambres crétacés de Charente-Maritime sans les illustrer.

Enfin, Antoine et al. (2006) ont signalé des filaments de Nostocacée dans l'ambre miocène d'Amazonie.

Fossiles	**Région**	**Âge**	**Référence (s)**
Discophyton electroneion	Baltique	Éocène	Kirchner (1950)
cf. *Coelosphaerium* sp.	France	Cénomanien	Waggoner (1994c)
cf. *Lyngbya* sp.	France	Cénomanien	Waggoner (1994c)
cf. *Plectonema* sp.	France	Cénomanien	Waggoner (1994c)
Palaeocolteronema cenomanensis	France	Cénomanien	Breton et Tostain (2005) ; Breton (2007)
Nostocacées *indet.*	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)

Tableau II-3 : Les différentes mentions de cyanobactéries préservées dans l'ambre.

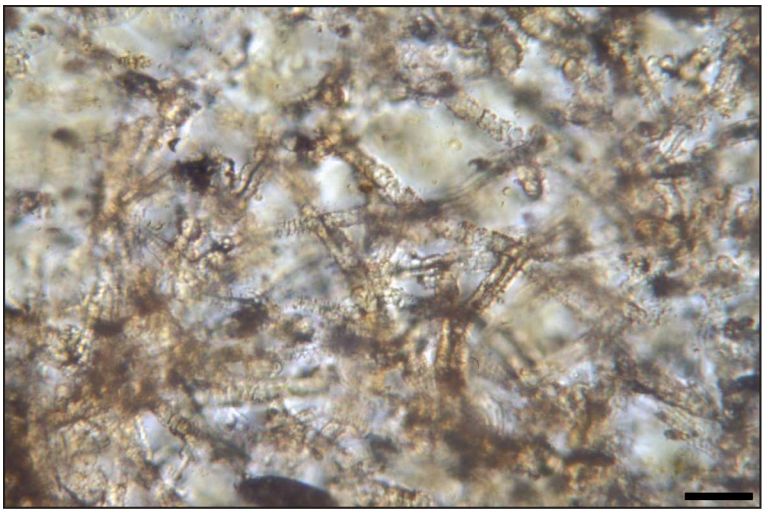

Figure II-2 : Matte de *Palaecolteronema cenomanensis* dans l'ambre cénomanien d'Ecommoy (Sarthe). Échelle : 30 µm.

Photographie : Gérard Breton.

[2] Il n'existe pas de Cénomanien autour de Bretagnolles, le plus proche affleurement étant à plus de 50 kilomètres. Il est fort probable que l'ambre étudié par Waggoner provenait du gisement d'Ecommoy mais qu'il fut mal étiqueté.

2- Les eucaryotes

- Les champignons (Tableau II-4)

Les champignons sont sans nul doute les microorganismes de l'ambre qui ont été les plus fréquemment étudiés. Les premiers mentionnés proviennent de l'ambre éocène de la Baltique. Göppert et Berendt (1845) ont décrit deux espèces de champignons sous les noms de *Pezizites candidus* Göppert et Berendt 1845 (Hymenomycète) et de *Sporotrichites heterospermus* Göppert et Berendt 1845 (Hyphomycète), ainsi qu'un lichen indéterminé. Berkeley (1848) a lui aussi illustré quatre nouvelles espèces de champignons de l'ambre balte (Figure II-3). Néanmoins les descriptions qu'il en donne, ainsi que les illustrations qu'il fournit à l'époque, laissent penser que certaines de ces inclusions pourraient ne pas être des champignons. L'espèce *Penicillites curtipes* Berkeley 1848, par exemple, est décrite et figurée par une hyphe non septée (associée à des arthrospores) qui semble plus typique d'un actinomycète que d'un champignon.

Jusqu'à la seconde guerre mondiale, de nombreux autres auteurs allemands ou germanophones ont continué à travailler sur l'ambre balte et décrivirent de nouvelles espèces de champignons fossiles (Göppert et Menge 1883 ; Caspary 1886 ; Conwentz 1890 ; Caspary et Klebs 1907 ; Grüss 1931). Seules deux mentions de champignons retrouvés dans un ambre autre que celui de la Baltique sont à signaler avant 1942. Smith (1894) a décrit de nombreuses espèces de champignons dans l'ambre carbonifère (?) d'Ecosse (Figure II-3), puis Pampaloni (1902) a signalé des filaments proches du genre *Monilites* Pampaloni 1902 dans l'ambre (Cénozoïque ?) de Sicile.

Après la seconde guerre mondiale, de nombreux champignons fossiles ont été trouvés. Ces travaux ont notamment permis, pour la première fois, la découverte de spécimens dans les ambres mésozoïques.

Des hyphes proches du genre *Ramularia* Unger 1833 ont été trouvées dans l'ambre du Trias d'Italie (Schmidt et al. 2006). De nombreux champignons ont été retrouvés dans les ambres médio-crétacés. Legg (1942) a signalé des filaments mycéliens indéterminés dans un ambre canadien (probablement d'âge crétacé et provenant de la région de Cedar Lake). Greenblatt et al. (1999) ont signalé avoir trouvé de l'ADN de Phycomycètes dans l'ambre aptien d'Israël. De l'ambre birman (Albien/Cénomanien ?), des sporanges indéterminés ont été mentionnés (Grimaldi et al. 2002) et trois nouvelles espèces (*Palaeoagaracites antiquus*

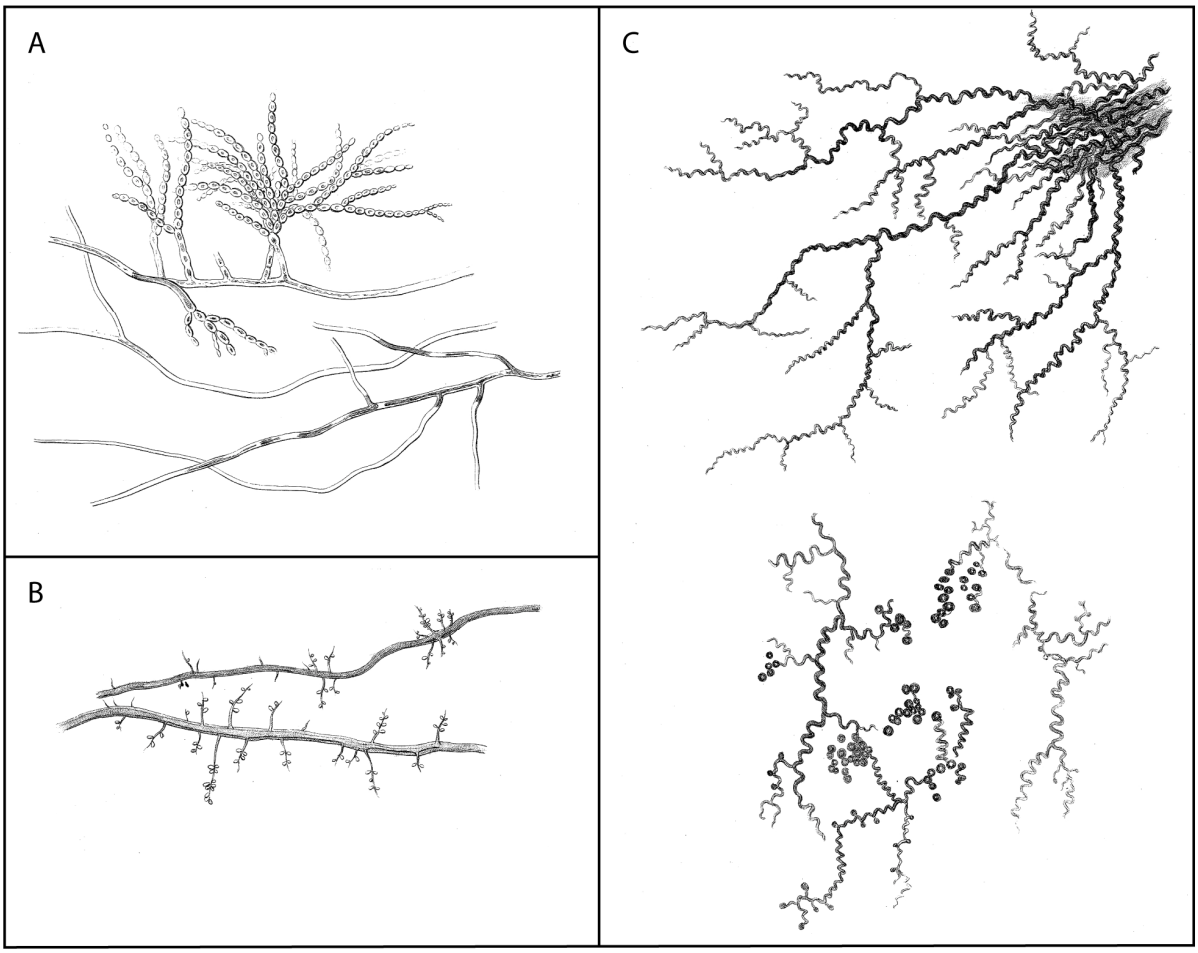

Figure II-3 : Trois espèces de champignons de l'ambre de la Baltique (Eocène) décrites par Berkeley (1848). A- *Penicillites curtipes*. B- *Brachycladium thomasinum* Berkeley 1848. C- *Streptothrix spiralis* Berkeley 1848.

Poinar et Buckley 2007, *Mycetophagites artrebora* Poinar et Buckley 2007 et *Entropezites patricii* Poinar et Buckley 2007) ont récemment été décrites (Poinar et Buckley 2007). Les ambres cénomaniens d'Europe ont aussi livré un certain nombre de champignons. Des champignons indéterminés ont été observés (à l'aide de diverses techniques : optique traditionnelle, microscopie électronique en mode électrons rétrodiffusés et en mode basse température, microscopie électronique confocale) dans l'ambre albien d'Espagne (Ascaso et al. 2003, 2005 ; Peñalver et al. 2007b ; Wierzchos et Ascaso 2007). Poinar et al. (1993a) ont mentionné des filaments de Moliliales dans l'ambre cénomanien d'Allemagne avant que Schönborn et al. (1999) n'y décrivent des filaments des genres *Palaeodikaryomyces* Schönborn et al. 1999 et *Pithomyces* Berkeley et Broome 1875. Waggoner (1994c) a mentionné des ascomycètes indéterminés dans l'ambre cénomanien du nord-ouest de la France. Des zygomycètes ainsi que des ascomycètes ont été signalés dans l'ambre turonien des États-Unis (Waggoner 1994b ; Hibbett et al. 1997).

Parallèlement, les études sur les ambres cénozoïques se sont poursuivies. Divers travaux ont révélé une « mycoflore », préservée dans l'ambre balte, composée surtout d'ascomycètes. Pour plus de détails, voir Mägdefrau (1957), Garty et al. (1982), Dörfelt et al. (2000), Rikkinen et Poinar (2000, 2002), Rikkinen (2003), Rikkinen et al. (2003), Dörfelt et Schmidt (2005), Rossi et al. (2005) et Dörfelt et Schmidt (2006). À noter que, dans son livre *Life in amber*, Poinar (1992) mentionne lui aussi divers champignons de l'ambre balte (pour la plupart des ascomycètes).

La première trace de champignons dans l'ambre oligo-miocène de la République dominicaine ne date que de 1982 (Poinar et Thomas 1982). Très vite, les découvertes dans cet ambre ont révélé une « mycoflore » aussi riche (voire plus riche) que celle de l'ambre balte. Pour plus de détails, voir Poinar et Thomas (1984), Stubblefield et al. (1985), Thomas et Poinar (1988), Poinar et Singer (1990), Poinar (1992), Grimaldi et al. (1994), Hibbett et al. (1997), Poinar et Poinar (1999), Poinar et al. (2000), Rikkinen et Poinar (2001), Poinar (2003), Hibbett et al. (2003), Poinar (2005).

Exception faite des ambres dominicain et balte, les champignons sont assez rares dans les ambres cénozoïques. Bachmayer (1962) a décrit un spécimen de Dermatiaceae dans un ambre cénozoïque d'Autriche. Breton et al. (1999), puis Breton (2007), ont mentionné des filaments de *Xylohyphites* Kalgutkar et Sigler 1995 dans l'ambre sparnacien des Corbières. Poinar (2003) décrivit l'espèce *Asteromites mexicanus* Poinar 2003 de l'ambre miocène du Mexique. Mis à part les ambres de la République dominicaine et de la Baltique, le seul ambre cénozoïque ayant livré une grande quantité de champignons fossiles est celui du Miocène d'Amazonie. En effet Antoine et al. (2006) ont mentionné 26 champignons (Ascomycètes, Deutéromycètes et Imperfecti) dans seulement 28 morceaux d'ambre ! De tels résultats laissent néanmoins perplexe. Par le passé, une telle quantité de microorganismes préservés dans un nombre réduit d'échantillons d'un même ambre ne s'est révélée être due qu'à la présence d'organismes contaminants (voir paragraphe sur les bactéries de l'ambre et les références Greenblatt et al. 1999, 2004). Les auteurs n'indiquant pas leurs techniques de préparation des échantillons, des réserves peuvent être émises quant à la surprenante diversité des champignons trouvée dans cet ambre.

Fossiles	Région	Âge	Référence (s)
Pezizites candidus	Baltique	Éocène	Göppert et Berendt (1845)
Sporotrichites heterospermus	Baltique	Éocène	Göppert et Berendt (1845)
Aspergillus penicillatus	Baltique	Éocène	Berkeley (1848)
Brachycladium thomasinum	Baltique	Éocène	Berkeley (1848)
Penicillites curtipes	Baltique	Éocène	Berkeley (1848)
Streptothrix spirilis	Baltique	Éocène	Berkeley (1848)
Lecanora ciliaris	Baltique	Éocène	Göppert et Menge (1883)
Graphis scripta succinea	Baltique	Éocène	Göppert et Menge (1883)
Parmelia physodes	Baltique	Éocène	Göppert et Menge (1883)
Acromonium succineum	Baltique	Éocène	Caspary (1886) ; Caspary et Klebs (1907)
Gonatobotrys primigenia	Baltique	Éocène	Caspary (1886) ; Caspary et Klebs (1907)
Ramularia olbongispora	Baltique	Éocène	Caspary (1886) ; Caspary et Klebs (1907)
Stilbum succinii	Baltique	Éocène	Caspary (1886) ; Caspary et Klebs (1907)
Torula heteromorpha	Baltique	Éocène	Caspary (1886) ; Caspary et Klebs (1907)
Cladosporium sp.	Baltique	Éocène	Conwentz (1890)
Leptonema tenuis	Écosse	Carbonifère	Smith (1894)
Peronosporoides carbonifera	Écosse	Carbonifère	Smith (1894)
Spores *indet.*	Écosse	Carbonifère	Smith (1894)
Monilites sp.	Silice	?	Pampaloni (1902)
Anthomycete sp.	Baltique	Éocène	Grüss (1931)
Arachnomycelium sp.	Baltique	Éocène	Grüss (1931)
Cladosporium sp.	Baltique	Éocène	Grüss (1931)
Melanosphaerites sp.	Baltique	Éocène	Grüss (1931)
Filaments mycéliens *indet.*	Canada	Crétacé ?	Legg (1942)
Alectoria sp.	Baltique	Éocène	Mägdefrau (1957)
un spécimen de Dermatiaceae	Autriche	Paléocène-Éocène	Bachmayer (1962)
Graphis sp.	Baltique	Éocène	Garty et al. (1982)
Entomophtora sp.	République dominicaine	Oligo-Miocène	Poinar et Thomas (1982)
Beauveria sp.	République dominicaine	Oligo-Miocène	Poinar et Thomas (1984)
Geotrichites glaesarius	République dominicaine	Oligo-Miocène	Stubblefield et al. (1985)
Oligophelenchoides atrebora	Mexique	Miocène	Jansson et Poinar (1986)
Aspergilus sp.	République dominicaine	Oligo-Miocène	Thomas et Poinar (1988)
Coprinites dominicana	République dominicaine	Oligo-Miocène	Poinar et Singer (1990)
Fungites sp.	Baltique	Eocène	mentionné dans Poinar (1992)
Mucorites sp.	Baltique	Éocène	mentionné dans Poinar (1992)
Oidium moniliformis	Baltique	Éocène	mentionné dans Poinar (1992)
Penicillium sp.	Baltique	Éocène	mentionné dans Poinar (1992)
Pezizites sp.	Baltique	Éocène	mentionné dans Poinar (1992)
Polyporus sp.	Baltique	Éocène	mentionné dans Poinar (1992)
Schizosaccharomycetes sp.	Baltique	Éocène	mentionné dans Poinar (1992)
Tramaites sp.	Baltique	Éocène	mentionné dans Poinar (1992)
Veionella sp.	Baltique	Éocène	mentionné dans Poinar (1992)
Moniliales *indet.*	Allemagne	Cénomanien	Poinar et al. (1993a)
Spores et conidies indet.	République dominicaine	Oligo-Miocène	Grimaldi et al. (1994)
Zygomycète Deuteromycète *indet.*	États-Unis	Turonien	Waggoner (1994a)
Ascomycète *indet.*	France	Cénomanien	Waggoner (1994b)
Archaeomarasmius leggetti	États-Unis	Turonien	Hibbett et al. (1997)
Protomycena electra	République dominicaine	Oligo-Miocène	Hibbett et al. (1997)
cf *Xylohyphites* sp.	France	Sparnacien	Breton et al. (1999) ; Breton (2007)
Phycomycetes indet.	Israël	Aptien	Greenblatt et al. (1999)
Xylaria sp.	République dominicaine	Oligo-Miocène	Poinar et Poinar (1999)
Palaeodikaryomyces baurei	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
Pithomyces sp.	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
Metacapnodium succinum	Baltique + Allemagne	Eocène – Oligocène	Dörfelt et al. (2000) ; Rikkinen et al. (2003)
Parmelia sp.	République dominicaine	Oligo-Miocène	Poinar et al. (2000)
Chaenothecopsis bitterfeldensis	Allemagne	Oligocène	Rikkinen et Poinar (2000)
cf. *Geotrichum* sp.	République dominicaine	Oligo-Miocène	Rikkinen et Poinar (2001)

Sporanges *indet.*	Birmanie	Cénomanien ?	Grimaldi et al. (2002)
Anzia electra	Baltique	Éocène	Rikkinen et Poinar (2002)
Mycélium *indet.*	Espagne	Albien	Ascaso et al. (2003)
Asteromites mexicanus	Mexique	Miocène	Poinar (2003)
Leptothyrites dominicanus	République dominicaine	Oligo-Miocène	Poinar (2003)
Leptostromites ellipticus	République dominicaine	Oligo-Miocène	Poinar (2003)
cf. *Calicium sp.*	Baltique	Éocène	Rikkinen (2003)
cf. *Chaenotheca* sp.	Baltique	Éocène	Rikkinen (2003)
Aureofungus yaniguaensis	République dominicaine	Oligo-Miocène	Hibbett et al. (2003)
Hyphes indet.	Espagne	Albien	Ascaso et al. (2005)
Aspergillus collembolorum	Baltique	Éocène	Dörfelt et Schmidt (2005)
Stigmatomyces succini	Baltique	Éocène	Rossi et al. (2005)
Dicellaesporites sp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Dicellaesporites africanus	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Dicellaesporites inequabilis	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Dicellaesporites longus	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Dyadosporites cf. *minor*	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Dicellaesporites cf. *obnixus*	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Dicellaesporites cf. *perelongatus*	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Dictyosporites sp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Diporicellaesporites sp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Diporicellaesporites fusoides	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Frasnacritetrus spp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Hypoxylonites spp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Inapertisporites spp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Inapertisporites clarkei	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Kumarisporites sp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Monosporites sp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Monosporites cf. magnus	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Multicellites sp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Multicellaesporites sp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Phragmothyrites sp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Pluricellulaesporites sp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Polycellulaesporonites sp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Psiamasporites fusiformis	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Quilonia spp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
*Reduviasporonite*s sp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Trilobites sp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Protophysarum balticum	Baltique	Éocène	Dörfelt et Schmidt (2006)
cf. *Ramularia* sp.	Italie	Trias	Schmidt et al. (2006)
Hyphe non identifiée	Espagne	Albien	Peñalver et al. (2007b)
Palaeoagaracites antiquus	Birmanie	Albien/Cénomanien ?	Poinar et Buckley (2007)
Mycetophagites artrebora	Birmanie	Albien/Cénomanien ?	Poinar et Buckley (2007)
Entropezites patricii	Birmanie	Albien/Cénomanien ?	Poinar et Buckley (2007)

Tableau II-4 : Les différentes mentions de champignons préservés dans l'ambre.

- Les protistes animaux (Tableau II-5)

Dans ce paragraphe ont été regroupées toutes les mentions de protistes « animaux » trouvés dans l'ambre. Ils correspondent principalement à deux groupes de microorganismes que sont les ciliés et les amibes.

Le premier à mentionner de tels organismes dans l'ambre fut Legg (1942) qui a décrit des ciliés proche du genre *Paramecium* Muller 1773 dans l'ambre du Canada. Les plus anciens jamais retrouvés proviennent de l'ambre du Trias d'Italie dans lequel divers ciliés (genre *Coleps* Nitzsch 1827) et diverses amibes testées (genre *Centropyxis* Stein 1857) ont été découverts (Schmidt *et al*. 2006).

L'ambre contenant le plus de protistes « animaux » est celui de Schliersee (Cénomanien, Allemagne) dans lequel un riche assemblage de ciliés (genres *Bryometopus* Kahl 1932, *Cyrtolophosis* Stokes 1888, *Paracondylostoma* Foissner 1980, *Paramecium*, *Pseudoplatyophrya* Foissner 1980, *Mykophagophrys* Foissner 1985, *Nassula* Ehrenberg 1833, *Tetrahymena* Furgason 1940) et d'amibes testées (genres *Centropyxis*, *Cyclopyxis* Deflandre 1929, *Hyalosphenia* Stein 1859, *Phryganella* Penard 1902, *Triassamoeba* Poinar et al. 1993b) a été décrit (Poinar et al. 1993a,b ; Schönborn et al. 1999 ; Schmidt et al. 2004). Néanmoins le nombre de protistes décrits dans cet ambre ne reflète pas sa plus grande richesse en protistes, mais sans doute le grand intérêt qui lui a été porté. En effet, l'ambre d'Allemagne a été considéré pendant longtemps comme l'ambre le plus ancien connu (Trias) avant d'être redaté[3] du Cénomanien (Schmidt et al. 2001).

À noter que divers autres protistes (amibes et ciliés) ont été signalés dans les ambres de Birmanie (Poinar et Telford 2005), des États-Unis (Waggoner 1996a), de France (Waggoner 1994c ; Breton et al. 1999 ; Breton et Tostain 2005 ; Breton 2007) et de la République dominicaine (Waggoner 1996b ; Wier et al. 2002).

À noter aussi que seules trois mentions de Myxomycètes (amibes ayant été longtemps prises pour des champignons) ont été faites (Domke 1952 ; Waggoner et Poinar 1992 ; Dörfelt et al. 2003).

Un des faits les plus marquants de ces dernières années a été la publication de plusieurs articles faisant mention de protistes étranges dans divers ambres. Kedves et Párdutz (2002) ont mentionné la présence de microorganismes de forme variée dans un ambre hongrois vieux de 100 millions d'années (Santonien/Campanien selon les auteurs !). Les illustrations fournies étant de très basse qualité, il est seulement possible de constater qu'aucun critère diagnostique ne peut réellement être observé. De plus, la grande variété de taille et de forme observée laisse penser qu'il ne s'agit en fait que de simples inclusions indéterminées ressemblant à des protistes. Basée sur l'utilisation de diverses méthodes optiques (voir paragraphe sur les

[3] Hormis la mention d'un énigmatique ambre carbonifère écossais par Smith (1894).

champignons de l'ambre), Ascaso et al. (2003, 2005) et Wierzchos et Ascaso (2007) ont décrit un microassemblage de protistes (certains identifiés comme de possibles ciliés du genre *Paramecium*, d'autres de possibles amibes du genre *Amoeba* Bory de St-Vincent 1822) dans l'ambre albien d'Espagne. Se basant sur les mêmes techniques, Martín-González et al. (2008) ont complété cet inventaire en y ajoutant des spécimens des genres *Colpoda* Müller 1773 et *Prorodon* Ehrenberg 1833, et Veiga-Crespo et al. (2007) ont décrit des protistes de type *Paramecium* dans l'ambre de Birmanie. Néanmoins les illustrations fournies dans ces différentes publications laissent supposer qu'il ne s'agit pas de microorganismes. Ces inclusions contiennent plusieurs centaines de structures rondes, interprétées par les auteurs comme des vésicules. Leur abondance semble plutôt correspondre à un effet taphonomique de « vésiculation » de l'inclusion lors de la polymérisation de la résine. Les inclusions décrites dans toutes ces publications montre d'importantes variations à la fois de taille et de forme, caractère peu compatible avec les caractéristiques d'une population naturelle de protistes. Certains de ces auteurs ont aussi signalé la présence de flagelles au niveau de certaines inclusions de type *Paramecium*, mais la taille et la forme de ces structures indiquent qu'il ne s'agit que de simples fractures de l'ambre. Il apparaît donc que les protistes identifiés dans ces références soient à considérer avec beaucoup de prudence. Il est possible que ce que ces auteurs ont identifié comme des ciliés et des amibes ne soient en fait que de simples inclusions non microbiennes (Figure II-4).

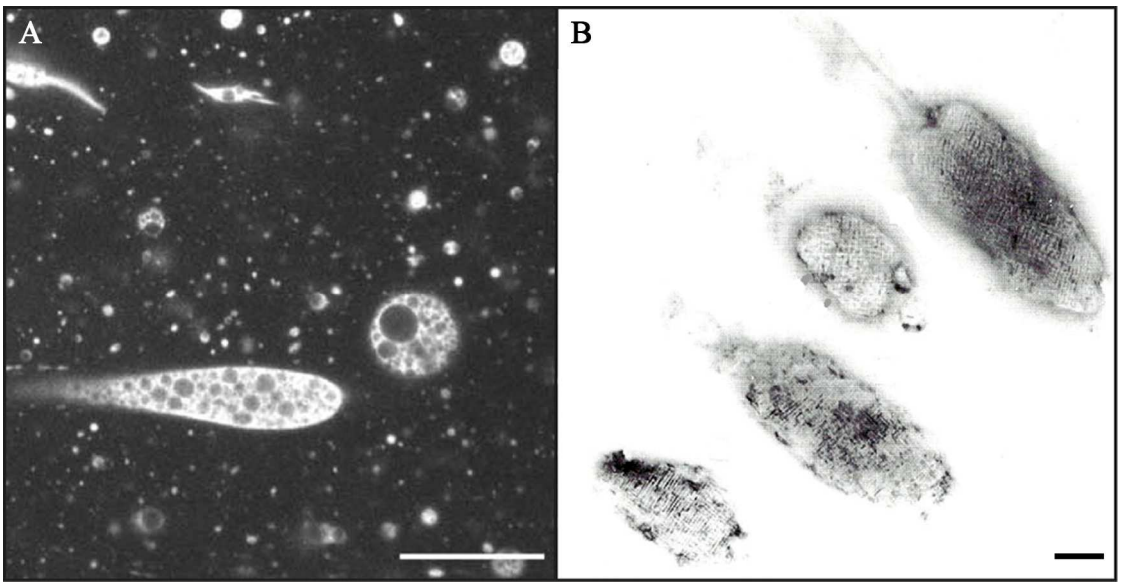

Figure II-4 : Inclusions considérées par certains auteurs comme de possibles protistes de l'ambre. A- Protozoaires de l'ambre albien d'Espagne, modifié de Ascaso et al. (2005). Échelle : 50 µm. B- « Microorganismes » ovoïdes flagellés de l'ambre médio-crétacé de Hongrie, modifié de Kedves et Párdutz (2002). Échelle : 0,1 µm.

Fossiles	Ambre	Âge	Référence (s)
Paramecium sp.	Canada	Crétacé	Legg (1942)
Stemonites splendens	Baltique	Éocène	Domke (1952)
Plasmodium dominicana	République dominicaine	Oligo-Miocène	Waggoner et Poinar (1992) ; Poinar (2005)
Centropyxidae *indet.*	Allemagne	Cénomanien	Poinar et al. (1993a)
cf. *Cyrtolophosis* sp.	Allemagne	Cénomanien	Poinar et al. (1993a)
cf. *Nassula* sp.	Allemagne	Cénomanien	Poinar et al. (1993a)
cf. *Paramecium* sp.	Allemagne	Cénomanien	Poinar et al. (1993a)
Triassamoeba alpha	Allemagne	Cénomanien	Poinar et al. (1993a,b) ; Schönborn et al. (1999)
cf. *Cyrtolophosis* sp.	France	Cénomanien	Waggoner (1994b)
cf. *Pontigulasia* sp.	États-Unis	Albien/Cénomanien ?	Waggoner (1996a)
cf. *Nebela* sp.	États-Unis	Albien/Cénomanien ?	Waggoner (1996a)
Cyphoderridae	République Dominicaine	Oligo-Miocène	Waggoner (1996b)
Ciliés *indet.*	France	Sparnacien	Breton et al. (1999) ; Breton (2007)
Protistes *indet.*	France	Sparnacien	Breton et al. (1999) ; Breton (2007)
cf. *Bryometopus triquetrus*	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
cf. *Centropyxis aculeata*	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
cf. *Cyclopyxis eurystoma*	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
cf. *Cyrtolophosis mucicola*	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
Hyalosphenia baueri	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
cf. *Mykophagophrys terricola*	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
cf. *Paracondylostoma* sp.	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
Paramecium triassicum	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
cf. *Pseudoplatyophrya nana*	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
cf. *Tetrahymena rostrata*	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
? Protistes *indet.*	Hongrie	? Santonien-Campanien	Kedves et Párdutz (2002)
Protistes *indet.*	République dominicaine	Oligo-Miocène	Wier et al. (2002)
Protistes *indet.*	Espagne	Albien	Ascaso et al. (2003)
Arcyria sulcata	Baltique	Éocène	Dörfelt et al. (2003)
Centropyxis delicatula	Allemagne	Cénomanien	Schmidt et al. (2004)
Centropyxis hirsuta	Allemagne	Cénomanien	Schmidt et al. (2004)
Phryganella acropodia	Allemagne	Cénomanien	Schmidt et al. (2004)
Phryganella paradoxa	Allemagne	Cénomanien	Schmidt et al. (2004)
cf. *Amoeba* sp.	Espagne	Albien	Ascaso et al. (2005)
cf. *Paramecium* sp.	Espagne	Albien	Ascaso et al. (2005)
Protistes *indet.*	Espagne	Albien	Ascaso et al. (2005)
Amibes *indet*	France	Cénomanien	Breton et Tostain (2005) ; Breton (2007)
Paleohaemoproteus burmacis	Birmanie	Albien/Cénomanien ?	Poinar et Telford (2005)
cf. *Centropyxis hirsuta* sp.	Italie	Trias	Schmidt et al. (2006)
Ciliés *indet.*	Italie	Trias	Schmidt et al. (2006)
cf. *Coleps* sp.	Italie	Trias	Schmidt et al. (2006)
Difflugiidae *indet.*	Italie	Trias	Schmidt et al. (2006)
cf. *Paramecium* sp.	Birmanie	Albien/Cénomanien ?	Veiga-Crespo et al. (2007)
cf. *Colpoda* sp.	Espagne	Aptien/Albien	Martín-González et al. (2008)
cf. Prorodon sp.	Espagne	Aptien/Albien	Martín-González et al. (2008)

Tableau II-5 : Les différentes mentions de protistes animaux préservés dans l'ambre.

- Les algues (Tableau II-6)

Les algues font partie des micro-organismes les plus anciens retrouvés dans l'ambre, que ce soit d'un point de vue historique des découvertes ou d'un point de vue âge des fossiles. Dès

1845, Göppert et Berendt ont signalé des algues fossilisées dans l'ambre éocène de la Baltique. Smith (1894) a figuré plus d'une quinzaine d'inclusions alguaires préservées dans un ambre (?) carbonifère (?) d'Ecosse[4]. Il a rapproché ces inclusions de trois genres différents énigmatiques : *Sphairanema* Smith 1894, *Nemaplana* Smith 1894 et *Nemaclada* Smith 1894 (Figure II-5).

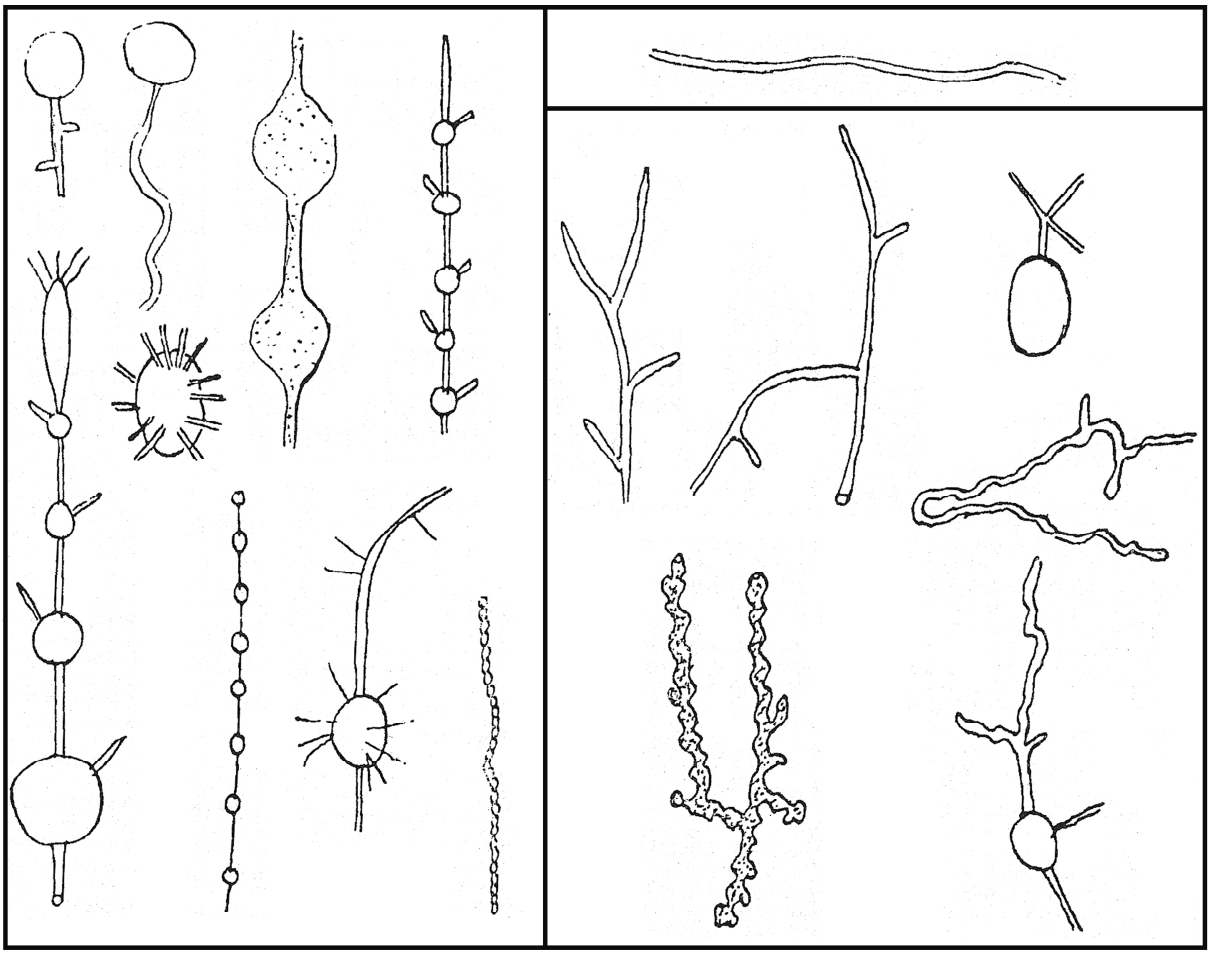

Figure II-5 : Les différentes algues de l'ambre d'Ecosse (Carbonifère ?) illustrées par Smith (1894). A-*Sphairanema*. B- *Nemaplana*. C- *Nemaclada*. Échelles et dimensions par Smith (1894).

Malheureusement la perte des échantillons de Smith, ainsi que le peu d'informations quant à l'origine de ces derniers, n'ont jamais permis de nouvelles investigations. Il est donc impossible d'infirmer ou de corroborer les résultats de Smith et de préciser la nature des inclusions qu'il a mentionnées dans l'ambre écossais. Les illustrations et les descriptions

[4] Les échantillons d'ambre de Smith (1894) ont été perdus. Aucun nouveau morceau d'ambre de ces localités n'a été retrouvé. Il n'est donc pas possible de confirmer que ce que Smith (1894) observa était bien de l'ambre, daté du Carbonifère.

fournies par Smith (1894) sont assez vagues et ne permettent pas de savoir si ces taxa sont valides ou pas.

Après ces premières découvertes, il a fallu attendre presque 100 ans avant que de nouvelles algues soient retrouvées dans l'ambre. Poinar et al. (1993a) ont signalé des algues gainées et des algues vertes dans l'ambre cénomanien de Schliersee (Allemagne). Néanmoins ces inclusions ont depuis été réinterprétées comme étant les restes d'une bactérie gainée (Schmidt et Schäfer 2005). Dörfelt et Schäfer (2000) ont complété l'inventaire algaire de cet ambre, y décrivant l'espèce *Palaeozygnema spiralis* Dörfelt et Schäfer 2000 (Zygnematophyceae) imité par Schönborn et al. (1999) qui ont mentionné dans l'ambre de Schliersee cinq autres types d'algues rapprochés des genres *Chlamydomonas* Ehrenberg 1833, *Chlorella* Beijerinck 1890, *Chloromonas* Gobi 1899, *Choricystis* (Skuja) fott 1964 (Chlorophyceae) et *Euglena* Ehrenberg 1830 (Euglenophyceae).

Fossiles	**Ambre**	**Âge**	**Référence (s)**
Nemaclada sp.	Écosse	Carbonifère	Smith (1894)
Nemaplana sp.	Écosse	Carbonifère	Smith (1894)
Sphairanema sp.	Écosse	Carbonifère	Smith (1894)
Algues gainées indet.	Allemagne	Cénomanien	Poinar et al. (1993a)
Algues vertes indet.	Allemagne	Cénomanien	Poinar et al. (1993a)
Dinobryon sp.	États-Unis	Turonien	Waggoner (1994a)
cf. *Closterium* sp.	France	Cénomanien	Waggoner (1994c)
cf. *Monas* sp.	France	Cénomanien	Waggoner (1994c)
? Chaetonemopsis pseudobulbochaete	France	Sparnacien	Breton et al (1999) ; Breton (2007)
Chlorococcales *indet.*	France	Sparnacien	Breton et al (1999) ; Breton (2007)
cf *Dichotomosiphon* sp.	France	Sparnacien	Breton et al (1999) ; Breton (2007)
cf *Ovoidites* sp.	France	Sparnacien	Breton et al (1999) ; Breton (2007)
cf *Trentepohlia* sp.	France	Sparnacien	Breton et al (1999) ; Breton (2007)
cf. *Chlamydomonas* sp.	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
cf. *Chlorella* sp.	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
cf. *Chloromonas* sp.	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
cf. *Choricystis* sp.	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
cf. *Euglena* sp.	Allemagne	Cénomanien	Schönborn et al. (1999)
Palaeozygnema spiralis	Allemagne	Cénomanien	Dörfelt et Schäfer (2000)
Paleoleishmania proterus	Birmanie	Albien/Cénomanien ?	Poinar et Poinar (2004)
Euglenophycées *indet.*	France	Cénomanien	Breton et Tostain (2005) ; Breton (2007)
? cf. *Nitzchia* sp.	France	Cénomanien	Breton et Tostain (2005) ; Breton (2007)
? cf. Siphonales	France	Cénomanien	Breton et Tostain (2005) ; Breton (2007)
cf *Trentepohlia* sp.	France	Cénomanien	Breton et Tostain (2005) ; Breton (2007)
Scenedesmus sp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Clorophyta *indet.*	Italie	Trias	Schmidt et al. (2006)
Conjugatophyta *indet.*	Italie	Trias	Schmidt et al. (2006)
cf. *Cosmarium* sp.	Italie	Trias	Schmidt et al. (2006)
cf. *Euglena* sp.	Espagne	Aptien/Albien	Martín-González et al. (2008)
cf. *Chlamydomonas* sp.	Espagne	Aptien/Albien	Martín-González et al. (2008)
cf. *Phacus* sp.	Espagne	Aptien/Albien	Martín-González et al. (2008)

Tableau II-6 : Les différentes mentions d'algues préservées dans l'ambre.

La majeure partie des autres algues fossilisées dans l'ambre provient de gisements contemporains de celui de Schliersee. Poinar et Poinar (2004) ont décrit l'espèce *Paleoleishmania proterus* Poinar et Poinar 2004 (Euglenophyceae) de l'ambre de Birmanie. Waggoner (1994b) a mentionné des algues proches des genres *Closterium* Nitzsch 1817 et *Monas* Müller 1773 dans les ambres cénomaniens du nord-ouest de la France. Breton et Tostain (2005) puis Breton (2007), retravaillant sur ces ambres, ont identifié quatre nouveaux types d'algues. Une algue verte filamenteuse a été rapprochée du genre *Trentepohlia* Martius 1817 (Trentepohliaceae), une seconde n'a pu être rapprochée que de l'ordre des Siphonales (Chlorophycée). Deux autres types ont été mentionnés comme de possible Euglénophyceae et des diatomées du genre *Nitzchia* Hassall 1845 (Breton et Tostain 2005 ; Breton 2007). Néanmoins des doutes subsistent quand à l'origine des ces dernières. Saint Martin et al. (2004) et Girard et al. (Accepté a) ont montré qu'il existait une forte contamination de surface des morceaux d'ambre, notamment par des diatomées. Les diatomées publiées par Breton et Tostain (2005), puis par Breton (2007), pourraient être issues d'un tel phénomène. De plus, ces inclusions n'ont été figurées que par des dessins par Breton et Tostain (2005) ; l'absence de photographies ne permet pas de se faire une réelle idée de leur nature. La grande disparité des tailles et les légères variations de forme entre toutes ces inclusions laissent penser qu'il pourrait ne pas s'agir de diatomées. Il semble donc que des réserves soient à émettre quant à l'origine des spécimens de *Nitzschia* mentionnés par Breton et Tostain (2005) et Breton (2007).

Seuls quatre ambres plus récents ont livré ces dernières années des algues fossiles. Waggoner (1994a) a mentionné la présence d'une algue chrysomonade proche du genre *Dinobryon* Ehrenberg 1835 associé à des filaments d'actinomycètes dans l'ambre turonien du Mississippi (États-Unis). Breton et al. (1999), puis Breton (2007), ont signalé la présence de diverses algues vertes (Zygnematale, Chaetophorale, Chlorococcale…) dans l'ambre sparnacien du sud de la France. Antoine et al. (2006) ont mentionné la présence d'algue proche du genre *Scenedesmus* Meyen 1829 (Chlorococcales, Scenedesmaceae) dans l'ambre miocène d'Amazonie. Enfin, Schmidt et al. (2006) ont signalé la présence de divers types d'algues dans l'ambre du Trias d'Italie. Cette dernière découverte, en l'absence de véritable contrôle quant aux découvertes de Smith (1894) dans l'ambre carbonifère d'Ecosse, fournit les plus anciens restes d'algues jamais découverts dans l'ambre.

À noter que Martín-González et al. (2008) ont identifié des cellules de *Chlamydomonas* dans l'ambre aptien-albien d'Espagne, mais des doutes subsistent quant à la réelle origine des inclusions qu'ils ont identifiées (cf. paragraphe sur les protistes).

- Autres

Dans ce paragraphe sont énumérées les découvertes de diverses microinclusions de l'ambre qui sont restées *incertae sedis* car trop énigmatiques ou qui font traditionnellement partie des microfaunes et microflores de l'ambre comme les spores et pollens (issus de macrovégétaux) ou encore les nématodes (inclus dans les microassemblages de l'ambre bien qu'ils soient des métazoaires).

Les *incertae sedis* (Tableau II-7) – Malgré les très grandes quantités et variétés d'inclusions indéterminées, très peu ont été mentionnées et décrites comme étant de possibles microorganismes indéterminés de l'ambre. Smith (1894) a rapporté la présence de tout un assemblage d'inclusions ovoïdes dans l'ambre carbonifère d'Ecosse (Figure II-6). Il en a décrit une dont la forme faisait penser à une graine sous le nom de *Carbonacarpa annadalensis* Smith 1896 mais sans pouvoir la classer.

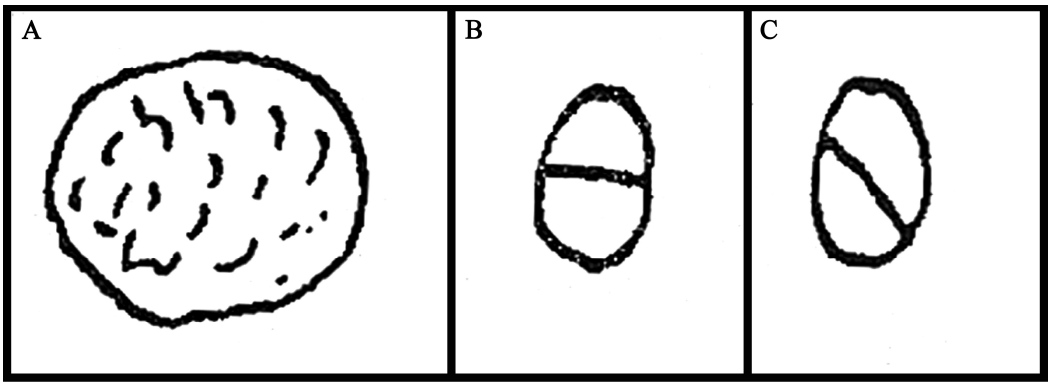

Figure II-6 : Différents *Incertae Sedis* mentionnés par Smith (1894) dans l'ambre d'Ecosse (Carbonifère ?). Échelles et dimensions par Smith (1894).

Waggoner (1996a) a figuré, dans l'ambre médio-crétacé du Kansas (États-Unis), tout un ensemble d'inclusions rondes à ovoïdes de couleur orange et montrant des structures internes granulaires comparables à du cytoplasme et des noyaux. Sans pouvoir les identifier, il les a nommé protistes indéterminés, mais il semblerait qu'il ne s'agisse en fait que d'inclusions indéterminées globuleuses. Breton et Tostain (2005) ont signalé la présence d'inclusions

multicellulaires non identifiées dans l'ambre cénomanien du nord-ouest de la France. Antoine et al. (2006) ont mentionné un lichen qu'ils placèrent eux-mêmes dans le groupe des *incertae sedis* dans l'ambre miocène d'Amazonie sans le décrire et sans le figurer. Enfin, des microinclusions ovoïdes ont été décrites dans les ambres de Birmanie, de République dominicaine et du Mexique comme étant des microorganismes pathogènes d'insectes indéterminés (Poinar et Poinar 2005).

Fossiles	**Ambre**	**Âge**	**Référence (s)**
Carbonacarpa annandalensis	Écosse	Carbonifère	Smith (1894)
Inclusions rondes ou ovoïdes	États-Unis	Albien/Cénomanien ?	Waggoner (1996a)
Inclusion multicellulaire	France	Cénomanien	Breton et Tostain (2005)
un hypothétique lichen	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)
Microorganismes pathogènes sur insectes	Birmanie	Albien/Cénomanien ?	Poinar et Poinar (2005)
Microorganismes pathogènes sur insectes	République dominicaine	Oligo-Miocène	Poinar et Poinar (2005)
Microorganismes pathogènes sur insectes	Mexique	Miocène	Poinar et Poinar (2005)

Tableau II-7 : Les différentes mentions d'*incertae sedis* préservés dans l'ambre.

Les Spores et Pollen (Tableau II-8) – Malgré le fait qu'ils puissent être produits par les mêmes plantes que celles qui ont donné l'ambre, peu de spores et de pollen ont été mentionnés dans l'ambre.

Fossiles	**Ambre**	**Âge**	**Référence (s)**
Spores indet.	Allemagne	Cénomanien	Poinar et al. (1993a)
Pollens d'*Hymenaea*	République dominicaine	Oligo-Miocène	Grimaldi et al. (1994)
Pollen de *Pinus* sp.	France	Sparnacien	Breton et al. (1999)
Spores *indet.*	France	Sparnacien	Breton et al. (1999) ; Breton (2007)
Intratriporopollenites pseudinstructus	France	Eocène	De Franceschi et al. (2000) ; Dejax et al. (2001)
Tricolporopollenites quercioides	France	Eocène	De Franceschi et al. (2000) ; Dejax et al. (2001)
Pityosporites sp.	Baltique	Eocène	Dejax et al. (2001)
Spores *indet.*	Birmanie	Cénomanien ?	Grimaldi et al. (2002)
Triporopollenites sp.	Amazonie	Miocène	Antoine et al. (2006)

Tableau II-8 : Les différentes mentions de spores et de pollen préservés dans l'ambre.

Des spores non identifiées ont été mentionnées dans les ambres médio-crétacés d'Allemagne, de France et de Birmanie (Poinar et al. 1993a ; Breton et al. 1999 ; Grimaldi et al. 2002). Du pollen d'*Hymenaea* Linnaeus 1753 a été trouvé dans l'ambre de la République dominicaine (Grimaldi et al. 1994). Divers types de pollen ont été trouvés dans les ambres éocènes de France et de la Baltique (De Franceschi et al. 2000 ; Dejax et al. 2001), ainsi que dans l'ambre miocène d'Amazonie (Antoine et al. 2006). À noter que Breton (comm. pers) pense aujourd'hui que l'unique grain de pollen de *Pinus* sp. reconnu dans l'ambre éocène de l'Aude (Breton et al. 1999) pourrait provenir d'une contamination moderne.

Les nématodes et autres vers (Tableau II-9) – Un certain nombre de vers (pour la plupart des nématodes) ont été signalés dans divers ambres. La première mention de telles inclusions est relativement ancienne puisque von Heyden, en 1860, a décrit un nématode sous le nom de *Mermis antiqua*[5] Heyden 1860 de l'ambre cénomanien d'Allemagne. Quelques années plus tard, deux nouvelles espèces d'*Heydenius* Taylor 1935 ont été identifiées par Menge (1863, 1869) dans l'ambre de la Baltique. Depuis cinq autres espèces de ce genre ont été décrites dans les ambres cénozoïques de la République dominicaine et de la Baltique (Poinar 1984, 2000, 2001, 2002 ; Poinar et al. 2006). Les plus anciens nématodes retrouvés dans l'ambre proviennent des gisements aptiens du Liban (Poinar et al. 1994) et de Birmanie (Grimaldi et al. 2002 ; Poinar et Buckley 2007).

Fossiles	**Ambre**	**Âge**	**Référence (s)**
Heydenius antiqua	Allemagne	Cénomanien ?	von Heyden (1860)
Heydenius quadristriata	Baltique	Eocène	Menge (1863)
Heydenius matutina	Baltique	Eocène	Menge (1869)
Heydenius dominicus	République dominicaine	Oligo-Miocène	Poinar (1984)
Cretacimermis libani	Liban	Aptien	Poinar et al (1994)
Heleidomermis libani	Liban	Aptien	Poinar et al (1994)
Heydenius araneus	Baltique	Eocène	Poinar (2000)
Heydenius brownii	Baltique	Eocène	Poinar (2001)
Mermithidés indet.	Birmanie	Albien/Cénomanien ?	Grimaldi et al (2002)
Nématodes indet.	Birmanie	Albien/Cénomanien ?	Grimaldi et al (2002)
Heydenius formicinus	Baltique	Eocène	Poinar (2002)
Cretacimermis protus	Birmanie	Albien/Cénomanien ?	Poinar et Buckley (2006)
Cretachordodes burmitis	Birmanie	Albien/Cénomanien ?	Poinar et Buckley (2006)
Heydenius myrmecophila	République dominicaine	Oligo-Miocène	Poinar et al (2006)

Tableau II-9 : Les différentes mentions de vers préservés dans l'ambre.

Autres micro-métazoaires – Un unique cas d'ostracodes préservés dans l'ambre est à signaler. Des spécimens (genre *Cyclocypris* Brady et Norman 1889) ont été décrits de l'ambre éocène de la Baltique (Keyser et Weitschat 2005). Par ces dimensions (environ 500 µm dans sa plus grande largeur), cette inclusion a été étudiée avec les microfaunes et microflores de l'ambre. Enfin une des découvertes les plus originales jamais faite dans l'ambre est celle d'un onychophore dans l'ambre de Birmanie (Grimaldi et al. 2002). Ces vers étaient uniquement connus à l'état fossile par des spécimens énigmatiques des schistes de Burgess (Dzik et Krumbiegel 1989 ; Ramsköld et Hou 1991).

3- Les principaux faits à retenir de cet historique.

[5] Redécrit depuis sous le nom de *Heydenius antiqua* Taylor 1935.

Bien que marginale, l'origine de l'étude des microorganismes de l'ambre est ancienne, les premières publications datant du milieu du 19e siècle (Göppert et Berendt 1845 ; Berkeley 1848). L'importance du nombre de travaux a augmenté ces dernières années, notamment grâce à deux auteurs, G.O.Jr. Poinar et B.M. Waggoner, au début des années 90 qui ont ouvert le chemin à de nombreuses autres études.

Parmi les microorganismes recensés, deux groupes ont particulièrement bien été étudiés. Le premier (et de beaucoup) est celui des champignons. Il s'agit des microorganismes les plus simples à localiser car ils forment souvent des mattes de filaments très reconnaissables (même à la loupe binoculaire). Beaucoup d'entre eux ont été trouvés à la surface d'insectes ou de macrorestes de végétaux. L'étude de ces derniers a alors permis celles des champignons. Le second groupe est celui des bactéries. L'utilisation des techniques d'extraction et d'amplification de l'ADN a permis la découverte d'un grand nombre de bactéries de l'ambre. Néanmoins les récents progrès effectués sur l'étude des ADNs fossiles démontrent que ces bactéries ne sont que des contaminants de l'ambre (Priest et al. 1995 ; Austin et al. 1997 ; Lindahl 2000 ; Orlando 2005 ; Parducci et Bennett 2005). Greenblatt et al. (2004), comparant l'âge supposé d'un ambre et l'âge moléculaire des bactéries qu'ils ont détecté via l'ADN, ont montré que certaines bactéries sont plus récentes que l'ambre qui les a piégées. Elles auraient été emprisonnées dans des fractures refermées de l'ambre, expliquant ainsi que les procédés de stérilisation ne les aient pas détruites.

Enfin le grand enseignement de cet historique est qu'il est difficile d'identifier précisément les microorganismes de l'ambre. Nombreux sont ceux qui restent encore indéterminés. L'exemple le plus caractéristique de ces difficultés est celui de filaments gainés de l'ambre cénomanien d'Allemagne. Ces inclusions filamenteuses ont tout d'abord été prises pour des champignons (Poinar 1992). Poinar et al. (1993a) les ont réassignées à la fois à des algues vertes de type *Trentepohlia*, à des bactéries indéterminées, mais aussi à des cyanobactéries de type *Scytonema* Agardh 1824. Schönborn et al. (1999) ont réinterprété les bactéries de Poinar et al. (1993a) comme étant des champignons de l'espèce *Palaeodikaryomyces baueri* Schönborn et al. 1999. Enfin, sur la base de critères morphologiques mais aussi chimiques, Schmidt et Schäfer (2005) ont fait des filaments gainés de l'ambre cénomanien d'Allemagne des bactéries gainées qu'ils ont appelées *Leptotrichites resinatus* Schmidt et Schäfer 2005.

Cet exemple montre à quel point il faut être prudent dans la détermination des microorganismes de l'ambre, ces derniers étant, la plupart du temps, peu accessibles et difficilement observables.

- III -
MATERIEL ET METHODE

III – Matériel et méthode

1- Cadre Géologique

a- Stratigraphie

Le présent travail est basé sur des échantillons de 13 gisements datés de l'Albien terminal au Cénomanien moyen (Fig. III-1). Les différents morceaux d'ambre étudiés dans cette thèse proviennent de quatre régions différentes : (1) les Charentes, (2) l'Aude, (3) Ouest du bassin de Paris et (4) Bassin vocontien.

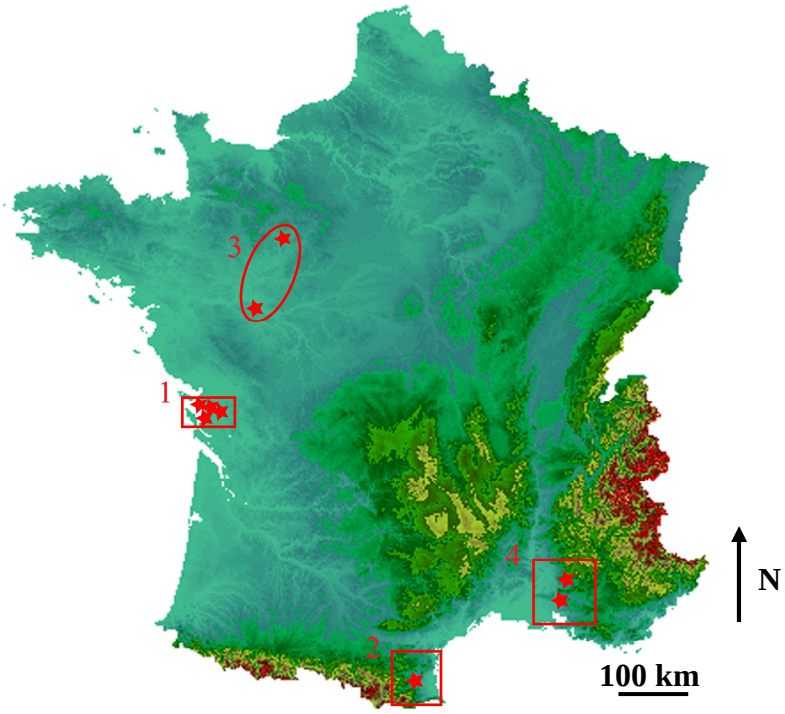

Figure III-1 : Carte de localisation des différentes régions étudiées. 1- Charente et Charente-Maritime. 2- l'Aude. 3- Ouest du bassin de Paris (Sarthe et Maine-et-Loire), 4- Bassin vocontien (Alpes-de-Haute-Provence).

(1) Les Charentes – Les gisements étudiés de cette zone proviennent des départements de la Charente-Maritime (gisements d'Archingeay-les Nouillers, de Cadeuil, de Fouras-Bois Vert,

de l'île d'Aix, de l'île d'Oléron, des carrières de Puy-Puy et des Renardières à Tonnay-Charente[1]) et de Charente (gisement de la Buzinie).

Les différents gisements de cette région sont localisés sur la bordure nord du bassin d'Aquitaine (Fig. III-2). Après une évolution continentale au Crétacé inférieur, le domaine nord-aquitain va subir un ennoiement progressif entre l'Albien et le Cénomanien supérieur (Moreau 1993a,b,c). Cet épisode de transgression marine a très bien été enregistré dans les séries sédimentaires de Charente et Charente-Maritime.

Les premiers dépôts de cette transgression recouvrent en discordance le socle jurassique (Kimméridgien-Tithonien). Selon les localités, les premiers dépôts transgressifs enregistrés sont d'âge Albien terminal (Néraudeau et al. 2002, sous presse a; Gomez et al. 2004) ou Cénomanien inférieur (Perrichot et al. 2007a). Ces dépôts sont de moins en moins épais depuis le Sud-Ouest vers le Nord-Est, indiquant ainsi le sens de la transgression médio-crétacée dans cette région. À l'affleurement, ces terrains se répartissent aujourd'hui selon deux bandes parallèles orientées Nord-Ouest – Sud-Est. La bande nord, où se trouvent les localités de l'île d'Aix, Fouras-Bois Vert, Puy-Puy, les Renardières, Archingeay-les Nouillers et la Buzinie, correspond au flanc nord du synclinal de Saintes et la bande sud, où sont situés les gisements de l'île d'Oléron et de Cadeuil, à l'anticlinal de Jonzac.

Les séries sédimentaires médio-crétacées de Charente et Charente-Maritime sont divisées en sept grandes unités lithostratigraphiques nommées de A à G (Fig. III-3 ; selon les travaux de divers auteurs depuis le 19^{e} siècle : d'Archiac 1851 ; Coquand 1856, 1860 ; Arnaud 1877 ; Moreau 1993a,b,c, 1996 ; Néraudeau et al. 2002, 2003, 2005, sous presse a,b ; Gomez et al. 2004, 2008) :

- Unité A : Sables quartzeux et argileux noirs à lignite
- Unité B : Calcaires gréseux bioclastiques à orbitolines et sables glauconieux
- Unité C : Calcaires à Rudistes et *Praealveolina cretacea* d'Archiac 1837
- Unité D : Calcaires argileux et marnes silteuses
- Unité E : Grès et sables glauconieux à pycnodontes et exogyres
- Unité F : Calcaires à *Ichthyosarcolithes* Desmarest 1817
- Unité G : Calcaires à huîtres et ammonites

[1] Ces deux derniers gisements seront dorénavant respectivement appelés Puy-Puy et les Renardières.

La limite Albien-Cénomanien est marquée par un hard ground entre les unités A et B (Néraudeau et al. 2002, sous presse a). La limite entre les unités B et C, caractérisée par l'apparition de foraminifères du genre *Ovalveolina* Reichel 1936, marque le passage du Cénomanien inférieur au Cénomanien moyen tandis que le passage du Cénomanien moyen au Cénomanien supérieur, marqué par l'apparition des ammonites de la zone à Naviculare, a lieu dans l'unité C (entre les sous-unités C3 et C4).

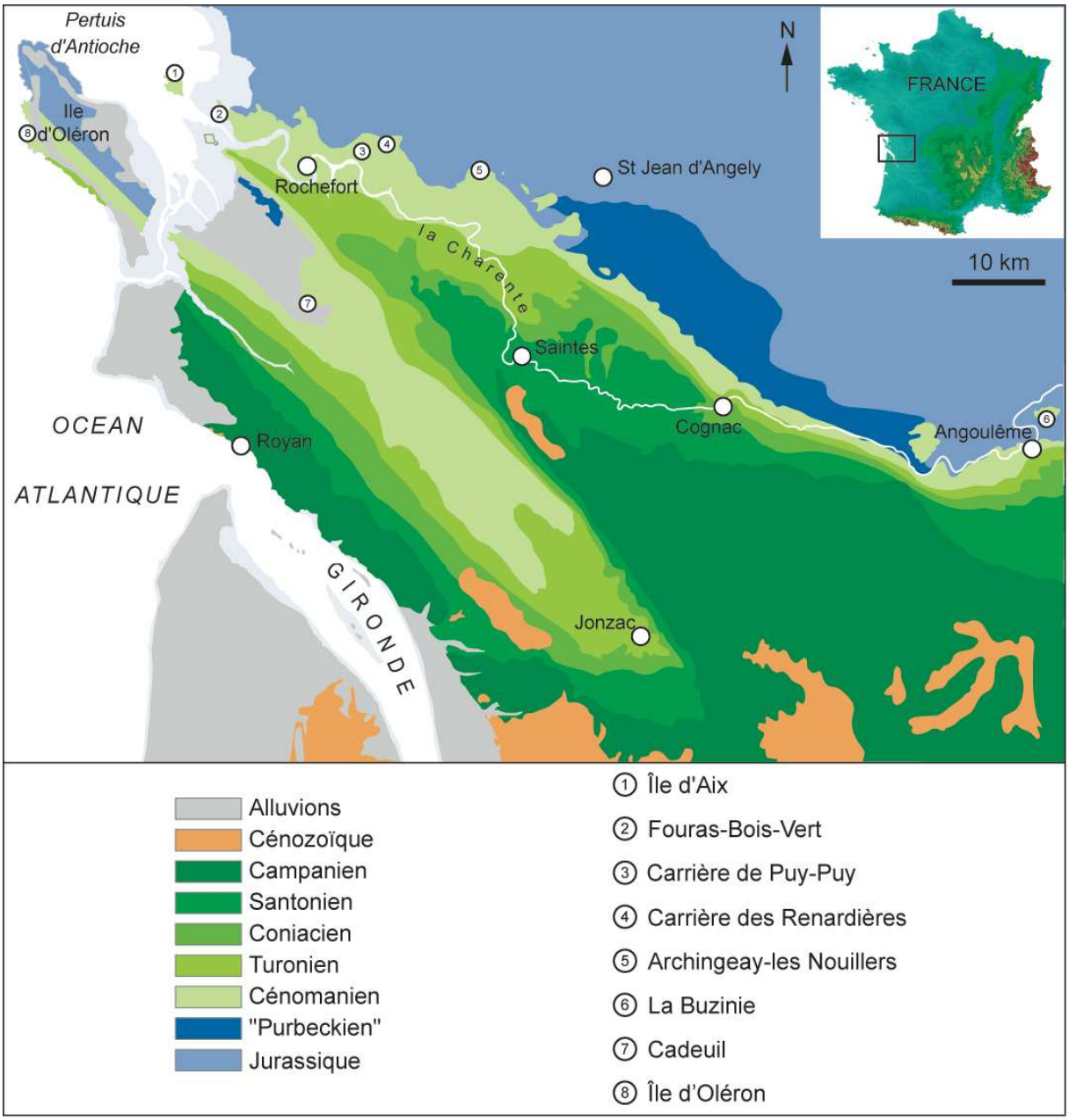

Figure III-2 : Carte géologique du nord du Bassin aquitain (Charente et Charente-Maritime).

Chacune de ces unités est divisée en plusieurs sous-unités (numérotées 1,2,3…), elles-mêmes subdivisées en plusieurs niveaux selon les gisements. Plusieurs d'entre eux ont livré de l'ambre, principalement localisés dans les unités A et B :

- Le plus ancien à avoir livré de l'ambre est le niveau A1 (constitué d'argiles noires). Il est visible dans les carrières d'Archingeay-les Nouillers, de Cadeuil, de Puy-Puy et des Renardières. À Cadeuil, il peut être divisé en trois sous-ensembles (Néraudeau et al. sous presse a). Il se présente sous la forme d'argiles noires feuilletées contenant des cuticules. Latéralement, ce faciès passe à des lentilles de lignite. Ces deux faciès sont recouverts par un conglomérat dans lequel se trouve un peu d'ambre remanié. Cette disposition se retrouve dans le gisement de Puy-Puy où, néanmoins, aucune véritable lentille de lignite n'a pu être observée (Néraudeau et al. 2005). À Archingeay-les Nouillers, aucun conglomérat n'a pu être observé. Seul un ensemble d'argiles très riches en lignite et en ambre a été découvert. Une part importante des bois fossiles a été roulée en galets et montre des marques de perforations d'organismes xylolithophages (*Teredo* Linnaeus 1758). À noter aussi que des huîtres pyritisées sont parfois incrustées à la surface de certains bois. Le niveau A1 a montré par endroits des accumulations de silt quartzo-glauconieux et de gypse traduisant un milieu de dépôt calme à faible profondeur, sans doute de type estuaire interne ou marécage proche d'un estuaire.
- Le niveau A2 représente un ensemble de sables plus fins. Par endroits des litages obliques montrent l'agencement en mégarides de ces sables. Les drapages argileux soulignant parfois ces structures contiennent des morceaux inframillimétriques d'ambre. Très récemment un niveau équivalant été retrouvé dans le gisement d'Archingeay-les Nouillers et a livré une quantité non négligeable d'ambre (Gomez et al. 2008).
- Le niveau A2 se termine par des argiles feuilletées noires, peu épaisses à Cadeuil et totalement absentes aux Renardières, dans lesquelles, pour le moment, un seul grain d'ambre a été retrouvé à Archingeay-les Nouillers. À noter que Moreau (1993c) signala aussi avoir trouvé de rares morceaux d'ambre dans ces argiles. Les restes végétaux retrouvés dans celles-ci (bois, organes de conifères, palynomorphes) suggèrent que ce niveau témoigne d'un environnement calme, sans doute de type lagune.
- Le niveau B1cs est très variable selon les gisements. À l'île d'Aix, il se présente sous la forme d'un grès argileux de 50 centimètres d'épaisseur dans lequel se trouvent quelques morceaux d'ambre associés à du lignite roulé et des restes d'invertébrés et de vertébrés marins. Dans les gisements d'Archingeay-Les Nouillers, de Cadeuil et de Puy-Puy, ce niveau prend la forme d'un sable calcaire non consolidé, riche en faune marine et

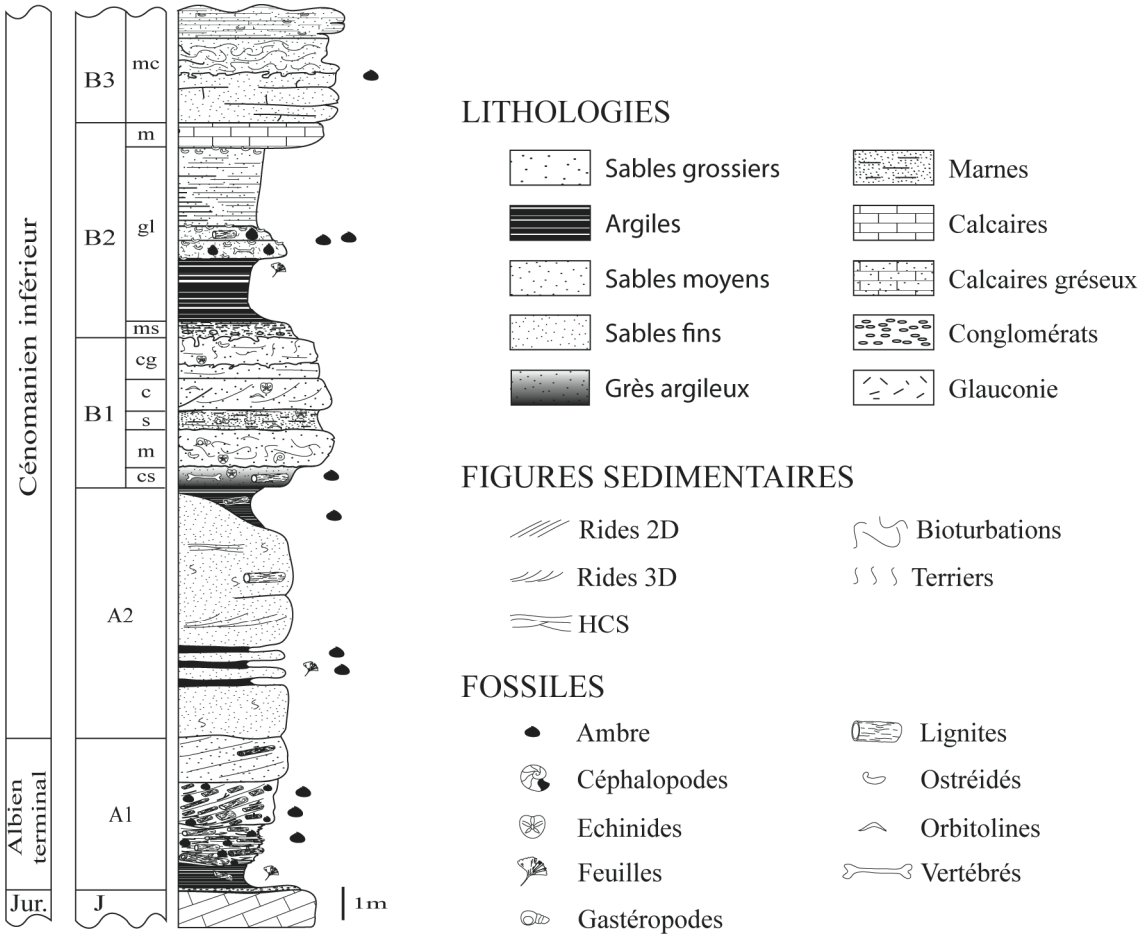

Figure III-3 : Log synthétique des séries albo-cénomaniennes de Charente et Charente-Maritime. Seules les unités A, B et C (ayant données de l'ambre) ont été représentées.

Pour plus d'informations concernant les différents gisements :
Archingeay-les Nouillers : Néraudeau et al. 2002 (niveau A1); Gomez et al. 2008 (niveau A2)
Fouras-Bois Vert: Néraudeau et al. 2003
Puy-Puy et les Renardières : Néraudeau et al. 2005
Cadeuil : Néraudeau et al. sous presse a
Île d'Aix : Néraudeau et al. sous presse b
La Buzinie : Perrichot et al. 2007a
Tous : Perrichot et al. 2007b

dépourvu d'ambre. À noter qu'à la Buzinie, un faciès contenant de l'ambre et similaire à celui de l'île d'Aix a été trouvé. Néanmoins, il n'a pas été possible de le dater précisément (A2 ? B1 ?). Par son faciès et son assemblage faunique, le niveau B1cs témoigne aussi d'un milieu de dépôt de lagon, la présence d'ambre à l'île d'Aix indiquant la proximité des apports continentaux.

- De l'ambre a aussi été retrouvé dans le niveau B2gl. À l'île d'Aix, ce niveau est marqué par la présence de deux bancs gréseux glauconieux. Le banc inférieur a livré quelques morceaux d'ambre. Le banc supérieur, marqué à son sommet par une accumulation de coquilles d'huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum* Lamarck 1801), comprend lui aussi

de l'ambre, mais en moins grande quantité. Lithologie et faune associée montrent que ce niveau est typique d'un milieu de type lagune à hydrodynamisme modéré, sans doute en périphérie de l'embouchure d'un estuaire. À Fouras-Bois Vert, ce niveau est représenté par des argiles contenant des petits lits de silts et de sables. Des lentilles riches en lignite et contenant parfois de l'ambre recouvrent ces argiles. À la Buzinie, un niveau similaire et riche en ambre a aussi été découvert (Perrichot et al. 2007a). Ces accumulations de type chenaux témoignent de dépôts de crue ou de tempête dans la zone de l'estuaire externe (présence de nombreuses huîtres). Des niveaux équivalents ont livré quelques morceaux d'ambre dans l'île d'Oléron, mais ces derniers semblent avoir été transportés pendant un certain temps avant leur dépôt en domaine marin.

- Enfin de rares grains d'ambre ont été trouvés dans le niveau B3 de La Buzinie.

Pour résumer, l'ambre des Charentes s'est déposé dans un domaine estuarien, soumis à l'Albien à des influences plutôt fluviatiles, puis de plus en plus marines au cours du Cénomanien, avant son ennoiement total au Cénomanien supérieur.

(2) L'Aude – Un seul gisement a été étudié dans ce département : celui de Fourtou.

Les séries sédimentaires médio-crétacées (Fig. III-4) de l'Aude sont assez mal connues. Elles ont été exploitées aux 19^{e} et 20^{e} siècles pour le lignite qu'elles contiennent. Noguès (1857) a spéculé sur l'expansion des niveaux houillers des Corbières sans réellement en donner une description précise. Lors des différentes missions de terrain effectuées (août 2005, juillet 2006), aucune couche en place n'a pu être localisée ; seuls des prélèvements dans les terrils des mines ont pu êtres effectués. Ces prélèvements se sont révélés riches en morceaux d'ambre millimétriques à pluricentimétriques. Crochet et al. (1989) et Bessière et al. (1989) ont donné une description plus précise des terrains médio-crétacés de cette région.

Les couches de l'Albien supérieur correspondent à un ensemble marno-calcaire (dans lesquels se retrouvent des foraminifères planctoniques) déposé lors dans un épisode transgressif. La limite Albien/Cénomanien est marquée par un niveau de condensation de calcaires gréso-glauconieux.

Les dépôts cénomaniens correspondent à des marnes ou des dépôts marno-calcaires relativement homogènes. Les différentes divisions de cet étage ont pu être mises en évidence par les assemblages de microfossiles. Deux niveaux carbonatés sont repérables, le premier étant d'âge cénomanien inférieur et le second d'âge Cénomanien moyen (Bessière et al. 1989). Néanmoins, l'assemblage de foraminifères de ces dépôts montre un assemblage mixte

avec des marqueurs à la fois du Cénomanien inférieur et du Cénomanien moyen (*Orbitolina concava* Lamarck 1816, *O. conica* d'Archiac 1837, *Praealveolina cretacea*). Au niveau de la commune de Fourtou, ce deuxième niveau se retrouve juste au-dessus d'un ensemble de marnes noires ligniteuses elles aussi d'âge Cénomanien moyen (Bessière et al. 1989). Elles sont riches en matière organique et renferment une riche faune de lamellibranches de milieux saumâtres, ainsi que l'ambre étudié ici.

Le Cénomanien supérieur de cette région est caractérisé par la présence de calcaire soit à préalvéolines, soit récifaux.

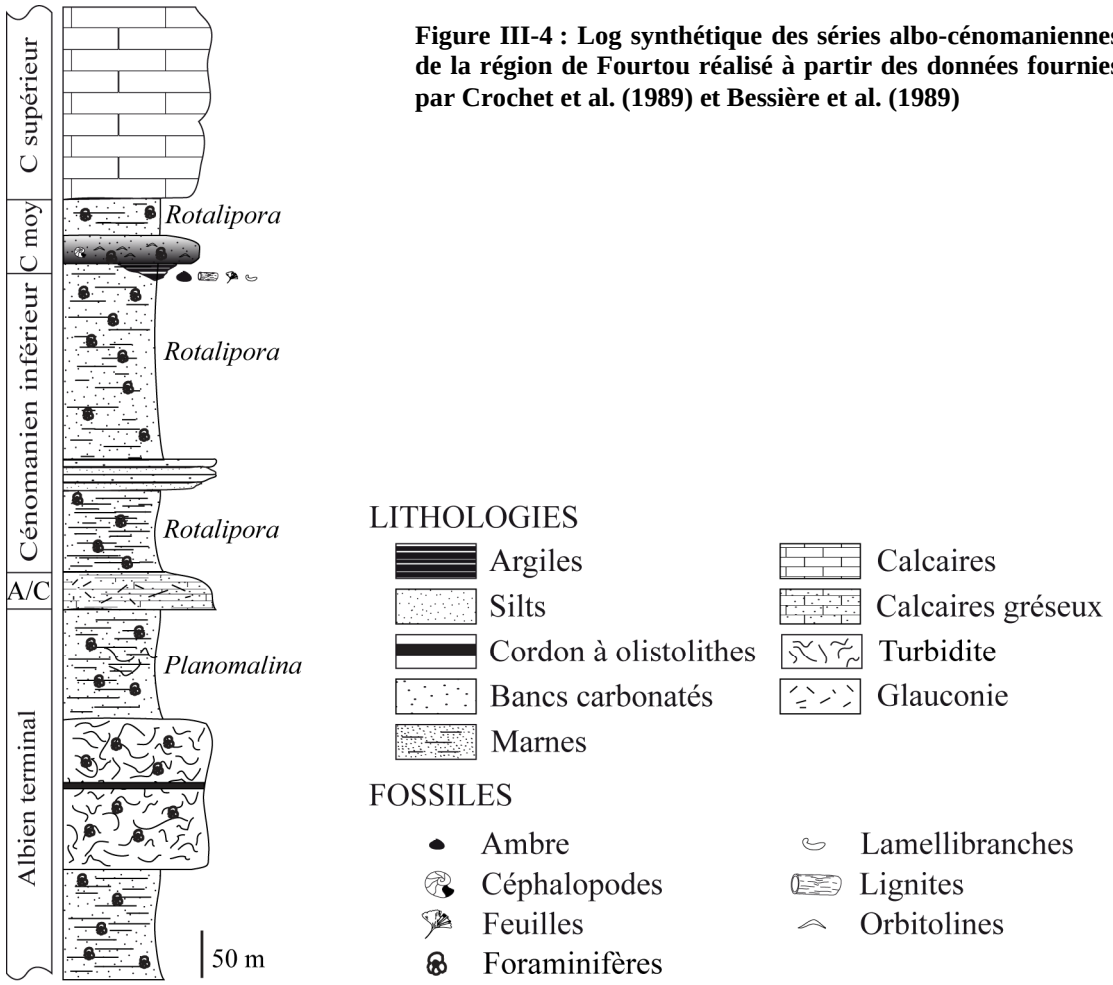

Figure III-4 : Log synthétique des séries albo-cénomaniennes de la région de Fourtou réalisé à partir des données fournies par Crochet et al. (1989) et Bessière et al. (1989)

Les terrils de Fourtou sont constitués d'argiles dans lesquelles de très nombreux restes de végétaux (bois, cuticules) sont présents. Aucun reste coquillier ou de vertébrés n'y a été retrouvé. La lithologie, les fossiles associés à ces terrils, ainsi que les données fournies par Crochet et al. (1989) et Bessière et al (1989), semblent indiquer un milieu de dépôt côtier

(peut-être lagunaire). L'absence d'affleurement montrant une série sédimentaire continue ne permet pas de confirmer cette hypothèse.

(3) Ouest du bassin de Paris – Les gisements étudiés de cette zone sont situés dans les départements de la Sarthe (gisement d'Ecommoy) et du Maine-et-Loire (gisement du Brion).

En ce qui concerne Ecommoy, les échantillons d'ambre ont été récoltés par Pierre Juignet dans la carrière du Bezonnais. À cet endroit, les séries cénomaniennes sont en contact avec le substratum oxfordien (Fig. III-5). Le Cénomanien inférieur correspond à des argiles à glauconie non visibles dans la carrière. Seuls affleuraient pendant l'exploitation de la carrière les Sables et Grès du Maine d'âge Cénomanien moyen. À l'intérieur de cette formation se distingue un niveau d'argiles noires qui contient des restes de végétaux (dont l'ambre étudié ici). Les argiles noires à ambre sont interprétées comme des dépôts de type marécage proche du rivage alors que les sables du Maine ont un cachet très clairement marin. Ces niveaux sont surmontés par les Sables du Perche et par des marnes à huîtres sur lesquelles repose le tuffeau turonien.

L'ambre du gisement de Brion a été récolté lors du creusement d'un puit. Très peu de choses sont connues quant à la stratigraphie réelle de ces séries. En se basant sur les travaux de Louail (1984), il est possible de diviser les séries cénomaniennes angevines en plusieurs formations (Fig. III-5). À la base se trouve le membre des Graviers de Jumelles et Brissac d'âge Cénomanien inférieur. Il est très peu fossilifère et repose soit sur une assise jurassique, soit sur le socle armoricain, soit sur des formations d'altération. Ces graviers sont recouverts par les Argiles du Baugeois (Cénomanien inférieur à moyen), correspondant à un ensemble d'argiles grises feuilletées dans lesquelles il est possible de trouver des lentilles sablo-graveleuses, de la pyrite et de nombreux restes de végétaux (lignite, empreintes de feuilles, pollen et ambre insectifère). Ces niveaux semblent être des équivalents des argiles noires de la carrière du Bezonnais à Ecommois (Juignet et Médus 1971). Brossé et al. (1976) ont interprété ces dépôts ligniteux comme des dépôts des marécages côtiers ou de vasières littorales. À ces argiles succèdent le membre des Argiles et Sables glauconieux de Cizay (Cénomanien moyen) divisé lui-même en plusieurs unités contenant des organismes marins et de la glauconie. Le Cénomanien supérieur de cette région est constitué de dépôts de marnes à huîtres, sables glauconieux puis de craie marquant l'ennoiement progressif de la région à cette période.

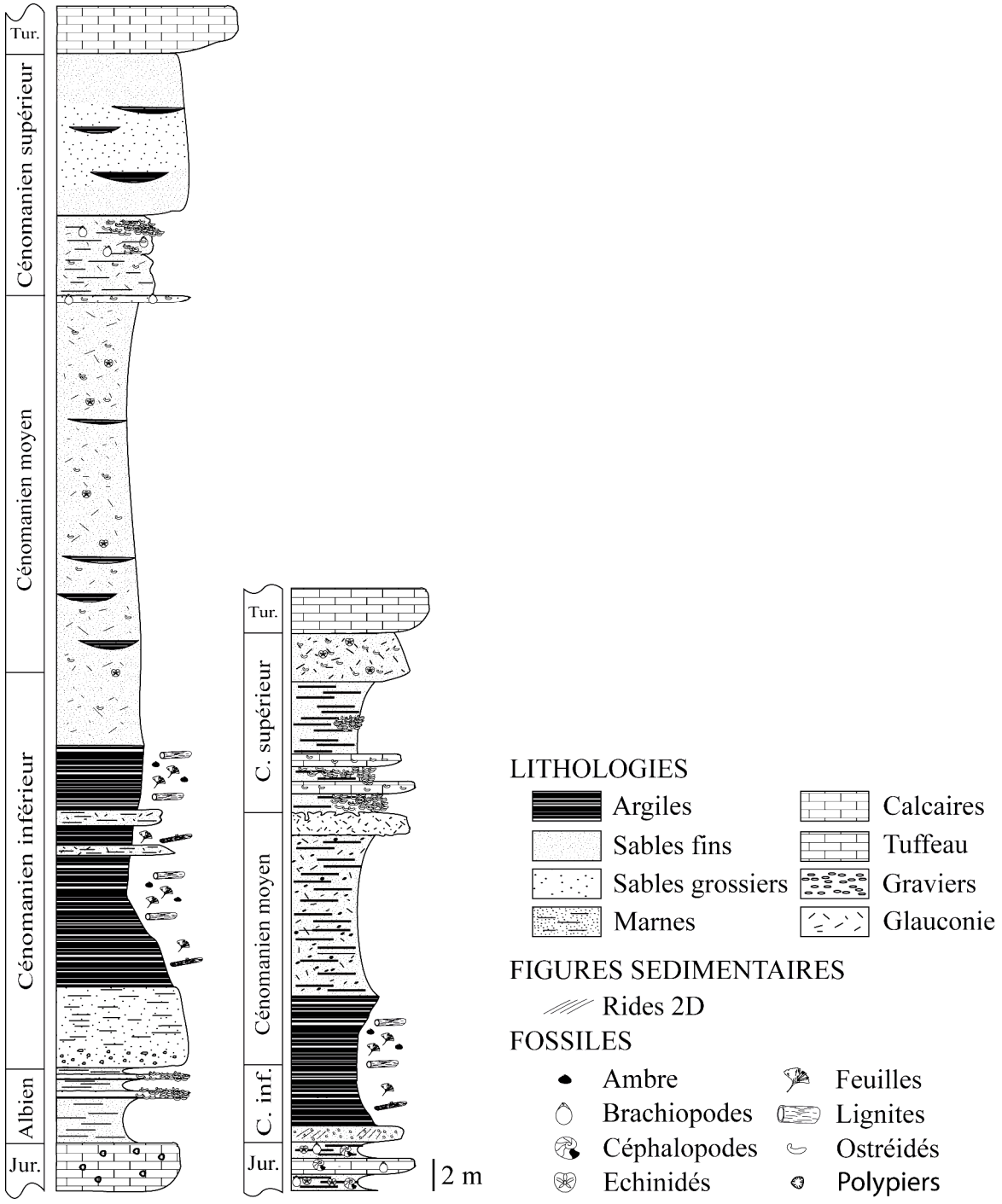

Figure III-5 : Log synthétique des séries albo-cénomaniennes des régions d'Ecommoy (A) et du Brion (B) réalisé à partir des données fournies par Manivit et al. (1988), Juignet et Médus (1971) et Brossé et al. (1976).

L'ambre du gisement du Brion, à la vue des descriptions lithologiques faites par Louail (1984), semble donc provenir des argiles grises feuilletées dites du Baugeois d'âge Cénomanien inférieur à moyen. Ces argiles ont été interprétées comme des dépôts soit de lagunes bordières soit d'estran.

(4) Bassin vocontien – Les gisements étudiés de cette zone sont situés dans le département des Alpes-de-Haute-Provence (gisements de Salignac et de Banon).

Dans cette région, les séries médio-crétacées sont caractérisés par la présence d'un complexe de marnes bleues d'âge Aptien moyen-Aptien supérieur (Fig. III-6 ; Gigot et al. 1982). Ces marnes sont relativement bien datées par les ammonites qu'elles referment. Ce complexe marneux (pouvant atteindre 200 m d'épaisseur) devient de plus en plus sableux dans sa partie supérieure (développement de bancs calcaréo-gréseux à glauconie). L'Albien montre des alternances de marnes et de grès verts (400 m d'épaisseur). L'importance du détritisme dans ces niveaux est de plus en plus marquée de la base de l'Albien jusqu'à son sommet. Le Cénomanien inférieur à moyen contenant l'ambre des gisements de Salignac et de Banon (Vincent Perrichot, comm. pers., Olivier Brisville, comm. pers.) est constitué d'alternances de marnes bleutées et de calcaires sableux. Le Cénomanien moyen est caractérisé par des niveaux de calcaire glauconieux ou marno-calcaires parfois riches en bivalves.

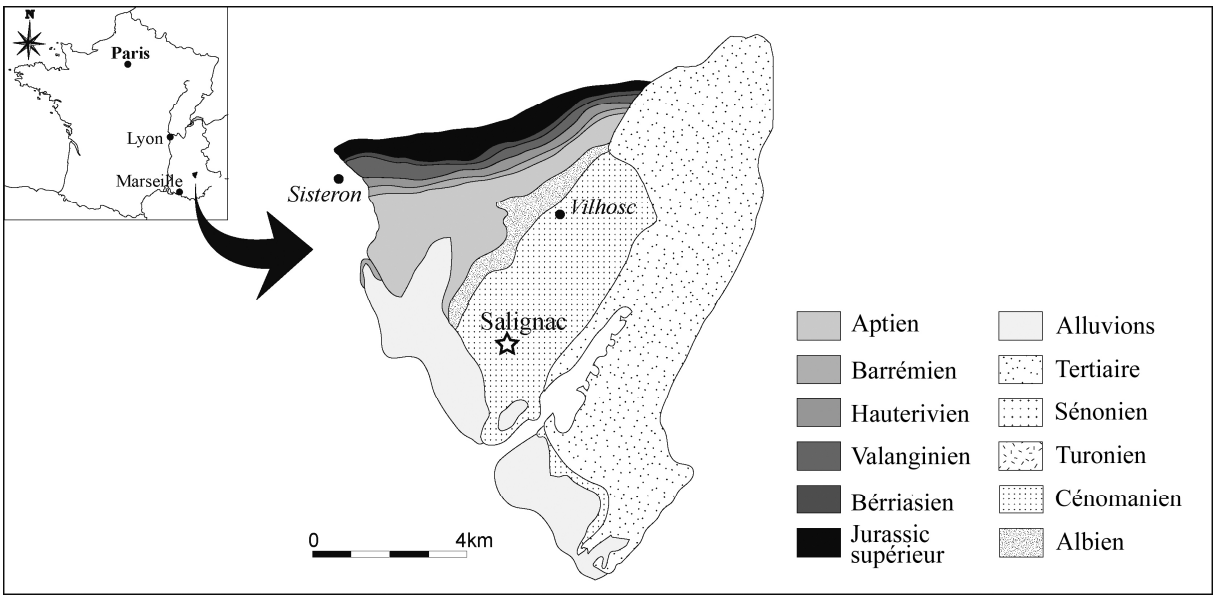

Figure III-6 : Carte géologique simplifiée de la région de Salignac modifiée de Haud et al. (1964) et Perrichot et al (2004).

b- L'ambre

Depuis leur exploitation scientifique par Didier Néraudeau et son équipe en 1999, les gisements des Charentes ont livré plus d'une centaine de kilogrammes d'ambre. Une

estimation de la quantité de matériel fourni par chaque gisement permet de se rendre compte que la majeure partie de l'ambre (78% de la masse totale collectée) provient du seul gisement d'Archingeay-les Nouillers (Fig. III-7). Ceci s'explique par le fait que ce gisement (le plus anciennement étudié par l'équipe rennaise) est sans doute le plus accessible et celui qui a été le plus travaillé, notamment en y tamisant beaucoup de sédiment. Deux autres gisements livrèrent d'importantes quantités d'ambre : Cadeuil (15% de la masse totale) et la Buzinie (4% de la masse totale). Les autres gisements (Fouras-Bois Vert, île d'Aix, île d'Oléron, Puy-Puy, les Renardières) n'ont fourni que très peu d'ambre (moins de 1% de la masse totale). La faible masse d'ambre de ces gisements ne provient sans doute pas d'une moins grande richesse que les autres gisements, mais plus probablement d'un sous-échantillonnage, ces gisements étant parfois difficiles d'accès (pour certains d'entre eux, sous les eaux lors des marées hautes).

Pour ce qui est de l'ambre de l'Aude, de l'Ouest du Bassin de Paris et du bassin vocontien, très peu de matériel a pu être récolté. Pour certains gisements, seuls quelques grammes d'ambre sont à disposition.

En se fondant principalement sur leur couleur, Perrichot (2005) a défini empiriquement quatre différents types d'ambre pour ces gisements. Le plus fréquent d'entre eux (78% en masse du matériel étudié) est l'ambre laiteux (Fig. III-8). Il correspond à un ambre assez opaque de teinte marron. Ce type d'ambre se retrouve dans tous les gisements charentais, leur proportion variant de 77% pour le gisement d'Archingeay-les Nouillers à 100% pour le gisement de la Buzinie. Un autre type d'ambre relativement courant dans les gisements charentais a une couleur rouge et est souvent entouré d'un cortex blanchâtre à grisâtre dont l'épaisseur peut varier de quelques millimètres à 2 centimètres. Cet ambre représente environ 10% du matériel étudié. Il se retrouve principalement dans le gisement d'Archingeay-les Nouillers où il représente 10% de l'ambre recueilli et est beaucoup plus marginal dans les autres gisements (5% à Cadeuil, 2% à Fouras-Bois Vert, à l'état de traces à l'île d'Aix et aux Renardières et totalement absent des gisements de Puy-Puy, de l'île d'Oléron et de la Buzinie). L'ambre miel est assez rare. Il est principalement présent à Archingey-les Nouillers et Cadeuil et s'est révélé être très fossilifère (Perrichot 2005). Enfin, le dernier type d'ambre défini par la couleur est un ambre jaune translucide assez peu commun dans les gisements charentais (environ 1 %). Il se retrouve principalement à Cadeuil (4% du matériel) et à Fouras-Bois Vert (2%). Il en existe quelques fragments à Archingeay-les Nouillers et est absent des autres gisements.

Perrichot (2004) a défini un autre type d'ambre extrêmement rare. Il s'agit d'un ambre dit de litière qui a pour particularité d'être stratifié. Les couches inférieures sont sombres et opaques tandis que les couches supérieures deviennent de plus en plus claires et translucides. Cet ambre possède aussi la particularité d'être extrêmement riche en inclusions puisque certains morceaux d'ambre de litière ont livré plus de 70-80 inclusions biologiques (insectes, arachnides, restes de végétaux, restes de vertébrés…). Ce type d'ambre n'a été reconnu que dans les gisements d'Archingeay-les Nouillers et de la Buzinie.

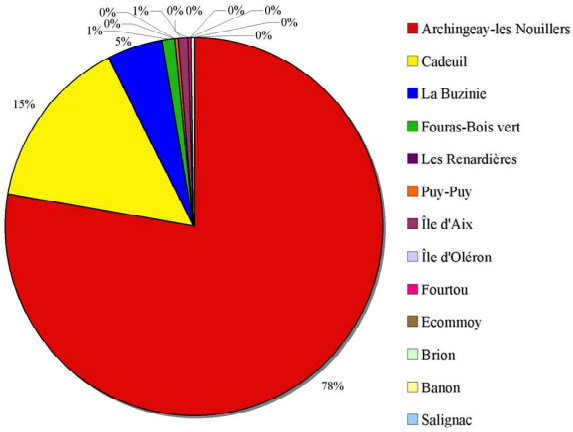

Figure III-7 : Répartition (en volume) de l'ambre médio-crétacé de France par gisements.

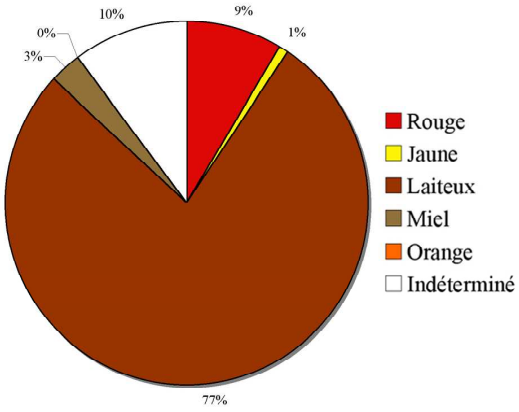

Figure III-8 : Importance (en volume) des différentes variétés d'ambre médio-crétacé.

En ce qui concerne les autres zones d'étude, l'ambre est beaucoup plus homogène. L'ambre du gisement de Fourtou (Est des Pyrénées) prend deux aspects. Le plus commun est un ambre de couleur rouge assez translucide (60 % du matériel collecté). Le second est un ambre de couleur marron et totalement opaque (19%). L'ambre des gisements d'Ecommoy et du Brion (Ouest du bassin de Paris) est plutôt rare et toujours de couleur orangée. Enfin l'ambre du bassin vocontien est totalement rouge pour le gisement de Salignac et est pour un tiers rouge et deux tiers de couleur laiteuse pour le gisement de Banon.

La Figure III-9 récapitule les différents types d'ambre rencontrés.

Figure III-9 : Les différentes variétés d'ambre médio-crétacé de France. De gauche à droite et de haut en bas : Ambre rouge (Charentes), Ambre jaune (Charentes), Ambre miel (Charentes), Ambre laiteux- à croûte blanchâtre (Charentes), Ambre laiteux (Charentes), Ambre de litière (Charentes), Ambre orange (Sarthe, Maine-et-Loire, Alpes-de-Haute-Provence), Ambre opaque (Aude), Ambre rouge (Aude, Alpes-de-Haute-Provence).

c- Condition d'affleurement et contraintes liées aux microorganismes

La plus grande partie des échantillons d'ambre étudiés provient de gisements en carrière ou analogue. De nombreuses sablières ont été ouvertes dans les terrains albo-cénomaniens français, mettant ainsi au jour les couches contenant l'ambre (souvent des couches argileuses riches en lignites et autres débris végétaux, intercalées avec les couches sableuses). C'est ainsi que l'ambre des gisements d'Archingeay-les Nouillers, de Cadeuil, de Puy-Puy et des Renardières a pu être détecté puis récolté (Fig. III-10A-D). L'ambre du gisement de Fourtou fut lui aussi mis en évidence par des travaux miniers liés à la présence de charbon. Dans tous ces gisements, l'exploitation des ressources minières conduisit à extraire les couches de sable au-dessus de la ou des couches ambrifères. Les exploitants ont retiré les couches sableuses couvrant les couches argileuses à ambre. Des infiltrations d'eau et la pluie permirent par la suite le développement d'étangs d'eau douce dans ces carrières (pour certaines encore en activité), l'eau recouvrant alors les couches ambrifères.

La carrière d'Ecommoy a été exploitée pour l'argile qu'elle contient. Lors des travaux, quelques rares morceaux ont pu être récoltés par Pierre Juignet. Il n'ont donc pas été longtemps en surface avant leur récolte. Aujourd'hui, la carrière est complètement réhabilitée en lac pour la pêche à la mouche.

Figure III-10 : Les différentes carrières de sable ayant livré de l'ambre médio-crétacé. A- Archingeay-les Nouillers (Charente-Maritime). B- Cadeuil (Charente-Maritime). C- Puy-Puy (Charente-Maritime). D- Les Renardières (Charente-Maritime). E- Ecommoy (Sarthe ; cliché de P. Juignet). F- Fourtou (Aude).

Le gisement de Fourtou (Fig. III-10F), bien que lui aussi en contexte minier, n'a pas la configuration de ces cinq localités. Les terrils de l'exploitation ont été laissés à flanc de montagne si bien que l'ambre qui s'y trouve n'est pas en permanence en contact avec de

l'eau. Deux autres gisements se rapprochent de cette configuration. Les paysages escarpés des Alpes-de-Haute-Provence ont offert la possibilité d'avoir accès à des couches ambrifères directement à flanc de montagne dans les localités de Salignac et de Banon. Comme à Fourtou, à l'exception des périodes d'intempéries, l'ambre de ces gisements n'est pas en contact permanent avec l'eau.

Trois gisements sur estran (Île d'Aix, Fouras-Bois Vert, Île d'Oléron) ont livré de l'ambre (Fig. III-11A-C). Il est progressivement mis à l'affleurement par l'érosion marine. Tout comme pour les gisements de type carrière, l'ambre trouvé sur l'estran est en contact permanent avec de l'eau.

Figure III-11 : Les différents gisements de types estran et de type temporaire. A- Estran de la pointe Saint Eulard, île d'Aix (Charente-Maritime). B- Estran de Bois Joli, île d'Aix (Charente-Maritime). C- Lentille de lignite contenant de l'ambre sur l'estran de Bois Vert, Commune de Fouras (Charente-Maritime) D- Les travaux routiers au niveau de La Buzinie (Charente)

Le dernier type de gisement correspond à des affleurements temporaires. Ce fut le cas pour le gisement de La Buzinie, sur la commune des Champniers près de la ville d'Angoulême (Fig. III-11D). L'ambre y a été récolté très rapidement après son excavation (lors de travaux routiers) si bien que son exposition à l'air libre a été réduite. C'est aussi ce qui s'est produit

pour l'ambre du Brion. Les échantillons ont été extraits lors du creusement d'un puits et sont donc restés un minimum de temps en surface après leur découverte.

Les conditions d'affleurement sont importantes à prendre en compte dans le cas de l'étude des microorganismes préservés dans l'ambre. En effet, s'il paraît difficile d'imaginer un qu'un insecte actuel puisse s'infiltrer dans un morceau d'ambre, il en est tout autrement en ce qui concerne les microorganismes. L'historique fait au chapitre II a montré à quel point des résultats peuvent devenir douteux en cas d'une suspicion de contamination.

Lors des premières investigations de microorganismes préservés dans l'ambre cénomanien des Charentes, Tostain (2003), Saint Martin et al. (2004) et Girard et al. (accepté a) ont mis en évidence que des microorganismes actuels pouvaient avoir fortement colonisé la surface et les fissures des échantillons d'ambre. Ces observations ont révélé que de riches microfaune et microflore avaient été préservées dans les ambres des gisements d'Archingeay-les Nouillers, de l'île d'Aix et de Cadeuil. Ces microassemblages étaient composés de cyanobactéries, de bactéries et d'algues en parfait état de conservation. Le plus intéressant a été la découverte d'un riche assemblage de diatomées, composé à la fois de formes centriques et pennées, comprenant les genres marins *Hemiaulus* Ehrenberg 1844, *Stephanopyxis* Ehrenberg 1845, *Diploneis* Ehrenberg 1894, et *Trinacria* Heiberg 1863 mais aussi les genres d'eau douce *Fragillaria* Lyngbye 1819, *Navicula* Bory de St.-Vincent 1822, *Nitzschia* Hassal 1845, *Eunotia* Ehrenberg 1837, *Achnanthes* Bory de St.-Vincent 1822 et *Cyclostephanos* Round 1988.

La présence de diatomées est déjà une surprise en elle-même puisque, à l'exception des diatomées ressemblant au genre *Nitzschia* décrite par Breton et Tostain (2005 ; voir réserves émises plus haut à leur sujet), aucune diatomée n'a été mentionnée dans l'ambre auparavant. Plus encore, un rapide survol du registre fossile des diatomées permet de voir que les plus anciennes diatomées jamais mentionnées dans la littérature proviennent de sédiments valanginiens-hauteriviens de Corée du Sud (bibliographie dans Harwood et al. 2007) et que les premières diatomées d'eau douce ont été identifiées dans des cherts maastrichtiens du Mexique (Chacón-Baca et al. 2002). La découverte d'un riche assemblage de diatomées à la fois marines et d'eau douce dans un ambre médio-crétacé constitue donc une découverte importante à la fois pour l'écologie de la forêt ambrifère, mais aussi pour notre connaissance de l'histoire évolutive des diatomées.

Néanmoins plusieurs indices ont laissé penser qu'un problème important se cachait derrière l'observation d'abondantes diatomées dans les ambres étudiés. Certaines ont montré

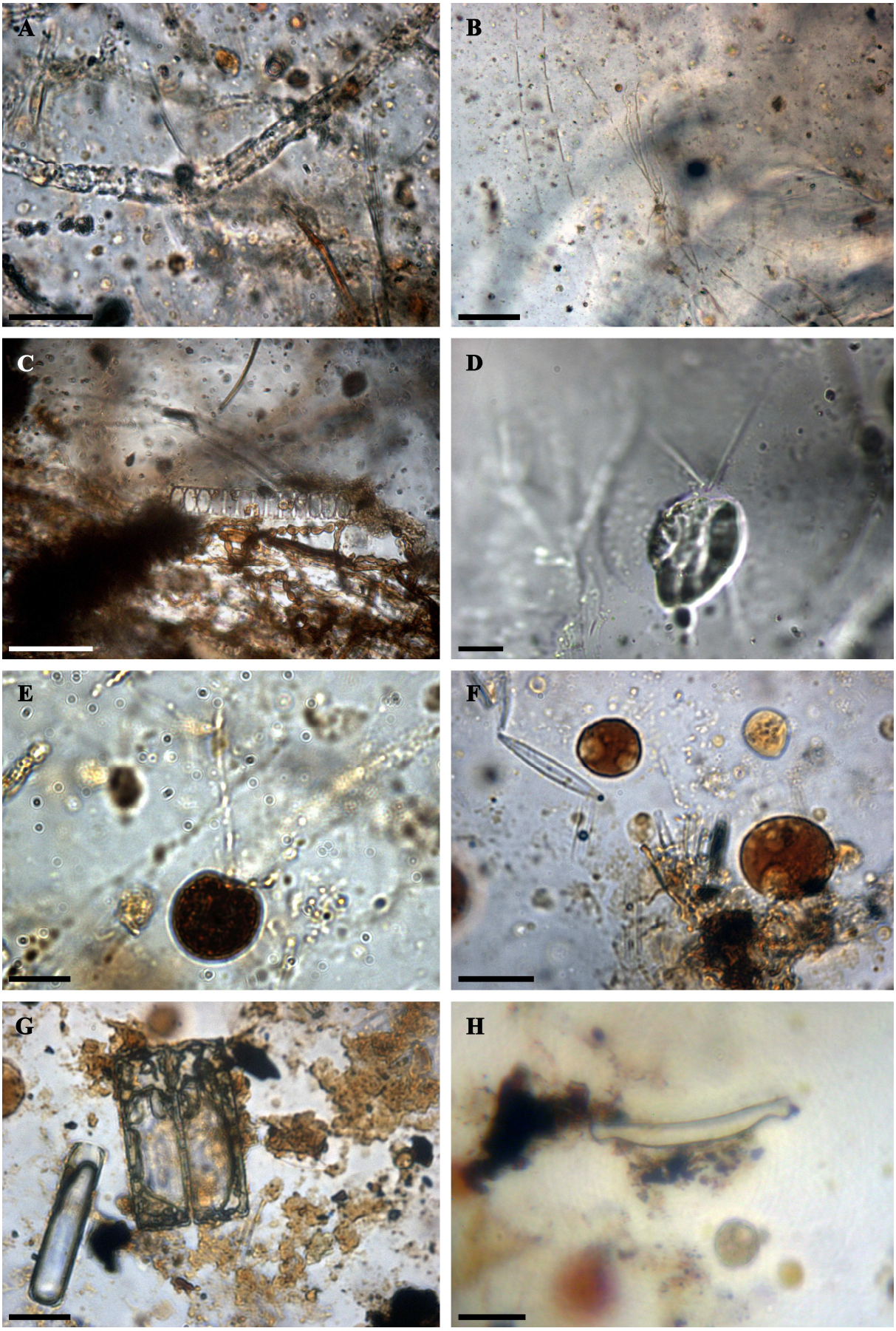
A
B
C
D
E
F
G
H

Figure III-12 : Les premiers microorganismes trouvés dans l'ambre médio-crétacé des gisements d'Archingeay-les Nouillers, de l'île d'Aix (Charente-Maritime) et de Cadeuil (Charente). A- Cyanobactérie *Palaeocolteronema cenomanensis*. Échelle : 30 µm. B- Bactéries de type bacille. Échelle : 40 µm. C- Algue verte de type *Trentepohlia* associé à une diatomée de type *Paralia* Échelle : 50 µm. D- Algue flagellée de type *Aulacomonas*. Échelle : 10 µm. E- Algue flagellée de type *Chrysidalis*. Échelle : 10 µm. F- Diatomée de type *Brachysira*. Échelle : 15 µm. G- Diatomée de type *Fragillaria*. Échelle : 20 µm. H- Diatomée de type *Achnanthes*. Échelle : 30 µm.

une parfaite préservation des organites internes. Ce fait apparaît peu compatible avec un fossile de 100 millions d'années, y compris pour un organisme fossilisé dans l'ambre. La particularité la plus remarquable de cet assemblage est sans doute l'orientation des fossiles. Toutes ces diatomées sont posées sur une surface. Vu leur quantité, des observations en microscopie électronique ont été entreprises afin d'avoir accès à certaines d'entre elles soit partiellement engluées dans l'ambre et alors partiellement observables en surface, soit visibles sur les cassures de certains morceaux d'ambre. Afin de ne pas endommager les échantillons, les premières ont été réalisées sans métallisation et en mode environnemental. Elles ont effectivement révélé que des frustules sont observables en surface de l'ambre. La qualité d'image obtenue ne fut pas très bonne, mais a permis l'identification de quelques frustules, notamment du genre *Diploneis*.

Afin de compléter ces données, des échantillons ont été métallisés. Ces analyses ont alors permis de se rendre compte qu'un grand nombre de diatomées apparaissent en surface des morceaux d'ambre. Les genres observés grâce au microscope électronique sont exactement les mêmes que ceux observés en microscopie optique. Afin de vérifier si ces diatomées sont bien piégées dans l'ambre et non pas seulement collées en surface de l'ambre, les morceaux d'ambre dont la surface a précédemment été observée en microscopie électronique ont été cassés. Les fractures fraîches ont été métallisées puis observées au microscope électronique. Ces dernières observations ont révélé que les diatomées sont seulement en surface de l'ambre (Fig. III-13A). Aucune n'a été observée au niveau des cassures fraîches. Les frustules de surface sont attachés par une substance ayant l'aspect d'un mucilage organique (déjà observé lors des premières analyses au microscope électronique mais aussi parfois observable par transparence en microscopie optique ; Fig. III-13C-E) à la surface de l'ambre. Ils sont aussi toujours plaqués contre la surface de l'ambre et, de cette manière, ne peuvent être observés que selon la vue valvaire (Fig. III-13A). Seuls quelques frustules sont visibles selon d'autres angles lorsqu'ils sont dans des fractures (anciennes) de l'ambre (Fig. III-13B).

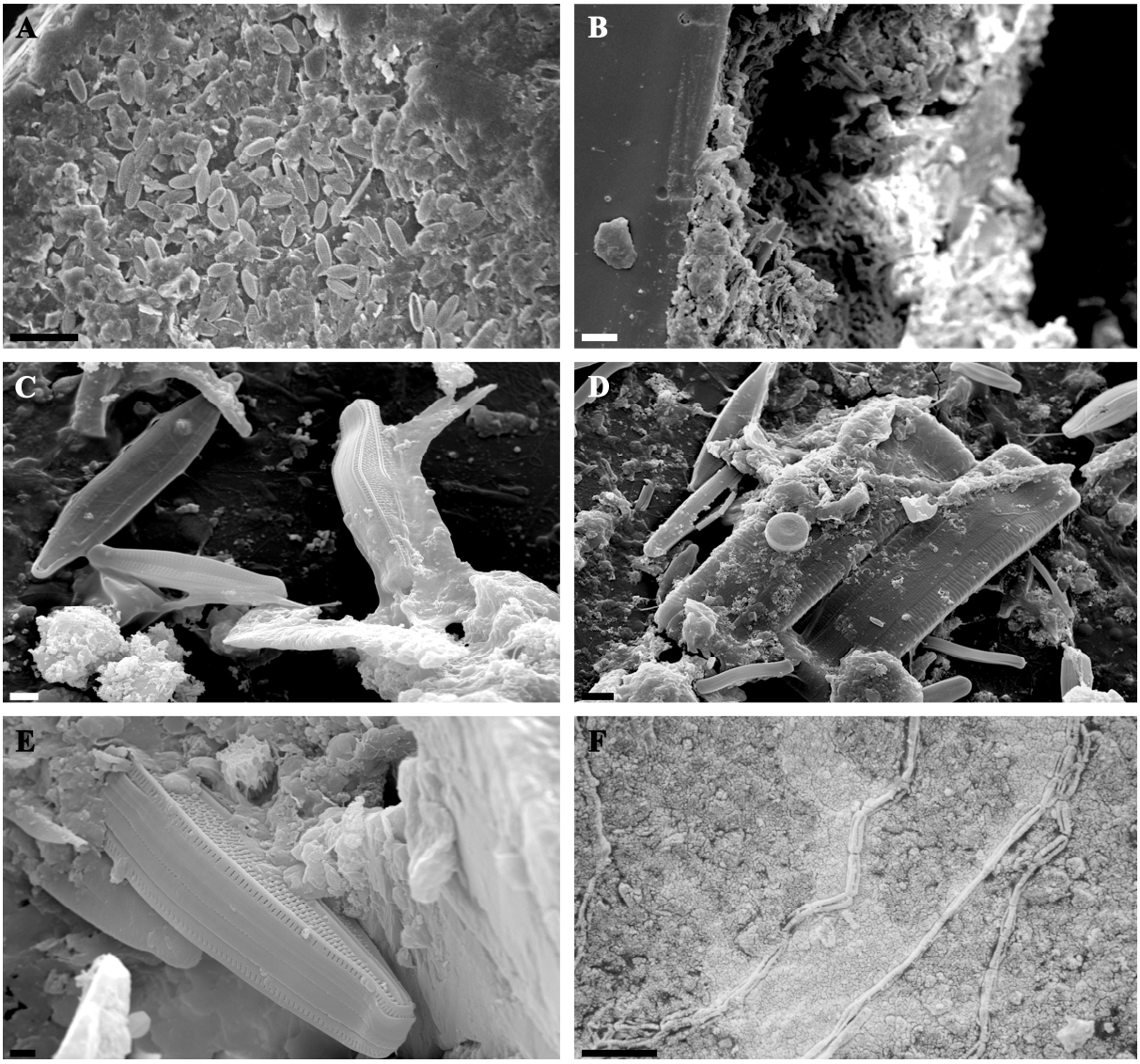

Figure III-13 : Quelques contaminants de l'ambre médio-crétacé charentais. A- Surface d'un morceau d'ambre rouge totalement recouverte de diatomées. Échelle : 20 µm. B- Fracture d'un morceau d'ambre de couleur laiteux remplie de contaminants et plus spécialement de diatomées. Échelle : 20 µm. C- Diatomées (genres *Mastogloia, Achnanthes* et *Brachysira*) et substance ayant l'aspect d'un mucilage. Échelle : 2 µm. D- Diatomées *Cyclotella, Eunotia* et *Fragillaria*. Échelle : 5 µm. E- Diatomée *Brachysira microcephala*. Échelle : 1 µm. F- Mycélium indéterminé développé sur la surface d'un morceau d'ambre rouge. Échelle : 20 µm.

Les observations en microscopie électronique ont donc montré que les premières diatomées observées ne sont pas fossiles, mais simplement des organismes contaminants. Elles ont aussi révélé que de nombreux autres organismes (bactéries, actinomycètes, champignons) ont colonisé la surface de l'ambre et ses fractures (Fig. III-13F ; Girard et al.

accepté a). Des analyses détaillées ont montré que, selon le type de gisement, l'importance de la contamination des échantillons n'est pas la même.

Les gisements en carrière inondée (Archingeay-les Nouillers, Cadeuil, Puy-Puy, Les Renardières, Ecommoy) livrent les échantillons les plus contaminés. Divers microorganismes (algues vertes, diatomées, champignons, actinomycètes…) ont colonisé les petits étangs de ces localités. L'ambre n'affleure bien souvent qu'en bordure de ces derniers. Ses conditions relativement calmes d'affleurement (hydrodynamisme nul ou faible) ont permis à un grand nombre de microorganismes de la carrière d'utiliser l'ambre comme support de croissance. Cette contamination est parfois si importante que la surface de certains morceaux d'ambre est totalement recouverte par un voile organique.

Les gisements sur estran (île d'Aix, Fouras-Bois Vert, île d'Oléron) montrent eux aussi une forte contamination, mais nettement moins importante que pour les gisements en carrière. Les échantillons sont récoltés sur l'estran lorsque les couches ambrifères sont accessibles, c'est-à-dire à marée basse et lorsque la mer ne les a pas recouvertes de sédiments. Dans ces conditions, l'ambre est en contact permanent avec un milieu aqueux favorable au développement de microorganismes (algues vertes, diatomées…). L'hydrodynamisme marin favorise alors la contamination des échantillons en créant des fissures dans l'ambre, dans lesquelles l'implantation des microorganismes contaminants peut s'effectuer.

Les gisements de Fourtou, Salignac et Banon ne montrent qu'une contamination réduite. L'ambre est retrouvé à flanc de montagne et dans des conditions où il n'est pas en contact permanent avec de l'eau. Seules les précipitations (neige et pluie) ont contribué à la contamination des échantillons. Actinomycètes et champignons sont les principaux contaminants de ces ambres.

Enfin les ambres les moins contaminés proviennent de gisements temporaires (La Buzinie, Brion). Ils n'ont affleuré que grâce à des travaux et n'ont donc été en milieu aérien que très peu de temps (juste le temps des travaux, c'est-à-dire quelques heures à quelques jours). La collecte rapide des échantillons a permis de limiter leur contamination. Celle-ci correspond au développement d'organismes du sol à croissance rapide comme des actinomycètes ou des champignons.

2- Méthodologie

a- Protocole de décontamination (Girard et al. accepté a)

La forte contamination des échantillons d'ambre par des microorganismes actuels est importante à prendre en compte afin d'éviter tout biais dans l'analyse. C'est pourquoi, après avoir pris conscience de ce phénomène et de son importance, un protocole chimique de décontamination des échantillons a été élaboré afin de rendre les résultats obtenus plus fiables. Les analyses en microscopie électronique montrent que deux types de microorganismes peuvent contaminer les échantillons : (1) ceux sans test minéralisé (actinomycètes, champignons) et (2) ceux avec un test minéralisé (diatomées). Elles montrent aussi que des organismes à test minéralisé peuvent être recouverts par une sorte de mucilage organique. Le protocole a donc été développé afin d'éliminer le plus efficacement tous ces contaminants.

En préambule à ce protocole, les échantillons sont nettoyés aux ultrasons afin d'éliminer les sédiments incrustés en surface. La matière organique contaminant est ensuite oxydée à l'aide d'un bain d'eau oxygénée. Le choix de cet oxydant a été guidé par le pH de l'eau oxygénée : afin d'éviter divers problèmes, un oxydant au pH neutre a été privilégié. La dernière étape du protocole consiste à nettoyer à l'acide fluorhydrique les échantillons afin d'éliminer les tests minéralisés de certains organismes contaminants comme les diatomées. Le choix de cet acide vient du fait qu'il est capable de dissoudre à la fois les tests carbonatés et siliceux.

Afin de ne pas détruire les fossiles préservés dans l'ambre, des tests ont été effectués pour vérifier l'efficacité de ce protocole. Le test initial fut réalisé de la manière suivante :

(1) Observation en microscopie électronique des échantillons non traités afin de déterminer le degré et la nature de la contamination des échantillons.
(2) Nettoyage des échantillons aux ultrasons pendant 5 minutes.
(3) Nettoyage des échantillons dans un bain d'eau oxygénée à 35% pendant 5 heures.
(4) Observation en microscopie électronique des échantillons afin d'estimer l'efficacité de cette partie du protocole.
(5) Nettoyage des échantillons dans un bain d'acide fluorhydrique à 5% pendant 5 minutes.
(6) Observations en microscopie électronique des échantillons afin d'estimer l'efficacité du protocole et de son impact sur l'ambre.

Les échantillons des différentes variétés d'ambre étudiées ont été nettoyés par le protocole décrit ci-dessus. L'efficacité de celui-ci a été vérifiée à chaque étape, ceci afin de contrôler que le protocole élimine bien toute trace de contamination, sans détruire les échantillons. Le

premier test a montré que : (1) la contamination est bien éliminée par les différents agents chimiques utilisés et (2) certaines variétés d'ambre réagissent aux attaques chimiques, en étant partiellement détruites par ces dernières (Fig. III-14). L'ambre rouge de Fourtou (Aude) et l'ambre jaune charentais sont affectés par le protocole. L'eau oxygénée à 35% dégrade en effet les couches superficielles de ces deux variétés d'ambre. Les autres échantillons ne réagissent pas au traitement. L'acide fluorhydrique semble n'avoir affecté aucun échantillon. Le seul effet observé de cet acide a été le décapage des couches superficielles déjà dégradées par l'eau oxygénée sur l'ambre rouge de Fourtou et l'ambre jaune des Charentes

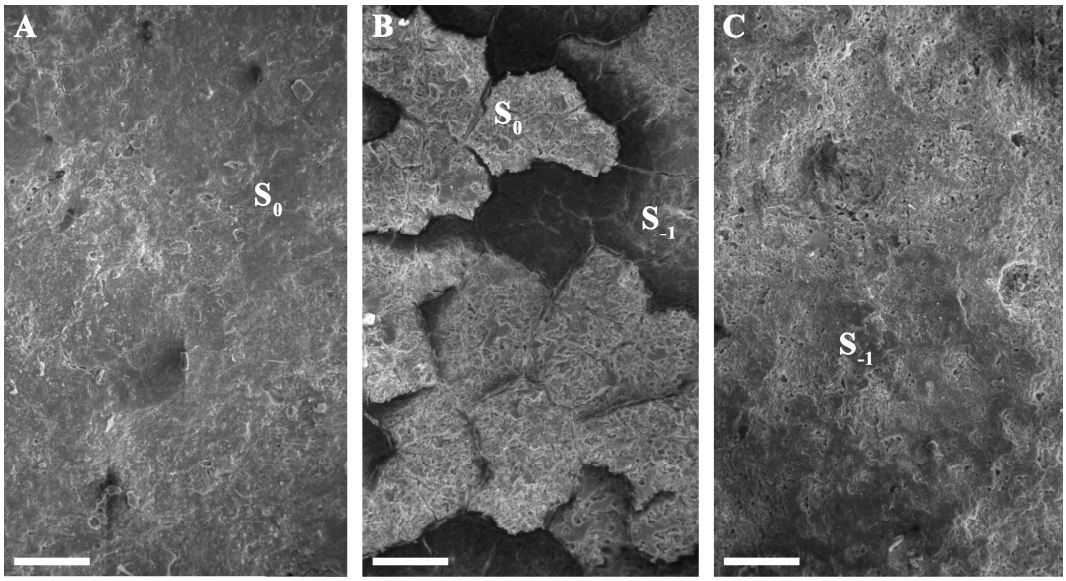

Figure III-14 : Impact du protocole de décontamination sur l'ambre lui-même. A- Surface naturelle (S_0) d'un échantillon d'ambre rouge du gisement de Fourtou (Aude) observée au MEB. B- Surface du même échantillon d'ambre observée au MEB après le passage dans le bain d'eau oxygénée à 35%. La surface S_O a été en partie détruite par l'eau oxygénée et, par endroits, une surface inférieure (S_{-1}) apparaît. C- Surface du même échantillon d'ambre observée au MEB après le passage dans le bain d'eau oxygénée à 35% et dans le bain d'acide fluorhydrique à 5%. La surface S_0 a par endroits totalement disparu, détruite par l'eau oxygénée. Les derniers reliquats de S_0 déjà dégradés par l'eau oxygénée ont été enlevés par l'action de l'acide fluorhydrique. La surface S_{-1} est maintenant totalement dégagée. Échelles : 100 µm.

Afin de trouver un protocole qui ne détruise aucune variété d'ambre et qui décontamine totalement les échantillons, différents essais ont été réalisés en faisant varier la concentration de l'eau oxygénée de 35% à 5%. Cette deuxième batterie de tests a révélé que pour des concentrations supérieures à 9-10%, l'eau oxygénée continuait de dégrader l'ambre rouge de Fourtou et l'ambre jaune des Charentes. En revanche, pour des concentrations inférieures à 9-10% d'eau oxygénée, des organismes contaminants subsistent toujours en surface des

échantillons. Seule une concentration de 9-10% d'eau oxygénée permet une décontamination de l'ambre sans le détruire.

Le tableau III-1 récapitule le protocole qui a été finalement retenu pour décontaminer les échantillons étudiés.

Étape	Description	Durée
1	Nettoyage aux ultrasons	5 minutes
2	Oxydation à l'eau oxygénée à 9-10%	5 heures
3	Rinçage dans l'eau distillée	2 fois
4	Attaque à l'acide fluorhydrique à 5%	5 minutes
5	Rinçage dans l'eau distillée	4 fois
6	Séchage	24 heures

Tableau III-1 : Description du protocole final utilisé pour décontaminer les échantillons.

Le protocole décrit ci-dessus a été élaboré spécifiquement pour l'ambre médio-crétacé de France. Une mauvaise utilisation de ce protocole a montré que des échantillons peuvent être détruits si aucune précaution n'est prise. Le problème de contamination des échantillons n'est bien sûr pas spécifique à l'ambre étudié ici (voir chapitre Historique). Tous les ambres, par leurs conditions d'affleurement, sont potentiellement sujets à ce phénomène. Des protocoles similaires peuvent être réutilisés afin d'éliminer cette dernière. Cependant, les personnes souhaitant le faire devront sans doute effectuer de nouveaux tests afin de vérifier l'efficacité du protocole sur leur ambre et voir si ce dernier n'est pas affecté. Des réajustements soit de la durée des phases du protocole, soit de la concentration des agents chimiques utilisés devront sans doute être faits. D'autres oxydants de la matière organique seront peut-être utiles en remplacement de l'eau oxygénée si celle-ci n'est pas adéquate. L'eau de Javel (alcaline) ou l'acide sulfochromique (acide) pourrait alors être utilisés.

b- Limites du protocole

L'ambre n'est pas un milieu uniforme. Il est fissuré et craquelé. Aussi efficace qu'il soit, tout protocole de décontamination est susceptible de ne pas avoir détruit certains contaminants piégés dans des fissures qui se seraient refermées. Greenblatt et al. (2004) ont très nettement mis en avant ce type de phénomène (voir chapitre II).

Ce cas particulier de contamination ne peut pas être totalement éliminé par un protocole de décontamination. Une attention toute particulière a donc été apportée aux microinclusions situées à proximité d'une craquelure afin de déterminer si elles sont bien dans l'ambre ou au

niveau de la fracture. Comme suggéré par Breton (2007), l'examen en contraste interférentiel avec différents réglages de prisme est sans doute la meilleure option afin de mettre en évidence la présence d'éventuelles fissures refermées. Ce dispositif n'étant pas disponible au laboratoire Géosciences Rennes, d'autres caractéristiques des inclusions ont été vérifiées afin de discriminer avec certitude le caractère contaminant des microinclusions identifiées. Dans le cas des filaments, il a été vérifié qu'ils ne se trouvaient pas sur la surface des morceaux d'ambre ou sur le plan d'une fissure. Plus généralement les filaments orientés dans le flux de la résine ou sur un plan d'une ancienne coulée ont été privilégié. Pour ce qui est des microorganismes unicellulaires, les spécimens non orientées dans le flux de la résine ont reçu une attention toute particulière afin de déterminer s'ils sont fossiles ou pas.

c- Préparation de l'ambre

Divers types de préparations d'ambre ont été effectuées (Fig. III-15). Les morceaux d'ambre contenant des macroinclusions ont été travaillés afin d'éliminer au mieux la matrice d'ambre autour de celles-ci. Ces préparations ont ensuite été observées au microscope afin d'y détecter d'éventuels microorganismes. Malheureusement, par la présence des macroinclusions, ces préparations sont souvent trop épaisses pour permettre une bonne étude des microinclusions.

En ce qui concerne les échantillons dépourvus de macroinclusions, ils ont été cassés en petits morceaux puis observés au microscope. Quand ils contenaient des microinclusions, ils ont été retravaillés afin d'en extraire de très fines esquilles contenant les microinclusions. Ces dernières ont ensuite été montées entre lame et lamelle ou entre deux lamelles à l'aide du baume du Canada.

La plus grande partie des observations a été effectuée sur un microscope de type Leica DLMP au laboratoire Géosciences Rennes (Université de Rennes 1, France). D'autres observations ont aussi été faites sur un microscope Nikon Optiphot au Museum für Naturkunde (Berlin, Allemagne) et sur un microscope Nikon Eclipse TS100 (Dalhousie University, Canada), tous deux équipés de l'éclairage en contraste interférentiel.

D'importants problèmes de profondeur de champs ont souvent empêché d'obtenir des photographies montrant, sur un même cliché, toutes les structures des différentes microinclusions trouvées. Des photographies recombinées ont alors été faites à partir de clichés pris à différentes mises au point à l'aide du logiciel Helicon Focus.

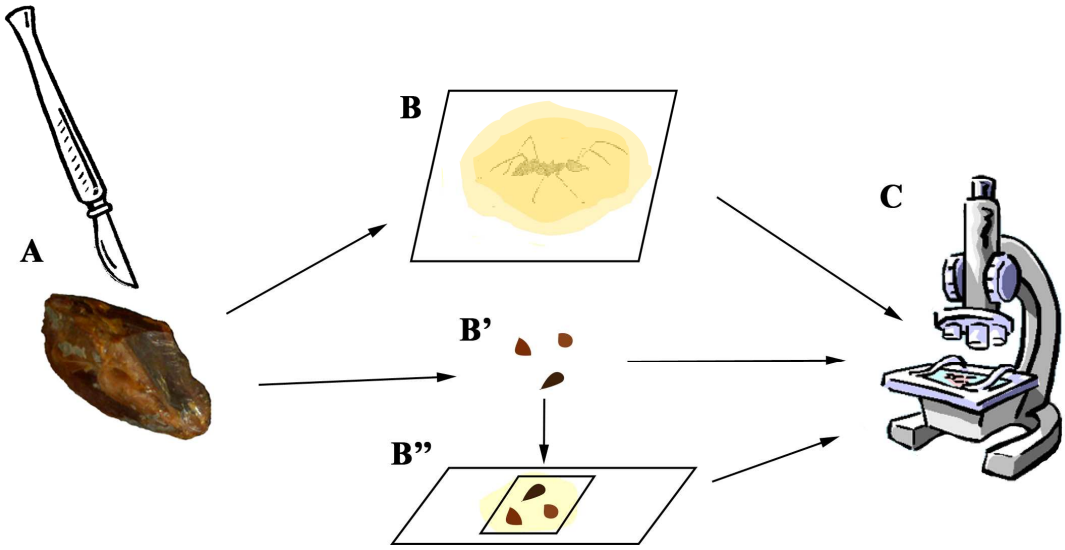

Figure III-15 : Modalité de préparation des échantillons. La première étape consiste à observer des morceaux d'ambre à la loupe binoculaire afin d'y détecter d'éventuelles macroinclusions. Lorsque c'est le cas, des morceaux d'ambre sont préparés au scalpel afin d'isoler la ou les macroinclusions (A). Les morceaux d'ambre plus fins et contenant les inclusions (en foncé) sont placées entre deux lamelles dans du baume du Canada (en très clair) (B). Ces préparations sont ensuite observées au microscope afin d'y détecter d'éventuelles microinclusions (C). Dans le cas des morceaux vierges de macroinclusions, de très fines esquilles d'ambre sont détachées à l'aide du scalpel (A et B') puis soit directement observées au microscope dans de l'eau ou dans l'huile à immersion (C), soit montées entre lame et lamelle à l'aide du baume du Canada (B'') avant d'être observées (C).

- IV -
LES MICROINCLUSIONS

IV – Les microinclusions

Dans ce chapitre vont être décrites les différentes microinclusions rencontrées dans les ambres médio-crétacés français. Aux données suivantes, il faut rajouter celles déjà publiées par Breton et Tostain (2005) et Breton (2007) pour le gisement d'Ecommoy (Sarthe), exception faite des diatomées de type *Nitzschia* (voir réserves émises à leur sujet dans les chapitre II).

1- Les pseudoprotistes

a- Microtextures des différentes types d'ambre

L'ambre n'est pas un milieu homogène. Si quelques ambres comme ceux de la Baltique (Eocène) ou encore de l'Oise (Eocène) sont relativement purs, la plupart contiennent de très nombreuses microinclusions d'origine organique, mais non identifiables d'un point de vue morphologique. Il est possible de remarquer quelques différences notables entre les différents types d'ambre pris en compte dans cette étude.

L'ambre jaune – C'est de loin l'ambre le plus pur trouvé dans les localités médio-crétacées de France (Fig. IV-1A). Il ne contient que très rarement des inclusions biologiques et encore plus rarement des inclusions biologiques reconnaissables. Il contient en revanche de très nombreuses bulles d'air (Fig. IV-1A) dont le diamètre varie de moins de 1 µm à plusieurs centaines de micromètres. La concentration des plus fines bulles par endroits est si importante qu'elle fait penser à une émulsion. L'aspect macroscopique de l'ambre s'en trouve modifié, prenant alors des teintes de couleur blanche. Les rares microinclusions d'origine biologique de ce type d'ambre correspondent principalement à de la matière organique en décomposition (de couleur orangé-marron). Elles n'ont ni forme ni taille particulière.

L'ambre rouge charentais - Ce type d'ambre possède deux microtextures bien distinctes. La première correspond au cortex qui entoure généralement ces morceaux d'ambre. Ils sont entièrement constitués de filaments ayant totalement effacés la microtexture originelle de l'ambre. La seconde correspond à la microtexture du cœur des morceaux d'ambre. Dans ces derniers, deux principaux types de microinclusions peuvent être observés. Elles ont des tailles variant entre 2-3 µm à plusieurs centaines de micromètres. Le premier type (type A) peut être

de couleur marron-marron foncé, mais est principalement rouge. Ces microinclusions, généralement sphériques, ne sont pas orientées préférentiellement dans l'ambre. Par leur forme, mais aussi parfois par leur aspect de surface, elles rappellent certains protistes comme des amibes testées (plus précisément des Arcellinida comme les genres *Arcella* Ehrenberg 1832, *Centropyxis* ou encore *Microchlamys* Cockerell 1911 ; Fig. IV-1B-C). Le deuxième type (type B) correspond à des microinclusions sphériques à ovoïdes contenant de très nombreuses vacuoles (Fig. IV-1D). Elles sont de couleur orangée, marron clair ou encore rouge clair. La taille et le nombre des vacuoles sont très variables. Morphologiquement, ces inclusions ressemblent à certains protozoaires (Fig. IV-1E) comme des euglènes ou des ciliés.

L'ambre miel des Charentes - Il est relativement translucide. Cette caractéristique explique peut-être pourquoi ce type d'ambre est un des plus fossilifères (Perrichot 2005). Il contient aussi différents types de microinclusions. Les plus petites (moins de 20-30 µm de diamètre) sont de couleur rouge homogène et rappellent les microinclusions de type A de l'ambre rouge (Fig. IV-1F). Les plus abondantes, mais aussi les plus grosses (de 20-30 µm à plus de 100 µm de diamètre), sont similaires aux microinclusions de type B. Elles ont les mêmes couleurs et sont aussi caractérisées par la présence de très nombreuses vacuoles (Fig. IV-1G). Généralement les microinclusions de cet ambre ne sont pas orientées, mais, dans de rares cas, des orientations préférentielles selon le fluage de la résine ont pu être observées.

Les ambres laiteux des Charentes et de Banon et orangés du Brion et d'Ecommoy - Ce sont les ambres les plus difficiles à travailler en raison de leur opacité. Cette dernière est principalement due à l'abondance de microinclusions. Elles sont principalement de type B avec des formes ovoïdes ou fusiformes, toujours orientées dans le sens du fluage de l'ambre. Quelques-unes possèdent « un corps » plus globulaire. Leur taille varie de quelques micromètres à plusieurs centaines de micromètres de longueur. Elles contiennent toujours de très nombreuses vacuoles. Certaines inclusions ont développé des extensions plus ou moins fines à leurs extrémités, elles aussi orientées dans le sens du fluage de l'ambre (Fig. IV-1H). Morphologiquement, les microinclusions de ces ambres rappellent certains protozoaires (ex : genre *Paramecium*). Celles de forme ovoïde très régulière sont similaires à certaines euglènes (ex : genre *Phytomonas* Donovan 1909, Fig. IV-1I). Quelques microinclusions, plus étirées, ont parfois montré la présence d'une structure de type « gouttière » leur donnant une forme proche du genre *Euglena*.

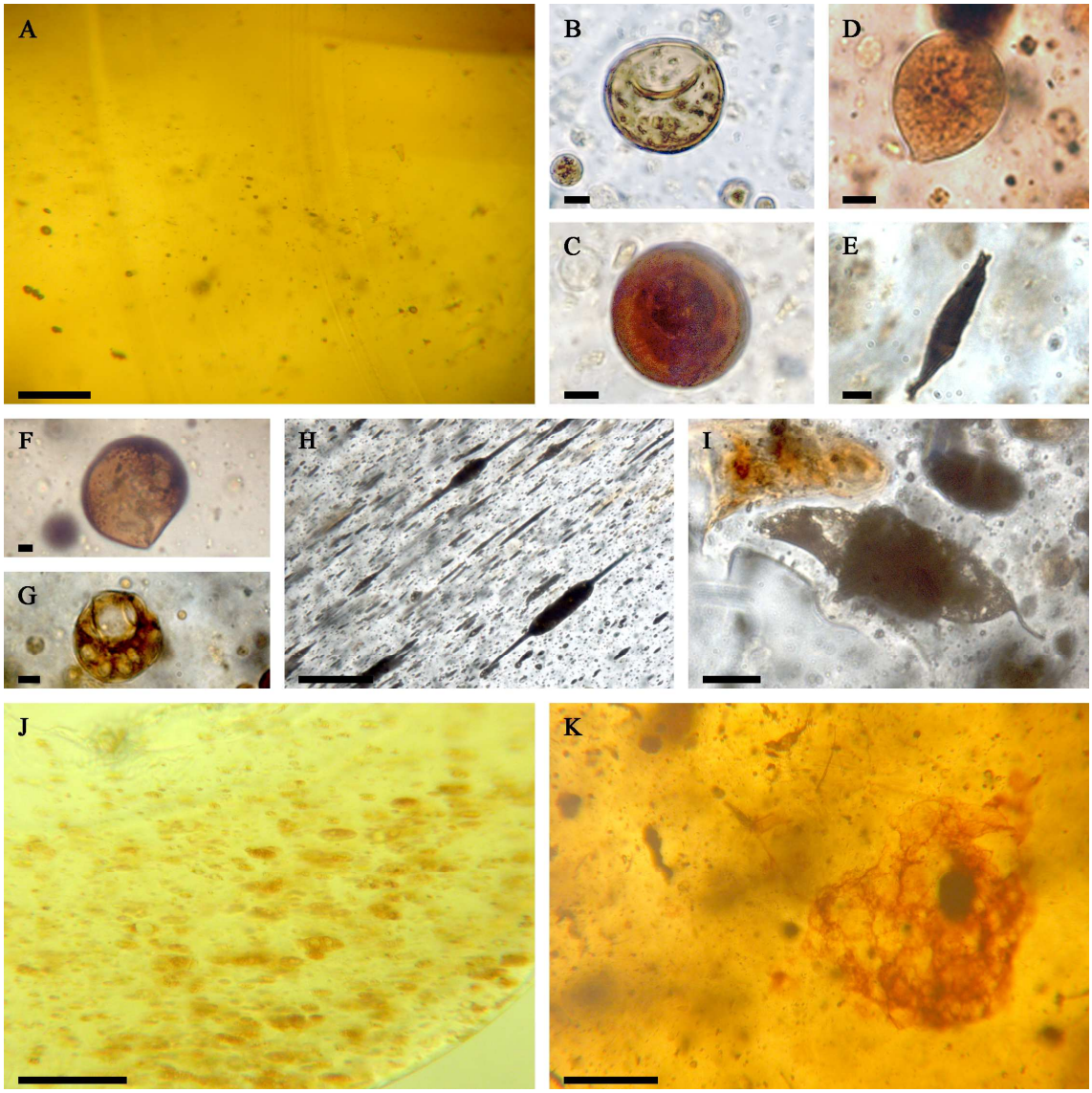

Figure IV-1 : Microinclusions des différents types d'ambre. A- Ambre jaune [Cdl] avec une émulsion de bulles d'air (points noirs). Échelle : 50 µm. B-E : Ambre rouge des Charentes. B-C : Microinclusion de type Amibe [Cdl]. Échelle : 10 µm. D-E : Microinclusion de type Protozoaire avec vésicules (D, [Cdl]) et sans (E, [Arc A1]). Échelle : 10 µm. F-G : Ambre miel. F- Microinclusion de type Amibe [Cdl]. Échelle : 10 µm. G- Microinclusion de type Protozoaire avec vésicules [Cdl]. Échelle : 10 µm. H-I : Ambre laiteux. H- Microinclusions de type Protozoaires avec extensions, orientées dans le flux de la résine [Buz B2]. Échelle : 50 µm. I- Microinclusions de type Euglène [Cdl]. Échelle : 30 µm. J- Nuage de microinclusions de type Protozoaire orienté dans le flux de la résine [Fou]. Échelle : 200 µm. K- Matière organique en décomposition, ambre de litière [Arc A1]. Échelle : 200 µm.

Les ambres rouges de Fourtou, Banon et Salignac – Ces ambres sont marqués par une orientation préférentielle des microinclusions. Elles sont de type B, généralement fusiformes (bien que pouvant parfois être sphériques) et sont caractérisées par la présence de nombreuses vacuoles (Fig. IV-1J). Elles sont toujours orientées selon le sens de fluage de la résine. Leur

taille varie de quelques micromètres à plusieurs centaines de micromètres de longueur. Les autres microinclusions de ces ambres ont des formes plus variées, pouvant être très étirées, présenter des protubérances importantes, avoir une forme d'anneau… Certains morceaux d'ambre ont présenté des microinclusions très particulières, caractérisées par la présence soit de fines extensions à chacune de leurs extrémités (orientées dans le sens de fluage de l'ambre), soit de structures en forme d'« ailerons » sur leurs flancs. Les microinclusions sphériques de ces ambres sont similaires au premier type de microinclusions de l'ambre rouge des Charentes.

L'ambre de litière des Charentes - Cet ambre extrêmement fossilifère (Perrichot 2004, 2005) est aussi extrêmement riche en microinclusions. Elles sont principalement sans géométrie précise et ressemblent à de la matière organique en cours de décomposition (Fig. IV-1K). Elles ont souvent l'aspect de matière organique grumeleuse voire gélifiée. Ce type d'ambre contient aussi de nombreuses microinclusions sphériques de type A (quelques micromètres de diamètres) dont le contenu est soit homogène soit vacuolaire. Quelques microinclusions fusiformes ont aussi été observées. Ces dernières ont souvent un aspect opaque. Aucune orientation préférentielle de ces inclusions n'a pu être mise en évidence.

b- Origine de ces microinclusions

Réels microorganismes? - Les microinclusions des ambres médio-crétacés français sont principalement de deux types : A - sphériques, de couleur rouge/marron et homogène (ambre rouge, miel et de litière en Charentes et ambres rouges de Fourtou, Banon et Salignac) ou B - ovoïdes à fusiformes et caractérisées par la présence de nombreuses vacuoles (ambres rouge, miel, laiteux et de litière en Charente, ambre d'Ecommoy, Fourtou et Salignac). Une observation rapide permet de dire que le type A se rapproche de microorganismes comme les amibes des genres *Arcella*, *Microchlamys* ou encore *Centropyxis*. Le type B en revanche laisse supposer qu'il s'agit de possible Euglenozoa comme ceux des genres *Phytomonas* et *Euglena* par exemple).

Des observations plus poussées apportent quelques doutes vis-à-vis de la réelle nature de ces microinclusions. Les microinclusions décrites ici se comptent parfois par centaine de milliers voire par millions dans certains fragments. Est-il possible que les ambres médio-crétacés de France aient fossilisé autant de microorganismes alors que des ambres étudiés depuis beaucoup plus longtemps (ambre éocène de la Baltique, ambre oligo-miocène de la

République Dominicaine) n'en ont livré finalement que très peu ? Est-il raisonnable de penser que plus de 90% dans les ambres médio-crétacés français soit extrêmement riche en protozoaires et contiennent des milliards de microorganismes ? Cela paraît vraiment peu vraisemblable.

Foissner et al (1999) ont démontré que certains protozoaires (spécialement les ciliés) ne se préservent pas bien dans certaines résines, surtout celles *d'Araucaria* Jussieu et de *Picea* Dietrich. Perrichot (2005), par la spectrographie infrarouge, a démontré que les différentes variétés d'ambre récoltés dans les gisements de Charentes ne pouvaient pas être différenciées chimiquement. L'étude xylologique des morceaux de bois préservés dans l'ambre a aussi montré que la plante productrice de l'ambre médio-crétacé des Charentes devait être une Araucariaceae ou une Cheirolepidiaceae, deux familles de conifères. Le potentiel de préservation des résines de Cheirolepidiaceae, aujourd'hui disparus, ne peut plus être testé, mais les expériences de Foissner et al. (1999) tendent à prouver que les résines de conifères ne sont pas d'excellents milieux de préservation pour des protozoaires comme les ciliés (voir même pour les flagellés). Il apparaît donc très improbable que des millions de spécimens de type euglènes ou ciliés aient été préservés dans les ambres médio-crétacés de France, résines fossiles issues de conifères (tout au moins pour les ambres de Charentes).

Microinclusions trouvées dans d'autres ambres et des résines actuelles – Divers ambres (ambres du Crétacé inférieur du Liban et d'Espagne, ambres éocènes de la Baltique et de l'Oise) et différentes résines actuelles (résine d'*Araucaria* de France et d'Espagne, de *Pinus* Linnaeus de France et de *Shorea* Roxburgh ex Gaertner de Thaïlande) ont été préparés afin de déterminer les microinclusions qu'ils renferment. Cela a permis de se rendre compte qu'ils peuvent aussi contenir des microinclusions identiques à celles des ambres médio-crétacés de France. Les ambres éocènes et la résine de *Shorea* se sont montrés totalement vierges de ces inclusions. Les résines d'*Araucaria* et *Pinus* ont seulement livré quelques microinclusions, principalement sphériques et vacuolaires ou de type A. Elles ont été trouvées dans les parties sombres de ces deux résines tandis que les parties claires en sont totalement dépourvues. L'ambre translucide du Liban n'a livré que peu de microinclusions tandis que l'ambre sombre du Liban s'est révélé être très riche en matière organique en décomposition. L'ambre du Crétacé inférieur d'Espagne est le plus similaire aux ambres médio-crétacés français. L'ambre rouge d'Espagne est très riche en microinclusions de type A. L'ambre marron d'Espagne est, au niveau de sa microtexture, très proche de l'ambre laiteux de France, contenant un très grand nombre de microinclusions de type B (toujours orientées dans le flux de la résine).

Notion de pseudoprotistes - L'ambre, souvent présenté comme un laggerstätten (Néraudeau 2005), est un milieu réputé pour ces fossiles exceptionnels. Cependant, les légères différences entre deux résines apportent parfois de grandes différences dans le potentiel de préservation des organismes (Foissner et al. 1999). Certains arthropodes retrouvés dans les ambres français montrent qu'ils n'ont pas été parfaitement préservés. Certains de ces fossiles peuvent être attribués à des cadavres ayant séjourné sur le sol un certain temps, du mycélium étant développé à leur surface. Dans ces cas précis, la dégradation des fossiles a sans doute eu lieu entre la mort de l'organisme et son piégeage dans la résine. D'autres ne présentent pas ces caractéristiques, mais sont aussi dégradés. Malgré leurs propriétés de fossilisation, les ambres médio-crétacés français ne semblent donc pas le milieu idéal de préservation pour des organismes aussi délicats que des ciliés ou des euglènes. Même si la découverte d'un ou deux spécimens isolés reste très possible, trouver dans ces ambres des milliers voire des millions de protozoaires est donc très improbable. De plus, toutes ces microinclusions possèdent des gammes de variation de forme et de taille peu compatibles avec une population naturelle mono- ou oligospécifique de protistes.

Si les microinclusions des ambres médio-crétacés de France ne sont pas des protozoaires, quelles peuvent être alors leurs origines ? Ces pseudoprotistes (nom qui sera maintenant donné à ce type de microinclusions) peuvent avoir été produites de différentes manières. Premièrement, ils peuvent avoir étés sécrétés par les plantes en même temps que la résine. Cette hypothèse permet d'expliquer pourquoi ces pseudoprotistes sont si abondants dans certains morceaux d'ambre, mais aussi leurs variations de taille et de forme. Les résines les plus visqueuses auraient permis de préserver des pseudoprotistes sphériques tandis que les plus fluides les auraient déformé en même qu'elles fluaient. L'observation de résines actuelles de conifères a permis de se rendre compte que des pseudoprotistes existent effectivement dans les résines actuelles, mais qu'ils ne sont très abondants que dans les ambres médio-crétacés français. Cette différence peut provenir de l'origine botanique des ambres français (sans doute sécrété par des plantes sans réels équivalents actuels comme les Cheirolepidiaceae). Deuxièmement, les différents processus qui ont amené à la formation de l'ambre ne sont pas complètement connus. L'ambre dérive de la polymérisation des composants d'une résine végétale, mais les différents effets de celle-ci sur les inclusions n'ont jamais été étudiés en détail. Il est possible que certaines d'entre elles aient pu produire des pseudoprotistes. Enfin, la dernière hypothèse correspond à une origine diagénétique de ces pseudoprotistes. Lors de l'enfouissement de l'ambre à différentes profondeurs, certaines réactions ont pu se produire

dans l'ambre et ainsi créer ces microinclusions. Mais, dans ce cas, comment expliquer la présence, dans une même couche sédimentaire, voire dans le même morceau d'ambre, des microtextures et des pseudoprotistes totalement différents ?

Si pour le moment, elles n'apportent que peu d'informations à propos de la formation de l'ambre ou de l'écologie de la forêt ayant produit cet ambre, l'introduction de la notion de pseudoprotistes peut avoir de l'importance pour la compréhension de certains fossiles déjà décrits. Plusieurs auteurs ont mentionné des protistes dans divers ambres, mais les illustrations qu'ils ont fournies laissent penser qu'il pourrait s'agir de pseudoprotistes. Kedves et Párdutz (2002) ont décrit comme des protozoaires d'un ambre hongrois des formes qui rappellent les pseudoprotistes de l'ambre laiteux de France. Ascaso et al. (2003, 2005), Wierzchos et Ascaso (2007) et Martín-González et al. (2008) ont décrit un microassemblage composé de divers protistes (genres *Chlamydomonas*, *Colpoda*, *Prorodon*, *Euglena*, *Paramecium*, *Phacus* Dujardin 1841) dans l'ambre médio-crétacé d'Espagne ressemblant eux aussi aux pseudoprotistes de l'ambre laiteux de France. Des inclusions très similaires ont aussi été mentionnées dans l'ambre oligo-miocène de la République dominicaine et dans l'ambre crétacé de Birmanie (Veiga-Crespo et al. 2007). Les diverses illustrations données par les auteurs et les observations faites dans l'ambre de France laissent penser que ces divers protistes pourraient ne pas être de réels protistes. D'autres auteurs du début des années 90 semblent eux aussi avoir décrit des pseudoprotistes comme, par exemple, les spécimens de *Closterium*, de *Monas* ou de *Cyrtolophosis* publiés par Waggoner (1994c).

L'ambre est principalement connu pour ses exceptionnelles qualités de préservation. La notion de pseudoprotistes n'exclut pas que des protistes de type amibes, ciliés, flagellés… puissent avoir été préservé dans l'ambre, mais une grande attention doit être portée aux microinclusions afin de ne pas confondre des pseudoprotistes et d'authentiques microorganismes.

2- Les microorganismes

Les pseudoprotistes dominent les assemblages de microinclusions des ambres médio-crétacés français. Néanmoins de véritables microorganismes ont pu être identifiés, parmi lesquels se trouvent des cyanobactéries, des bactéries, des algues vertes, des nématodes…

Dans les pages suivantes vont être décrits les différents microorganismes qui ont pu être identifiés. La présence de points d'interrogation à certains endroits indique qu'il existe encore

des doutes quant aux déterminations et que celles-ci sont susceptibles d’évoluer. Pour les eucaryotes, la classification la plus récente correspond à celle définie par Adl et al. (2005). La paléontologie étant une science d'abord descriptive et morphologique, beaucoup des critères taxonomiques des groupes de la classification de Adl et al. (2005) sont inaccessibles au paléontologue, et les différents groupes de cette classification, s’ils ont le mérite d'être monophylétiques (donc d'être le reflet d'une classification naturelle), ont l'inconvénient, pour le paléontologue, d'être lisibles plus comme l'addition des taxons qu'ils renferment que comme un groupe fondé sur une diagnose. C’est pourquoi un plan plus traditionnel a été adopté, reprenant de grands groupes connus comme les protistes végétaux, les protistes animaux et les champignons. À l’intérieur de ces grands groupes, la classification de Adl et al. (2005) a été suivie.

Les PROCARYOTES

Ont été regroupés ici tous les organismes procaryotes trouvés dans les ambres médio-crétacés français. Ils ont été classés selon un schéma traditionnel.

- Bactéries : coques, bacilles et bactéries filamenteuses

Classe Proteobacteria Woese et al., 1990
Sous-classe cf. Beta Stackebrandt et al., 1988
Ordre indéterminé
Famille indéterminée
Genre et espèce indéterminés
Figure IV-2

Matériel : Plusieurs dizaines de morceaux d'ambre. Certains spécimens ont été retrouvés en syninclusions avec des arthropodes et/ou d'autres microorganismes.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1, Cdl], Cénomanien inférieur, niveaux B1 [Aix B1] et B2 [Aix B2, Buz B2, Frs].

Description : Il s'agit de très petites inclusions de forme sphérique à ovoïde (Figure IV-2A-B). Elles ont un diamètre variant de 0,3 à 1,2, µm et possèdent souvent une coloration bleue à verte (Figure IV-2A). Ces microinclusions sont souvent retrouvées en petits amas (15 à 50 µm de diamètre) plus ou moins sphériques.
Discussion : Des microinclusions ressemblant à celles décrites ici sont très fréquentes dans nos ambres. La majeure partie d'entre elles ne représentent que des microinclusions non microbiennes. Seules quelques-unes correspondent à des bactéries de type coque ou bacille. Les amas qu'elles forment sous toujours plus ou moins sphériques. Elles possèdent toujours une coloration assez faible dans les teintes bleutées/vertes qui permettent de dire qu'il s'agit de bactéries. En l'absence d'analyses des sucres et autres substances qu'elles peuvent renfermer, il est impossible de préciser plus l'identification de ces organismes.

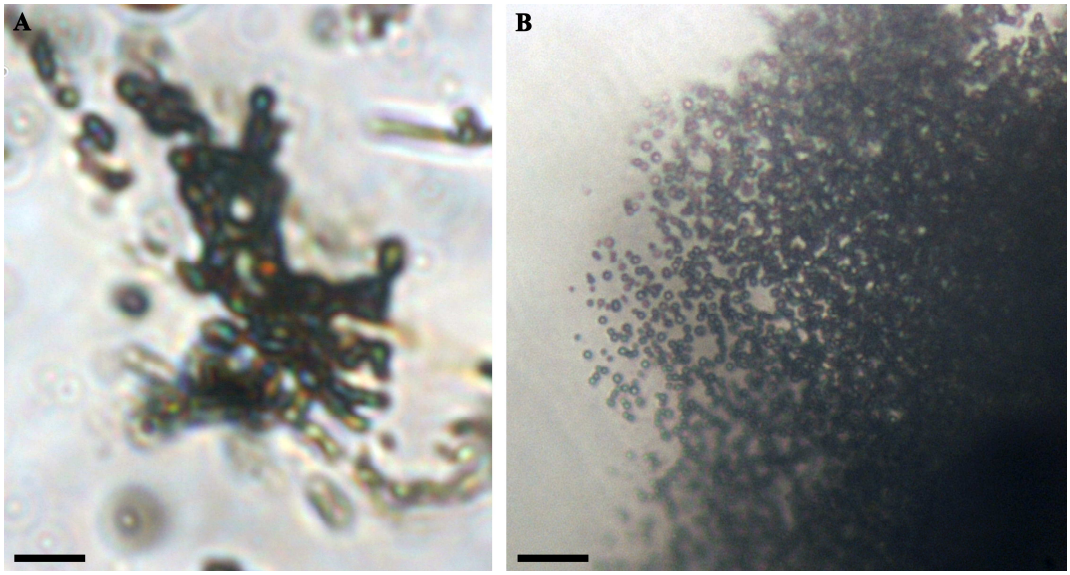

Figure IV-2 : Amas de bactéries indéterminées dans les ambres d'Archingeay-les Nouillers (A, Echelle : 5 µm) et de Fouras-Bois Vert (B, Echelle : 10 µm), Charente-Maritime.

Classe Proteobacteria Woese et al., 1990

Sous-classe cf. Beta Stackebrandt et al., 1988

Burkholderiales Garrity et al., 2006

Famille Comamonadaceae Willems et al., 1991

Genre *Leptotrichites* Schmidt, 2005

***Leptotrichites resinatus* Schmidt, 2005**

Figure IV-3

Matériel : Plusieurs dizaines d'échantillons (comme Fou1c).

Age et provenance : Cénomanien moyen [Fou].

Diagnose de l'espèce : Bactérie gainée, différenciée du genre actuel *Sphaerotilus* Kützing 1833 par une gaine plus épaisse et rugueuse et du genre actuel *Leptothrix* par l'absence de fer et de manganèse dans la gaine ; morphologiquement similaire aux spécimens à ramification de *Leptothrix discophora* (Schwers 1912) Spring et al. 1996, elle se différencie de cette espèce par le plus grand diamètre de ses cellules et de sa gaine (qui décroissent apicalement dans de rares cas).

Description : Macroscopiquement, les filaments gainés du gisement de Fourtou apparaissent de deux manières différentes. Le plus souvent, ils forment des zones noires plus ou moins continues autour de morceaux d'ambre de couleur rouge (Figure IV-3A). Plus rarement, ils

ont complètement remplacé l'ambre et forment des échantillons de couleur marron totalement opaques (Figure IV-3B). Les filaments gainés de Fourtou croissent depuis l'extérieur des morceaux (croissance centripète). Ces filaments sont formés d'une gaine (d'un diamètre de 6-7 µm) dans laquelle est enfermée une chaîne de cellules (Figure IV-3C). Celle-ci a un diamètre de 0,9 à 1,1 µm et les cellules qui le composent ont une longueur variant entre 1,5 et 1,7 µm (Figure IV-3D). La gaine a un aspect poussiéreux. Les filaments se ramifient régulièrement par de vraies ramifications. Aucune structure de type hétérocyste ou hormogonie n'a pu être observée.

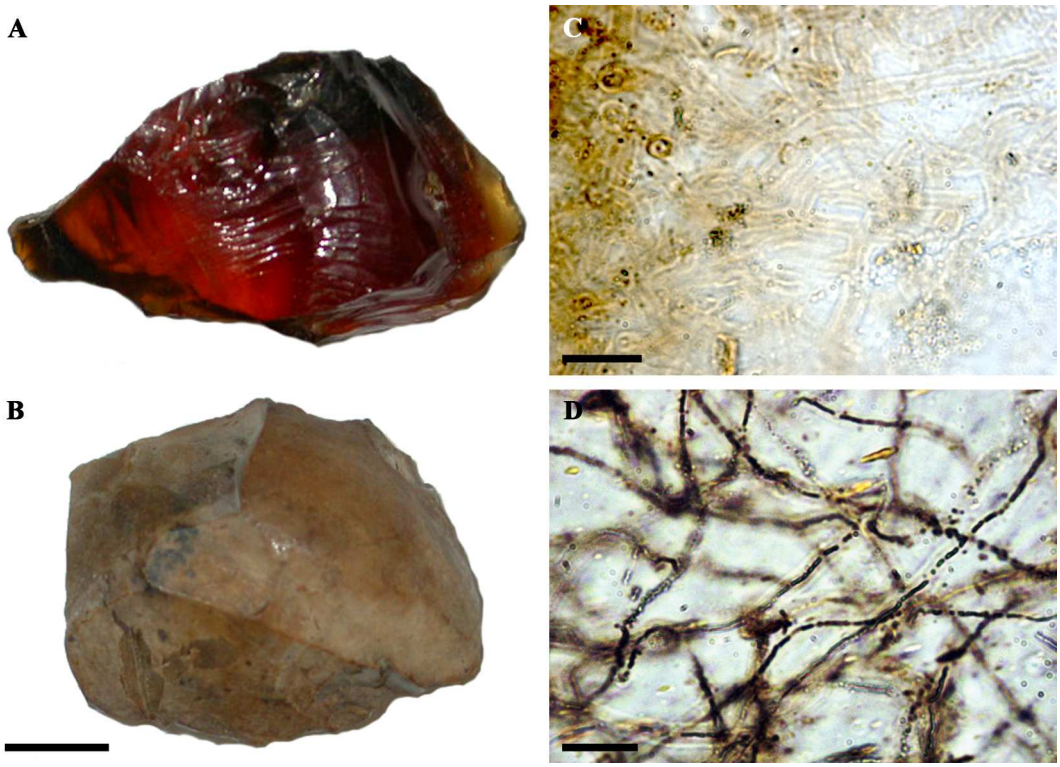

Figure IV-3 : Aspects macroscopique et microscopique de *Leptotrichites resinatus* dans l'ambre de Fourtou. A- Ambre rouge avec un liseré noir sur ces bords formé par *L. resinatus*. B- Ambre opaque totalement colonisé par *L. resinatus*. Échelles : 1 cm. C- Matte de *L. resinatus* avec gaines fantomatiques. Échelle : 30 µm. D- Filaments dont les chaînes de cellules ont été conservées. Échelle : 10 µm.

Discussion : La détermination de ces filaments gainés est compliquée par l'absence de critère anatomique réellement significatif. Sur la seule base morphologique, ils peuvent correspondre à des filaments cyanobactériens du genre *Colteronema* Copeland 1936 ou à des bactéries gainées de type *Sphaerotilus*, *Leptothrix*… Macroscopiquement ils ont un aspect rappelant ceux de la bactérie *L. resinatus* décrits par Schmidt dans Schmidt et Schäfer (2005).

Des mesures de concentration de phycocyanine ont été effectuées sur l'ambre de Fourtou[1]. Le cœur des échantillons a un signal plus fort en phycocyanine que les parties où ont été observés les filaments gainés. Le signal mesuré au niveau du cœur de l'ambre correspond à de l'autofluorescence. La décroissance de ce signal à certains endroits est due à la présence de filaments gainés. Aucun signal primaire en phycocyanine n'a été enregistré dans ces filaments. Ces derniers correspondent donc à des bactéries et non pas des cyanobactéries. Le diamètre des gaines observées à Fourtou est compatible avec celui de filaments de *L. resinatus* décrit par Schmidt et Schäfer (2005). Il est trop grand pour correspondre au diamètre de la gaine de *Sphaerotilus*. La présence de nombreuses gaines vides dans l'ambre de Fourtou est encore un indice pour dire qu'il s'agit bien de filaments de *L. resinatus*.

Classe Proteobacteria Woese et al., 1990
Sous-classe cf. Beta Stackebrandt et al., 1988
Ordre Burkholderiales Garrity et al., 2006
Famille Comamonadaceae Willems et al., 1991
Genre *Sphaerotilus* Kützing, 1833
***Sphaerotilus* sp.**
Figure IV-4

Matériel : Filaments préservés dans plusieurs morceaux d'ambre jaune (ex : Frs33j), dans le morceau d'ambre miel Rnd18M et dans plusieurs morceaux d'ambre rouge (Fou2c).
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Rnd], Cénomanien inférieur, niveau B2 [Frs], Cénomanien moyen [Fou].

Diagnose du genre : Filaments avec une gaine collante, souvent englués dans un délicat mucilage. Ramifications dichotomiques, rarement fausses. Cellules cylindriques de 1,2-2,5 x 2-10 µm. Cellules habituellement enveloppées dans une gaine dont le diamètre varie très peu. Gaine très fine et dépourvue d'encroûtement d'oxydes de fer ou de manganèse.

[1] Les mesures de concentration de phycocyanine ont été effectuées à l'aide d'une sonde TriOs développée par Brient et al. (2008) au sein du laboratoire ECOBIO (Université de Rennes 1). La sonde a été placée à 5 centimètres des échantillons. Des mesures ont été effectuées à la fois sur l'ambre pur ainsi que sur les cortex contenant des filaments gainés. Pour plus de renseignements : Girard et al. Accepté b.

Description : Seuls quelques rares filaments de cette bactérie ont pu être observés. À Fouras-Bois Vert, elle forme un cortex discontinu de couleur brune autour de morceaux d'ambre jaune. À Fourtou, les filaments sont mélangés à ceux de *L. resinatus* pour former des zones de couleur noire autour de certains morceaux de couleur rouge. Les filaments aux Renardières ont la particularité d'avoir de fines gouttelettes à leur surface leur donnant un aspect de « budding filaments » *sensu* Waggoner (1993). Les filaments, formés d'une gaine entourant une chaîne unisériée de cellules (Figure IV-4A-C), ont un diamètre compris entre 6 et 6,7 µm. Les cellules ont un diamètre variant de 0,9-1,1 µm pour une longueur de 1,5-1,7 µm. Quelques rares cas de chaînes de cellules dépassant de l'extrémité de leur gaine ont pu être observés. Les gaines ont un diamètre à peu près constant sur toute leur longueur. Seules les extrémités de gaines sont marquées par diverses constrictions à intervalle régulier qui donnent un aspect compartimenté aux filaments (Figure IV-4C-D). De plus, l'extrémité des gaines est arrondie (Figure IV-4D-E).

À noter que les cortex de l'ambre jaune de Fouras-Bois Vert sont composés à la fois de filaments comme ceux décrits précédemment et de filaments qui semblent légèrement dégradés, prenant alors l'aspect d'une feuille (Figure IV-4F-H).

Discussion : Ces filaments ressemblent énormément à ceux de *L. resinatus* décrits précédemment. Ils s'en distinguent par le fait qu'ils ont une gaine en moyenne plus petite. Des mesures de concentration de phycocyanine ont montré que les parties où sont préservés les filaments ont un signal en phycocyanine moins important que l'ambre lui-même. Il ne s'agit donc pas de filaments de cyanobactéries, mais plutôt de bactéries gainées. Les dimensions des filaments (diamètre de la gaine, diamètre des chaînes de cellules et longueur des cellules) les rapprochent de trois genres actuels et fossiles : *Leptothrix, Leptotrichites* et *Sphaerotilus*. Les filaments décrits ici montrent des constrictions et des extrémités arrondies que ne possèdent pas les filaments de *Leptothrix* et de *Leptotrichites*. Ces deux caractéristiques sont par contre très fréquentes chez les filaments de *Sphaerotilus*, ce qui permet de dire que les filaments fossiles décrits ici appartiennent à ce genre. Il faut néanmoins préciser qu'ils se distinguent des filaments modernes de *Sphaerotilus* par le fait qu'ils possèdent une gaine légèrement plus épaisse (6-6,7 µm contre 1-4 µm) et un diamètre des chaînes de cellules légèrement plus petit (0,9-1,1 µm contre 1,2-2,5 µm). Les filaments de Fouras-Bois Vert montrent à la fois une morphologie de type filament et une morphologie de type « feuille ». Pringsheim (1949) illustra des filaments de *S. discophorus* ayant une même morphologie en « feuille ». Néanmoins, *S. discophorus* possède une gaine beaucoup plus large que celle du fossile décrit ici (10 à 20 µm de diamètre).

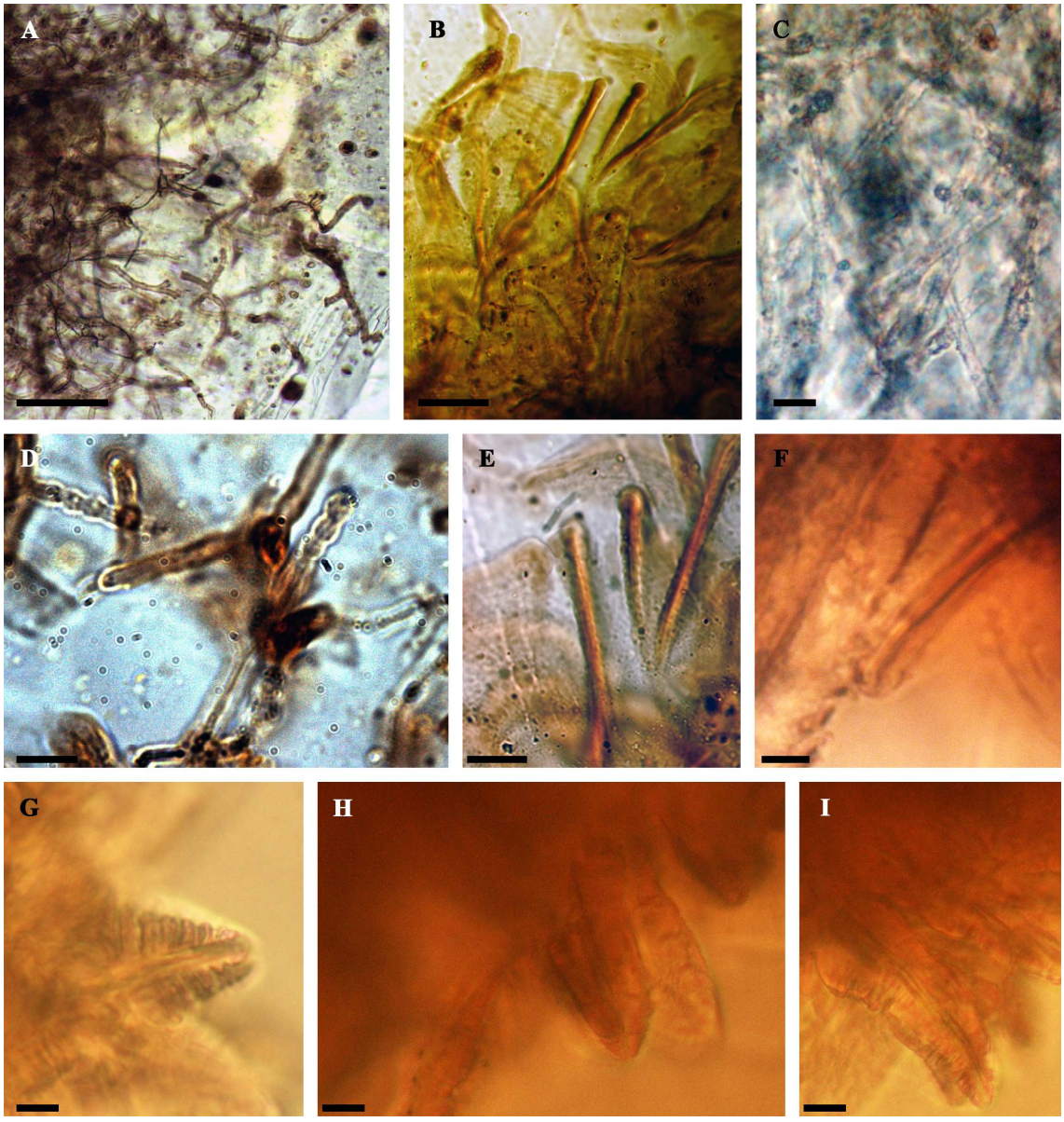

Figure IV-4 : *Sphaerotilus* sp. A,B,C- Matte de filaments (A-B = [Fou] et C = [Rnd]). Échelle : 100, 50 et 20 µm respectivement. D,E,F- Extrémités arrondies avec constrictions [Fou]. Échelle : 20 µm. E- Extrémité arrondie avec constrictions [Frs]. Échelle : 5 µm. G,H,I- Aspect en « feuille » des filaments de *Sphaerotilus* [Frs]. Échelle : 5 µm.

- Actinomycètes

Les actinomycètes font partie des microorganismes les plus fréquents dans les ambres médio-crétacés français. Seuls les gisements de Puy-Puy, de l'île d'Oléron (Charente-Maritime) et du Brion (Maine-et-Loire) n'en ont pas livré. La fragmentation des filaments retrouvés, ainsi que le manque de données sur leurs structures reproductives, n'ont souvent pas permis leur identification (Fig. IV-5).

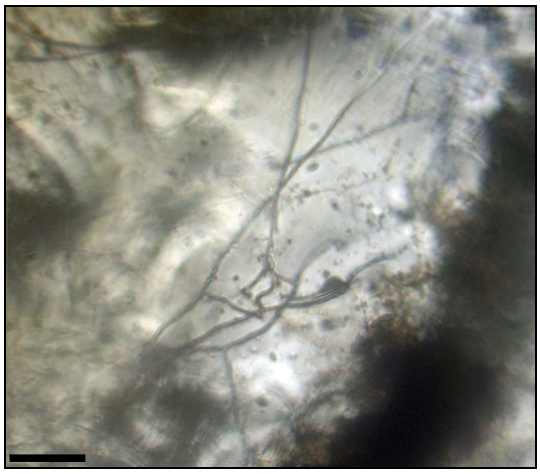

Figure IV-5 : Filaments d'actinomycète indéterminés [Arc A1]. Échelle : 5µm.

Classe Actinobacteria Stackebrandt et al., 1997

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-6

Matériel : Plusieurs dizaines de morceaux d'ambre (ex : Sal1c et Sal2c).
Age et provenance : Cénomanien moyen [Ban, Sal].

Description : Macroscopiquement, ces filaments forment des zones opaques très caractéristiques, de couleur marron à noire, sur la périphérie de certains morceaux d'ambre de couleur rouge (Figure IV-6A). Ils peuvent aussi avoir complètement colonisé certains morceaux d'ambre, leur donnant alors un aspect opaque et une couleur marron (Figure IV-6A). Microscopiquement, ces zones correspondent à des mattes de filaments (Figure IV-6B). Ces derniers, d'un diamètre de 1-1,35 µm, sont ramifiés de manière importante et irrégulière (Figure IV-6C) et sont composés de cellules longues de 1,2-1,8 µm. Ils se fragmentent parfois en plus petites parties bacilloïdes (Figure IV-6E). Aucun sporange ou spore n'a pu être observé.

À noter que les filaments des ambres de Salignac et de Banon sont souvent étirés dans le sens du fluage de l'ambre et que certaines parties des hyphes dessinent des zigzags (Figure IV-6D). Aucun signal positif en phycocyanine n'a pu être détecté.

Discussion : Peu de caractères diagnostiques sont disponibles pour discuter des affinités de ces filaments : aucune structure de reproduction n'a pu être observée, les substances que ces organismes ont produites de leur vivant ne sont pas connues.

Le diamètre des filaments et leur aspect très ramifié rapprochent ces organismes de différents groupes d'actinomycètes définis par Holt et al. (2000). Trois genres du groupe 22 (les Actinomycètes nocardioformes) possèdent des caractéristiques proches de ces filaments fossiles. Le genre *Nocardia* Trevisan 1889 possède des filaments qui peuvent être extrêmement ramifiés et dont le diamètre correspond à celui mesuré sur les fossiles (0,5–1,2 µm). Les filaments de *Nocardia* se fragmentent souvent *in situ* en plus petits éléments de forme ovoïde comme cela a pu être parfois observé dans les préparations. *Actinopolyspora* Gochnauer et al. 1975 possède une hyphe dont le diamètre est aussi compatible avec celui des filaments fossiles décrits ici (0,4-2 µm). Les filaments de ce genre sont caractérisés par une fragmentation en éléments ovoïdes et par une ramification des filaments plus faibles que pour le genre *Nocardia* et les filaments de Salignac et de Banon. Le genre *Pseudonocardia* Henssen 1957 possède des hyphes très souvent segmentées et une hyphe végétative portant des spores. Ils ont en commun avec les fossiles de l'ambre le fait de produire des hyphes pouvant pousser en zigzag. Les genres *Actinoplanes* Couch 1950, *Ampullariella* Couch 1964 et *Catellatospora* Asano et Kawamoto 1986 (Groupe 24 : Actinoplanes) ont des caractéristiques proches des filaments des ambres de Salignac et de Banon. *Actinoplanes* a néanmoins des filaments plus petits et qui ne se fragmentent pas, comme *Catellatospora*. *Ampullariella* possède une hyphe septée que n'ont pas les filaments fossiles. Enfin, un genre du groupe 29 (autres genres), *Saccharothrix* Labeda et al. 1984, possède une caractéristique qui le rapproche des fossiles. Il produit en effet des hyphes qui peuvent prendre la forme de zigzag.

L'absence de caractères diagnostiques comme les structures de reproduction ne permet donc pas une réelle identification des filaments décrit ici. Le diamètre de leurs hyphes et leur forme en zigzag semblent indiquer plutôt une relation avec les genres *Pseudonocardia* et *Saccharothrix*. En l'absence de détermination, ces actinomycètes sont désignés comme « Actinomycètes de Salignac », car ils sont principalement retrouvés dans l'ambre de ce gisement.

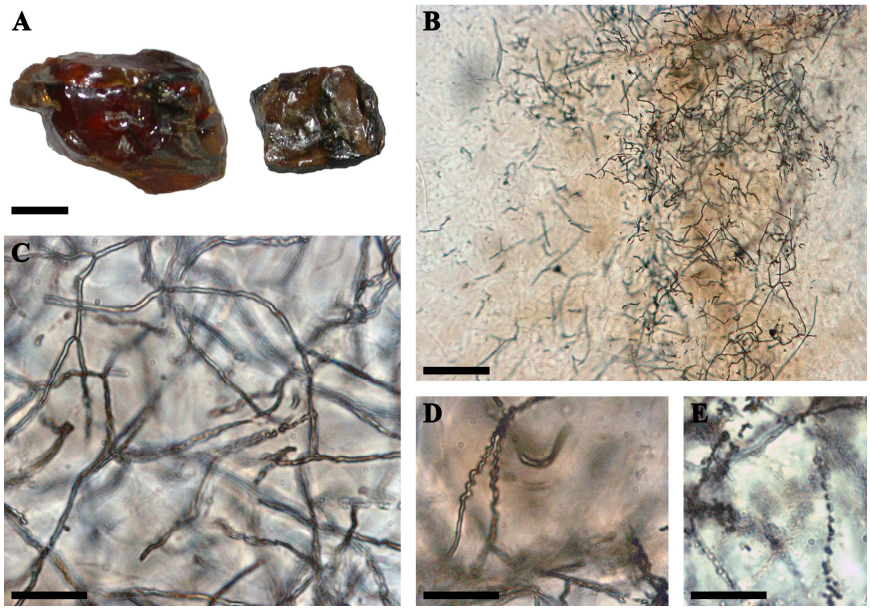

Figure IV-6 : Les différents aspects des filaments d'Actinomycètes de l'ambre de Salignac et de Banon (Alpes-de-Haute-Provence). A- Aspect macroscopique ; à gauche : morceau d'ambre rouge avec, en périphérie, des zones noires contenant les filaments d'Actinomycètes ; à droite : morceau totalement colonisé par les filaments et devenu marron et opaque. Échelle : 0,5 cm. B- Matte de filaments. Échelle : 50 µm. C- Détail des filaments montrant des ramifications. Échelle : 10 µm. D- Morphologie en zigzags. Échelle : 10 µm. E- Fragmentation des filaments en éléments ovoïdes. Échelle : 10 µm.

Classe Actinobacteria Stackebrandt et al. 1997

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-7

Matériel : Plusieurs dizaines de colonies dans divers types d'ambre, certaines associées avec des macroinclusions et/ou d'autres microinclusions (ex : Arc115 et Cdl2c).

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1, Cdl, Rnd], Cénomanien inférieur, niveaux B1 [Aix B1] et B2 [Aix B2, Buz B2, Frs].

Description : Ces inclusions se présentent sous la forme de petits amas de filaments (Fig. IV-7A-B). Les plus grands amas ont un diamètre de 10-15 µm, mais certains peuvent atteindre plusieurs dizaines de micromètres de diamètre. Dans l'ambre jaune (surtout ceux de Fouras-Bois Vert et de Cadeuil), ces amas se rejoignent et forment un fin cortex autour des morceaux

d'ambre (Fig. IV-7C). Dans plusieurs morceaux, les amas de filaments semblent être alignés (Fig. IV-7A). Les filaments ont un diamètre d'environ 1 µm et se ramifient régulièrement de manière dichotomique. Aucun sporange ou spore n'a pu être trouvé associé à ces amas de filaments.

Discussion : La taille des filaments, la taille et la structuration des amas, permettent de dire qu'il s'agit de filaments d'actinomycètes. La structuration des amas indique que ces filaments ont grandi dans la résine pendant un certains temps. L'absence de toute autre caractéristique diagnostique ne permet pas de préciser plus la systématique de ces inclusions. Ces actinomycètes sont désignés comme « Actinomycètes de type A ».

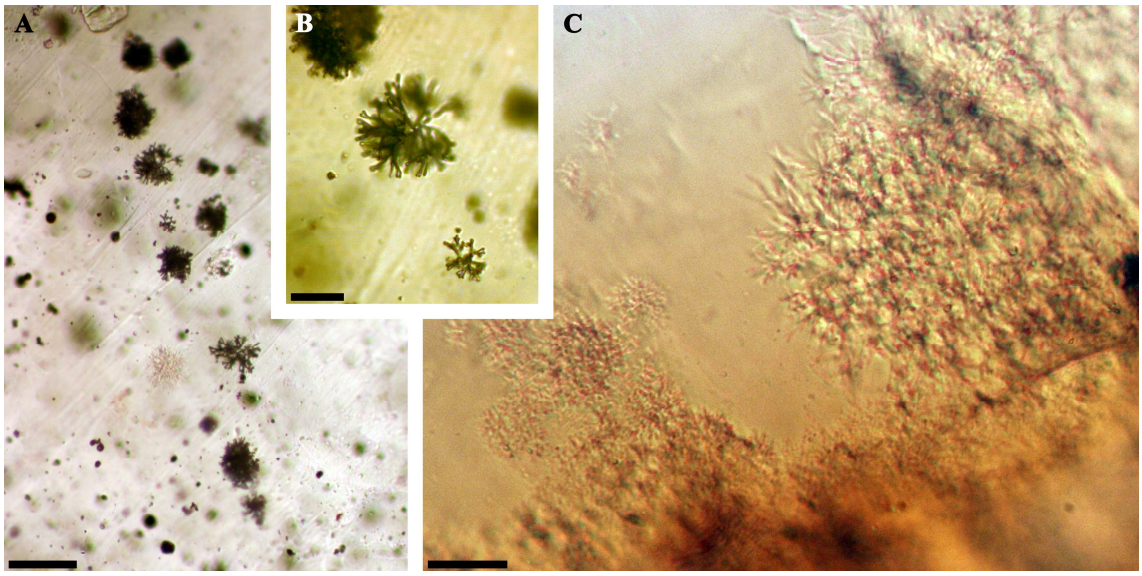

Figure IV-7 : Actinomycètes de type A. A- Alignement de différents amas d'Actinomycètes de type A [Arc A1]. Échelle : 30 µm. B- détail d'un des amas [Arc A1]. Échelle : 10 µm. C- Actinomycètes de type A produisant de fins cortex autour de certains morceaux d'ambre jaune [Frs]. Échelle : 30 µm.

Classe Actinobacteria Stackebrandt et al., 1997

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-8

Matériel : Quelques amas de ce type de filaments dans quelques morceaux d'ambre, certains associés à des macroinclusions et/ou d'autres microinclusions (ex : Arc115).

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Ces inclusions se présentent sous la forme de petits amas de filaments, d'un diamètre variant entre 15-20 et 80-100 µm (Fig. IV-8A-B). Chaque filament a un diamètre d'environ 0,8-1 µm (Fig. IV-8B-D). Les filaments se ramifient régulièrement de manière dichotomique et perpendiculaire (Fig. IV-8C-D). Aucun sporange n'a pu être trouvé associé à ces amas de filaments, mais quelques arthrospores en chaîne ont été observées (Fig. IV-8E). Celles-ci ont un diamètre à peu près équivalent à celui des filaments (c'est-à-dire 1 µm) et ont une longueur de 3-3,5 µm.

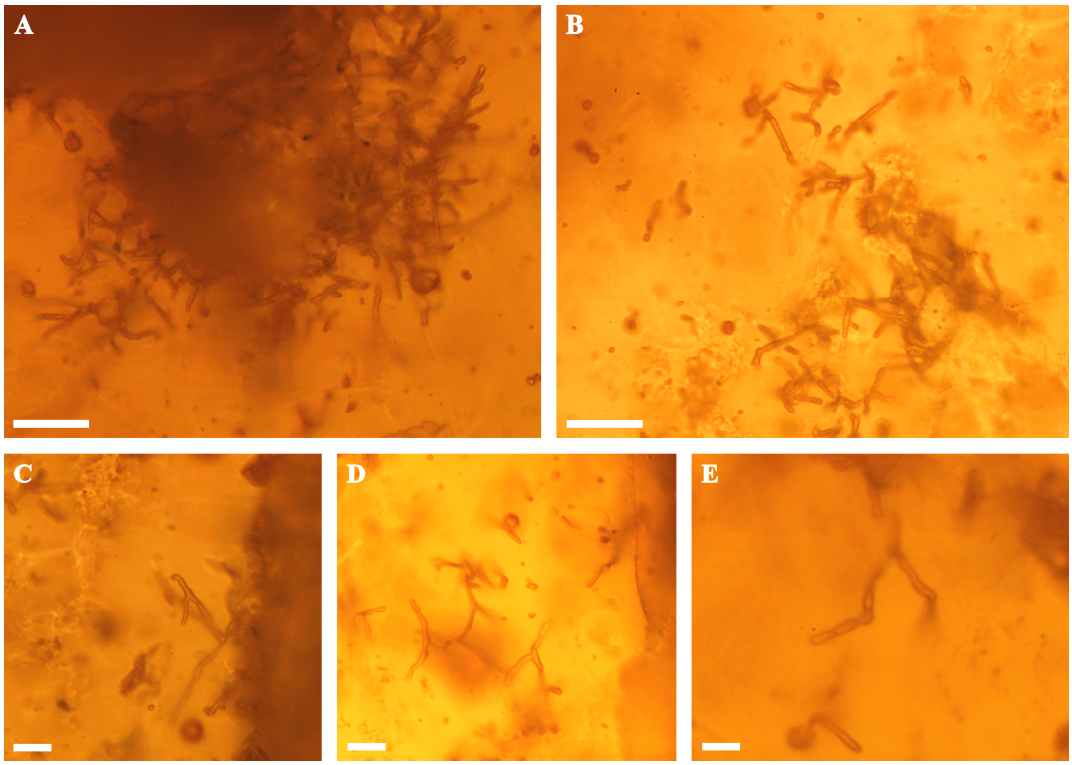

Figure IV-8 : Actinomycètes de type B [Arc A1]. A- Amas de filaments. Échelle : 20 µm. B- Détail des filaments. Échelle : 20 µm. C-D- Ramification perpendiculaire des filaments. Échelle : 10 µm. E- Arthrospores. Échelle : 5 µm.

Discussion : Tout comme pour les actinomycètes de type A, la taille des filaments, la taille et la structuration des amas, permettent de dire qu'il s'agit de filaments d'actinomycètes. La manière dont se présentent les hyphes indique qu'elles ont grandi à l'intérieur de l'ambre et qu'il s'agit donc probablement d'hyphes du substrat. La présence d'arthrospores développés sur ces hyphes permet de restreindre le nombre de genres auxquels ces filaments peuvent appartenir. Seuls quelques genres du groupe 22 (Actinomycètes nodiocardioformes ; Holt et al. 2000) présentent cette caractéristique. Parmi ces derniers, le genre *Pseudonocardia* se

différencie des filaments d'actinomycètes décrits ici par le fait que la formation de filaments souvent en zigzags. *Amycolata* Lechevalier et al. 1986 est caractérisé par une gaine de protection autour de son mycélium au contraire des actinomycètes d'Archingeay-les Nouillers. Celle-ci pourrait ne pas avoir été préservée, mais, statistiquement, ses restes auraient dû être observés sur quelques fragments de filaments. Le genre *Saccharopolyspora* Lacey et Goodfellow 1975 se distingue des fossiles décrits ici par la présence de spores portant souvent des poils. Le genre *Actinokineospora* Hasegawa et al. 1988 possède une hyphe plus petite que celle des fossiles d'Archingeay-les Nouillers (environ 0,5 µm de diamètre). Les genres *Amycolatopsis* Lechevalier et al. 1986 et *Pseudoamycolata* Akimov et al. 1989 semblent être les genres les plus proches de ce dernier. Ils présentent une hyphe du substrat (non protégée par une gaine) dont le diamètre est de 0,5-2 µm et pouvant porter des arthrospores lisses.

Ne pouvant être déterminés plus précisément, ces filaments sont désignés comme « Actinomycètes de type B ».

Classe Actinobacteria Stackebrandt et al., 1997

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Matériel : Hyphes préservées dans de nombreux morceaux d'ambre (ex : Aix14L)

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1, Cdl, Rnd], Cénomanien inférieur, niveau B2 [Aix B2, Buz B2, Frs], Cénomanien moyen [Ban, Bri]

Description : Ces filaments ont un diamètre de 0,3-0,6 µm et ont pour particularité de ne pas être ramifiés. Aucune structure de reproduction n'a pu être observée. Les filaments sont peu ou pas fragmentés.

Discussion : Ces filaments correspondent à des organismes procaryotes. Leur abondance et leur diamètre indiquent qu'il s'agit de bactéries. En l'absence de données physico-chimiques et de structures de reproduction, il est difficile de classer ces organismes. Seules leur abondance et la régularité des filaments permettent de supposer qu'il s'agisse d'actinomycètes. Ces filaments sont désignés comme « Actinomycètes de type C ».

Classe Actinobacteria Stackebrandt et al. 1997

Sous-classe Actinobacteridae Stackebrandt et al. 1997

Ordre Actinomycetales Buchanan 1917

Famille Pseudonocardiaceae Embley et al. 1989

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-9

Matériel : Quelques filaments préservés dans un morceau d'ambre (préparation Arc60) associé à plusieurs arthropodes, des spicules d'éponges, des diatomées et des kystes d'amibes testées.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1]

Description : Le diamètre des filaments est de 0,8-2 µm (Fig. IV-9A). L'hyphe végétative est assez courte et se fragmente en éléments coccoïdes (Fig. IV-9B). Quelques spores lui sont associées (Fig. IV-9C). Ces dernières peuvent mesurer entre 1,4 et 2,8 µm de long et ont un diamètre d'environ 1-1,1 µm. Les hyphes aériennes sont plus longues et plus rares que les hyphes végétatives. Elles sont peu ramifiées et portent des chaînes d'arthrospores à leur extrémité (Fig. IV-9A). Ces chaînes peuvent compter jusqu'à une dizaine de spores.

Discussion : Le diamètre des hyphes et leur structuration indique qu'il s'agit de filaments d'actinomycètes. De nombreux genres présentent les caractères des filaments fossiles décrits ici. Des actinomycètes des groupes 22 (Actinomycètes nodiocardioformes), 25 (Streptomycètes et genres proches), 26 (Maduromycètes), 27 (Thermonospora et genres proches) et 29 (autres actinomycètes) ont des hyphes aériennes portant des chaînes d'arthrospores (Holt et al. 2000).

Saccharothrix (groupe 29) et *Pseudonocardia* (groupe 22) ont souvent des hyphes en zigzag qui n'ont pas été observées sur le spécimen d'Archingeay-les Nouillers. *Glycomyces* Labeda et al. 1985 (groupe 29) présente une hyphe végétative non fragmentée et *Nodiocardiopsis* Meyer 1976 (groupe 27) une hyphe aérienne totalement fragmentée en arthrospores. *Amycolata* (groupe 22) et *Kitasatosporia* Ōmura et al. 1983 (groupe 29) présente de très longues chaînes de spores sur ses hyphes aériennes tandis *Actinobispora* Jiang et al. 1991 (groupe 22) présente des spores par paires et *Saccharomonospora* Nonomura et Ohara 1971 (groupe 22) des spores isolés. Le genre *Streptomyces* (groupe 25) possède une hyphe de même diamètre que celui du fossile de l'ambre d'Archingeay-les Nouillers, mais, chez beaucoup d'espèces, les chaînes d'arthrospores forment des spirales.

Quelques autres genres d'actinomycètes sont proches des filaments fossiles décrits ici. Ils proviennent tous du groupe 22. *Nocardia* a une hyphe légèrement plus petite que celle du fossile décrit ici (0,5-1,2 µm). La présence d'hyphe aérienne bien ramifiée différencie ce dernier du genre *Nocardioides* Prauser 1976. Deux genres restent très proches et indifférenciables des filaments fossiles décrits. *Amycolatopsis* et *Pseudoamycolata* possèdent une hyphe dont le diamètre est compris entre 0,5 et 2 µm et des chaînes d'arthroposores ni trop longues, ni trop courtes sur leur hyphe aérienne. En se fondant sur ces similitudes, le spécimen fossile est placé dans la même famille que ces deux genres, c'est-à-dire les Pseudonocardiaceae. Il faut qu'en même noter que de fortes similitudes existent avec le genre *Streptomyces*.

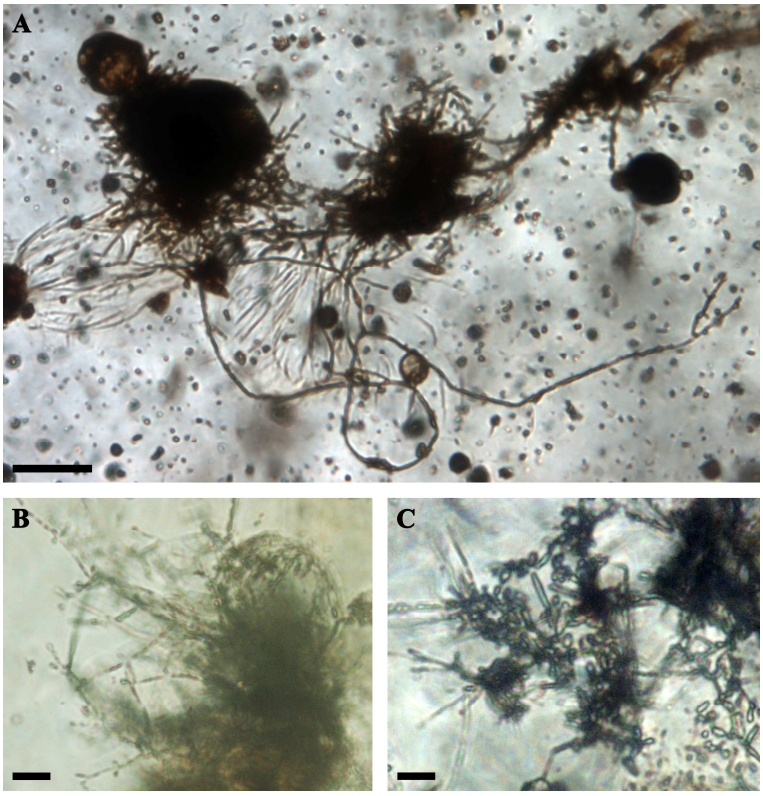

Figure IV-9 : Actinomycètes proches des genres *Amycolatopsis* et *Pseudoamycolata* [Arc A1].
A- Hyphe végétative et aérienne associées, chaînes d'arthrospores à l'extrémité de l'hyphe aérienne (en bas à droite). Échelle : 30 µm. B- Hyphe végétative en cours de fragmentation. Échelle : 10 µm. C- spores de l'hyphe végétative. Échelle : 10 µm.

- Cyanobactéries

Classe Cyanophyceae Bennett et Murray, 1889

Sous-classe Hormogonophycideae Guarrera et Echenique, 1998

Ordre Stigonematales

Famille Capsosiraceae (Borzi) Geitler, 1925

Genre *Palaeocolteronema* Breton et Tostain, 2005

***Palaeocolteronema cenomanensis* Breton et Tostain, 2005**

Figures IV-10, IV-11

Matériel : Plusieurs dizaines de morceaux d'ambre (Eco1 et Arc1c).

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1, Cdl, Rnd, Puy], Cénomanien inférieur, niveau A2 [Arc A2, Buz A2], B1 [Aix B1] et B2 [Aix B2, Buz B2, Frs], Cénomanien moyen [Eco].

Diagnose : Trichome unisérié de cellules mesurant de 1,5 à 2,5 μm de diamètre. Trichome non atténué à l'extrémité ; trichomes droits à tortueux. cellules une à deux fois plus longues que larges. Cellule apicale arrondie. Ramifications vraies, souvent dichotomiques. Hormogonies latérales, en flammes, mesurant 5-6 x 3-3,5 μm, portées par un court pédoncule. Trichome inséré dans une gaine transparente, cylindrique qui présente souvent deux couches concentriques, la couche externe étant plus mince. Extrémités de la gaine arrondies. Diamètre de la gaine : 8 à 11 μm. Filaments formant un feutrage dense de 1 à 2 mm d'épaisseur totale.

Description : Macroscopiquement, les populations de cette cyanobactérie filamenteuse peuvent prendre différents aspects dans les gisements de Charentes (Figure IV-10). La plupart du temps, elles forment un cortex très fracturé de 2 à 10 mm d'épaisseur, de couleur jaunâtre à grisâtre, autour de morceaux aplatis d'ambre rouge. Dans le gisement d'Archingeay-les Nouillers, ce type d'ambre est relativement abondant (10%) ; il est plus rare dans les autres gisements. À Cadeuil, il ne représente que 5% de l'ambre trouvé et seulement 2% à Fouras-Bois Vert. À l'île d'Aix et aux Renardières, il est aussi présent, mais à l'état de traces (moins de 1% des morceaux d'ambre récoltés). Il n'a jamais été trouvé dans les gisements de la Buzinie, de Puy-Puy ou de l'île d'Oléron. *P. cenomanensis* peut aussi avoir été préservée dans tous les gisements de Charentes (exception faite des trois derniers gisements cités) autour de certains morceaux d'ambre laiteux, sous la forme d'un fin cortex périphérique (1-2 mm d'épaisseur). *P. cenomanensis* est très commune dans le gisement de la Buzinie où plus de 41% de morceaux d'ambre récoltés possèdent un cortex blanchâtre non craquelé de 1 à 1,5 cm d'épaisseur composé uniquement de filaments de cette cyanobactérie. La carrière de Puy-Puy et le gisement de l'île d'Oléron, bien qu'ayant livré très peu d'ambre, sont riches en *P. cenomanensis*. En effet, la plus grande partie des échantillons de ces deux localités a livré des filaments de la cyanobactérie.

À Ecommoy, *P. cenomanensis* forme un cortex orangé à grisâtre de quelques millimètres d'épaisseur autour de certains morceaux d'ambre orangé.

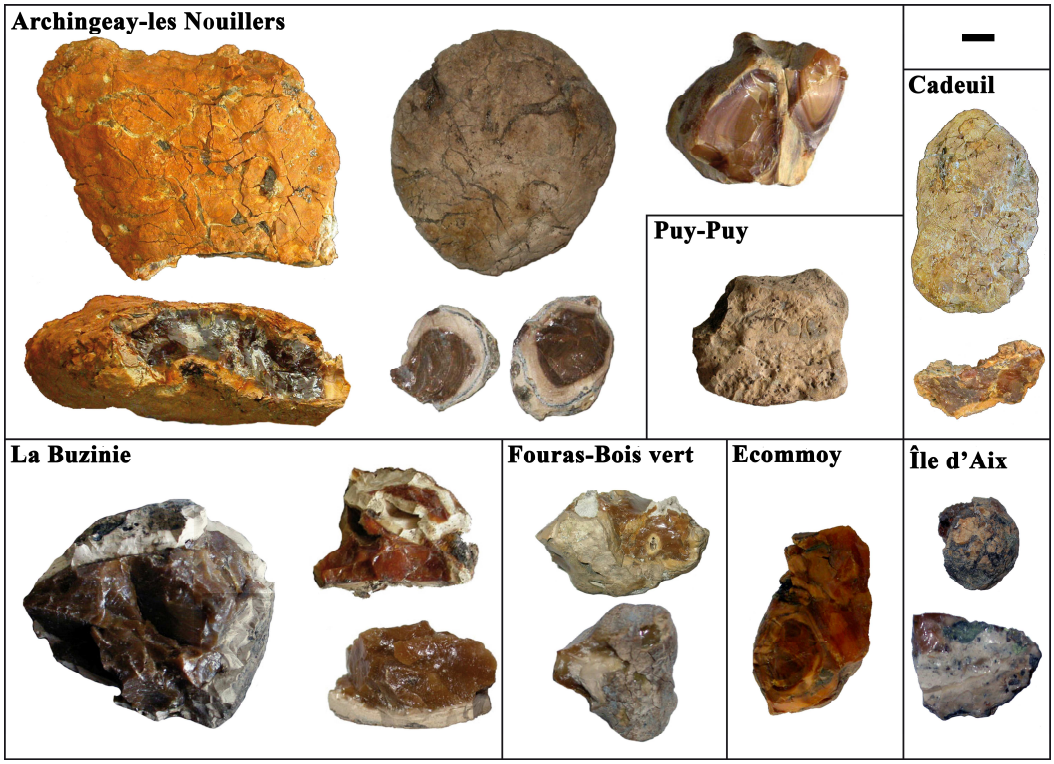

Figure IV-10 : Les différents aspects macroscopiques que prennent les mattes de *Palaeocolteronema cenomanensis*. Dans chacun des gisements, les filaments de *P. cenomanensis* forment un cortex plus ou moins épais autour des morceaux d'ambre. Échelle : 1 cm.

Microscopiquement, que ce soit dans les gisements de Charentes ou à Ecommoy, les filaments de *P. cenomanensis* semblent grandir depuis l'extérieur des morceaux d'ambre vers l'intérieur (croissance centripète).

À Ecommoy, les filaments ont une gaine très translucide. Ils sont formés d'un trichome unisérié de 1,5 à 2,5 µm de diamètre, les cellules le formant étant une à deux fois plus longues que larges. Le trichome est entouré d'une gaine (de 8 à 11 µm de diamètre) formée de deux couches concentriques (la couche extérieure étant la plus mince ; Figure IV-11B-E). Des structures de type hormogonies latérales (portées par un court pédoncule) sont parfois observées sur certains filaments (Figure 13 dans Breton et Tostain 2005).

En Charentes, les filaments de *P. cenomanensis* ont la même organisation. Seules quelques petites différences ont pu être mises en évidence. La gaine de *P. cenomanensis* a un diamètre variant entre 4 et 12 µm. À Fouras-Bois Vert, elle a un diamètre compris entre 8,5 et 12 µm tandis que, dans les autres gisements, son diamètre varie entre 4 et 8,5 µm. Aucune structure de type hormogonie n'a été observée. La gaine de *P. cenomanensis* est souvent moins bien préservée dans les gisements charentais que dans celui d'Ecommoy. Elle a un aspect plus

« poussiéreux ». Les cellules composant les filaments ont un diamètre variant entre 0,9 et 1,8 µm et une longueur comprise entre 1,2 et 2,3 µm. Dans quelques rares cas, les cellules atteignent des longueurs de 2,5-3,5 µm. Une seule petite différence a pu être mise en évidence entre tous les gisements des Charentes. Fouras-Bois Vert a livré des trichomes dont le diamètre est compris entre 1,4 et 1,8 µm tandis que, dans les autres localités, ils ont un diamètre de 0,9-1,2 µm. Aucune variation significative de la longueur des cellules n'a pu être montrée.

Dans tous les gisements (Charentes et Ecommoy), des chaînes de cellules (plus ou moins longues) ont régulièrement perforé la gaine au niveau de l'extrémité des filaments (Figure IV-11F). Des cellules sans gaine ont aussi souvent été observées au cœur des cortex. Les gaines semblent plus présentes au niveau de l'interface cortex-ambre pur. À Ecommoy, comme en Charentes, les filaments de *P. cenomanensis* ont toujours montré des ramifications vraies (Figure IV-11A-D).

À noter que les filaments sont souvent recouverts de petites bulles leur donnant un aspect de « budding filaments » comme décrit par Waggoner (1993) (Figure IV-11F-G).

Discussion : Les caractéristiques anatomiques des filaments de *P. cenomanensis* sont des indices assez faibles pour classer correctement ce fossile. À Ecommoy, la présence à la fois de cellules empilées, de ramifications vraies et d'hormogonies latérales (comme indiqué par Breton et Tostain (2005) et confirmé par mes observations) permettent raisonnablement de penser qu'il s'agit d'une Stigonematales. Les ramifications dichotomiques de ce fossile en font un fossile de la famille des Capsosiraceae (Breton et Tostain 2005).

En revanche, la détermination est plus délicate pour les gisements charentais. L'absence d'hormogonies latérales fait que ces filaments gainées peuvent être aussi bien attribués à une cyanobactérie de type Stigonématales qu'à une bactérie gainée (comme *Clonothrix* Roze 1896, *Crenothrix* Cohn 1870, *Lieskeella* Perfiliev 1926…). En effet, Schmidt et Schäfer (2005) décrivirent une bactérie gainée sous le nom de *Leptotrichites resinatus* ayant des caractéristiques anatomiques identiques à *P. cenomanensis*. La seule différence entre ces deux fossiles est l'absence d'hormogonies latérales chez *L. resinatus* si bien que Breton (2007) émit l'hypothèse d'une synonymie entre ces taxons. Quelques préparations d'ambre des Charentes montrèrent des filaments gainés dont le contenu des cellules apparaît bleu (spécialement à Archingeay-les Nouillers et Puy-Puy), ce qui semblerait indiquer qu'il s'agisse de filaments cyanobactériens.

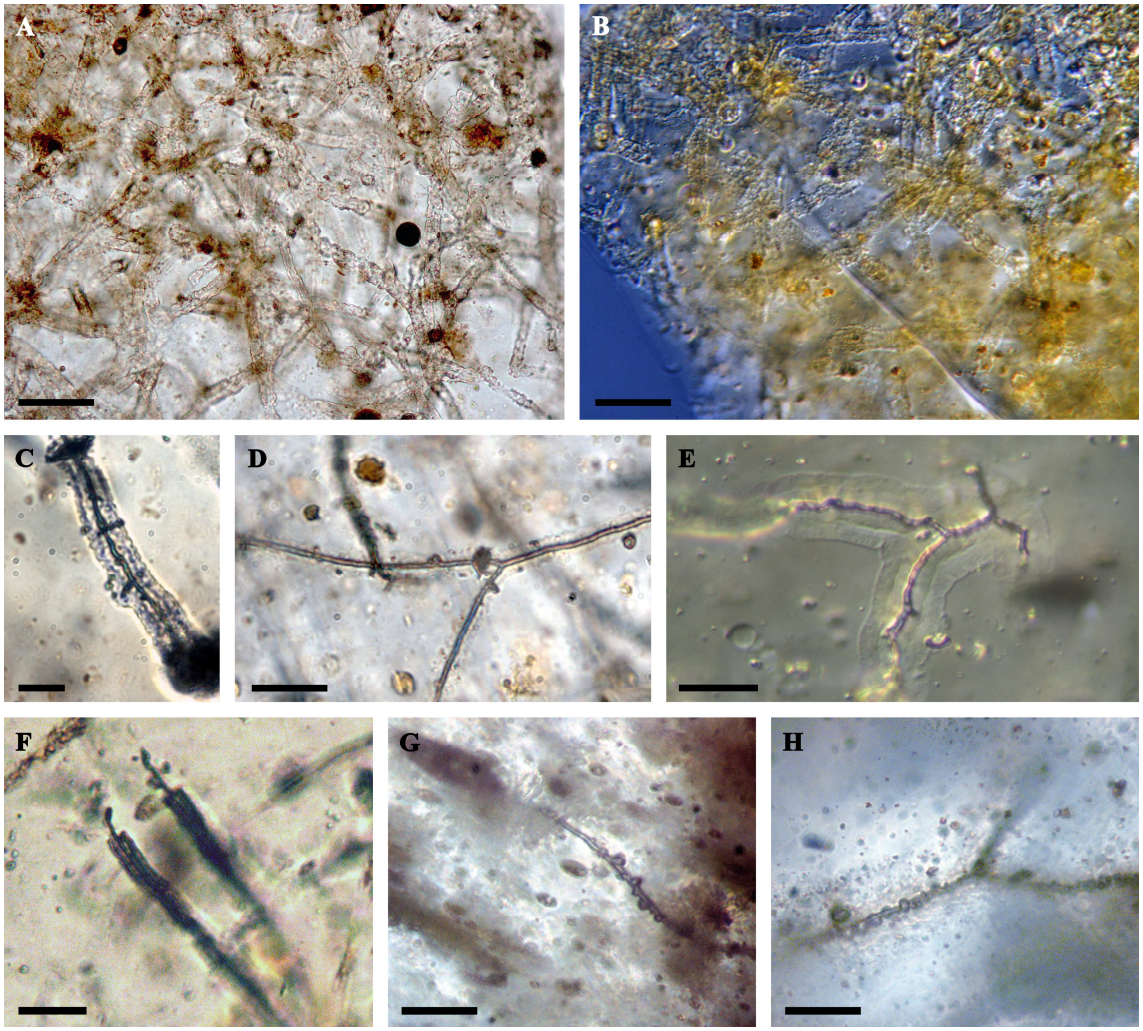

Figure IV-11 : Aspect microscopique des filaments de *Palaeocolteronema cenomanensis*. A- Matte de filament dans un morceau d'ambre rouge [Arc A1]. Échelle : 50 µm. B- Matte de filaments dans un morceau d'ambre orange [Eco]. Échelle : 50 µm. C- Filaments avec son trichome de couleur bleue et sa gaine constituée de 2 couches (une externe fine et une interne épaisse) [Aix B2]. Échelle : 10 µm. D- Ramification vraie d'un filament à gaine fantomatique [Arc A1]. Échelle : 10 µm. E- Filament avec son trichome de couleur bleue et sa gaine constituée de 2 couches (une externe fine et une interne épaisse), ramification vraie [Eco]. Échelle : 10 µm. F- Trichomes ayant percé leur gaine à l'extrémité de filaments [Aix B2]. Échelle : 30 µm. G-H « Budding filaments », respectivement [Cdl] et [Bus B2]. Échelle : 10 µm.

Des mesures de concentration de phycocyanine (Tableau IV-1) ont été effectuées sur différents échantillons d'ambre des Charentes ayant livré des filaments gainés[2]. Ces mesures révèlent que les cortex ont des concentrations en phycocyanine nettement plus élevées que l'ambre lui-même. Cela montre ainsi qu'il s'agit bel et bien de filaments de cyanobactéries. Les similitudes à la fois microscopique et macroscopique entre les filaments d'Ecommoy et

[2] Les mesures de concentration de phycocyanine dans l'ambre des Charentes ont été effectuées de la même manière que pour les mesures faites sur l'ambre de Fourtou.

ceux des Charentes permettent de dire qu'il s'agit, dans les deux cas, du même taxon, c'est-à-dire la cyanobactérie *P. cenomanensis*.

Localité	Type d'ambre		Concentration en phycocyanine (µg/L)
Île d'Aix B2	?	cortex	55 - 55
	laiteux	résine fossile	70 - 80
		cortex	30
	?	cortex	> 100
Archingeay-les Nouillers A1	rouge 1	résine fossile	50
		cortex	> 100
	rouge 2	résine fossile	40 - 50
		cortex	70 - 80
	rouge 3	résine fossile	50 - 60
		cortex	90 - 100
	miel	résine fossile	55 - 60
		cortex	35 - 40
La Buzinie – B2	marron	résine fossile	18 - 25
		cortex	60 - 70
	rouge	résine fossile	> 100
		cortex	> 100
Cadeuil	rouge	résine fossile	40 - 50
		cortex	> 100
	laiteux	résine fossile	> 100
		cortex	> 100
Fouras-Bois Vert	laiteux 1	cortex	90 - 100
		résine fossile	50 - 60
	laiteux 2	cortex	> 100
		résine fossile	70
	laiteux 3	cortex	> 100
		résine fossile	> 100
Puy-Puy	miel	cortex	> 100
		résine fossile	75 - 80
	?	cortex	20 - 25
	?	cortex	20 - 25

Tableau IV-1 : Concentration en phycocyanine dans divers ambres à *Palaeocolteronema cenomanensis.*

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-12A

Matériel : quelques filaments dans le morceau d'ambre Eco6M (préparation Eco6M-1)
Age et provenance : Cénomanien moyen [Eco].

Description : Ces filaments sont identiques à ceux décrits précédemment pour *P. cenomanensis*, mais possèdent un diamètre nettement supérieur (entre 38 et 46 µm). Ils présentent un trichome (remplacé, par endroits, par une lumière centrale) de 5-6,5 µm de diamètre correspondant à l'emplacement où se trouvaient les anciennes chaînes de cellules de

l'organisme. Ce trichome est entouré d'une gaine hyaline formée par une seule couche. Par endroits, elle semble être segmentée. Les filaments présentent des ramifications vraies.
Des mesures de phycocyanine n'ont pas pu être réalisées en raison de la trop grande proximité avec certains filaments de *P. cenomanensis*.

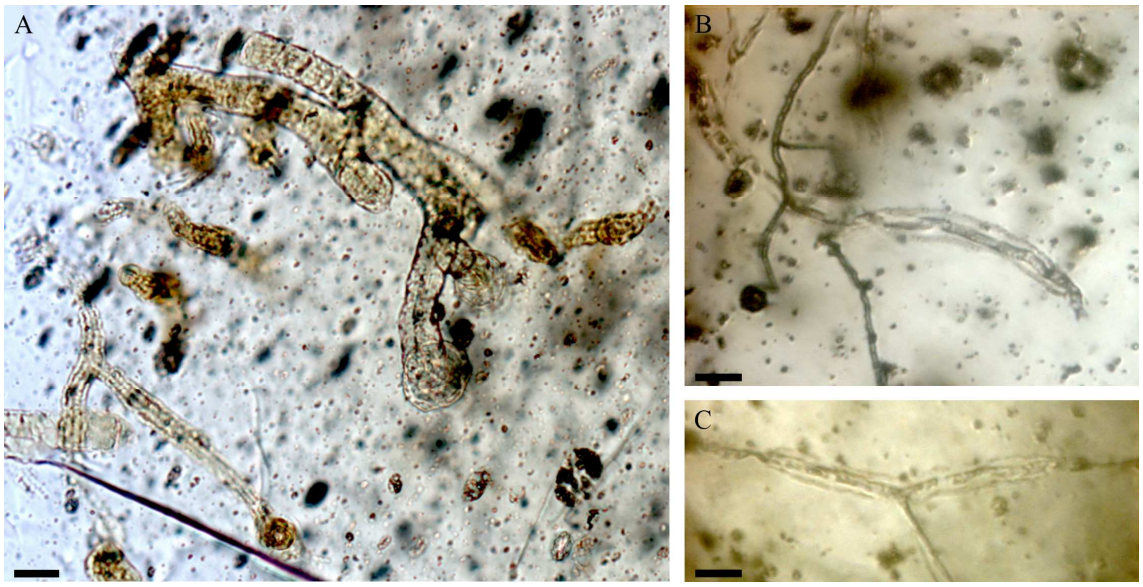

Figure IV-12 : Autres cyanobactéries des ambres médio-crétacés français. A- Capsosiraceae indéterminé, [Eco]. Échelle : 50 µm. B,C- Hormogonophycideae indéterminé [Arc A1]. Échelles : 10 µm.

Discussion : Par leur mode de ramification et par leur aspect hyalin, ces filaments rappellent énormément ceux de la cyanobactérie *P. cenomanensis* avec qui ils ont été trouvés. Néanmoins l'énorme différence de diamètre existant entre les filaments des deux taxa indique qu'il s'agit de deux organismes différents. La présence de lumière marquant l'emplacement du trichome et d'une gaine entourant celui-ci permet de dire qu'il s'agit d'une cyanobactérie de la sous-classe des Hormogonophycidae. Tout comme pour *P. cenomanensis*, la présence de véritables ramifications en fait un taxon de l'ordre des Stigonématales. Ses ramifications dichotomiques la classent au sein de la famille des Capsosiraceae. Aucune hormogonie, akinète ou autre planospore n'a été préservée. De même aucun hétérocyste n'a pu être observé. Ce manque d'information rend difficile la détermination de ce spécimen. La structure des filaments indique que les trichomes devaient être unisériés contrairement au genre *Hyphomorpha* Borzi 1916. La présence de filaments libres et l'absence de filaments coalescents différencient le spécimen fossile des genres *Pulvinalaria* Borzi 1917, *Letestuinema* Frémy 1930 et *Desmosiphon* Borzi 1907. Parmi les autres genres de Capsosiraceae, l'absence de longs filaments montrant plus de détails rend la détermination

hasardeuse. Il est toutefois possible de noter de fortes similitudes avec le genre *Palaeocolteronema*, les deux taxa se différenciant principalement par leur diamètre. Il est possible que les filaments décrits ici appartiennent à une nouvelle espèce de *Palaeocolteronema* ou à un genre proche de celui-ci.

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-12B-C

Matériel : Quelques filaments préservés dans le morceau Arc111 associés à un coléoptère et un hyménoptère.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1]

Description : Les filaments de cette inclusion sont composés d'un trichome partiellement enfermé dans une gaine (Fig. IV-12B-C). Celle-ci est uniforme et a un diamètre de 5,8-7 µm. Le trichome est formé de cellules quadratiques d'un diamètre de 1,1-2,3 µm et d'une longueur de 1,3-1,7 µm. Aucune structure de type hormogonie ou hétérocyste n'a pu être observée.

Discussion : Les caractéristiques des quelques filaments préservés permettent de dire qu'il s'agit d'une cyanobactérie (notamment la présence de cellules quadratiques). Elle appartient à la sous-classe des Hormogoniophycideae (forme filamenteuse avec une gaine). Le peu de matériel préservé ne permet pas de préciser sa classification. Seuls l'aspect de préservation, l'individualisation de cellules quadratiques du trichome et l'aspect de la gaine permettent de dire qu'il s'agit d'un taxon nouveau, différent du genre *Palaeocolteronema* et de la Casposiraceae précédemment décrits.

Les CHAMPIGNONS

Dans cette partie ont été regroupés tous les spécimens classés dans le clade Fungi défini par Adl et al. (2005) auquel a été ajouté l'unique spécimen d'Oomycète trouvé.

Les champignons sont parmi les organismes les plus représentés dans les ambres étudiés avec les cyanobactéries et les actinomycètes. Seuls les gisements de Puy-Puy et de l'île d'Oléron (Charente-Maritime), de Salignac, de Banon (Alpes-de-Hautes-Provence) et du Brion (Maine-et-Loire) n'en ont pas fourni. Ces fossiles ne correspondent souvent qu'à des fragments de mycélium très rarement en connexion avec des structures reproductives essentielles à leur identification (Fig. IV-13). C'est pourquoi ils ont été relativement difficiles à déterminer. Le plus souvent, ils correspondent à des hyphes de champignons inférieurs d'un diamètre variant entre 0,5 et 2 µm. Dans quelques rares cas, ils ont pu être rapportés à des Ascomycètes ou des Basidiomycètes (présence d'hyphes septées de quelques micromètres de diamètre, en général entre 3 et 5 µm). Seuls quelques spécimens ont livré des caractéristiques morphologiques suffisantes pour permettre leur identification.

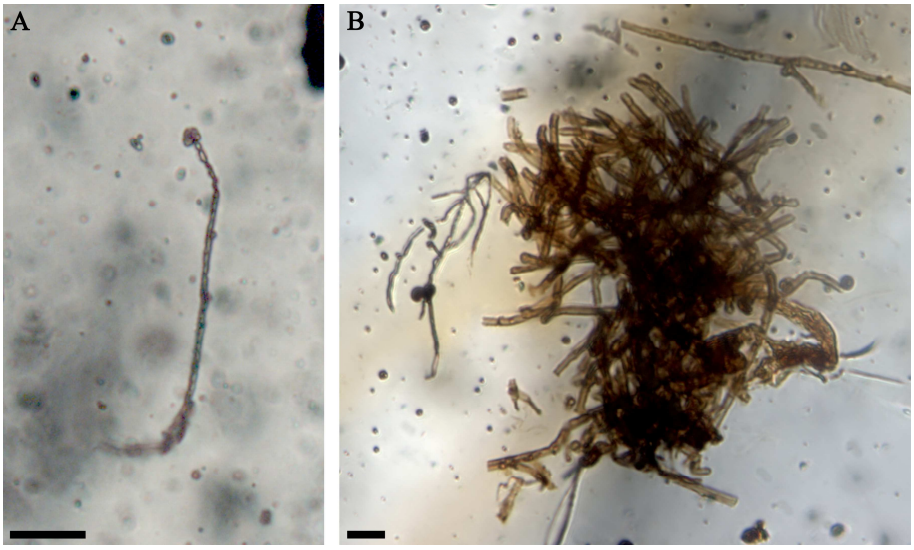

Figure IV-13 : Mycéliums indéterminés. A- Filaments de champignon inférieur [Arc A1]. Échelle : 10 µm. B- Hyphes septées de Basidiomycètes ou d'Ascomycètes [Cdl]. Échelle : 20 µm.

OPISTHOKONTA Cavalier-Smith, 1987 emend. Cavalier-smith et Chao, 1995 emend. Adl et al., 2005

- Fungi Linnaeus, 1953 emend. Cavalier-Smith 1981, 1987
  - Champignons indéterminés

Classe indéterminé

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminé

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-14A

Matériel : Quelques spores reliées à un petit fragment de mycélium dans le morceau d'ambre Arc15c (préparation Arc(15-1)c).

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Le spécimen trouvé dans l'ambre d'Archingeay-les Nouillers correspond à un fragment de mycélium. L'hyphe a un diamètre de 2,4-2,6 µm. Quatre spores sont préservées en connexion avec ce fragment (Fig. IV-14A). Elles ont un diamètre de 4,5-5,5 µm et sont portées par de courts pédoncules. Ces derniers ont un diamètre de 0,9-1,1 µm et une longueur variant entre 2,3 et 6,7 µm.

Discussion : La taille et l'insertion des spores sur l'hyphe supposent qu'il s'agit des restes d'un champignon. Trop peu de structures ont été préservées pour préciser plus la détermination de cette inclusion.

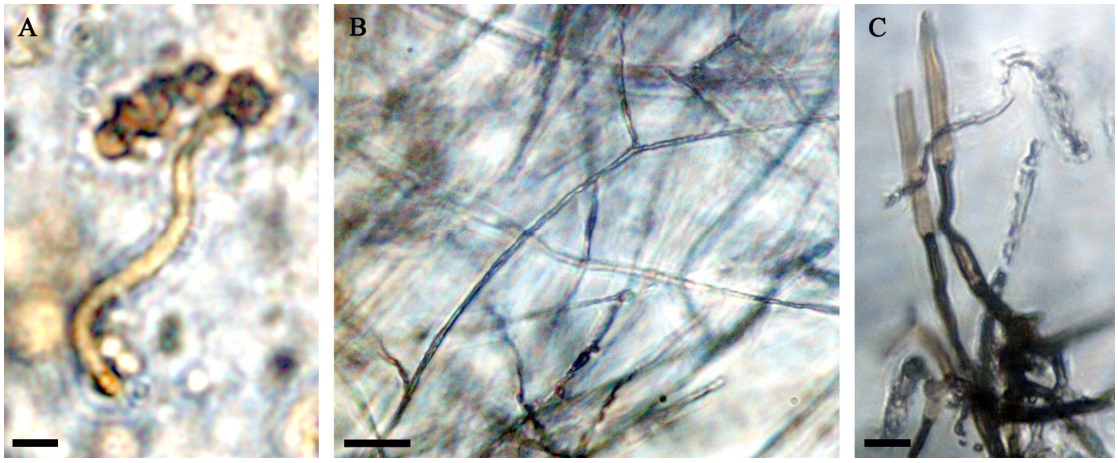

Figure IV-14 : Champignons indéterminés préservés dans les ambres médio-crétacés français. A- Fragment d'hyphe avec spores [Arc A1]. Échelle : 5 µm. B,C- Champignon indéterminé [Frs]. B- Mycélium. Échelle : 20 µm. C- Possibles fructifications. Échelle : 10 µm.

Classe indéterminé

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-14B-C

Matériel : Hyphes et « fructifications » préservées dans le morceau Frs29Mj.
Age et provenance : Cénomanien inférieur, niveau B2 [Frs].

Description : Le mycélium retrouvé se compose d'une matte d'hyphes dont le diamètre est de 1,5-1,7 µm. Elles se ramifient de manière irrégulière et sont fragmentées en de nombreux endroits (Fig. IV-14B). Certaines de leurs extrémités sont caractérisées par des aplatissements formant des sortes de petits sacs oblongs. Ces structures représentent possiblement des fructifications. Elles ont un diamètre de 1,75-1,9 µm pour une longueur de 15-16 µm (Fig. IV-14C). Elles peuvent correspondre à des conidiophores évidés, aucune spore n'ayant été observée à l'intérieur. En revanche, des rangées d'arthrospores (7,2-7,3 x 1,5-1,7 µm) ont été observées à l'intérieur de la matte de filaments.
Discussion : La forme et la taille des filaments laissent penser qu'il s'agit d'actinomycètes. Néanmoins la présence de structures comparables à des fructifications suppose que ce taxon soit en fait un champignon. Les conidiophores de certaines espèces possèdent des formes analogues à ces structures. C'est le cas, par exemple, chez *Pyrenophora trichostoma* (Pléosporaceae). Cependant, ces possible « fructification » sont très rares et il ne pourrait s'agir que d'un artéfact (écrasement des filaments). L'absence de spores laisse aussi planer un doute quant à la réelle origine de cette inclusion. C'est pourquoi ce taxon est placé parmi les champignons, mais aucune position systématique précise ne lui est attribué.

•• Basidiomycotina de Barry, 1866 emend. Schaffer, 1975

Classe Agaromycetes Dowell, 2001

Sous-classe Agaromycetidae Parmasto, 1986

Ordre Agaricales Underwood, 1899

Famille indéterminée

Genre et espèces indéterminés

Figure IV-15A-D

Matériel : Des hyphes préservées dans des débris organiques du morceau Frs34j (préparations Frs34ja à Frs34jb).
Age et provenance : Cénomanien inférieur, niveau B2 [Frs].

Description : Le spécimen correspond à un mycélium fossilisé dans une masse de débris organiques en décomposition. Les hyphes septées qui le composent ont un diamètre de 4-4,4 µm. Leurs cellules sont de forme rectangulaire et ont une longueur de 10,5-14,5 µm (Fig. IV-15A-B). Des unions de cellules appartenant à deux filaments différents ont pu être observées (Fig. IV-15C). Quelques structures de type cystide sont présentes (Fig. IV-15D). Elles ont un diamètre de 6-6,5 µm et une longueur comprise entre 12 et 15 µm.
Discussion : La présence de cystides permet de dire qu'il s'agit d'un basidiomycète. La non-préservation des basides et l'absence de spores rendent l'identification de ce spécimen hasardeuse. La forme des cystides permet de le rapprocher de l'ordre des Agaricales. Leur aspect fusiforme rappelle les cystides de genres comme *Inocybe* (Fries) Fries 1863 (famille des Inocybaceae) ou encore *Collybia* (Fries) Staude 1857 (famille des Tricholomataceae). En revanche, cela le distingue nettement du genre *Boletus* Fries 1821 (famille des Boletaceae) qui possède des cystides dont l'extrémité est caractérisée par un renflement important. Le genre *Melanoleuca* (famille des Tricholomataceae) se différencie par la présence de cystides épineuses. Le genre *Pluteus* Fries 1836 (famille des Pluteaceae) possède des cystides fusiformes proches de celles du fossile, mais terminées par 3 petites pointes. Le genre *Fomes* Gillet 1878 (famille des Polyporaceae) présente lui des cystides très caractéristiques (recourbées) tandis que le genre *Gomphidius* Fries 1835 (famille des Gomphidiaceae) possède des cystides cylindriques et allongées. Ces quelques exemples suffisent à se rendre compte de l'extrême diversité de formes des cystides chez les basidiomycètes. Néanmoins, les ressemblances avec les genres *Inocybe* et *Collybia* permettent d'attribuer le champignon de l'ambre de Fouras-Bois Vert au même ordre que ces deux genres, c'est-à-dire celui des Agaricales.

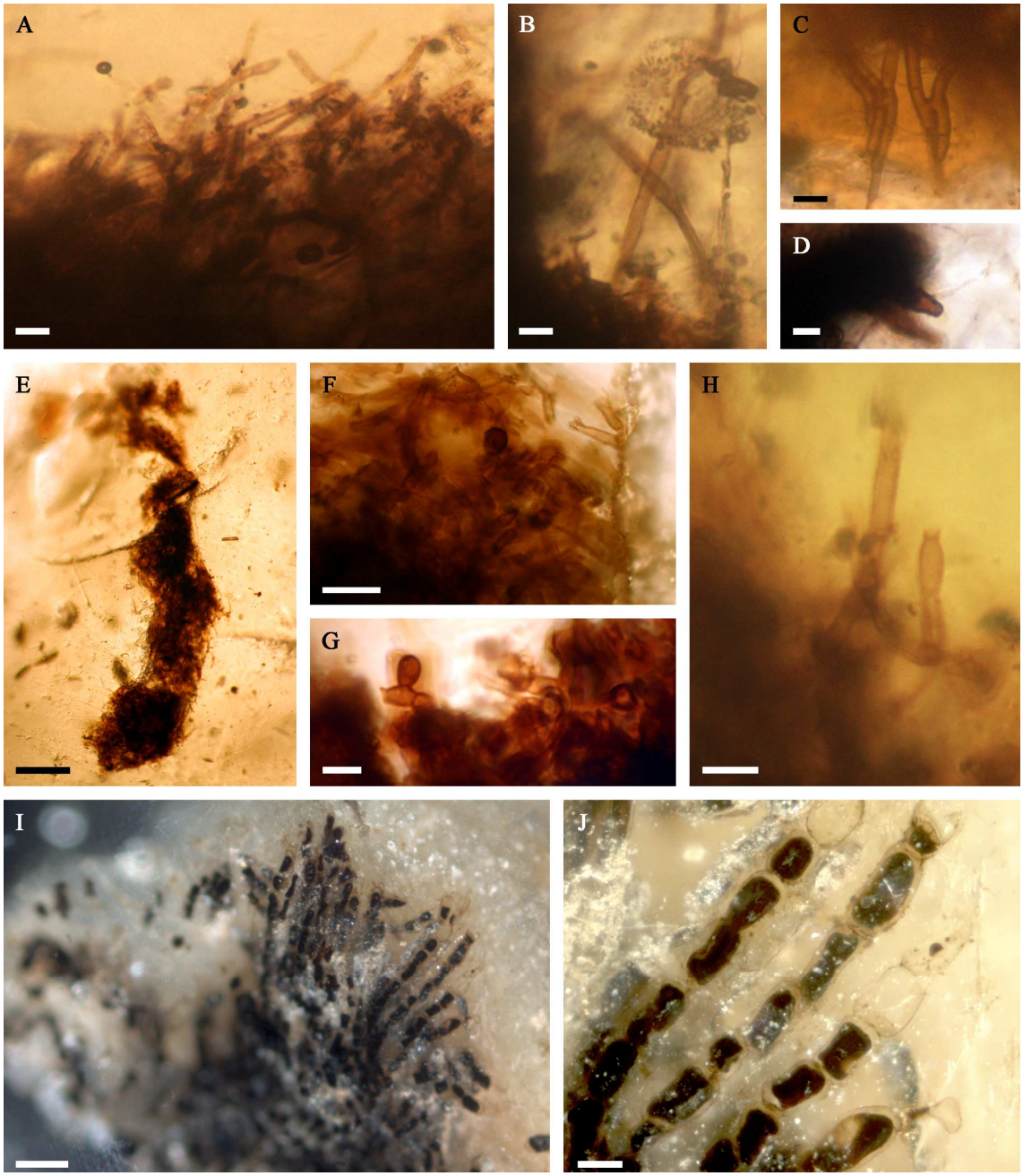

Figure IV-15 : Basidiomycètes et Urediniomycètes des ambres médio-crétacés français. A,B,C,D- Agaricale indéterminé [Frs]. A,B- Hyphes végétatives. Échelle : 10 µm. C- Hyphes végétatives avec connexion entre deux filaments. Échelle : 10 µm. D- Cystide prise dans des débris organiques. Échelle : 10 µm. E,F,G,H- Polyporaceae indéterminé [Cdl]. E- Pelote fécale dans laquelle sont préservés les filaments. Échelle : 200 µm. F- Détail des hyphes, cellules rectangulaires. Échelle : 10 µm. G- Détail des hyphes, cellules ovoïdes. Échelle : 10 µm. H- Hyphe végétative associée à une baside avec des stérigmates. Échelle : 10 µm. I,J- Uredinales indéterminé [Cdl]. I- Vue d'ensemble. Échelle : 200 µm. J- Détail des filaments. Échelle : 50 µm.

Classe Agaromycetes Dowell, 2001

Sous-classe Agaromycetidae Parmasto, 1986

Ordre Polyporales Gäum, 1926

Famille Polyporaceae Fries ex Corda, 1839

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-15E-H

Matériel : Quelques fragments de mycélium préservés dans des pelotes fécales dans le morceau d'ambre Cdl2 (préparations Cdl2.112 et CDL2.114).
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Cdl].

Description : Le mycélium est inclus dans des pelotes fécales d'insecte dont la longueur est de 1 mm et la largeur de 200 µm (Fig. IV-15E). Elle apparaît comme un amoncellement de courts fragments d'hyphes septées (Fig. IV-15F-G) d'un diamètre de 2 à 5 µm et d'une longueur variant entre 10 et 30 µm (Fig. IV-15F-G). Quelques basidiospores (également septées) sont éparpillées dans la masse de filaments. Quelques basides, de forme ovoïde, ont pu être observées (Fig. IV-15H). Elles ont un diamètre de 3,6-4 µm pour une longueur de 9-10 µm. À leur sommet, des stérigmates de 1,3-1,5 µmsont présents sur certaines basides.
Discussion : La présence de basides et de basiodiospores permettent de classer cette inclusion parmi les basidiomycètes. La forme et la taille de ces deux structures permettent de rapprocher les spécimens trouvés de la famille des Polyporaceae, mais il est difficile d'en dire plus. Conservé dans des pelotes fécales, le mycélium de ce champignon n'est pas en parfait état de conservation. Il n'a donc pas colonisé les pelotes fécales, mais a bien été consommé par les insectes. À cause de cela, de nombreuses caractéristiques morphologiques manque afin de le rapprocher d'un genre précis.

•• Urediniomycetes Swann et Taylor, 1995

Sous-classe Urediniomycetidae Frieders et al., 2004

Ordre Uredinales Winter, 1880

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-15I-J

Matériel : Mycélium préservé dans le morceau d'ambre Cdl9L (Préparations Cdl9L-e2 et Cdl9L-e6).

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Cdl].

Description : Cette inclusion est formée de cellules ovoïdes (75-28 x 32-23 µm) accolées par leurs extrémités les unes aux autres pour former des filaments (Fig. IV-15I-J). Le contenu des cellules est de couleur sombre, seules quelques cellules évidées ayant pu être observées (Fig. IV-15J). Les filaments sont pour la plupart disposés parallèlement les uns aux autres et semblent émerger d'une unique zone bien délimitée, mais non discernable (Fig. IV-15I).

Discussion : La disposition des cellules les unes par rapport aux autres laisse penser que cette inclusion pourrait être une cyanobactérie. Des mesures de phycocyanine ont été effectuées, mais n'ont pas montré la présence de pigment. Dans l'hypothèse où il s'agit bien d'une cyanobactérie, elle appartiendrait à la sous-classe des Hormogonophycidae regroupant les formes filamenteuses (Bourrelly 1985). Les filaments ne semblent pas être ramifiés, ce qui permet de la rapprocher de l'ordre des Nostocales. Néanmoins, il est impossible de classer cette inclusion parmi l'une des six familles formant cet ordre. Les Rivulariaceae présentent des filaments atténués en poils pluricellulaires non visibles ici. Les Scytonémataceae possèdent de fausses ramifications alors que les Microchætaceae et les Nostocaceae possèdent des hétérocystes. Les deux dernières familles (les Gomontiellaceae et les Ascillatoriaceae) sont caractérisées par la présence d'une gaine. Il ne s'agit vraisemblablement pas d'une cyanobactérie. Parmi les autres groupes d'algues, certaines Rhodophytes et Pheophyceae ont des cellules ayant des formes similaires (par exemple les Goniotrichales ; Bourrelly 1981, 1985), mais aucune ne forme des bouquets de filaments bien individualisés, non ramifiés, parallèles les uns aux autres. Chez les Chlorophycées, seul l'ordre des Ulothricales *sensu* Bourrelly (1966) contient des espèces filamenteuses non ramifiées, mais aucune ne semble former des colonies comme celle décrite ici.

Puisque aucun type d'algue ne semble correspondre à l'inclusion trouvée dans l'ambre de Cadeuil, il ne peut donc s'agir que d'un champignon de type Ascomycète ou Basidiomycète compte tenu du diamètre des filaments. Aucun Ascomycète ne semble former des filaments non ramifiés parallèles (Moreau 1953) alors que certains basidiomycètes produisent des structures comparables à celle observée ici. Les genres *Puccinia* Persoon 1794, *Endophyllum* Léveillé 1825 et *Ochropsora* Dietel 1895, par exemple produisent des chaînes d'écidiospores ovoïdes à rectangulaires toutes parallèles les unes aux autres (Moreau 1953), enfermées dans une structure reproductive appelée écidie. Le genre *Phragmidium* Link 1816 produit des cellules ovoïdes à rectangulaires dites préécidiospores formant des filaments non ramifiés parallèles. Néanmoins, chez tous ces genres, ces structures sont des structures internes

protégées dans une enveloppe appelée écidie non retrouvée chez le spécimen fossile. En revanche le genre *Catenulopsora* Mundkur 1943 possède des structures appelées téleutospores se rapprochant de celles décrites ici (Moreau 1953). Sur la base de ces ressemblances plus ou moins poussées avec ces genres, le spécimen de l'ambre de Cadeuil est attribué à un taxon de l'ordre des Uredinales, mais l'absence de détails sur ses autres structures (possibles écidies, urédospores…) ne permet pas de préciser à quelle famille il appartient.

•• Ascomycota Berkeley, 1857

Classe indéterminée
Sous-classe indéterminée
Ordre indéterminé
Famille indéterminée
Genre et espèce indéterminés
Figure IV-16A

Matériel : Une ascospore préservée dans le morceau d'ambre Arc57 (préparation Arc57-3).
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Cette ascospore a une longueur de 51-52 µm et un diamètre de 15-16 µm (Fig. IV-16A). Elle est fusiforme et divisée en six compartiments de tailles relativement égales (5,5-6,8 µm de longueur) par des septes transversaux. Entre les compartiments centraux et en position excentrée se trouve un 7ème petit compartiment de forme ovoïde (4,3 x 2,5 µm).
Discussion : Des ascospores avec cette morphologie sont assez courantes chez les champignons. L'absence de mycélium et de spores associées à cette ascospore ne permet pas de préciser les affinités de ce spécimen. Ce dernier est désigné comme « Ascospore A ».

Classe indéterminée
Sous-classe indéterminée
Ordre indéterminé
Famille indéterminée
Genre et espèce indéterminés
Figure IV-16B-C

Matériel : Deux spécimens trouvés dans le morceau d'ambre Arc276 (préparation Arc276.1) associé à des blattes et des psocoptères et un spécimen (préparation Arc115.24) associé à plusieurs dizaines d'arthropodes, du mycélium, des bactéries, divers protistes d'eau douce et marins.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Les spécimens trouvés correspondent à des ascospores. Elles sont fusiformes et divisées en 4 compartiments par des septes transversaux. Le plus grand des spécimens du morceau Arc276 a une longueur de 38 µm pour un diamètre de 10-11 µm (Fig. IV-16B) tandis que le second ne mesure que 33 µm de long pour 9-10 µm de diamètre. Celui du morceau Arc115 est long de 21 µm et large de 7 µm (Fig. IV-16C).
Discussion : Comme pour le spécimen du morceau d'ambre Arc57, l'absence de mycélium et de spores associés à ces ascospores ne permet pas de préciser leurs affinités. Elles peuvent appartenir à différentes familles d'Ascomycètes. Leur forme générale, ainsi que l'absence d'un petit compartiment latéral, permettent néanmoins de dire qu'il s'agit vraisemblablement d'un taxon différent de celui du morceau d'ambre Arc57. Ces spécimens sont désignés comme « Ascospore B ».

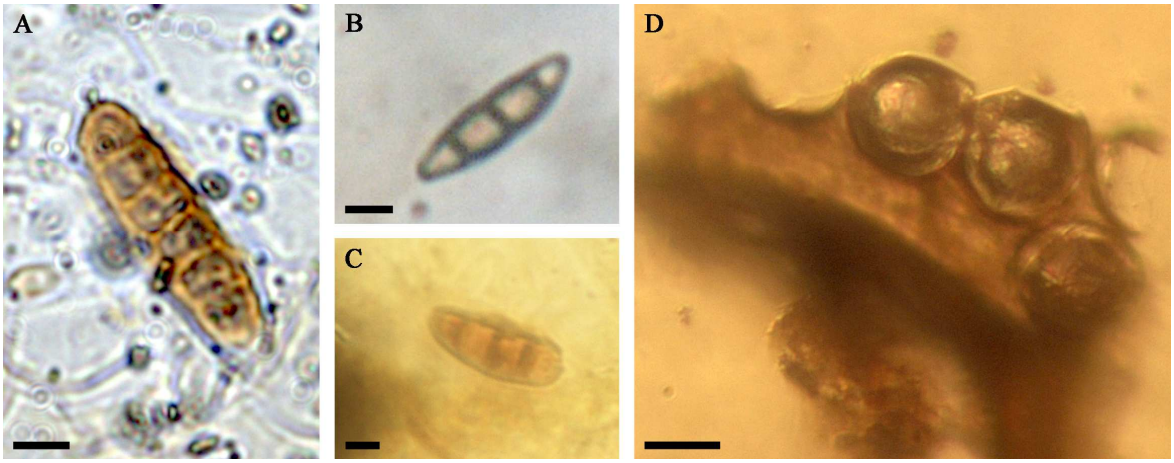

Figure IV-16 : Ascomycètes indéterminés. A- Ascospore de type A [Arc A1]. Échelle : 10 µm. B,C- Ascospore de type B [Arc A1]. Échelle : 10 et 5 µm respectivement. D- Fragment d'asque avec ascospores [Arc A1]. Échelle : 10 µm.

Classe indéterminée

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-16D

Matériel : Un fragment d'asque préservé dans le morceau Arc115 (préparation Arc115.10) associé à plusieurs dizaines d'arthropodes, du mycélium, des bactéries, divers protistes d'eau douce et marins.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Ce fragment d'asque est long de 80 µm (Fig. IV-16D). Il est coupé par la moitié selon sa longueur. Sa largeur est comprise ente 11 et 12 µm ce qui suppose que l'asque devait avoir une largeur de 20-25 µm. Trois ascospores sont encore préservées *in situ*. Elles ont une forme circulaire (18-19 µm). La partie centrale de ces ascospores est en forme de dôme (12-13 µm de diamètre) tandis que leur marge est formée par une membrane beaucoup plus plate. Deux autres emplacements sont visibles, montrant que cet asque pouvait avoir au minimum 5 ascospores, mais il est fort possible qu'elle en ait contenu plus, peut être 8 comme c'est le plus souvent le cas.

Discussion : L'alignement des 3 ascospores encore visibles permet de préciser un peu l'origine de ce fragment d'asque. L'organisation non aléatoire des ascospores dans l'asque suppose qu'il ne s'agit pas d'un Périascomycète. Dans ce groupe, la formation d'asques (dit imparfaits puisque ne possédant pas tous les caractères de véritables asques ; Moreau 1953) est permise par union de deux cellules provenant soit d'un même filament, soit de deux filaments différents. Les noyaux des deux cellules s'unissent pour ne former qu'un noyau unique qui va ensuite se diviser de très nombreuses fois pour former de très nombreux noyaux de plus en plus petits. Parallèlement à ce phénomène, des spores ou des ascospores se forment dans l'asque imparfait, mais elles ne sont pas organisées d'une manière bien précise. Les asques des ascomycètes simples (Endomycetales, Saccharomycetales et Taphrinales) restent relativement simples et sont souvent de forme cylindrique ou sphérique. Ils renferment souvent un très grand nombre de spores non organisées. Parmi les ascomycètes plus complexes, de très nombreux groupes possèdent des ascospores similaires à celles du spécimen décrit ici. Le genre *Amaurascus* Shroeter 1893 (Onygenales) possède différents types d'ascopores dont un très proche du spécimen fossile (une structure centrale en dôme bordé par une structure membranaire latérale). Le genre *Eurotium* Link ex Fries 1829 (Eurotiales) possède lui aussi des ascospores ayant une morphologie similaire. La très grande

diversité des ascomycètes ne permet pas de classer ce spécimen uniquement sur la forme de ses ascopores. Il est juste possible de noter de fortes ressemblances avec certains genres que Moreau (1953) classait dans le groupe des Aspergillales et qui regroupait les familles suivantes : Gymnoascaceae, Aspergillaceae, Cephalothecaceae, Onygenaceae et Elaphomycetaceae.

••• Saccharomycetes Eriksson et Winka, 1997

Ordre Saccharomycetales Kudryatsev, 1960

Famille Endomycetaceae Schroeter, 1893

***Genre Endomyces* Reess, 1870**

***Endomyces* sp**.

Figure IV-17A-C

Matériel : Hyphes et arthrospores préservées dans le morceau Arc284 (préparations Arc284a à Arc284c) associées à des fragments d'insectes.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose du genre : Présence d'arthroconidies et d'hyphes vraies assez grossières. Blastoconidies, conidiophores et pseudohyphes absents. Arthroconidies (6-12 x 3-6 µm) unicellulaires en chaîne, de couleur hyaline, issues de la fragmentation d'hyphes non différenciées par fragmentation entre deux septes. Arthroconidies de forme rectangulaire et arrondies aux extrémités des chaînes. Formation de chaînes d'arthroconidies emboîtées. Chez certaines espèces, absence de cellules vides permettant la fragmentation des chaînes d'arthroconidies (cellules de disjonction) typique du genre.

Description : Ce spécimen est composé d'hyphes septées d'un diamètre de 1,5-1,7 µm (Fig. IV-17A). Elles se développent à proximité des débris organiques (restes de végétaux en décomposition et cadavres d'insectes) et certaines d'entre elles montrent une orientation dans le sens du fluage de la résine. Des chaînes d'arthrospores ont pu être observées à l'extrémité de certains filaments. Elles peuvent être composées de 20-30 arthrospores formant de légers zigzags (Fig. IV-17B). Ces arthrospores ont une longueur de 6,5-7,8 µm et un diamètre de 1,4-1,7 µm. Une structure de type asque a pu être observée (Fig. IV-17C). Elle a une longueur de 65-70 µm et une largeur maximale de 30-35 µm. Cette structure est entourée de filaments.

Discussion : Les différentes caractéristiques morphologiques de ce spécimen (présence de chaînes d'arthrospores, d'une structure de type asque, d'un thalle filamenteux et absence d'hyménium) suggèrent qu'il s'agisse d'un spécimen appartenant à l'ordre des Saccharomycetales (Ascomycètes simples). Les hyphes très développées et les longues chaînes d'arthrospores permettent de le classer dans la famille des Endomycetaceae. La forte proportion de mycélium par rapport au nombre d'arthrospores rapproche le spécimen de l'ambre du genre *Endomyces* Reess 1870. Le genre *Schizosaccharomyces* Linder 1893 se distingue du champignon décrit ici par son aspect de levure. *E magnusii* Ludwig 1909 (= *Magnusiomyces magnusii* (Ludwig) Zender 1925) possède un mycélium nettement plus ramifié que celui du spécimen de l'ambre d'Archingeay-les Nouillers. *E. decipiens* Reess 1870 possède des chlamydospores terminaux. L'absence de structure bourgeonnante le différencie des espèces *E. albicans* (Robin) Vuillemin 1898 et de *E. fibuliger* Lindner 1908.

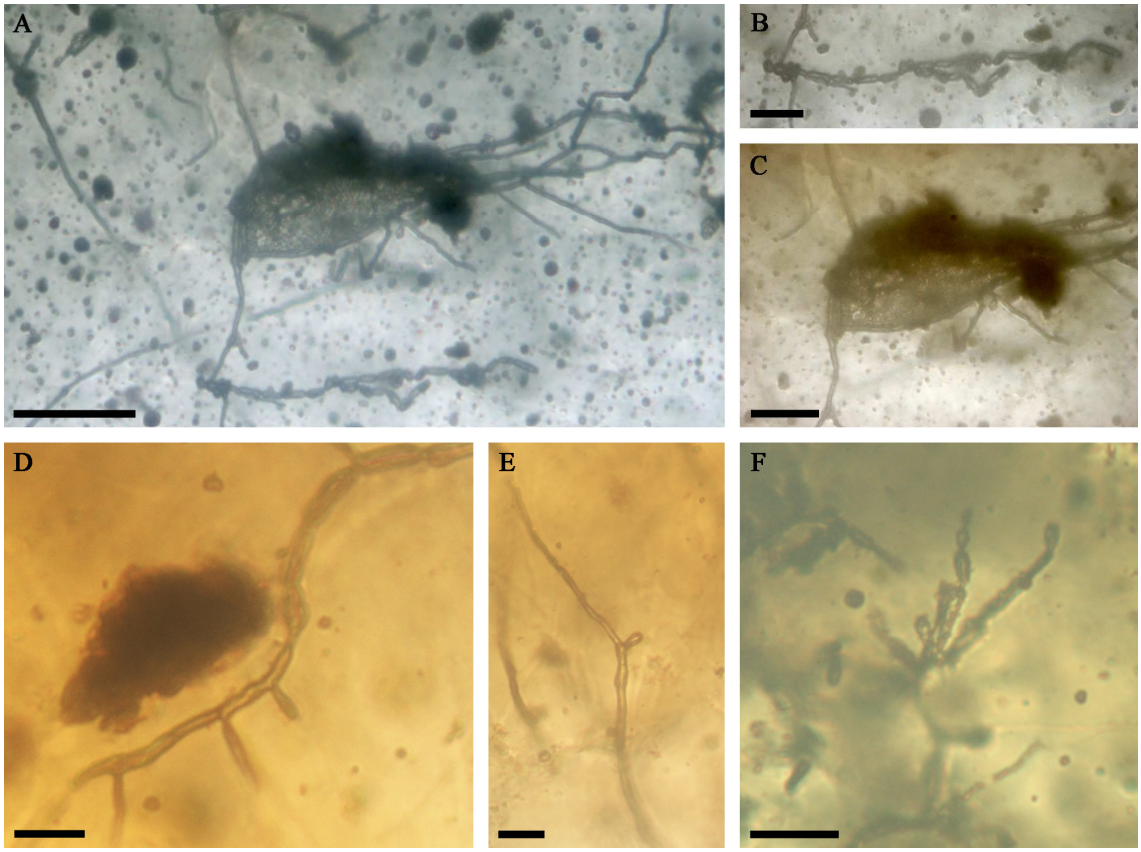

Figure IV-17 : Divers Endomycetaceae identifiés dans l'ambre [Arc A1]. A- *Endomyces* sp. Échelle : 50 µm. B- Chaîne d'arthrospores d'*Endomyces* sp. Échelle : 20 µm. C- Asque nue d'*Endomyces* sp. Échelle : 20 µm. D,E- Hyphe d'Endomycetaceae indéterminé. Échelle : 10 µm. F- Arthrospores d'Endomycetaceae indéterminé. Échelle : 20 µm.

Sous-classe Saccharomycetidae De Bary, 1866 ?

Ordre Saccharomycetales Kudryatsev, 1960 ?

Famille Endomycetaceae Schroeter 1893 ?

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-17D-F

Matériel : Quelques filaments préservés dans le morceau Arc115 (Préparation Arc115.12) associés à plusieurs dizaines d'arthropodes, des microorganismes marins, des amibes, des actinomycètes et d'autres champignons.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Le spécimen est principalement représenté par du mycélium. Celui-ci est composé d'hyphes septées présentant des ramifications perpendiculaires espacées de manière régulière. Le diamètre des hyphes est de 1,9-2,1 µm (Fig. IV-17D-E).

Des arthrospores sont présents aux extrémités des filaments. Elles sont de forme ovoïde à rectangulaire (7,7-3,6 x 3,9-2,2 µm ; Fig. IV-17F). À noter qu'il existe une réduction de taille importante (environ d'un tiers) entre deux arthrospores successives.

Discussion : Malgré le peu de filaments préservés, ces derniers montrent des caractères morphologiques suffisants pour les reconnaître relativement facilement. Le diamètre des filaments, ainsi que la présence d'arthrospores dont les dimensions diminuent d'un tiers d'une arthrospore à une autre, permettent de placer ce taxon dans la famille des Endomycetaceae (Saccharomycetales). Ces champignons correspondent à des Ascomycètes simples dont les asques sont nus (c'est-à-dire non protégés ; Moreau 1953). Parmi tous les représentants de cette famille, plusieurs espèces d'*Endomyces* sont morphologiquement proches du spécimen fossile. *E. magnusii* présente des filaments dont les ramifications sont similaires à celles du fossile. Moreau (1953) figura un dessin de « formes de filamentisation » d'*E. albicans* très comparables aux arthrospores décrits ici. Cette ressemblance laisse penser que le spécimen fossile appartient sans doute au genre *Endomyces* (peut-être même à l'espèce *E. albicans*), mais le peu de filaments et de structures préservées ne permettent pas d'être catégorique.

••• Pezizomycotina Eriksson et Winka, 1997

•••• Dothideomycetes Eriksson et Winka, 1997

Sous-classe Dothideomycetidae Kirk et al., 2001

Ordre Capnodiales Woronichin, 1925

Famille Metacapnodiaceae Hughes et Corlett, 1972

Genre *Metacapnodium* Spegazzini, 1918

***Metacapnodium* sp.**

Figure IV-18

Matériel : Mycélium et hyphe aérienne préservés dans le morceau Arc115 (préparation Arc115.3 pour l'hyphe aérienne et Arc115.21 pour le mycélium). Le spécimen a été préservé en syninclusion avec plusieurs dizaines d'arthropodes, plusieurs dizaines de microorganismes marins et deux spécimens de l'amibe testée *Centropyxis*.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1]

Diagnose du genre : Subiculum spongieux, de couleur brune - brun rouille devenant noir quand ils sont vieux. Subiculum pouvant atteindre 6 mm d'épaisseur et prendre une forme hémisphérique dont le diamètre varie entre 3 et 14 mm. Parfois formation de subicula lobés de plus de 50 mm de longueur par coalescence de plus petits subicula.

Mycélium composé d'hyphes de couleur brun pale à brun foncé, moniliforme, anastomosé, droit ou courbé. Mycélium s'effilant de plus en plus vers ses extrémités. Cellules de l'hyphe aérienne aussi larges, voire plus larges, que longues. Cellules anciennes de l'hyphe aérienne lisses et pouvant atteindre 30 µm de diamètre, cellules apicales de 5-6 µm de diamètre.

Hyphes se divisant perpendiculairement à intervalle régulier, branches de l'hyphe se recourbant vers le haut.

Description : Le mycélium est composé de deux types de cellules (Fig. IV-18A). Le premier correspond à des cellules rectangulaires longues de 10-13 µm et larges de 3,5-4,5 µm. Le second type correspond à des cellules ovoïdes de 8-9,5 x 5,5-6,5 µm (Fig. IV-18B-C). L'hyphe aérienne est composée de deux branches de cellules en connexion (Fig. IV-18D). Les cellules sont de forme sphérique (7-8 x 8-9,5 µm), légèrement aplaties. Deux types particuliers de cellules ont été observés sur ces branches d'hyphe aérienne. Le premier correspond à une cellule très aplatie (8 x 3 µm) dans le sens de l'allongement de la branche de l'hyphe aérienne. Le second correspond aux cellules apicales (des conidies) de l'hyphe aérienne. Elles ont une forme d'ampoule (6-7,5 x 5,2-5,7 µm).

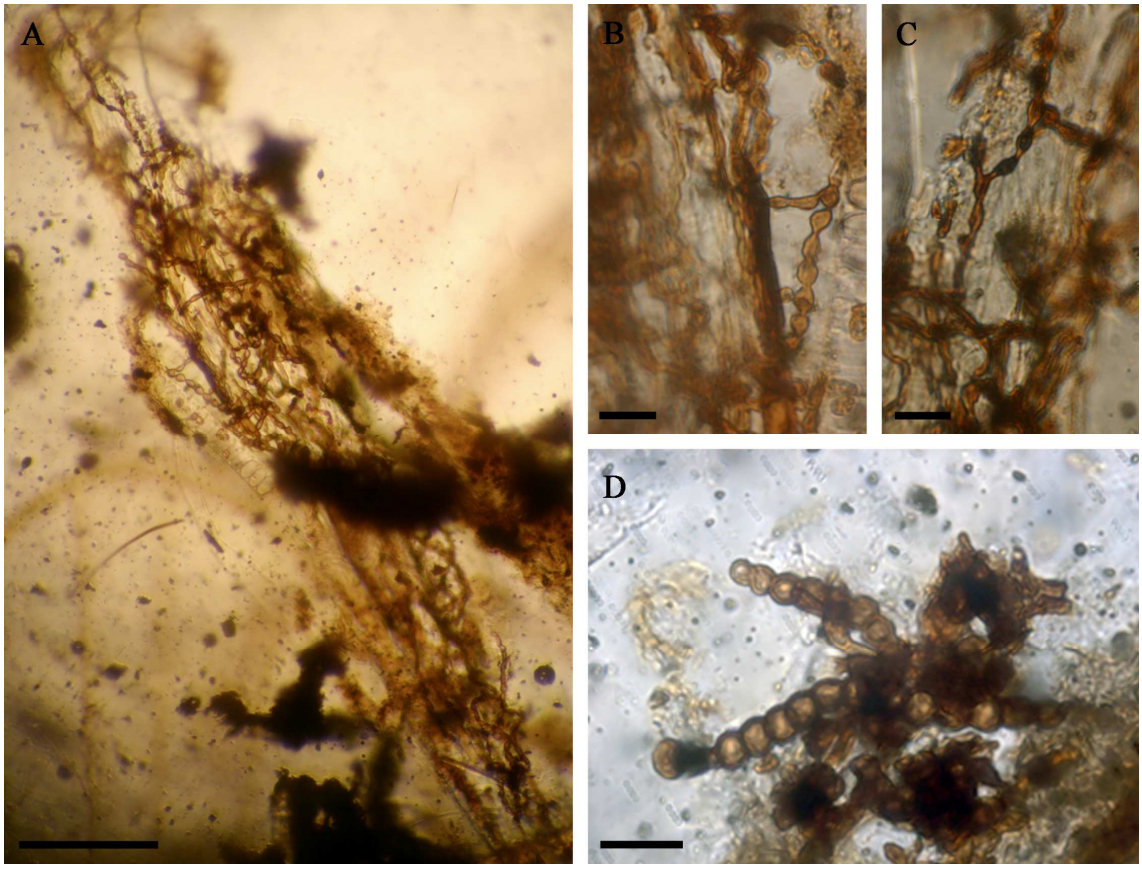

Figure IV-18 : *Metacapnodium* sp. [Arc A1]. A- Vue d'ensemble de l'hyphe végétative. Échelle : 100 µm. B,C- Détail des cellules ovoïdes des hyphes végétatives. Échelle : 20 µm. D- Hyphe aérienne. Échelle : 20 µm.

Discussion : La forme des cellules terminales de l'hyphe aérienne peut faire penser à une cyanobactérie (genre *Rosaria* Carter 1922 par exemple). En revanche, la présence d'hyphes à cellules rectangulaires associées à des conidies sphériques aériennes ne laisse aucun doute quant à l'origine fongique de ce spécimen. Ces différentes caractéristiques morphologiques permettent de le classer dans l'ordre des Capnodiales. La présence de conidies terminales en forme d'ampoule indique que la croissance de ces hyphes se faisait de manière terminale. Cela nous renseigne aussi sur la nature même de ce champignon. Seul le genre *Metacapnodium* Spegazzini 1918 possède également un mycélium comme celui décrit ici et des conidies aériennes qui croissent de manière apicale, ayant une forme d'ampoule en se divisant. L'absence d'ascostromate et d'ascospore ne permet néanmoins pas aisément de rapprocher le spécimen décrit ici d'une espèce précise de *Metacapnodium*. Il en existe très peu actuellement (surtout réparties dans l'hémisphère sud ; Barr 1955, 1972 ; Hughes 1972 ; Hawksworth et al. 1995 ; Rikkinen et al. 2003) et encore moins d'espèces fossiles (Rikkinen

et al. 2003). La forte proportion d'hyphes végétatives par rapport aux conidies ne permet pas de comparer ce spécimen fossile aux espèces déjà décrites de *Metacapnodium*.

Sous-classe Dothideomycetidae Kirk et al., 2001
Ordre Mycosphaerellales (Nannfeldt) Cannon, 2001
Famille Mycosphaerellaceae Lindau, 1897

***Cladosporium* Link ex Gray, 1821**

***Cladosporium* sp.**

Figure IV-19

Matériel : hyphes et spores préservées dans les morceaux d'ambre Arc38M (préparations Arc38Ma à Arc38Mj), hyphes préservées dans les échantillons Cdl33M (préparation Cdl33Ma), Cdl37M (préparation Cdl37Ma), Frs27M (préparation Frs27Ma), Frs32j (préparations Frs32ja à Frs32jc) et Frs38M (préparations Frs38Ma et Frs38Mb).
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1, Cdl], Cénomanien inférieur, niveau B2 [Frs].

Diagnose du genre : Colonies de couleur verdâtre à noire apparaissant noire en lumière transmise. Spores de teinte relativement sombre, uni- à bicellulaires se présentant sous la forme de longues chaînes provenant d'un conidiophore de couleur sombre. Spores les plus jeunes au sommet des chaînes. Chaînes de spores relativement fragiles. Genre facilement reconnaissable par la présence de profondes cicatrices sur les spores au niveau des points d'attache entre deux spores. Genre très commun sur des débris de plantes en décomposition.
Description : Le mycélium de ce champignon est préservé sur des débris végétaux (bois). Il se compose d'hyphes septées dont les ramifications dichotomiques sont régulières (Fig. IV-19A-B). Le diamètre des hyphes varie de 3,9 à 4,1 µm. La très grande majorité des cellules des hyphes a une forme rectangulaire et une longueur de 14-15 à 25-30 µm (Fig. IV-19B-D). À l'extrémité des hyphes, un passage progressif à des cellules de forme plus ovoïde (des conidies) est observable. Ce type de cellules se différencie petit à petit en des arthrospores pouvant former des chaînes relativement longues (de 3-4 à 15-20 arthrospores ; Fig. IV-19C-D). Les arthrospores ont une longueur de 6,8-7,8 µm pour un diamètre de 5,4-6,3 µm. De nombreuses spores ont été retrouvées associées à ce mycélium. Elles ont une longueur de 8,5-10 pour un diamètre de 4,2-4,9 µm et correspondent à des didymospores (Fig. IV-19E).

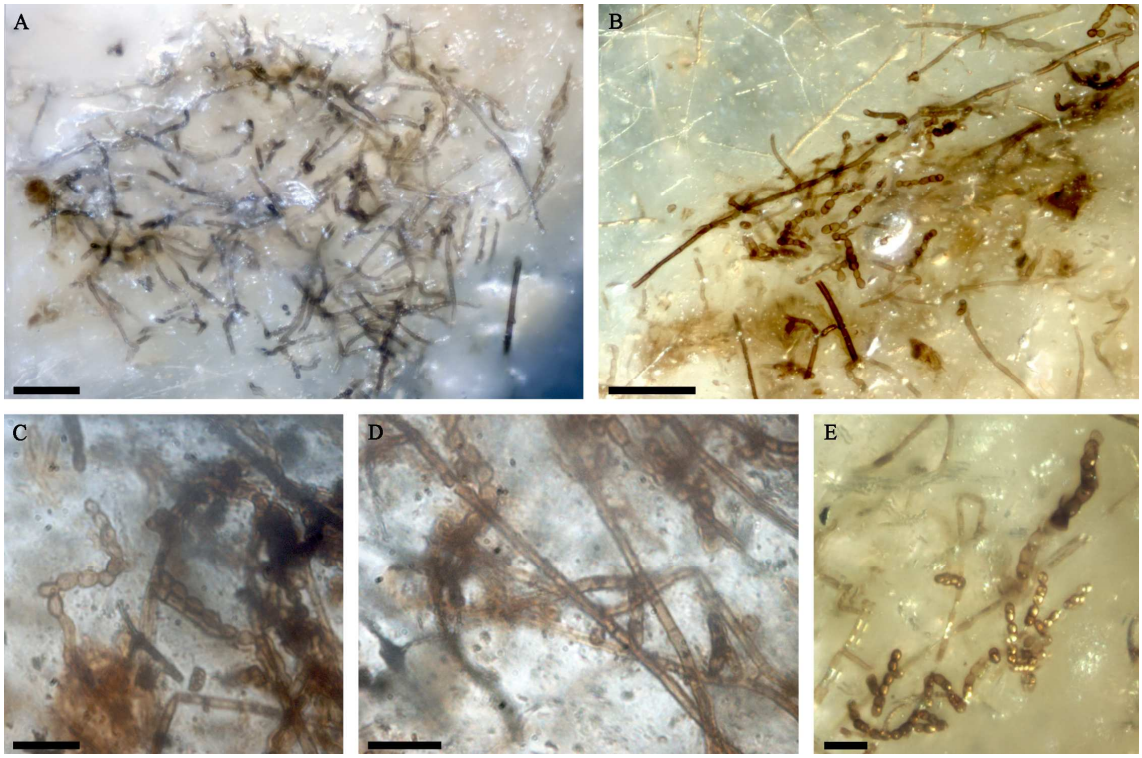

Figure IV-19 : *Cladosporium* sp. A- Matte de filaments [Frs]. Échelle : 50 µm. B- Filaments associés à des arthrospores et des spores [Arc A1]. Échelle : 50 µm. C- Détail sur des chaînes d'arthrospores [Arc A1]. Échelle : 20 µm. D- Hyphes végétatives associés à des chaînes d'arthrospores [Arc A1]. Échelle : 20 µm. E- Chaînes de spores [Arc A1]. Échelle : 20 µm.

Discussion : La forme des hyphes végétatives et celle des chaînes de conidies permettent de rapprocher ces spécimens fossiles de la famille de Mycosphaerellaceae (Ascomycète). Cette famille contient de très nombreux genres (plus de 50), mais la forme des spores (ovoïdes et constituées de 1 ou 2 cellules) permet de les rapprocher du genre *Cladosporium* Link ex Gray 1821. Le genre fossile *Cladosporites* Felis 1894, décrit de couches tertiaires de Galicie (région historique à cheval sur la Pologne et la Lituanie), est proche du genre *Cladosporium* et donc du champignon décrit ici. Néanmoins il s'en différencie par la présence de spores plus irrégulières et pointues. Le genre actuel *Chrysonilia* Arx 1981 est un genre actuel dont la morphologie rappelle celle des fossiles de l'ambre. Il s'en différencie par la présence d'un conidiophore à ramifications très régulières. *Cladosporium* comprend un très grand nombre d'espèces (les plus communes étant *C. cladosporioides* de Vries 1952, *C. elatum* Nannfeldt 1934, *C. herbarum* Link 1816 et *C. sphaerospermum* Penzig 1882). L'aspect dissocié des structures du champignon fossile rend difficile sa comparaison avec les espèces actuelles. Les spores des spécimens fossiles sont assez allongées et permettent de le différencier de l'espèce *C. sphaerospermum* (aux spores plus sphériques). L'absence d'ornementation à la surface des

spores permet aussi de le distinguer de l'espèce *C. herbarum* possédant des spores verruqueuses. *C. cladosporioides* est l'espèce la plus proche des spécimens de l'ambre car elle possède des spores lisses, ovoïdes pouvant être uni- ou bicellulaires.

•••• Eurotiomycetes Eriksson et Winka, 1997

Sous-classe Eurotiomycitidae Tehler, 1988 ex Geiser et Lutzoni, 2007

Ordre Eurotiales Martin ex Benny & Kimbrough, 1980

Famille Trichocomaceae Frischer, 1897

***Genre Aspergillus* Link, 1809**

Aspergillus sp.

Figure IV-20

Matériel : Des hyphes associées à quelques spores préservées dans le morceau Arc A2-1 (préparation ArcA2-1a).

Age et provenance : Cénomanien inférieur, niveau A2 [Arc A2].

Diagnose du genre: Hyphes septées hyalines. Conidiophores provenant de cellules basales (portées par le mycélium rampant), terminés par des vésicules. Morphologie et couleur des conidiophores variant d'une espèce à une autre. Présence de phialides (cellules en forme de quille) couvrant entièrement ou partiellement la surface des vésicules. Phialides pouvant être unisériées (et alors attachées directement à la vésicule) ou bisériées (et alors attachées à la vésicule via une cellule spéciale appelée metula). Phialides surmontées de chaînes de conidies rondes (diamètre de 2-5 µm) formant des chaînes radiales.

Description : Quelques hyphes sont préservées au milieu des nombreuses inclusions de type pseudoprotistes. Ces dernières ont rendu l'observation du champignon difficile. Le mycélium est composé d'hyphes ayant un diamètre de 2-2,4 µm (Fig. IV-20A). Les cellules de ces hyphes ont une longueur de 8-10 µm. Une longue chaîne de spores a été retrouvée en connexion avec ces hyphes. Elle est composée de 20-25 spores sphériques en connexion, le diamètre de chaque spore étant de 3,6-4,3 µm (Fig. IV-20B).

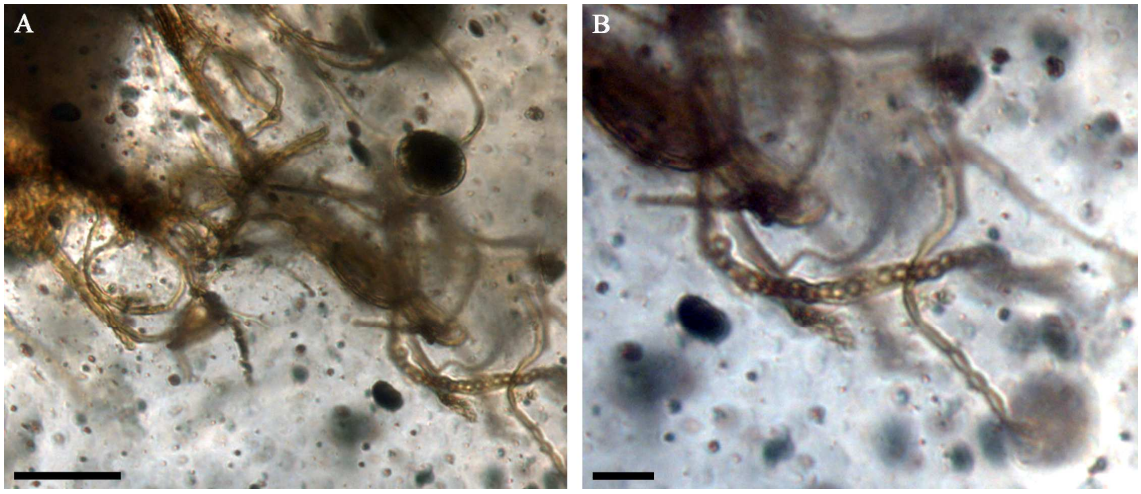

Figure IV-20 : *Aspergillus* sp. [Arc A2]. A- Hyphes et chaîne de spores. Échelle : 50 µm. B- Détail d'une chaîne de spores. Échelle : 20 µm.

Discussion : Le champignon n'est préservé que très partiellement. Quelques hyphes en bon état ont été observées, mais le seul caractère diagnostique de ce spécimen est la présence de la longue chaîne de conidies rondes. Les genres *Chrysonilia***,** *Monilia* Bonorden 1851, *Geotrichum* Link 1909 et *Hormodendrum* Bonorden 1851 présentent des chaînes de spores proches de celles du spécimen fossile. Le mode de formation des spores de ces champignons (par désarticulation de l'hyphe ; il s'agit en fait d'arthrospores ; Moreau 1952) fait qu'elles ont une forme plus ovoïde et une taille diminuant depuis la base des chaînes d'arthrospores. Les spores rondes du spécimen fossile sont plus en adéquation avec celles des spores du groupe des Philidales *sensu* Moreau (1953). Ce dernier regroupe des genres produisant des chaînes de spores rondes au sommet d'un appareil sporifère appelé sporophore ou phialide (e.g. *Aspergillus* Link, 1809, *Penicillium* Link 1809, *Verticillium* Nees 1816 et *Trichoderma* Persoon 1794). Le spécimen fossile possède une chaîne de spores directement portée par le mycélium sans production de sporophore comme cela est le cas chez le genre *Beauveria* Vuillemin 1912. Ce genre se distingue du champignon fossile par le fait qu'il ne présente pas de longues chaînes de spores. En revanche, cette particularité permet de le rapprocher du genre *Aspergillus*. L'espèce *A. nidulans* (Eidam) Winter 1884 (anamorphe : *Emericella nidulans* (Eidam) Vuillemin) montre un grand nombre de ressemblances avec le spécimen décrit ici. Il s'agit d'une espèce dont les filaments portent des phialides, parfois extrêmement réduites, donnant ainsi un aspect dit pénicillioïde à ses conidiophores. Les chaînes de conidies d'*A. nidulans* semblent alors directement issues des hyphes végétatives du champignon comme cela semble être le cas pour le champignon de l'ambre d'Archingeay-les Nouillers. C'est pourquoi, grâce à ces similitudes, le spécimen fossile est attribué au genre *Aspergillus*.

En raison de son état de préservation (non-préservation des vésicules ou des phialides, par exemple), il n'est néanmoins pas attribué à l'espèce *A. nidulans*.

•• Glomeromycotina Schüssler et al., 2001

Sous-classe Indéterminée
Ordre Indéterminé
Famille Indéterminée
Genre et espèce indéterminés
Figure IV-21

Matériel : Mycélium et spores préservés dans 5 préparations du morceau Arc115 (préparations Arc115.5, Arc115.13, Arc115.20, Arc115.22 et Arc115.24) associés à plusieurs dizaines d'arthropodes, du mycélium, des bactéries, divers protistes d'eau douce et marins.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Le mycélium se présente sous la forme d'hyphes septées irrégulièrement ramifiées (1,5-2,5 µm de diamètre, les plus petites hyphes ont un diamètre de 1 µm et les plus grosses de 3 µm ; Fig. IV-21A-B). Les anneaux de piégeage sont issus de branches latérales de 2 µm de diamètre qui forment une boucle. Les anneaux sont unicellulaires et ne comportent qu'un unique septe (Fig. IV-21C-F). Cinq anneaux ont été trouvés, ayant un diamètre interne de 8-11 µm et un diamètre externe de 11-15 µm. Les anneaux complètement formés devaient se détacher assez facilement du mycélium, c'est pourquoi quelques spécimens ont été retrouvés isolés dans l'ambre (Fig. IV-21E). Quelques anneaux de piégeage ont été retrouvés avec de très nombreuses particules détritiques en surface (Fig. IV-21F). Cela semble indiquer que le champignon sécrétait, au niveau de ses anneaux, du mucilage facilitant le piégeage de ses proies. Ce genre de procédé est connu chez les champignons carnivores actuels.
Ce champignon a développé des blastospores disposées de manière latérale sur les hyphes. Certaines ont été observées sur les hyphes donnant naissance aux anneaux de piégeage. Les blastospores matures et les levures sont de forme ellipsoïdale à ovoïde. Les spores secondaires bourgeonnent principalement de manière apicale et parfois de manière latérale sur les blastospores. Ces bourgeonnements forment des chaînes acropétales de spores. Les blastospores sont la phase initiale conduisant à la formation de levures (Fig. IV-21H-J). La

présence à la fois d'hyphes portant des anneaux de piégeage et de levures chez ce spécimen fait de celui-ci un champignon dimorphique.

Blastospores et levures mesurent en moyenne de 3,5-5 x 2,5-3,5 µm, les plus grandes pouvant atteindre 4-6 x 3-4 µm. Des cellules plus longues que celles qui sont décrites ici ont été observées dans les colonies de levures et représentent des stades initiaux du développement de nouvelles hyphes.

Discussion : Les champignons carnivores sont actuellement reconnus comme polyphylétiques, se retrouvant aussi bien dans des groupes comme les Saprolegniales (Oomycètes), les Zoopagales (Zygomycètes) ou chez certains Ascomycètes et Basidiomycètes. Cette adaptation écologique a donc été atteinte de manière indépendante dans différents groupes (Dowe 1987 ; Liou et Tzean 1997 ; Barron 2003). Malgré le fait que ce type de champignon se soit développé dans de nombreux groupes, leur registre fossile est pauvre. Seule une mention de possibles champignons nématophages a été faite dans l'ambre miocène du Mexique (Jansson et Poinar 1986 ; Solórzano-Kraemer 2007). Ces spécimens ont été rapprochés de manière douteuse des genres *Dactylaria* Sacardo 1880, *Dactylella* Grove 1884 et *Monacrosporium* Oudemans 1885, puisque aucune détermination précise, ni identification précise de structures de piégeage n'ont été possibles à partir de ces spécimens (Schmidt et al. 2007, 2008). Le champignon de l'ambre d'Archingeay-les Nouillers met en évidence que cette adaptation trophique existait déjà au Crétacé moyen. Il se distingue des champignons carnivores modernes par son mode de vie et le mode de développement de ses anneaux de piégeage. Par comparaison aux anneaux modernes, ceux du spécimen fossile ne sont pas portés par un pédoncule, ne sont formés que par une seule cellule et devaient probablement être gluants (présence de débris en surface des anneaux). La présence d'un stade levure chez le spécimen fossile le rapproche des classes Saccharomycetes et Taphrinomycetes, alors que la présence d'hyphes portant des anneaux de piégeage le place parmi les anamorphes d'Ascomycètes. Néanmoins, les Ascomycètes carnivores actuels se distinguent du spécimen de l'ambre par le fait qu'ils possèdent des conidies septées et des chlamydospores germant des hyphes (Drechsler 1950). La présence de levures en grande quantité n'est actuellement pas connue chez les champignons carnivores. La présence conjuguée de levures et d'anneaux de piégeage chez le spécimen décrit ici montre qu'il représente une nouvelle lignée fossile de champignons carnivores. Ses caractéristiques le rapprochent des classes des Hyphomycètes et des Blastomycètes, c'est-à-dire un Ascomycète (Schmidt et al. 2008). Néanmoins, comme pour beaucoup de champignons carnivores actuels,

une appartenance au groupe des Gloméromycètes est encore l'hypothèse la plus vraisemblable.

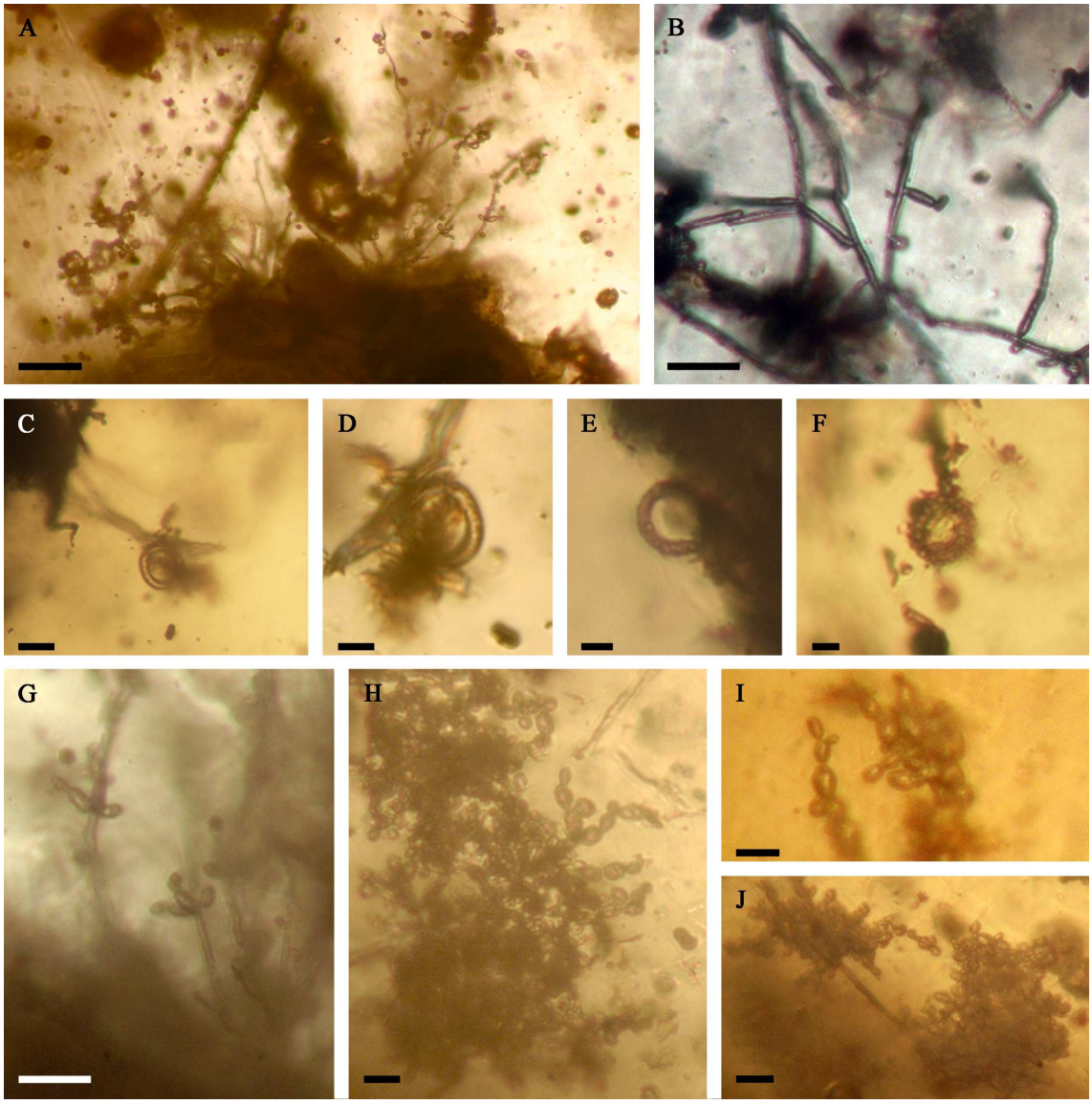

Figure IV-21 : Champignon carnivore [Arc A1]. A- Vue générale du champignon avec hyphes portant des blastospores (à droite) et des levures (à gauche). Échelle : 50 µm. B- Détail de l'hyphe. Échelle : 20 µm. C,D,E,F- Anneaux de piégeage. C,D- Anneaux de piégeage en connexion avec l'hyphe. Échelle : 10 et 5 µm respectivement. E- Anneau de piégeage isolé. Échelle : 5 µm. F- Anneau de piégeage recouvert de débris. Échelle : 5 µm. G- Blastospores. Échelle : 20 µm. H,I,J- Levures. Échelle : 5, 5 et 10 µm respectivement.

CHROMALVEOLATA Adl et al., 2005

- Stramenopiles Patterson, 1989 emend. Adl et al., 2005
  - Peronosporomycetes Dick, 2001 (Öomycetes Winter, 1897)

Ordre Peronosporales De Bary, 1863

Famille Peronosporaceae De Bary, 1863

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-33

Matériel : Des hyphes préservées dans le morceau Arc115 (Préparation Arc115.2).
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Les fragments d'hyphes retrouvés ont poussé sur des débris organiques. Ils sont formés d'hyphes principales dont le diamètre est de 2,15-2,8 µm. Elles se divisent perpendiculairement en hyphes secondaires dont le diamètre est proche des deux tiers du diamètre des hyphes principales (1,6-1,8 µm). Les hyphes secondaires se divisent de nouveau perpendiculairement en hyphes tertiaires dont le diamètre est de nouveau un tiers plus petit que le diamètre des hyphes secondaires (1,05-1,15 µm). Aucune spore ni autre structure reproductive n'a pu être mise en évidence.

Discussion : L'absence de structures reproductives rend difficile l'identification de ce spécimen. Les caractéristiques du mycélium laissent penser qu'il s'agit d'un champignon de la classe des Oomycètes, et plus précisément de la famille des Péronosporaceae (ordre des Péronosporales). La présence d'hyphes qui se divisent perpendiculairement en hyphes secondaires avec un net rétrécissement de leur diamètre est en effet comparable à ce qui est observé sur les appareils reproducteurs asexués des espèces de cette famille. Les Péronosporales, des plantes parasites, produisent des appareils portant des sporanges (autrement appelés sporangiophores ou conidiophores ; Moreau 1953). Dans la famille monogénérique des Albuginaceae, ces appareils sont internes tandis qu'ils sont produits à l'extérieur de l'hôte dans la famille des Peronosporaceae. Ces sporangiophores ont alors une forme arbustive et portent des sporanges à l'extrémité de ces rameaux. L'absence de sporanges sur le spécimen décrit ici ne permet une détermination plus précise. Il se distingue du genre *Basidiophora* Roze et Cornu 1869 qui présente un sporangiophore simple, élargi en massue à son extrémité. Celui du genre *Sclerospora* Schroeter 1888 possède la particularité d'être épais et branchu à son sommet, tandis que les genres *Bremia* Regel 1843 et *Peronospora* Corda 1837 possèdent un sporangiophore dont les branches se ramifient de manière dichotomique. Seul le genre *Plasmopara* présente un sporangiophore aux ramifications similaires à celles du spécimen fossile. Les proportions entre les diamètres des hyphes principales, secondaires et tertiaires sont aussi très proches entre les deux taxons. Le genre *Plasmopara* est très polymorphique comme l'ont démontré Riethmüller et al. (2002),

Göker et al. (2003), Voglmayr et al. (2004) ou encore Voglmayr et Constantinescu (2008). Pour cela, le spécimen décrit ici n'a pas été placé dans le genre *Plasmopara* mais seulement dans la famille des Peronosporaceae. La non-préservation de sporanges et le manque de détail sur le mycélium du spécimen fossile ne permet en effet pas de dire s'il peut effectivement être attribué au genre *Plasmopara*.

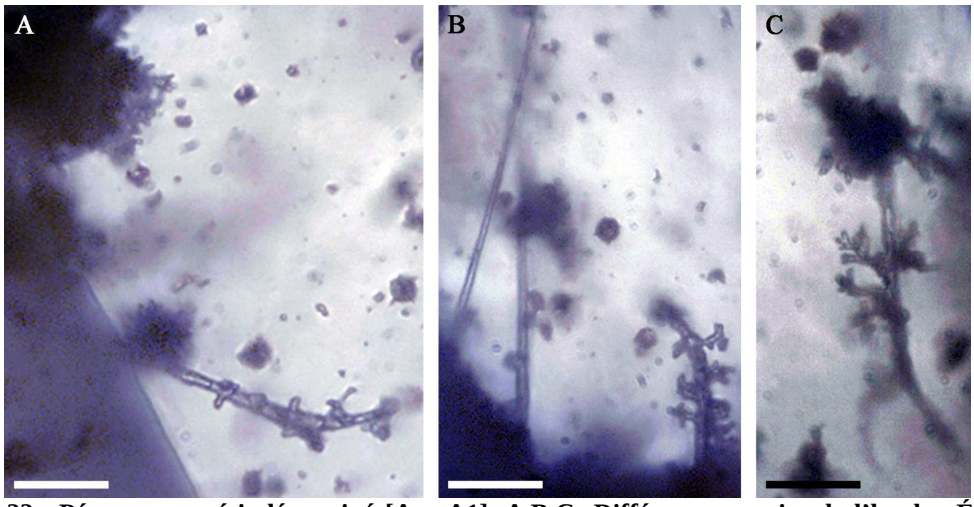

Figure IV-22 : Péronosporacé indéterminé [Arc A1]. A,B,C- Différentes parties de l'hyphe. Échelle : 20 µm.

Les PROTISTES VEGETAUX

Ont été placés dans cette partie les spécimens communément apparentés à des algues et classés dans les clades Chlorophyta, Bacillariophyta et Euglenozoa par Adl et al. (2005).

ARCHAEPLASTIDA Adl et al., 2005

• Chlorophyta Pascher, 1914 emend. Lewis et McCourt, 2004

•• Chlorophyceae Christensen, 1994

Ordre Chlorococcales Pascher, 1915

Famille Myrmeciaceae Ettl et Gärtner, 1995

Genre *Myrmecia* Printz, 1920

***Myrmecia* sp.**

Figure IV-23A

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau d'ambre Arc115 (préparation Arc115.9) associé à plusieurs dizaines d'arthropodes, des amibes testées, des champignons, des actinomycètes et des microorganismes marins.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose du genre : Cellules globuleuses solitaires ou regroupés par 3-4. Cellules entourées d'une membrane montrant un épaississement polaire dans certains cas. Membrane mince, non gélatineuse, ni stratifiée. Plastes dépourvus de pyrénoïdes. Multiplication par autosporulation et présence de zoospores nues, à deux fouets égaux.

Description : Le spécimen d'Archingeay-les Nouillers se compose de trois cellules en forme de poire (Fig. IV-23A). Chacune d'elles mesure environ 7 µm de long et 6 µm de large. Les parois cellulaires sont très épaisses et de couleur brun clair. Des chloroplastes en forme de U sont encore présents à l'intérieur des cellules. Ils sont très opaques et de couleur brun foncé.

Discussion : La forme globuleuse des cellules et leur regroupement par 3 rapprochent le fossile d'Archingeay-les Nouillers de nombreux genres de microalgues. La présence d'une paroi relativement épaisse et de chloroplastes en U permet de l'attribuer au genre *Myrmecia* (famille des Chlorococacceae). Ces petites algues vertes ont des dimensions équivalentes à celles mesurées sur les spécimens décrits ici et les colonies que ce genre forment ont le même aspect que celles des fossiles de l'ambre d'Archingeay-les Nouillers. Très peu d'espèces de ce genre ont été décrites (2-3 ; Bourrelly 1966). *M. reticulata* Tschermak-Woess 1978 est

caractérisée par un épaississement polaire de sa membrane. Le peu de données accessibles à propos du genre *Myrmecia* ne permettent pas de comparer le spécimen fossile avec les espèces actuelles et ainsi d'en préciser les ressemblances ou les différences.

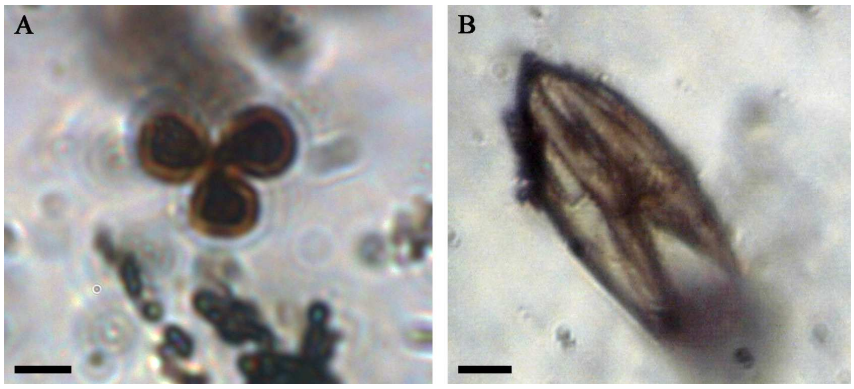

Figure IV-23 : Deux taxa d'algues vertes retrouvés dans l'ambre [Arc A1]. A- *Myrmecia* sp. B- *Quadrigula* sp. Échelles : 5 µm.

Famille Oocystaceae Bohlin, 1901 ?

Genre *Quadrigula* Printz, 1915 ?

Quadrigula* sp. *?

Figure IV-23B

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau d'ambre Arc115 (préparation Arc115.25) associé à plusieurs dizaines d'arthropodes, des microorganismes marins, des amibes testées, des actinomycètes, des champignons.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose du genre : Cellules droites ou légèrement courbées, fusiformes aux extrémités pointues ou émoussées. Cellules groupées par quatre, disposées parallèlement les unes aux autres formant ainsi un prisme à base carré. Pas de véritable contact entre cellules ; cellules réunies par un gel. Genre formant des colonies pouvant réunir de nombreuses tétrades. Cellule avec un plaste pariétal (avec ou sans pyrénoïde). Multiplication par autosporulation.
Description : Cette inclusion est fusiforme, de couleur brune (Fig. IV-23B). Elle a une longueur de 37-38 µm et une largeur de 15-16 µm. Elle est divisée en deux parties presque symétriques (selon le sens de sa longueur), chaque partie ayant une largeur de 8-8,5 µm. Une ornementation longitudinale est observable.

Discussion : Deux cellules fusiformes droites sont accolées l'une à l'autre. Elles constituent sans doute ce qu'il reste d'un cénobe d'algue verte. L'absence de flagelles et leur aspect fusiforme les rapprochent de l'ordre des Chlorococcales. De nombreux genres sont très similaires à ces inclusions. Le genre *Scenedesmus* possède lui aussi un aspect fusiforme, mais est légèrement courbe. Le genre *Scotiella* Fritsch 1912 (Chlorococcales, Oocystaceae) est marqué par la présence de côtes. Le genre *Ankystrodermus* Corda 1838 est beaucoup plus effilé. Les genres *Hyaloraphidium* Pascher et Korchikoff 1931 et *Podohera* Düringer 1958 ont des formes plus courbes. Le genre *Dactylococcus* Nägeli 1849 forme des cénobes dans lesquelles les cellules sont reliées par leurs sommets alors que les deux cellules fossiles sont reliées latéralement. Elles semblent plus proches du genre *Quadrigula* Printz 1915 dont les cellules sont fusiformes et droites, liées entre elles de manière latérale. Les spécimens de l'ambre se distinguent de l'espèce *Q. pfitzeri* (Schröder) Smith 1920 par le fait que cette dernière a des extrémités émoussées. *Q. closterioides* (Bohlin) Printz 1915 et *Q. chodatii* (Tanner-Füllemann) Smith 1920 ont des formes plus étirées que les spécimens décrits ici. *Q. lacustris* (Chodat) Smith 1927 est légèrement dissymétrique.

Famille Scenedesmaceae Oltmanns, 1904

Genre *Enallax* Pascher, 1943

***Enallax napoleoni* sp. nov.**[1]

Figure IV-24

Matériel : Deux spécimens préservés dans le morceau d'ambre Aix15c (préparation Aix(15'-1)c), trois spécimens préservés dans le morceau d'ambre Cdl26M de Cadeuil (préparation Cdl26Mc), dans les deux cas associés à la cyanobactérie *P. cenomanensis* et à différentes amibes testées et un possible spécimen dans le morceau Arc115 (préparation Arc115.9 ; associé à plusieurs dizaines d'arthropodes, des microorganismes marins, des amibes testées, des actinomycètes et des champignons).

Étymologie : espèce nommée en référence au cours séjour de l'empereur Napoléon I^{er} sur l'île d'Aix.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1, Cdl], Cénomanien inférieur, niveau B2 [Aix B2].

[1] Cette espèce a été décrite dans l'article suivant : Girard (Accepté).

Diagnose de l'espèce : Cénobes avec (2)-4-8 cellules allongées plus ou moins parallèles, souvent décalées les unes par rapport aux autres. Cellules fusiformes à ellipsoïdes, parfois légèrement asymétriques. Cellules pressées les unes contre les autres d'où, pour chaque cellule, un côté interne concave et un côté externe convexe. Paroi cellulaire épaisse avec des nervures ou des arêtes méridiennes. Présence d'un seul chloroplaste pariétal (attaché à la paroi cellulaire) avec quelques renflements et un seul pyrénoïde. Reproduction par 2-4-8 autospores toujours en cénobe dans la cellule mère. Les autospores développent des structures en forme de rides (c'est-à-dire des côtes ou des nervures) sur leur paroi et sortent quand la cellule mère se déchire.

E. napoleoni se distingue des autres espèces d'*Enallax* Pascher 1943 par sa grande taille. Elle diffère de l'espèce *E. acutiformis* (Schröder) Hindák 1989 par son nombre plus important de côtes longitudinales.

Description : Cellule fusiforme, presque deux fois plus longue que large, avec six fortes côtes longitudinales donnant à la cellule une symétrie d'ordre 6 (grand axe de la cellule confondu avec l'axe de symétrie ; Fig. IV-24A-B). Un spécimen de l'île d'Aix est légèrement asymétrique, avec un apex plus pointu que l'autre (peut-être à cause des conditions de préservation). Les spécimens de Cadeuil ainsi qu'un des spécimens de l'île d'Aix n'ont pas montré de structures internes préservées. Seul le second spécimen de l'île d'Aix possède une structure centrale ellipsoïdale interprétée comme étant un plaste (Fig. IV-24B). Le spécimen de l'ambre d'Archingeay-les Nouillers possède la particularité d'avoir des côtes plus irrégulières que les autres spécimens. Aucun cénobe n'a été préservé. L'absence de ces derniers n'indique pas que *E. napoleoni* ne pouvait pas en former. Cela est peut-être dû à une destruction du cénobe lors son piégeage dans la résine (d'autant plus que deux spécimens ont été trouvés dans le même morceau d'ambre à l'île d'Aix).

Les différents spécimens d'*E. napoleoni* ont une longueur variant entre 30 et 60 µm et une largeur de 15 à 30 µm. Seul le spécimen de l'ambre d'Archingeay-les Nouillers est plus petit (22 x 12 µm).

Discussion : Ces fossiles peuvent être attribués à la famille des Scenedesmaceae (Chlorococcales) sur la base de leur forme en fuseau, de leur forte costulation et de leurs dimensions. Dans son inventaire des Scenedesmaceae, Bourrelly (1966) remarqua que la forme du cénobe est la principale caractéristique utilisée pour classer ce type d'algues. Les fossiles des ambres charentais ont été trouvés isolés. Même si deux spécimens ont été trouvés dans le même morceau d'ambre à l'île d'Aix, ils ne sont pas en connexion. Près de 100 µm les séparent.

Parmi les Scenedesmaceae, ces fossiles correspondent au genre *Enallax* décrit par Bourrelly (1966) comme des algues fusiformes légèrement asymétriques montrant une forte costulation longitudinale. *Scenedesmus acutiformis* Schröder 1897 a aussi été décrit comme une algue unicellulaire large et non courbée avec des côtes longitudinales ; cette espèce a été ultérieurement transférée dans le genre *Enallax* (Hindák 1990).

E. napoleoni peut être distinguée des deux autres espèces actuelles *d'Enallax* de la manière suivante. *E. alpina* Pascher 1943 est plus petite : 30 µm de long et 14 µm de large selon les dessins fournis par Bourrelly (1966 : Planche 36 Fig. 19 ; Fig. IV-24C). *E. acutiformis* ne possède que quatre côtes longitudinales et est aussi plus petite (20 µm de long et 14 µm de large).

Les espèces du genre *Scotiella* (Chlorococcales, Oocystaceae) ont elles aussi une morphologie similaire à celle des espèces du genre *Enallax*. Chez les espèces de *Scotiella*, le plaste est central ou pariétal et possède une plaque médiane en forme de H. La présence d'un plaste ellipsoïdal sur un des spécimens de l'île d'Aix permet de différencier les fossiles charentais du genre *Scotiella*. Le genre *Scotiellopsis* Vinatzer 1975 (Chlorococcales, Scenedesmaceae) est aussi proche des fossiles décrits ici. Néanmoins les spécimens de *Scotiellopsis* ont une symétrie différente de celles des spécimens d'*E. napoleni* et une faible costulation (Noguerol-Seoane et Rifón-Lastra 2000).

La petite taille et l'aspect très irrégulier des côtes du spécimen d'Archingeay-les Nouillers laisse planer quelques doutes quant à la réelle origine de ce spécimen. Il pourrait s'agir d'un autre type d'algue verte même si *E. napoleoni* reste le taxon le plus probable. Il s'agit probablement d'un spécimen très mal conservé.

Figure IV-24 : *Enallax napoleoni* nov. sp. A- Spécimen le mieux préservé [Cdl]. Échelle : 10 µm. B- Un des spécimens [Aix B2] montrant un plaste ellipsoïde (tirets blancs). Échelle : 10 µm. C- *Enallax alpinus* Pascher 1943, redessiné à partir de Bourrelly (1966). Échelle : 10 µm.

Ordre Volvocales Oltmanns, 1904

Famille Spondylomoraceae Korshikov, 1923

Genre *Chlorcorona* Fott, 1967

***Chlorcorona* sp.**

Figure IV-25

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau Rnd7C (préparation Rnd7c-1).
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Rnd].

Diagnose du genre : Colonies formées de 2 cercles superposés de 4 cellules. Cellules sans contact les unes avec les autres, reliées entre elles par des prolongements gélatineux. Cellules pyriformes, possédant un chloroplaste à pyrénoïde basal, un stigma et 2 vacuoles contractiles. Présence de 2 longs fouets égaux (35-40 µm). Longueur : entre 7 et 12 µm.
Description : Cette microalgue a une forme triangulaire (Fig. IV-25). Elle est longue de 32-33 µm et large de 30-31 µm. Elle est de couleur brune, mais cette coloration n'est sans doute pas la coloration originelle de l'inclusion puisque tout l'ambre qui l'entoure est de la même couleur. Une ouverture sub-rectangulaire (longue de 24-25 µm et large de 4-5 µm) est visible au niveau du bord externe de l'inclusion. Aucune structure n'est visible dans la cellule.

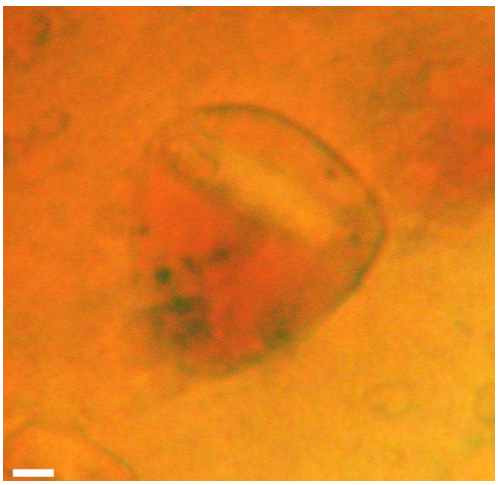

Figure IV-25 : *Chlorcorona* sp. [Rnd]. Échelle : 5 µm.

Discussion : La forme et la taille de l'inclusion la rapprochent de certaines algues vertes unicellulaires. La plupart de ces dernières ont généralement des formes globuleuses (ovoïdes ou sphériques) et seuls quelques genres ont une forme plus triangulaire. Parmi ces dernières, la taille de l'inclusion et surtout les proportions entre sa longueur et sa largeur permettent de la classer parmi l'ordre des Volvocales (des petites algues vertes isolées ou formant des

cénobes). Le genre *Pandorina* Bory de Saint Vincent 1824 possède des cellules en coin pressées les unes contre les autres. Ce genre présente aussi une ornementation radiaire bien particulière et un bord externe plat. Le genre *Chlorcorona* Fott 1967 possède des cellules pyriformes et un bord externe courbe comme sur le fossile décrit ici (Bourrelly 1966[2]). Ce genre monospécifique (*C. bohemica* Fott 1949) présente aussi une ouverture au niveau du bord externe, mais celle-ci est courbe, avec des bordures parallèles au bord externe de la cellule. Les ressemblances avec le genre *Chlorcorona* permettent de placer l'inclusion de l'ambre des Renardières dans ce genre monospécifique. Les différences notées avec *C. bohemica* Fott 1949 (taille, ouverture rectangulaire) permettront sans doute de créer une nouvelle espèce.

CHROMALVEOLATA Adl et al., 2005

• Stramenopiles Patterson, 1989 emend. Adl et al., 2005

•• Bacillariophyta Haeckel, 1878

••• Coscinodiscophytina Medlin et Kaczmarska, 2004

Sous-classe Biddulphiophycidae Round et Crawford, 1990

Ordre Hemiaulales Round et Crawford, 1990

Famille Hemiaulaceae Heiberg, 1863

Genre *Hemiaulus* Heiberg, 1863

***Hemiaulus* sp.**

Figure IV-26

Matériel : Plusieurs spécimens préservés dans les morceaux Arc60 (préparation Arc60 ; 1 fragment associé à des arthropodes et des spicules de spongiaires), Arc115 (préparations Arc115.2, Arc115.4, Arc115.10, Arc115.12, Arc115.19, Arc115.24 et Arc115.25 ; plus de 20 spécimens associés à d'autres diatomées, d'autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes), Arc226 (préparation Arc226.14 ; 1 spécimen associé à des arthropodes et des filaments mycéliens) et Arc263 (préparation Arc263.9 ; 2 spécimens associés à des arthropodes, du mycélium et des kystes d'amibes).

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

[2] Dans cette référence, le genre *Chlorcorona* est nommé *Corone* comme il a été initialement décrit par Fott (1949). Fott (1967) a changé le nom de genre à cause d'un problème de synonymie.

Diagnose du genre : Cellules reliées par des processus plus ou moins longs pour former des chaînes droites ou courbées. Plastides petits et discoïdes.

Valves ellipsoïdes avec de longs et fins processus, reliées par des épines apicales. Faces valvaires courbes, se mélangeant avec le manteau. Aréoles prenant la forme de simples pores ronds ou de larges trous ellipsoïdes ou rectangulaires fermés par un crible complexe. Présence d'un processus labié central ou légèrement décalé, parfois absent. Bandes intercalaires plus finement aréolées que le reste des valves, divisées avec des terminaisons pointues.

Description : Ces diatomées ont uniquement été retrouvées à Archingeay-les Nouillers. Elles sont celles qui ont montré le plus de variabilité. Certaines ont été retrouvées isolées, d'autres formant des chaînes droites de 2-3 diatomées. Les frustules de chaque cellule possèdent des cornes plus ou moins longues leur permettant de former des chaînes. La majorité d'entre elles présentent des valves ellipsoïdes de 40 µm de longueur, mais certaines d'entre elles sont beaucoup plus petites (8-10 µm de diamètre). Les cornes se prolongent par des épines apicales représentant le véritable système de liaison. Sur certains spécimens, les aréoles sont visibles sur la face valvaire et sur les cornes. La face valvaire peut être segmentée par des pseudo-septa. Jusqu'à 7 segments différents ont pu être identifiés sur certains spécimens, mais dans la majorité des cas, seuls 3 ou 5 segments ont été observés. Le segment central est plus haut que les autres et possède parfois une épine centrale.

Cinq morphes différents ont pu être identifiés. Le morphe A (diamètre de 35-55 µm ; Fig. IV-26A-B) possède des cornes qui se prolongent par des épines situées sur la partie interne des cornes. La face valvaire est divisée en 3 segments, le segment central étant plus important bordé de deux segments latéraux. Parmi les spécimens placés dans ce morphe, il est possible de distinguer deux sous-morphes avec des diatomées dont les segments latéraux ne sont que peu prononcés (sous-morphe A ; Fig. IV-26A) et d'autres avec des segments latéraux très prononcés et une épine sur le segment central (sous-morphe A' ; Fig. IV-26B). Le morphe B (diamètre de 30-65 µm ; Fig. IV-26C-D) correspond à des diatomées dont la face valvaire est divisée en 5 segments (un central plus prononcé bordé de chaque côté par 2 segments peu prononcés) et possédant 3 épines (2 prolongeant de manière interne les cornes et une sur le segment central). Le morphe C (diamètre de 10-15 µm ; Fig. IV-26E) est caractérisé par la présence de 7 segments sur la face valvaire (le segment central étant le plus prononcé) et par la présence d'épines prolongeant les cornes. Le morphe D (diamètre de 38-40 µm ; Fig. IV-26F) a un segment central occupant toute la face valvaire et 3 épines (2 au somment des cornes et 1 sur le segment). Enfin, le morphe E (Fig. IV-26G-H) correspond à de très petites

diatomées (diamètre de 5-10 µm) possédant une face valvaire très réduite. Aucune épine n'a pu être observée sur ce dernier type de diatomées.

Discussion : La présence de cornes latérales fines et longues prolongées par des épines de liaison sur ces diatomées centriques permet de les classer parmi les Biddulphiophycidae, et plus précisément dans la famille des Hemiaulaceae. Dans celle-ci, le genre *Eucampia* Ehrenberg 1840 se différencie très clairement des fossiles décrits ici par la présence de nombreux ocelles costulées et par la présence d'une légère dépression en position centrale sur les faces valvaires. Le genre *Cerataulina* Péragallo 1892 se distingue des spécimens d'Archingeay-les Nouillers par le fait qu'il possède des cornes très courtes. En revanche, la présence de cornes très étroites plus ou moins longues parallèles à l'axe pervalvaire les rapproche du genre *Hemiaulus*. Ce genre comprend de très nombreuses espèces dont certaines très polymorphes (ex : *H. polymorphus* Grunow 1884). *H. membranaceus* Cleve 1873 et *H. indicus* Karsten 1907 possèdent des cornes assez courtes. *H. hauckii* Karsten 1907 possède de colonies souvent tordues tandis que *H. sinensis* Greville 1865 a la particularité d'avoir les extrémités des cornes plates. Parmi les espèces fossiles, *H. giganteus* Strel'nikova 1974 a une taille très nettement supérieure (160-180 µm) à celle des fossiles trouvés dans l'ambre d'Archingeay-les Nouillers. Le sous-morphe A, par l'absence de d'épine centrale et la présence de deux secteurs latéraux peu prononcés, se rapproche de nombreuses espèces. *H. elegans* (Heiberg) Grunow 1884 (32 µm de diamètre) et *H. hostilis* Heiberg 1863 (21 µm de diamètre) possèdent toutes deux un secteur central très bombé bordé de deux petits secteurs se mélangeant avec l'épatement des cornes. *H. asymmetricus* Jousé 1951 possède elle aussi un secteur central très bombé bordé de 2 secteurs plus petits, mais a des cornes de tailles différentes. *H. includens* Grunow 1884 ne présente pas de secteurs latéraux bien distincts des épatements des cornes. *H. echinulatus* Jousé 1949 et *H. danicus* Grunow 1878 semblent les deux espèces les plus proches du morphe A avec secteur central bombé bordé de deux secteurs latéraux bien marqués et des cornes légèrement épatées. Néanmoins, aucune ne possède une épine centrale comme le sous-morphe A'. *H. rossicus* Pantocsek 1889, par la présence de 4 secteurs latéraux bordant un secteur central légèrement bombé rappelle les morphes B et C. *H. undulatus* Jousé 1951 est aussi proche de ces deux morphes, mais possède une forme générale plus courbée et un nombre de secteurs latéraux assez variables. Le morphe D, ne possédant qu'un unique secteur central avec une épine, ne se rapproche vraiment d'aucune espèce d'*Hemiaulus* déjà décrite. Il pourrait cependant s'agir d'un polymorphe d'*H. includens*, d'*H. elegans* ou encore d'*H. hostilis* dont le secteur central se serait énormément développé. Le morphe E est morphologiquement proche des espèces *H.*

kittani Grunow 1878, *H polymorphus*, *H. tumidicornis* Strel'nikova 1974 et *H. antiquus* Jousé 1951. Néanmoins, *H. polymorphus* (30-32 µm de diamètre) et *H. kittani* (diamètre de 45-50 µm) sont nettement plus grandes que les spécimens du morphe E. *H. tumidicornis* est de taille comparable à ces derniers (12 µm de diamètre), mais ne possède pas de cornes très développées. *H. antiquus*, malgré sa taille légèrement supérieure (diamètre de 22 µm), semble être l'espèce dont les fossiles du morphe E sont les plus proches.

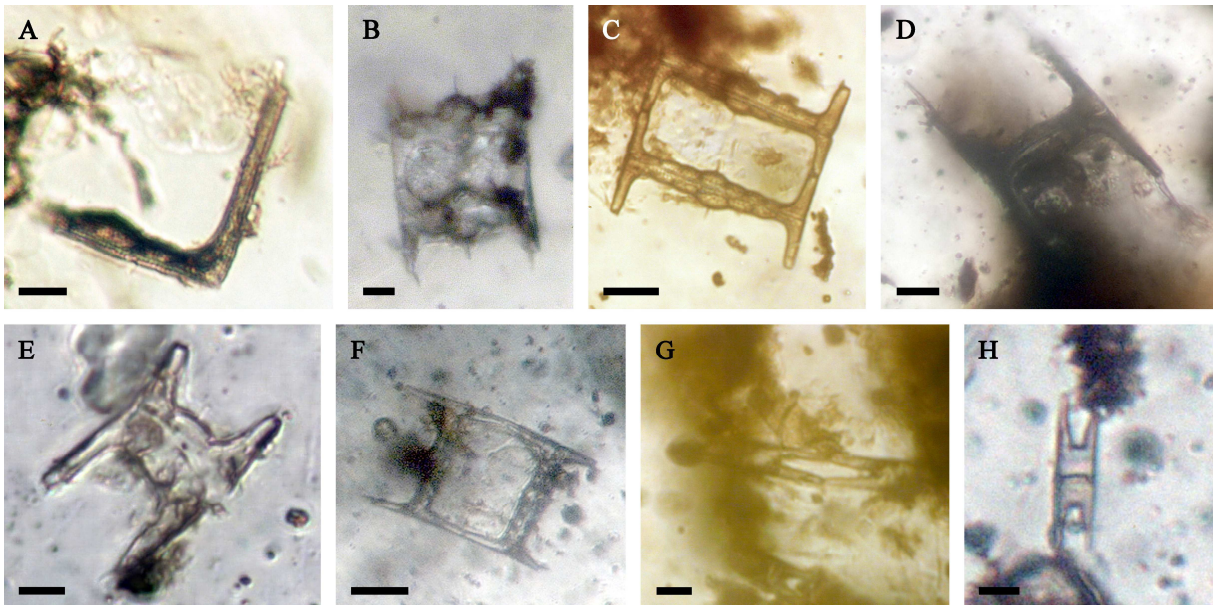

Figure IV-26 : *Hemiaulus* sp. [Arc A1]. A- Morphe A, sous-morphe A. Échelle 10 µm. B- Morphe A, sous-morphe A'. Échelle : 10 µm. C,D- Morphe B. Échelle : 20 et 10 µm respectivement. E- Morphe C. Échelle : 5 µm. F- Morphe D. Échelle : 10 µm. G,H- Morphe E. G- Colonies de deux diatomées. Échelle 10 µm. H- Diatomée isolée. Échelle : 10 µm.

Ordre Cymatosirales Round et Crawford, 1990 ?

Famille Rutilariaceae De Toni, 1894 ?

Genre *Syndetocystis* Rafls ex Greville 1866 ?

Syndetocystis* sp. *?

Figure IV-27A

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau Arc 115 (Préparation Arc115.22) associé à divers arthropodes, des amibes testées, d'autres microorganismes marins, des actinomycètes et des champignons.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose du genre : Valves sub-circulaires, avec des marges dentées. Présence d'un processus cylindrique au centre des valves, se terminant en forme de crochet qui permet de relier les valves de deux frustules consécutifs et de former des filaments.

Description : Il s'agit d'une diatomée centrique de 50-52 µm de long et de 14-15 µm de diamètre (Fig. IV-27A). Le frustule lui-même a une longueur de 20 µm et possède deux grands processus centraux (19-21 µm de longueur). De petites épines sont présentes sur les bordures des valves. Elles ont une longueur de 7-8,5 µm.

Discussion : La forme et surtout la présence d'un long processus central permet de relier cette diatomée au genre *Syndetocystis* Rafl ex Greville 1866. Ce genre se compose de peu d'espèces, toutes étant uniquement connues à l'état fossile. *S. uralensis* Strel'nikova 1974, décrit de séries campaniennes de Russie, a des valves moins bombées et un processus légèrement excentré. *S. barbadensis* Ralfs 1896 provient de sédiments de l'Eocène moyen des Barbades et présente des terminaisons de processus en crochet typiques. En l'absence de détails sur les terminaisons de processus et sur l'ornementation du frustule, il est difficile de dire si le spécimen de l'ambre ici appartient à une espèce déjà décrite.

Famille Trochosiraceae Gleser 1992

Genre *Trochosira* Kitton, 1871

***Trochosira mirabilis* Kitton, 1871 ?**

Figure IV-27B

Matériel : Plusieurs spécimens préservés dans le morceau Arc115 (préparations Arc115.4, Arc115.14, Arc115.22 et Arc115.25) associés à d'autres diatomées, d'autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose de l'espèce : Cellules formant des chaînes en s'unissant par une épine ou une baguette au centre des valves. Valves circulaires ou en dôme avec une crête marginale bien développée et un manteau vertical. Présence de nombreuses épines assez longues émergeant de la crête marginale. Présences de rangées d'aréoles loculées disposées radialement du centre des valves vers leur marge, interrompues par la crête marginale. Loculi recouverts par un crible multiperforé et s'ouvrant à l'intérieur par un foramen. Présence de côtes sur les flancs des valves. Présence de petits processus labiés ellipsoïdes parmi les rangées externes de foramens ou juste au-dessus des marges des valves. Centre de la face valvaire circulaire,

marqué par la présence du ou des processus de liaison qui peuvent être de deux types : une longue tige à trois facettes ou trois courtes épines disposées de manière à recevoir la tige de la valve suivante.

Description : Les différents spécimens ont des frustules connectés par de longs et forts processus au centre des valves (Fig. IV-27B). Ces dernières sont circulaires, en forme de dôme (20-25 µm de diamètre) avec de nombreuses petites épines (plus larges à leur base) partant de leur marge. Plusieurs colonies de 4 ou 5 cellules ont été retrouvées. Une colonie d'une dizaine de cellules prise dans des débris végétaux a aussi été observée.

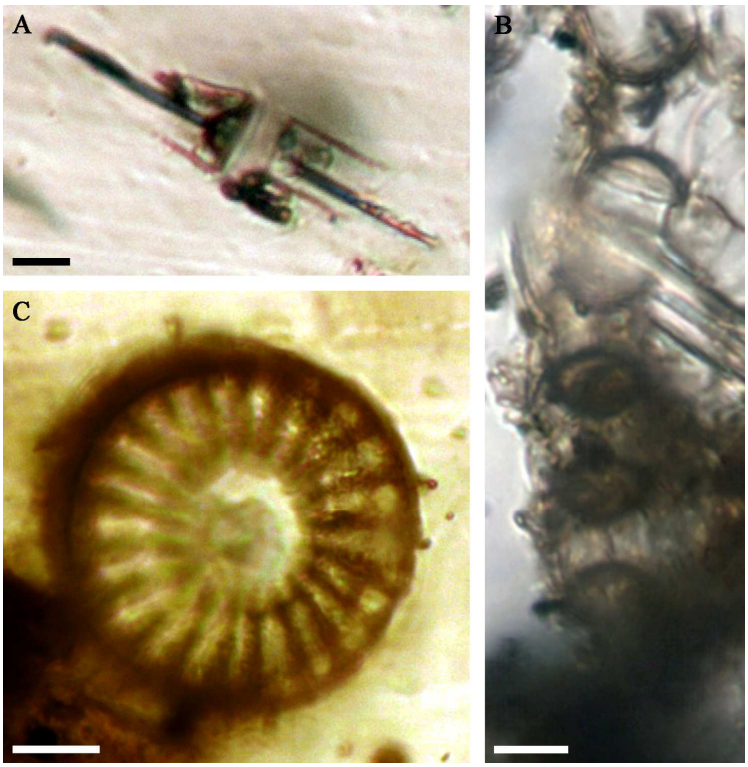

Figure IV-27 : Diverses diatomées de l'ambre [Arc A1]. A- *Syndetocystis* sp. B- *Trochosira mirabilis* ? C- Diatomée centriques indéterminées. Échelles : 10 µm.

Discussion : Les frustules ovoïdes de ces diatomées liées les unes aux autres par de longues épines rapprochent ces diatomées de deux genres. L'absence d'un vrai cercle d'épines latérales les distingue du genre *Skeletonema* Greville 1865, tandis que la présence d'un fort processus central permet de les placer dans le genre *Trochosira* Kitton 1871. Sims (1989) distingua 4 espèces différentes de *Trochosira*. *T. spinosus* Kitton 1871 est caractérisée par un cercle de petits processus au centre des valves. *T. coronata* Schrader et Fenner 1976 a des valves dimorphiques : l'une présentant deux solides processus entre lesquels vient s'insérer l'unique processus de l'autre valve. *T. polychaeta* Sims 1989 possède un long et fort processus à trois faces. Les spécimens de l'ambre d'Archingeay-les Nouillers ne peuvent être distingués de *T. mirabilis* Kitton 1871. Cette espèce a en effet de forts processus simples dont

la longueur équivaut à une fois ou deux le diamètre du frustule et un diamètre de 12-23 µm tout comme les spécimens décrits ici.

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminée

Figure IV-27C

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau Arc115 (Préparation Arc115.13) associé à plusieurs dizaines d'arthropodes, d'autres microorganismes marins, des amibes testées, des actinomycètes et des champignons.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Il s'agit d'une diatomée centrique de 40 µm de diamètre (Fig. IV-27C). Seule la vue valvaire est accessible. Le centre de la valve est caractérisé par une dépression tandis que ses bords présentent de nombreuses côtes radiaires.
Discussion : Sa forme ronde en vue valvaire, ainsi que ses similitudes avec les genres *Stephanopyxis* et *Skeletonema*, font de cette diatomée un spécimen de l'ordre des Thalassiosirales. L'absence de détails sur la forme en vue latérale ne permet néanmoins pas de préciser plus la détermination de ce spécimen. Il est toutefois intéressant à noter les similitudes des vues valvaires de ce spécimen et des genres *Cyclotella* (Kützing 1833) Brébisson 1838, *Cyclostephanos* Round 1988 et *Stephanodiscus* Ehrenberg 1845.

•••• Paraliaceae Mann in Adl et al., 2005

Genre *Paralia* Heiberg, 1863

***Paralia sulcata* (Ehrenberg) Cleve, 1873 ?**

Figure IV-28A

Matériel : Plusieurs colonies préservées dans le morceau Arc115 (préparations Arc115.21 et Arc115.26) associée à d'autres diatomées, d'autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose de l'espèce : Cellules cylindriques reliées les unes aux autres pour former des chaînes droites. Plusieurs petites plastides discoïdes par cellule.

Valves robustes, circulaires, avec des marques radiaires sur la face valvaire. Face valvaire et manteau bien différenciés. Cellules reliées les unes aux autres par des arrêtes et des rainures bien développées et par des épines marginales. Extrémité des chaînes marquée par la présence de cellules avec des arrêtes réduites et sans épines marginales.

Valves composées d'une épaisse couche interne perforée par des tubes qui connectent la lumière de la cellule avec une série de chambres situées sous la fine couche externe. Chambres s'ouvrant par de larges trous sur les marges de la face valvaire et sur le manteau. Bandes intercalaires nombreuses portant des fentes ou sans perforations.

Description : Les colonies trouvées dans l'ambre d'Archingeay-les Nouillers sont formées par des frustules cylindriques à quadratiques (15-20 µm de diamètre) reliées par des épines marginales pour former des chaînes droites. Les frustules sont plus larges que hautes. Deux colonies légèrement courbes comportent entre 15 et 20 cellules. Celle de la préparation Arc115.21 a été retrouvée piégée dans le mycélium du champignon *Metacapnodium* (Fig. IV-28A).

Discussion : La forme générale des frustules (cylindriques à quadratiques) permet de classer ces diatomées dans la famille des Paraliaceae. Le genre *Ellerbeckia* (Moore) Crawford 1988 est caractérisé par la présence de linéations typiques sur les valves qui n'ont pas été observées sur la colonie retrouvée dans Arc115. Le genre *Paralia* est caractérisé par des cellules fortement silicifiées cylindriques à quadratiques. Les cellules de *P. sulcata* (Ehrenberg) Cleve 1873 possèdent des faces valvaires planes et n'ont aucune épine marginale. Aucune différence, même au niveau du diamètre (diamètre de *P. sulcata* : 8-130 µm) ou de la longueur de l'axe pervalvaire (3-45 µm pour *P. sulcata*), a pu être mis en évidence entre les fossiles décrit ici et l'espèce *P. sulcata.*

•••• Melosiriaceae Mann in Adl et al., 2005

Genre *Aulacoseira* Thwaites, 1848 ?

Aulacoseira* sp. *?

Figure IV-28B-C

Matériel : Plusieurs spécimens préservés dans le morceau Arc115 (préparations Arc115.2, Arc115.4, Arc115.11, Arc115.14 et Arc115.19) associés à d'autres diatomées, d'autres micro-organismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose du genre : Cellules étroitement reliées pour former de longs filaments droits ou légèrement courbés. Plastides discoïdes.
Valves circulaires. Face valvaire plane, lisse ou perforée de nombreux pores (souvent localisés sur la périphérie des valves). Manteau formant un angle droit avec les faces valvaires dont il est séparé par des rangées verticales ou courbes d'aréoles. Manteau et face valvaire reliés par des épines qui viennent s'attacher avec celles des cellules voisines pour former les filaments. Épines pouvant avoir une ou deux racines selon les espèces. Manteau portant des aréoles simples rondes à rectangulaires. Présence de petits processus labiés. Bandes intercalaires finement aréolées formant des boucles fendues.
Description : Les spécimens présentent de longs frustules cylindriques formant des filaments longs et étroits. Les faces valvaires sont circulaires. Certains spécimens possèdent un manteau assez court, d'autres un long (voire très long) manteau. Les valves possèdent un cercle d'épines lancéolées (10 ou plus, toutes de la même longueur) tout autour de leur marge (Fig. IV-28B-C). Deux morphes ont pu être identifiés. Le premier (Morphe A) correspond à des cellules courtes (20-25 µm de longueur pour un diamètre de 7- 8 µm) et le second (Morphe B) à des cellules longues (entre 45-et 50 µm de long pour 10-11 µm de diamètre ; Fig. IV-28B).
Discussion : La forme générale cylindrique et les faces valvaires à section circulaire permettent de classer ces diatomées dans le clade des Coscinodiscophytina. En vue latérale, certains spécimens montrent des ressemblances avec le genre *Melosira*, mais leur forme et leur rangée d'épines les rapprochent plus du genre *Aulacoseira* Thwaites 1848. Simonsen (1979) a montré les grandes similitudes entre ces deux genres et a déplacé certaines espèces du genre *Melosira* Agardh 1824 dans le genre *Aulacoseira* (*A. ambigua* (Grunow) Simonsen 1979, *A. granulata* (Ehrenberg) Simonsen 1979, *A. herzogii* (Lemm.) Simonsen 1979, *A. italica* (Ehrenberg) Simonsen 1979 et *A. islandica* (Müller) Simonsen 1979). Les spécimens décrits ici ont souvent été retrouvés dans des masses de débris végétaux, rendant leur observation difficile. Certaines caractéristiques morphologiques n'ont pas pu être observées (comme les aréoles du manteau). Il n'a donc pas pu être possible de comparer les spécimens de l'ambre d'Archingeay-les Nouillers aux espèces *d'Aulacoseira* déjà décrites et ainsi de confirmer leur appartenance à ce genre.

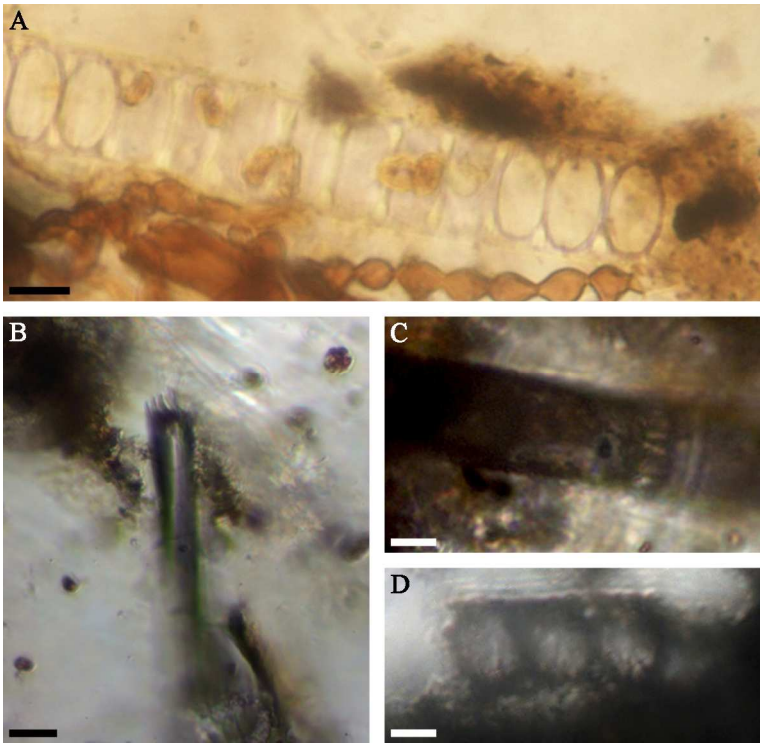

Figure IV-28 : Paraliaceae et deux types de Melosiraceae de l'ambre [Arc A1]. A- *Paralia sulcata ?* Échelle : 10 µm. B- *Aulacoseira ?* Échelle : 10 µm. C- Détail de la liaison de deux frustules d'*Aulacoseira ?* Échelle : 5 µm. D- *Melosira nummuloides ?* Échelle : 5 µm.

Genre *Melosira* Agardh, 1824

***Melosira nummuloides* Agardh, 1824 ?**

Figure IV-28D

Matériel : Plusieurs colonies de 2-4 spécimens préservées dans le morceau Arc115 (préparation Arc115.19, Arc115.22 et Arc115.24) associées à d'autres diatomées, d'autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose de l'espèce : Cellules cylindriques à sub-sphériques reliées entre elles pour former des chaînes par un mucilage sécrété au niveau des faces valvaires et par des épines irrégulières. Cellules souvent unies en doublets ou en triplets. Plastides lobées, petites et en forme d'assiette. Face valvaire plate ou en dôme couverte de fines épines ou de granulations. Parfois présence d'une couronne de larges épines irrégulières pouvant être surmontée par une carène. Manteau peu différencié de la face valvaire. Valves loculées ; loculi s'ouvrant à l'extérieur par de petits pores simples et reliés à la surface interne par de large pores. Processus labiés habituellement disposés en anneau près des marges de la valve et parfois

regroupés sur la valve. Bandes intercalaires fendues, ligulées avec des rangées longitudinales et régulières de petits pores.

Description : Les frustules de ces diatomées sont subsphériques. Les cellules ont un diamètre compris entre 8 et 10 µm. Elles forment des colonies soit de 3 cellules (Fig. IV-28D) soit de 5 cellules. Les cellules sont unies les unes aux autres au niveau de l'aire centrale des faces valvaires et par des épines marginales relativement courtes.

Discussion : Leur forme subsphérique permet de dire qu'il s'agit de diatomées centriques. Les colonies filamenteuses (soit de 3 cellules soit de 5 cellules) et la manière dont sont jointes les cellules permettent de classer ces microfossiles dans le clade des Melosiraceae. La présence d'un axe pervalvaire bien développé et de cellules subsphériques accolées les unes aux autres placent ces spécimens dans le genre *Melosira*. De très nombreuses espèces de *Melosira* ont été créées (sans doute plus d'une centaine). Certaines se différencient très clairement des fossiles décrit ici. *M. varans* Agardh 1827, par exemple, est plus quadratique. Parmi celles qui s'en rapprochent le plus, *M. arctica* Dickie 1852 possède un diamètre généralement supérieur à celui des fossiles décrits ici (10-50 µm) et surtout des épines situées presque au centre de la face valvaire. *M. moniliformis (*Müller) Agardh 1824 est morphologiquement proche des spécimens de l'ambre mais a un diamètre nettement supérieur (23-60 µm). *M. nummuloides* Agardh 1824 est très similaire aux spécimens d'Archingeay-les Nouillers puisque tous deux présentent des diamètres semblables et des épines marginales.

Genre *Stephanopyxis* Ehrenberg, 1845

Stephanopyxis sp.

Figure IV-29

Matériel : Plusieurs spécimens préservés dans les morceaux Arc115 (préparations Arc115.4, Arc115.10, Arc115.11, Arc115.12b, Arc115.14, Arc115.22, Arc115.24, Arc115.25 ; plus d'une trentaine de spécimens associés à d'autres diatomées, d'autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes) et Buz1 (préparation Buz1.1 ; une colonie d'environ 20 spécimens associée à des arthropodes, du mycélium et des spicules de spongiaires).

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1], Cénomanien inférieur, niveau B2 [Buz B2].

Diagnose du genre : Cellules cylindriques à sphériques jointes les unes aux autres par des processus pour former de longs filaments. Plastides discoïdes et lobées.

Valves en dôme, hémisphériques à discoïdes, sans limite précise entre la face valvaire et le manteau. Aréoles larges, hexagonales, s'ouvrant par une large foramen dans une chambre superficielle. Aréoles mieux organisées vers le centre des valves. Présence d'un cercle de processus tubulaires ou semi-tubulaires (sur certains fossiles, présence de processus supplémentaires au centre des valves). Processus provenant de l'extension de la paroi des aréoles et articulés avec les processus des cellules voisines. Présence de processus labiés couchés formant un cercle sous les processus tubulaires, au niveau de la marge des valves.

Description : Des stades végétatifs mais aussi des spores de ce type de diatomées ont été retrouvés. Les stades végétatifs sont de formes cylindriques. Les cellules sont jointes les unes aux autres pour former des chaînes par des processus marginaux ou centraux. La face valvaire est circulaire, légèrement convexe et recouverte par de larges aréoles hexagonales (Fig. IV-29A). Les valves ont un diamètre de 10-15 µm en moyenne même si des spécimens plus petits ou plus gros existent (longueur variant entre 20 et 50 µm, diamètre compris entre 8 et 20 µm). Différentes morphologies ont été observées. La plus commune (Morphe A ; Fig. IV-29B) correspond à des diatomées de forme ovoïde dont la longueur est le double du diamètre (35-50 µm de long et 15-25 µm de diamètre ; seul un spécimen a des dimensions plus importantes : longueur de 65-70 µm et diamètre de 30-32 µm). Ce morphe est souvent retrouvé en filaments de 2-3 spécimens joints les uns aux autres par de petits processus marginaux. Des spores endogènes ont presque toujours été retrouvées dans ce type de diatomées. La morphe B (Fig. IV-29C) correspond à des diatomées elles aussi de forme ovoïde, mais sur lesquelles la zone centrale des frustules est bien délimitée par des constrictions. Ces diatomées mesurent entre 20 et 30 µm de long pour un diamètre variant entre 10 et 20 µm. Un seul spécimen est plus grand que les autres avec une longueur de 55 µm et un diamètre de 28-30 µm. Deux autres morphologies plus rares ont été observées. Le morphe C (Fig. IV-29D) correspond à des diatomées plus rectangulaires dont la partie centrale est marquée par une légère constriction. Ces diatomées ont une longueur de 28-30 µm pour un diamètre de 13-15 µm. Le morphe D correspond aux spécimens trouvés dans l'ambre de la Buzinie. Ils forment une colonie filamenteuse d'une vingtaine de spécimens (Fig. IV-29E). Ces diatomées sont de forme ovoïde et ont une longueur de 65-67 µm et un diamètre de 40 µm (Fig. IV-29F). Ils ont deux rangées d'aréoles bien visibles proches de la marge de chaque valve. Les cellules sont reliées les unes aux autres au niveau du centre des valves, mais aussi par de courtes épines marginales.

De nombreux spécimens, mêlés de débris végétaux, ont aussi été observés (Fig. IV-29G).

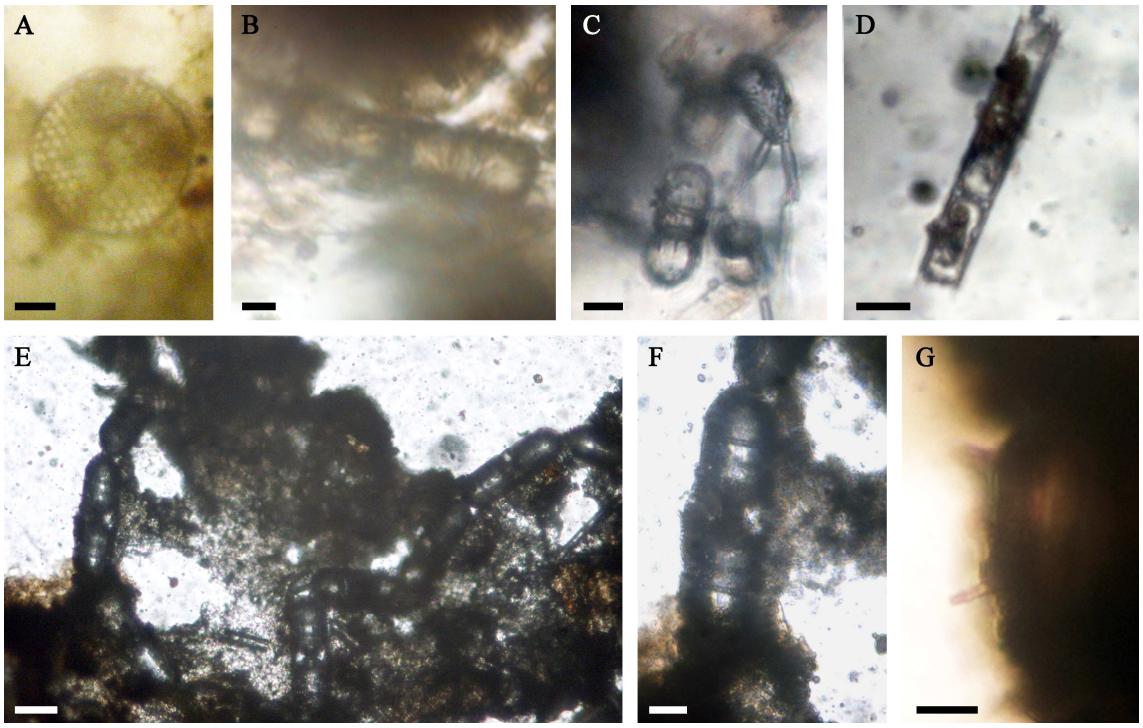

Figure IV-29 : *Stephanopyxis* sp. A- Vue valvaire d'un frustule montrant l'organisation des aréoles [Arc A1]. Échelle : 10 µm. B- Morphe A [Arc A1]. Échelle : 10 µm. C- Morphe B [Arc A1]. Échelle : 10 µm. D- Morphe C [Arc A1]. Échelle : 20 µm. E- Longue chaîne de diatomée du morphe D [Buz B2]. Échelle : 50 µm. F- Détail des diatomées du morphe D [Buz B2]. Échelle : 20 µm. G- Morphe indéterminé [Arc A1]. Échelle : 10 µm.

Discussion : Les quelques vues valvaires ayant pu être observées ont permis de voir qu'il s'agit de diatomées centriques. Les caractéristiques des colonies, ainsi que la manière dont les frustules sont joints les uns aux autres, permettent de classer ces microfossiles dans le clade des Melosiraceae. Les spécimens de l'ambre des Charentes se distinguent du genre *Pyxidicula* Ehrenberg 1833 par la présence de processus tubulaires. Plusieurs spécimens, par leurs processus labiés assez bien développés et leur frustule de forme ovoïde et plutôt étiré, rappellent en revanche le genre *Stephanopyxis*. Le morphe A se rapproche, en effet, de l'espèce *S. turris* (Greville et Arnott) Ralfs 1861 par ses aréoles régulières et par la présence de spores endogènes. Néanmoins, il se distingue de cette espèce par son diamètre plus petit que *S. turris* (36-57 µm). Le morphe D, par la présence d'une rangée d'aréoles près de la marge des valves et par sa forme assez ronde, se rapproche de l'espèce *S. palmeriana* (Greville) Grunow 1844. De plus, le diamètre de cette espèce (27-71 µm) est compatible avec celui des spécimens observés dans l'ambre de la Buzinie. Les autres morphes n'ont pas pu

être précisément rapprochés d'espèces de *Stephanopyxis* en raison de leurs constrictions centrales (morphe B) et de leur forme générale plus rectangulaire (morphe C).

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-30A

Matériel : Plusieurs spécimens préservés dans le morceau Arc115 (Préparations Arc115.11 et Arc115.22) associés à de nombreux arthropodes, d'autres microorganismes marins, des amibes testées, du mycélium.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Il s'agit de diatomées centriques, toutes observées en vue valvaire (Fig. IV-30A). Elles ont un diamètre variant de 40 à 60 µm. Elles présentent des aréoles disposées radialement ainsi qu'une rangée d'aréoles plus prononcées sur la bordure des valves. Sur quelques spécimens, une structure allongée divise en deux parties égales les faces valvaires.
Discussion : La forme, la taille, ainsi que l'ornementation de ces diatomées rappellent le genre *Podosira* Ehrenberg 1840 (clade des Melosiraceae). Néanmoins, la structure allongée divisant les vues valvaires en deux parties symétriques ne se retrouve pas chez ce genre. Des genres comme *Actinoptychus* Ehrenberg 1839 (ordre des Coscinodiscales proche de celui des Melosirales) sont eux aussi caractérisés par des structures allongées divisant les faces valvaires en deux parties symétriques. Par ses ressemblances avec le genre *Podosira* (diamètre, présence d'aréoles radiaires et d'une rangée d'aréoles plus importante sur le bord des valves), ces spécimens sont toutefois classés parmi le clade des Melosiraceae.

•••• Coscinodiscaceae Mann in Adl et al., 2005

Genre *Coscinodiscus* Ehrenberg 1838

***Coscinodiscus* sp.**

Figure IV-30B

Matériel : Un fragment de spécimen préservé dans le morceau Arc115 (préparation Arc115.2) associé à d'autres diatomées, d'autres micro-organismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose du genre : Cellules discoïdes, parfois fines, prenant la forme d'un tonneau. Plastides discoïdes très nombreuses.

Valves ayant la forme d'une soucoupe ou d'une boîte de Petri. Face valvaire plate, parfois avec une dépression centrale. Aréoles disposées radialement depuis un anneau central, parfois sectorisées. Formes fossiles parfois ovoïdes ou triangulaires. Valves loculées avec des vélums complexes possédant des petits pores centraux et un anneau externe de larges ouvertures. Vela souvent en forme de losange sur le manteau valvaire. Ouverture interne sous forme de foramens souvent bordés devenant de plus en plus petits sur le manteau. Processus labiés présents à intervalles irréguliers sur les valves, possédant une ouverture externe simple et une extension interne en forme de coupe. Macro-processus labiés parfois présents et formant des anneaux. Macro-processus labiés présentant parfois une expansion apicale aplatie et courbée. Macro-processus s'ouvrant par une large ouverture externe. Bandes intercalaires poroïdales, segmentées et ligulées.

Description : Un fragment de frustule a été retrouvé dans l'ambre d'Archingeay-les Nouillers montrant des aréoles orientées radialement. Des rangées radiales partant des marges du spécimen semblent former des stries incomplètes. Les aréoles augmentent légèrement de taille depuis le centre du fragment vers les marges. Les structures centrales de la valve ne sont pas visibles. Compte-tenu de la taille du fragment, le frustule devait avoir une taille dépassant 70 µm de diamètre (Fig. IV-30B).

Discussion : La présence d'aréoles orientées radialement dont la taille augmente depuis le centre supposé de la valve vers les marges semble apparenter ces fossiles au genre *Coscinodiscus* Ehrenberg 1838. Il s'agit d'un genre très vaste dans lequel Van Landingham (1968) a reconnu entre 400 et 500 espèces valides. L'organisation et la forme des aréoles permettent de dire qu'il ne s'agit pas de genres tels que *Thalassiosira* Cleve 1873, *Thalassiosiropsis* Hasle et Syvertsen 1985, *Azpeitia* Peragallo 1912 ou encore *Actinocyclus* Ehrenberg 1837 dans lesquels de nombreuses espèces de *Coscinodiscus* ont été transférées. Le fragment retrouvé dans l'ambre d'Archingeay-les Nouillers n'est malheureusement pas suffisamment grand pour dire s'il s'agit d'une espèce de *Coscinodiscus* déjà décrite.

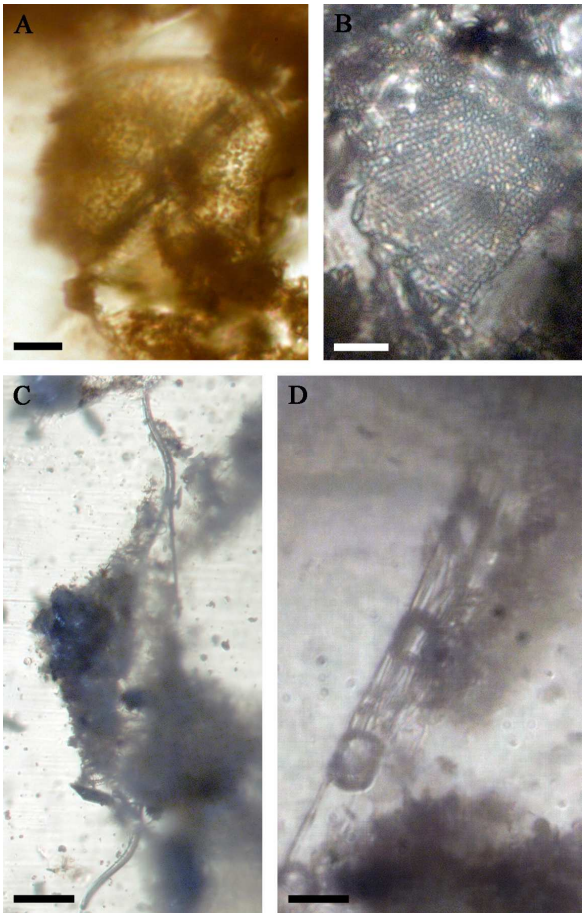

Figure IV-30 : Diverses diatomées marines de l'ambre [Arc A1] A- Diatomée centrique indéterminée rappelant le genre *Podosira*. Échelle : 10 µm. B- *Coscinodiscus* . Échelle : 10 µm. C- *Rhizosolenia* sp. Échelle : 50 µm. D- *Skeletonema costatum* ? Échelle : 20 µm.

•••• Rhizosoleniaceae Mann in Adl et al., 2005

Genre *Rhizosolenia* Brightwell 1858

***Rhizosolenia* sp ?**

Figure IV-30C

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau Arc115 (préparation Arc115.22) associé à d'autres diatomées, d'autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose du genre : Valves cylindriques, droites ou légèrement courbes. Valves circulaires ou ellipsoïdes en vue transversale et ayant un axe pervalvaire plus long que l'axe apical. Valves dont les apex se prolongent par un processus caractéristique (deux dans le cas de *Rhizosolenia antennata* f. *antennata* Brown 1920). Canal interne (ou lumen) des processus s'ouvrant à l'extrémité et communicant avec l'intérieur de la cellule par une structure labiale.

Structure labiale comprenant habituellement un labium simple émergeant directement de la surface interne de la valve sous la base du processus. Aréoles des bandes transversales habituellement loculées. Ceinture segmentée par des colonnes longitudinales parallèles ou sub-parallèles à l'axe pervalvaire. Aréoles des bandes intercalaires arrangées en quinconce, habituellement loculées, mais foramen interne manquant parfois. Vela des bandes intercalaires perforés par des pores ou par une fente.

Description : L'unique spécimen trouvé dans l'ambre possède des frustules très allongés (50 µm de diamètre pour 460 µm de longueur ; Fig. IV-30D). Il s'agit d'une diatomée centrique ayant des valves coniques. Elle possède des épines (une à chaque apex du frustule) prolongeant deux longs processus légèrement sigmoïdes. Elles permettaient à la diatomée de former des colonies.

Discussion : La forme et les longs processus prolongés par une épine permettent de classer ce spécimen dans le clade des Rhizosoleniaceae. Les valves de forme conique et non aplaties différencient ce fossile des genres *Guinardia* Peragallo 1892 et *Dactyliosolen* Castracane 1886. Les valves sont assez régulières ce qui permet de dire qu'il ne s'agit pas des genres *Pseudosolenia* Subdström 1986 et *Urosolenia* Round et Crawford 1990. *Proboscia* Subdström 1986 et *Rhizosolenia* Brightwell 1858 sont deux genres très proches du fossile. Ils ont des valves coniques à surface régulière dont les extrémités sont prolongées par un long processus. Néanmoins différentes espèces de *Rhizosolenia* présentent des similitudes avec le spécimen décrit ici. Par exemple, *R. cylindrus* Cleve 1897 a une forme similaire, mais elle a un diamètre plus petit que celui du fossile décrit (8-13 µm). *R. dubia* (Grunow) Homann 1991 présente des processus qui semblent aussi flexibles que ceux du fossile de l'ambre d'Archingeay-les Nouillers, mais prolongé par trois petites épines alors qu'une seule a été observée. D'autres sont assez différentes (*R. curvata* Zacharias 1905 ayant un frustule très incurvé, *R. fragilissima* Bergon 1903 qui possède un frustule rectangulaire ou encore *R. styliformis* Brightwell 1858, *R. bergonii* Peragallo 1892 et *R. formosa* Peragallo 1888 qui possèdent toutes trois des processus assez peu développés). Le spécimen de l'ambre est tout de même attribué au genre *Rhizosolenia* pour ses ressemblances avec *R. cylindrus* ou *R. dubia*.

••• Bacillariophytina Medlin et Kaczmarska, 2004

•••• Mediophyceae Jousé et Proshkina in Medlin et Kaczmarska, 2004

Sous-classe Thalassiosirophycidae Round et Crawford, 1990

Ordre Thalassiosirales Glezer et Makarova, 1986

Famille Skeletonemataceae Lebour, 1930

Genre *Skeletonema* Greville, 1865

***Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, 1873 ?**

Figure IV-30D

Matériel : Une colonie de 5-6 spécimens préservée dans le morceau Arc115 (préparation Arc115.22) associée à d'autres diatomées, d'autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose de l'espèce : Cellules reliées par de longs processus marginaux pour former des filaments. Plastides discoïdes ou en forme de coupe.
Valves circulaires ; face valvaire convexe ou plate. Valves avec un important réseau de côtes externes devenant pseudoloculées sur les marges. Présence de cribles bien distincts sur la face valvaire. Présence d'un anneau de processus au sommet du manteau, associé à un anneau de processus renforcés. Processus semi-circulaires en section et possédant une articulation à leurs apex qui permet la liaison entre deux cellules. Processus parfois plus longs que la cellule elle-même. Parfois présence de processus labiés. Ceintures composées de bandes valvaires et de nombreuses bandes intercalaires finement perforées.
Description : L'unique colonie retrouvée se compose de 5-6 spécimens (Fig. IV-30D). Leurs frustules, d'un diamètre de 15 µm, sont liés entre eux par de très longs processus marginaux. Les processus de chaque cellule sont attachés avec ceux des cellules voisines.
Discussion : Les très longs processus et la forme sphérique de ces diatomées permettent de classer ces fossiles dans le genre *Skeletonema*. Les frustules sphériques les différencient de ceux du genre *Detonula* Schütt 1893 plus quadratiques. Aucun processus central n'a été observé comme c'est le cas chez le genre *Schroederella* Pavillard 1913. *Skeletonema memzellii* Guillard et al. 1974 possède des frustules plus allongés et au bord plus plat que ceux observés dans l'ambre. *S. subsalum* (Cleve) Bethge 1928 a de très petites épines. *S. tropicum* Cleve 1900 est remarquable par sa grande taille (diamètre souvent supérieur à 20 µm). *S. costatum* (Greville) Cleve 1873, par ses frustules subsphériques et ses longues épines courbes, est l'espèce la plus proche des fossiles d'Archingeay-les Nouillers. Son diamètre est compris entre 2-21 µm (15 pour celui des fossiles). La longueur de son axe pervalvaire (2-61

µm) correspond aussi à celui mesuré sur les spécimens de l'ambre (15-20 µm). Le nombre de processus marginaux est aussi compatible entre les deux taxa (entre 6 et 30 pour *S. costatum*, les spécimens décrit ici en possèdent entre 10-15).

•••• Bacillariophyceae Haeckel, 1878

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre *Basilicostephanus* Gersonde et Harwood, 1990

***Basilicostephanus* sp.**

Figure IV-31

Matériel : Plusieurs spécimens préservés dans le morceau Arc115 (préparations Arc115.3, Arc115.24 et Arc115.25) associés à d'autres diatomées, d'autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose du genre : Valves cylindriques avec un axe pervalvaire droit ou légèrement courbé. Face valvaire ornementée de stries radiaires ponctuées et de côtes se terminant au niveau des extrémités des valves par des épines de liaison. Aire centrale des valves bien distincte. Structure du manteau variable : couche basale de silice pseudoloculée ou ponctuée.
Description : Les spécimens ont un diamètre compris entre 15 et 25 µm pour une longueur variant entre 20 et 40 µm. Dans deux cas, des colonies de deux cellules ont été observées (Fig. IV-31A), les frustules étant connectés par des épines apicales. Les valves sont cylindriques et légèrement courbes. La face de la valve est séparée de la marge de la valve par une ride marginale. Le sulcus est divisé par des structures verticales. Quelques côtes radiales sont visibles sur la face valvaire, orientées vers le centre de celle-ci (Fig. IV-31A-B).
Discussion : La forme des valves et leur dimension rapprochent ces spécimens de différents genres de diatomées (ex : *Stephanopyxis*). La présence de côtes radiaires sur la face valvaire et d'un sulcus divisé par des structures verticales les rapprochent du genre *Basilicostephanus* Gersonde et Harwood 1990. Ce genre a été décrit pour des diatomées fossiles du Crétacé inférieur d'Antarctique (Gersonde et Harwood 1990). Il est de forme similaire à celle des diatomées décrites ici (axe pervalvaire court, sulcus segmenté, face valvaire portant des côtes

radiaires). Néanmoins, elles ne correspondent pas aux deux espèces déjà décrites de *Basilicostephanus*. *B. ornatus* Gersonde et Harwood 1990 ne possèdent que 3 à 12 stries radiaires et *B. mirabilis* Gersonde et Harwood 1990 3 à 6 stries radiaires. Les spécimens décrits ici en possèdent entre 15 et 20.

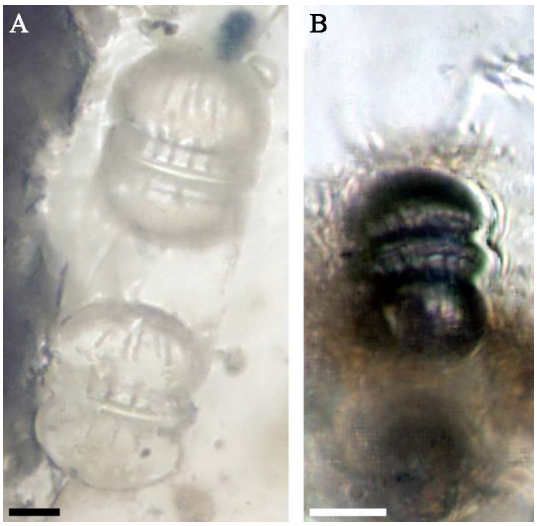

Figure IV-31 : *Basilicostephanus* sp. [Arc A1]. A- Colonies de deux spécimens. B- Spécimen isolé pris dans des débris organiques. Échelles : 10 µm.

EXCAVATA Cavalier-Smith, 2002 emend. Simpson, 2003

• Euglenozoa Cavalier-Smith, 1981 emend. Simpson, 1997

•• Euglenida Bütschli, 1884 emend. Simpson, 1997

••• Euglenea Bütschli, 1994 emend. Busse et Preisfeld, 2002

Ordre Euglenales Bütschli, 1884

Famille Euglenaceae Stein emend. Klebs, 1883

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-32A

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau Frs20M (préparation Frs20Ma).
Age et provenance : Cénomanien inférieur, niveau B2 [Frs].

Description : L'inclusion est ovoïde et présente une extrémité étirée. Elle a une largeur maximale de 30 µm pour une longueur de 45 µm. Une des extrémités est étirée et forme un petit prolongement (Fig. IV-32A). Celui-ci est long de 8 µm et possède une largeur de 8,5 µm à sa base et de 3,8 µm à son sommet. Ce prolongement est fendu par une gouttière dont la

longueur est de 12 µm. Des vésicules de forme sub-circulaire sont visibles dans l'inclusion. La plus grosse a un diamètre de 6 µm.

Discussion : La forme générale de cette inclusion rappelle la forme de nombreux microorganismes unicellulaires possédant une extrémité pointue (Bourrelly 1966, 1985). Le genre *Chlamydomonas* (Volvocales) présente un renflement au niveau de l'endroit où ses flagelles s'insèrent, lui donnant une forme proche de l'inclusion décrite ici. D'autres genres de Volvocales comme les genres *Carteria* Diesing 1866 ou *Polytoma* Ehrenberg 1832 possèdent aussi des renflements de ce type. Néanmoins, aucun genre de Volvocales ne possède une fente au niveau de cette structure. Certains genres de Cryptomonadales ont des formes proches (circulaires), mais ne possèdent pas d'extrémité pointue. Sur la seule base de sa forme générale, il semble assez difficile de déterminer de façon précise cette inclusion. Seule la présence d'un canal parcourant l'extrémité pointue permet de la rapprocher de l'ordre des Euglenales dont le principal caractère diagnostique est la présence de flagelles issus d'un réservoir (structure composée d'un canal tubulaire relié à une chambre pyriforme). De nombreuses formes d'Euglenales possèdent des caractéristiques proches de celles observées sur le fossile de Fouras-Bois Vert. Le genre *Phacus* (famille des Euglenaceae) possède, tout comme le spécimen fossile, une forme ronde, mais possède une ornementation longitudinale. De plus, ce genre a une extrémité pointue, correspondant à l'extrémité postérieure, c'est-à-dire celle qui ne porte pas le réservoir. Les mêmes remarques peuvent être faites pour le genre *Sphenomonas* Stein 1859 (famille des Astasiaceae). Le genre *Metanema* Senn 1900 (famille des Peranemataceae) possède une extrémité antérieure pointue, mais nettement moins développée que sur le spécimen fossile. Le genre *Trachelomonas* Ehrenberg 1833 (famille des Euglenaceae), par sa forme ovoïde et ses dimensions, est sans doute le genre qui se rapproche le plus du spécimen fossile. Il s'en distingue par la présence d'une extrémité antérieure peu développée. Pour toutes ces raisons, ce fossile est placé dans la famille des Euglenaceae sans pouvoir préciser le genre auquel il appartient.

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-32B

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau d'ambre Arc115 (préparation Arc115.24) associé à plusieurs dizaines d'arthropodes, des microorganismes marins, des amibes testées, des actinomycètes et des champignons.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Il s'agit d'une inclusion ellipsoïdale (44-45 x 27-28 µm ; Fig. IV-32B). Elle est composée de deux parties qui semblent en cours de séparation (mitose ?). Des inclusions sphériques de 2,3-2,4 µm de diamètre sont présentes à l'interface entre les deux parties.

Discussion : La forme et la taille de cette inclusion laissent penser qu'il s'agit d'une algue unicellulaire (Bourrelly 1966, 1985). Parmi les algues vertes, peu de genres semblent proches de cette inclusion. Seuls quelques taxa des ordres des Chlorococcales et Volvocales présentent une ressemblance relative avec le fossile décrit ici. Il est plus vraisemblable de penser qu'il s'agit d'une forme d'Euglenales, de nombreux genres ayant une forme similaire (ex : genre *Lepocinclis* Perty 1852).

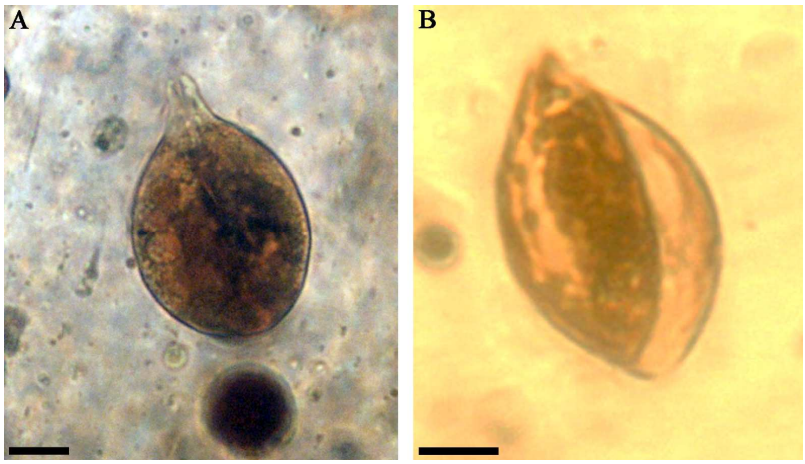

Figure IV-32 : Euglenales des ambres médio-crétacés français. A- Euglenaceae indéterminée [Frs]. Échelle : 10 µm. B- Euglenales indéterminées [Arc A1]. Échelle : 10 µm.

Les PROTISTES ANIMAUX

Ont été regroupés ici tous les spécimens faisant traditionnellement partie des protozoaires et classés parmi les clades Amoebozoa, Rhizaria, Ciliophora par Adl et al. (2005). Y ont aussi été associés des taxons aux affinités incertaines.

AMOEBOZOA Lûhe, 1913 emend. Cavalier-Smith, 1998

• Tubulinea Smirnov et al., 2005

•• Testacealobosia De Saedeleer, 1934

••• Arcellinida Kent, 1880

Famille Arcellidae Ehrenberg, 1832

Genre *Arcella* Ehrenberg, 1832

***Arcella discoides* Ehrenberg, 1843**

Figure IV-33A

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau d'ambre Cdl26c (préparation Cdl26cb), associé à d'autres amibes, à la cyanobactérie *P. cenomanensis* et à un spécimen de l'algue verte *Enallax napoleoni*.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Cdl].

Diagnose de l'espèce : Test incolore, jaune ou brun, circulaire, hémisphérique en vue latérale, parfois légèrement convexe. Surface du test lisse ou irrégulière avec de nombreux petits pores. Pseudostome invaginé, circulaire et bordé d'une petite lèvre. Tailles du test et de l'invagination du pseudostome variables. Pseudopodes hyalins et longs. Présence de nombreuses vacuoles contractiles dans la cellule et de deux noyaux en positions opposées.

Description : Le spécimen a une couleur brune et est de forme ovoïde (107 x 87 µm ; Fig. IV-33A). La surface du test est lisse et ne semble pas être régulière. Des plissements sont clairement visibles, résultant sans doute des processus taphonomiques qui ont permis la préservation du spécimen. Quelques pores sont observables à la surface du test, principalement sur la face opposée à la face orale. Le pseudostome est sub-sphérique (42 x 36 µm), montrant notamment une légère dissymétrie sur un de ces bords. Il est bordé par une lèvre très fine. Il est situé sur une surface légèrement convexe et n'est que très peu invaginé.

Discussion : L'aspect chitinoïde du test et l'absence de plaque minéralisée à sa surface permettent de classer le spécimen dans l'ordre des Arcellinida (Lee et al. 2000b). Sa forme, sa taille et son aspect lisse le rapprochent plus spécialement du genre *Arcella*.

Le genre *Antarcella* Deflandre 1928 a un diamètre beaucoup plus petit que le spécimen décrit et possède un pseudostome très clairement invaginé. Le genre *Pyxidicula* Ehrenberg 1838[1] a une forme de demi-sphère et un très grand pseudostome qui le différencie du spécimen de Cadeuil. Certains individus de la famille des Centropyxidae (notamment le genre *Centropyxis*) ont une forme et un aspect proches du genre *Arcella* et du spécimen décrit. Néanmoins, ils présentent toujours une surface moins lisse que chez ces deux taxa.

Le diamètre du pseudostome (environ 40 µm), sa faible invagination et sa face orale assez convexe permettent de rapprocher le spécimen fossile de l'espèce *A. discoïdes* Ehrenberg 1843. D'autres espèces d'*Arcella* (*A. vulgaris* Ehrenberg 1830, par exemple) ont des dimensions proches de celles des spécimens décrits ici, mais ne possèdent pas une face orale aussi convexe.

***Arcella gibbosa* Penard, 1890**

Figure IV-33B

Matériel : Deux spécimens préservés dans la préparation Aix(4-2)[14] réalisée par Florent Tostain lors de son DEA en 2003.

Age et provenance : Cénomanien inférieur, niveau B2 [Aix B2].

Diagnose de l'espèce : Test jaune ou brun, circulaire, en forme de dôme ou hémisphérique en vue latérale. Surface aperturale lisse, mais la région aborale peut présenter des dépressions régulières. Surface du test lisse ou irrégulière avec de nombreux petits pores. Pseudostome invaginé, circulaire avec une bordure bien distincte. Nombre de dépressions aborales relativement variable, pouvant parfois être réduit à 0.

Description : Les deux spécimens trouvés présentent une forme hémisphérique en vue latérale. Ils ont un diamètre de 47-49 µm (Fig. IV-33B). Le premier est moins haut que le second (33 µm contre 42 µm). Ils ont tous les deux un pseudostome très clairement invaginé. Il a un diamètre de 13-16 µm et l'invagination est de 7,5 µm. Le pseudostome sur le premier

[1] À noter que le nom de genre *Pyxidicula* a été donné par Ehrenberg à 2 taxa différents. En 1833 il a décrit une diatomée sous ce nom puis une amibe en 1838.

spécimen semble légèrement décentré, mais cela peut provenir soit d'une orientation particulière du spécimen dans la préparation ou de différents processus taphonomiques. Les deux spécimens ont deux pseudopodes très fins sortant du pseudostome (Fig. IV-33B). Une sorte de contenu cellulaire (de couleur jaunâtre) semble sortir de chaque spécimen et s'épandre entre les deux pseudopodes.

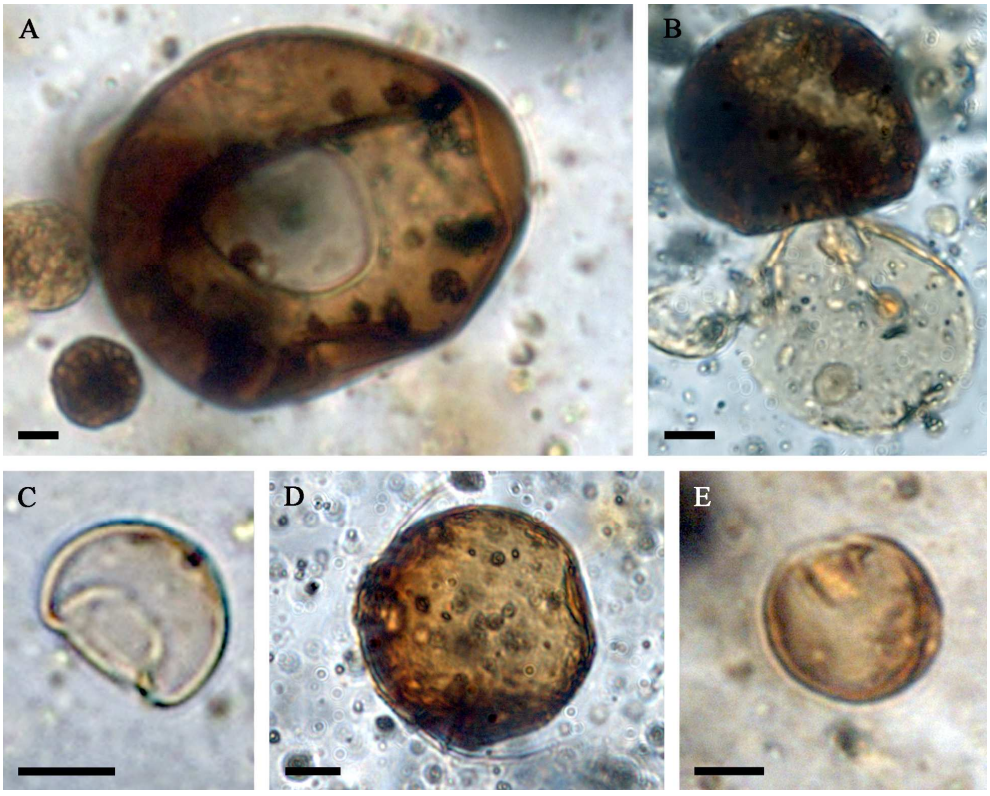

Figure IV-33 : Diverses amibes testées de la famille des Arcellidae des ambres médio-crétacés français. A- *Arcella discoides* [Cdl]. B- *Arcella gibbosa* [Aix B2]. C- *Arcella* sp. A [Arc A1]. D- Arcellidae indéterminé, [Aix B2]. E- Arcellidae indéterminé [Cdl]. Échelles : 10 µm.

Discussion : Tout comme pour le fossile d'*A. discoides*, l'aspect chitinoïde du test et l'absence de plaque minéralisée à sa surface permettent de classer ces spécimens dans l'ordre des Arcellinida (Lee et al. 2000b). Dans celui-ci, la forme et l'aspect du test les rapprochent de la famille des Arcellidae. Ils se différencient du genre *Pyxidicula* par l'absence d'un pseudostome aussi large que le test lui-même. La taille des deux spécimens fossiles est compatible avec les genres *Antarcella* et *Arcella*, mais le bombement important du test permet de les rapprocher du genre *Arcella*.

Le diamètre et l'invagination du pseudostome des deux spécimens de l'île d'Aix sont comparables à plusieurs espèces *d'Arcella*. *A. bathystoma* Deflandre 1928 a des diamètres de test et de pseudostome équivalents à ceux des spécimens décrits, mais possède une face orale

bombée. *A. hemisphearica* Perty 1852 a un pseudostome légèrement invaginé non compatible avec la forte invagination observée sur les fossiles. Même si ces dimensions sont légèrement plus grandes, l'espèce qui semble le plus se rapprocher des spécimens fossiles est *A. gibbosa* Penard 1890. Il s'agit d'une amibe un peu plus grande que les spécimens observés, mais les deux taxa ont un test à l'aspect irrégulier identique. Divers variants d'*A. gibbosa* ont été décrits dans les environnements modernes. Les différences observées peuvent représenter un ancien variant de cette espèce.

***Arcella* sp.**

Figure IV-33C

Matériel : Trois spécimens. Un préservé dans le morceau d'ambre Cdl26c (préparation Cdl26ca) associé à d'autres amibes, à la cyanobactérie *P. cenomanensis* et à un spécimen de l'algue verte *E. napoleoni*. Deux préservés dans la préparation Arc(1-3)[38] réalisée par Florent Tostain lors de son DEA en 2003.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1, Cdl].

Diagnose du genre : Test translucide incolore ou brun (pour les spécimens âgés), chitineux, présentant des marques hexagonales. Circulaire, angulaire ou étoilé en vue faciale, plano-convexe ou hémisphérique en vue latérale. Ornementation variable. Pseudostome circulaire, central et invaginé. Corps cellulaire ne remplissant pas entièrement le test, connecté à ce dernier par de nombreuses extensions ectoplasmiques. Pseudopodes minces, peu nombreux, digités, simples ou divisés. Présence d'au moins 2 noyaux dans la cellule et de très nombreuses vacuoles contractiles.
Description : Les trois spécimens trouvés ont un test lisse, brun-jaune, de nature chinitoïde (Fig. IV-33C). Ils sont de très petite taille. Les deux spécimens d'Archingeay-les Nouillers ont un diamètre de 19 et 21 µm et une hauteur de 14 et 17-18 µm respectivement (le premier spécimen est figuré sur la figure IV-33D). Le spécimen de Cadeuil est légèrement plus petit, avec un diamètre de 12-13 µm pour une hauteur de 10 µm. Ils ont une surface très lisse, totalement dépourvue d'irrégularité. La face orale est sub-plane (Fig. IV-33C). Le pseudostome est central et invaginé. Son diamètre varie entre 7 et 10 µm selon les spécimens et son invagination est de 4 à 7 µm.
Discussion : L'aspect chitinoïde du test et l'absence de plaque minéralisée à sa surface permet de classer les spécimens dans l'ordre des Arcellinida (Lee et al. 2000b). Le

bombement du test et la forme du pseudostome permettent de dire qu'il s'agit de spécimens appartenant au genre *Arcella*.

Parmi toutes les espèces d'*Arcella*, il n'en existe aucune ayant des dimensions si faibles. L'une des plus petites, *A. vulgaris* var. *angulosa* Leidy 1879, possède déjà un diamètre deux fois plus grand que ceux mesurés chez nos spécimens. La forme générale de ces derniers est en revanche assez proche de celle d'*A. mitrata* Leidy 1876. Cette espèce est trois à quatre fois plus grande que les fossiles, mais possède un profil très proche de celui de ces derniers, avec néanmoins une invagination moins prononcée du pseudostome. Les spécimens décrits ici sont donc désignés sous le nom d'*Arcella* sp., aucune espèce actuelle d'*Arcella* ne possédant à la fois une forme générale et des dimensions proches de celle des fossiles.

Genre et espèce indéterminés 1

Figure IV-33D

Matériel : 2 spécimens. Le premier préservé dans le morceau d'ambre Buz2 (préparation Buz2-2) associé à d'autres amibes et divers insectes, le second préservé dans le morceau d'ambre Aix29M associé à une araignée indéterminée.

Age et provenance : Cénomanien inférieur, niveau B2 [Aix B2, Buz B2].

Description : Les deux spécimens ont été retrouvés dans des ambres de couleur miel et entourés d'une bulle d'air. Ils ont un test sphérique, translucide, de couleur. Le spécimen de l'île d'Aix a un diamètre de 46 µm pour une hauteur de 41 µm (Fig. IV-33D), tandis que le celui de la Buzinie est légèrement plus grand, avec un diamètre de 65 µm et une hauteur de 58 µm. Les deux fossiles ont une surface légèrement irrégulière. La face orale est assez réduite et plane. Le pseudostome est d'environ 25 µm (22,5 pour le spécimen de l'île d'Aix et 28 pour le celui de la Buzinie) et est légèrement invaginé (invagination de 5-6 µm).

Discussion : L'absence de plaque en surface du test et l'aspect chitinoïde de ce dernier permettent de classer ces deux spécimens dans la famille des Arcellidae (Lee et al. 2000b). La forme du pseudostome et surtout sa taille par rapport au diamètre du test permettent de dire qu'il ne s'agit pas du genre *Pyxidicula*. La forme sphérique du test ne semble pas compatible avec le genre *Antarcella*, plus hémisphérique. Le genre *Arcella* semble le plus proche des deux spécimens décrits. Le diamètre mesuré sur les fossiles correspond à celui de certaines variétés d'*A. vulgaris* (notamment *A. vulgaris* var. *polymorpha* Deflandre 1928), mais la forme générale du test en vue latérale est différente. *A. vulgaris* possède une surface orale

plus développée que celle des fossiles. *A. mitrata* possède une forme sphérique similaire à celle des fossiles, mais son diamètre est beaucoup plus grand (compris entre 100 et 150 µm). De plus, le pseudostome d'*A. mitrata* n'est pas aussi invaginé que celui des fossiles de l'île d'Aix et de la Buzinie. La préservation des spécimens dans une bulle d'air a pu masquer divers caractéristiques. Principalement à cause de ce biais et malgré des ressemblances avec certaines espèces d'*Arcella*, les spécimens décrits ici sont seulement attribués à un Arcellidae indéterminé.

Genre et espèce indéterminés 2

Figure IV-33E

Matériel : Deux spécimens préservés dans le morceau d'ambre Cdl26c (préparation Cdl26ca) associés à d'autres amibes, à la cyanobactérie *P. cenomanensis* et à un spécimen de l'algue verte *E. napoleoni*.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Cdl].

Description : Le test des deux spécimens trouvés dans l'ambre de Cadeuil est translucide, de couleur brune (Fig. IV-33E). Ils ont une forme sphérique presque parfaite. Les deux spécimens ont un diamètre de 25-26 µm et une surface extrêmement lisse, sans aucune irrégularité visible. Ils possèdent un pseudostome de 9 µm très invaginé (Fig. IV-33E). Sur l'un des spécimens, l'invagination est notamment plus importante (11 µm) que le diamètre du pseudostome lui-même. Le second spécimen a une invagination presque aussi grande que son pseudostome (7 µm). Du fait de leur forme sphérique, la face orale des deux spécimens est très réduite.
Discussion : Les deux spécimens peuvent être classés dans la famille des Arcellidae car ils ne possèdent pas de plaques minéralisées en surface de leur test et la matière qui compose ce dernier est de nature chitinoïde (Lee et al. 2000b). La forme de leur test indiquerait qu'il s'agit du genre *Arcella* et rappelle tout particulièrement les espèces *A. vulgaris* et *A. mitrata*. Néanmoins, elles ne sont pas aussi sphériques que les deux spécimens décrits ici et, malgré la forte variabilité de diamètre de ces deux espèces, rares sont les spécimens à avoir un diamètre aussi petit que celui mesuré sur les spécimens de l'ambre de Cadeuil.
Ces derniers sont morphologiquement proches des Arcellidae indéterminés précédemment décrits. Les deux morphologies d'amibes identifiées sous les termes Arcellidae indéterminés

pourraient alors être deux variants d'un nouveau genre fossile de cette famille, mais le manque de détails au niveau du test des spécimens trouvés ne permet pas de l'affirmer.

Famille Centropyxidae Jung, 1942

Genre *Centropyxis* Stein, 1857

***Centropyxis* sp.**

Figure IV-34

Matériel : Deux spécimens préservés dans le morceau Arc115 (préparation Arc115.21) associés à plusieurs dizaines d'arthropodes et plusieurs dizaines de microorganismes : actinomycètes, diatomées marines, champignons et amibes testées.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose du genre : Test de couleur brune, circulaire avec une ouverture excentrée, parfois centrale. Ouverture circulaire et légèrement invaginée. Test à surface rugueuse. Présence parfois d'épines latérales, de forme conique.
Description : Il s'agit d'une inclusion sphérique de couleur brune préservée à proximité d'un arthropode (Fig. IV-34A). Elle a un diamètre de 40-45 µm et une ouverture circulaire centrée de 15 x 11 µm (Fig. IV-34B). Autour de celle-ci sont disposés 4 pores de 3-4 µm de diamètre (Fig. IV-34B). Deux autres pores sont observables sur la face postérieure (Fig. IV-34C). La surface de l'inclusion montre un aspect rayé, mais aucun xénosome n'est préservé. Le spécimen semble endommagé comme l'atteste la longue épine brune (260-270 µm) qui émerge de l'inclusion. Elle est interprétée comme du cytoplasme qui a flué de la cellule après sa perforation. La vue ventrale laisse supposer qu'en vue latérale, le spécimen a une forme discoïde.
Discussion : La couleur, la forme, la surface ainsi que l'ouverture du test sont très similaires à celles du genre *Centropyxis* (Lee et al. 2000b), notamment à l'espèce *C. discoides* Penard 1890. Le spécimen de l'ambre est principalement différencié de *C. discoides* par sa petite taille et par la présence de pores sur la face dorsale. Ces pores sont clairement différents de ceux du genre *Arcella*, ce dernier ayant des pores équidistants de l'ouverture. De plus, les pores de ces spécimens sont plus gros et moins nombreux que ceux du genre *Arcella*. Quatre pores sont visibles sur la face ventrale mais, à cause des débris organiques qui entourent le spécimen, certains semblent masqués. Il pourrait en exister 5 ou 6.

Jusqu'à maintenant, aucun pore n'a été observé sur les tests de *Centropyxis*. Cependant le genre *Bullinularia* Penard 1907, proche de *Centropyxis*, a des pores autour de son ouverture. Pour toutes ces raisons, ce fossile sera placé dans une nouvelle espèce du genre *Centropyxis* dans une prochaine publication.

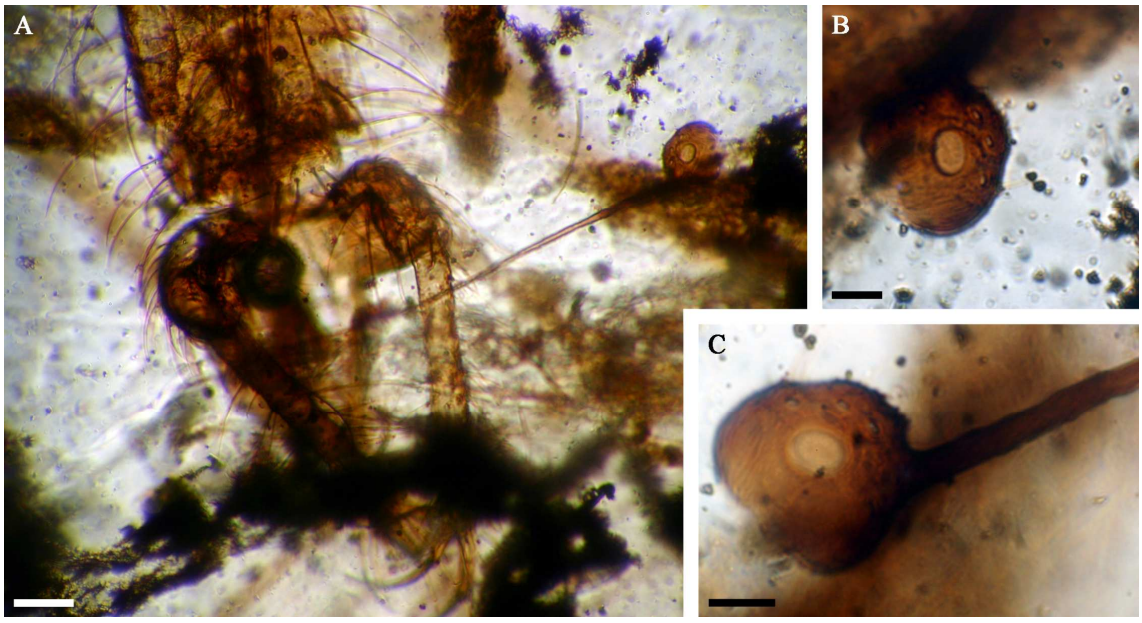

Figure IV-34 : *Centropyxis* sp. [Arc A1]. A- Vue générale du morceau d'ambre contenant le spécimen. À noter la longue traînée de cytoplasme qui part de l'amibe en direction de l'arthropode. Échelle : 50 µm. B- Détail du test. Échelle : 20 µm. C- autre vue du spécimen montrant la base de la longue traînée de cytoplasme s'échappant de la cellule. Échelle : 20 µm.

Famille Cryptodifflugiidae Jung, 1942

Genre *Cryptodifflugia* Penard, 1890

***Cryptodifflugia* sp.**

Figure IV-35A

Matériel : Un spécimen dans le morceau Cdl26c (préparation Cdl26ca) associé à d'autres amibes, à la cyanobactérie *P. cenomanensis* et à un spécimen de l'algue verte *E. napoleoni*.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Cdl].

Diagnose du genre : Test de petite taille, non coloré ou de couleur jaunâtre à brunâtre. Forme générale proche du genre *Difflugia* Leclerc 1815, ovoïde ou en forme de poire, compressé latéralement. Test formé de 2 couches : une fine couche externe de nature protéinique et une

couche calcaire interne plus épaisse. Test lisse, mais pouvant parfois porter des particules détritiques. Pseudopodes longs et pointus. Pseudostome terminal et circulaire.

Description : Le spécimen a une forme ovoïde et il est de couleur brune. Il est long de 20 µm et a un diamètre de 19 µm (Fig. IV-35A). Sa surface est lisse et, par endroits, des irrégularités sont observables. Le pseudostome est central et possède un diamètre de 5 µm. La paroi du test est relativement épaisse (1,8 µm), mais s'amincit au niveau du pseudostome. Ce dernier est bordé par une lèvre assez peu marquée (Fig. IV-35A).

Discussion : La morphologie de ce spécimen le rapproche de la famille des Cryptodifflugiidae (Lee et al. 2000b). Cette famille comprend deux genres de petite taille compatible avec celle du spécimen décrit ici. *Wailesella* Deflandre 1928 regroupe des espèces à test ovoïde, brun, de 20 à 28 µm de long. Ces espèces sont caractérisées par une dissymétrie importante du test en vue latérale due à la migration du pseudostome du côté ventral. *Cryptodifflugia* Penard 1890 regroupe des espèces légèrement plus petites (d'une longueur de 16 à 20 µm). *C. compressa* Penard 1902 possède un test comprimé. D'autres espèces, comme *C. sacculus* Penard 1902, a un cou, parfois long. L'espèce la plus proche du spécimen décrit semble être *C. oviformis* Penard 1890 qui a un test aussi long que celui du fossile de l'ambre de Cadeuil, mais légèrement moins large (seulement 12-15 µm de large). Le test de *C. oviformis* est incolore et possède un pseudostome tronqué, caractéristiques non observées sur le fossile. Ce dernier ne semble donc pas attribuable à une espèce déjà décrite de *Cryptodifflugia*. La majorité des espèces de ce genre sont décrites à partir des caractéristiques de leurs pseudopodes, ces derniers n'étant pas préservés ici. Pour ces ressemblances avec *C. oviformis*, le spécimen fossile est tout de même attribué au genre *Cryptodifflugia*.

Famille Hyalosphenidae Schultze, 1877

Genre *Hyalosphenia* Stein, 1859

***Hyalosphenia* sp.**

Figure IV-35B

Matériel : Un spécimen dans le morceau Cdl26c (préparation Cdl26ca) associé à d'autres amibes, à la cyanobactérie *P. cenomanensis* et à un spécimen de l'algue verte *E. napoleoni*.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Cdl].

Diagnose du genre : Test compressé de nature chitineuse, translucide, sans aucun matériel détritique. Pseudostome ellipsoïdal souvent bordé d'une lèvre épaissie. Cellule occupant un

volume variable dans le test, attachée à celui-ci grâce à des expansions et connectée à la bordure du pseudostome. Cellule avec un protoplasme pâle et granulaire avec des corpuscules colorés ou non. Présence d'un grand noyau occupant une place centrale dans la cellule, de plusieurs vésicules contractiles. Quelques pseudopodes digités.

Description : Le spécimen est incolore et translucide. Son test est totalement lisse et a une forme de flacon de 16 µm de long et 14,5 µm de large (Fig. IV-35B). Deux dépressions (une de chaque côté) sont visibles, donnant ainsi une forme convexe aux faces latérales du test. Il a un pseudostome circulaire (de 7-8 µm de diamètre) en position centrale sur la face orale. Il est bordé par une lèvre épaisse. Des pores ont été observés de chaque côté du pseudostome.

Discussion : Le test du spécimen est composé d'une matière translucide minéralisée très différente de celle des tests bruns des *Arcella* (Lee et al. 2000b). Aucun xénosome n'a pu être observé sa surface. Ces caractéristiques morphologiques rapprochent ce fossile de la famille de Hyalosphenidae. Dans cette famille, il se rapproche du genre *Hyalosphenia* qui peut posséder deux formes : ovoïde ou en forme de flacon.

Parmi la vingtaine d'espèces d'*Hyalosphenia*, les formes sont très variables. Certaines ont un cou qui individualise le pseudostome, certaines ont un pseudostome circulaire et d'autres ellipsoïde. Les différents caractères présents sur le spécimen de Cadeuil semblent être un mélange de caractères de différentes espèces. Le fossile présente des pores autour du pseudostome comme *H. elegans* Leidy 1879, mais elle a un test de couleur brun-jaune. *H. cuneata* Stein 1857 est caractérisé par un pseudostome circulaire à ellipsoïde, mais a un test compressé que n'a pas le spécimen décrit. *H. subflava* Cash 1909 est l'espèce dont la taille est la plus proche de celle du fossile, mais reste deux à trois fois plus grande (45-60 x 35-40 µm) que ce dernier. Les autres espèces peuvent atteindre des tailles beaucoup plus importantes (jusqu'à 140 µm de longueur pour *H. papilio* Leidy 1875).

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-35C

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau Arc32Li (préparation Arc32Li-a[2]).

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

[2] Cette préparation a malheureusement disparu. Lors d'une tentative malheureuse pour retravailler l'échantillon avec Dani Azar, l'échantillon fut perdu. Je tiens tout de même à remercier Dani pour son aide ce jour-là qui m'a permis, avant la perte du spécimen, de noter certaines particularités de celui-ci.

Description : Le spécimen de l'ambre d'Archingeay-les Nouillers a un diamètre de 50-55 µm. Il est légèrement déformé, un de ces côtés montrant une légère dépression (20-21 x 5-5,5 µm). Il est incolore et a une forme de ballon (Fig. IV-35C). Son pseudostome est terminal. Il est circulaire et s'ouvre après un petit cou. Le spécimen présente deux pores de 3-4 µm qui sont en positions opposées sur le test.

Discussion : La forme et la structure de l'inclusion la rapprochent du genre actuel très rare *Leptochlamys* West 1901 dont elle ne se distingue que par la présence de pores (Lee et al. 2000b). Parmi les amibes testées actuelles, *L. ampullaceae* West 1901, unique espèce du genre, est la seule espèce possédant un test avec une forme similaire à celle du fossile. *Leptochlamys* possède des pseudopodes lobosés, mais ces structures ne sont pas visibles sur le spécimen décrit ici. La détermination de ce spécimen est donc uniquement basée sur sa morphologie générale.

En raison de l'absence de pores chez *L. ampullaceae*, le spécimen décrit ici sera bientôt placé dans un nouveau genre.

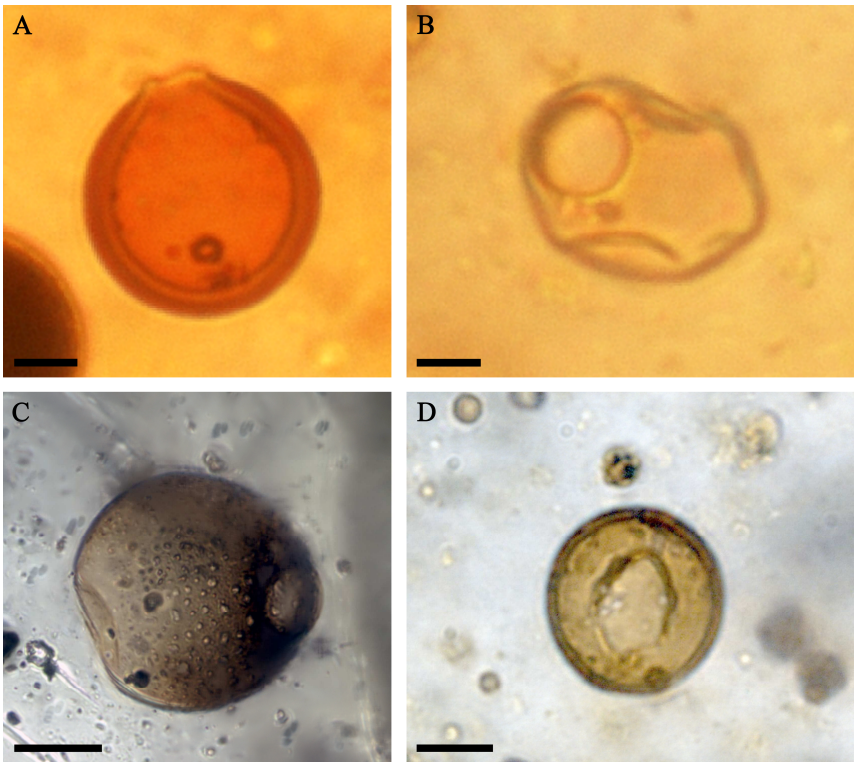

Figure IV-35 : Diverses amibes testées préservées dans les ambres médio-crétacés de France. A- *Cryptodifflugia* sp. [Cdl]. Échelle : 5 µm. B- *Hyalosphenia* sp. [Cdl]. Échelle : 5 µm. C- Hyalosphenidae indéterminé [Arc A1]. Échelle : 20 µm. D- Microchlamyiidae indéterminé [Cdl]. Échelle : 5 µm.

Famille Microchlamyiidae Ogden, 1985

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-35D

Matériel : Un spécimen dans le morceau Cdl26c (préparation Cdl26ca) associé à d'autres amibes, à la cyanobactérie *P. cenomanensis* et à un spécimen de l'algue verte *E. napoleoni*.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Cdl].

Description : Le test de couleur brune est circulaire en vue orale (diamètre de 36-37 µm ; Fig. IV-35D). Sa surface est relativement lisse, bien que présentant quelques irrégularités. Le pseudostome est en position centrale sur la face orale et est bordé par une fine lèvre. Il est de forme ovoïde (24-25 x 15-16 µm) et n'a pas une bordure régulière. Une partie de celle-ci présente des plissements sans doute dus aux processus taphonomiques. Sur la face aborale, quelques pores (d'un diamètre variant entre 1 et 1,5 µm) sont observables.
Discussion : Le spécimen a une membrane de nature chitinoïde et aucune plaque minéralisée n'a pu être observée à la surface du test. Ceci permet de le classer dans le clade des Arcellinida (Lee et al. 2000b). Le test semble assez flexible puisqu'il est déformé au niveau du pseudostome. La présence de pores le rapproche de la famille des Microchlamyiidae, notamment du genre *Microchlamys* Cockerell 1911, dont l'une des espèces (*M. patella* Claparède et Lachmann 1859) possède un diamètre équivalent à celui du spécimen décrit ici. La principale différence avec *M. patella* est la présence d'un pseudostome non-circulaire. *M. sylvatica* Golemansky et al. 1987 est nettement plus grande (diamètre variant entre 140 et 175 µm) et possède un pseudostome circulaire mais moins régulier que celui de *M. patella*.
De nombreuses caractéristiques servant à définir le genre *Microchlamys* (comme la présence de pseudopodes fins et granuleux, d'un endoplasme granuleux ou encore d'un unique noyau dans la cellule) ne sont pas accessibles sur le fossile décrit. Il n'est donc pas possible de préciser s'il s'agit d'une nouvelle espèce de *Microchlamys* ou d'un nouveau genre de la famille des Microchlamyiidae. La présence de pores sur le test semble privilégier la seconde hypothèse.

RHIZARIA Cavalier-Smith, 2002

- Cercozoa Cavalier-Smith, 1998 emend. Adl et al., 2005
  - Silicofilosea Adl et al., 2005
    - Euglyphida Copeland, 1956 emend. Cavalier-Smith, 1997
      - Euglyphidae Wallich, 1864

Genre *Assulina* Leidy, 1879

***Assulina* sp.**

Figure IV-36A

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau d'ambre Buz2 (préparation Buz2-2) associé à d'autres amibes et divers insectes.

Age et provenance : Cénomanien inférieur, niveau B2 [Buz B2].

Diagnose du genre : Test ovoïde translucide, souvent de couleur brune. Test comprimé latéralement et composé de très petits idiosomes ovales ou hexagonaux disposés en rangées alternées. Parfois présence d'un cou terminé par un pseudostome circulaire ou ellipsoïde avec des bords inégaux, parfois dentelés. Contenu cellulaire incolore, avec un large noyau et plusieurs vésicules contractiles. Pseudopodes filamenteux extrêmement délicats non anastomosés, se divisant de façon dichotomique.

Description : Le spécimen de la Buzinie a une forme hémisphérique à sphérique en vue latérale (Fig. IV-36A). Il possède un diamètre de 29-30 µm pour une hauteur de 26-27 µm. Le test est de couleur brune et possède sur sa surface un grand nombre d'irrégularité pouvant correspondre à de très petits idiosomes. Le pseudostome, avec un diamètre de 18-19 µm, est relativement grand par rapport au diamètre maximum de l'individu. Sa bordure est très irrégulière, formée de petites dents de 1 à 1,5 µm de hauteur.

Discussion : La présence d'un pseudostome dentelé et d'un test recouvert d'idiosomes permet de classer ce spécimen dans la famille des Euglyphidae (Lee et al. 2000b). Deux genres possèdent un pseudostome à bordure dentelée. Le genre *Euglypha* Dujardin 1841 a une rangée de plaques minéralisées au niveau de son pseudostome et le genre *Assulina* Leidy 1879 a une marge crénelée d'origine organique. Le fossile de la Buzinie possède une marge de type *Assulina*. En effet, l'aspect de son test (notamment celui de la bordure de son péristome) correspond à un tissu organique comme l'atteste l'irrégularité de sa marge et son aspect translucide.

Il existe une dizaine d'espèces différentes d'*Assulina*. Seules quelques-unes possèdent des dimensions similaires à celle du fossile de l'ambre. Celui-ci entre dans la gamme de variation de l'espèce *A. muscorum* Greeff 1888, celle-ci ne s'en différenciant que par la présence d'une fine bordure autour du pseudostome. Les espèces du genre sont principalement caractérisées par la forme, l'arrangement et l'imbrication des plaques minéralisées du test. La qualité de

préservation du spécimen ne permet pas d'obtenir de telles informations et ainsi de préciser s'il correspond à une espèce déjà décrite d'*Assulina*. Ce fossile est donc assigné au genre *Assulina* sans en préciser l'espèce.

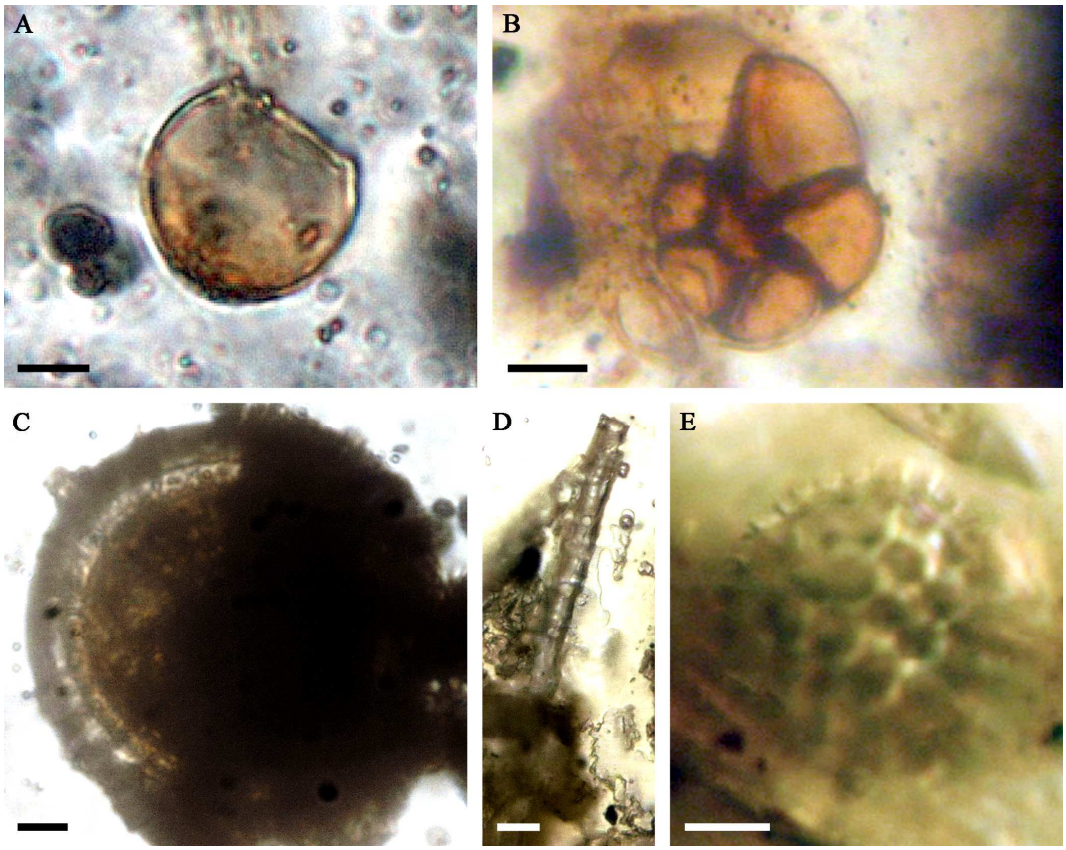

Figure IV-36 : Les différents spécimens du clade des Rhizaria retrouvés dans les ambres médio-crétacés français. A- *Assulina* sp. [Buz B2]. Échelle : 10 µm. B- Nodosariidae indéterminé [Arc A1]. Échelle : 10 µm. C,D- Radiolaire indéterminé [Arc A1]. C- Test. Échelle : 5 µm. D- Épine. Échelle : 5 µm. E- Spumellaria indéterminé [Arc A1]. Échelle : 5 µm.

• Foraminifera d'Orbigny, 1826

Ordre Lagenidales Delage et Herouard, 1896

Famille Nodosariidae Ehrenberg, 1838

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-36B

Matériel : 1 spécimen dans le morceau Arc115 (préparation Arc115-12) associé à plusieurs dizaines d'arthropodes et à plusieurs dizaines de microorganismes : actinomycètes, diatomées marines, champignons et amibes testées.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Le spécimen a la particularité de ne pas posséder de test minéralisé. Seules les 6 premières loges non-minéralisées ont été préservées (Fig. IV-36B). La nature organique de cette inclusion associés à son enroulement évolute indiquent qu'il s'agit une basale de foraminifère. Ce spécimen est légèrement étiré selon un axe. Il a une longueur de 34-35 µm pour une largeur de 28-29 µm. Ce fossile est attaché à de la matière organique en décomposition.

Discussion : L'absence de test minéralisé rend l'identification de ce spécimen très difficile. La présence de loges membraneuses à enroulement évolute permet néanmoins de le placer dans la classe des Foraminifera. De très nombreuses espèces de foraminifères ont été décrites, basées sur la morphologie du test. La forme planispiralé de ce spécimen le rapproche de la famille des Nodosariidae (une famille de petits foraminifères benthiques), mais l'absence d'ouverture ne permet pas de préciser davantage la détermination.

- Radiolaria Müller, 1858 emend. Adl et al., 2005

Classe indéterminée

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-36C-D

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau Arc115 (préparation Arc115.2) associé à un autre type de spicules d'éponges, des diatomées, d'autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Cette inclusion est mêlée de débris végétaux. En section, elle a une forme circulaire, mais à cause des débris qui l'entourent, il est impossible de dire si elle est discoïde ou sphèrique (Fig. IV-36C). Elle est de nature siliceuse et a un diamètre de 40 µm. De nombreux pores sont visibles à sa surface. Une épine brisée a été retrouvée à proximité de cette inclusion. Elle a un diamètre de 4-5 µm et semble constituée de nombreux petits articles

soudés les uns aux autres (Fig. IV-36D). Néanmoins, en lumière polarisée, il est possible de voir que cette épine n'est pas compartimentée.

Discussion : Les débris qui entourent cette inclusion rendent difficile son identification. Son diamètre et sa forme en section la rapprochent de deux types de microorganismes : les diatomées et les radiolaires. La robustesse de la paroi de son test et la présence d'une épine associée à cette inclusion semblent privilégier cette dernière hypothèse.

•• Polycystinea Ehrenberg, 1875 emend. Haeckel, 1887

••• Spumellaria Ehrenberg, 1875 emend. Haeckel, 1887 emend. Riedel, 1967

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-36E

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau Arc115 (préparation Arc115.20) associé à des spicules d'éponges, des diatomées, d'autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Le spécimen trouvé dans l'ambre d'Archingeay-les Nouillers a la forme d'un test siliceux sphérique de 16 µm de diamètre (Fig. IV-36E). Sa surface est criblée de nombreux pores de taille et de forme plus ou moins régulières, distribués de manière homogène. Des épines sont visibles à sa surface. Les plus nombreuses sont de petite taille (environ 1 µm) et simples, mais il en existe aussi des plus longues (3-4 µm) et simples.

Discussion : La nature siliceuse et la forme sphérique de cette inclusion en font un radiolaire de l'ordre des Spumellaria (Classe des Polycystinea ; Lee et al. 2000b). Plusieurs genres dans cet ordre présentent des similitudes avec le fossile décrit ici. Le genre *Acrosphaera* Haeckel 1881 (Collosphaeridae) présente une forme sphérique et de larges pores assez irréguliers à sa surface. Le genre *Collosphaera* Müller 1858 (Collosphaeridea) a une forme proche du fossile décrit ici. Il a en revanche des pores plus irréguliers et ne possède pas d'épines. Le genre *Acanthosphaera* Ehrenberg 1858 (Actinommidae) a des pores réguliers et souvent des épines assez longues. Le genre *Carposphaera* Haeckel 1881 possède un test externe proche de celui du spécimen fossile et un test interne médullaire. Le spécimen de l'ambre se trouve à

l'intérieur d'une masse de débris organiques. Cette dernière rend difficile son observation et ne permet notamment pas de voir si le test est composé d'une couche ou de deux couches. Pour ces ressemblances avec les genres précédemment cités, le spécimen est place dans le clade des Spumellaria.

CHROMALVEOLATA Adl et al., 2005

• Alveolata Cavalier-Smith, 1991

•• Ciliophora Doflein, 1901

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-37A

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau d'ambre Aix4M (préparation Aix(4-1)M).
Age et provenance : Cénomanien inférieur, niveau B2 [Aix B2].

Description : Le spécimen de l'île d'Aix est une petite lorica isolée. Celle-ci est de couleur jaune et a la forme d'une sphère tronquée de 19-20 µm de diamètre (Fig. IV-37A). Elle possède deux ouvertures. La plus grande est de 17-17,5 µm de diamètre. La plus petite (10,5-11 µm de diamètre) est entourée d'un cercle de perforations plus ou moins quadratiques (3 x 2,5 µm).

Discussion : Des lorica similaires à celle décrite ici existent chez les ciliés du clade des Choreotrichia (Lee et al. 2000a). Les genres de la famille des Dictyocystidae possèdent une à deux rangées de perforations quadratiques autour de l'ouverture de la lorica, mais n'ont pas deux ouvertures comme c'est le cas pour le fossile de l'île d'Aix. Les Tintinnidiidae ont une lorica de forme sphérique ne possédant ni deux ouvertures, ni une rangée de perforations quadratiques. De nombreux ciliés du clade des Choreotrichia ont une lorica, mais toutes sont bien distinctes de celle du fossile décrit ici. Certaines possèdent un col plus ou moins prononcé (Codonellidae, Codonellopsidae, Cyttarocylididae, par exemple), une forme plus allongée (Codonellidae, Metacylididae, Ptychocylidae, Xystonellidae, par exemple) ou encore une ornementation en forme de bourrelet (Ascampbelliellidae, Epiplocylididae, par exemple). Aucune ne possède les caractéristiques propres du fossile de l'île d'Aix. Les Peritrichia (autre

grand clade de ciliés formant des lorica ; Lee et al. 2000a) vivent fixés, mais certains peuvent être nageurs. Ils ont principalement des lorica très allongées ou ayant des formes très particulières (par exemple certains Vaginicolidae ou certains Scyphidiidae) qui les différencient du fossile de l'île d'Aix. D'autres, comme certains Astylozoidae ou certains Vorticellidae, possèdent une forme plus sphérique rappelant celle du spécimen décrit ici, mais aucun ne possède l'ornementation et les deux ouvertures observées sur celui-ci. Certains genres du groupe des Suctoria possèdent une lorica ayant deux ouvertures. Le genre *Kystopus* Jankowski 1967 a une lorica semi-sphérique avec une ouverture supérieure permettant le passage des cils pour la nutrition et une ouverture inférieure pour les cils de fixation. Ce genre a des côtes qui le différencient du fossile décrit ici. D'autres genres comme *Thecacineta* Collin 1909, *Paracineta* Collin 1911, *Corynophrya* Kahl 1934 ou encore *Tachyblaston* Martin 1909 ont eux aussi deux ouvertures, mais sont de forme plus allongée. De plus, seuls certains d'entre eux ont une ornementation de type côtes, les autres n'ayant pas d'ornementation.
Il apparaît donc que le fossile de l'ambre de l'île d'Aix possède des caractères qui semblent le rapprocher du groupe des Suctoria comme la présence de deux ouvertures, mais l'ornementation de la lorica rappelle plus celle de certains genres du clade des Choreotrichia.

Classe indéterminée
Sous-classe indéterminée
Ordre indéterminé
Famille indéterminée
Genre et espèce indéterminés
Figure IV-37B

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau Arc115 (préparation Arc115.9) associé à plusieurs dizaines d'arthropodes, des autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Il s'agit d'une inclusion de 93-94 µm de long et de 88-89 µm de large (Fig. IV-37B). Elle est de forme conique. Deux structures transversales, interprétées comme des cinéties, découpent l'inclusion en deux parties : une partie supérieure où est mesurée la largeur maximale de l'inclusion et une partie inférieure réellement conique. À noter que l'inclusion est entourée d'une bulle dont les contours épousent ceux de l'inclusion. Cela

montre que l'inclusion est quelque peu momifiée et que ses dimensions devaient être légèrement plus importantes.

Discussion : La taille et la forme de cette inclusion laissent supposer qu'il s'agit d'un cilié. Des ciliés de forme conique existent comme les genres *Licnophora* Claparède 1867, *Stentor* Oken 1815 ou *Codonellopsis* Jörgensen 1924. Néanmoins, ce spécimen n'a pu être rapproché d'aucun genre actuel ou fossile déjà décrit.

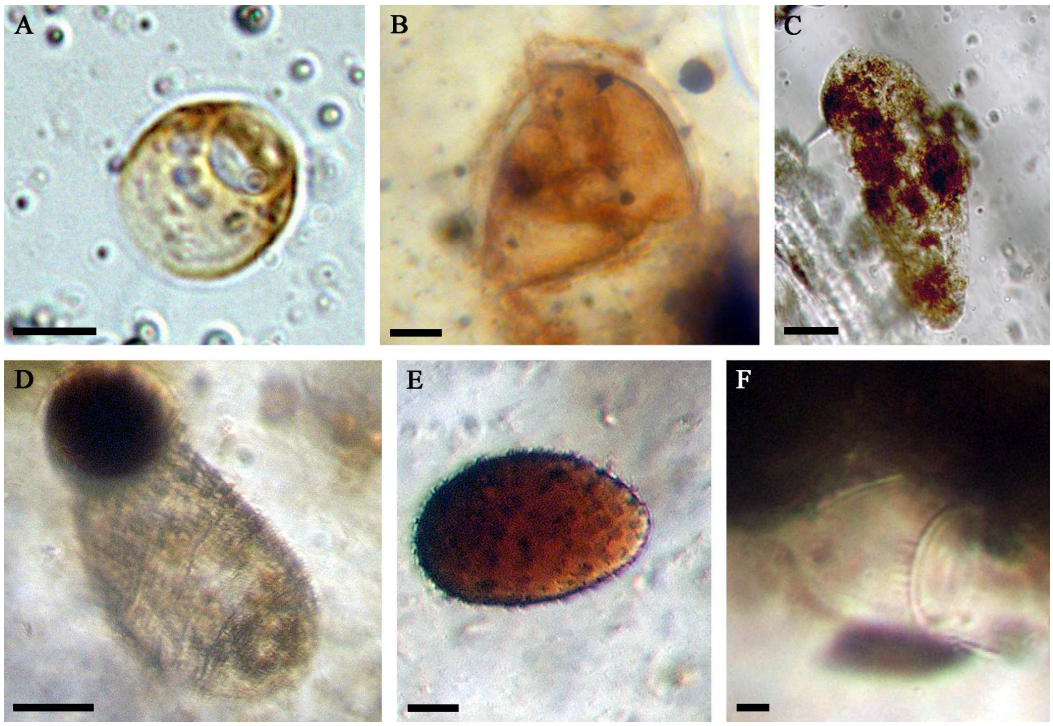

Figure IV-37 : Les différents ciliés retrouvés dans les ambres médio-crétacés français. A- Cilié indéterminé [Aix B2]. Échelle : 10 µm. B- Cilié indéterminé [Arc A1]. Échelle : 20 µm. C- Stichotrichia indéterminé [Cdl]. Échelle : 10 µm. D- *Brachonella* sp. [Arc A1]. Échelle : 10 µm. E- *Grossglockneria* sp. [Arc A1]. Échelle : 5 µm. F- *Astylozoon* sp. [Arc A1]. Échelle : 10 µm.

••• Intramacronucleata Lynn, 1996

•••• Spirotrichea Bütschli, 1889

••••• Stichotrichia Small et Lynn, 1985

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-37C

Matériel : Un spécimen préservé dans l'ambre de Cadeuil (morceau non référencé par Florent Tostain, découvreur de ce cilié).
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Cdl].

Description : Le spécimen est en très mauvais état de préservation. Il est de forme ovoïde et aplati ventro-dorsalement (Fig. IV-37C). Il mesure 54 µm de long et sa largeur est de 19-20 µm. Une ou des rangées transversales de cirres sont disposées au l'endroit où celle-ci est maximale, c'est sur la partie antérieure de l'organisme.
Discussion : Sa forme générale et sa ou ses rangées transversales de cirres permettent de classer cet organisme parmi les ciliés de la sous-classe des Stichotrichia. Celle-ci est une des plus importantes, mais aussi une dont la taxonomie est la plus confuse (Lee et al. 2000a). La très mauvaise préservation du spécimen de Cadeuil ne permet pas d'accéder aux caractères diagnostiques pour le classer parmi l'un des quatre ordres de cette sous-classe. La présence de rangées transversales de cirres (qui semblent être orientées de gauche à droite) permet cependant de le rapprocher de genres comme *Pattersoniella* Foisner 1987.

•••• Armophorea Jankowski, 1964

••••• Armophorida Jankowski, 1964

Famille Metopidae Kahl, 1927

Genre *Brachonella* Jankowski, 1964

***Brachonella* sp.**

Figure IV-37D

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau Arc7c (Préparation Arc7c-e2).
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose du genre : Cinéties somatiques, plus particulièrement sur la partie antérieure gauche de la cellule. Cellule légèrement courbée. Les cils polycinétiques oraux gauches forment une spirale complète autour du corps. Cytostome postérieur.
Description : Le spécimen est long de 100 µm et large de 58 µm (Fig. IV-37D). Il est en partie masqué par une inclusion ronde de couleur noire. Seule la partie antérieure de l'organisme a pu être observée. À sa surface, il est possible de voir des séries de cinéties

formant des spirales. Les séries antérieures et postérieures ne sont pas orientées de la même manière : un angle de 30 à 40° existe entre les 2 séries.

Discussion : La forme ovoïde de l'inclusion et le fait qu'elle soit recouverte de cinéties permettent de classer cet organisme dans le groupe des ciliés, plus particulièrement dans la famille des Metopidae (Lee et al. 2000a). Les genres *Brachonella* Jankowski 1964 et *Metopus* Claparède et Lachmann 1858 présentent une orientation des cinéties antérieures clairement différente de celle des cinéties postérieures. Le genre *Metopus* possède un angle plus élevé (de l'ordre de 90°) entre l'orientation de ses deux séries de cinéties tandis que cet angle est moins important (de l'ordre de 60-70°) chez le genre *Brachonella*. L'angle calculé sur le spécimen de l'ambre se rapprochant de cette mesure, le fossile a été placé dans le genre actuel *Brachonella*. L'inclusion masquant une partie de l'organisme ne permet néanmoins pas de préciser clairement s'il s'agit d'une nouvelle espèce ou d'un nouveau genre proche de ce *Brachonella*.

•••• Colpodea Small et Lynn, 1981

Sous-classe Colpodia Foissner, 1985 ?
Ordre Colpodida de Puytorac et al. 1974 ?
Famille Grossglockneriidae Foissner, 1980 ?
Genre *Grossglockneria* Foissner, 1980 ?
***Grossglockneria* sp. ?**
Figure IV-37E

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau Arc7c (préparation Arc7c-e1).
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose du genre : Cilié (30-70 x 15-40 µm) dont la forme rappelle celle de l'espèce *Colpoda maupasi* Enrique 1908 avec une extrémité antérieure pointue et une extrémité postérieure arrondie. Cilié dorsalement convexe et ventralement sigmoïde. Peut parfois être similaire aux espèces *C. aspera* Kahl 1926 et *Pseudoplatyophyra nana* Foissner 1980. Certains spécimens plus sphériques ou plus fusiformes selon les cas. Macronucleus sphérique à ellipsoïdal (8 µm) et présence de micronuclei périphériques. Vacuoles contractiles entourées de petites vésicules de collecte durant la diastole. Pore excréteur (1,2 µm de diamètre) au centre du pole postérieur de la cellule. Présence de 10-11 rangées de cils, disposées en spirale.

Description : Il s'agit d'une inclusion ovoïde légèrement dissymétrique (Fig. IV-37E). Elle a une longueur de 22-23 µm de long et une largeur de 14-15 µm. Sa surface est très irrégulière. On peut apercevoir des cils sur les bordures de l'inclusion. Les irrégularités de surface semblent dues à des insertions de cils. Ces derniers semblent être disposés selon des cinéties dont les spirales s'éloignent les unes des autres.

Discussion : La forme et la disposition des cils sur le corps de cet organisme rappellent les genres de la famille des Grossglockneriidae (Lee et al. 2000a). Le genre *Grossglockneria* Foissner 1980 possède des cinéties spiralées similaires à celle du spécimen fossile tandis que le genre *Pseudoplatyophyra* Foissner 1980 se caractérise par une disposition aléatoire de ses cinéties. D'autres genres de ciliés ressemblent à ce fossile. Le genre *Pseudomicrothorax* Mermod 1914 a une forme générale similaire, mais a des cinéties qui relient les deux pôles de la cellule. Le genre *Rostrophrya* Njiné 1979 a une forme plus allongée.

•••• Oligohymenophora de Puytorac et al., 1974

••••• Peritrichia Stein, 1859

Ordre Sessilida Kahl, 1933

Famille Astylozoidae Kahl, 1935

Genre Astylozoon Engelmann, 1862

***Astylozoon* sp.**

Figure IV-37F

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau d'ambre Arc115 (Préparation Arc115.12) associé à des arthropodes, des amibes testées, des champignons, des actinomycètes et des microorganismes marins.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Diagnose du genre : Corps en forme de cloche inversée avec un disque péristomal orienté vers l'avant pendant la nage. Mouvements antihoraires autour du cytostome (caractère des Peritrichia) des cils du disque péristomal. Extrémité opposée à l'ouverture sans aucun pédoncule, ni siphon, mais pouvant parfois porter de courts cils raides ou des épines. Genre facilement confondu avec le genre *Hastatella* Erlanger 1890 qui a 2 à 4 cercles de longs processus ectoplasmiques coniques. Peut aussi être confondu avec les genres *Telotrochidium*

Kent 1881 et *Opisthonecta* Fauré-Fremiet 1906 qui ont toujours une ceinture de cils sur la face aborale.

Description : Le spécimen fossile correspond à une lorica de 15 µm de long et dont la largeur maximale est de 17 µm (Fig. IV-37F). Elle a une ouverture circulaire de 14-14,5 µm et son pourtour est marqué par la présence d'un léger bourrelet. De ce dernier, partent de courtes stries verticales. L'extrémité opposée à la face orale est marquée par la présence d'une structure en forme de pointe. Il n'a pas été possible de préciser si cette dernière était faite d'épines ou de cils.

Discussion : La forme en cloche du spécimen et le bourrelet entourant son ouverture permettent de dire qu'il s'agit de la lorica d'un cilié péritriche (Lee et al. 2000a). La structure relativement simple de l'ouverture permet de le placer dans l'ordre des Sessilida. Aucune structure ne permettant de fixer l'organisme n'ayant été observée, il est donc classé parmi les formes nageuses de cet ordre qui regroupe trois familles : les Termitophryidae, les Astylozoidae et les Opisthnectidae. L'aspect très simple de la lorica, sa forme relativement globuleuse et la courte extension au niveau de la face aborale indiquent qu'il appartient à la famille des Astylozoidae. Cette famille ne contient que deux genres. Le premier, *Hastatella*, est caractérisé par la présence d'épines latérales que le spécimen fossile n'a pas. Le second, *Astylozoon* Engelmann 1862, très similaire à ce dernier, ne s'en différencie que par ses dimensions. Par exemple, l'espèce *A. fallax* Engelmann 1862 est longue de 70-100 µm et l'espèce *A. faurei* Kahl 1935 a une longueur de 55-60 µm. Le spécimen décrit ici représente probablement une nouvelle espèce d'*Astylozoon* se différenciant des espèces actuelles par ses dimensions (longueur maximale de 15 µm).

TAXA DONT LES AFFINITES SONT INCERTAINES

Famille Amphitremidae Poche, 1913 ?

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-38A

Matériel : Un spécimen dans le morceau Arc115 (préparation Arc115-12) associé à plusieurs dizaines d'arthropodes et à plusieurs dizaines de microorganismes : actinomycètes, diatomées marines, champignons et amibes testées.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Ce spécimen a une forme rectangulaire de 55 x 17 µm. Il se compose d'un test minéralisé, translucide et non coloré (Fig. IV-38A). Les deux extrémités du test sont arrondies. Il est fait d'une matière minéralisée qui semble d'origine organique vu l'aspect lisse du test. Un pseudostome est visible au niveau d'une des extrémités du test d'où émergent une dizaine de fins filopodes. Ils ont une longueur de 100-110 µm et un diamètre de 0,8-1,1 µm (Fig. IV-22E).

Discussion : L'aspect translucide du test et sa forme rectangulaire avec deux bords parallèles rapprochent ce spécimen du genre *Archerella* Loeblich et Tappan 1961 (famille des Amphitremidae), une amibe testée à filopodes. Néanmoins ce genre est caractérisé par deux ouvertures d'où sont issus des filipodes (Lee et al. 2000b) alors qu'une seule existe chez le spécimen fossile. Le genre *Amphitrema* Archer 1869 (famille des Amphitremidae) a une forme proche, mais se distingue par la présence de particules détritiques attachées sur son test. *Paramphitrema* Valkanov 1970 (famille des Amphitremidae) présente une forme plus allongée ainsi que des cols au niveau des ouvertures. Le spécimen fossile est donc attribué à la famille des Amphitremidae pour ces ressemblances avec le genre *Archerella*. La présence d'une unique ouverture pourrait aussi indiquer qu'il appartient à une nouvelle famille, voisine de celle des Amphitremidae.

Classe indéterminée

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-38B-F

Matériel : Plusieurs centaines de spécimens préservés dans les morceaux d'ambre Arc60 (préparation Arc60), associés à des arthropodes et à des microorganismes marins, et Arc263 (préparation Arc263.15), associés à des arthropodes, du mycélium et des microorganismes marins.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Il s'agit d'inclusions globuleuses de couleur jaunâtre (Fig. IV-38B-F). Certaines sont légèrement aplaties (38-32 x 29-25 µm ; Fig. IV-38D), d'autres ont une forme beaucoup plus sphérique (46-35 µm de diamètre ; Fig. IV-38B et Fig. IV-38E-F). Beaucoup

d'entre elles (surtout dans le morceau Arc263) sont marquées par la présence d'une invagination (Fig. IV-38B). Leur surface n'est pas lisse et porte de nombreuses irrégularités (Fig. IV-38D-F). Certaines sont vides (Fig. IV-38B), d'autres contiennent un corps sombre sphérique à ovoïde dont les contours sont nettement plus petits que ceux de l'inclusion (Fig. IV-38B-F). De nombreux débris de couleur jaunâtre et de même aspect de surface sont présents dans les deux morceaux d'ambre. Il s'agit sans doute d'autres spécimens moins bien préservés.

Discussion : L'abondance de ces inclusions laisse supposer qu'il peut s'agir soit de pollen soit de kystes. L'aspect fragile de ces inclusions, marqué par le fait que certaines sont déchirées et que d'autres ont été partiellement détruites, oriente vers la seconde hypothèse. L'aspect de surface de ces inclusions et la forme de certaines d'entre elles (morphologie proche de certaines amibes de type *Arcella* ou encore *Centropyxis*) permettent d'attribuer ces kystes à des amibes. L'absence de formes non-enkystées ne permet pas une réelle identification, même si les ressemblances avec certains genres d'Arcellinida laisse supposer une relation avec cet ordre.

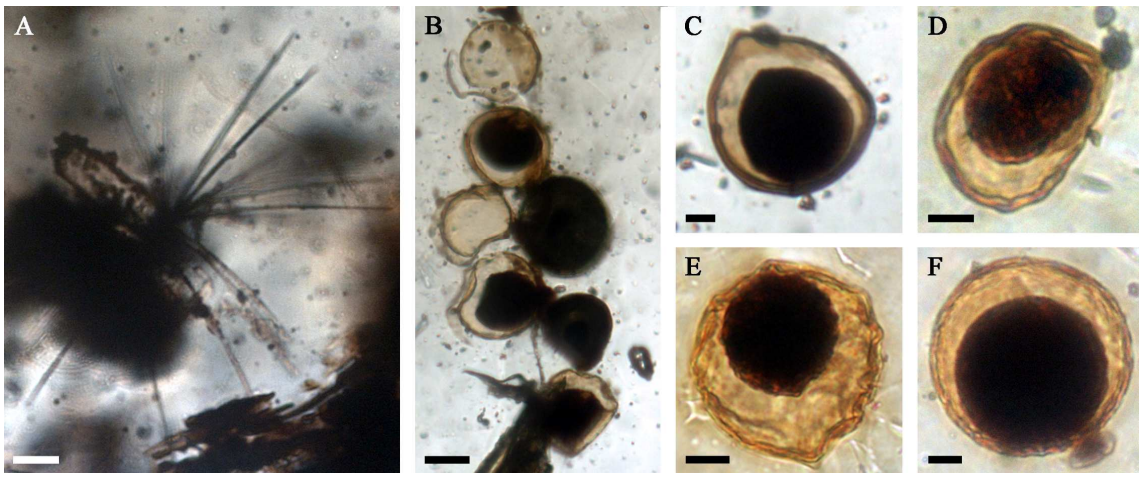

Figure IV-38 : Amibes dont la classification n'est pas bien contrainte [Arc A1]. A- Amphitremidae indéterminé. Échelle : 20 µm. B,F- Kystes d'amibes indéterminés avec diverses morphologies. Échelle : 20 µm (B) et 10 µm (C-F).

Les METAZOAIRES

Ont été regroupés ici les spécimens appartenant au clade des Metazoa tel que Adl et al. (2005) l'ont défini.

OPISTHOKONTA Cavalier-Smith, 1987 emend. Cavalier-smith et Chao, 1995 emend. Adl et al., 2005

- Metazoa Haeckel, 1874
  - Porifera Grant, 1836
    - Silicospongia Schmidt, 1862
      - Demospongia Sollas, 1885 emend. Borchiellini et al., 2004

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèces indéterminés

Figure IV-39A

Matériel : Plusieurs dizaines de spécimens dans les morceaux Arc115 (préparations Arc115.14, Arc115.19, Arc115.23 et Arc115.25 ; plus de 50 spécimens associés à d'autres types de spicules, des diatomées, des champignons, des bactéries, des amibes et des arthropodes), Arc226 (préparations Arc226.27 et Arc226.36 ; une dizaine de spécimens associés à des diatomées, du mycélium et des arthropodes), Buz1 (préparations Buz1.1 et Buz1.18 ; une dizaine de spécimens associés à des diatomées, du mycélium et des arthropodes) et Buz2 (préparation Buz2.1 ; une dizaine de spécimens associés à des amibes testées, du mycélium et des arthropodes).

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1], Cénomanien inférieur, niveau B2 [Buz B2]

Description : Ces inclusions correspondent à des spicules siliceux droits ou légèrement courbés et ayant des extrémités pointues (Fig. IV-39A). Leur longueur varie entre 160 et 350 µm, mais la majorité d'entre eux mesurent 230-290 µm. Deux groupes peuvent être distingués. Le premier correspond aux inclusions avec un petit diamètre (7-12 µm) et le

second avec un diamètre plus important (17-24 µm). Quelques-uns d'entre eux ont montré de légères protubérances à leur surface.

Discussion : Ces inclusions correspondent à de spicules monoaxones de spongiaires, et plus précisément d'oxes (Demospongia). Leur présence parfois en grand nombre dans les morceaux d'ambre étudiés suggère qu'il pourrait s'agir de spicules de spongiaires des ordres des Haplosclerida ou des Halichondrida. Ces éponges ne possèdent en effet que très rarement des microsclères, mais en revanche une armature composée principalement de spicules monoaxones (Hooper 2000).

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèces indéterminés

Figure IV-39B

Matériel : Un unique spécimen préservé dans les morceaux Arc115 (Préparation Arc115.12c) associé à d'autres types de spicules d'éponges, des diatomées, d'autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Cette inclusion de nature siliceuse (observation faite en lumière polarisée) est longue de 70-75 µm (Fig. IV-39B). Ses deux extrémités n'étant pas intactes, sa véritable longueur n'a pu pas être mesurée. Elle est légèrement courbée et a un diamètre de 5-6 micromètres. Elle est parcourue sur toute sa longueur par un canal central de 1-1,2 µm de diamètre. De ce dernier, plusieurs canaux secondaires (0,35-0,4 µm de diamètre) régulièrement espacés émergent de manière perpendiculaire pour rejoindre la partie externe de l'inclusion.

Discussion : Cette inclusion siliceuse en forme d'épine correspond à un spicule de spongiaire de type acanthoxe (Demospongia). Elle est nommée « Acanthoxe 1 ».

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèces indéterminés

Figure IV-39C

Matériel : Un unique spécimen préservé dans les morceaux Arc115 (préparation Arc115.26) associé à d'autres types de spicules d'éponges, des diatomées, d'autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Il s'agit d'une inclusion siliceuse mêlée de débris végétaux. La partie qui émerge de ces derniers est longue de 50-55 µm. Elle a un diamètre variant de 5,1 à 5,4 µm. Sa particularité principale est de porter un très grand nombre d'épines à sa surface (Fig. IV-39C).
Discussion : La nature siliceuse du spicule et la présence d'épines permettent de l'attribuer au clade des Demospongia. Le très grand nombre d'épines à sa surface en fait un acanthoxe. Il est nommé « Acanthoxe 2 ».

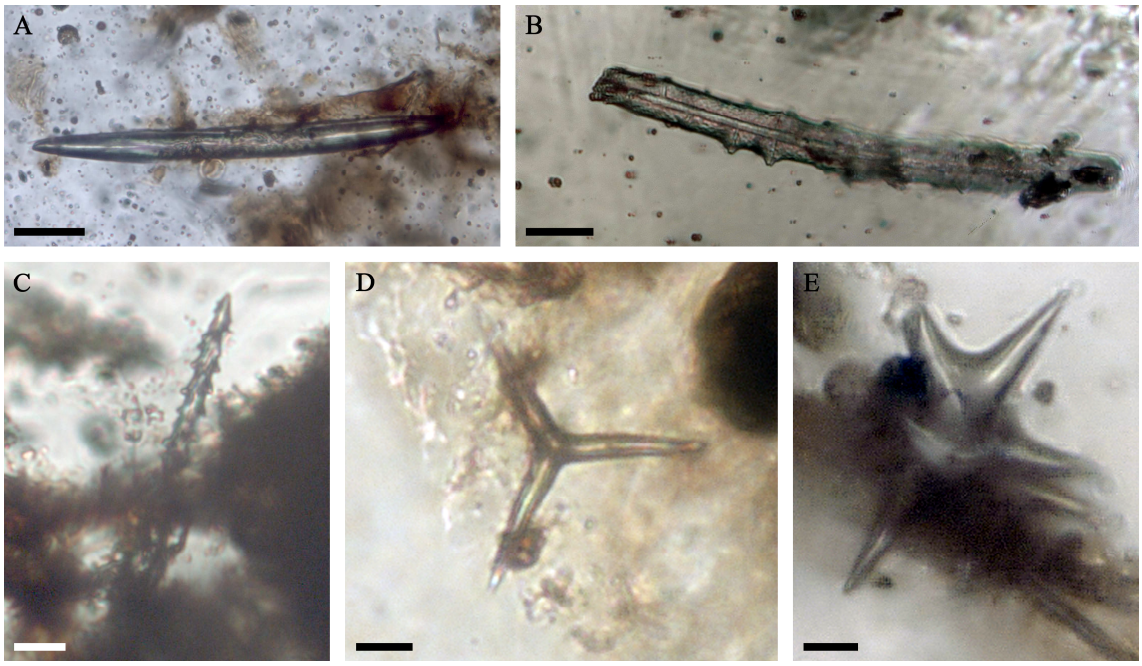

Figure IV-39 : Les différents types de spicules de spongiaires préservés dans les ambres médio-crétacés français. A- Oxe de démosponge [Arc A1]. Échelle : 50 µm. B- Acanthoxe 1 de démosponge [Arc A1]. Échelle : 10 µm. C- Acanthoxe 2 de démosponge [Arc A1]. Échelle : 15 µm. D- Spicule tétraxone de démosponge [Arc A1]. Échelle : 5 µm. E- Microsclère de démosponge [Arc A1]. Échelle : 5 µm.

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-39D

Matériel : 1 spécimen préservé dans le morceau Arc60 (préparation Arc60) associé à des arthropodes, des diatomées et des kystes d'amibes.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Cette inclusion correspond à une inclusion siliceuse à trois branches émergeant d'un même point (Fig. IV-39D). Il existe un angle d'environ 60° entre chaque branche. Celles-ci ont un diamètre maximum de 2 µm et ont une longueur de 21-22 µm. Il existe une quatrième branche extrêmement réduite perpendiculaire aux trois premières.
Discussion : La nature siliceuse de ces inclusions et la morphologie apparente (triaxone) de ce spicule de spongiaire le rapprochent des éponges triactines (Desmospongia) qui sont très rares. Mais la présence d'un quatrième axe, même très réduit, permet de l'attribuer à une éponge à spicules tétraxone (= calthrops) du groupe des Tétractines.

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-39E

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau Arc115 (préparation Arc115.2) associé à d'autres types de spicules d'éponges, des diatomées, d'autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Cette inclusion siliceuse est composée de plusieurs épines (6-7 ont pu être observées ; Fig. IV-39E), de diamètres et longueurs assez variables. L'inclusion a une largeur maximale de 23-24 µm et une longueur maximale de 34-35 µm. Les différentes épines sont portées par un axe court.
Discussion : La taille et la morphologie font de cette inclusion un microsclère de spongiaire. La présence d'un axe portant les épines indique qu'il s'agit d'un streptaster par opposition aux euasters oxyasters dont les épines partent toutes d'un même point.

•• Animalia Linnaeus, 1758 emend. Adl et al., 2005

••• Annélides

Classe Clitellata Lamarck, 1818

Sous-classe Oligochaeta Grube, 1860

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-40A

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau d'ambre Cdl6 (préparation Cdl6).
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Cdl].

Description : Cette inclusion se présente sous la forme d'un corps vermiforme momifié (Fig. IV-40A). Le moulage de la forme originelle de l'organisme indique qu'il devait avoir une longueur de 430-450 µm pour un diamètre de 65-70 µm. Le corps momifié n'a plus qu'une longueur de 290-300 µm et un diamètre de 30-32 µm. Peu de caractères sont conservés sur cette partie de l'organisme. Ce dernier montre une segmentation et la partie qui devait être sa tête est encore différenciée (Fig. IV-40A). En effet, elle présente un renflement important par rapport au reste du corps et est prolongée par une extension cylindrique.
Discussion : L'état de momie de cette inclusion complique son identification. Sa forme et le fait qu'elle soit segmentée la rapproche toutefois des annélides. Le renflement observé au niveau de la tête de l'organisme correspond au clitellum de certains annélides. Cette caractéristique anatomique permet de dire que ce spécimen appartient à la classe des Clitellata. Malgré son état de momie, sa forme générale est plus proche de la sous-classe de Oligochaeta (groupe des vers de terre) que de l'autre sous-classe des Clitellata (c'est-à-dire la sous-classe des Hirudinea correspondant au groupe des sangsues).

••• Nématodes

Classe Secernentea Von Linstow, 1905

Sous-classe Rhabditia Maggenti, 1991

Ordre Rhabditida Chitwood, 1933

Famille Rhabditidae Örley, 1880

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-40B-D

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau d'ambre Buz1 (préparation Buz1.18) associé à des arthropodes, des diatomées, des spicules de spongiaires et du mycélium.
Age et provenance : Cénomanien inférieur, niveau B2 [Buz B2].

Description : Le spécimen est recourbé, prenant la forme d'un C (Fig. IV-40B). Il est très opaque et aucune structure interne (œsophage, gonades…) n'a pu être observée. Sa longueur est de 245-250 µm et son diamètre maximum est de 17-19 µm. Aucune structure particulière (comme le stylet) n'a pu être reconnue au niveau de la tête. Un léger rétrécissement est présent à l'ouverture de la bouche, le diamètre de l'animal passant de 14-15 µm à 10-11 µm (Fig. IV-40C). Aucune dent n'a pu être observée. Ce spécimen possède une queue pointue et droite, longue de 19-21 µm et formant un angle de 145° avec le corps (Fig. IV-40D).
Discussion : L'absence de structure diagnostique (œsophage, gonades ou encore forme du stylet) rend très difficile la détermination de ce spécimen. Sur la base de sa morphologie générale, il est possible de le rapprocher de la famille des Rhabditidae, notamment par la forme de la queue. Les genres *Rhabditoides* Goodey 1926, *Rhabditella* Cobb 1929 (sous-famille Rhabditinae) et *Nothotylenchus* Thorne 1941 (sous-famille Nothotylenchinae) ont une queue pointue et droite, mais ne formant aucun angle avec le reste du corps. Le genre *Prismatolaimus* de Man 1880 (sous-famille Monhysterinae) a une queue pointue et droite tout comme le genre *Nothotylenchus* mais plus fine et plus longue que ce dernier. Le genre *Rhabditis* Dujardin 1941 (sous-famille Rhabditinae) a une queue avec un angle équivalant à celui mesuré sur le spécimen fossile. Le manque de détail au niveau des structures internes ne permet pas de confirmer les liens de parentés entre ce fossile et le genre *Rhabditis*. Il semble, néanmoins, qu'il fasse partie de la même sous-famille que le genre *Rhabditis* en raison de la forme de sa queue.

Classe Secernentea Von Linstow, 1905 ?

Sous-classe Diplogasteria Hodda, 2003 ?

Ordre Aphelenchida Siddiqi, 1980 ?

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-40E

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau d'ambre Rnd20M (préparation Rnd20Ma) associé à des actinomycètes et plusieurs spécimens dans le morceau Arc115 (préparations Arc115.5 et Arc115.9) associé à des spicules d'éponges, des diatomées, d'autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1, Rnd]

Description : Ces spécimens sont filiformes et sigmoïdes (Fig. IV-40E). Ils sont de couleur brun-brun foncé. Ils mesurent 225-230 µm de long et ont un diamètre maximum de 11-12 µm. Sur le spécimen des Renardières, un rétrécissement est visible au niveau de la tête (diamètre passant de 11-12 µm à 5-6 µm ; Fig. IV-40E). La queue des spécimens est très arrondie. Aucune structure interne n'est observable.
Discussion : La forme et la taille des vers indiquent qu'il s'agit de formes juvéniles. L'absence de segmentation en fait des nématodes. La forme de la tête sur le spécimen des Renardières montre des ressemblances avec les formes juvéniles de genres comme *Aphelenchus* Bastian 1865 ou *Aphelenchoides* Fischer 1894 (ordre des Aphelenchida).

Classe indéterminée
Sous-classe indéterminée
Ordre indéterminé
Famille indéterminée
Genre et espèce indéterminés
Figure IV-40F-G

Matériel : Deux spécimens préservés dans les morceaux d'ambre Frs4 (préparation Frs4.6 ; un spécimen associé à des arthropodes) et Arc149 (préparation Arc149.7 ; un spécimen associé à des diptères, des coléoptères, des orthoptères et des champignons).
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1], Cénomanien inférieur, niveau B2 [Frs].

Description : Ces inclusions vermiformes sont longues de 245-290 µm et ont un diamètre maximum de 11-15 µm. Celle de Fouras-Bois Vert (Fig. IV-40F) est tronquée au niveau de

son extrémité antérieure (tête). La tête du second individu n'est pas observable. La queue est droite et pointue. Aucune structure interne n'est accessible. Les détails de surface sont difficilement visibles à cause des bulles d'air qui les entourent. À noter que le spécimen d'Archingeay-les Nouillers est entouré d'un halo orangé d'origine inconnue (Fig. IV-40G).

Discussion : L'absence d'information sur les têtes de ces organismes et sur leurs organes internes n'a pas permis de préciser leur détermination. Leur aspect vermiforme et l'absence de segmentation en font des nématodes. L'unique caractère distinctif est la présence d'une queue droite et pointue, mais ce caractère se retrouve dans de nombreux groupes de nématodes.

Figure IV-40 : Les nématodes et l'annélide des ambres médio-crétacés français. A- Annélide indéterminé [Cdl]. La flèche indique l'emplacement de la tête Échelle : 20 µm. B,C,D- Nématode Rhabditidae indéterminé [Buz B2]. B- Vue générale. Échelle : 20 µm. C- Détail de la tête. Échelle : 10 µm. D- Détail de

la queue. Échelle : 5 µm. E- Nématode Aphelenchida indéterminé [Rnd]. Échelle : 20 µm. F- Nématode indéterminé [Frs]. Échelle : 20 µm. G- Nématode indéterminé [Arc A1]. Échelle : 50 µm.

••• Microrestes d'arthropodes

Classe Insecta Linnaeus, 1758
Sous-classe Dicondylia Hennig, 1953
Ordre Lepidoptera Linnaeus, 1758
Famille indéterminée
Genre et Espèce indéterminés
Figure IV-41A

Matériel : De nombreux spécimens dans un grand nombre de préparations.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1, Cdl], Cénomanien inférieur, niveaux A2 [Buz A2], B1 [Aix B1] et B2 [Aix B2, Buz B2, Frs].

Description : De nombreuses petites écailles (longueur de 20-50 µm) ont été retrouvées dans les ambres de Charente et de Charente-Maritime (Fig. IV-41A). Ces écailles présentent une ornementation radiaire plus ou moins développée. Une des extrémités est marquée par la présence d'un petit pédicelle. L'autre est plus ou moins dentelée. Dans certains morceaux d'ambre, plusieurs dizaines de spécimens ont été préservés ensemble.
Discussion : Leur forme ne laisse aucun doute sur la nature de ces inclusions. Il s'agit d'écailles alaires de lépidoptères. Ces microinclusions, parfois très nombreuses dans l'ambre des Charentes, n'ont pas été étudiées plus en détail puisque n'appartenant pas à des microorganismes, mais à des arthropodes.

••• Échinides

Classe indéterminée
Sous-classe indéterminée
Ordre indéterminé
Famille indéterminée
Genre et Espèce indéterminés
Figure IV-41B

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau Arc115 (préparation Arc115.24) associé à des spicules d'éponges, des diatomées, d'autres microorganismes marins, des champignons, des amibes testées et plusieurs dizaines d'arthropodes.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Il s'agit d'une inclusion en forme d'épine (Fig. IV-41B). Elle est de nature calcitique (vérification faite au microscope polarisant) et possède un canal central de 1 µm de diamètre. Celui-ci se divise en canaux secondaires perpendiculaires (0,6-0,7 µm de diamètre) qui vont rejoindre les bords de l'inclusion. La longueur totale de l'inclusion n'a pu être mesurée en raison de la présence de débris organique sur sa base. Elle mesure au minimum 97-98 µm de long. À sa base, elle a un diamètre de 14-15 µm, celui-ci se réduisant progressivement vers son sommet (8-9 µm).
Discussion : La nature calcitique et la forme en épine de cette inclusion en font un piquant d'une larve echinopluteus d'échinoderme. Il n'est malheureusement pas possible de préciser plus la classification de cette inclusion, ce type de piquant existant dans tous les groupes d'échinodermes.

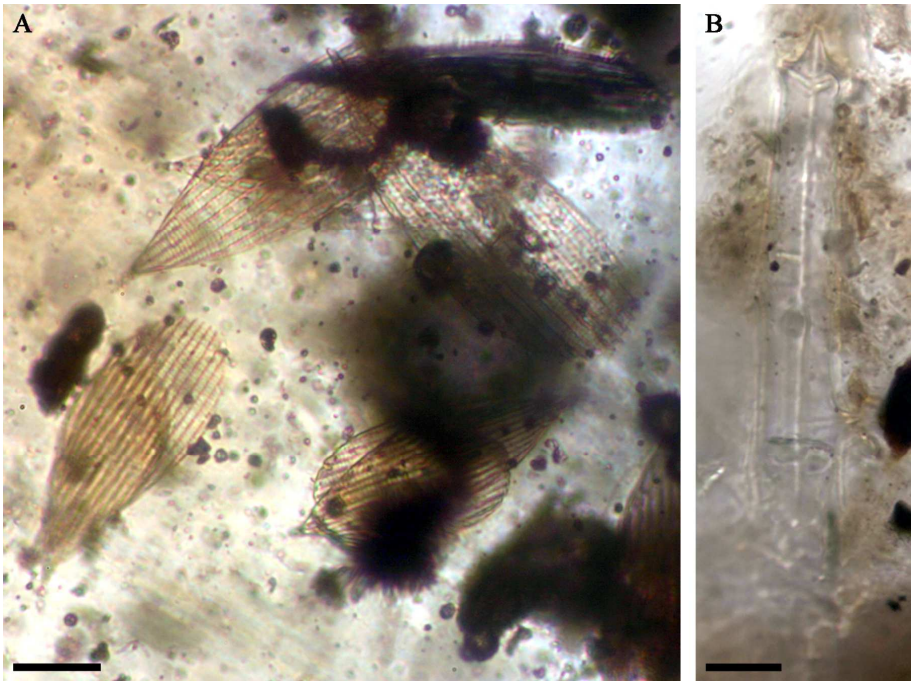

Figure IV-41 : Autres restes du clade des Animalia. A- Ecailles de Lépidoptère [Cdl]. Échelle : 10 µm. B- Piquant d'echinopluteus [Arc A1]. Échelle : 10 µm.

DIVERS

Ce groupe ne contient que les poils épidermiques de plantes retrouvés dans beaucoup d'échantillons. Selon la classification de Adl et al. (2005), ils appartiennent au clade des Plantae.

ARCHAEPLASTIDA Adl et al., 2005

• Charophyta Karol et al., 2001 emend. Lewis et McCourt, 2004

•• Streptophytina Lewis et McCourt, 2004

Plantae Haeckel, 1866

Classe indéterminée

Sous-classe indéterminée

Ordre indéterminé

Famille indéterminée

Genre et espèce indéterminés

Figure IV-42

Matériel : De nombreux spécimens dans un grand nombre de préparations.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1, Cdl], Cénomanien inférieur, niveaux A2 [Buz A2], B1 [Aix B1] et B2 [Aix B2, Buz B2, Frs].

Description : Il s'agit d'inclusions ressemblant à de petits bouquets de filaments émergeant d'un point unique (Fig. IV-42A-B). Ces filaments ont un diamètre de quelques microns à plusieurs dizaines de microns. Ils ont une longueur variant de 40-50 µm à plus de 300-400 µm. La grande majorité des bouquets est composée de 3-4 filaments (Fig. IV-42B), mais des bouquets plus importants ont été observés.

Discussion : Ce type d'inclusions a depuis longtemps été trouvé dans divers ambres (ambre balte, de la République dominicaine, du Liban…). Elles correspondent à des poils épidermiques de plantes supérieures, couramment mentionnés comme des « stellate hairs ». Certains auteurs ont émis l'hypothèse qu'il s'agissait de poils de chênes (Alexander Schmidt, comm. pers.), mais celle-ci se révèle peu plausible puisque les chênes n'existaient pas au moment de la sécrétion des ambres médio-crétacés du Liban, de France ou encore d'Espagne, pourtant riches en « stellate hairs ». Une étude plus approfondie des spécimens retrouvés dans

les ambres de Cadeuil et d'Archingeay-les Nouillers semble montrer qu'il existerait au moins deux origines à ces différents « stellate hairs » : ils proviendraient, pour une part, de conifères et, pour l'autre part, de fougères (Struwe et al. en préparation)

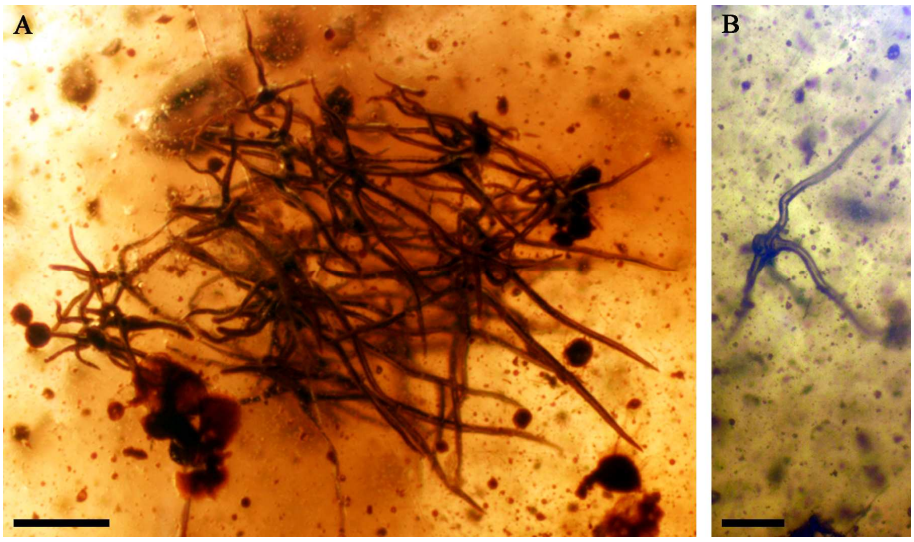

Figure IV-42 : Poils de plantes retrouvés dans les ambres charentais. A- Amas de « stellate hairs » [Arc A1]. Échelle : 20 µm. B- « Stellate hair » isolé [Cdl]. Échelle : 10 µm.

Les INCERTAE SEDIS

De nombreuses microinclusions ont été trouvées dans les ambres médio-crétacés français sans qu'il soit possible de définir à quelques groupes d'organismes elles appartiennent. Elles ont donc été étudiées dans le chapitre des *incertae sedis* qui donne un aperçu de leur diversité.

Nb : ces inclusions dont les affinités ne sont pas connues ont été numérotées de la manière suivante : *IS* + numéro, *IS* représentant les initiales d'*Incertae Sedis.*

IS 0001

Figure IV-43A

Matériel : Plusieurs spécimens préservés dans le morceau d'ambre Aix15'c (préparation Aix(15'-1)c) associés à des filaments de la cyanobactérie *P. cenomanensis* et à des spécimens de l'algue verte *E. napoleoni*.
Age et provenance : Cénomanien inférieur, niveau B2 [Aix B2].

Description : Ces inclusions fusiformes ont un aspect de surface rugueux (Fig. IV-43A). Elles ont une longueur de 80-105 µm et une largeur de 25-35 µm. Leurs extrémités sont pointues. L'une d'entre elles possède une petite extension de 2-3 µm issue d'une des extrémités de l'inclusion. Aucune structure interne n'est visible.
Discussion : L'aspect et la forme de ces inclusions font penser qu'il pourrait s'agir de petites algues, mais aucune ressemblance précise n'a pu être établie entre des groupes d'algues actuelles et ces inclusions.

IS 0002

Figure IV-43B-C

Matériel : Deux spécimens préservés dans le morceau d'ambre Aix23M (préparation Aix23Ma).
Age et provenance : Cénomanien inférieur, niveau B2 [Aix B2].

Description : Il s'agit de deux inclusions caractérisées par la présence d'un fin filament s'échappant de l'intérieur de l'inclusion. La première a une forme sub-sphérique assez régulière (45 µm de diamètre) et un court filament fin (24-25 x 1,8-2 µm ; Fig. IV-43B). La

particularité de ce dernier est d'émerger d'une structure en forme de col (8 x 6 µm) à la base de l'inclusion. La seconde a une forme sub-hexagonale (diamètre de 48-51 µm). Elle possède un court filament rectiligne (21-22 µm), d'un diamètre de 3-3,5 µm (Fig. IV-43C). De la matière organique de coloration jaune entoure le filament. Dans les deux cas, le corps de l'inclusion est très opaque et ne permet pas d'avoir de détails de leur surface.

Discussion : La forme et la taille de ces inclusions peuvent faire penser à certains protistes monoflagellés. L'absence de détails de surface de ces inclusions ne permet pas une réelle détermination.

IS 0003

Figure IV-43D

Matériel : Un unique spécimen préservé dans le morceau d'ambre Arc6M (préparation Arc(6-1)M).

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Cette inclusion est très translucide et possède une bordure bien marquée. Elle est composée d'un « corps » sub-sphérique (47 x 46 µm) et d'un prolongement cellulaire (Fig. IV-43D). Ce dernier a une longueur de 23 µm et un diamètre de 8-8,5 µm. Sa surface est assez irrégulière. Aucune structure interne n'est visible dans l'inclusion. La masse noire observable est due à d'autres inclusions en arrière-plan.

Discussion : L'aspect translucide et la forme de l'inclusion montrent des ressemblances avec certains genres de la famille des Noctilucidae (Dinoflagellé). Néanmoins trop d'incertitudes existent pour pouvoir attribuer cette inclusion à ce groupe.

IS 0004

Figure IV-43E

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau d'ambre Arc9c (préparation Arc(9-1)c) associé à des filaments de la cyanobactérie *P. cenomanensis*.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Il s'agit d'une inclusion tubulaire dont l'une des extrémités est bouchée et l'autre ne semble pas parfaitement préservée (Fig. IV-43E). Elle est très translucide et

possède des bordures bien marquées. Elle a une longueur maximale de 79-80 µm pour une largeur de 20-22 µm. Plusieurs structures circulaires (dont une d'un diamètre de 18-20 µm et une autre de 13-16 µm) sont présentes dans cette inclusion. Il semble, néanmoins, que l'association inclusion + vésicules ne soit due qu'au hasard et que les vésicules n'appartiennent pas à l'inclusion.

Discussion : La forme générale de l'inclusion fait penser à une lorica de ciliés (notamment celle de genres comme *Thuricola* Kent 1881 de la famille des Vaginicolidae ; Lee et al. 2000a). Le peu de structures préservées sur cette inclusion ne permet pas de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse.

IS 0005

Figure IV-43F

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau d'ambre Arc17ML (préparation Arc(17'-1)ML).

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Il s'agit d'une inclusion ovoïde dont une des extrémité est aplatie (Fig. IV-43F). Elle a une longueur de 70-72 µm et une largeur maximale de 55-56 µm. Ses bordures sont bien marquées, donnant l'impression qu'une membrane entoure l'ensemble. Cette impression est renforcée par la présence d'un repli de cette membrane au niveau de la partie aplatie de l'inclusion.

Discussion : Cette inclusion pourrait être une cellule évidée ou encore le kyste d'un protozoaire (Lee et al. 2000a,b). Aucune ressemblance précise n'a pu être trouvée avec des organismes actuels.

IS 0006

Figure IV-43G

Matériel : Un spécimen préservé dans le morceau CDL3c (préparation CDL(3-2)c) associé aux inclusions *IS 0007*.

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Cette inclusion se présente sous forme d'un corps brun sigmoïde, ovoïde à fusiforme. Elle est reliée à un plan particulier de l'ambre (sans doute la surface d'une ancienne coulée) par un pied microfilamenteux. Le corps (long de 70-72 µm et large de 15-17 µm) est connecté avec ce pied par un court pédoncule (Fig. IV-43G). Aucune structure n'est visible à l'intérieur de l'inclusion. Le pied, de couleur jaunâtre, a une largeur de 50-55 µm et il est de plus en plus diffus en s'éloignant du pédoncule.
Discussion : La forme de cette inclusion rappelle l'aspect que certains myxomycètes prennent lors de leur développement (Chassain 1979). Sur sa seule forme générale, il est impossible de dire si cette ressemblance est fortuite ou réelle.

IS 0007

Figure IV-43H-I

Matériel : Plusieurs spécimens préservés dans le morceau d'ambre CDL3c (préparation CDL(3-2)c) associé à l'inclusion *IS 0006*.
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Ces inclusions sont formées deux parties. La première se présente sous la forme d'un « chapeau » couvrant la seconde. Elle est de couleur brun foncé. La seconde est plus claire et a une forme de langue. De nombreux microcanaux semblent la parcourir, notamment au centre de la seconde partie. L'ensemble a une forme de champignon, plus précisément de bolet (Fig. IV-43H-I). La longueur de ces inclusions est de 80-110 µm et leur largeur (prise au niveau du chapeau) de 50-70 µm.
Discussion : Ces inclusions se retrouvent par dizaine dans le morceau d'ambre CDL3c. Elles n'ont jamais été retrouvées dans d'autres morceaux d'ambre. Il s'agit donc bel et bien de microorganismes et non pas de pseudoprotistes. Il n'a, néanmoins, pas été possible de les rapprocher d'un groupe d'organismes. Leur nombre et leur variation de forme et de taille laissent envisager qu'il pourrait s'agir de microrestes provenant de plantes supérieures. En effet, certaines spores (notamment de fougères) ont des formes similaires lors de leur germination.

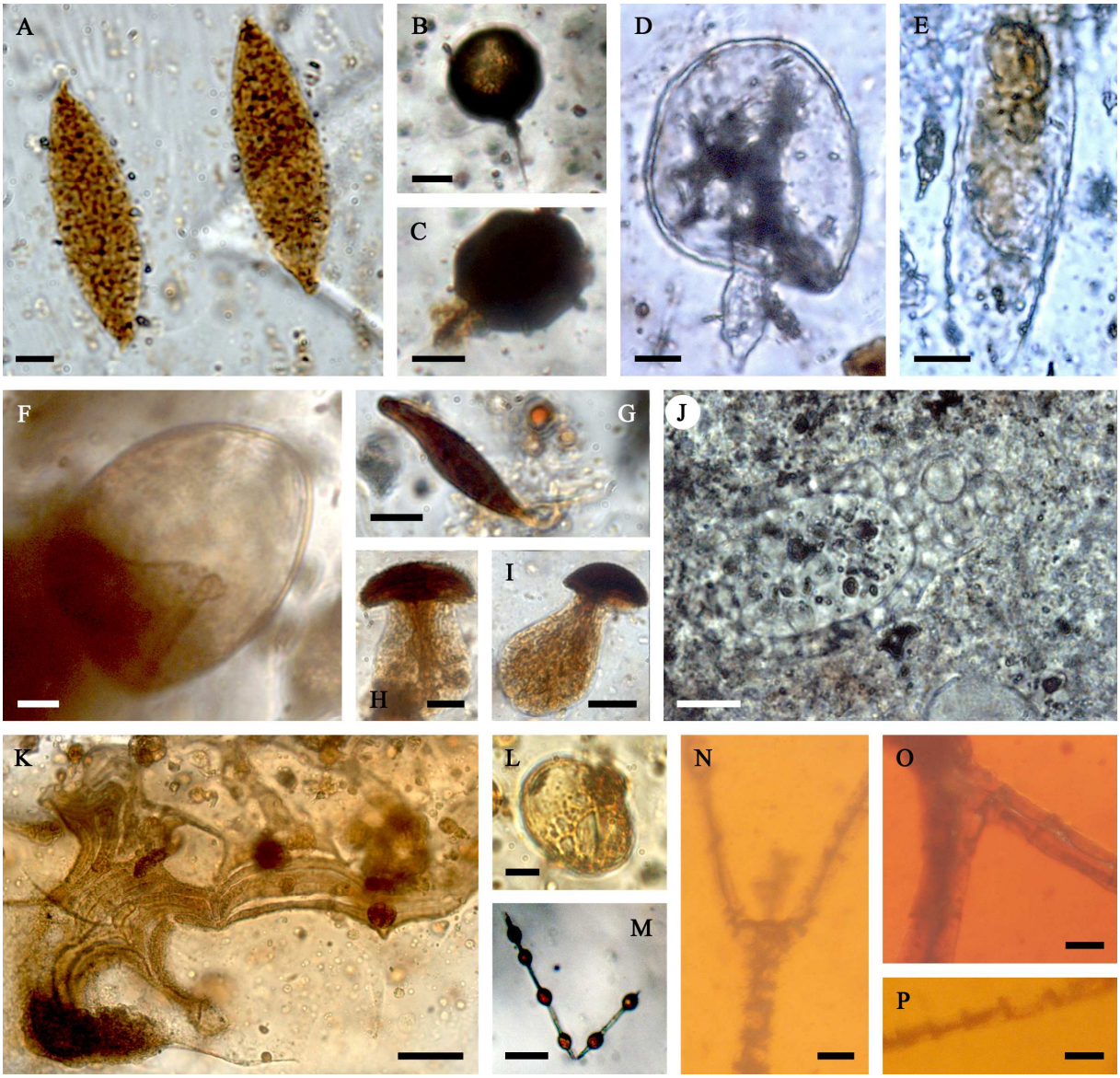

Figure IV-43 : Les différentes *Incertae Sedis* des ambres médio-crétacés français. A- *IS0001* [Aix B2]. Échelle : 15 µm. B,C- *IS0002* [Aix B2]. B- Forme sub-sphérique. C- Forme hexagonale. Échelles : 20 µm. D- *IS0003* [Arc A1]. Échelle : 10 µm. E- *IS0004* [Arc A1]. Échelle : 10 µm. F- *IS0005* [Arc A1]. Échelle : 10 µm. G- *IS0006* [Cdl]. Échelle : 20 µm. H,I- *IS0007* [Cdl]. H- Forme symétrique. I- Forme dissymétrique. Échelles : 30 µm. J- *IS0008* [Rnd]. Échelle : 20 µm. K- *IS0009* [Fou]. Échelle : 50 µm. L- *IS0010* [Fou]. Échelle : 10 µm. M- *IS0011* [Cdl]. Échelle : 10 µm. N,0,P- *IS0012* [Arc A1]. N,O- Filaments à ramification dichotomique. Échelles : 30 µm. P- Détail des filaments. Échelle : 20 µm.

IS 0008

Figure IV-43J

Matériel : un spécimen préservé dans le morceau d'ambre Rnd1 (préparation Rnd(1-1)Mo)

Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Rnd].

Description : Cette inclusion a été retrouvée dans un ambre relativement « sale ». Elle est assez translucide. Elle a une longueur de 120-125 µm. Elle se compose de 3 parties différentes (Fig. IV-43J). La première correspond à une structure ovoïde de 75-80 x 50-55 µm. Elle se compose d'une large ouverture de 63-62 x 40-42 µm autour de laquelle se trouve un anneau de vésicules/cellules (?) rondes. La seconde partie de forme sub-sphérique (24-25 x 34-35 µm) est très similaire à la première. Ses vésicules/cellules (?) sont de formes plus irrégulières et entourent une ouverture ronde (diamètre de 12-13 µm) légèrement excentrée. La dernière partie a un aspect similaire à la seconde partie mais est un peu plus petite (20-21 x 26-26 µm). Elle possède aussi une ouverture légèrement excentrée de 11-12 µm de diamètre.
Discussion : Il n'a pas été trouvé de ressemblances précises avec un quelconque groupe d'organismes pour cette inclusion.

IS 0009

Figure IV-43K

Matériel : Un spécimen retrouvé dans le morceau d'ambre Fou10c (préparation Fou(10-1)c).
Age et provenance : Cénomanien moyen [Fou].

Description : Il s'agit d'une structure lamellaire longue de 450-470 µm et d'une largeur moyenne de 80-90 µm (largeur maximale : 170-180 µm; Fig. IV-43K). Cette inclusion est composée de nombreuses lamelles (larges de 6-12 µm) qui sont parfois éloignées par un espace de largeur à peu près équivalente à celle d'une lamelle. Les lamelles sont composées de nombreuses particules sphériques brunes à noires.
Discussion : La forme de cette inclusion rappelle certaines structures retrouvées, à une échelle bien différente, dans des stromatolithes. Les particules sphériques brunes à noires pourraient correspondre à différentes bactéries et/ou cyanobactéries qui créent ce genre de structure. Il n'a pas été possible de déterminer précisément la nature de ces particules noires.

IS 0010

Figure IV-43L

Matériel : un spécimen retrouvé dans le morceau d'ambre Fou18c (préparation Fou18ca)
Age et provenance : Cénomanien moyen [Fou].

Description : Cette inclusion est ovoïde (37-38 x 29-30 µm). Elle possède une surface assez irrégulière et une ouverture circulaire de 16-17 µm de diamètre (Fig. IV-43L). Elle est entourée de cercles d'ouverture quadratique de quelques micromètres.
Discussion : La taille et la forme de cette inclusion laissent penser qu'il s'agit d'une amibe (Lee et al. 2000b). Les genres *Difflugia* et *Schwabia* Jung 1942 peuvent avoir une forme ovoïde similaire, mais ne possèdent pas d'ouverture quadratique autour de leur pseudostome. Le genre *Nebela* possède un pseudostome comprimé. Le genre *Porosia* Jung 1942 a une forme similaire, mais présente deux pores invaginés sur ses flancs. D'autres genres d'amibes testées ont des formes proches de cette inclusion, mais aucun ne présente un cercle d'ouverture quadratique autour du pseudostome. L'absence de lèvre au niveau de celui-ci et la forme générale de l'inclusion la rapproche du genre *Porosia*, mais l'aspect très irrégulier de sa surface (qui semble parcourue par de nombreux canaux) laisse supposer qu'il pourrait s'agir simplement d'un pseudoprotiste.

IS 0011

Figure IV-43M

Matériel : Un spécimen retrouvé dans le morceau d'ambre Cdl2 (préparation Cdl2.15).
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Cdl].

Description : Il s'agit d'une inclusion faite de deux filaments bleutés non connectés l'un à l'autre (Fig. IV-43M). Ces deux filaments sont droits et semblent rigides. Le plus grand a une longueur de 108-110 µm tandis que le second ne mesure que 62-63 µm de long. Ils possèdent tous deux la particularité d'avoir des protubérances rouges sphériques de 8-10 µm de diamètre. Il en existe quatre sur le plus long filament et seulement deux sur le plus court.
Discussion : Il n'a pas été possible de trouver un groupe de microorganismes auquel relier cette inclusion. Il s'agit sans doute d'un fragment d'une plus grande inclusion comme une toile d'araignée. Les protubérances sphériques pourraient alors être des boules de substances gluantes recouvrant la toile.

IS 0012

Figure IV-43N-P

Matériel : un spécimen retrouvé dans le morceau d'ambre Arc40c (préparation Arc40ca).
Age et provenance : Albien terminal, niveau A1 [Arc A1].

Description : Il s'agit d'une inclusion filamenteuse (Fig. IV-43N-P). Elle est constituée de filaments (principalement unisériés ; Fig. IV-43N,P) de cellules ovoïdes à rectangulaires qui donnent l'impression d'une compartimentation de l'inclusion (Fig. IV-43P). Les cellules ont une longueur de 14-24 µm et un diamètre de 10-13 µm. Les ramifications des filaments sont dichotomiques (Fig. IV-43N-O).
Discussion : La forme des cellules de ces filaments rappelle certains genres (*Spirogyra* Link 1820 par exemple) de Zygnematales (Chlorophyceae ; Bourrelly 1966). Cependant, il n'est pas connu de taxon à filaments ramifiés chez ce type.

- V -
EVOLUTION

V- Evolution

Le registre fossile des microorganismes, en particulier ceux dépourvus de squelette minéralisé, est relativement pauvre. Les toutes premières évidences de leur présence sur Terre remontent à 3,5-4,0 Ga. Elles correspondent principalement à des structures de type stromatolithes ou encore à des microstructures rappelant la forme de certaines cellules (Buick 1990 ; Myers et Crowley 2000 ; Altermann 2001 ; Altermann et Kazmierczak 2003). Dans certains cas, seules des mesures isotopiques du carbone ont permis d'associer certaines figures géologiques à des traces d'activité biologique (Knoll 1990), mais celles-ci restent encore très critiquées (Altermann 2001). Pendant tout l'Archéen et le Protérozoïque (et même jusqu'à des périodes très récentes), les rares indices fossiles de leur présence étaient les microbialithes (stromatolithes, leiolithes… ; Fig. V-1) résultant de leur activité (Olivier 2002). Si ces divers objets géologiques nous renseignent sur l'importance des microorganismes tout au long de l'histoire de la vie (Olivier 2002), ils ne nous donnent finalement que très peu d'indices quant à leur nature. En effet, les espèces, genres ou même familles de cyanobactéries ou de microalgues responsables de leur formation ne sont pas connues.

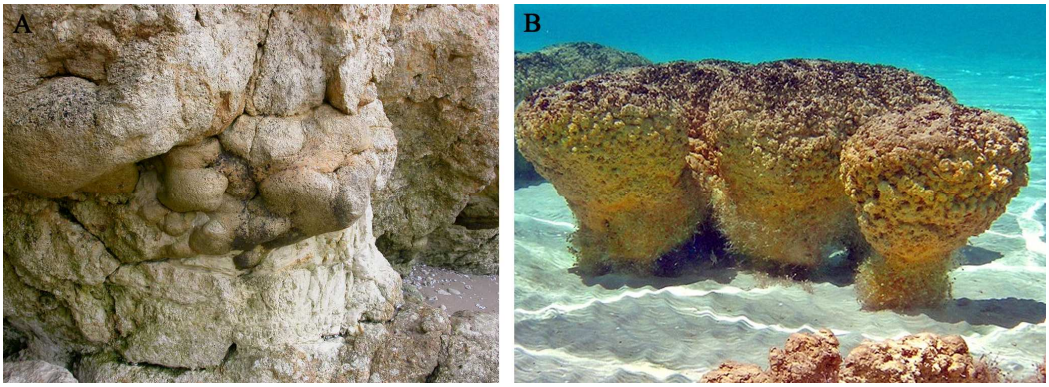

Figure V-1 : Exemple de structures géologiques issues de l'activité biologique de microorganismes. A- Microbialithes en coussin, Pointe du Chay (Charente-Maritime, Kimméridgien). B- Stromatolithes actuels (Shark Bay, Australie).

Les conditions de fossilisation permettant de bien préserver les microorganismes ne sont remplies que dans de très rares cas, dans les cherts (Taylor et al. 2004) ou dans l'ambre (Poinar 1992) par exemple. La découverte de nombreux microfossiles dans les ambres médio-crétacés de France est donc un extraordinaire témoignage de ce qu'ont pu être les communautés microbiennes à cet instant de l'histoire de la Terre. Cela permet de combler en partie nos lacunes concernant l'histoire évolutive de ces microorganismes. Ces fossiles

ouvrent ainsi une fenêtre inédite sur les microbiocénoses des forêts de l'ouest de l'Europe au Crétacé moyen.

1. Les procaryotes

Ils représentent plus de 95 % (en nombre) des microorganismes retrouvés dans les ambres étudiés.

➢ *Cyanobactéries* : Les Capsosiraceae sont représentés par deux taxa : une Capsosiraceae indéterminée et *P. cenomanensis.* Ce dernier a été défini par Breton et Tostain (2005) comme étant un genre proche de *Colteronema* uniquement sur la base morphologique. Aucun autre lien de parenté entre ces deux taxa n'a été mis en évidence. *P. cenomanensis* n'a pu être diagnostiqué que dans les ambres médio-crétacés des Charentes et d'Ecommoy. Il est probable que ce taxon ait eu une distribution plus large (peut-être aussi large que celles des genres actuels aux mêmes exigences climatiques). Videt (2004) a montré, sur une base géochimique, qu'un climat de type tempéré chaud à tropical devait régner sur l'Europe de l'Ouest au Cénomanien. Trois genres actuels (*Capsosira* Kützing 1948, *Hyphomorpha* et *Letestuinema*) ont des tolérances climatiques similaires. Ils correspondent tous trois à des genres à large distribution. C'était peut-être le cas aussi pour *P. cenomanensis.* En effet, des filaments analogues non identifiés ont été décrits dans les ambres médio-crétacés d'Espagne (Ascaso et al. 2003 ; Peñalver et al. 2007b ; obs. pers. dans l'ambre de Teruel).

Genre	**Répartition**
Capsosira	Mondiale (préférence : région chaude)
Hyphomorpha	Régions chaudes
Letestuinema	Afrique équatoriale ; Hongrie
Colteronema	Sources chaudes du parc de Yellowstone
Loriella	Vieux ossements de Mélanaisie ; Grottes de Roumanie
Pulvinularia	Suède
Desmosiphon	?

Tableau V-1 : Genres actuels de Capsosiraceae et leur répartition géographique.

➢ *Autres bactéries* : Les bactéries découvertes dans les ambres étudiés appartiennent à trois morphotypes : (1) des bacilles et des coques, (2) des bactéries gainées et (3) des actinomycètes. Seuls quelques taxa ont pu être précisément identifiés.

Les bactéries gainées sont connues actuellement par sept genres (Holt et al. 2000). Leur registre fossile est extrêmement pauvre. Waggoner (1996a) a mentionné des filaments proches du genre *Leptothrix* dans l'ambre médio-crétacé du Kansas. Schmidt et Schäfer (2005) ont décrit le genre *Leptotrichites* de l'ambre cénomanien de Schliersee (Allemagne). Les filaments de l'ambre de Fourtou étendent la distribution paléogéographique de ce genre à toute l'Europe de l'Ouest. *Sphaerotilus,* retrouvé dans les ambres charentais et de Fourtou, est seulement le troisième genre à être retrouvé à l'état fossile. L'ambre semble un milieu particulièrement favorable pour la conservation de ce genre d'organismes comme l'ont démontré Schmidt et Schäfer (2005). Les bactéries gainées se servent de la résine comme support et y développent des colonies qui, une fois la résine durcie, forment des plages noires comme celles qui ont pu être observés sur l'ambre de Fourtou. Il est intéressant à noter que, malgré le fait que ces organismes aient perduré jusqu'à nos jours, aucune bactérie gainée n'ait été retrouvée dans les ambres tertiaires.

Les actinomycètes, bien qu'extrêmement développés aujourd'hui (Holt et al. 2000), restent rares à l'état fossile. Dans les ambres médio-crétacés français, de nombreux restes ont été observés, mais, à cause de leur état de préservation et du manque de données sur leurs structures de reproduction et sur leur physico-chimie, il a bien souvent été impossible de les identifier. La découverte de cinq types différents d'actinomycètes enrichit donc considérablement le registre fossile de ces organismes. Beaucoup sont rapprochés de genres du groupe 22 *sensu* Holt et al (2000). Celui-ci devait correspondre aux actinomycètes dominant les communautés microbiennes des sols des forêts de l'époque. La famille des Pseudonocardiaceae, en particulier, devait être très répandue, comme en témoignent les filaments attribués à cette famille dans l'ambre d'Archingeay-les Nouillers et la présence de nombreux filaments rapprochés des genres *Pseudoamycolata, Amycolatopsis, Amycolata…* Il est aussi intéressant à noter la grande abondance de filaments proches de genre *Saccharothrix* dans les ambres de Salignac et de Banon, une particularité des ambres du bassin vocontien.

2. Les eucaryotes

Les eucaryotes sont principalement représentés par des champignons et des protistes (amibes ou microalgues). Actuellement, ces organismes montrent une diversité morphologique plus grande que celles des procaryotes. Les spécimens fossiles de l'ambre indiquent qu'il en était de même il y 100 millions d'années.

➢ *Champignons* : ils sont représentés par une dizaine de taxa différents. Plusieurs n'ont pas pu être déterminés au niveau générique[1], compte tenu du fractionnement des spécimens.

Le genre *Metacapnodium* est un champignon saprophyte dont un fossile a été décrit dans l'ambre balte par Rikkinen et al. (2003). Le spécimen d'Archingeay-les Nouillers correspond donc au second spécimen découvert dans l'ambre, mais pas au plus ancien. En effet, un nouveau spécimen a été découvert dans l'ambre albien d'Espagne par Rafael Lòpez del Valle, travaillant au Museo de Ciencias Naturales de Álava (Schmidt et al. en préparation a). Actuellement, le genre *Metacapnodium* est assez peu développé et surtout réparti sur l'hémisphère sud (Barr 1955, 1972 ; Hughes, 1972 ; Hawksworth et al. 1995 ; Fig. V-2). La découverte de deux spécimens dans des ambres médio-crétacés de l'hémisphère nord montre qu'il a peu évolué morphologiquement depuis au moins 100-110 millions d'années, mais que sa répartition actuelle est très différente de celle du Crétacé. L'absence d'études sur les gisements d'ambre de l'hémisphère sud (existants, mais pas encore exploités[2]) fait qu'il est impossible de dire si ce genre avait une répartition mondiale ou seulement laurasienne. La première hypothèse semble plus réaliste. En effet, le genre *Metacapnodium* se développe actuellement sur des conifères, qui constituaient la majeure partie des flores du Crétacé moyen. Ce type de végétation a sans doute permis à cette époque un plus grand développement de ce genre.

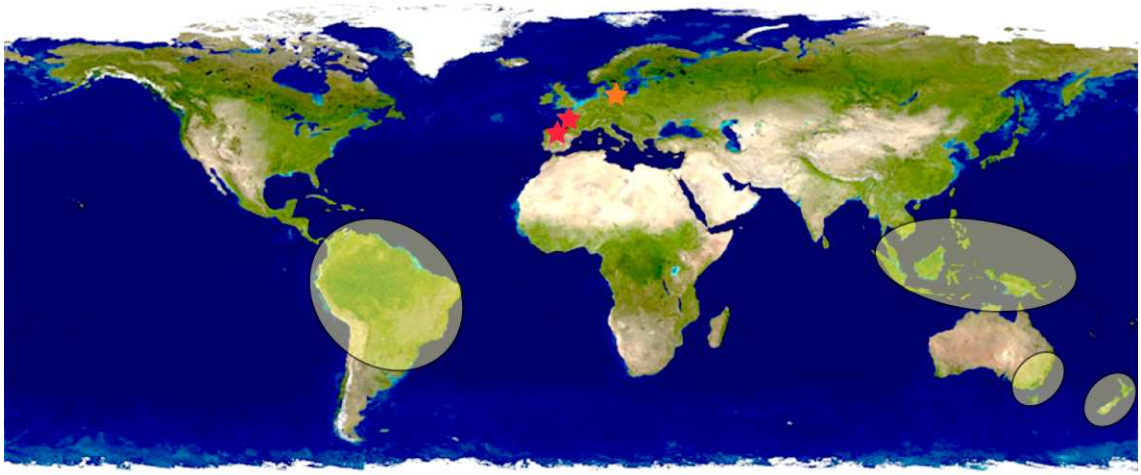

Figure V-2 : Aire de répartition du genre *Metacapnodium* et son registre fossile. Les aires en jaune représentent la répartition actuelle du genre, les étoiles rouges ses occurrences crétacées et l'étoile orange son occurrence cénozoïque.

[1] Le champignon carnivore de l'ambre d'Archingeay-les Nouillers a été récemment décrit comme un nouveau genre (Schmidt et al. 2008). Il s'agit, pour le moment du seul nouveau genre de champignon des ambres charentais.

[2] De l'ambre cénomanien a, par exemple, été trouvé au Nigeria (Philippe Courville, comm. pers.)

Deux autres genres retrouvés dans les ambres français ont déjà un registre fossile. *Cladosporium* est un genre de champignon relativement commun aujourd'hui (Stone et al. 2004). Il n'est connu à l'état fossile que dans le Cénozoïque. Des spores ont été retrouvées dans des dépôts mio-pliocènes de mangrove en Inde (Kumaran et al. 2004). Il a aussi été décrit de l'ambre éocène de la Baltique (Conwentz 1890 ; Grüss 1931). Les illustrations fournies par ces auteurs ne permettent pas une comparaison précise avec les spécimens français. La forte ressemblance de ces derniers avec les espèces actuelles de *Cladosporium* (principalement différenciés par la forme et l'aspect de surface des spores) laisse penser que ce genre de champignon n'a pas subi de fortes modifications morphologiques depuis au moins 100 millions d'années.

Le genre *Aspergillus* est un des premiers champignons à avoir été retrouvé dans l'ambre balte (Berkeley 1848), mais cette détermination a récemment été remise en cause par Dörfelt et Schmidt (2005). Selon ces auteurs, la présence d'arthroconidies sur les hyphes illustrées par Berkeley (1848) montre qu'elles poussent sur des hyphes aériennes. Cette caractéristique se retrouve bien sûr chez le genre *Aspergillus*, mais aussi chez de nombreux autres genres comme *Monilia*, *Geotrichum* ou encore *Chrysonilia*, ce qui laisse planer un doute sur l'identification des champignons de Berkeley. Deux autres mentions d'*Aspergillus* ont été faites, toutes deux du Cénozoïque. La première provient de l'ambre de la République Dominicaine (Thomas et Poinar 1984) et la seconde de l'ambre balte (Dörfelt et Schmidt 2005). La découverte d'un spécimen d'*Aspergillus* dans l'ambre cénomanien d'Archingeay-les Nouillers (niveau A2) étend le registre fossile de ce genre au Crétacé moyen et montre qu'il perdure depuis au moins 100 millions d'années.

Les Peronosporaceae (dont un spécimen à été découvert à Archingeay-les Nouillers) sont actuellement des champignons parasites d'Angiospermes, certaines espèces ayant parfois un grand impact économique comme le mildiou de la vigne, *Plasmopara viticola* (Berkeley et Curtis ex De Bary) Berlese et De Toni 1888 (Moreau 1953). Seul un champignon proche de cette famille a pour le moment été décrit à l'état fossile, *Peronosporites antiquarius* Smith 1877 (ordre des Peronosporales) ayant été découvert sur du bois de *Lepidodendron* Sternberg 1820 dans le Carbonifère du Yorkshire (Smith 1877, 1884). La découverte du spécimen de l'ambre, préservés sur des débris organiques, suggère que ces organismes avaient déjà acquis leur mode de vie (parasitisme) au Crétacé moyen, alors que les plantes à fleurs sont apparues seulement quelques millions d'années plus tôt. Il est impossible de préciser si le spécimen de l'ambre parasitait la plante productrice de l'ambre (conifère), ou bien une autre plante

(angiosperme ?) en l'absence de sporanges conservés et faute de pouvoir identifier l'inclusion sur laquelle il est préservé.

Les Endomycetaceae d'Archingeay-les Nouillers n'ont pas pu être identifiées au niveau spécifique, mais restent proches d'espèces actuelles du genre *Endomyces* (notamment de *E. albicans* et *E. fibuliger*). La morphologie de cette famille (en particulier le genre *Endomyces*) semblent donc avoir perdurée depuis au moins 100 millions d'années.

Le spécimen attribué à la famille des Polyporaceae complète le registre fossile déjà relativement riche de cette dernière. Plusieurs polypores ont été décrits (avec des âges variant du Paléozoïque supérieur à des périodes très récentes), mais la plupart de ces spécimens ont fini par être réinterprétées. Des spécimens datés du Carbonifère ont été décrits sous les noms de *Dactyloporus archaeus* Herzer 1895, *Incolaria securiformis* Herzer 1895, *Polyporites bowmanii* (Lindley et Hutton) Meschinelli 1833, *Pseudopolyporus carbonicus* Hollick 1910 et *Rhizomorpha sigillariae* Lesquereux 1877, mais ne sont en fait pas des structures fongiques (Lindley et Hutton 1831-1837 ; Lesquereux 1877 ; Herzer 1895 ; Hollick 1910 ; Pirozynski 1976). *Eopolyporoides kukelii* Playford et al. 1982 a été décrit de séries triasiques d'Australie (Playford et al. 1982), mais le manque de données sur les hyphes et les spores de ce champignon laisse planer un doute sur les réelles affinités de ce spécimen (Hibbett et al. 1997). *Phellinites digiustoi* Singer et Archangelsky 1958 a été dans un premier temps présenté comme un polypore d'âge jurassique (Singer et Archangelsky 1958) avant d'être réinterprété comme l'écorce d'un arbre. Deux spécimens crétacés ont été décrits sous le nom de genre *Polyporites* Lindley et Hutton 1833 (Wieland 1934 ; Brown 1936), mais Brown (1938) a montré qu'il ne s'agissait pas des structures fongiques. Il ressort que finalement seuls quelques spécimens datés du Crétacé (Turonien) et du Cénozoïque restent attribués à la famille des Polyporaceae (voir bibliographie dans Tiffney et Barghoorn (1974) et Fleischmann et al. (2007)). Le fossile de l'ambre de Cadeuil représente donc la plus ancienne occurrence de Polyparaceae avérée, élargissant de plusieurs millions d'années le registre fossile de cette famille.

- *Diatomées* : Apparues au Jurassique supérieur/Crétacé inférieur (Rothpletz 1896 ; Harwood et al 2007), elles ne commencent à se diversifier que pendant le Crétacé inférieur dans des environnements marins (Gersonde et Harwood, 1990 ; Harwood et Gersonde, 1990). Forti et Schulz (1932) ont mentionné des diatomées (incluant des spécimens du genre *Stephanopyxis*) dans des dépôts albiens de la région de Hanovre (Allemagne).

Malheureusement, les holotypes décrits par ces auteurs ont depuis été perdus et de nouvelles analyses de roches n'ont jamais livré d'autres diatomées (Benda comm. pers. cité par Foucault et al. 1986). Jousé (1949), Wall (1975), puis Georgi (1976) ont décrit des diatomées d'âge Albien, respectivement de Russie, du Canada et d'Allemagne. Dans les années 80, des diatomées (dont des spécimens du genre *Coscinodiscus*) de l'Albien de la région de Stavropol (Russie) et de l'Albo-cénomanien des Alpes ligures ont été mentionnées respectivement par Strel'nikova et Martirosjan (1981) et par Foucault et al. (1986).

Ainsi, au Crétacé inférieur, les diatomées, bien qu'apparues seulement quelques millions d'années plus tôt, ont déjà une répartition mondiale. Malheureusement l'étude de ces spécimens est relativement difficile à cause de leur mode de préservation. En effet, toutes ces publications font référence à des diatomées pyritisées (exception faite des diatomées de Forti et Schulz (1932) qui, semble-t-il, n'étaient pas reminéralisées). L'unique occurrence de diatomées très bien préservées (et non perdues !) correspond à des diatomées mentionnées par Gersonde et Harwood (1990) et Harwood et Gersonde (1990). Il s'agit de spécimens siliceux d'âge Crétacé inférieur (Aptien terminal/Albien inférieur) retrouvées dans des forages faits dans la mer de Weddell (Antarctique). Cet assemblage est composé de 13 genres de diatomées pour 25 espèces, la plupart décrites pour la première fois.

Les diatomées de l'ambre correspondent aux premiers spécimens retrouvés dans une résine fossile (Girard et al. accepté d,e). Leur absence était un des points remarquables des microassemblages de l'ambre (Schmidt 2006). Par leur mode de préservation, ces diatomées renseignement sur une période mal connue de l'histoire de ce groupe. Les spécimens retrouvés représentent un assemblage typique du Mésozoïque, composé de genres déjà connus au Crétacé inférieur/moyen et d'autres apparus seulement au Crétacé supérieur. Tous les spécimens correspondent à des diatomées centriques. Aucune forme pennée n'a pu être mise en évidence. La microflore de diatomées de l'ambre se rapproche de celles trouvées dans d'autres localités d'âge Crétacé inférieur par la présence de longues colonies filamenteuses et de diatomées à frustule cylindrique fortement silicifié. Elle s'en distingue cependant par la forte proportion de diatomées biddulphoïdes, alors que Harwood et al. (2007) notaient leur absence parmi les diatomées du Crétacé inférieur.

Quatre genres ont déjà été mentionnés dans des dépôts du Crétacé inférieur (Forti et Schulz 1932; Geroch 1978; Strel'nikova et Martirosjan 1981; Foucault et al., 1986; Gersonde et Harwood, 1990 ; Fig. V-3). *Melosira* et *Stephanopyxis* (un des tous premiers genres de

diatomées décrits du Crétacé inférieur ; Forti et Schulz 1932) font partie des genres les plus répandus dans l'ambre des Charentes, *Stephanopyxis* étant même l'unique genre de diatomée présent à la Buzinie. *Basilicostephanus* (4 spécimens retrouvés dans l'ambre [Arc A1]) fut décrit de sédiments marins de l'Aptien terminal/Albien inférieur d'Antarctique. (Gersonde et Harwood 1990). Le genre *Coscinodiscus* est très répandu aujourd'hui mais aussi dans le registre fossile. Il a notamment été mentionné dans l'Albien/Cénomanien de Russie et d'Italie (Strel'nikova et Martirosjan 1981, Foucault et al. 1986). Il est rare dans l'ambre, puisque identifié par un unique fragment de frustule.

Tous les autres types de diatomées sont pour la première fois décrits dans des niveaux du Crétacé inférieur (Fig. V-3) comme le genre *Paralia* qui n'apparaît qu'au début du Crétacé supérieur (Tapia et Harwood 2002). *Hemiaulus*, connu à partir du Cénomanien/Santonien (Tapia et Harwood 2002), est, de beaucoup, le genre le plus diversifié morphologiquement, mais aussi un des genres le plus représenté dans le microassemblage de l'ambre. *Trochosira* était connu uniquement à partir du Crétacé supérieur (Campanien-Maastritchien ; Sims 1989). Apparu bien plus tôt (au moins à l'Albien terminal comme le montrent les fossiles de l'ambre d'Archingeay-les Nouillers), ce genre a évolué en quelques dizaines de millions d'années pour avoir, au Crétacé supérieur, une dispersion mondiale (Sims 1989). Il s'éteindra à l'Eocène. Le genre *Rhizosolenia* a été décrit pour la première fois dans des terrains crétacés (Hajos et Stradner 1975). Sur des bases moléculaires, Damsté et al. (2004) ont estimé l'apparition de la lignée de ces diatomées vers 91,5 Ma. La découverte d'une diatomée de ce genre dans un ambre vieux de 100 Ma indique qu'ils ont légèrement sous-estimé l'ancienneté de cette radiation. *Skeletonema* n'était que mentionnée dans des sédiments marins du Crétacé terminal (Dell'Agnese et Clark 1994) tout comme *Syndetocystis* (décrit par Strel'nikova (1974) dans des dépôts campaniens de l'Oural). La découverte de ces deux genres dans l'ambre vieillit donc leur apparition de plusieurs dizaines de millions d'années.

Les spécimens proches du genre *Aulacoseira* sont particulièrement remarquable. Ce genre, connu au Crétacé supérieur (Ambwani et al 2003), est proche du genre *Archepyrgus* Gersonde et Harwood 1990, décrit de sédiments de l'Aptien/Albien. La relation étroite entre ces deux genres suggère qu'*Aulacoseira* a évolué à partir d'*Archepyrgus* avant de migrer vers des environnements d'eau douce (Nikolaev et Harwood 1996 ; Ambwani et al. 2003). La lignée évolutive d'*Aulacoseira* semble avoir divergé de son groupe frère (c'est-à-dire celui de *Melosira*) il y a environ 98 Ma (Sorhannus 2007). L'auteur supposait une lignée fantôme permettant de faire le lien entre les genres *Aulacoseira* et *Archepyrgus*. Selon lui, ce taxon aurait pu être soit mal identifié, soit pas encore découvert. La découverte de spécimens

proches du genre *Aulacoseira* dans l'ambre albien d'Archingeay-les Nouillers peut correspondre à ce taxon.

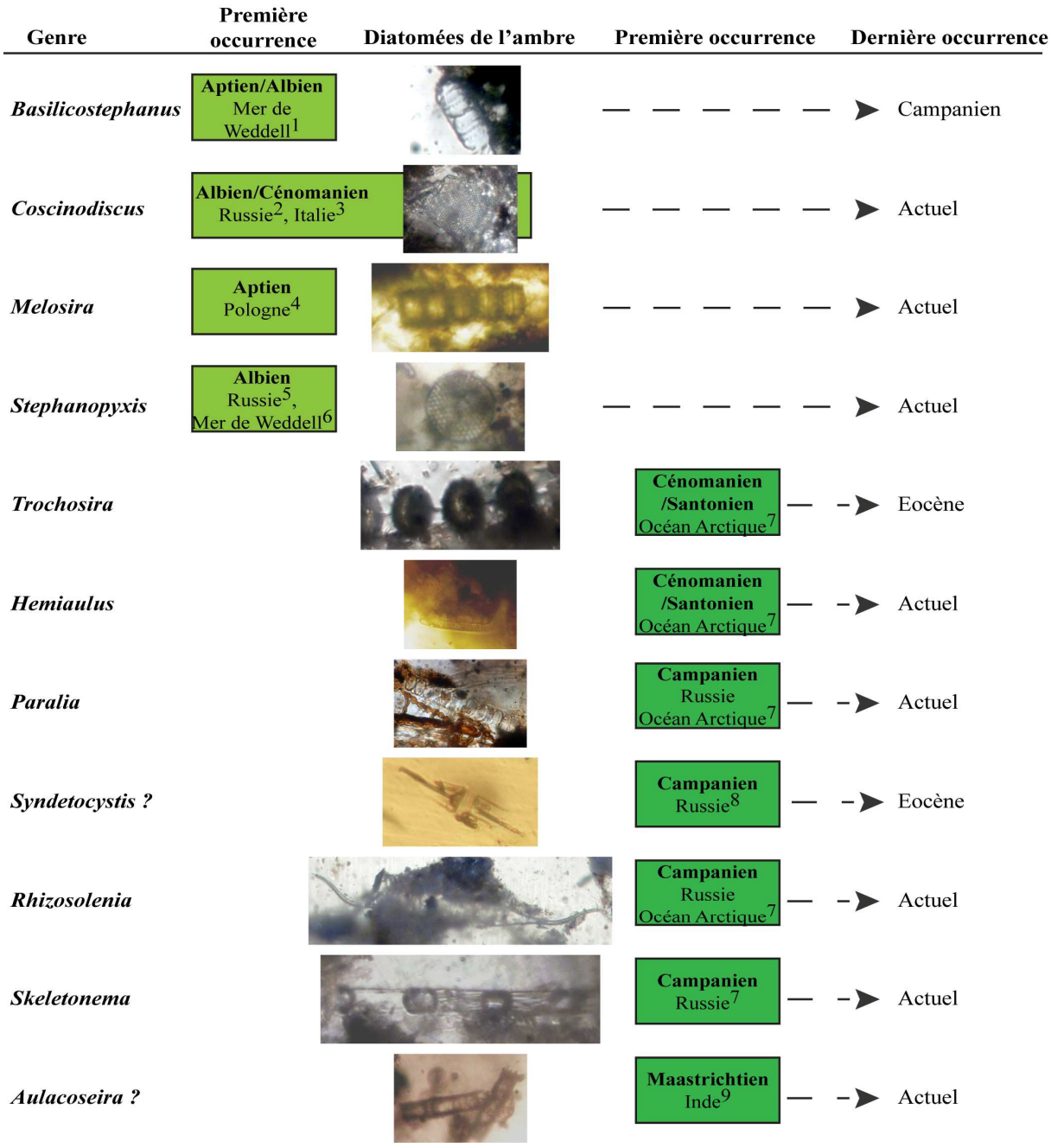

Figure V-3 : Les diatomées trouvées dans les ambres d'Archingeay-les Nouillers (niveau A1) et de la Buzinie (niveau B2) et leur registre fossile.

[1]Gersonde et Harwood 1990 ; [2]Strel'nikova et Martirosjan 1981 ; [3]Foucault et al. 1986 ; [4]Geroch 1978 ; [5]Strel'nikova 1975 ; [6]Sims et al. 2006 ; [7]Tapia et Harwood, 2002 ; [8]Strel'nikova 1974 ; [9]Ambwani et al. 2003.

Certaines diatomées de l'ambre représentent sans doute de nouveaux genres. En effet, *Podosira* n'est pas encore connu au Crétacé. Il fait son apparition dans les séries sédimentaires au Paléocène (Oreshkina et Aleksandrova 2007). La présence d'un genre proche, *Pseudopodosira* Jousé 1949, dans des terrains crétacés, suppose une apparition de cette lignée bien plus tôt (Olshtynskaja 1990 ; Harwood et al. 20007). Les spécimens d'Archingeay-les Nouillers dont la morphologie rappelle celle de *Podosira* montrent que cette origine est à rechercher, au moins, à la fin du Crétacé inférieur. Le cas du spécimen proche de *Cyclotella*/*Cyclostephanos*/*Stephanodiscus* est plus ambigu. Ces genres d'eau douce ne sont connus qu'à partir du Miocène (Krebs et al. 1987). Si leur présence est confirmée dans l'ambre albien français, il s'agirait d'une des plus anciennes diatomées d'eau douce jamais retrouvées, les plus ancienne provenant de dépôts valanginiens/hauteriviens de Corée (Harwood et al. 2004 ; Chang et al. 2007). La qualité des images obtenues et l'absence de détails sur le frustule (forme en vue latérale, taille…) n'ont pas permis de déterminer précisément ce spécimen. L'absence d'autres diatomées d'eau douce dans l'assemblage laisse plutôt supposer qu'il pourrait s'agir d'un nouveau genre marin.

Sims et al. (2006) ont proposé que les diatomées soient issues de clades qui auraient rapidement évolué entre le Crétacé inférieur et le Crétacé supérieur. Par cette hypothèse, les auteurs expliquent les changements rapides de formes observés à cette période. Les diatomées de l'ambre français enregistrent cette transition entre une microflore ancestrale d'âge Crétacé inférieur à une microflore plus moderne. Cette mixité entre des genres ancestraux et modernes montre que l'ambre français a enregistré un renouvellement significatif de la microflore de diatomées au Crétacé moyen, déjà supposé par Harwood et Nikolaev (1995). Kooistra et Medlin (1996) ont mis en évidence une période de faible préservation des diatomées entre 110 et 70 Ma. Les auteurs ont émis l'hypothèse que les genres apparus après 70 Ma ont sans doute dû évoluer entre 115 et 70 Ma sans qu'aucune trace de leur présence n'ait été préservée. Le microassemblage de l'ambre français confirme cette hypothèse et permet d'avoir un aperçu exceptionnel des miroflores de diatomées de la limite Albien/Cénomanien.

- *Autres algues* : Sont principalement connus à l'état fossile des groupes d'algues sécrétant des gangues ou tests minéralisés comme les Dasycladales (Herak et al. 1977 ; Bassoullet et al. 1977), les Corallinaceae (Massieux 1977) ou les Nemalionales (Adolphe 1977). Peu de fossiles sont connus pour les autres taxa, les principales informations étant issues de fossiles trouvés dans l'ambre (voir chapitre Historique).

La microflore algaire des ambres médio-crétacés français est dominée par les algues bleues en terme de biomasse (voir paragraphe sur les cyanobactéries) et par les diatomées en terme de diversité (soir paragraphe sur les diatomées). De rares fossiles d'algues vertes ont pu être identifiés, appartenant aux groupes des Chlorococcales et des Volvocales.

La présence du genre *Chlorcorona* dans l'ambre des Renardières correspond seulement à la troisième occurrence de Volvocales à l'état fossile, le genre *Eovolvox* Kazmierczak 1975 ayant été décrit de couches du Dévonien supérieur de Pologne (Martín-Closas 2003) et le genre *Lageniastrum* mentionné dans le Carbonifère du Massif Central (Krings et al. 2005).

La présence de Chlorococcales dans le registre fossile est plus importante (Loeblich 1974). Ce type d'algues vertes apparaît au Précambrien (découverte de cénobes du genre *Botryococcus* Kützing 1849 en Bohème ; Tappan 1980). Les Chlorococacales se diversifient tout au long du Paléozoïque comme l'atteste par exemple la découverte du genre *Deflandastrum* Combaz 1962 dans le Silurien de Lybie (Tappan 1980). Ces algues vont continuer à dominer les écosystèmes lacustres au cours du Mésozoïque et seront toujours aussi abondantes au Cénozoïque malgré le développement de plus en plus important d'autres groupes d'algues (Martín-Closas 2003).

Zippi (1998) mentionna la présence de spécimens d'algue appartenant à la famille des Scenedesmaceae (genre *Scenedesmus* Meyen 1829) dans les couches albiennes de la Formation Mattagami (Ontario). La présence d'*E. napoleoni* dans l'ambre correspond donc à la seconde occurrence de ce type d'algue au Crétacé moyen et surtout à la première mention dans le registre fossile du genre *Enallax* (aujourd'hui peu répandu ; Bourrelly 1966 ; Girard accepté). Le genre *Scenedesmus* est un peu plus répandu à l'état fossile avec des spécimens connus dans le Paléocène du Colorado (Fleming 1986, 1989) et dans le Miocène d'Amazonie (Antoine et al. 2006).

Les genres *Myrmecia* et *Quadrigula* ([Arc A1]) sont aussi pour la première fois connus à l'état fossile.

Les algues vertes filamenteuses ne sont pas formellement identifiées dans les ambres étudiés. Les possibles restes d'une algue de l'ordre des Trentepohliales dans l'ambre d'Ecommoy (voir réserves émises dans Breton et Tostain (2005) et Breton (2007)) sont à signaler, suite à la découverte de structures filamenteuses mal conservées rappelant certaines structures observées chez le genre *Trentepohlia* Martius 1817. Poinar et al. (1993a) ont décrit une algue fossile rapprochée de ce dernier dans l'ambre cénomanien d'Allemagne. Ces

filaments furent de nouveau analysés par Schmidt et Schäfer (2005) qui les ont réinterprétés comme étant ceux de la bactérie gainée *L. resinatus*. Les filaments d'Ecommoy apparaissent donc comme les plus anciens restes fossiles rapprochés de la famille des Trentepohliaceae, précédant de près de 50 Ma ceux mentionnés par Tappan (1980). Des filaments de type Zygnematales (inclusion *IS0012*) ont été observés à Archingeay-les Nouillers. La qualité de préservation de ces structures n'est pas suffisante pour réellement les assigner avec certitude aux Zygnematales, mais les ressemblances avec les genres *Zygnema* Agardh 1817 ou *Zygogonium* Kützing 1843 le laisse supposer. La présence de Zygnemataceae est avérée au Crétacé, dans l'ambre cénomanien d'Allemagne (Dörfelt et Schäfer 2000). La présence de l'inclusion *IS0012*, si son identification est confirmée, tend à montrer que ces algues étaient répandues sur toute l'Europe de l'Ouest au Crétacé moyen. Toutefois ces découvertes sont loin d'être les plus anciennes puisque des algues Zygnematales ont été retrouvées dans les terrains permo-triasiques de Russie (Afonin et al. 2001).

En ce qui concerne les autres types d'algues, aucune algue rouge n'a été retrouvée dans les ambres étudiés. Des euglènes ont été identifiées à Ecommoy et Fouras-Bois Vert. De rares cas d'euglènes fossiles ont été publiés. Schönborn et al. (1999) mentionnent quelques spécimens non identifiés dans l'ambre cénomanien d'Allemagne. Ascaso et al. (2003, 2005) et Wierzchos et Ascaso (2007) ont aussi décrit des euglènes dans l'ambre crétacé espagnol, mais des doutes subsistent quant à la nature réelle de ces inclusions (voir chapitre Historique).

- *Ciliés* : Leur origine remonte au Protérozoïque, comme l'indique la présence du biomarqueur gammacérane dans la formation du Chuar Group (Grand Canyon, 742-770 Ma ; Summons et al. 1988 ; Summons et Walter 1990 ; Porter 2006). Certains groupes de ciliés (comme les Tintinnidae) ont la particularité d'être protégés par une coque minéralisée. Ils sont donc assez fréquemment retrouvés à l'état fossile, certains pouvant même parfois servir de marqueurs stratigraphiques (Tappan 1993). Pour ce qui est des autres ciliés, leur registre fossile est extrêmement fragmentaire. La principale source de données est l'ambre, mais celle-ci reste limitée (Fig. V-4). À cause de leurs propriétés physico-chimiques, certaines résines (notamment celles de conifères) ne préservent pas bien ce type d'organismes (Foissner et al. 1999).

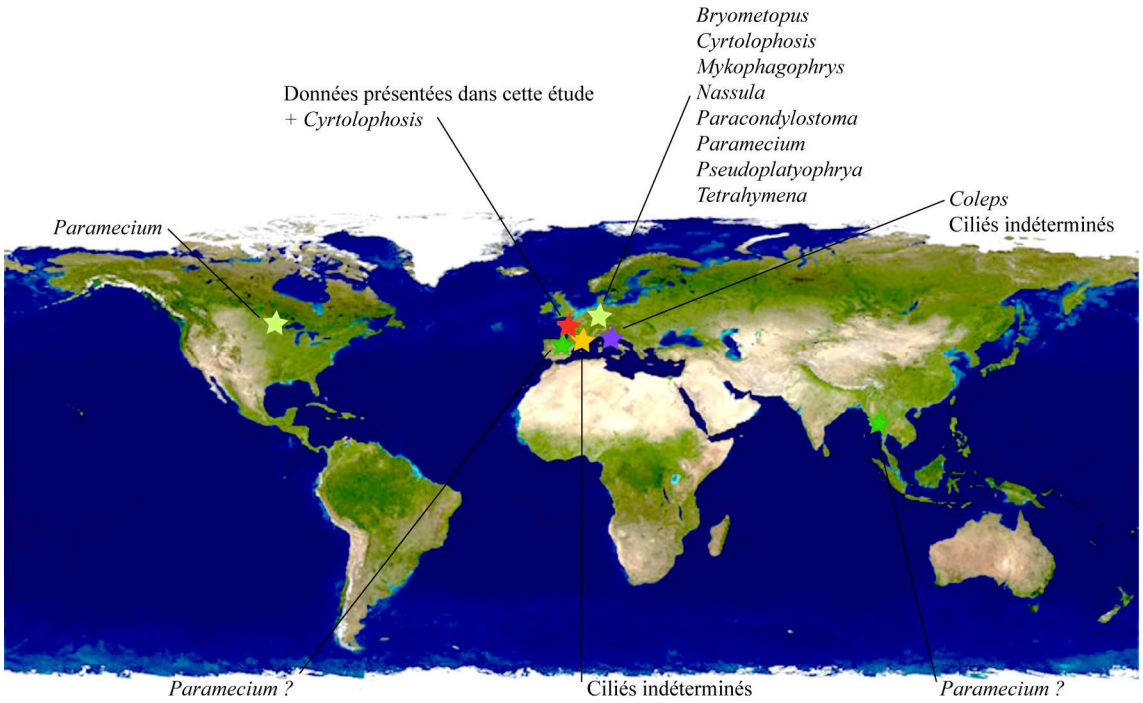

Figure V-4 : Répartitions géographique et temporelle des différentes ciliés de l'ambre.

Les ambres étudiés ne contiennent que peu de restes de ciliés (alors que ces organismes abondent dans les écosystèmes actuels ; Chao et al. 2006). Ils se distinguent des autres ambres (Fig. V-4) par la présence du taxon *Brachonella* appartenant au clade des Spirotrichea (pour la première fois trouvée à l'état fossile). Le genre *Astylozoon* est l'unique représentant des Oligohymenophorea, le clade le plus fréquent à l'état fossile (ex : genre *Paramecium* ou *Nassula* ; Legg 1942 ; Schönborn et al. 1999 ; Ascaso et al. 2003, 2005 ; Veiga-Crespo et al. 2007 ; Wierzchos et Ascaso 2007) et représentent la première mention de fossile de Peritrichia. Il est intéressant de noter la présence du genre *Grossglockneria* dans l'ambre d'Archingeay-les Nouillers. La famille des Grossglockneriidae ne comporte que deux genres. Le second, *Pseudoplatyophrya*, a déjà été découvert à l'état fossile dans l'ambre cénomanien d'Allemagne.

- *Amibes* : Les amibes sont des organismes cosmopolites, mais leur registre fossile est extrêmement restreint. Les plus anciens fossiles (Néoprotérozoïque) correspondent à des genres d'eau douce (Porter et Knoll 2000 ; Porter et al. 2003). Ces amibes en forme de vase restent encore énigmatiques, mais montrent déjà une grande variabilité.

Seulement dix familles d'amibes testées ont pour le moment été retrouvées à l'état fossile : Arcellidae, Centropyxidae, Cyphoderiidae, Difflugidae, Euglyphidae, Hyalosphenidae, Nebelidae, Plagiopyxidae, Phryganellidae et Trinematidae (Waggoner 1996a,b ; Boeuf et

Gilbert 1997 ; Schmidt et al. 2006 ; bibliographie dans Van Hengstum et al. 2007 ; Fig. V-5). Quatre d'entre elles sont bien représentées dans les ambres français. Cinq taxa d'Arcellidae ont pu être mis en évidence, trois étant rattachés au genre *Arcella*, montrant ainsi la prédominance de ce genre dans les microcénoses forestières du Crétacé moyen. Ces spécimens correspondent à la plus ancienne occurrence du genre, les spécimens fossiles les plus proches ayant été jusque-là attribués au genre *Palaeoarcella* Porter et al. 2003 (Porter et al. 2003, Porter 2006). Le genre *Centropyxis* (Centropyxidae), déjà retrouvé dans les ambres italien (Trias) et allemand (Cénomanien), est représenté par deux spécimens. Deux taxa différents de Hyalosphenidae ont été découverts. Le premier correspond au genre *Hyalosphenia*, déjà connu à l'état fossile dans l'ambre cénomanien d'Allemagne (Schönborn et al. 1999). Le second a été attribué à un taxon proche d'un genre actuel *Leptochlamys* relativement rare (Schmidt et al. en préparation b). La présence d'Euglyphidae est avérée par la découverte d'un spécimen du genre *Assulina* dans l'ambre de la Buzinie. Foissner et Schiller (2001) ont mentionné la présence d'Euglyphidae (genres *Euglypha* et *Scutiglypha* Foissner et Schiller 2001) dans des sédiments vieux de 15 Ma. Le genre *Assulina* est ici, pour la première fois, trouvé à l'état fossile et montre ainsi que les Euglyphidae étaient déjà présentes au Crétacé moyen dans les écosystèmes forestiers. La présence du genre *Porosia* (*IS0010*), si elle est avérée, correspondrait à la plus ancienne occurrence de Nebelidae (le genre *Nebela* ayant été décrit de l'ambre de la République Dominicaine ; Waggoner 1996b)

Une des principales particularités du microassemblage fossile des ambres français est de témoigner, pour la première fois, dans le registre fossile de la présence de trois autres familles d'amibes : celles des Amphitremidae, des Crypdiglugidae et des Microchlamyiidae. La découverte d'un spécimen du genre *Cryptodifflugia* montre que celui-ci a perduré pendant au moins 100 Ma. En ce qui concerne les spécimens d'Amphitremidae et de Microchlamyiidae, il n'a pas pu être possible de les identifier au niveau générique. Il est probable que ces microorganismes appartiennent à des genres encore non décrits.

Les ambres médio-crétacés représentent de loin la plus importante source de données concernant les amibes fossiles. Les spécimens retrouvés dans les ambres français permettent donc de se faire une idée plus précise de la diversité des amibes au Crétacé moyen. Ces données viennent compléter celles apportées par Poinar et al. (1993), Schönborn et al. (1999) et Schmidt et al. (2004) sur l'ambre cénomanien d'Allemagne et par Waggoner (1996a) sur l'ambre albo-cénomanien du Kansas. À noter que Ascaso et al. (2003, 2005), Wierzchos et Ascaso (2007) et Martin-González et al. (2008) ont mentionné la présence d'amibes dans les

ambres crétacés d'Espagne, mais ces déterminations restent sujettes à discussion (voir chapitres Historique et Systématique).

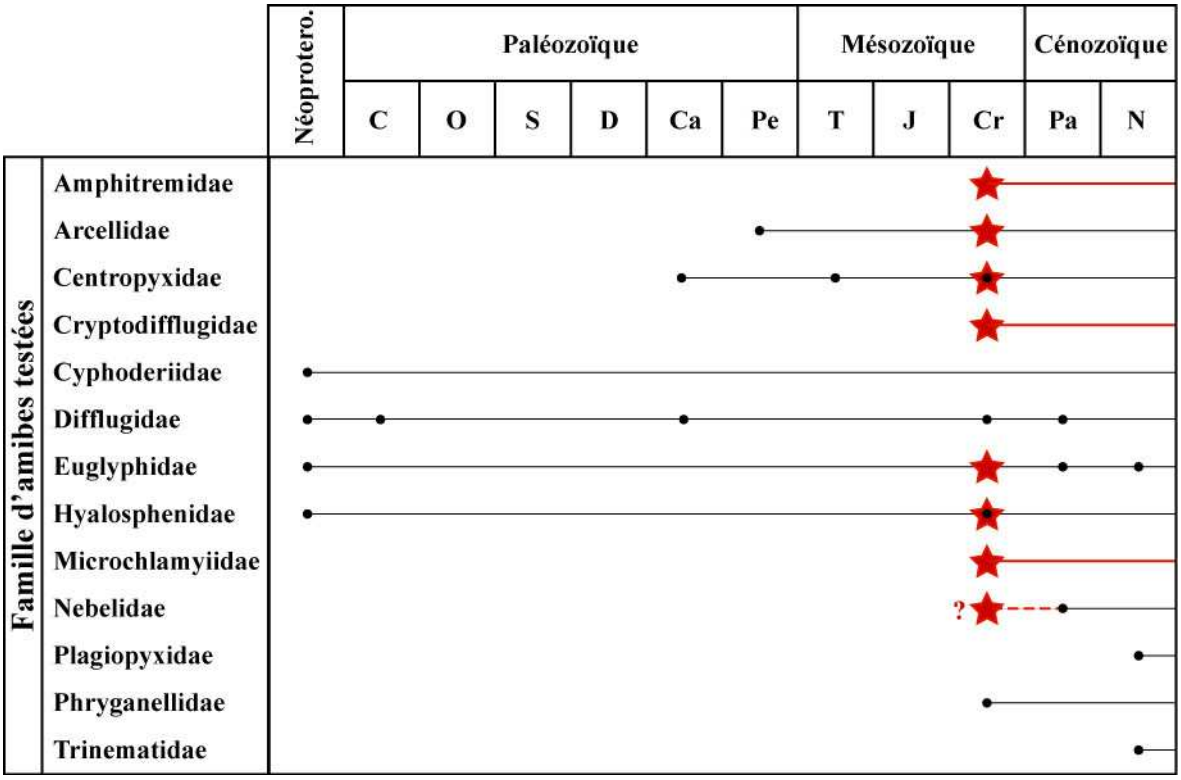

Figure V-5 : Le registre fossile des amibes testées. Les points noirs représentent les mentions d'amibes testées fossiles trouvées dans la littérature. Ces données proviennent des références suivantes : Bradley (1931), Frenguelli (1933), Köváry (1956), Vasicek et Ruzicka (1957), Thibaudeau et al. (1987), Medioli et al. (1990), Poinar et al. (1993), Wightman et al. (1994), Wolf (1995), Waggoner (1996a,b), Bœuf et Gilbert (1997), Schiller (1998), Schönborn et al. (1999), Porter et Knoll (2000), Foissner et Schiller (2001), Porter et al. (2003), Scott et al. (2003), Schmidt et al. (2004), Schmidt et al. (2006) et Van Hengstum et al. (2007). Les étoiles rouges représentent les spécimens décrits dans cette étude. Les barres horizontales représentent l'extension du registre fossile des différentes familles d'amibes testées, les parties en rouge correspondant à la contribution des fossiles des ambres médio-crétacés français.
Abréviations : N- Néogène ; Pa- Paléogène ; Cr- Crétacé ; J- Jurassique ; T- Trias ; Pe- Permien ; Ca- Carbonifère ; D- Dévonien ; S- Silurien ; O- Ordovicien ; C- Cambrien ; Néoproteo.- Néoprotérozoïque.

➢ *Vers* : Les vers terrestres ne sont connus à l'état fossile que grâce à l'ambre. La toute première description remonte au 19^{e} siècle où von Heyden (1860) a décrit un ver nématode du genre *Mermis*[3] (Famille des Mermithidae) de l'ambre cénomanien d'Allemagne. Depuis, peu de découvertes de vers dans l'ambre ont eu lieu, concernant principalement la famille des Mermithidae (11 occurrences dont 7 pour le genre *Heydenius* ; Menge, 1863 ; Poinar 1984,

[3] Ce taxon a depuis été réattribué au genre *Heydenius* (Poinar et Buckley 2007).

2000, 2001 ; Poinar et al. 2006). Seule une autre famille de vers (Chordodidae, vers parasites) a pour le moment été retrouvée (Poinar et al. 2006).

Les nématodes sont divisés en deux grandes classes. Les Mermithidae appartiennent à celle des Adenophorea. L'ambre français se distingue par le fait qu'il renferme des spécimens de la classe des Secernentea. Ainsi les familles des Rhabiditidae et des Aphelenchidae sont pour la toute première fois mentionnée à l'état fossile. Au contraire des Mermithidae (nématodes parasites), Rhabditidae et Aphelenchidae sont des nématodes libres.

La découverte d'un oligochète est encore plus exceptionnelle. Il n'existe aucun fossile de ce groupe d'organismes connu actuellement. Sa découverte aurait pu permettre de mieux appréhender l'histoire évolutive de ce groupe, mais malheureusement l'état de préservation du spécimen est tel qu'il est impossible de le classer dans un ordre (seul le rang de la sous-classe a pu être atteint).

3. Stases morphologiques ?

Fenchel et Finlay (2006) ont émis l'hypothèse qu'il existe une certaine stabilité morphologique chez certains microorganismes (microalgues, flagellés, ciliés, amibes) depuis plusieurs millions d'années (voir plusieurs centaines de millions d'années). Les travaux menés sur les microorganismes préservés dans l'ambre semblent le confirmer, beaucoup de microinclusions ayant été attribuées à des genres, voire à des espèces actuels (voir Chapitre II). L'ambre cénomanien d'Allemagne est sans doute le meilleur exemple pour étayer cette hypothèse. Six taxa d'algues ont pu y être identifiés. Un seul correspond à un genre nouveau (Dörfelt et Schäfer 2000). Quatre algues vertes proches des genres actuels *Chlamydomonas*, *Chloromonas*, *Choricystis* et *Chlorella* et une euglène du genre actuel *Euglena* y ont été décrits (Schönborn et al. 1999). Deux taxa de champignons y ont aussi été répertoriés, un appartenant à un nouveau genre et un au genre actuel *Pithomyces*. Poinar et al. (1993), Schönborn et al. (1999) et Schmidt et al. (2004) y décrivirent seize taxa d'amibes testées et de ciliés. Cet assemblage ne comporte qu'un seul nouveau genre (*Triassamoeba*). Seules trois nouvelles espèces y sont décrites (*Hyalosphenia baueri*, *Paramecium triassicum* et *Triassamoeba alpha*). Treize taxa correspondent à des espèces actuelles. Dans les autres ambres, il n'est pas rare que des microinclusions aient été rattachées à des genres actuels (voir Chapitre II).

Les microfossiles des ambres médio-crétacés français illustrent aussi une certaine stabilité morphologique. Celle-ci est observable aussi bien pour des algues, des amibes testées ou

d'autres protistes. Elle semble aussi concerner certains champignons, mais en revanche il n'est pas possible de dire si cela affecte aussi les procaryotes. L'absence de détermination précise de ces organismes ne permet d'arriver à de telles conclusions. La grande majorité des organismes eucaryotes filamenteux ou unicellulaires des ambres étudiés semble donc corroborer l'hypothèse de Fenchel et Finlay (2006) selon laquelle les phénotypes microbiens sont anciens (sous-entendu géologiquement anciens) et ont été maintenus par une sélection stabilisante.

Cette apparente stabilité morphologique peut résulter des différents principaux facteurs. La longue histoire évolutive de ces organismes leur a permis de se disperser de manière mondiale, beaucoup de microorganismes montrant des répartitions très ubiquistes (Fenchel et Finlay 2006). Associé au fait que les populations de microorganismes sont généralement énormes, le renouvellement de leurs populations au cours des temps en est ralenti. Cela leur a permis d'être protégés des différentes crises biologiques ayant affecté le vivant au cours des temps géologiques. Ainsi, même si une partie de la population vient à s'éteindre en un lieu précis, cette perte est automatiquement compensée par une population de la même espèce en provenance d'un écosystème voisin. Cette grande adaptation a permis aux phénotypes de ces microorganismes de perdurer et de traverser les âges sans subir d'extinction (Fenchel et Finlay 2006).

Les organismes procaryotes sont relativement simples morphologiquement. Ils peuvent avoir des formes de sphères, de bâtonnets ou bien forment des filaments (ramifiés ou non). Cette relative simplicité morphologique rend leur détermination et leur différenciation difficiles dans l'actuel, celle-ci n'étant bien souvent rendue possible que par l'utilisation de méthodes indirectes comme la caractérisation de substances que ces organismes produisent (ex : les sucres pour les bactéries ; Holt et al. 2000). Ces techniques ne sont bien évidemment pas employables sur des fossiles, ce rend leur détermination encore plus ardue. Comme cela a été vu précédemment, les actinomycètes des ambres médio-crétacés français sont bien souvent morphologiquement proches de plusieurs genres actuels. Néanmoins, il est fort possible que les différents taxa retrouvés soient des espèces distinctes, voire des genres distincts des taxa actuels, mais qu'il soit impossible de les différencier morphologiquement. Ceci indiquerait que la diversité morphologique des procaryotes n'est finalement pas aussi grande que leur diversité biologique réelle. Cette hypothèse viendrait alors corroborer les idées de certains auteurs (Doolittle 1999 ; Ochman et al. 2000 ; Vishwanath et al. 2004). Ces derniers pensent, en effet, que des espèces ne peuvent pas perdurer aussi longtemps, notamment pour les procaryotes chez qui de nombreux transferts latéraux de gènes sont

observés. Cette hypothèse pose alors le problème de la définition d'une espèce fossile à partir de ces microfossiles. Toutefois, elle ne semble pas corroborée par les données obtenues sur les microorganismes actuels. En effet, au niveau spécifique, leur monophylie a, la plupart du temps, été confirmée par des analyses moléculaires, montrant le bien fondé des analyses morphologiques classiques (Patterson 1999 ; Fenchel et Finlay 2006).

Les travaux menés ces dernières années sur de possibles fragments d'ADN préservés dans l'ambre se sont révélés infructueux (voir chapitre Historique et Matériel et Méthode). Il est donc impossible de réellement vérifier la monophylie des spécimens fossiles et de leurs représentants actuels. Il serait intéressant d'étudier les microorganismes préservés dans des ambres situés géologiquement de part et d'autre d'une crise biologique. Ceci permettrait de voir si, à environnements comparables, les communautés microbiennes restent les mêmes avant et après l'événement. Malheureusement une telle étude nécessite de pouvoir trouver un gisement à ambre dont l'extension temporelle couvre une telle crise…

- VI -
PROCESSUS TAPHONOMIQUES ET PALEOECOLOGIE

VI- Processus taphonomiques et paléoécologie

1- Assemblages microfaunique et microfloristique

a- Distribution géographique et fréquence des microorganismes

Les différentes microinclusions retrouvées (Tableau IV-1) ne sont pas réparties de manière homogène. L'ambre d'Archingeay-les Nouillers a fourni plus 80 % des microorganismes trouvés, probablement parce que ce gisement est celui qui a été étudié le plus en détail. Scientifiquement exploité depuis 1999, il a fait l'objet de fouilles intensives, avec notamment des campagnes de tamisage de sédiments. Cela a permis la collecte de plusieurs dizaines de kilogrammes d'ambre (alors que seulement quelques kilogrammes, voire quelques grammes ont pu être récoltés dans les autres localités ; voir chapitre III). Le niveau A1 de cette localité est aussi le plus riche en arthropodes, ayant livré à lui seul 759 arthropodes (en 2005), sur les 796 répertoriés dans l'ambre charentais (voir tableau 3 et 4 de Perrichot 2005). Depuis, d'autres inclusions ont été trouvées dans presque toutes les localités (Lak 2006 ; Perrichot et al. 2007b), mais cette disproportion est toujours très forte. Les préparations d'ambre réalisées pour la recherche d'arthropodes fossiles ont de nouveau été réutilisées pour les investigations de microorganismes. Tout cela explique pourquoi la richesse du niveau A1 d'Archingeay-les Nouillers n'est donc qu'apparente et ne reflète pas une plus grande richesse biologique.
Le niveau A1 de Cadeuil est ensuite celui qui a permis de trouver le plus de microorganismes différents (cyanobactéries, bactéries, champignons, amibes testées, algues vertes et un oligochète). Les niveaux B2 de Fouras-Bois Vert, de la Buzinie et de l'île d'Aix, ainsi que le gisement d'Ecommoy, ont principalement fourni des procaryotes (cyanobactéries, bacilles, coques et actinomycètes). Ils ont aussi permis la découverte de rares, mais précieux, fossiles de champignons, amibes, ciliés ou encore algues. Pour ce qui est des autres gisements, les découvertes sont plus limitées, bien souvent réduites à quelques procaryotes. Les niveaux A1 des Renardières et A2 d'Archingeay-les Nouillers (Fig. VI-1) montrent des spectres microfauniques et microfloristiques intéressants, malgré leur pauvreté relative. L'unique spécimen de l'algue *Chorcorona* et plusieurs nématodes de la famille des Aphelenchidae proviennent ainsi de l'ambre des Renardières ; le niveau A2 d'Archingeay-les Nouillers a fourni des spécimens intéressants de champignons (incluant un *Aspergillus*). Ces deux niveaux, n'ayant livré que très peu d'ambre (quelques centaines de grammes), sont probablement riches en microinclusions (et peut-être en arthropodes). Cette hypothèse pourra

		Albien terminal				Cénomanien inférieur							Cénomanien inférieur à moyen				
		Arc A1	Cdl	Rnd	Puy	Arc A2	Frs	Aix B1	Aix B2	Olé	Buz A2	Buz B2	Fou	Sal	Ban	Bri	Eco
Procaryotes	Bacilles et coques	+++	+++			+++	+++	+++	+++		+++	+++					
	Leptotrichites[1]												+++				
	Sphaerotilus			++			+++						++				
	Actinomycètes de Salignac													+++	++		
	Actinomycètes de type A	+++	+++	+++			+++		+++		?	+++					+++
	Actinomycètes de type B	+															
	Actinomycètes de type C	+++	+++	+++			+++	+++	+++		+++	+++			+++	+++	+++
	Pseudonocardiaceae indet.	+															
	Palaeocolteronema[2]	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++					+++
	Capsosiraceae indet.																
	Cyanobactérie indet.																
Champignons	Champignons indet.	+++	+++				+++		+++								+
	Agaricales indet.						+										
	Polyporaceae indet.		+														
	Ascomycètes indet.	++				+	+										
	Endomyces	+															
	Endomycetaceae indet.	+															
	Metacapnodium	+															
	Cladosporium	+	+				++										
	Aspergillus					+											
	Champignon carnivore	++															
	Peronosporaceae indet.	+															
Protistes végétaux	*Myrmecia*	+															
	Quadrigula	+															
	Enallax[3]	+	+						+								
	Chlorcorona			+													
	Hemiaulus	+++															
	Syndetocystis	+															
	Trochosira[4]	+															
	Diatomées indet.	+															
	Paralia[5]	+															
	Melosira[6]	+															
	Stephanopyxis	+++															
	Coscinodiscus	+															
	Rhizosolenia	+															
	Skeletonema[7]	+															
	Basilicostephanus	+															
	Euglenaceae indet.	+					+										+
	Trentepohlia																+
	Desmiidae indet.																+
Protistes animaux	*Arcella*[8,9]	+	+						+								
	Arcellidae indet.		+						+			+					
	Centropyxis	+															
	Cryptodifflugia		+														
	Hyalosphenia		+														
	Hyalosphenidae indet.	+															
	Microchlamyiidae indet.		+														
	Assulina											+					
	Nodosaridae indet.	+															
	Spumellaria indet.	+															
	Radiolaire indet.	+															
	Ciliés indet.	+															+
	Spirotrichia indet.		+														
	Brachonella	+															
	Grossglockneria	+															
	Astylozoon	+															
	Amphitremiidae indet.	+															+
	Amibes indet.[10,11]	+++															
Métazoaires + Autres	Oxes indet.	+++										++					
	Acanthoxe 1 indet.	+															
	Acanthoxe 2 indet.	+															
	Spicule tétraxone indet.	+															
	Microsclère indet.	+															
	Oligochète indet.		+														
	Rhabditidae indet.											+					
	Aphelenchidae indet.	+		+													
	Nématodes indet.	+					+										
	Écailles de lépidoptères	+++	+++			?	+	++	+++		++	+++					
	Radiole d'echinopluteus	+															
	Poils de plantes	+++	+++				+	++	+++		++	+++					

Tableau VI-1 : Liste des microorganismes retrouvés dans les différents ambres médio-crétacés français.

Légende : +++ : très abondant ; ++ : présent ; + : rare ; ? : présence à confirmer ; [1]*L. resinatus* ; [2]*P. cenomanensis* ; [3]*E. napoleoni* ; [4]*T. mirabilis* ; [5]*P. sulcata* ; [6]*M. nummuloides* ; [7]*S. costatum* ; [8]*A. discoides* [Cdl] ; [9]*A. gibbosa* [Aix B2] ; [10]Kystes indet. [Arc A1] ; [11]Amibe nue [Eco].

sans doute être confirmée par une étude plus détaillée de l'ambre A2 d'Archingeay-les Nouillers (découvert il y a seulement quelques mois) et par la récolte de nouveaux échantillons (la carrière étant toujours en exploitation ; Fig. VI-1A). En ce qui concerne les Renardières, il ne sera malheureusement plus possible de récolter du nouveau matériel, la carrière ayant été complètement réaménagée (Fig. VI-1B).

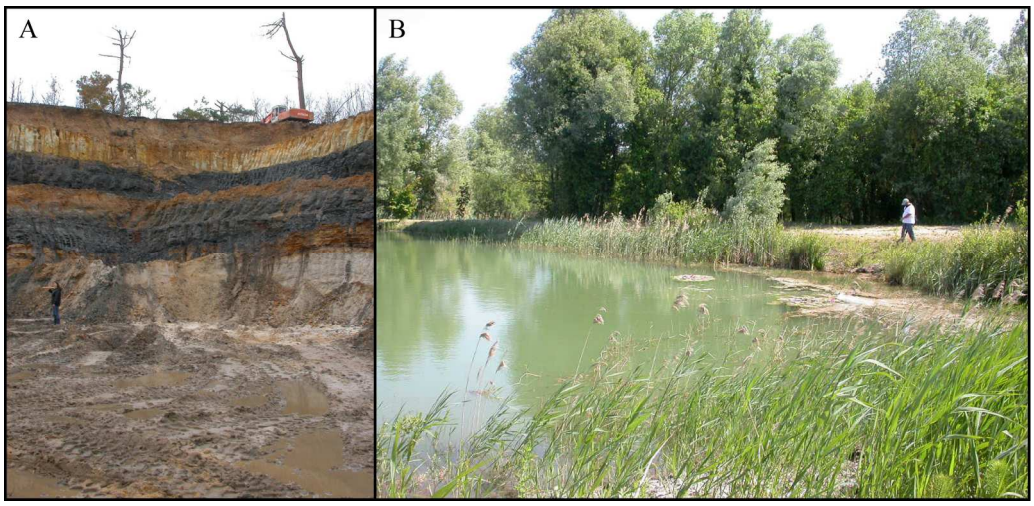

Fig. VI-1 : Les carrières d'Archingeay-les Nouillers, niveau A2 (A) et des Renardières, niveau A1 (B).

Les procaryotes dominent en nombre et ont la plus large répartition géographique (Tableau VI-1). La cyanobactérie *P. cenomanensis* est le taxon le plus présent dans les ambres charentais et d'Ecommoy, mais n'a jamais été trouvée dans ceux de Fourtou, Salignac, Banon et Brion. Les actinomycètes de type C ont été rencontrés dans tous les ambres exception faite de ceux de Puy-Puy, l'île d'Oléron, Fourtou, Salignac et du niveau A2 d'Archingeay-les Nouillers. Les actinomycètes de type A sont moins largement répartis, absents de ces cinq mêmes gisements, de Banon et de Brion. La répartition des autres actinomycètes est plus limitée, Actinomycètes de type B et Pseudonocardiaceae n'étant présents qu'à Archingeay-les Nouillers (niveau A1), les actinomycètes de Salignac que dans les gisements du bassin vocontien.

Les bactéries gainées *Sphaerotilus* et *Leptotrichites* ont aussi une répartition très limitée, la première étant présente à Fouras-Bois Vert, aux Renardières et à Fourtou et la seconde uniquement dans ce dernier gisement. Seuls les bacilles et les coques ont été retrouvés dans beaucoup de gisements (huit), tous situés en Charentes.

Les gisements charentais et d'Ecommoy sont les seuls à avoir livré des eucaryotes. Ils ont montré une diversité plus importante que les procaryotes. Les plus abondants sont les

champignons (ambres des Charentes et d'Ecommoy). Les poils de plantes et les écailles de lépidoptères sont les microrestes qui ont montré la plus grande répartition géographique, présents dans la moitié des gisements charentais. En revanche, les autres types d'inclusions ont des répartitions très restreintes, bien souvent limités à un seul gisement.

b- Répartition écologique des microorganismes

En première approximation, les microorganismes découverts dans les ambres étudiés peuvent être répartis en trois grands groupes (Tableau VI-2)[1]. Les plus nombreux (retrouvés dans la totalité des gisements) correspondent à des taxa terrestres. Le deuxième groupe est composé d'organismes d'eau douce. Ils se retrouvent à la fois dans les gisements charentais et celui d'Ecommoy. Enfin, et le plus surprenant, le troisième groupe est formé d'organismes marins. Ces derniers sont rares, n'ayant été rencontrés que dans les ambres d'Archingeay-les Nouillers (niveau A1) et de la Buzinie (niveau B2). Il est intéressant de noter l'absence de microorganismes clairement identifiés comme saumâtres, bien que Perrichot et al. (2007a) aient émis l'hypothèse qu'une partie de l'ambre des Charentes avait été produite en milieu de mangrove (hypothèse suggérée par la découverte de punaise de type Schizopteridae).

Une analyse plus détaillée de ce microassemblage permet de classer les microorganismes en quatre grandes catégories, en fonction soit de leur lieu, soit de leur mode de piégeage :

- les microinclusions arboricoles (c'est-à-dire piégées sur l'arbre).
- les microinclusions de sol sec à humide.
- les microinclusions de sol inondé.
- les microinclusions importées dans la résine (par le vent ou par l'eau).

[1] Certaines lignées d'organismes ont changé d'écologie depuis le Crétacé moyen. Ainsi, des taxa, qui aujourd'hui sont dulçaquicoles, pouvaient avoir des analogues saumâtres, voire marins, au Crétacé moyen. Conscient de ce biais, le principe d'actualisme a été utilisé de manière stricte dans le tableau VI-2, mais les conclusions d'ordre paléoécologique qui en résultent proviennent de l'analyse de l'ensemble des données disponibles.

		Albien terminal				Cénomanien inférieur							Cénomanien inférieur à moyen				
		Arc A1	Cdl	Rnd	Puy	Arc A2	Frs	Aix B1	Aix B2	Olé	Buz A2	Buz B2	Fou	Sal	Ban	Bri	Eco
Procaryotes	Bacilles et coques	■	■			■	■	■	■		■	■					
	Leptotrichites[1]												■				
	Sphaerotilus			■			■						■				
	Actinomycètes de Salignac													■	■		
	Actinomycètes de type A	■	■	■			■		■		?	■					■
	Actinomycètes de type B	■															
	Actinomycètes de type C	■	■	■			■	■	■		■	■			■	■	■
	Pseudonocardiaceae indet.	■															
	Palaeocolteronema[2]	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■					■
	Capsosiraceae indet.																■
	Cyanobactérie indet.	■															
Champignons	Champignons indet.	■	■				■		■								
	Agaricales indet.						■										
	Polyporaceae indet.		■														
	Ascomycètes indet.	■				■	■										
	Endomyces	■															
	Endomycetaceae indet.	■															
	Metacapnodium	■															
	Cladosporium	■	■				■										
	Aspergillus					■											
	Champignon carnivore	■															
	Peronosporaceae indet.	■															
Protistes végétaux	*Myrmecia*	■															
	Quadrigula	■															
	Enallax[3]	■	■						■								
	Chlorcorona			▨													
	Hemiaulus	■															
	Syndetocystis	■															
	Trochosira[4]	■															
	Diatomées indet.	■															
	Paralia[5]	■															
	Melosira[6]	■															
	Stephanopyxis	■															
	Coscinodiscus	■															
	Rhizosolenia	■															
	Skeletonema[7]	■															
	Basilicostephanus	■															
	Euglenaceae indet.	▨					▨										▨
	Trentepohlia																▨
	Desmiidae indet.																▨
Protistes animaux	*Arcella*[8,9]	▨	▨						▨								
	Arcellidae indet.		▨						▨			▨					
	Centropyxis	■															
	Cryptodifflugia		▨														
	Hyalosphenia		■														
	Hyalosphenidae indet.	■															
	Microchlamyiidae indet.		▨														
	Assulina											■					
	Nodosaridae indet.	■															
	Spumellaria indet.	■															
	Radiolaire indet.	■															
	Ciliés indet.	■															■
	Spirotrichia indet.		■														
	Brachonella	■															
	Grossglockneria	■															
	Astylozoon	■															
	Amphitremiidae indet.	■															
	Amibes indet.[10,11]	▨															▨
Métazoaires + Autres	Oxes indet.	■										■					
	Acanthoxe 1 indet.	■															
	Acanthoxe 2 indet.	■															
	Spicule tétraxone indet.	■															
	Microsclère indet.	■															
	Oligochète indet.		■														
	Rhabditidae indet.											■					
	Aphelenchidae indet.	■		■													
	Nématodes indet.	■					■										
	Écailles de lépidoptères	■	■			?	■	■	■		■	■					
	Radiole d'echinopluteus	■															
	Poils de plantes	■	■				■	■	■		■	■					

Tableau VI-2 : Exigences écologiques des microorganismes retrouvés dans les différentes ambres médio-crétacés français.

Légende : bleu : organismes dulçaquicoles ; marron : organismes terrestres ; jaune ; organismes marins ; bleu rayé marron : organismes dulçaquicoles possiblement terrestres ; marron rayé bleu : organismes terrestres possiblement dulçaquicoles ; ? : présence à confirmer ; [1]*L. resinatus* ; [2]*P. cenomanensis* ; [3]*E. napoleoni* ; [4]*T. mirabilis* ; [5]*P. sulcata* ; [6]*M. nummuloides* ; [7]*S. costatum* ; [8]*A. discoides* [Cdl] ; [9]*A. gibbosa* [Aix B2] ; [10]Kystes indet. [Arc A1] ; [11]Amibe nue [Eco].

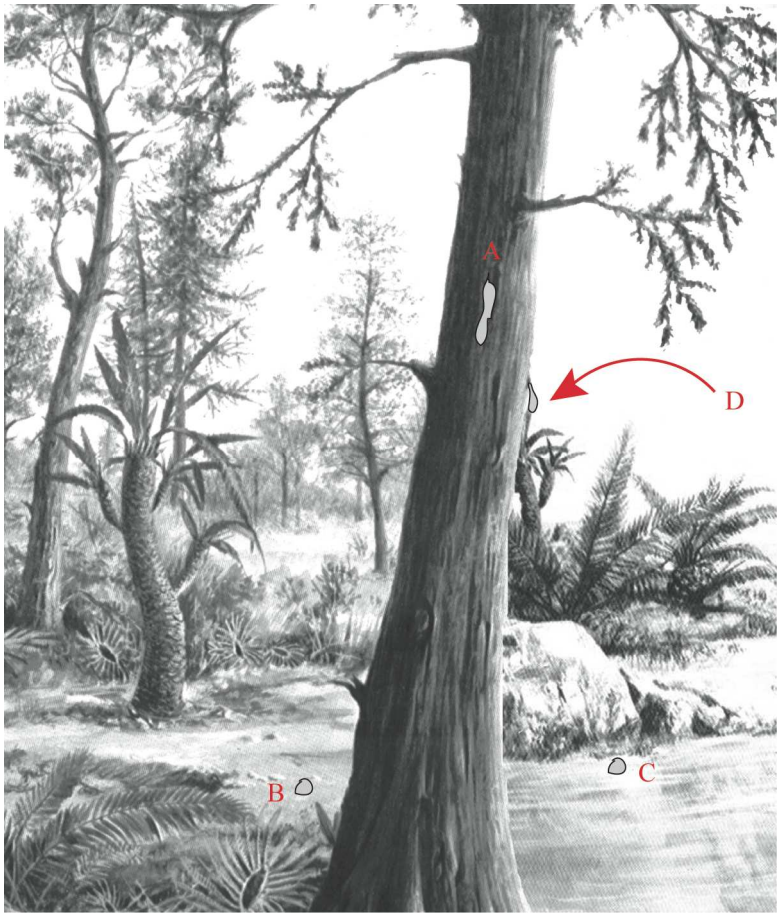

Figure VI-2 : Les quatre grandes catégories de microorganismes des ambres médio-crétacés français. Des coulées de résine sur le tronc ou les branches (A) ont préservé des microorganismes arboricoles. Les coulées tombées au sol ont piégé des microorganismes de sol sec à humide (B) et de sol inondé (C) selon les cas. Enfin, des microorganismes externes ont été importés dans la résine fraîchement sécrétée (D), soit sur les arbres, soit tombée au sol.

1-b-1 Les microinclusions arboricoles (Tableau VI-3)

Curieusement, il en existe peu dans les ambres étudiés.

Les bactéries gainées sont communes aujourd'hui dans les milieux forestiers où elles se développent au niveau du sol et sur l'écorce des arbres. Des filaments de *Sphaerotilus* (Fig. VI-3A) et *Leptotrichites* ont été découverts dans l'ambre de Fourtou. La faible diversité de ce dernier (Tableau VI-1) montre que les coulées de résines les ayant préservées ont été sécrétées au niveau de l'écorce humide des arbres et qu'elles ont durci au même endroit (absence de taxa typiques du sol comme des actinomycètes ou divers protistes). À Fouras-Bois Vert, des filaments de *Sphaerotilus* ont été retrouvés avec d'autres bactéries (des bacilles et des coques ayant pu se développer aussi bien sur l'écorce des arbres que sur le sol). L'absence de taxa

typiques du sol laisse supposer que, comme pour l'ambre de Fourtou, ces filaments ont été préservés sur le tronc des arbres.

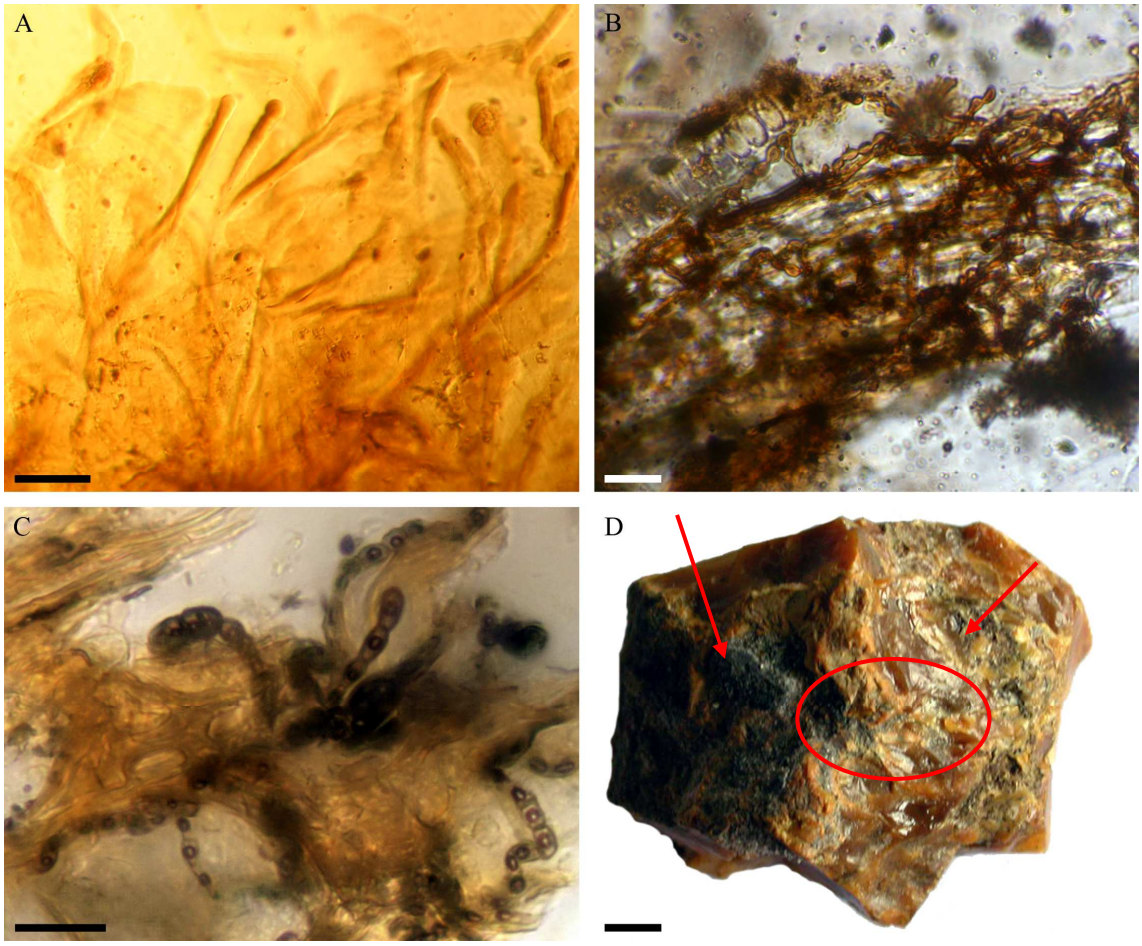

Figure VI-3 : Quelques exemples de taxa arboricoles. A- Filaments de *Sphaerotilus* sp. orientés de manière centripète [Fou]. Échelle : 50 µm. Le bas de la photographie représente l'extérieur du morceau d'ambre. B- *Metacapnodium* sp. [Arc A1]. Échelle : 50 µm. C- *Cladosporium* sp. [Arc A1]. Échelle : 20 µm. D- Morceau Arc38M [Arc A1] dans lequel un spécimen de *Cladosporium* a été retrouvé (emplacement signalé par le cercle). Les flèches indiquent la présence de fibres de bois d'Araucariaceae. Échelle : 0,5 cm.

Quelques champignons épiphytes (tous trouvés dans les ambres charentais) sont aussi à rattacher aux inclusions arboricoles. Ainsi, il a pu être mis en évidence que des ascomycètes et des basidiomycètes devaient pousser sur les troncs et les branches des arbres il y a 100 millions d'années, comme par exemple le spécimen de *Metacapnodium* d'Archingeay-les Nouillers (Fig. VI-3B ; Girard et al. accepté c). Le spécimen de Polyporaceae, retrouvé dans le morceau Cdl2, est aussi à rapporter au groupe des organismes arboricoles. En effet, beaucoup de ces basidiomycètes ont perdu leur stipe et se développent sur l'écorce des arbres (plus rarement, sur du bois mort ou sur le sol).

Les restes d'une possible Uredinale, retrouvées sur des débris de bois dans le morceau Cdl9L, ont été attribués à ce groupe d'organismes. Néanmoins, ils peuvent aussi s'être développés sur un morceaux de bois en décomposition sur le sol et alors faire partie des organismes typiques de sol sec à humide. La plupart des spécimens de *Cladosporium* retrouvés (Fig. VI-3C) sont isolés dans l'ambre. Seul le spécimen trouvé dans Ar38M est préservé sur un morceau de bois d'Araucariaceae (Fig. VI-3D), ce qui laisse supposer qu'il devait être « arboricole ». Néanmoins, les organismes qui lui sont associés (actinomycètes et cyanobactérie *P. cenomanensis*) sont caractéristiques du sol (inondé ou pas). Plusieurs hypothèses peuvent ainsi être formulées. *Cladosporium* pouvait être arboricole, et s'est retrouvé associé à des organismes du sol lorsque la résine est tombée. Il pouvait aussi se développer sur des morceaux de bois en décomposition sur le sol (il serait alors à reclasser parmi la catégorie suivante). Enfin, il pouvait être résinicole et s'être développé sur les coulées de résine sur le sol, lorsque celles-ci étaient produites par des racines, ou sur l'écorce, lorsque la sécrétion se faisait par le tronc ou les branches.

Microinclusions	**Age**	**Gisement**
Bactéries gainées		
Leptotrichites resinatus	Cénomanien moyen	Fou
Sphaerotilus sp.	Cénomanien inf. à moyen	Frs / Fou
Champignons		
Metacapnodium	Albien ter.	Arc A1
*Cladosporium**	Albien ter./Cénomanien inf.	Arc A1 / Frs
Polyporaceae	Albien ter.	Cdl
Uredinales*	Albien ter.	Cdl

Tableau VI-3 : Liste de microinclusions arboricoles retrouvées dans les ambres médio-crétacés français. Les symboles * indiquent que ces taxa peuvent aussi appartenir aux microorganismes de sols secs à humides.

1-b-2 Les microinclusions de sols secs à humides (Tableau VI-4)

Ces organismes ont été retrouvés dans tous les ambres étudiés. Ils correspondent à divers taxa de bactéries, de champignons et de protistes (végétaux et animaux), ainsi qu'à quelques métazoaires.

Les plus représentatifs, car les plus nombreux, sont les actinomycètes dont les hyphes ne sont pas fragmentées (comme les Actinomycètes de type C ; Fig. VI-4A). La fragilité de ces structures fait qu'elles auraient dû être cassées lors de leur piégeage. Ces fossiles ne résultent donc pas d'un simple piégeage, mais plutôt d'une colonisation de la résine. L'intégrité des

filaments ne peut, en effet, provenir que de la croissance, pendant un temps indéterminé, de ces actinomycètes dans la résine encore non durcie. Ceci est aussi confirmé par le fait que ces filaments ne montrent pas d'organisation préférentielle dans l'ambre. Un piégeage réel aurait, en effet, provoqué la réorientation des filaments dans le sens du fluage de la résine comme cela est le cas pour des filaments actuels (Obs. Pers. sur de la résine prélevée sur des conifères du Campus de Beaulieu, Université de Rennes 1).

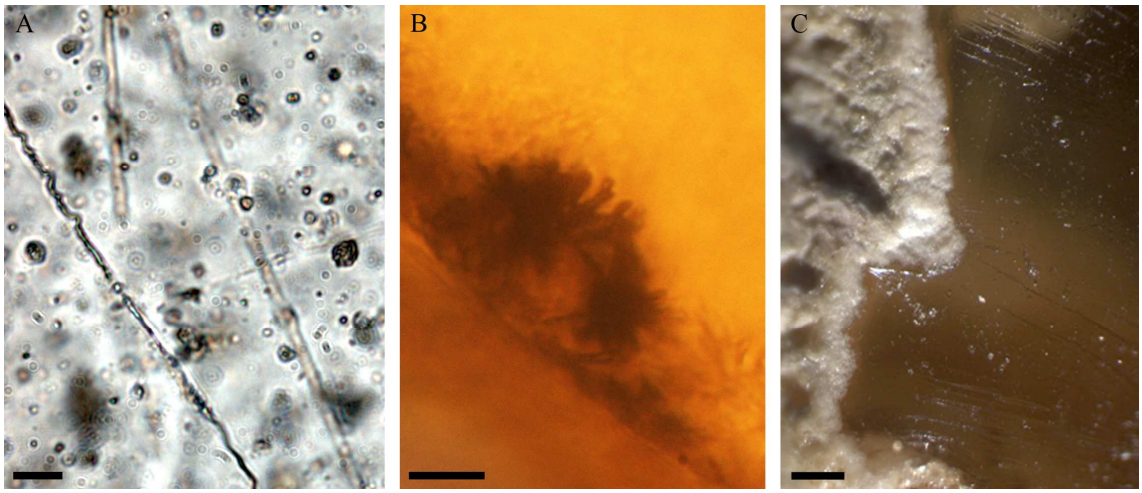

Figure VI-4 : Actinomycètes de sols secs à humides. A- Actinomycètes de type C [Cdl]. Échelle : 10 µm. B- Colonie d'actinomycètes de types A [Frs]. Échelle : 10 µm. C- Cortex d'actinomycètes de type A autour d'un morceau d'ambre jaune [Frs]. Échelle : 200 µm.

Les actinomycètes de type A (Fig. VI4B) devaient être résinophiles. Sur certains morceaux d'ambre jaune de Fouras-Bois Vert et de Cadeuil, ces organismes ont créé un voile continu relativement fin (quelques micromètres d'épaisseur) autour des coulées de résine (Fig. VI-4C). L'intégrité des filaments et leur croissance centripète suggèrent que ces actinomycètes devaient utiliser la résine comme support de croissance, voire comme substance nutritive. Dans les ambres miel et de litière des Charentes, ils ne forment pas un voile complet, mais seulement de petites colonies de quelques micromètres à quelques dizaines de micromètres de diamètre. Le diamètre de ces colonies permet d'estimer leur temps de croissance à 2-4 jours (Sina M. Adl, comm. pers.). Le fait que ces actinomycètes aient complètement colonisé la surface de certains ambres jaunes montre que ces résines ont mis plus de temps à se solidifier que les ambres miel et de litière.

Les autres procaryotes typiques de sols secs à humides correspondent à des bacilles et coques, les actinomycètes de type B et les Pseudonocardiaceae. Leurs caractéristiques

montrent que tous ces fossiles résultent d'un piégeage réel (pas d'orientation préférentielle autre que celle du fluage de la résine).

De nombreux eucaryotes, eux aussi typiques de sols secs à humides, ont été répertoriés.

Plusieurs champignons ont été classés dans cette catégorie d'organismes. La présence de spécimens d'Endomycetaceae prouve ainsi l'existence de champignons saprotrophes couvrant les sols de cette époque. L'existence de spécimens d'*Aspergillus* (Fig. IV-20) dans l'ambre cénomanien d'Archingeay-les Nouillers est particulièrement intéressante. Ces champignons sont connus aujourd'hui pour se développer sur des fruits et des débris végétaux en décomposition, principalement d'angiospermes (Moreau 1953). Le spécimen de l'ambre est sans doute la preuve que ces champignons avaient une écologie différente au Crétacé moyen. Peut-être utilisaient-ils la résine comme support de croissance. Un des spécimens retrouvés semble, en effet, totalement indépendant de tout reste végétal. Le second est, au contraire, piégé sur des débris organiques non identifiés pouvant correspondre à des restes de feuilles comme l'indiquent certaines structures préservées. Les Gloméromycètes (comme le montre la présence du champignon carnivore dimorphique ; Fig. IV-21) participaient à l'écologie des sols crétacés. Enfin, la présence de nombreux mycéliums non identifiés laisse supposer que les champignons devaient être nettement plus diversifiés que ce qu'il ressort de cette étude. En grande partie, ces fragments correspondent à des mycéliums de champignons inférieurs, mais les restes d'ascomycètes et de basidiomycètes non identifiés ne sont pas rares (représentés par des hyphes septées non identifiées ou des spores isolées). Il est fort probable que la plupart de ces taxa aient été des organismes de sols secs à humides.

La majorité des protistes retrouvés appartient à cette catégorie d'organismes. Toutes les amibes testées identifiées ont des représentants actuels vivant au niveau de sols secs à humides. Certaines (*Arcella*, *Hyalosphenia*, *Cryptodifflugia*, *Assulina*, Fig. IV-33, IV-35A-B, IV-36A) correspondent à des genres caractéristiques de sols sur lesquels des mousses se développent (Lee et al. 2000b). Nos fossiles suggèrent ainsi que des mousses, pour le moment non formellement identifiées dans les ambres étudiés, devaient être présent dans la forêt médio-crétacée. À noter que les amibes du genre *Centropyxis* (Fig. IV-34) et de la famille des Amphitremidae (Fig. IV-38A) sont présentes dans les sols actuels (Lee et al. 2000b) mais ont déjà été mentionnées dans des environnements d'eau saumâtre (Rull et Vegas-Vilarrúbia 1995). Il est donc envisageable que ces spécimens fassent partie d'un groupe d'organismes à part, liés à un environnement à salinité variable. Si tel est le cas, ces microfossiles seraient les

seuls micromarqueurs formels d'un milieu saumâtre. Perrichot et al. (2007a) ont déjà mentionné des spécimens de punaises Schizopteridae dans les ambres d'Archingeay-les Nouillers (Arc A1) et de la Buzinie (Buz B2) typiques de tels environnements.

Les ciliés *Brachonella* et *Grossglockneria* ([Arc A1] ; Fig. IV-37D-E) ont des représentants actuels typiques de sols secs à humides (ex : *G. ovata* Foissner 1999 ; Foissner 1999).

L'algue planctonique *Quadrigula* ([Arc A1] ; Fig. IV23B) est un taxon d'eau douce (Bourrelly 1966). Il peut se développer à la fois en lac (ex : *Q. lacustris* (Chodat) Smith 1920), en rivière (Winkelmann et al. 2004) ou en tourbière (Cambra et Hindák 1998). Ce genre se développe aussi au niveau de sols humides (Wielgolaski 1975), comme les espèces *Q. chodatii*, *Q. closteroides*, *Q. limneticum* Smith 1920 ou *Q. pfitzeri*. La découverte de ce genre dans un morceau d'ambre de litière *sensu* Perrichot (2004) semble privilégier le fait que les spécimens crétacés étaient typiques du sol.

La découverte du genre *Myrmecia* ([Arc A1]) est particulièrement intéressante (Fig. IV-23A). Aujourd'hui, ce genre est parfois associé à du lichen pour lequel il joue un rôle de gonidie (Bourrelly 1966). Si la présence de lichen n'est pas avérée dans le cas des ambres charentais, les spécimens du genre *Myrmecia* en sont peut-être un témoignage indirect.

L'algue verte *Trentepohlia* ([Eco] ; Breton et Tostain 2005) est aussi un taxon lichenisant. Bourrelly (1966) mentionne que les Trentepohliales sont des algues subaériennes vivant sur des sols humides, des rochers, des troncs d'arbres ou encore des feuilles. Le fossile de l'ambre d'Ecommoy représente l'indice le plus direct de la présence de lichen dans les forêts médio-crétacées de l'Ouest européen, d'autant plus qu'il est associé à des filaments mycéliens (Breton et Tostain 2005).

Enfin, les métazoaires de sols secs à humides sont représentés par les nématodes et l'oligochète des ambres des Charentes.

Microinclusions	Age	Gisement
Actinomycètes		
Actinomycète de type A	Albien ter./Cénomanien inf.	Arc A1, Cdl, Rnd, Frs, Aix B2, Buz B2 et Eco
Actinomycète de type B	Albien ter.	Arc A1
Actinomycète de type C	Albien ter./Cénomanien inf.	Tous sauf Arc A2, Puy, Olé, Fou et Sal
Pseudonocardiaceae	Albien ter.	Arc A1
Champignons		
Aspergillus	Cénomanien inf.	Arc A2
Endomyces	Albien ter.	Arc A1
Endomycetaceae	Albien ter.	Arc A1
Champignon carnivore	Albien ter.	Arc A1
Agaricales	Albien ter.	Frs
Peronosporaceae indet.	Albien ter.	Arc A1
Amibes testées		
Assulina	Cénomanien inf.	Buz B2
*Arcella**	Albien ter./Cénomanien inf.	Arc A1 / Cdl / Aix B2
Arcellidae indet.*	Albien ter./Cénomanien inf.	Cdl / Aix B2 / Buz B2
Centropyxis	Albien ter.	Arc A1
*Cryptodifflugia**	Albien ter.	Cdl
Hyalosphenia	Albien ter.	Cdl
Hyalosphenidae indet.	Albien ter.	Arc A1
Microchlamyiidae indet.*	Albien ter.	Cdl
Amphitremidae indet.	Albien ter.	Arc A1
Amibes indet.*	Albien ter.	Arc A1 / Eco
Ciliés		
Grossglockneria	Albien ter.	Arc A1
Brachonella	Albien ter.	Arc A1
Spirotrichia indet.	Albien ter.	Cdl / Eco
Ciliés indet.*	Albien ter.	Arc A1 / Eco
Algues		
Myrmecia	Albien ter.	Arc A1
Quadrigula	Albien ter.	Arc A1
Trentepohlia	Cénomanien moyen	Eco
Euglenaceae indet.*	Albien ter./Cénomanien inf.	Arc A1 / Frs
Vers		
Rhabditidae indet.	Cénomanien inf.	Buz B2
Aphelenchidae indet.	Albien ter.	Arc A1 / Rnd
Nématodes indet.	Albien ter./Cénomanien inf.	Arc A1 / Frs
Oligochète indet.	Albien ter.	Arc A1

Tableau VI-4 : Liste de microinclusions typiques de sols secs à humides retrouvées dans les ambres médio-crétacés français. Les symboles * indiquent que ces taxa peuvent aussi appartenir aux microorganismes de sols inondés.

1-b-3 Les microinclusions de sols inondés (Tableau VI-5)

Ce sont, de beaucoup, les microorganismes les plus représentés. Seul l'ambre de Fourtou n'en a pas livré.

La cyanobactérie *P. cenomanensis* est le taxon le plus important en termes d'abondance. Elle correspond à plus de 95 % des microorganismes retrouvés dans les ambres charentais et d'Ecommoy. Beaucoup de filaments de *P. cenomanensis* sont recouverts de fines bulles (Fig. IV-3G-H) leur donnant un aspect de « budding filaments » (filaments bourgeonnants). Waggoner (1992) et Breton et Tostain (2005) ont interprété ce type de structures comme résultant d'un piégeage sub-aquatique des filaments.

P. cenomanensis forme des cortex plus ou moins fins autour de certains morceaux d'ambre. À l'intérieur de ces cortex, les filaments montrent une orientation centripète (Fig. VI-5A-B), se développant depuis l'extérieur de l'ambre vers son cœur. Peñalver et al. (2007b) ont décrit des structures identiques dans l'ambre médio-crétacé espagnol. Ces auteurs les ont interprété comme dues à la dégradation de l'ambre par des organismes actuels. Dans les gisements charentais et d'Ecommoy, quelques morceaux d'ambre ont montré un cortex de filaments recouvert par une nouvelle coulée de résine (Fig. VI-5C-D). Les cortex filamenteux se sont donc formés *in situ*, à l'époque et à l'endroit même de la sécrétion de la résine et non pas longtemps après celle-ci.

La croissance d'organismes filamenteux dans la résine a été supposée par plusieurs auteurs. À partir de certains fossiles issus de l'ambre balte, Rikkinen et Poinar (2000) ont émis l'hypothèse que certains champignons ont pu croître dans la résine. Schmidt et Schäfer (2005) ont cultivé des filaments de la bactérie *Leptothrix* sur des résines de conifères (croissance de 200-300 µm en 2-3 jours). L'orientation centripète de filaments de *P. cenomanensis* indique qu'elle a pu se développer dans un milieu tel que la résine d'Araucariaceae (voire de Cheirolepidiaceae) il y a 100 millions. Dans le cas d'un piégeage simple, les filaments auraient été orientés dans le sens du fluage de la résine et non pas de manière centripète. Après un piégeage initial (lors de sa sécrétion ou de sa chute au sol, la résine a dû se retrouver en contact avec quelques filaments), *P. cenomanensis* a utilisé la résine comme support de croissance (voire comme substance nutritive). Cela lui a permis de se développer sur toute la périphérie de certaines coulées de résine (Fig. VI-5B,E). Cette installation a été favorisée par le fait que tout cela s'est déroulé en milieu sub-aquatique. La résine plongée dans l'eau met plus de temps à se durcir et, parfois, flotte (Obs. Pers. sur résine actuelle). Ces deux caractéristiques de coulées de résine en milieu aqueux permettent ainsi d'expliquer la formation d'importants cortex autour de certains morceaux d'ambre, atteignant parfois 2-3 centimètres d'épaisseur.

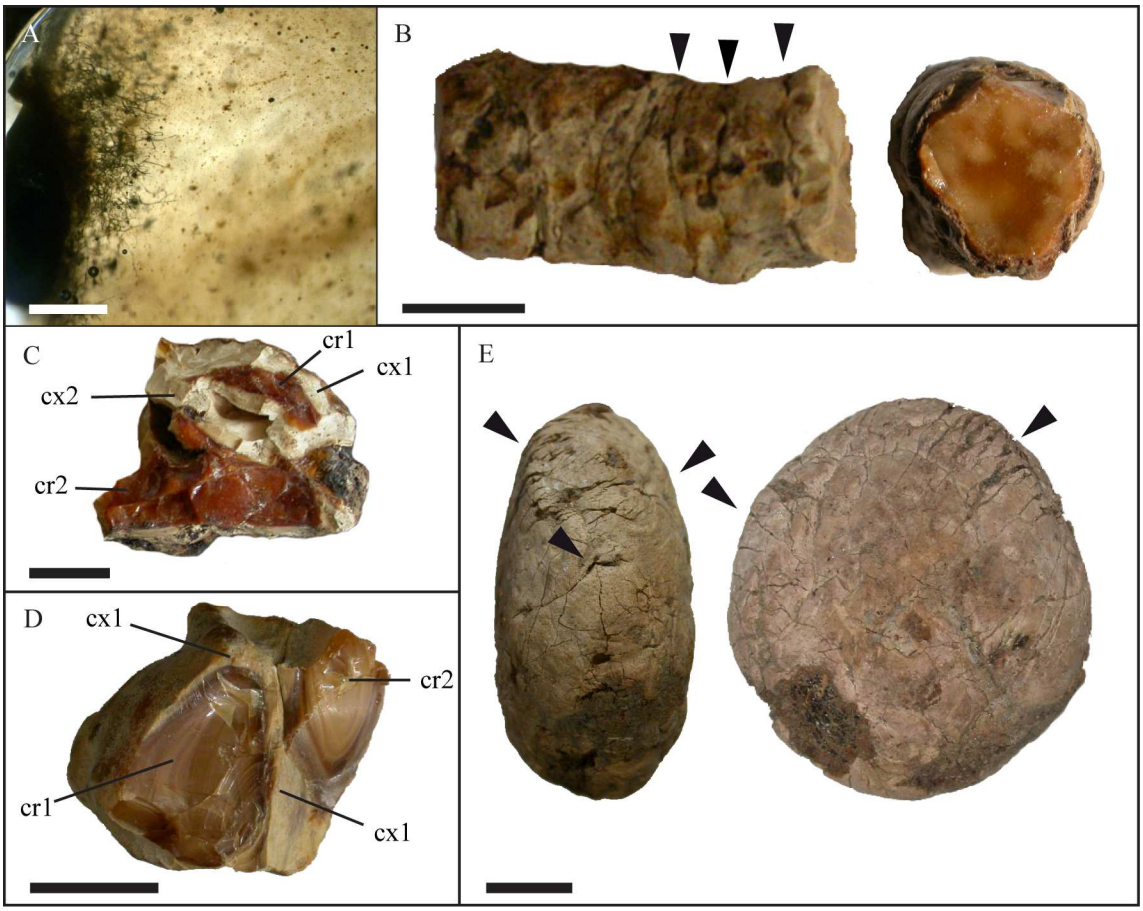

Figure VI-5 : *Palaeocolteronema cenomanensis*. A- Croissance centripète de filaments (extérieur de l'ambre à gauche) [Arc A1]. Échelle : 1 mm. B- Stalactite d'ambre recouverte par un cortex craquelé (flèches) ; à gauche, vue latérale ; à droite section montrant la croissance centripète des filaments. C- Morceau d'ambre de La Buzinie [Buz A2] composée de deux coulées (cr1 et cr2), chacune recouverte par un cortex de filaments (cx1 et cx2). C- Coulée (cr1) recouverte par un cortex (cx1), lui-même recouvert par une nouvelle coulée (cr2) [Arc A1]. E- « Galette discoïde » d'ambre avec un cortex très craquelé (flèches). À noter le fort aplatissement de la galette. Échelles : 1 cm (B-E).

De nombreux autres microorganismes sont issus de ce même type de milieu. Les actinomycètes de Salignac présentent des filaments possédant de fines bulles à leur surface (« budding filaments » ; Fig. VI-6A). Contrairement à *P. cenomanensis*, les filaments de ces actinomycètes sont orientés dans le flux de la résine (Fig. VI-5B), montrant ainsi qu'ils ont bien été piégés et qu'ils ne résultent pas d'une croissance. Le fort degré de fragmentation des hyphes confirme cette hypothèse. La fragilité de ces organismes fait que leurs filaments ont été partiellement détruits lors de leur piégeage.

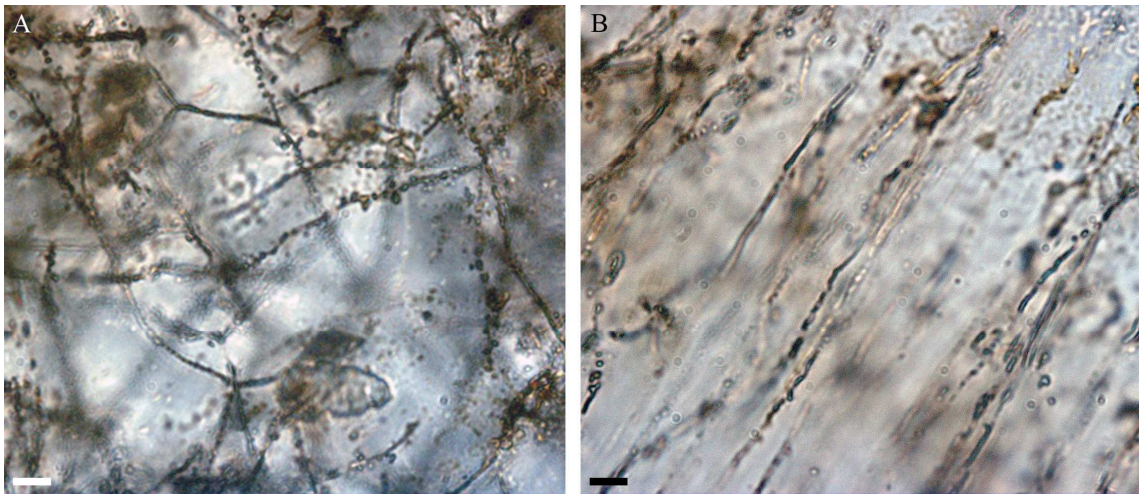

Figure VI-6 : Actinomycètes de Salignac. A- « Budding filaments ». B- Filaments orientés dans le flux de l'ambre. Échelles : 10 µm.

Les autres microorganismes de sols inondés correspondent à divers protistes. L'algue verte *Enallax* est aujourd'hui principalement retrouvée dans de petites mares d'eau douce (qu'elles soient sous climat chaud ou froid ; Bourrelly 1966 ; Hegewald 1989 ; Da et al. 1997). *E. napoleoni* ([Arc A1], [Cdl] et [Aix B2]) devait se développer dans des mares analogues, il y a 100 millions d'années. L'algue *Chlorcorona* fait partie du phytoplancton de certains lacs de l'ex-Tchécoslovaquie (Fott 1949) et de petites mares d'Amérique du Nord (Hoops et Floyd 1982). Le spécimen de l'ambre des Renardières devait lui aussi faire partie du phytoplancton d'eau douce de l'époque. *E. napoleoni* et *Chlorcorona* ont été retrouvées en syninclusion avec *P. cenomanensis*, confirmant bien qu'il s'agit de deux taxa dulçaquicoles. Les spécimens de Desmiidae et de Siphonales ([Eco] ; eux aussi associés à *P. cenomanensis*) sont aussi des taxa dont les représentants actuels sont issus de milieux dulçaquicoles. En revanche il est difficile de préciser si les spécimens d'Euglenaceae ([Arc A1], [Frs] et [Eco]) proviennent de ce type d'environnement. En effet, ils sont aujourd'hui fréquents dans les sols très humides, inondés ou non (Lee et al. 2000b).

Le cilié *Astylozoon* se rencontre actuellement soit dans des mares d'eau douce, soit sur des terres inondées (Çarpa 2007). Le spécimen de l'ambre ([Arc A1]) suggère que le sol de la forêt devait momentanément être inondé. Préservé dans le morceau Arc115, il a été retrouvé en syninclusion avec de nombreux arthropodes typiques d'une litière de forêt (Perrichot 2004 ; Perrichot et Girard accepté). Les autres ciliés indéterminés (ambre charentais et d'Ecommoy) sont plus ambigus, ceux-ci pouvant provenir aussi bien d'un milieu sub-aquatique que d'un milieu terrestre.

Les amibes testées de la famille des Arcellidae et des Microchlamyiidae, ainsi que le genre *Cryptodifflugia*, sont couramment retrouvées dans des milieux d'eau douce (Lee et al. 2000b). Néanmoins, tout comme les spécimens d'Euglenaceae, ces amibes peuvent aussi avoir vécu au niveau d'un sol à forte humidité, mais non inondé. Ils ont été placés dans cette catégorie car ils sont associés à d'autres taxa dulçaquicoles comme *P. cenomanensis*.

Microinclusions	**Age**	**Gisement**
Cyanobactéries		
Palaeocolteronema cenomanensis	Albien ter./Cénomanien inf. à moy.	Tous les gisements charentais / Eco
Actinomycètes		
Actinomycètes de Salignac	Cénomanien moy.	Sal
Algues		
Enallax	Albien ter./Cénomanien inf.	Arc A1 / Cdl / Aix B2
Chlorcorona	Albien ter.	Rnd
Euglenaceae indet.*	Albien ter./ Cénomanien inf. à moy.	Arc A1 / Frs / Eco
Desmiidae indet.	Cénomanien moy.	Eco
Siphonales indet.	Cénomanien moy.	Eco
Ciliés		
Astylozoon	Albien ter.	Arc A1
Ciliés indet.*	Albien ter./Cénomanien inf. à moy.	Arc A1 /Eco
Amibes		
*Arcella**	Albien ter./Cénomanien inf.	Arc A1 / Cdl / Aix B2
Arcellidae indet.*	Albien ter./Cénomanien inf.	Cdl / Aix B2
*Cryptodifflugia**	Albien ter.	Cdl
*Microchlamyiidae indet.**	Albien ter.	Cdl
Amibe nue indet.*	Cénomanien moy.	Eco
Amibes testées indet.*	Albien ter.	Arc A1

Tableau VI-5 : Liste de microinclusions caractéristiques de sol inondé. Les symboles * indiquent que ces organismes peuvent aussi avoir appartenu aux groupes des microorganismes de sol sec à humide.

1-b-4 Les microinclusions importées (Tableau VI-6)

La très grande majorité de ces microinclusions correspond à des poils de plantes. Ces derniers possèdent différentes morphologies qui corroborent les données paléobotaniques. Ils permettent de dire que fougères et conifères formaient une part importante de la forêt (Struwe et al. en préparation). Ces microinclusions peuvent avoir été piégées dans la résine lorsqu'elles se sont détachées des plantes et qu'elles sont tombées au sol. Elles correspondent souvent aux toutes premières microinclusions piégées dans les coulées de résine sécrétées de

manière aérienne. Elles sont apportées par le vent, déplacées sur des distances plus ou moins importantes. Ainsi, à titre expérimental, des coulées de baume du Canada ont été placées sur les rebords de fenêtre du troisième étage du bâtiment 15 du campus de Beaulieu (université de Rennes 1). De nombreux poils de plantes ont été piégés très rapidement (en quelques heures, plusieurs dizaines de spécimens se retrouvent englués dans le baume) bien que les premiers arbres soient distants d'une vingtaine de mètres (Obs. Pers. ; Fig. VI-7A-B).

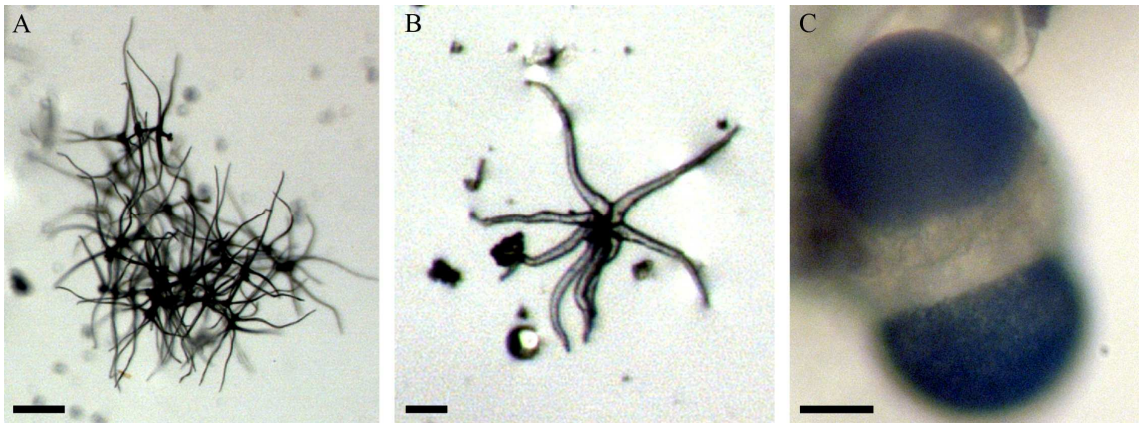

Figure VI-7 : Exemple de microinclusions importées dans des résines actuelles. A,B- Poils de plantes importés dans du baume du Canada situé sur le rebord de la fenêtre du bureau 326 du laboratoire Géosciences Rennes. Échelles : 50 et 10 µm. C- Pollen de pin importé dans de la résine actuelle d'*Araucaria*. Échelle : 10 µm.

D'autres microinclusions, plus inattendues (Girard et al. Accepté d,e), ont été importées ([Arc A1] et [Buz B2]).

Toutes les diatomées centriques décrites précédemment correspondent à des genres marins (Fig. IV-26 à IV-31). L'absence de diatomées pennées reliées à des taxa dulçaquicoles semble confirme que les diatomées d'eau douce n'étaient pas apparues à l'époque. Leur première occurrence ne provient que de cherts maastrichtiens du Mexique, dans lesquels un assemblage contenant à la fois des diatomées centriques et pennées ont été retrouvées (Chacón-Baca et al. 2002).

Si les plus diversifiés des organismes marins piégés dans l'ambre sont les diatomées, les plus abondants sont les spicules de spongiaires (Fig. IV-39). À plus de 99 %, ils correspondent à des oxes de démosponges, mais la présence de deux types d'acanthoxes, d'un spicule tétraxone et d'un microsclère montre que les spongiaires devaient être variés dans la mer qui entourait la forêt à ambre.

À noter également la présence de deux spécimens de radiolaires et d'un foraminifère (Fig. IV-36B-E), ainsi que d'un radiole d'echinopluteus (Fig. IV-41B).

Microinclusions	**Age**	**Gisement**
Diatomées		
Aulacoseira ?	Albien ter.	Arc A1
Basilicostephanus	Albien ter.	Arc A1
Coscinodiscus	Albien ter.	Arc A1
Hemiaulus	Albien ter.	Arc A1
Melosira	Albien ter.	Arc A1
Paralia	Albien ter.	Arc A1
Rhizosolenia	Albien ter.	Arc A1
Skeletonema	Albien ter.	Arc A1
Stephanopyxis	Albien ter./Cénomanien inf.	Arc A1 / Buz B2
Syndetocystis	Albien ter.	Arc A1
Trochosira	Albien ter.	Arc A1
Spécimens indet.	Albien ter.	Arc A1
Foraminifères		
Nodosariidae indet.	Albien ter.	Arc A1
Spongiaires		
Oxes	Albien ter.	Arc A1
Acanthoxe de type A	Albien ter.	Arc A1
Acanthoxe de type B	Albien ter.	Arc A1
Spicule tétraxone	Albien ter.	Arc A1
Microsclère	Albien ter.	Arc A1
Radiolaires		
Spumellaria indet.	Albien ter.	Arc A1
Spécimens indet.	Albien ter.	Arc A1
Échinoderme		
Radiole d'échinopluteus	Albien ter.	Arc A1
Autres		
Poils de plantes	Albien ter./Cénomanien inf.	Tous les gisements charentais sauf Rnd, Puy, Arc A2 et Olé

Tableau VI-6 : Liste de microinclusions importées dans la résine, découvertes dans les ambres médio-crétacés français.

Une curiosité du microassemblage décrit dans ce travail est l'absence de pollen et spores. Ils se sont eux aussi rapidement implantés dans des coulées de baume du Canada, exposées en plein air à quelques mètres de différents arbres (Obs. Pers. ; Fig. VI-7C). Il est donc particulièrement surprenant de ne pas les retrouver dans nos ambres car résine et palynomorphes sont produits dans le même milieu et, pour certains grains de pollen, par la

même plante. Il aurait donc semblé logique de retrouver en nombre pollen et spores dans l'ambre. Cette particularité n'est pas spécifique aux ambres français. Ils sont rares dans tous les ambres mésozoïques (Dani Azar, comm. pers.), alors qu'ils sont bien représentés dans les ambres tertiaires (De Franceschi et al. 2000 ; Dejax et al. 2001). Néraudeau et al. (sous presse a) supposent que leur absence peut être due à un découplage temporel des productions de résine et de palynomorphes. Cette hypothèse, bien que permettant d'expliquer facilement ce manque, ne semble pas refléter la réalité du climat supposé régner au Crétacé moyen sur l'Europe de l'Ouest. Videt (2004) a montré, par des analyses isotopiques effectuées sur des coquilles d'ostréidés, que le Crétacé moyen était caractérisé par des alternances de saisons chaudes et sèches et de saisons encore plus chaudes et humides. Sous de telles conditions climatiques, productions de résine et de pollen restent plus ou moins continues toute l'année. Spores et pollen pourraient donc théoriquement être préservés dans les ambres médio-crétacés français.

D'autres hypothèses peuvent être aussi invoquées pour expliquer cette absence. La moins vraisemblable est celle de la destruction des palynomorphes après leur piégeage. La résine aurait agi comme un puissant acide et dissout pollen et spores englués. Or, ces derniers sont les substances végétales les plus résistantes connues, n'étant même pas détruites par beaucoup d'acides ou de solvants organiques (De Franceschi et al. 2000). Même si les propriétés physico-chimiques précises de la résine ayant donné les ambres médio-crétacés français ne sont pas connues, il semble peu probable qu'elles aient été très différentes de celles de résines actuelles qui ne peuvent pas dissoudre les spores et le pollen.

Pour l'instant, aucune hypothèse ne permet de réellement expliquer leur absence dans les ambres étudiés.

1-b-5 Les microinclusions d'origine indéterminée (Tableau VI-7)

Quelques microinclusions n'ont pas pu être classées dans une des quatre catégories définies précédemment. La cyanobactérie Hormogoniophycideae non identifiée du morceau Arc111 ([Arc A1]) peut faire partir des trois premières catégories d'organismes définies. En l'absence de réelle détermination, il n'est pas possible de préciser dans quel environnement elle vivait. Les divers restes de champignons non identifiés peuvent soit provenir des arbres, soit avoir vécu au niveau d'un sol sec à humide. Les écailles de lépidoptères appartiennent à des organismes qui vivaient à l'interface entre tous ces milieux.

Enfin, il faut noter que les bactéries bacille et coque, bien que placées dans les organismes de sols secs à humides, peuvent appartenir à toutes les catégories définies.

Microinclusions	Age	Gisement
Bactéries		
Bacilles et Coques	Albien ter./Cénomanien inf.	Tous les gisements charentais sauf Rnd, Puy et Olé
Cyanobactéries		
Hormogoniophycidae indet.	Albien ter.	Arc A1
Champignons		
Ascomycètes indet.	Albien ter./Cénomanien inf.	Arc A1 / Arc A2 /Frs
Champignons indet.	Albien ter./Cénomanien inf.	Arc A1 / Cdl / Frs / Aix B2
Autres		
Écailles de Lépidoptères	Albien ter./Cénomanien inf.	Tous les gisements charentais sauf Rnd, Puy et Olé

Tableau VI-7 : Listes de microinclusions d'origine indéterminée des ambres médio-crétacés français.

2- Implications paléoenvironnementales

Les taphocénoses préservées dans les ambres étudiés sont caractérisées par des influences à la fois terrestres et marines (Girard et al. Accepté c).

En termes d'abondance, les organismes dulçaquicoles dominent l'assemblage de microfossiles, notamment avec la cyanobactérie *P. cenomanensis*. Ceci suppose qu'une quantité non négligeable de résine a dû fluer en milieu aquatique comme cela est le cas dans les marécages côtiers actuels à *Taxodium* de Floride (Figure VI-8A-C ; Schmidt et Dilcher 2007 ; Girard et al. accepté c).

Les données acquises ici corroborent celles fournies par Perrichot (2004, 2005), qui avait montré que beaucoup de résine avait dû s'écouler au sol. Les assemblages mixtes organismes arboricoles + organismes du sol découverts dans certains morceaux d'ambre (ambre miel et de litière des gisements charentais) montrent que de la résine s'est écoulée depuis le tronc ou les branches de l'arbre avant de se solidifier au sol (Figure VI-8D-E). Néanmoins, la majeure partie de la résine a dû être sécrétée par des racines aériennes (Figure VI-8F), comme l'indique le grand nombre de morceaux d'ambre (ambre laiteux des Charentes) ne contenant que des microorganismes du sol.

Les données sédimentologiques et paléontologiques indiquent que les ambres étudiés se sont formés dans un contexte estuarien, dans lequel s'est développée une forêt de type

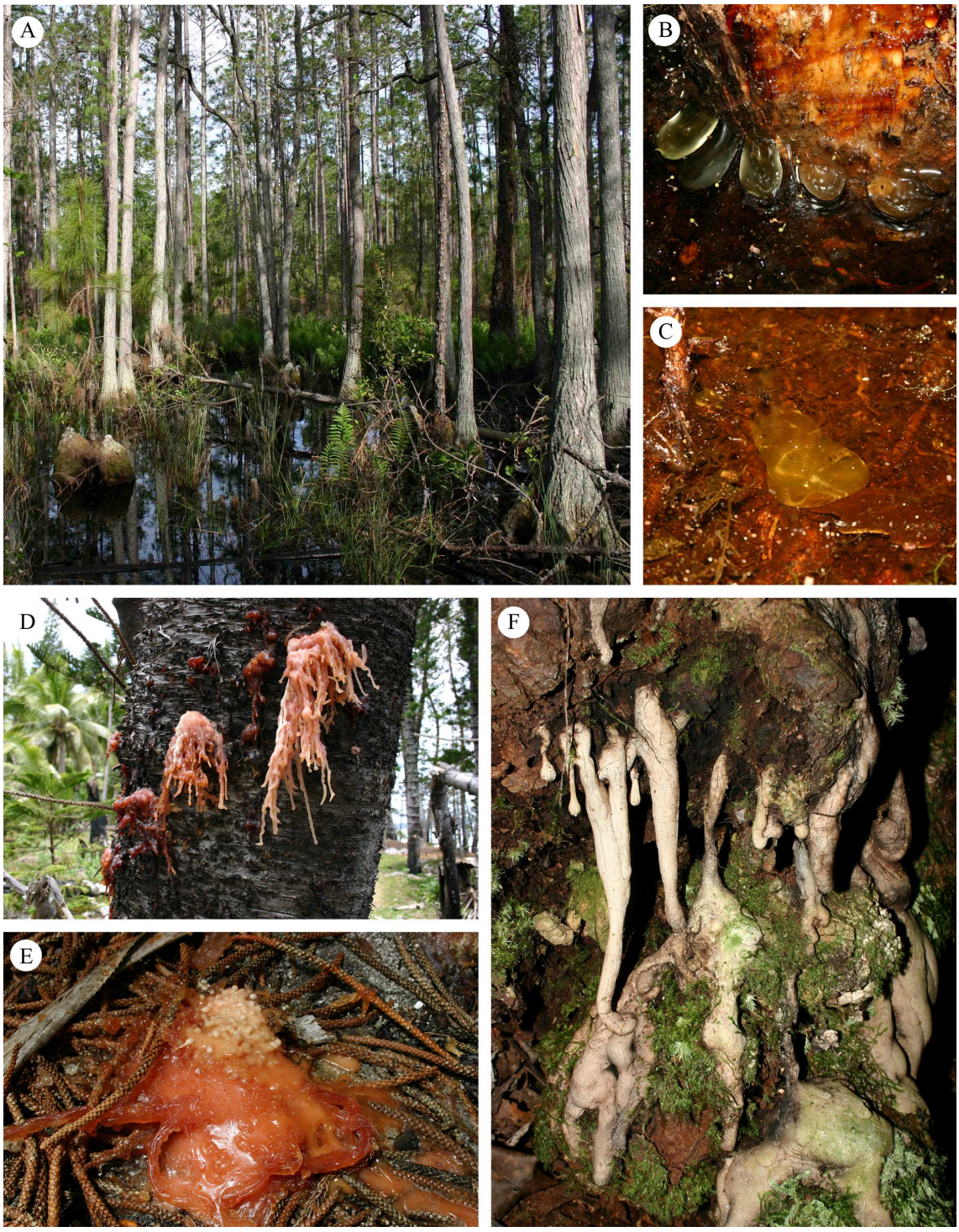

Figure VI-8 : Environnements actuels permettant de mieux appréhender les ambres charentais. A- Marécage à *Taxodium* de Floride. B- Coulées de résine en milieu aquatique au pied d'un *Taxodium*. C- Coulée isolée de résine dans l'eau. D- Coulées de résine sur un tronc d'*Araucaria columnaris*, Nouvelle-Calédonie. E- Coulées de résine tombée au sol, Nouvelle-Calédonie. F- Coulées de résine au niveau des racines d'*Araucaria columnaris*, Nouvelle-Calédonie.

Photos : Alexander R. Schmidt, Universität Göttingen.

mangrove pour ce qui est des gisements charentais (Perrichot 2005 ; Perrichot et al. 2007a,b). La présence de microinclusions marines dans les ambres d'Archingeay-les Nouillers (niveau A1) et de la Buzinie (niveau B2) prouve qu'à ces deux endroits, la forêt se développait directement sur la côte (estuaire externe). L'absence de cachet marin dans les autres gisements, pour le moment, laisse penser qu'elle devait être située en retrait du rivage marin (estuaire interne).

Il est aujourd'hui difficile de trouver des équivalents actuels à ce type de forêts. Les mangroves modernes sont caractérisées par la présence de palétuviers. Des études ont montré que ce type d'environnement a existé, et ceci avant même l'apparition de cette plante (Plaziat et Koeniguer 1983 ; Plaziat 1995 ; Plaziat et al. 2001). Plaziat et al. (2001) rapportent la présence de possibles paléomangroves anté-cénomaniennes, formées de fougères et de conifères. Ces auteurs suggèrent que les Cheirolepidiaceae étaient les plantes à l'origine de ces mangroves, comme l'atteste la présence de pollen de type *Classopollis*. Les gisements médio-crétacés français à ambre ont livré de très nombreux restes de Cheirolepidiaceae. Juignet et Médus (1971), Dejax et Masure (2005) et Peyrot et al. (2005) ont rapporté la présence de pollen de type *Classopollis* en Charentes et à Ecommoy. Des cuticules de *Frenelopsis alata* et du bois de type *Brachyoxylon* et *Protopodocarpoxylon* ont été aussi identifiés dans tous les gisements charentais (Néraudeau et al. 2002, 2003, 2005, sous presse a,b ; Gomez et al. 2004), mais aussi dans des gisements de l'Aude et du bassin vocontien (Philippe et al. 2008). Ainsi, il semble que la forêt ambrifère française se soit développée, au Crétacé moyen, dans un environnement assimilable à une paléomangrove à Cheirolepidiaceae, comme l'ont supposé Gomez et al. (2008) pour le niveau A2 d'Archingeay-les Nouillers.

Ce type d'environnement n'existe plus aujourd'hui : les angiospermes y ont totalement remplacé les conifères. Il en résulte qu'il est impossible de trouver un analogue actuel similaire à ce qu'a dû être la forêt médio-crétacée français. Un des exemples les plus proches est sans doute la forêt d'*Araucaria columnaris* (Forster) Hook 1852 de Nouvelle-Calédonie (Fig. VI-9 ; Girard et al. accepté c,d). Une partie de l'île est protégée par une barrière récifale, permettant à une forêt dense de résineux de se développer dans un environnement côtier. D'importantes coulées de résine sont sécrétées, parfois dues à des chutes d'arbres ou de branches ou à des feux de forêt. D'autres sont produites au niveau du tronc et des branches avant de tomber et de se solidifier au sol. Certaines sont aussi produites directement par des

racines. De telles coulées permettent de comprendre comment des organismes arboricoles et du sol peuvent avoir été piégés dans l'ambre, parfois dans un même morceau.

Schmidt et Dilcher (2007) ont rapporté que, dans de telles forêts, des bactéries et des champignons (comme ceux décrits dans cette étude) croissent souvent sur la résine, lorsque celle-ci est encore liquide. Ils ont aussi mis en évidence que des organismes tombant des arbres sont souvent piégés dans la résine répandue au sol. Dans une telle forêt, avec des coulées de résine importante et une mer toute proche, il est facilement envisageable d'inclure des microorganismes marins dans la résine. Les très grandes marées ou des tempêtes peuvent amener des taxa marins sur le sol de la forêt avant qu'ils ne soient recouverts de résine ou, via les embruns créés par le vent, ils peuvent être transportés directement dans les coulées de résine fraîchement sécrétées. Néanmoins, dans l'actuel, aucun microorganisme marin n'a pu être retrouvé dans des coulées de résine fraîche soumises aux embruns (Obs. Pers., sur des conifères actuels du littoral charentais).

Figure VI-9 : La forêt résinifère de Nouvelle-Calédonie, analogue actuel le plus proche de la forêt médio-crétacée des Charentes.

a- L'ambre de l'Aude (Tableau VI-8)

Il semble avoir été produit dans une zone à humidité importante pour permettre le développement des bactéries gainées *Sphaerotilus* et *Leptotrichites*. Son entomofaune est dominée par les diptères (17 spécimens), mais ont aussi été retrouvés six hyménoptères, un neuroptère et un hémiptère (Perrichot et al. 2007b ; données inédites). Les inclusions les plus intéressantes écologiquement sont de petits crustacés Tanaidacea (Perrichot et al. 2007b). Ces organismes vivent en milieu marin, mais certains sont typiques de milieux côtiers, voire estuariens. Leur découverte indique que l'ambre de l'Aude a été produit sur les bordures d'un estuaire (Fig. VI-10). Ceci permet d'expliquer à la fois la présence des Tanaidacea, mais aussi le développement d'organismes comme les bactéries gainées, réclamant une certaine humidité.

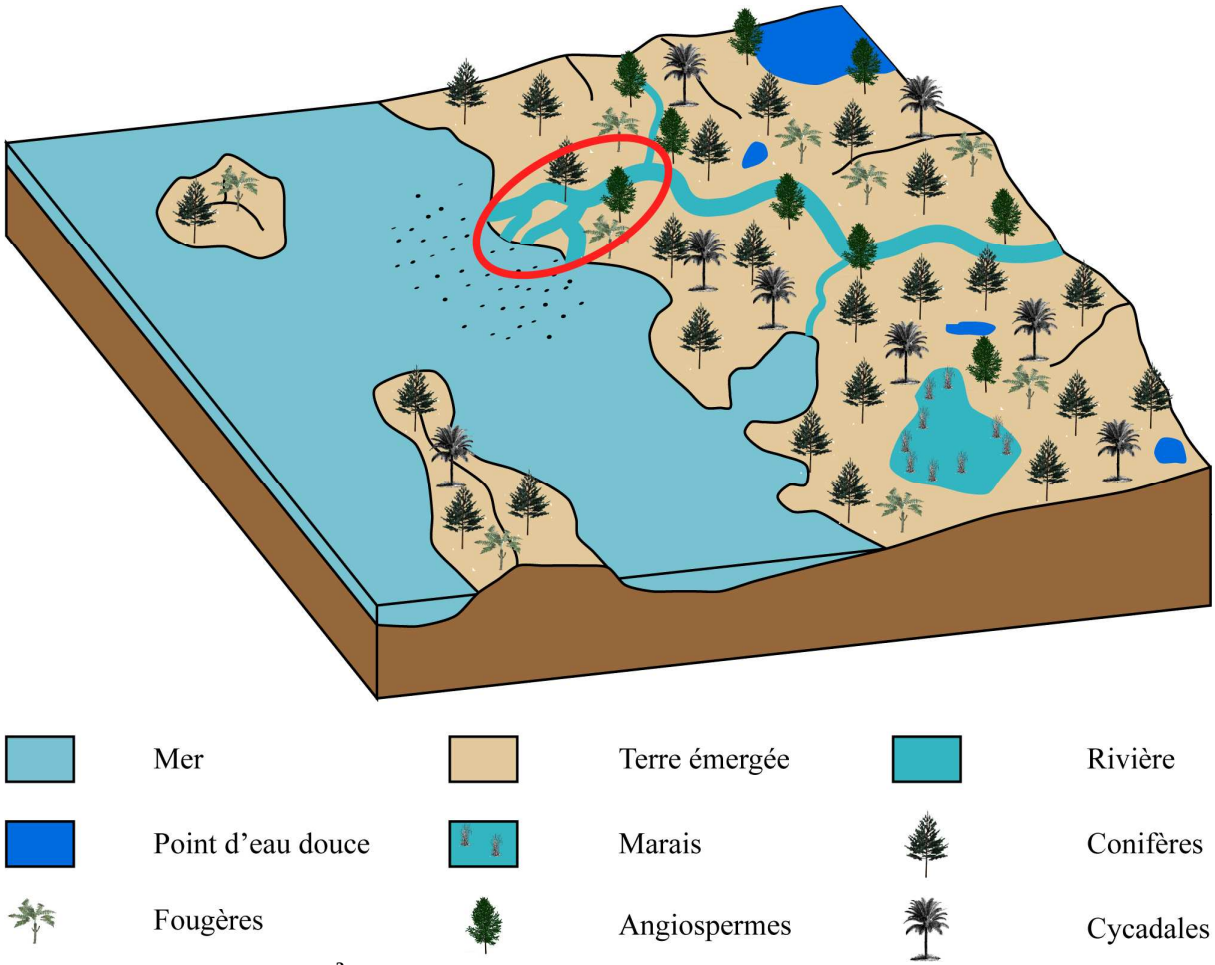

Fig. VI-10 : Bloc diagramme[2] des différents environnements dans lesquels les forêts à ambre du Crétacé moyen de France se sont développées. Le cercle représente le probable environnement de production de la résine de Fourtou (Aude), c'est-à-dire un environnement estuarien.

[2] Ce bloc diagramme a été réalisé à partir de données sédimentologiques (Néraudeau et al. 2002, 2003, 2005, sous presse a,b) et paléobotaniques (Gomez et al. 2004, 2008 ; Peyrot et al. 2005).

b- L’ambre du bassin vocontien (Tableau VI-8)

Cet ambre contient à la fois des microorganismes typiques de sols secs à humides (Actinomycètes de type C) et de sols inondés (Actinomycètes de Salignac). La faible diversité de cet assemblage indique qu’il a été sécrété par des racines sub-aériennes ou immergées (Fig. VI-11). En l’absence d’autres fossiles (champignons, arthropodes, amibes…) dans les morceaux ayant fourni ces actinomycètes, il n’est pas possible de préciser davantage l’environnement de sécrétion de la résine à l‘origine de l’ambre de Salignac et de Banon. L’entomofaune de l’ambre du bassin vocontien, composée de diptères, d’hétéroptères, de coléoptères et de diplopode, ne nous renseigne pas plus sur le lieu de sa production.

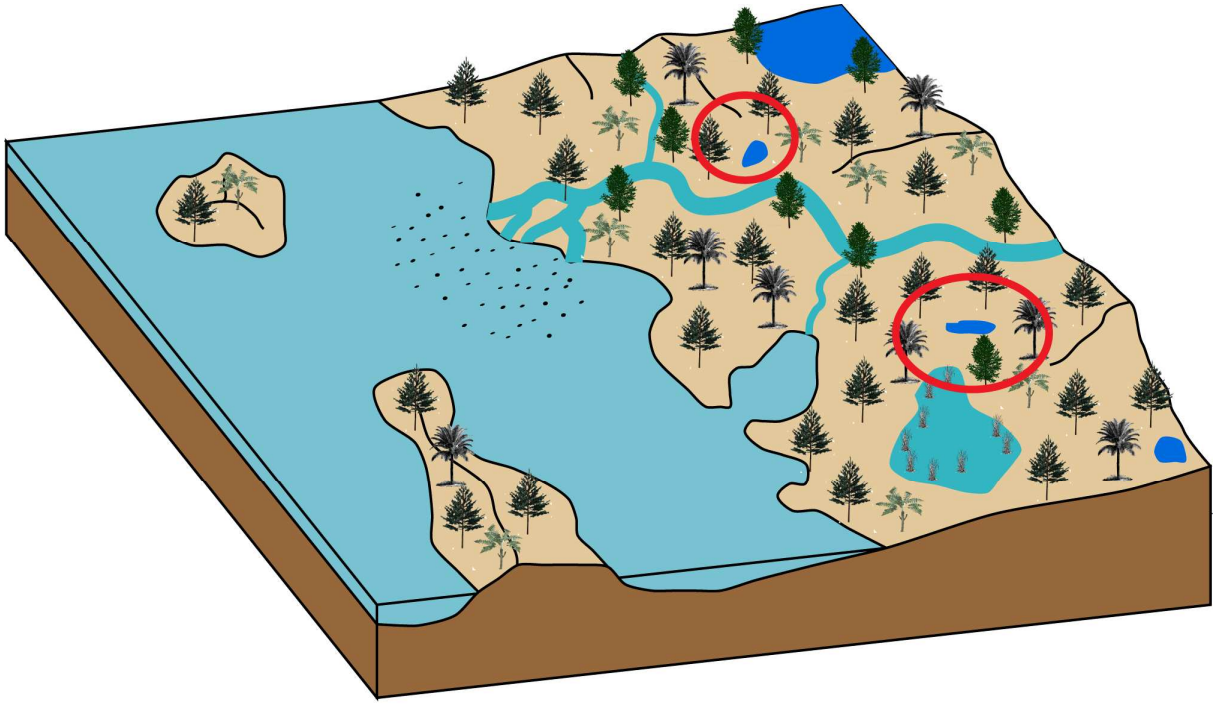

Fig. VI-11 : Bloc diagramme des différents environnements dans lesquels les forêts à ambre du Crétacé moyen de France se sont développées. Les cercles indiquent les probables environnements de production des ambres de Salignac et de Banon. Ceux contenant les actinomycètes de Salignac sont typiques de milieux aquatiques tels que des mares temporaires ou des marécages alors que ceux avec des actinomycètes de type C ont durci au niveau du sol de la forêt.
Légende : voir figure VI-11.

c- Les ambres de l’Ouest du Bassin de Paris (Tableau VI-8)

La microfaune et la microflore de cet ambre, en particulier celui d’Ecommoy, montrent une dualité opposant des organismes typiques d’un milieu aquatique et d’autres issus d’un

milieu aérien (Tableau VI-2, VI-4 et VI-5). Breton et Tostain (2005) et Breton (2007) ont interprété cet assemblage comme caractéristique d'un milieu de type marais côtier. Leurs conclusions étaient fondées sur la présence de diatomées *Nitzschia* dans l'ambre d'Ecommoy (Breton et Tostain 2005) et sur les données paléogéographiques fournies par Juignet et Médus (1971). Il est maintenant clair que les diatomées n'en sont pas (cf. chapitres précédents). Aucun signal marin ou saumâtre n'a pu être démontré dans cet ambre (Tableau VI-2). Il semble donc qu'il ait été formé dans un milieu de type marais totalement déconnecté du milieu marin (Fig. VI-12). La résine tombée dans l'eau a alors permis le piégeage des microorganismes dulçaquicoles et celle tombée directement au sol la préservation des microorganismes terrestres. En revanche, il n'est pas possible de corroborer les données de Juignet et Médus (1971) qui plaçaient la mer à quelques kilomètres de l'endroit où s'est déposé l'ambre d'Ecommoy.

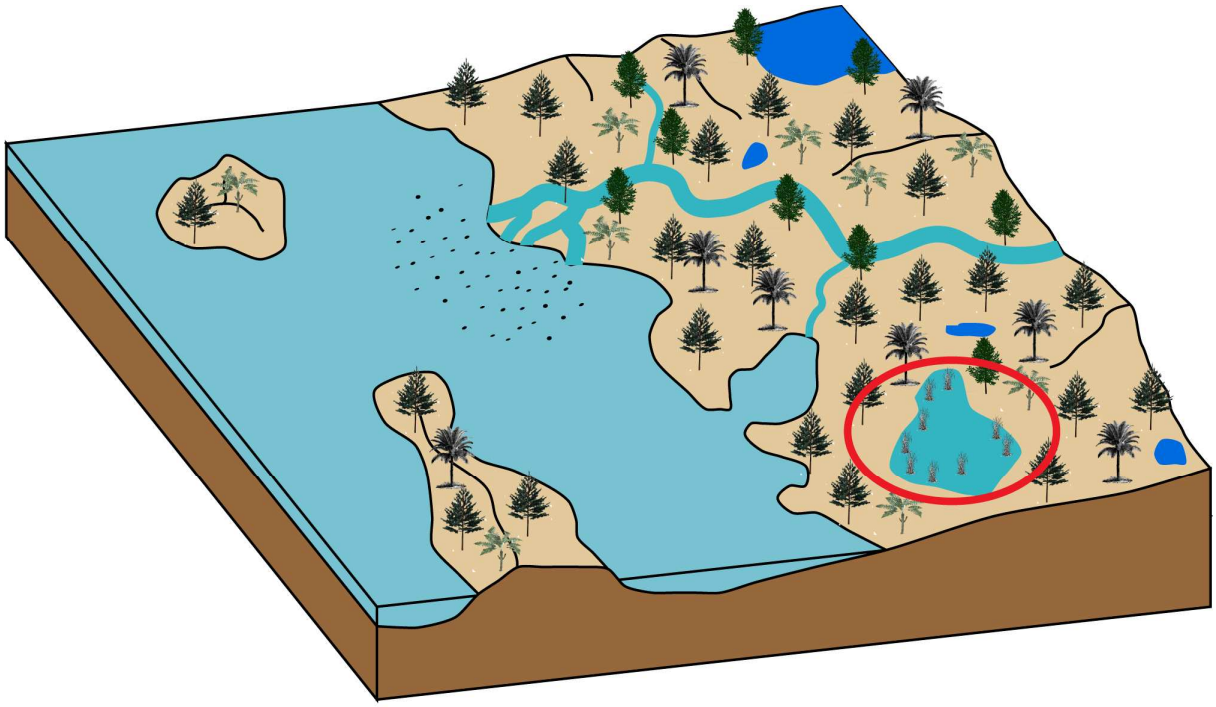

Fig. VI-12 : Bloc diagramme des différents environnements dans lesquels les forêts à ambre du Crétacé moyen de France se sont développées. Le cercle indique le probable environnement de production des ambres d'Ecommoy, c'est-à-dire des zones de marais.
Légende : voir figure VI-11.

d- Les ambres charentais (Tableau VI-8)

Si, pour les gisements de l'Aude, du bassin vocontien et de l'ouest du Bassin de Paris, il est relativement aisé de définir dans quelles conditions les ambres étudiés ont été produits, il

en est tout autre pour les gisements charentais en raison de la diversité des types d'ambre, définis au chapitre III. Le tableau VI-8 montre la répartition des différentes microinclusions identifiées en fonction de ces derniers. Il est possible de voir que les ambres jaunes et laiteux ont préservés peu de microorganismes. Au contraire, les ambres rouges, miel et de litière se sont révélés très fossilifères.

L'ambre jaune fossilifère provient surtout des gisements de Cadeuil et de Fouras-Bois Vert. Ses microinclusions correspondent principalement à des organismes arboricoles (bactéries gainées *Sphaerotilus*, champignons épiphytes), mais aussi à des organismes de sols secs à humides (autres champignons, actinomycètes de type A). La résine à l'origine de cet ambre a donc été sécrétée de manière aérienne (par le tronc ou les branches de l'arbre) avant de s'écouler au sol.

Néanmoins, les éléments les plus représentatifs de cet ambre ne sont pas de véritables organismes. L'ambre jaune (surtout celui de Cadeuil) est criblé de bulles d'air plus ou moins fines, formant comme une émulsion modifiant parfois l'aspect de l'ambre (Fig. VI-13A,B). Il passe d'une couleur jaune à blanche (Fig. VI-13A). Ces bulles sont souvent orientées dans le sens du fluage de la résine, formant des bandes (Fig. VI-13A,B). Des bulles d'air sont fréquemment observées dans les coulées de résine fraîchement sécrétées. Néanmoins, elles ne sont jamais orientées et aussi nombreuses que celles de l'ambre jaune.

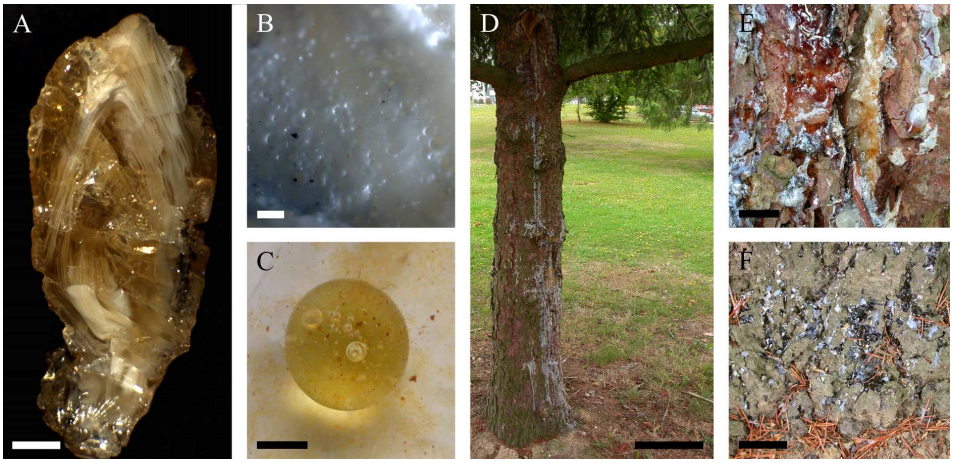

Figure VI-13 : Ambre jaune et analogues actuels. A- Morceau typique [Cdl] d'ambre jaune montrant de grandes zones blanches dans lesquelles de nombreuses bulles sont présentes. Échelle : 0,5 cm. B- Détails des grandes zones blanches avec les bulles d'air. Échelle : 100 µm. C- Goutte de baume du Canada plongée dans de l'eau puis agitée. Des bulles s'y forment, similaires à celles observées dans l'ambre jaune. Échelle : 0,5 cm. D- Résineux du campus de Beaulieu (Université de Rennes 1) sur lequel une grande coulée de résine à été sécrétée. Échelle : 50 cm. E,F- Détail de la coulée montrant de la résine blanchie suite à des précipitations. Échelles : 2 cm (E) et 10 cm (F).

		Charentes					Aude		W BP	Bassin vocontien	
		Rouge	Jaune	Miel	Laiteux	Litière	Rouge	Opaque	Orangé	Rouge	Laiteux
Procaryotes	Bacilles et coques	+++	+++	+++		+++					
	Leptotrichites[1]						+++	+++			
	Sphaerotilus		++		+		++				
	Actinomycètes de Salignac									+++	+++
	Actinomycètes de type A		++	++	+++	+			++		
	Actinomycètes de type B			++		++					
	Actinomycètes de type C	+++		+++	+++				+++		+++
	Pseudonocardiaceae indet.			+							
	Palaeocolteronema[2]	+++		+	+++				+++		
	Capsosiraceae indet.								+		
	Cyanobactérie indet.				+						
Champignons	Champignons indet.		+++	+++	+	+++			++		
	Agaricales indet.		+								
	Polyporaceae indet.			+							
	Ascomycètes indet.			++		++					
	Endomyces			+							
	Endomycetaceae indet.					+					
	Metacapnodium					+					
	Cladosporium		++	+							
	Aspergillus			+							
	Champignon carnivore					++					
	Peronosporaceae indet.					+					
Protistes végétaux	*Myrmecia*					+					
	Quadrigula					+					
	Enallax[3]	++				+					
	Chlorcorona	+									
	Hemiaulus					++					
	Syndetocystis					+					
	Trochosira[4]					+					
	Diatomées indet.					+					
	Paralia[5]					+					
	Melosira[6]					+					
	Stephanopyxis					++					
	Coscinodiscus					+					
	Rhizosolenia					+					
	Skeletonema[7]					+					
	Basilicostephanus					+					
	Euglenaceae indet.			+		+			+		
	Trentepohlia								+		
	Desmiidae indet.								+		
Protistes animaux	*Arcella*[8,9]	+		+							
	Arcellidae indet.	+				+					
	Centropyxis					+					
	Cryptodifflugia	+									
	Hyalosphenia	+									
	Hyalosphenidae indet.			+							
	Microchlamyiidae indet.	+									
	Assulina					+					
	Nodosaridae indet.					+					
	Spumellaria indet.					+					
	Radiolaire indet.					+					
	Ciliés indet.			+					+		
	Spirotrichia indet.			+							
	Brachonella	+									
	Grossglockneria	+									
	Astylozoon					+					
	Amphitremiidae indet.					+					
	Amibes indet.[10,11]			++					+		
Métazoaires + Autres	Oxes indet.					+++					
	Acanthoxe 1 indet.					+					
	Acanthoxe 2 indet.					+					
	Spicule tétraxone indet.					+					
	Microsclère indet.					+					
	Oligochète indet.			+							
	Rhabditidae indet.					+					
	Aphelenchidae indet.	+				+					
	Nématodes indet.		+	+							
	Écailles de lépidoptères	+	+	+++	++	+++					
	Radiole d'echinopluteus					+					
	Poils de plantes	++	++	+++	++	+++					

Tableau VI-8 : Répartition des microinclusions identifiées par type d'ambre.

Légende : BP : Bassin de Paris ; +++ : très abondant ; ++ : présent ; + : rare ; ? : présence à confirmer ; [1]*L. resinatus* ; [2]*P. cenomanensis* ; [3]*E. napoleoni* ; [4]*T. mirabilis* ; [5]*P. sulcata* ; [6]*M. nummuloides* ; [7]*S. costatum* ; [8]*A. discoides* [Cdl] ; [9]*A. gibbosa* [Aix B2] ; [10]Kystes indet. [Arc A1] ; [11]Amibe nue [Eco].

Des structures similaires apparaissent dans le baume du Canada, lorsque celui-ci est plongé dans un milieu aqueux agité (Fig. VI-13C ; Obs. Pers.). L'absence de tout organisme d'eau douce dans cet ambre pourrait être alors due à l'agitation du milieu dans lequel la résine a été plongée. Elle n'a pas permis de contact prolongé entre la résine et les organismes dulçaquicoles, chose indispensable afin de préserver des microorganismes dans de la résine (Schmidt et Dilcher 2007). En cas d'agitation trop importante, les objets ne se collent pas sur la résine, mais y rebondissent (Obs. Pers.). Des structures similaires se forment aussi dans des coulées de résine ayant été battues par la pluie (Fig. VI-13D-E ; Obs. Pers. sur des coulées de résines fraîches sur le campus de Beaulieu, Université de Rennes 1). Dans ce cas, la rareté des fossiles dans cet ambre peut être due à un décalage temporel entre sa sécrétion et la présence des organismes dulçaquicoles dans le milieu. La résine a été sécrétée à un moment de l'année où peu d'organismes étaient présents.

Ainsi, l'ambre jaune pourrait être issu d'une résine ayant été sécrétée par le tronc ou les branches des arbres, et ensuite tombée dans un milieu aqueux légèrement agité (Fig. 14 VI-A) ou bien directement battue par la pluie (Fig. VI-14B).

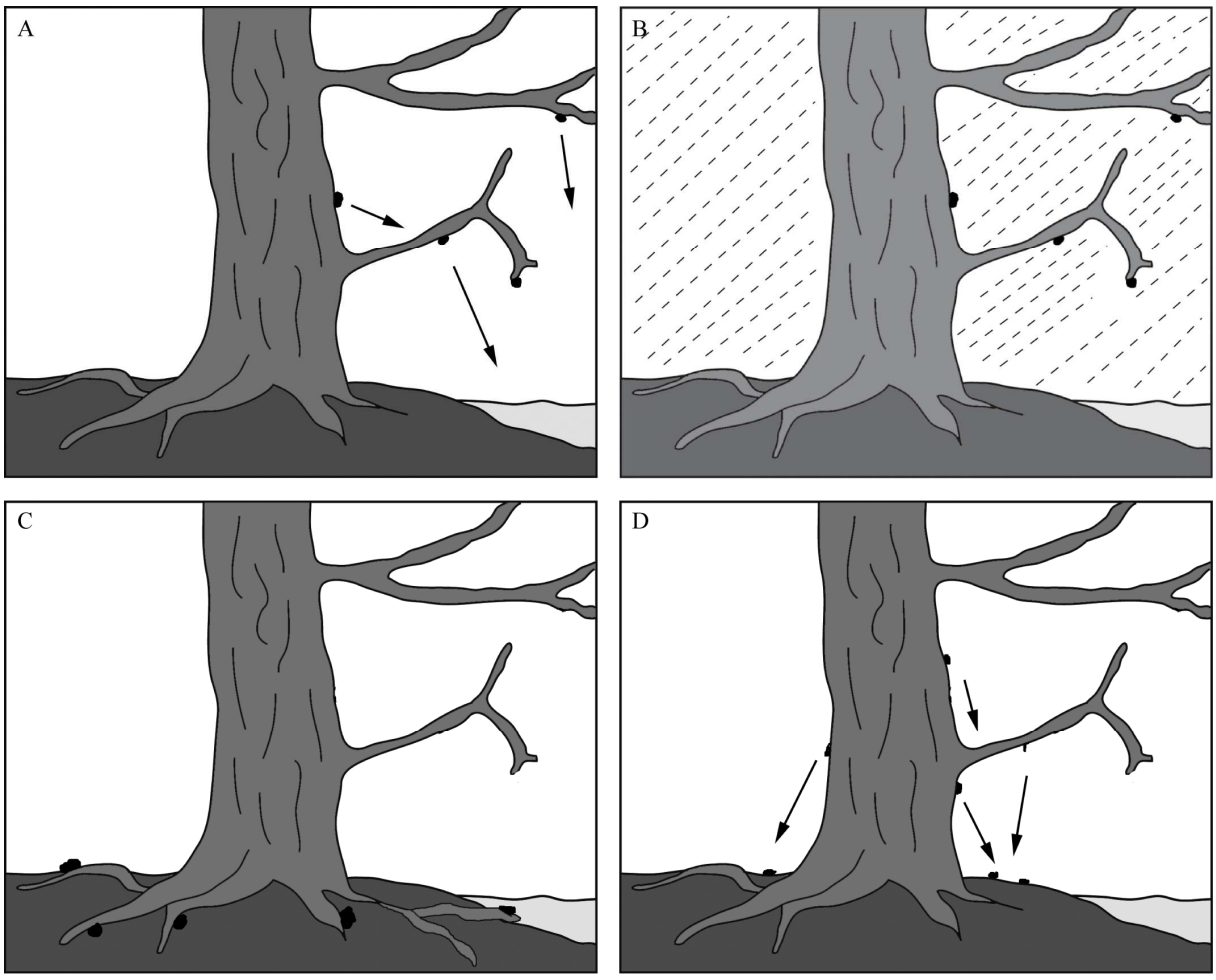

Figure VI-14 : Scénarios expliquant la formation des ambres jaune (A-B), laiteux (C) et miel (D). A- De la résine est sécrétée au niveau des troncs et des branches sur lesquelles elle emprisonne des champignons, des actinomycètes et des arthropodes. Celle-ci tombe au sol (flèches) et se retrouve dans un milieu aqueux agité. Des bulles se forment alors dans la résine. B- La pluie vient frapper la résine sécrétée sur le tronc ou les branches de l'arbre. Des bulles d'air s'y forment. C- De la résine est sécrétée par les racines (préservation d'actinomycètes) soit de manière aérienne (préservation des champignons et d'arthropodes), soit de manière subaquatique (préservation de cyanobactéries et d'actinomycètes). D- De la résine sécrétée sur le tronc ou les branches tombe au sol et permet la fossilisation d'organismes arboricoles et de sols secs à humides dans l'ambre miel

L'ambre laiteux a fourni les plus gros morceaux, certains atteignant quelques dizaines de centimètres de diamètre (Fig. VI-14A). Il n'est pas beaucoup plus riche que l'ambre jaune, contenant principalement des organismes typiques de sols secs à humides (Tableau VI-2, VI-4 et VI-8). Cette faible diversité est sans doute à mettre en relation avec une sécrétion racinaire. Seuls quelques organismes à proximité des racines comme les actinomycètes ont alors été fossilisés. En Nouvelle-Calédonie et en Nouvelle-Zélande, les coulées les plus importantes en termes de volume de résine sont sécrétées au niveau des racines (Fig. VI-15 ; Alexander R. Schmidt, comm. pers ; Vincent Perrichot, comm. pers.). Ces observations corroborent le fait que l'ambre laiteux a été produit par des racines (Fig. VI-14B-C). Une partie de l'ambre laiteux a été produite par des racines aériennes comme l'indique la présence de rares microorganismes arboricoles (comme le champignon Uredinales dans CDL9L) et par des racines immergées comme l'indique la présence de fins cortex de la cyanobactérie *P. cenomanensis* autour de certains morceaux d'ambre.

L'ambre miel a préservé une riche entomofaune (Perrichot 2005), composé à la fois d'organismes du sol (acariens, orthoptères) et d'organismes volants (diptères, hyménoptères, lépidoptères). Cet ambre a aussi révélé un riche microassemblage composé principalement d'organismes de sols secs à humides. La présence de quelques taxa arboricoles (champignon Polyporaceae dans le morceau CDL2, genre *Cladosporium* dans Arc38M, Cdl33M ou encore Frs32M) indique qu'il a été produit par le tronc ou les branches de l'arbre (Fig. VI-14D). La résine s'est ensuite écoulée au sol comme le suggère les nombreux microorganismes typiques de sols secs à humides (amibes testées dans Arc32M, Arc60, ciliés dans Aix4M) (Fig ; VI-14D). La rareté d'organismes dulçaquicoles comme *P. cenomanensis* montre que ce sol, bien qu'humide, n'était pas inondé.

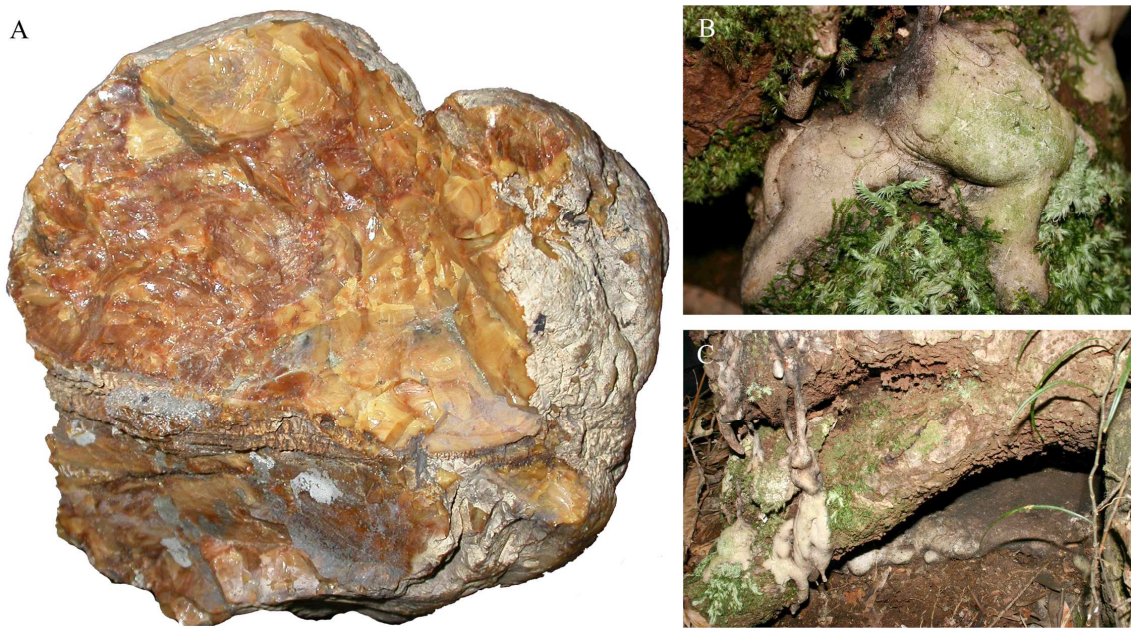

Figure VI-15 : Comparaison entre l'ambre laiteux (A ; boule d'ambre d'un diamètre de 20 centimètres environ) et les coulées issues de racine d'*Araucaria columnaris* de Nouvelle-Calédonie (B,C ; coulées pluridécimétriques). À noter les similitudes en ce qui concernent la taille de ces objets, leur aspect terreux et les structures mamelonnées observables à leur surface.
Photographies B et C : Alexander R. Schmidt, Universität Göttingen.

L'ambre rouge a aussi livré un riche microassemblage dominé par des microorganismes typiques de sols secs à humides et de sols inondés. La répartition de ces deux types de taxa révèle que cet ambre a eu une histoire assez complexe. Les microorganismes de sols secs à humides (comme les bacilles et les coques, les actinomycètes, les amibes testées et les ciliés du morceau Cdl26C par exemple) sont situés au cœur des morceaux d'ambre et ont donc été piégés très tôt dans l'histoire de la coulée de résine. À sa périphérie, se trouvent les microorganismes de sols inondés (comme la cyanobactérie *P. cenomanensis* formant des cortex de 0,5 à 1,5 cm autour des morceaux d'ambre rouge, les algues vertes *Enallax* dans Cdl26c et Aix15c ou *Chlorcorona* dans Rnd7c). Cette répartition et l'absence de taxa arboricoles suggèrent que l'ambre rouge a été produit au niveau d'un sol sec à humide (Fig. VI-16A-B). Celui-ci a ensuite été inondé, permettant l'installation des microorganismes de sols inondés (Fig. VI-16C-D). Un séchage progressif par le rayonnement solaire (Fig. VI-16E-F) a ensuite façonné la morphologie finale de l'ambre rouge, à savoir une forme de galette aplatie. Les cortex de *P. cenomanensis* ont une surface craquelée qui donne l'impression qu'elle a été générée par à un phénomène similaire à celui qui crée des mud-cracks.

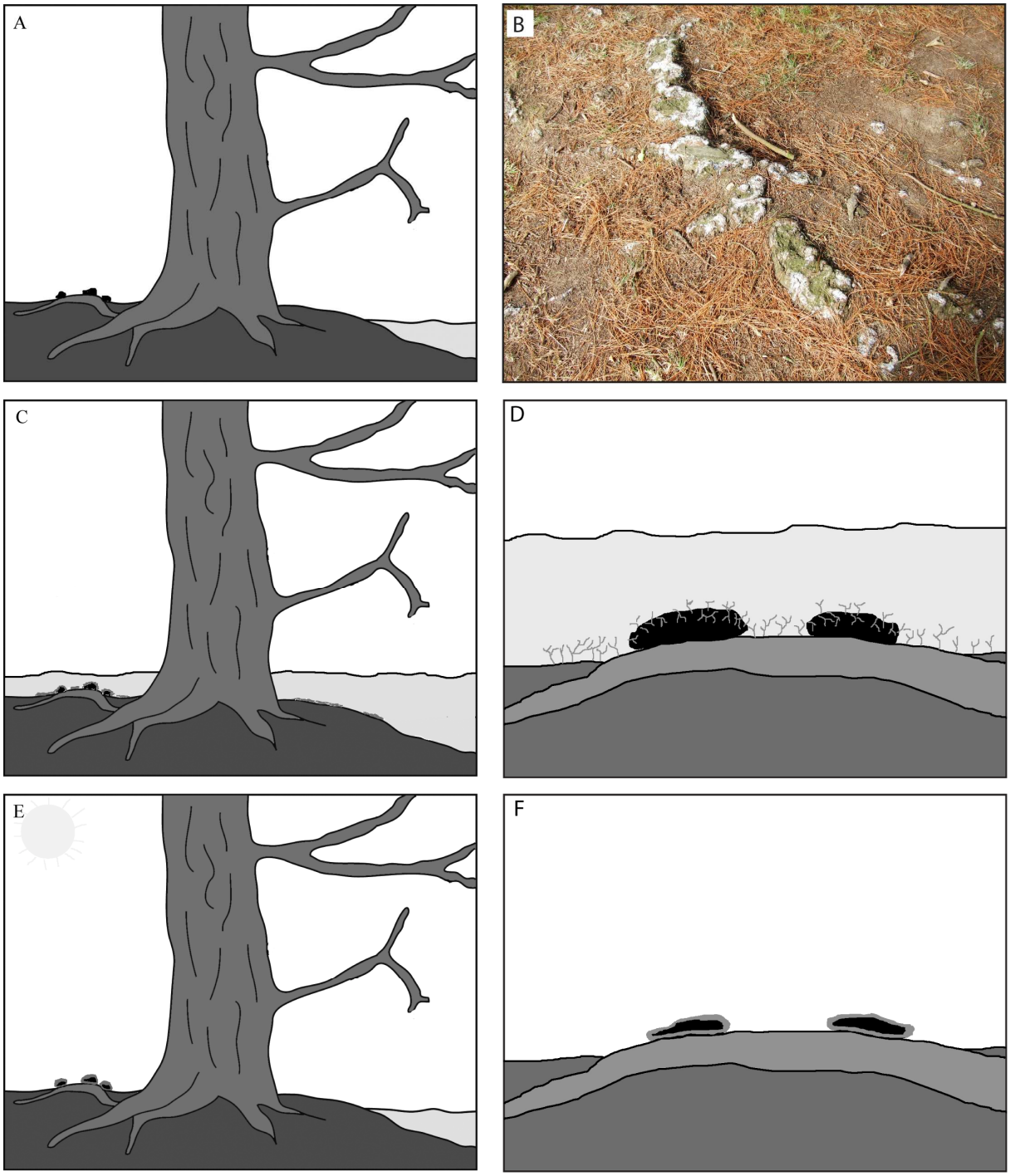

Figure VI-16 : Formation de l'ambre rouge. Les fossiles qu'il renferme indiquent qu'il a été sécrété par des racines aériennes (A). C'est encore aujourd'hui un mode de sécrétion de résine très important, comme c'est le cas pour les racines de pin (B) visibles près du barrage d'Arzal (Ille-et-Vilaine). Cette résine s'est ensuite retrouvée immergée lors de l'inondation du sol de la forêt (C) et un tapis cyanobactérien s'est développé à sa surface formant un cortex (D). Lors du retrait de l'eau (E), les coulées de résine se sont aplaties sous leur poids et leur cortex cyanobactérien s'est craquelé sous l'action du soleil.

Tous les types d'ambre charentais ont livré des restes d'arthropodes (Perrichot 2005 ; Lak 2006) à l'exception de l'ambre rouge (seules quelques rares écailles de lépidoptères y ont été

répertoriées). Cette particularité est étrange puisque le sol est un environnement riche en arthropodes (Adl 2003), surtout lorsqu'il a une humidité importante (Tanaka et Tanaka 1982 ; Wiwatwitaya et Takeda 2005). Cette absence est peut-être à mettre en relation avec l'asphyxie du milieu due à la cyanobactérie *P. cenomanensis*, toujours présente dans l'ambre rouge.

Enfin, l'ambre de litière *sensu* Perrichot (2004) est le plus énigmatique. Il a été défini de la manière suivante (Perrichot 2005) : « de forme lenticulaire aplatie et feuilletée, d'un volume de 20 à 30 cm^3, elles (c'est-à-dire les six pièces d'ambre de litière citées par Perrichot 2005) montrent un gradient de transparence, avec une face brune fortement opaque dont la surface présente parfois de nombreuses aspérités, et une face jaune beaucoup plus translucide, à la surface plus lisse ». Perrichot (2004, 2005) précise aussi que ces rares morceaux d'ambre de litière sont extrêmement riches en arthropodes (en 2003, un tiers des spécimens d'arthropodes d'Archingeay-les Nouillers provenait de seulement six pièces d'ambre de litière). Perrichot (2004) a défini cet assemblage comme étant typique d'une faune de la litière d'un sol, puisque composé de nombreux représentants de cet environnement.

Tout comme pour les arthropodes, il s'agit de l'ambre le plus riche en microorganismes. Le morceau le plus caractéristique, nommé Arc115, provient du niveau A1 d'Archingeay-les Nouillers. D'une taille de 5 x 3 x 2,5 cm, il a livré plus de 270 inclusions, dont des arthropodes (plus de 80 spécimens représentant 19 familles dans 13 ordres), des plumes (7 spécimens), divers fossiles végétaux (fibres de bois, poils de plantes) et de très nombreux microorganismes (plus de 180 spécimens classés parmi au moins 25 familles et 9 ordres ; Perrichot et Girard accepté).

Si la richesse de l'ambre de litière est déjà exceptionnelle, la diversité de son assemblage fossile hétéroclite l'est encore plus. Il a, en particulier le morceau Arc115, préservé à la fois des microorganismes arboricoles (champignon *Metacapnodium*), du sol (actinomycètes, amibes testées, ciliés) et dulçaquicoles (algues vertes, rares filaments de *P. cenomanensis* dans Arc263). Ceci montre que la résine qui a produit l'ambre de litière a eu une histoire complexe. Sécrétée au niveau du tronc ou des branches de l'arbre, elle s'est ensuite écoulée au sol (Fig. VI-17A). Ce phénomène s'est répété plusieurs fois ce qui a permis la mise en place de la stratification caractéristique de l'ambre de litière (Fig. VI-17A,C,E,F). De petites inondations du sol de la forêt (soit synchrones de la sécrétion de la résine soit légèrement antérieures ou postérieures) ont permis la préservation de rares microorganismes dulçaquicoles (Fig. VI-17B).

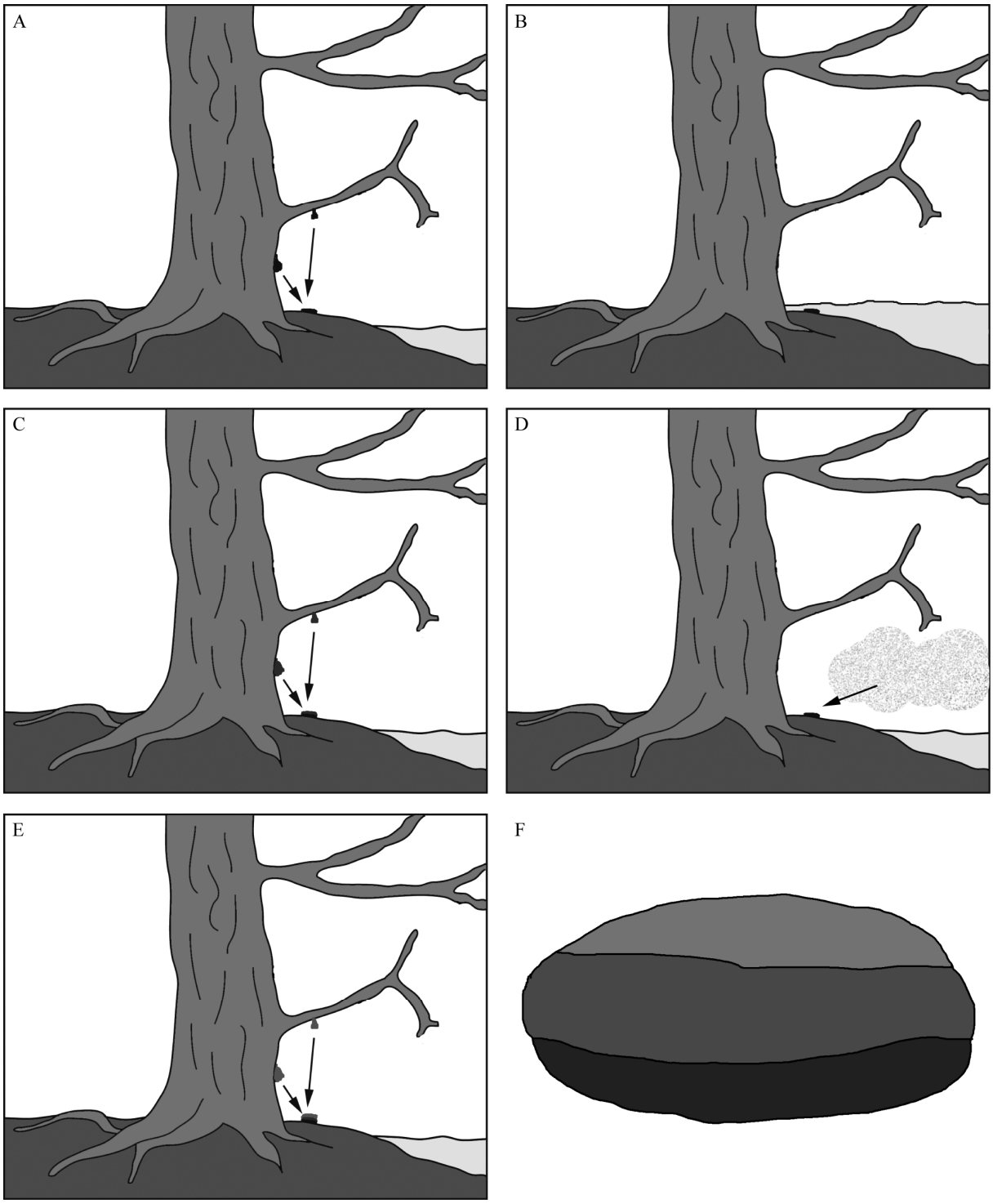

Figure VI-17 : Formation de l'ambre de litière. Les fossiles préservés dans cet ambre indiquent que la résine à son origine a été produite par le tronc ou les branches avant de se répandre sur le sol (A). La sécrétion a été interrompue par (ou couplée à) au moins deux phénomènes. Le premier est une inondation du sol qui a permis la préservation d'organismes dulçaquicoles (B). L'inondation finie, la sécrétion de résine a repris, mettant en place une nouvelle strate de résine (C). Le second phénomène est un apport d'organismes marins, soit par les embruns (D), soit par inondation due à une tempête. Suite à ce phénomène (ou de manière synchrone), la sécrétion de résine s'est poursuivie (E), créant ainsi la stratification (F) observée sur les morceau d'ambre de litière

La principale caractéristique de l'ambre de litière est d'avoir préservé de nombreux microorganismes marins (diatomées, spongiaires, radiolaires, foraminifère, radiole d'échinopluteus ; Fig. VI-17D). Perrichot et al. (2007a) mentionnent dans les morceaux Arc115 et Buz1 des spécimens de punaises Schyzopteridae, suggérant que cet ambre a été produit dans un milieu de mangrove. Les spécimens d'amibes testées du genre *Centropyxis* et de la famille des Amphitremidae, retrouvé dans Arc115, peuvent aussi être interprétés comme un témoignage de ce type d'environnement (Rull et Vegas-Vilarrúbia 1995).

Plusieurs hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer l'inclusion de microorganismes marins dans la résine. La première consiste en un ennoiement du sol de la forêt par la mer toute proche soit lors d'une tempête, soit lors d'une grande marée. La mer, en se retirant, a déposé divers organismes marins sur la litière de la forêt. La résine les a ensuite emprisonnés lorsqu'elle est tombée au sol. Ils ont aussi pu être apportés par les embruns sur la résine fraîchement sécrétée. Lors de tempêtes, des embruns importants peuvent se former et transporter de très petits organismes (comme les microorganismes découverts dans l'ambre de litière) sur plusieurs dizaines voire centaines de mètres. Néanmoins des observations de coulées de résine produites à quelques mètres de la mer n'ont pas permis de montrer la présence d'organismes marins (Obs. Pers.). Quels que soient les mécanismes qui ont permis la préservation des assemblages des ambres de litière, ils ont été suffisamment « doux » pour permettre la préservation de chaînes de 15-20 diatomées (Fig. IV-29D), alors que celles-ci sont très fragiles.

Peu de morceaux d'ambre de litière ont été découverts (Perrichot 2005). Le fait qu'ils soient les seuls à avoir préservé des microorganismes marins est étonnant. Ceci indique qu'il ne s'agit très probablement pas que de simples morceaux d'ambres de litière mais plus vraisemblablement de morceaux dont la formation a été aussi influencée par le milieu dans lequel ils ont été formés. Leur stratification peut, par exemple, provenir d'arrêt de sécrétion de résine à chaque marée haute, lorsque la mer venait recouvrir les racines des arbres. La rareté ce type d'ambre est sans doute due au fait que très peu de coulées de résine, dans un tel environnement, ont pu être préservées.

L'ambre de litière a déjà été l'objet direct ou indirect de nombreuses publications (Perrichot et al. 2002, 2007b ; Azar et al. 2003 ; Perrichot 2004, 2005 ; Schmidt et al. 2007, 2008; Girard et al. Accepté c,d,e ; Judson et Makol Accepté ; Perrichot et Girard Accepté), mais reste encore assez énigmatique. Les conditions réelles de sa formation doivent encore être précisées. La découverte d'analogues actuels dans les forêts côtières de résineux pourra

peut-être nous en apprendre plus sur la manière de préserver, dans une même coulée de résine, des organismes arboricoles, du sol et marins.

La figure VI-18 résume les différents environnements dans lesquels les ambres charentais ont été sécrétés.

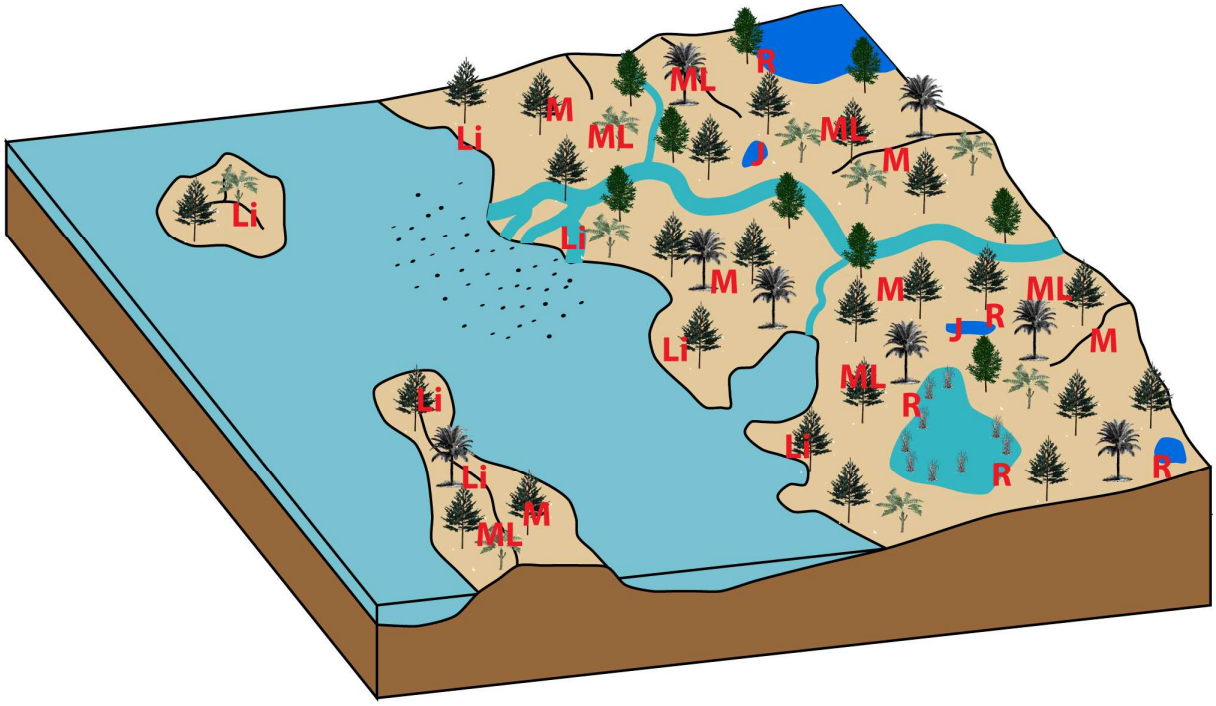

Figure VI-18 : Bloc diagramme montrant dans quels types d'environnements ont été sécrétées les différentes variétés d'ambre des Charentes.
Légende : voir Figure VI-11 ; J = ambre jaune ; Li = ambre de litière ; M = ambre miel ; ML = ambre laiteux ; R = ambre rouge.

3- Préservation d'un signal paléoclimatique dans l'ambre des Charentes ?

Les microassembages préservés montrent que les différentes variétés d'ambres des Charentes ont été produites dans des conditions bien particulières (voir précédemment). Néanmoins cela ne semble pas expliquer réellement pourquoi autant de types d'ambre existent. Ambre jaune et ambre rouge peuvent, par exemple, avoir tous les deux séjourné dans l'eau, mais ne possèdent pas du tout les mêmes caractéristiques de forme et de couleur. Perrichot (2005), sur une base physico-chimique (spectres infrarouges), montra qu'il n'était pas possible de différencier plusieurs origines botaniques pour chacun de ces types. Des observations de coulées actuelles montrent qu'un même arbre peut produire différentes

variétés de résine, parfois au même moment (Fig. VI-19). Néanmoins il n'a jamais été observé autant de variétés de résine dans une même région qu'il y a de types d'ambre charentais.

Figure VI-19 : *Araucaria* actuel du sud de l'Espagne (A) avec différentes coulées de résine. B- Coulées translucide de couleur miel. C- Coulée opaque au pied de l'*Araucaria*. D- Mélange de différentes coulées de résine avec des parties jaunes, des parties brunes et des parties miel.
Photographie : Vincent Perrichot, University of Kansas.

Les microassembages fossiles suggèrent qu'un signal paléoclimitique a peut-être été enregistré par les ambres charentais. Tanaka et Tanaka (1982) puis Wiwatwitaya et Takeda (2005) ont montré que l'abondance des insectes augmente de manière importante avec l'humidité du milieu. Il en est de même pour les microorganismes. La richesse des ambres miel, rouge et de litière permet donc de relier ces ambres à des sécrétions ayant eu lieu lors de

saisons humides (comme celles définies par Videt (2004)). Au contraire l'absence de fossiles dans la majorité des morceaux d'ambre jaune est à relier avec une production lors de saisons sèches. Il est plus difficile de déterminer le moment de la production de l'ambre laiteux du fait de la sécrétion racinaire. Il est simplement possible de supposer qu'elle se déroulait toute l'année, sans doute de manière plus importante lors des saisons humides.

Compte tenu des diverses quantités d'ambre récolté (Fig. III- 8) et de ces hypothèses, il est possible de déterminer les variations de la production de résine, au cours de l'année, dans la forêt charentaise (Fig. VI-20). Lors des saisons sèches, peu de résine devait être produite. Au contraire, en saison humide, la production augmentait de manière importante. Cela est peut-être relié à divers facteurs comme l'arrivée d'organismes xylophages ou encore des tempêtes. Des analyses des éléments traces et des métaux sont en cours au sein du laboratoire Géosciences Rennes afin de mieux comprendre les conditions de production des ambres charentais. Elles pourront peut-être permettre de corroborer (ou d'infirmer) les hypothèses présentées dans ce paragraphe.

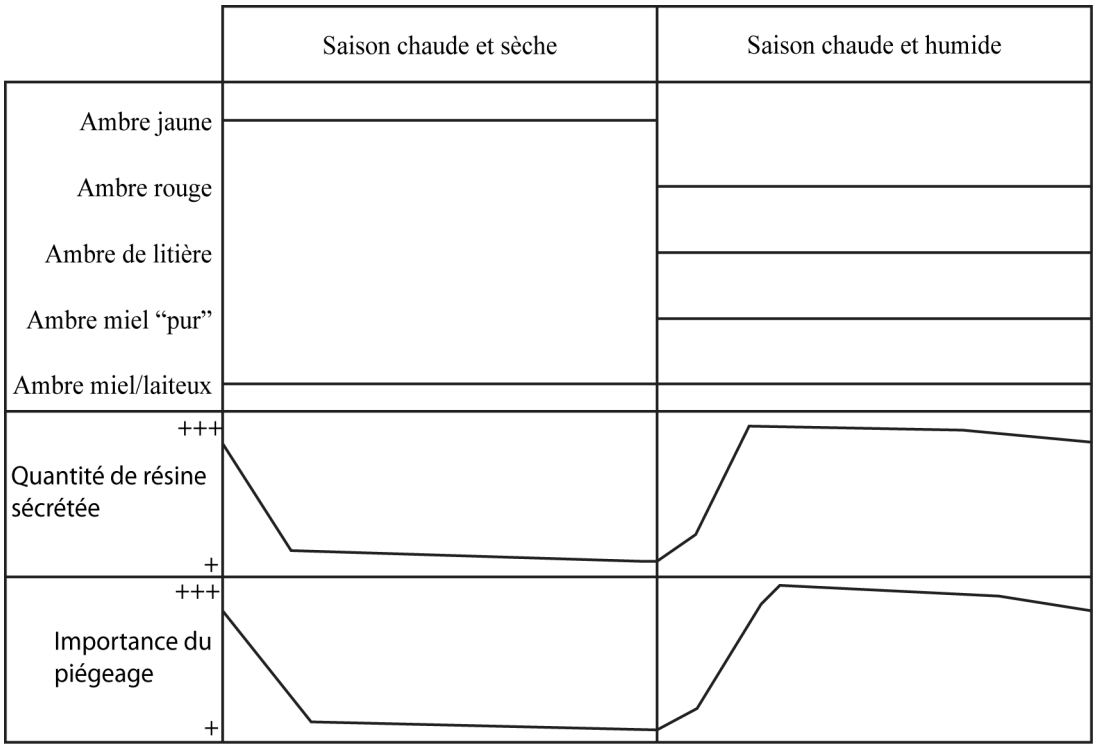

Figure VI-20 : Effet supposé d'une paléosaisonalité sur la production de résine, ainsi que sur le piégeage d'organismes, en Charentes il y a 100 millions d'années.

- VII -
LES CHAINES ALIMENTAIRES DU SOL D'UNE FORET MEDIO-CRETACEE

VII- Les chaînes alimentaires du sol d'une forêt médio-crétacée

Les reconstructions des écosystèmes forestiers fossiles sont, pour le moment, principalement fondées sur l'étude des organismes des strates supérieures du milieu forestier, c'est-à-dire les restes végétaux, ainsi que sur les restes animaux qui leur sont associés. Ces études ont permis la création de documentaires télévisés spectaculaires pour le grand public comme ceux du réalisateur Tim Haynes (« Sur la Terre des Dinosaures », « Sur la Terre des Monstres Disparus »). L'aspect le plus négligé de ces études concerne la reconstruction des communautés des strates inférieures, c'est-à-dire le sol. Celui-ci contient une grande diversité d'organismes qui contribue à la décomposition de la matière organique et au recyclage des nutriments. L'écologie du sol, son rôle dans le cycle des nutriments et la formation des nouveaux sols sont importants pour l'intégrité de ses écosystèmes.

Jackson et Erwin (2006), dans une synthèse sur les apports de la paléontologie, affirmèrent qu'il y a beaucoup d'enseignements pertinents pour la compréhension d'écosystèmes modernes à tirer de l'étude des fossiles et de la reconstruction d'anciens écosystèmes. De ce point de vue-là, l'ambre est un matériel qui permet d'apporter une grande quantité de données rares et pertinentes. Les ambres français ne font pas exception. Si l'ambre de l'Aude, du bassin vocontien et du bassin de Paris ont un apport très limité (vu le peu de fossiles retrouvés), celui des Charentes est précieux pour nous permettre de mieux appréhender les communautés forestières du Crétacé Moyen. Ceci est tout particulièrement vrai pour celles du sol, comme j'ai tenté de le mettre en évidence, mais aussi avec les travaux de Vincent Perrichot (Perrichot 2004, 2005, 2007a) et Malvina Lak (Lak 2006). Les ambres charentais ont fossilisé de très nombreux taxa parmi lesquels ont pu être reconnus des procaryotes, mais aussi des eucaryotes appartenant à tous les super-groupes définis par Adl et al. (2005) : Archaeplastida (ex : les algues vertes), Animalia (ex : les nématodes), Fungi (ex : les champignons *Metacapnodium* et *Cladosporium*), Amoebozoa (ex : les amibes testées des genres *Arcella*, *Centropyxis*), Stramenopila (ex : diatomées), Rhizaria (ex : le foraminifère) et Excavata (ex : les euglenoïdes).

L'ensemble des données disponibles sur les organismes du sol, préservés dans les ambres charentais, a été traité[1] afin de reconstruire les liens trophiques qui existaient entre les différents taxa de la forêt ambrifère (Adl et al. en préparation). Pour cette étude, la définition

[1] à l'occasion d'un séjour de deux mois au sein du laboratoire d'Ecologie du sol du Pr. Sina M. Adl (Dalhousie University, Halifax, Canada)

utilisée pour la notion de sol a été celle donnée par Adl (2003)[2] : le sol est le résultat d'un mélange de matière organique…et de minéraux non consolidés…qui donne un habitat pour des milliers d'espèces spécifiques du sol. Dans cette définition, la part inorganique est formée d'argile, de silt, de gravier ou de sable et elle définit la texture du sol. La part organique comprend la litière du sol (défini comme ce qui était encore récemment vivant comme les feuilles mortes, des débris de bois, des cadavres d'animaux… mais qui contient aussi les sécrétions et excrétions des animaux vivants comme les coprolithes ou les résines) et la matière organique plus dérivée (qui s'accumule verticalement pour former des horizons). L'organisation théorique d'un sol moderne est donnée en figure VII-1.

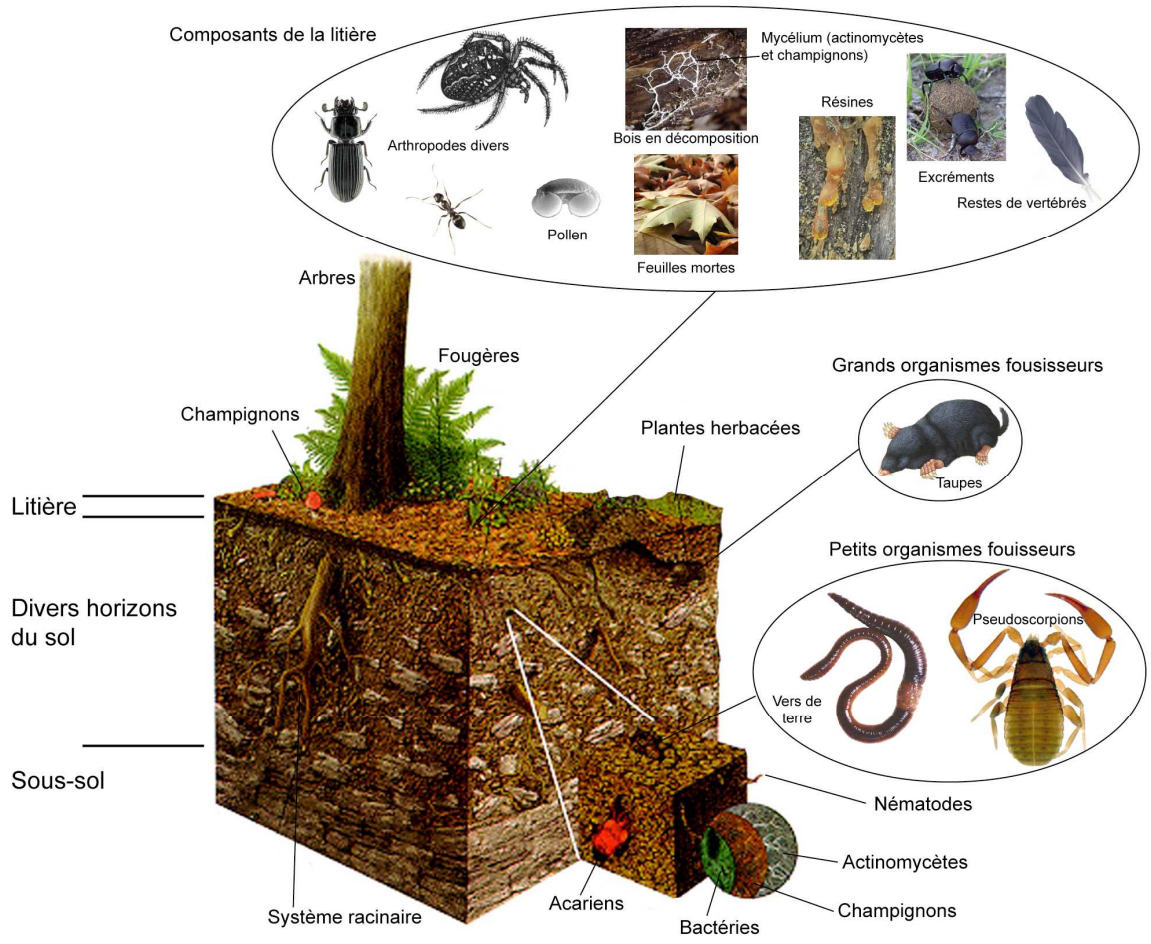

Figure VII-1 Schémas d'un sol moderne théorique.

[2] Il s'agit d'une définition biologique d'un sol. Une telle définition diffère donc de la définition pédologique traditionnelle où les facteurs génétiques (origine et formation du sol) sont pris en comptes en premier. Par exemple, une définition pédologique intégrera le fait que certains horizons du sol (horizons à cuirasse, par exemple) peuvent être consolidés.

La reconstruction des liens trophiques de la forêt ambrifère française n'est pas basée sur une reconstruction des liens directs entre deux taxa. Elle se base sur la reconnaissance des groupes trophiques fonctionnels, c'est-à-dire sur des associations écologiques, afin de reconstruire les chaînes trophiques en catégories comme Adl (2003) les a décrites pour un sol moderne. Cette approche a permis d'intégrer les taxa dans un réseau trophique neutre, sans aucun a priori taxonomique.

1- La forêt charentaise

Les restes végétaux retrouvés dans les différents gisements permettent de mieux appréhender ce à quoi la forêt médio-crétacée charentaise devait ressembler.

Les bois fossiles mettent en évidence qu'elle était largement composée de conifères appartenant aux familles des Araucariaceae et des Cheirolepidiaceae (Perrichot 2005). Gynkgoaceae et fougères participaient pour une faible part. Les bois d'angiospermes n'ont été trouvés qu'à l'état de traces (un seul bois, non publié, a pu être trouvé dans la carrière de Puy-Puy ; Philippe et al. 2008). Cette rareté des bois d'angiospermes est assez surprenante, puisque des gisements de même âge situé en Europe ont livré divers bois d'angiospermes (Philippe et al. 2008 ; Girard et al. en préparation).

Gomez et al. (2004, 2008) ont décrit des assemblages de restes foliaires qui complètent ces données. Ils ont montré que trois types différents de fougères étaient présents. Ils ont trouvé divers restes de conifères (*Frenelopsis alata*, *Glenrosa* Watson et Fischer 1984, *Geinitzia* Endlicher 1847, autres feuilles brachyphylles et pagiophylles), de Ginkgoales (*Nehvizdya* Hlustk 1986) de Cycadales mais aussi de nombreuses angiospermes (par exemple *Eucalyptolaurus depreii* Coiffard et al. sous presse, cf. *Pseudoasterophyllites cretaceus* (Feistmantel) Velenovský 1887).

Sur la base des palynomorphes, Peyrot et al. (2005) ont décrit la forêt charentaise comme étant composé de deux formations principales. La première correspond à une forêt xérophyte de conifères (Cherirolepidiaceae) possédant une strate herbacée de fougères, de Bennetitales et de Cycadales. La seconde est une forêt plus humide d'Araucariaceae et de Cupressaceae, dans laquelle se développent des fougères. Ils ont aussi mis en évidence qu'une troisième petite formation végétale (une formation riparienne composée de Ginkgoales et d'angiospermes) a dû jouer un rôle plus ou moins important dans les écosystèmes de l'époque.

Coiffard et al. (2008) ont interprété toutes ces données comme l'évidence de l'existence d'une forêt galerie se développant en domaine côtier. Les fossiles de l'ambre confirment cette hypothèse comme cela a été décrit au chapitre précédent.

En ce qui concerne les animaux qui devaient parcourir cette forêt, Vullo et al. (2007) ont montré que les dinosaures étaient représentés par différents saurischiens (incluant divers théropodes, des ankylosaures, des ornithopodes…) et ornithischiens (incluant divers sauropodes). Vullo (2007) a aussi mis en évidence la présence de ptérosaures (Ornithocheridae), de mammifères (marsupiaux) et de grenouilles. Perrichot et al. (2008b) ont décrit des plumes préservées dans l'ambre qui pourraient avoir appartenu à des oiseaux.

2- Ce qu'il est possible de dire sur le sol de la forêt ambrifère

Tout comme pour un sol moderne (Adl 2003), la matière organique du sol de la forêt ambrifère charentaise a évolué à partir d'une litière en décomposition. Cette dernière était très différente de la plupart des litières actuelles qui évoluent principalement à partir de restes d'angiospermes. La forêt fossile était surtout constituée de conifères et les animaux qui la parcourraient n'étaient pas les mêmes que ceux qui occupent les forêts actuelles.

Les différents débris de plante ont permis l'apport de composés lignino-cellulosiques, grâce aux débris des tissus de bois, et de polysaccharides, grâce aux débris non lignifiés des plantes. Le pollen et les structures reproductives (surtout des Araucariaceae et des Cheirolepidiaceae) ont participé à la mise en place de l'horizon supérieur du sol (la litière), tandis que les racines et leurs sécrétions ont fourni de la matière organique pour les horizons inférieurs. Les vertébrés ont apporté de la kératine (provenant de la peau, des écailles et des plumes ; Perrichot 2005 ; Perrichot et Néraudeau 2005 ; Perrichot et al. 2008b), ainsi que des protéines, des acides nucléiques, du glycogène, des sucres, des lipides et des tissus minéralisés comme ceux décrits par Vullo (2007). Ils ont aussi apporté de nombreux déchets issus de leur métabolisme, comme des restes non digérés, de l'acide urique, de l'urée et des acides aminés. Les invertébrés (insectes et autres arthropodes décrits par Perrichot (2005) et Lak (2006)) ont quant à eux contribué à l'élaboration du sol par leurs excréments, mais aussi l'apport d'acide urique, d'ammoniac et de guanidine. De plus, leurs cadavres ont apporté au sol de la chitine et des polymères amino-sucrés issus de leurs exosquelettes.

Ce qui est encore inconnu est la part inorganique de ces sols. L'ambre n'est pas retrouvé *in situ* et aucune structure de type paléosol n'a été trouvée dans les gisements charentais. Il n'est

donc pas possible d'obtenir d'informations précises concernant l'épaisseur des horizons du sol, sa structure et ses agrégats. Le type de végétation permet raisonnablement de dire que le sol ne s'est pas formé sous un climat aride. Par comparaison avec les forêts actuelles de conifères, il est possible d'estimer son pH autour de 4-5,5. Cette hypothèse est confirmée par la présence de fougères. Cependant, la découverte de spécimens de la bactérie *Sphaerotilus* suppose un pH légèrement supérieur, de 6,5-7,5 (Holt et al. 2000). Cette contradiction peut être due à plusieurs facteurs. La chimie des plantes ou des bactéries de type *Sphaerotilus* du Crétacé moyen était peut-être légèrement différente de leur homologue actuel. Cela peut aussi provenir de variation locale de la chimie du sol ou de la végétation. La présence de smectites ou de calcite peut avoir modifié l'acidité du sol à certains endroits et avoir permis le développement de la bactérie *Sphaerotilus*.

3- Le réseau trophique du sol de la forêt

Le réseau trophique d'un sol théorique d'une forêt moderne a été utilisé pour reconstruire l'écologie du sol de la forêt charentaise (Fig. VII-2). Dans ce modèle, bactéries et champignons constituent les groupes d'organismes saprotrophes, responsables de la digestion extracellulaire de la matière organique du sol. Le second niveau trophique correspond à des organismes consommateurs de taxa saprotrophes et de la matière organique partiellement digérée du sol. Les niveaux trophiques supérieurs sont constitués de consommateurs de ces organismes comme des acariens ou de petites araignées.

Des différences de potentiel de fossilisation ont biaisé l'assemblage fossile de l'ambre. Premièrement, les espèces au corps mou ont eu moins de chance d'être préservés et identifiables que celles possédant un exosquelette ou un test (voir, par exemple, Foissner et al. 1999). Deuxièmement, les grands animaux ont pu s'échapper du piège que constituait la résine et n'ont pas été préservés (Fig. VII-3A ; Martìnez-Delclòs et al. 2004). Troisièmement, un certain nombre d'arthropodes ont été pris dans la résine alors qu'ils étaient déjà morts. Cela explique le nombre de fragment d'organismes en partie décomposés retrouvés dans les ambres charentais, mais aussi le développement de réseaux de filaments fongiques en surface de certaines inclusions (Fig. VII-3B-C). Selon le temps que ces cadavres ont passé en surface avant d'être recouverts de résine, ils ont pu devenir inidentifiables ou les agents décomposeurs n'ont pas pu se développer à leur surface. Ceci a alors pu biaiser la fréquence de certains taxa dans l'ambre.

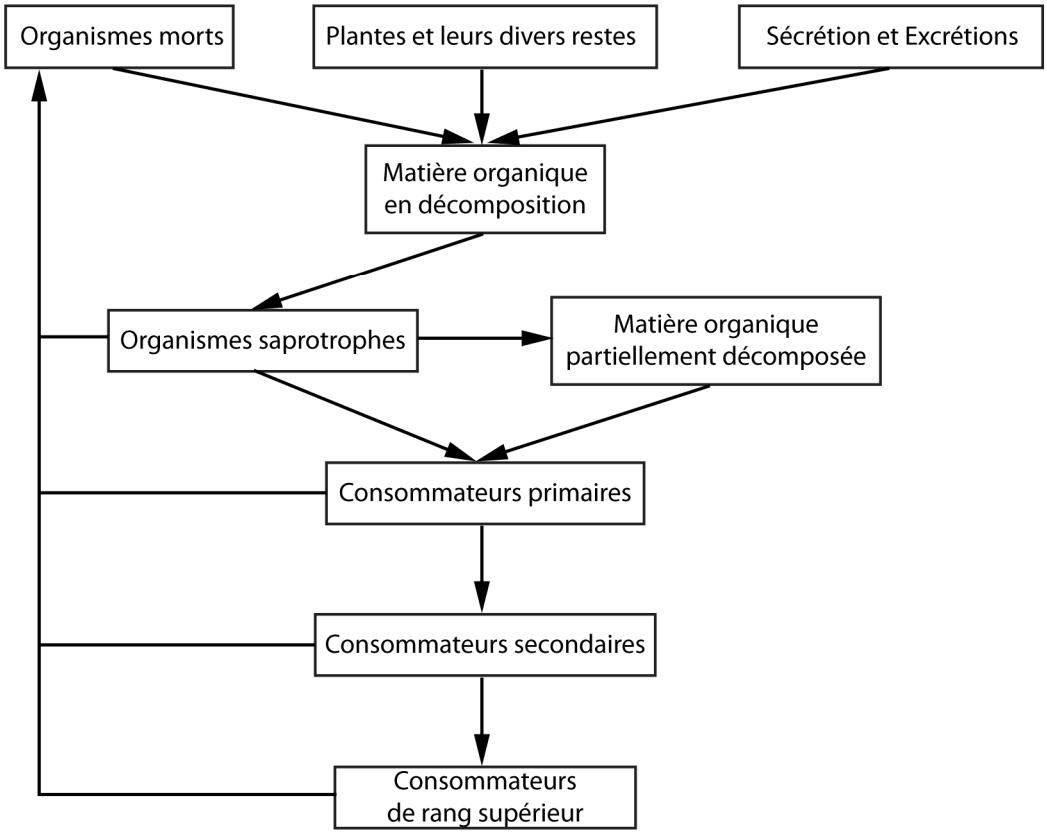

Figure VII-2 : Réseau trophique d'un sol théorique d'une forêt moderne. Les flèches indiquent, soit le fait que les organismes participent à la formation d'un autre composant du réseau trophique, soit le fait qu'ils sont les proies d'autres organismes.

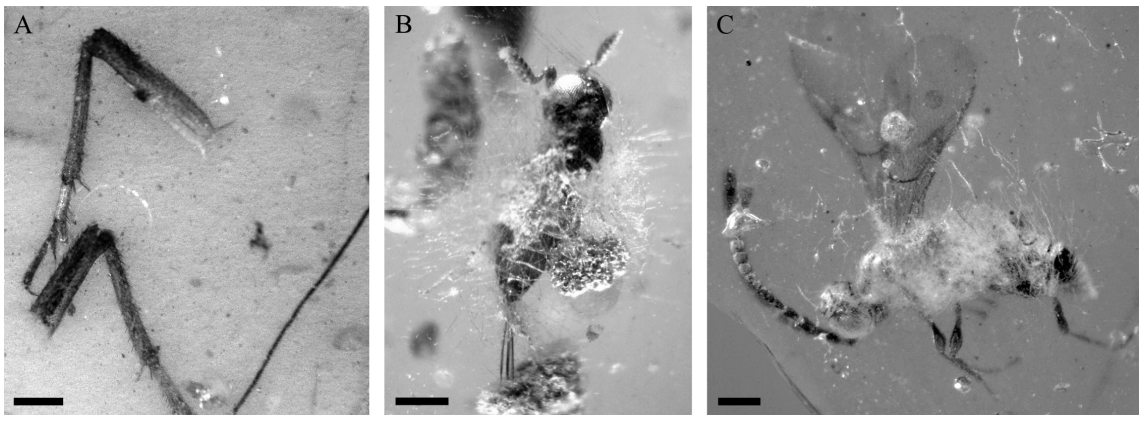

Figure VII-3 : Divers restes d'arthropodes dans les ambres médio-crétacés des Charentes [Arc A1]. A- Fragments de pattes d'insectes. Échelle : 50 µm. B,C- Cadavres d'insectes recouverts par du mycélium. B- Hyménoptère. Échelle : 200 µm. C- Diptère. Échelle : 200 µm. Clichés : V. Perrichot.

a- Les procaryotes

La contribution des procaryotes dans le recyclage des nutriments et dans leur capacité à limiter la concentration des nutriments dans les sols (comme celles de l'azote et du phosphore) est supposée être identique à celle d'aujourd'hui. Ces organismes correspondent à la bactérie gainée *Sphaerotilus* (qui devaient se développer sur la base des troncs), ainsi qu'à divers actinomycètes morphologiquement proches de genres des groupes 22 (Actinomycètes nodiocardiformes), 25 (*Streptomycetes* et genres proches), 26 (*Maduromycetes*) et 29 (Autres genres) *sensu* Holt et al. (2000) (Fig. VII-4). De plus, de nombreux filaments sont restés non identifiés. De nombreuses bactéries ont aussi été retrouvées (notamment des bacilles et des coques) et sans doute beaucoup plus sont présentes dans les ambres charentais. Néanmoins, en raison des nombreux débris présents dans l'ambre, elles n'ont soit pas été identifiées soit pas été observées.

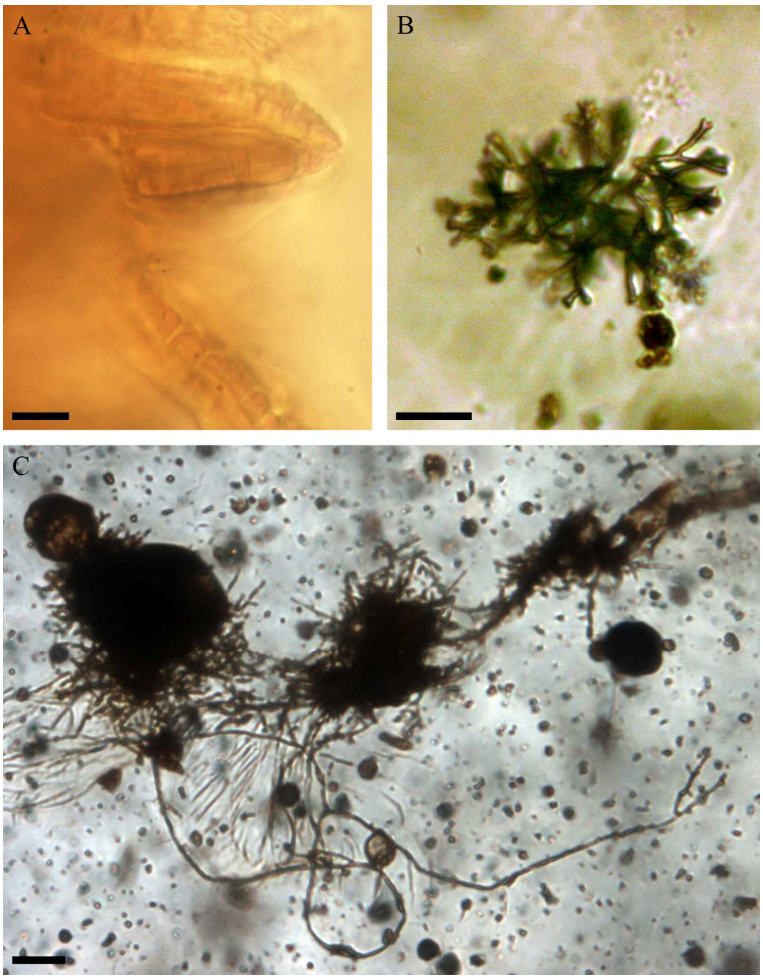

Figure VII-4 : Les divers procaryotes qui ont dû contribuer au recyclage des nutriments du sol de la forêt ambrifère.
A- *Sphaerotilus* sp. [Frs]. Échelle : 5 µm. B- « Actinomycètes de type A » [Arc A1]. Échelle : 10 µm. C- Pseudonocardiaceae indet. [Arc A1]. Échelle : 20 µm.

Sur la base de données moléculaires et géochimiques, il semble que les différentes voies métaboliques des bactéries existaient déjà il y a 100 millions d'années. Les conditions géochimiques permettant le métabolisme des bactéries actuelles et l'absorption des nutriments se sont développées, au moins, depuis le Protérozoïque et l'origine de leurs voies métaboliques actuelles est elle aussi datée de cette période (Doolittle 1999 ; Fennel et al. 2005 ; Saltzman 2005). En particulier, il semble que les paramètres de fixation de l'azote du Crétacé moyen devaient être très similaires à ceux d'aujourd'hui (Berman-Frank et al. 2003 ; Raymond et al. 2004). La symbiose actinorhizienne de l'actinomycète *Frankia* Brunchorst 1886 fixant l'azote avec des racines d'eudicotylédones ne semble avoir été établie qu'au Crétacé supérieur (Magallon et al. 1999). Les données moléculaires montrent, néanmoins, que le clade incluant *Frankia* est apparu avant l'apparition des angiospermes (Clawson et al. 2004). Ainsi, malgré l'absence de fossiles, des symbioses actinorhiziennes comme celles connues aujourd'hui étaient peut-être déjà effectives il y a 100 millions d'années (peut-être avec des racines de conifères). Si cette hypothèse se trouvait vérifiée, ces symbioses correspondraient aux toutes premières mises en place. Les légumineuses (angiospermes) ne sont connues qu'à partir du Cénozoïque, des nodules actinorhiziens typiques de ces plantes ayant été datés de 58 millions d'années (Lavin et al. 2005 ; Sprent et James 2006). Ce mode de fixation symbiotique de l'azote ne devait donc pas être présent dans la forêt charentaise. Lichens devaient aussi fixer cet élément. Ce mode de fixation de l'azote semble avoir eu lieu très tôt dans l'histoire de ce groupe d'organismes (Selosse et Le Tacon 1998 ; Neaman et al. 2005 ; Senerivatne et Indrassena 2006). Il était sans doute le seul à être actif dans la forêt charentaise crétacée, même si aucun fossile de l'ambre n'a permis de mettre en évidence la présence de lichens. Le spécimen d'une algue proche du genre *Myrmecia*, connue pour jouer le rôle de gonidies chez certains lichens, en est la seule preuve indirecte. La découverte d'un spécimen de filaments de type *Trentepohlia* dans l'ambre d'Ecommoy associé à des filaments mycéliens (Breton et Tostain 2005) montre que les lichens étaient bien présents dans les forêts médio-crétacées de l'Ouest de l'Europe.

b- Les champignons

Hyphes et spores de champignons sont très communes dans les ambres des Charentes (Girard et al. Accepté c, cette étude). La présence de Gloméromycètes suppose qu'il existait, dans la forêt charentaise, des mycorhizes arbustives. La découverte d'un spécimen de l'ordre des Peronosporales montre que des Oomycètes (parasites ?) étaient présents. Le nombre de

restes d'Ascomycètes trouvés suggère que ce groupe de champignons était très répandu à l'époque. Les spécimens des ordres Capnodiales (Fig. VII-5A), Mycosphaerellales (Fig. VII-5B), Eurotiales et Saccharomycetales devaient être saprophages, voire parasites pour certains d'entre eux. Ils pouvaient sans doute aussi participer à la formation de lichens. Plusieurs champignons actuels ont la caractéristique de tirer une partie de leurs besoins nutritionnels de la prédation de certains nématodes (Adl 2003 ; Barron 2003). Cette stratégie trophique apporte à ces organismes des compléments azotés que la décomposition du bois ne leur permet pas d'obtenir. Elle existait déjà il y 100 millions d'années, comme l'atteste le spécimen de champignon carnivore découvert à Archingeay-les Nouillers (Fig. VII-5C ; Schmidt et al. 2007, 2008), même si ses modalités ne devaient pas tout à fait être les mêmes (voir précédemment). Les basidiomycètes étaient apparemment plus rares, seuls un Polyporaceae (Fig. VII-5D-E) et un Agaricale ayant été identifiés.

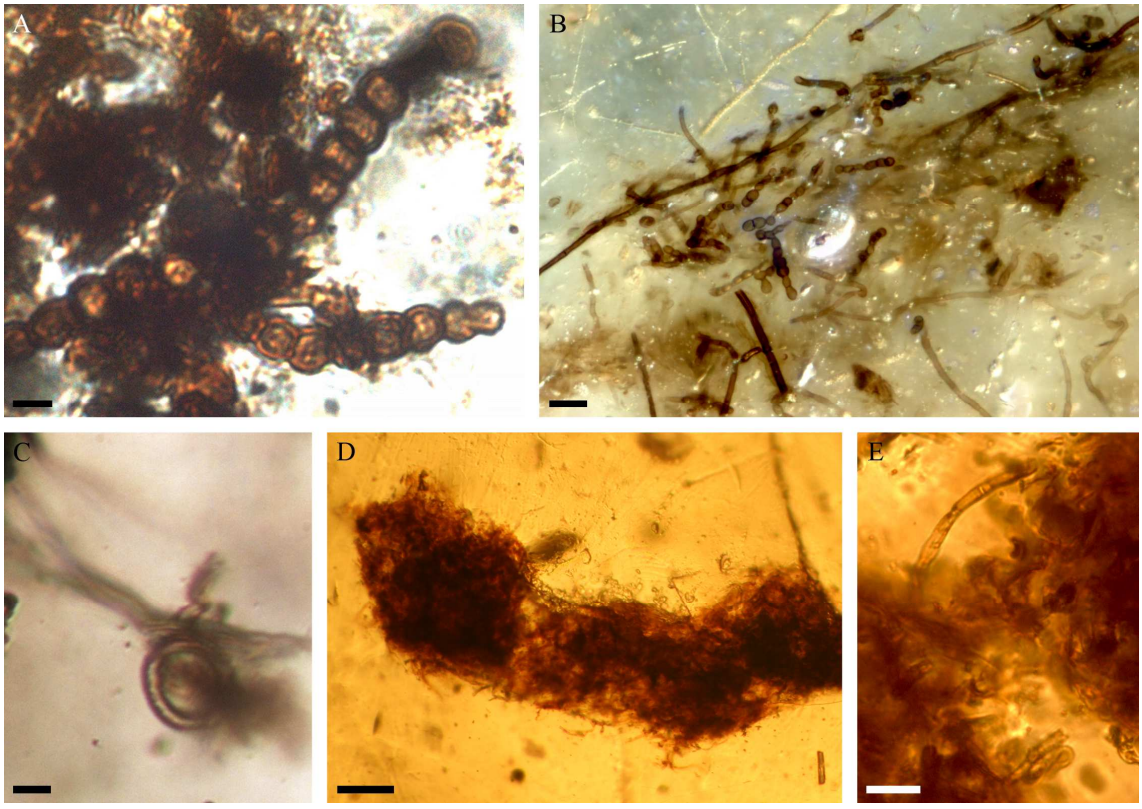

Figure VII-5 : Quelques champignons remarquables ayant participés au réseau trophique du sol de la forêt. A- *Metacapnodium* sp. [Arc A1]. Échelle : 10 µm. B- *Cladosporium* sp. [Arc A1]. Échelle : 20 µm. C- Champignon carnivore [Arc A1]. Échelle : 5 µm. D- Pelote fécale contenant les restes d'un Polyporaceae [Cdl]. Échelle : 100 µm. E- Détail de ces restes [Cdl]. Échelle : 10 µm.

Les Urédiniomycètes sont des champignons parasites d'Angiospermes. La découverte d'un spécimen attribué à la famille des Peronosporaceae associés à des débris de plantes

indéterminés montre que ces champignons parasites existaient déjà il y a 100 millions d'années. Néanmoins, il n'est pas possible de préciser l'hôte de ce taxon (Conifère ? Angiosperme ?)

Le nombre de restes non identifiés de champignons, ainsi que diverses études de leur histoire évolutive (bibliographie dans Lutzoni et al. 2004), suggèrent que d'autres groupes de champignons pouvaient être présents dans la forêt charentaise crétacée. Parmi ces derniers, devaient se trouver des Chrytridiomycètes, connus pour être des organismes saprotrophes du sol et des prédateurs de petits invertébrés. Certains de ces champignons décomposent le pollen et la chitine ; d'autres sont des parasites de plantes ou d'amphibiens (Adl 2003). De même, les Entomophthorales devaient être assez répandus, soit comme organismes saprotrophes libres, soit comme parasites d'acariens, d'araignées ou d'insectes. D'autres Zygomycètes du sol pouvaient aussi être présents, ce groupe de champignons étant connus au moins depuis le Paléozoïque (Taylor et al. 1997). La présence de Saccharomycetales dans l'ambre d'Archingeay-les Nouillers est assez surprenante. En effet, ces champignons sont aujourd'hui connus pour être des parasites d'Angiospermes. Ces dernières n'étaient que peu répandues, il y a 100 millions, suggérant que cette adaptation est apparue très tôt ou qu'il s'agit simplement d'une exaptation[3].

c- Les organismes bactérivores

Dans les sols modernes, les principaux organismes bactérivores correspondent à des protistes et à des nématodes (Adl 2003). La présence de protistes comme les Testacealobosea (Amoebozoa) et les Ciliophora (Alveolata) est avérée avec les amibes testées *Arcella* (Fig. VII-6A), *Centropyxis* (Fig. VII-6B), *Cryptodifflugia*, ainsi que les individus des familles Hyalospheniidae, Microchlamyiidae et Amphitremidae. La présence d'amibes à filipodes n'est avérée que par l'*Assulina* de l'ambre de la Buzinie, connue pour être bactérivore.

Les ciliés sont assez rares (ceci étant probablement dû à des problèmes de préservation ; Foissner et al. 1999 ; cf. chapitres précédents). La rareté des spécimens de Colpodea est à noter. Seul un individu du genre *Grossglockneria* (Fig. VII-6C) a été trouvé alors que ce groupe de ciliés est le plus répandu dans les sols modernes (Lee et al. 2000a).

[3] Adaptation sélective dans laquelle la fonction actuellement remplie par l'adaptation n'était pas celle remplie initialement.

Les flagellés sont très peu représentés. Seuls quelques spécimens d'Euglenales ont pu être identifiés. Comme cela a été décrit au chapitre VI, de nombreux pseudoprotistes sont présents dans les ambres charentais, certains ressemblant à des amibes ou des euglènes (Fig. VII-6D-E). Il n'est pas impossible que, noyés dans ces nuées de microinclusions, quelques véritables spécimens de protistes aient été préservés. Malgré l'absence de fossiles et selon la phylogénie moléculaire de Berney et Pawlowski (2006), il est raisonnable de penser que les flagellés étaient largement répandus dans la forêt charentaise crétacée. Parmi ces derniers, devaient se trouver des spécimens du groupe des Excavata *sensu* Adl et al. (2005) vivant soit de manière libre, soit de manière parasitique sur les nombreux animaux qui peuplaient la forêt de l'époque. La présence de Cercomonadida est aussi à envisager puisque ceux-ci représentent la plupart des organismes bactérivores des sols modernes.

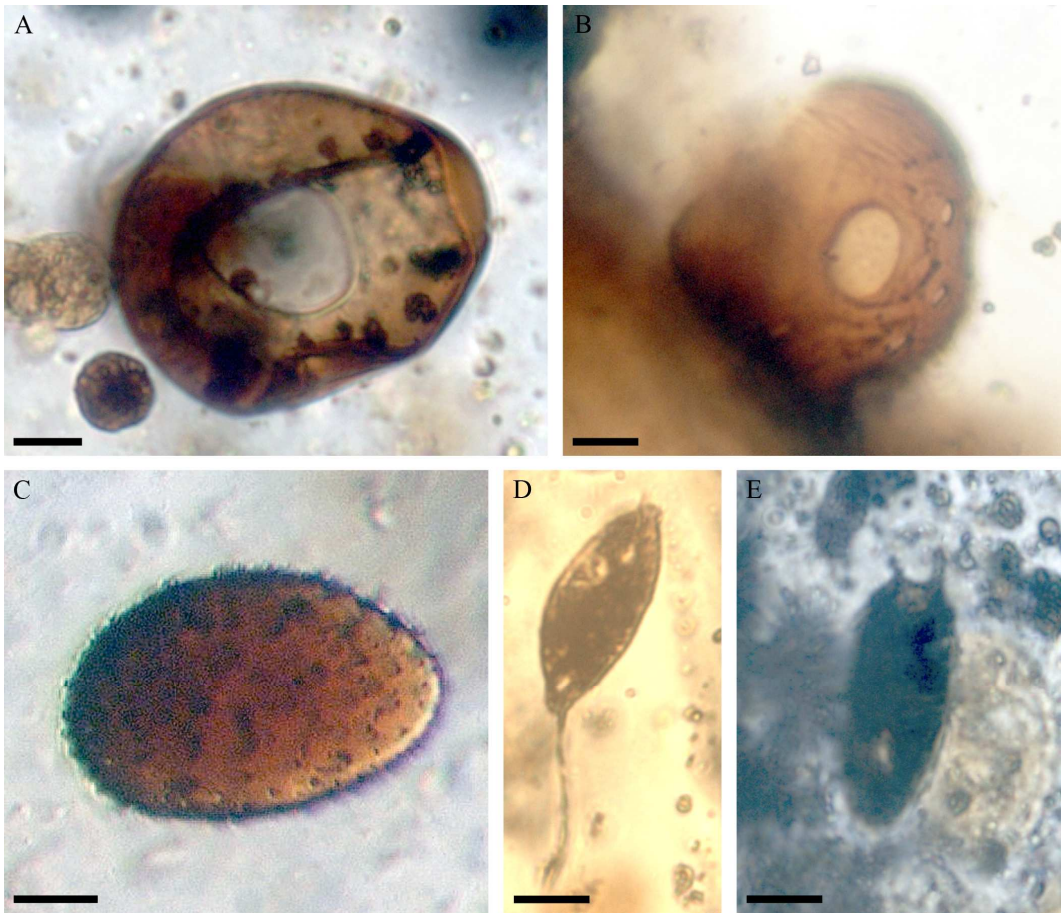

Figure VII-6 : Organismes bactérivores des ambres charentais. A- Amibe testée *Arcella discoides* [Arc A1]. Échelle : 20 µm. B- Amibe testée *Centropyxis* [Arc A1]. Échelle : 10 µm. C- Cilié *Grossglockneria* sp. [Arc A1]. Échelle : 5 µm. D- Pseudoprotistes mimant un organisme de type euglène [Aix B2]. Échelle : 10 µm. E- Pseudoprotiste dont la forme évoque celle de microorganismes [Aix B2]. Échelle : 10 µm.

Enfin il faut noter que les nématodes identifiés (Rhabditidae et Aphelenchidae) correspondent à deux familles de vers bactérivores (soit de manière permanente soit seulement à l'état larvaire).

Il est aussi intéressant de noter l'absence de myxomycètes (amibes qui ont longtemps été prises pour des champignons). Ces organismes sont abondants dans les milieux à forte hygrométrie comme cela était le cas dans la forêt ambrifère charentaise. Ils sont bactérivores et fongivores (pouvant consommer des basidiomycètes entiers !).

d- Les organismes fongivores

Dans les sols modernes, les principaux organismes fongivores correspondent à des nématodes, des acariens, des collemboles, ainsi que quelques genres d'amibes (dont les myxomycètes précédemment cités). L'assemblage fossile décrit montre qu'aucun nématode fongivore, omnivores et prédateurs n'a été préservé. Dans l'état actuel des connaissances, les taxa fongivores les plus probables correspondent à des acariens (parmi lesquels des Tanaupodidae ; Judson et Makol accepté ; Fig. VII-7A,B), des collemboles et des larves de diptères (par exemple, Mycetophiloidea) et de coléoptères (Fig. VII-7C).

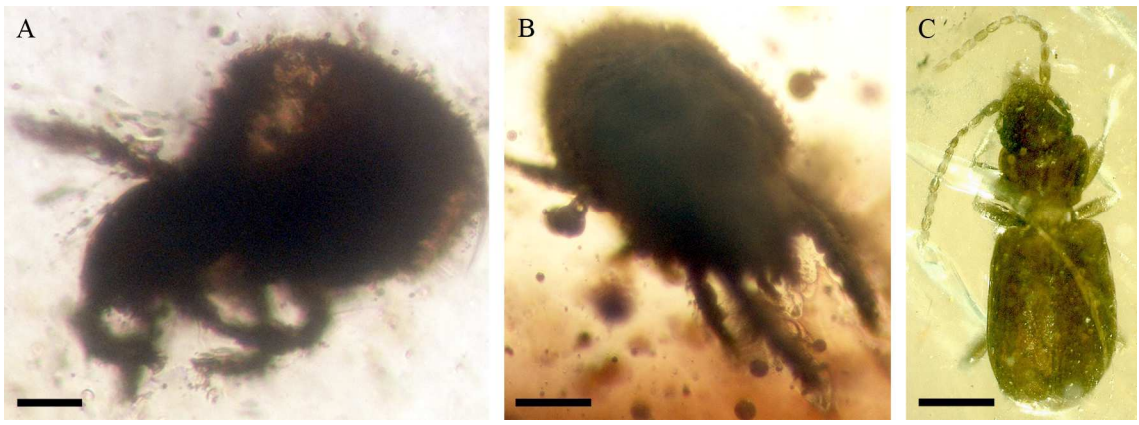

Figure VII-7 : Quelques exemples d'organismes fongivores retrouvés dans les ambres médio-crétacés des Charentes. A,B- Acariens indéterminés, respectivement [Arc A1] et [Buz B2]. Échelles : 20 et 40 µm. C- Coléoptère indéterminé [Arc A1]. Échelle : 200 µm. De nombreuses larves de coléoptères se nourrissent de champignons. Cliché C : V. Perrichot.

e- Les organismes saprotrophes secondaires

L'assemblage fossile ne montre aucune évidence d'osmotrophie dans la forêt de l'époque, alors que, selon toute vraisemblance, celle-ci devait exister (elle est réalisée par des

organismes comme les champignons ou encore certains protistes dont l'apparition est bien antérieure à l'ambre des Charentes). Elle pouvait être réalisée par certains protistes, mais cela ne correspond qu'à une faible part des habitudes alimentaires des taxa terrestres. Les levures sont les eucaryotes les plus répandus des organismes osmotrophes des sols modernes (Adl 2003), mais elles sont très rares dans les morceaux d'ambre étudiés. Seules celles du champignon carnivore (Fig. IV-21H-J) ont pu être répertoriées.

La cytotrophie devait être effective chez les nématodes bactérivores. Ce mode de nutrition existe principalement chez les organismes détritivores. Ces derniers sont connus dans l'assemblage fossile par des acariens, un ver polyxénide et les nombreux insectes (diptères Phoridae, hyménoptères Siricidae, coléoptères, cloportes par exemple). Les termites sont majoritairement connus par leur stade adulte, mais chez beaucoup de groupes d'insectes, les stades larvaires sont détritivores. La présence de termites dans l'assemblage (Fig. VII-8 ; Perrichot 2005) est particulièrement intéressante, puisque ces organismes nécessitent une symbiose avec des bactéries et/ou des protistes pour leur permettre de digérer le bois. Les coprolithes de termites sont très abondants dans les ambres des Charentes, montrant que ces organismes jouaient un rôle important dans la décomposition du bois, il y a 100 millions d'années.

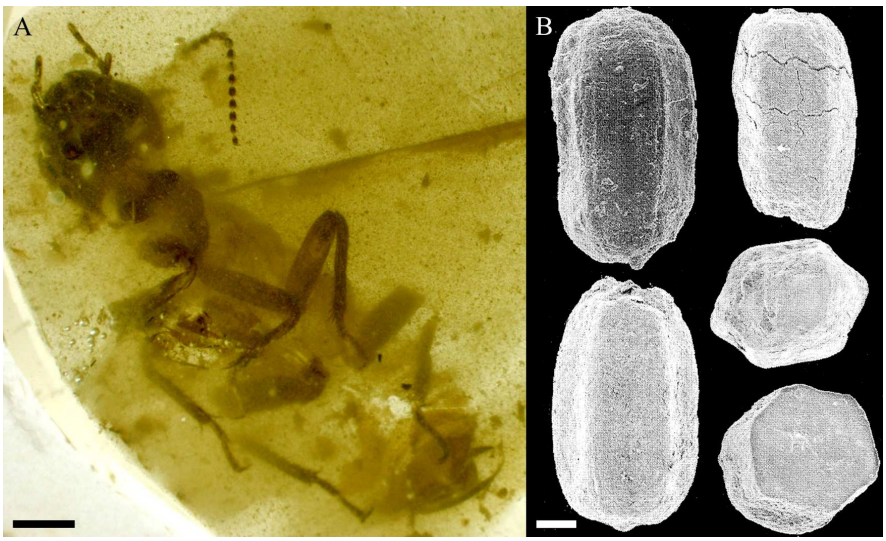

Figure VII-8 : Termite (A) de l'ambre médio-crétacé des Charentes [Arc A1] et coprolithes (B) issus de l'activité de ces organismes retrouvés dans les sédiments. De nombreux coprolithes de termites ont aussi été retrouvés dans l'ambre. Échelles : 1 mm et 0,3 mm respectivement. Clichés : V. Perrichot (A) et Jean-Paul Colin (B).

La présence d'autres organismes détritivores (comme les vers plats) est supposée, puisqu'ils occupent une grande place dans le sol des forêts actuelles et qu'ils sont apparus bien avant l'Albien (Adl 2003).

f- Les consommateurs

Les taxa fossiles de l'ambre considérés comme des prédateurs de premier ordre correspondent à des acariens, de jeunes araignées ainsi que des collemboles. Ces spécimens étaient prédateurs des organismes saprotrophes secondaires ainsi que des microinvertébrés comme c'est le cas dans les sols actuels (Adl 2003).

Les prédateurs de second ordre étaient des espèces de plus grande taille qui devaient se nourrir des prédateurs de premier ordre. Ce type d'organismes est curieusement très abondamment représenté dans les ambres charentais. Ceci est sans doute à mettre en relation avec un biais de piégeage. Les cadavres ou insectes qui n'étaient pas encore morts lorsqu'ils ont été pris dans la résine ont dû attirer ces prédateurs qui se sont à leur tour fait prendre au piège. Les plus abondants correspondent à des diptères de type Bombyliidae, Ragionidae et Brachycera (Fig. VII-9A). Beaucoup étaient prédateurs à l'état larvaire avant de se spécialiser à l'état adulte. Malgré leur grande abondance dans l'ambre, peu d'hyménoptères prédateurs ont été retrouvés (Fig ; VII-9B). La plupart sont parasites et seuls quelques spécimens de la famille Sphecidae devaient avoir un régime carnivore. Par comparaison à leurs homologues actuels, ils devaient se nourrir de petites araignées et d'autres insectes. Parmi les autres inclusions, des coléoptères Elateridae et Nitidulidae (Fig. VII-9C), des neuroptères Ascalaphidae (Fig. VII-9D) et Myrmeleontidae, des raphidioptères (Fig ; VII-9E), des hétéroptères Gerridae, Schyzopteridae et Tingidae (Fig. VII-9F), des chilopodes (Fig. VII-9G), des trichoptères, des myriapodes, des pseudoscorpions, des scorpions et des araignées (Fig. VII-9H) ont pu être identifiés comme étant des prédateurs à l'état larvaire et/ou à l'état adulte.

La plupart de ces organismes s'attaquaient non seulement à des prédateurs de premier ordre, mais étaient aussi la proie d'autres prédateurs, lesquels sont à rechercher parmi les groupes précédemment cités.

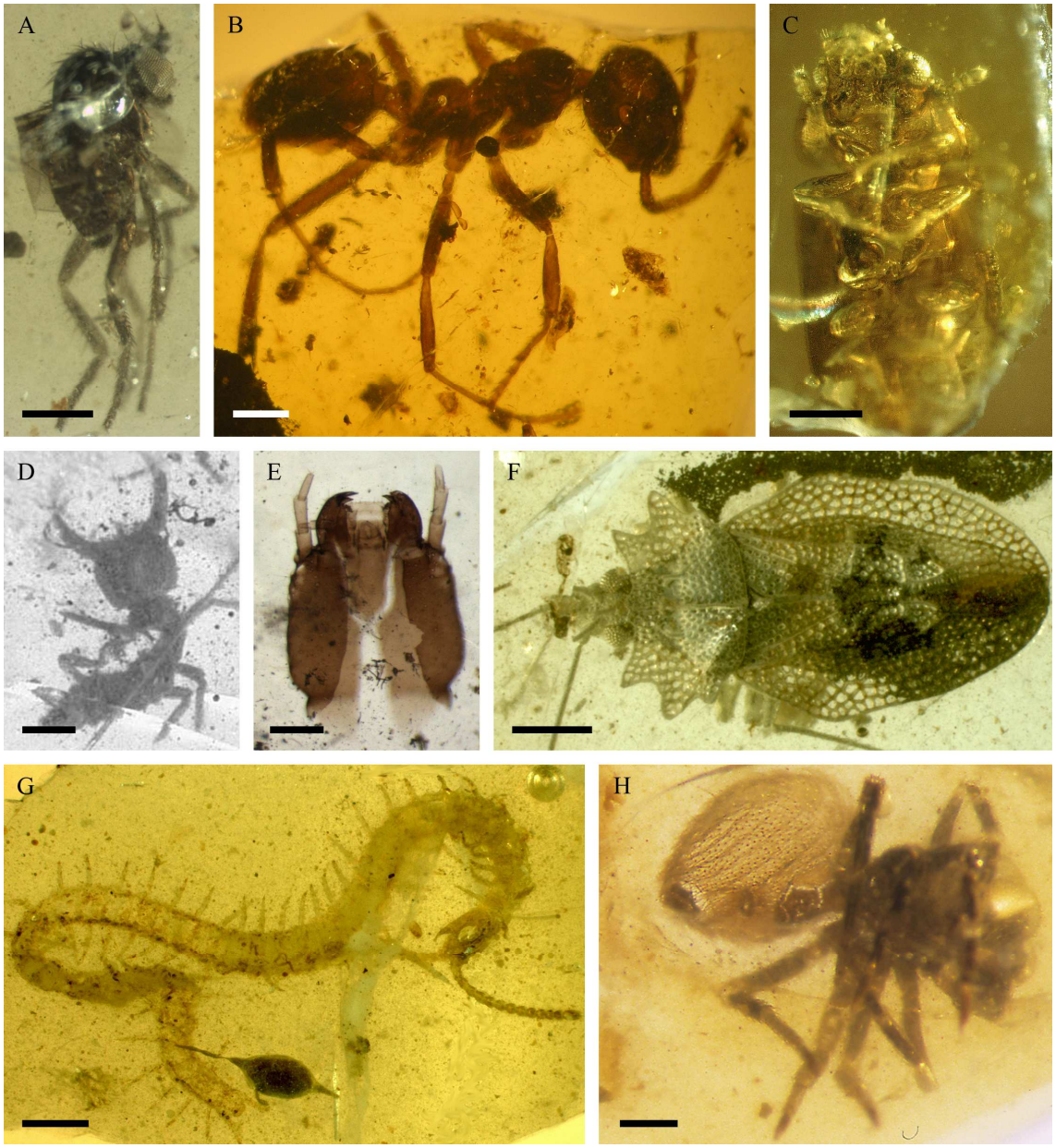

Figure VII-9 : Les différents organismes consommateurs primaires et/ou secondaires des ambres charentais. A- Diptère Brachycera [Arc A1]. Échelle : 500 µm. B- Hyménoptère Formicidae [Frs]. Échelle : 500 µm. C- Coléoptère Nitidulidae [Frs]. Échelle : 300 µm. D- Larve de neuroptère [Arc A1]. Échelle : 200 µm. E- Raphidioptère [Arc A1]. Échelle : 100 µm. F- Hétéroptère Tingidae [Cdl]. Échelle : 500 µm. G- Chilopode [Buz B2]. Échelle : 500 µm. H- Araignée Zodariidae [Arc A1]. Échelle : 500 µm. Clichés : V. Perrichot.

4- Liens avec les autres organismes de la forêt charentaise

L'ambre charentais est surtout riche en taxa liés au sol. Seuls quelques fossiles permettent d'en connaître plus sur les liens entre le sol et les strates supérieures de la forêt. De nombreux hyménoptères parasitaient d'autres insectes comme l'attestent les spécimens fossiles de

Ceraphronoidae, Chalcicoidea, Chrysidoidae, Diapriidae, Ibaliidae, Ichneumoidae, Scelionidae, Trigonalidae et de Brachionidae. La présence de Sphecidae montre aussi que des liens proie - prédateur devaient être tissés entre le sol et les hautes strates de la forêt. Ceux-ci sont confirmés par la présence de nombreux diptères prédateurs comme les Dolichopodidae (très nombreux dans l’ambre charentais), les Bombyliidae, les Rhagionidae ou encore les Brachycera (Fig. VII-10).

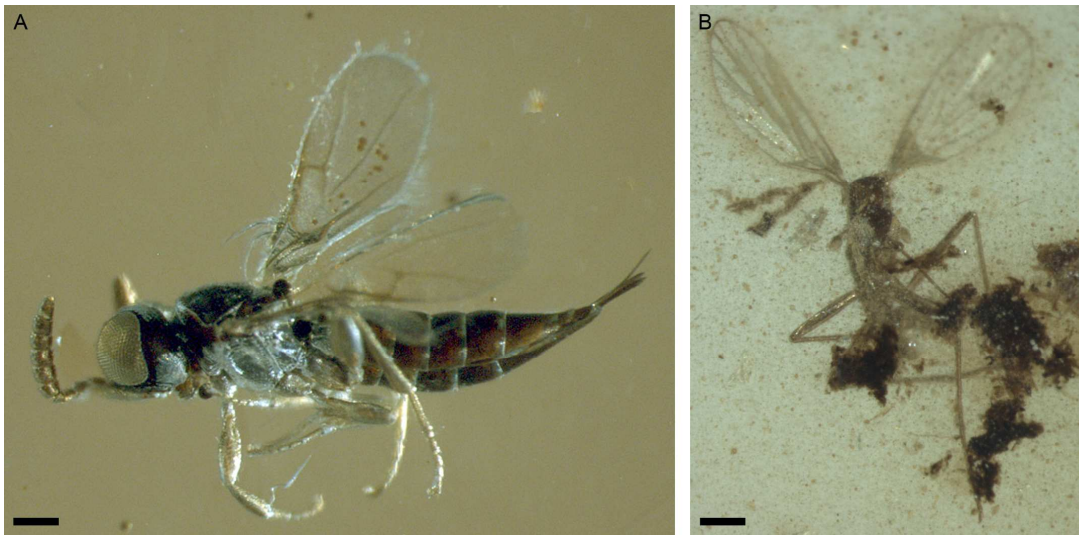

Figure VII-10 : Exemple d’organismes des strates supérieures de la forêt ayant pu interagir avec les taxa du sol. A- Hyménoptère Scelionidae [Arc A1]. Échelle : 100 µm. B- Diptère Dolichopodidae [Arc A1]. Échelle : 200 µm.

En ce qui concerne les possibles liens avec les autres organismes de la forêt, peu de choses sont connues. Quatre groupes d’organismes devaient possiblement interagir avec les organismes du sol. La découverte de dents d’un petit Troodontidae (Vullo et al. 2007) montre que certains dinosaures de l’époque avaient un régime insectivore. Vullo (2007) a aussi mentionné la présence de quelques dents de mammifères marsupiaux dans le gisement d’Archingeay-les Nouillers. Elles laissent supposer que ces organismes étaient insectivores. La présence d’une scapula d’anoure (Vullo 2007) est un autre indice de vertébrés insectivores. Enfin, Perrichot et Néraudeau (2005) ont décrit une peau de reptile dans l’ambre d’Archingeay-les Nouillers. Cette inclusion peut être rapprochée de certains squamates qui, pour beaucoup, sont aussi insectivores.

5- Conclusions

Les ambres charentais ont préservé le réseau trophique du sol d'une forêt vielle de 100 millions d'années. Cette spécificité est particulièrement remarquable puisque la plupart des publications faites sur les fossiles de l'ambre ont traité des spécimens piégés dans des coulées de résine issues des branches ou du tronc (Perrichot 2005).

Les liens trophiques de la forêt médio-crétacée des Charentes semblent aussi complexes que ceux qui existent dans les forêts actuelles. Néanmoins, la reconstitution de ce réseau trophique souligne des biais dans l'enregistrement fossile. Les microorganismes saprotrophes sont abondamment préservés, en particulier les procaryotes et les champignons. Parmi ces derniers, il convient de remarquer la surreprésentation des ascomycètes par rapport aux autres groupes. Les basidiomycètes sont peu représentés. Cela est sans doute dû à leur capacité à former des carpophores au contraire des autres types champignons qui gardent des formes filamenteuses. Les organismes bactérivores (principalement les amibes) sont eux aussi bien représentés. Néanmoins, les ciliés et flagellés sont peu présents, mais, selon toutes vraisemblances, leur rareté est due aux qualités de préservation de la résine à l'origine de l'ambre des Charentes.

L'absence de myxomycètes (organismes bactérivores et fongivores) est intéressante. Leur histoire évolutive est très mal connue car très peu de fossiles ont été trouvés. Domke (1952) en a décrit un spécimen de l'ambre balte puis un second spécimen a été trouvé plus récemment dans ce même ambre (Dörfelt et al. 2003). Waggoner et Poinar (1992) ont mentionné un autre spécimen dans l'ambre de la République Dominicaine, mais les stades de fructification ne sont pas préservés, laissant planer un doute sur la validité de ce taxon (Dörfelt et al. 2003). L'apparition des myxomycètes est supposée avoir eu lieu au cours du Mésozoïque (ils auraient évolué à partir d'amibes unicellulaires). Leur absence des ambres charentais indique qu'ils n'existaient toujours pas au Crétacé moyen ou qu'ils n'étaient pas encore suffisamment développés pour avoir une répartition mondiale et qu'ils n'avaient pas encore colonisé l'archipel que formait l'Europe de l'Ouest à cette époque.

Les organismes fongivores sont encore très mal connus. Les travaux de Malvina Lak et de Carmen Soriano sur les Coléoptères, de même que l'identification des nombreux acariens des ambres charentais qui viennent de débuter, aideront sans doute à combler cette lacune.

Un des biais importants de l'assemblage fossile des ambres charentais semble être la surreprésentation d'organismes consommateurs. De nombreux prédateurs (arthropodes) ont été préservés (Perrichot 2005 ; Lak 2006). Cette surabondance provient sans doute du fait que

les organismes déjà piégés dans la résine ont attiré ces prédateurs. Les relations précises de proie - prédateur ne sont pas encore bien définies. Seuls quelques liens de parasitisme ont pu être établies grâce aux travaux de Vincent Perrichot sur les hyménoptères parasites notamment (Perrichot et al. 2007a).

Une analyse plus détaillée sera nécessaire afin de préciser au mieux les liens qui existaient entre tous ces groupes d'organismes.

L'assemblage fossile typique du sol qu'ont préservé les ambres charentais permet de reconstituer ce qu'était le réseau trophique d'une forêt du Crétacé moyen. D'aucuns objecteront sans doute que cet hypothétique réseau trophique n'est valable que si la taphocénose est bien le reflet exact de la biocénose. Les quelques morceaux d'ambre de litière ont à eux seuls préservé plus de la moitié (voire des deux tiers) des fossiles trouvés dans l'ambre des Charentes. En particulier, le morceau Arc115 a livré plus de 270 inclusions (Perrichot et Girard Accepté). Parmi ces dernières, se trouvent plus de 80 arthropodes répartis en 19 familles et 13 ordres. Plus de 180 microinclusions y ont été répertoriées, appartenant, au moins, à 25 familles et 9 ordres. Il contient aussi des restes de plumes et divers restes de plantes. Ce morceau d'ambre est exceptionnel par sa richesse, mais aussi par le fait qu'il a préservé à la fois des organismes arboricoles, du sol, d'eau douce et marins. A lui seul, il a préservé presque la totalité des groupes d'organismes découverts dans l'ambre des Charentes. Il montre ainsi que les divers organismes cités pour la reconstitution du réseau trophique (Fig. VII-11) ont bien vécu ensemble, dans le même environnement. Ce morceau permet à lui seul de valider les hypothèses précédemment émises.

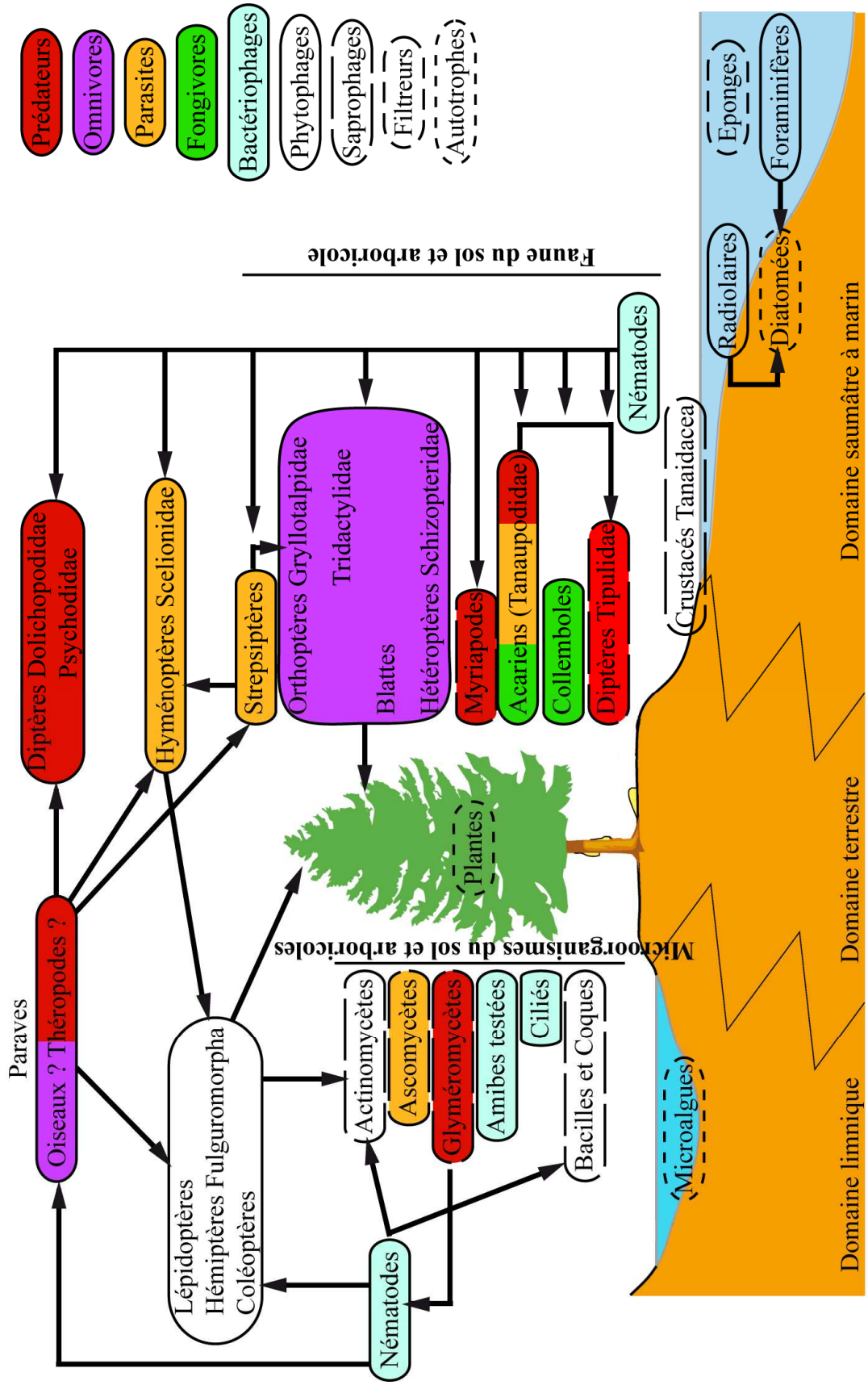

Figure VII-11 : Liens trophiques existant entre tous les fossiles retrouvés dans le morceau d'ambre Arc115 [Arc A1].

- VIII -
CONCLUSIONS

VIII- Conclusions

Les paléobiologistes de l'Université de Rennes 1 se focalisent depuis déjà plusieurs années sur l'étude des environnements paraliques du Cénomanien, avec comme outils principaux les différents gisements d'ambre des Charentes. Videt (2004) a, par exemple, étudié les ostréidés de ces niveaux et Perrichot (2005) a décrit l'entomofaune préservée dans l'ambre et les bois fossiles associés. Vullo (2007) a fait l'inventaire des restes microscopiques et macroscopiques de vertébrés préservés dans les séries charentaises. Le travail présenté ici s'inscrit dans cette même logique d'étude des environnements paraliques, et vient compléter les résultats précédemment obtenus, grâce à une approche rarement utilisée. En effet, seul l'ambre cénomanien de Schliersee, Allemagne, a été étudié en détail d'un point de vue microfaunique et microfloristique.

L'étude des microorganismes de l'ambre reste très marginale par rapport à celle des arthropodes (bibliographie dans Perrichot 2005 ; voir chapitre Historique). Les ambres médio-crétacés français ont cependant montré à quel point ils étaient riches en microfossiles.

Leur étude a permis de mettre en évidence différentes modalités de piégeage. Peu de microfossiles semblent avoir été piégés sur l'écorce des arbres. Cette relative rareté peut être corrélée avec l'absence de microorganismes arboricoles au Crétacé moyen (hypothèse peu vraisemblable), avec une sécrétion de résine peu importante au niveau du tronc et des branches des arbres ou encore avec la non-préservation des coulées de résine produites sur le tronc.

La grande majorité des microfossiles correspond à des taxa du sol (inondé ou pas). L'étude de leur position systématique a révélé que le microassemblage était dominé par les procaryotes.

La cyanobactérie *P. cenomanensis* est, de beaucoup, le taxon le plus fréquent, mais elle n'a été retrouvée que dans les ambres charentais et d'Ecommoy. Elle forme d'important cortex filamenteux autour de certains morceaux d'ambre, résultant du fait qu'elle utilisait la résine comme support de croissance, voire comme source nutritive. Cette découverte montre que des cyanobactéries pouvaient croître dans la résine il y 100 millions d'années. Elle complète les données de Rikkinen et Poinar (2000) et de Schmidt et Schäfer (2005) qui avaient montré que des champignons et des bactéries (dont des bactéries gainées) pouvaient aussi croître dans la résine.

Sous diverses formes (cinq taxa définis auxquels il faut rajouter les nombreux restes non identifiés), les actinomycètes sont les organismes les plus largement représentés géographiquement. Dans les ambres de Salignac, de Banon et du Brion, ils représentent les uniques microorganismes rencontrés. Dans les gisements charentais, des filaments indéterminés sont fréquemment rencontrés autour de certains arthropodes, montrant que ces derniers ont dû rester un certain temps en surface après leur mort, avant d'être inclus dans la résine.

Les eucaryotes les plus fréquents correspondent à des champignons. La grande majorité n'ont pas pu être identifiés à cause de leur trop grande fragmentation. Il faut cependant noter la présence de deux Basidiomycètes (un Agaricale et un Polyporaceae), alors que ces derniers sont rares à l'état fossile. Les Ascomycètes sont représentés par cinq taxa (soit du sol, soit épiphytes). Enfin, la présence d'un champignon carnivore (Gloméromycètes ; Schmidt et al. 2007, 2008) et d'un Oomycète parasite de la famille des Peronosporaceae sont à noter.

Les protistes sont nombreux dans les ambres médio-crétacés français. La présence de quelques taxa dulçaquicoles (*Quadrigula*, *Enallax*, *Chlorcorona*) montre qu'une partie de la résine a flué en milieu aquatique, comme cela a été mis en évidence pour des résines actuelles par Schmidt et Dilcher (2007). La présence de quelques ciliés (mal préservés) et de nombreuses amibes testées confirme les résultats obtenus par Perrichot (2004) qui avait montré que les ambres médio-crétacés étaient riches en taxa du sol.

Enfin, une découverte inattendue est celle d'un riche assemblage de microfossiles marins dans l'ambre de litière des Charentes (Girard et al. Accepté d,e). La présence de diatomées, des spicules de spongiaires, de radiolaires et d'un radiole d'echinopluteus résulte d'un mécanisme de piégeage exceptionnel. Apportés lors d'une hausse du niveau marin (grandes marées d'équinoxe ?) sur le sol de la forêt et/ou transportés par les embruns dans la résine fraîchement sécrétée, les microorganismes marins des ambres d'Archingeay-les Nouillers et de la Buzinie représentent les seuls exemples d'organismes marins piégés dans l'ambre. Seuls Lak (2006), Perrichot et al. (2007a) et Vonk et Schram (2007) ont mentionné des organismes (punaises Schizopteridae et crustacés Tanaidaceae) inféodés à un milieu saumâtre. La restriction des microorganismes marins au seul l'ambre de litière témoigne de l'histoire complexe de ce type d'ambre, dont la production a sans doute été influencée par la mer.

Bien que l'étude systématique des ambres médio-crétacés français n'ait réellement commencé que très récemment (moins d'une dizaine d'année), les travaux menés au sein de

l'Université de Rennes (Perrichot 2005 ; Lak 2006 ; ce travail), mais aussi avec divers collaborateurs (André Nel (MNHN), Dany Azar (MNHN), Alexander R. Schmidt (Universität Gottingen)…), ont permis d'acquérir une grande quantité de données, provenant principalement des gisements charentais. Ces derniers se sont révélés particulièrement riches en inclusions du sol (Perrichot 2004, 2005 ; Perrichot et Girard Accepté). L'analyse combinée de toutes ces données a permis de reconstituer les chaînes trophiques qui pouvaient exister au niveau du sol d'une forêt du Crétacé moyen (Adl et al. en préparation). Cette étude a permis de mettre en évidence des liens trophiques aussi complexes que dans les écosystèmes actuels. Quelques microproducteurs primaires, comme des algues vertes ou encore des cyanobactéries, existaient dans des environnements particuliers (petites mares d'eau douce). Des procaryotes, divers champignons et quelques arthropodes (termites par exemple) décomposaient la matière organique morte et accumulée au niveau du sol. Des protistes (ciliés et amibes testées) se nourrissaient des microorganismes saprotrophes, alors que seuls quelques organismes fongivores ont pu être mis en évidence (Acariens, Coléoptères). Ces consommateurs primaires étaient eux-mêmes les proies d'autres organismes appartenant à divers groupes d'arthropodes (Diptères, Hyménoptères, Coléoptères, Neuroptères…). Au sommet de ces chaînes trophiques se trouvaient par exemple des araignées.

L'étude d'autres restes (végétaux, vertébrés) associés à l'ambre, mais aussi des taxa non liés aux sols retrouvés dans les ambres charentais, ne permet pas d'étendre énormément cette étude aux strates supérieures de la forêt ambrifère. Seuls quelques liens de parasitisme et/ou de prédation, liés à la présence de divers diptères et hyménoptères, de vertébrés insectivores, ont pu être mis en évidence.

Grâce aux différents travaux menés (stratigraphie et sédimentologie : Néraudeau et al. 2002, 2003, 2005, sous presse a,b ; Vullo et al. 2005 ; Perrichot et al. 2007 ; vertébrés : Vullo 2007 ; Vullo et al. 2007 ; arthropodes : Azar et al. 2003 ; Nel et al. 2004 ; Perrichot 2004, 2005 ; Lak 2006 ; Perrichot et al. 2007a ; microorganismes : Schmidt et al. 2007, 2008; Girard et al. Accepté a,b,c,d,e ; Girard Accepté), les gisements d'ambres médio-crétacés français, en particulier ceux des Charentes, font aujourd'hui partie de ceux qui ont été étudiés le plus en détail. En l'état actuel de nos connaissances, il est possible de se faire une idée relativement bonne des écosystèmes forestiers du Sud-Ouest de la France au Crétacé moyen. En revanche, en ce qui concerne les grands gisements d'ambre étrangers (République Dominicaine, Baltique, Birmanie, Liban, Espagne), seuls les arthropodes ont pour le moment été étudiés en détail. L'étude des microassemblages fossiles des ambres du New Jersey, par exemple,

pourrait permettre de comparer deux microcénoses forestières médio-crétacées, l'une continentale (New Jersey), l'autre insulaire (France, Allemagne), cette comparaison est d'autant plus possible que, dans les deux cas, la résine fossile semble avoir été produite en milieu côtier. En Inde, la découverte de nouveaux gisements éocènes à ambre pourrait aussi nous en apprendre beaucoup sur les microorganismes qui peuplaient autrefois le Gondwana. Ces gisements sont datés de quelques millions d'années avant la collision de l'Inde avec l'Asie (Jes Rust comm. pers.). L'Inde était probablement peuplée en majorité de microorganismes gondwaniens (probablement hérités des microfaunes et microflores du Crétacé), probablement très différents de ce qui a été (et sera) trouvé dans l'ambre de la Baltique (produit à la même époque en Europe).

REFERENCES

-A-

Adl, S.M., 2003. The ecology of soil decomposition. CABI Publishing, Wallingford. 335 p.

Adl, M.S., Simpson, A.G.B., Farmer, M.A., Andersen, R.A., Anderson, O.R., Barta, J.R., Bowser, S.S., Brugerolle, G., Fensome, R.A., Fredericq, S., James, T.Y., Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, C.E., Lewis, L.A., Lodge, J., Lynn, D.H., Mann, D.G., McCourt, R.M., Mendoza, L., Moestrup, Ø., Mozley-Standridge, S.E., Nerad, T.A., Shearer, C.A., Smirnov, A.V., Spiegel, F.W., Taylor, F.J.R., 2005. The new classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 52 : 399-451.

Adl, S.M., Girard, V., Lak, M., Maharning, A., Aaron, M., Perrichot, V., Breton, G., Néraudeau, D., en préparation. The soil food web of a 100 millions year old forest. *Soil Biology and Biochemistry*.

Adolphe, J.P., 1997. Reproduction cycle of an oncolithic red algae (Nemalionales) of the lacustrine Miocene of Euböa (Greece). *In* : Flügel, E. (ed), Fossil algae. Springer-Verlag, Berlin. p. 199-201.

Afonin, S.A., Barinova, S.S., Krassilov, V.A., 2001. A bloom of *Tympanicysta* Balme (green algae of zygnematalean affinities) at the Permian-Triassic boundary. *Geodiversitas*. 23 : 481-487.

Alonso, J., Arillo, A., Barrón, E., Corral, C. J., Grimalt, J., Lopez, J.F., López, R., MartÌnez-Delclos, X., Ortuño, V., Peñalver, E., Trincao, P.R., 2000. A new fossil resin with biological inclusions in Lower Cretaceous deposits from Alava (Northern Spain, Basque-Cantabrian Basin). *Journal of Paleontology*. 74 : 158-178.

Altermann, W., 2001. The oldest fossils of Africa – a brief reappraisal of reports from the Archean. *African Earth Science*. 33 : 427-436.

Altermann, W., Kazmierczak, J., 2003. Archean microfossils: a reappraisal of early life on Earth. *Research in Microbiolgy*. 154 : 611-617.

Ambwani, K., Sahni, A., Kar, R.K., Dutta, D., 2003. Oldest known non-marine diatoms (*Aulacoseira*) from the uppermost Cretaceous Deccan Intertrappen beds and Lameta Formation of India. *Revue de Micropaléontologie*. 46 : 67-71.

Antoine, P.O., De Franceschi, D., Flynn, J.J., Nel, A., Baby, P., Benammi, M., Calderón, Y., Espurt, N., Goswani, A., Salas-Gismondi, R., 2006. Amber from western Amazonia reveals Neotropical diversity during the middle Miocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 103 : 13595-13600.

d'Archiac, J.A., 1851. Mémoire sur la formation crétacée du Sud-Ouest de la France. *Mémoires de la Société Géologique de France*. 1 : 157-193.

Arnaud, H., 1877. Mémoire sur le terrain crétacé du Sud-Ouest. *Mémoires de la Société Géologique de France*. 10 : 1-110.

Ascaso, C., Wierzchos, J., Carmelo Corral, J., López, R., Alonso, J., 2003. New applications of light and electron microscopic techniques for the study of microbiological inclusions in amber. *Journal of Paleontology*. 77 : 1182-1192.

Ascaso, C., Wierzchos, J., Speranza, M., Gutiérrez, J.C., Martín González, A., de los Ríos, A., Alonso, J., 2005. Fossil protists and fungi in amber and rock substrates. *Micropaleontology*. 51 : 59-72.

Austin, J.J., Ross, A.J., Smith A.B., Fortey, R.A., Thomas, R.H., 1997. Problems of reproductibility-does geologically ancient DNA survive in amber-preserved insects? *Proceedings of the Royal Society of London B.* 264 : 467-474.

Azar, D., Perrichot, V., Néraudeau, D., Nel, A., 2003. New psychodids from the Cretaceous ambers of Lebanon and France, with a discussion of *Eophlobotomus connectens* Cockrell, 1920 (Dipetra, Psychodidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 96 : 117-126.

-B-

Bachmayer, F., 1962. Fossile pilzhyphen im flyschharz des steinbruches im Höbersbachtal bei Gablitz in Niederösterreich. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien.* 65 : 47-49.

Barr, M.E., 1955. Species of sooty molds from western North America. *Canadian Journal of Botany*. 33 : 497-514.

Barr, M.E., 1972. Preliminary studies on the Dothileales in temperate North America. *Contributions from the University of Michigan Herbarium*. 9 : 314-336.

Barron, G.L., 2003. The nematode-destroying fungi. Canadian Biological Publications, Guelph, Canda. 140 p.

Bassoullet, J.P., Bernier, P., Deloffre, R., Genot, P., Jaffrezo, M., Poignant, A.F., Segonzac, G., 1977. Classification criteria of fossil Dasycladales. *In* : Flügel, E. (ed), Fossil algae. Springer-Verlag, Berlin. p. 154-166.

Berkeley, M.J., 1848. On three species of mould detected by Dr. Thomas in the amber of East Prussia. *Annals and Magazine of Natural History, series 2*. 2 : 380-383.

Berman-Frank, I., Lundgren, P., Falkowski, P., 2003. Nitrogen fixation and photosynthetic oxygen evolution in cyanobacteria. *Research in Microbiology*. 154 : 157-164.

Berney, C., Pawlowski, J., 2006. A molecular time scale for eukaryote evolution recalibrated with the continuous microfossil record. *Proceedings of the Royal Society, series B.* 273 : 1-6.

Bessière, G., Bilotte, M., Crochet, B., Peybernès, B., Tambareau, Y., Villatte, J., Berger, G., Marhcal, J.P., Vautrelle, C., Viallard, P., 1989. Notice explicative, Carte géologique France (1/50000), feuille Quillan (1077). Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans. 98 p.

Blunck, G., 1929. Bakterieneinschlüsse im bernstein. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie.* 11 : 554-555.

Bœuf, O., Gilbert, D., 1997. Présence de thécamoebiens du genre *Trinema*, au Pliocène supérieur, découverte à Chilhac (Haute-Loire, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*. 325 : 623-627.

Bourelly, P., 1966. Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. Tome 1 : Les algues vertes. Editions N. Boubée Cie, Paris. 572 p.

Bourelly, P., 1981. Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. Tome 2 : Les algues jaunes et brunes. Chrysophycées, Phéophycées, Xanthophycées et Diatomées. Société Nouvelles des Editions Boubée, Paris. 517 p.

Bourelly, P., 1985. Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. Tome 3 : Les algues bleues et rouges. Les Eugléniens, Peridiniens et Cryptomonadines. Société Nouvelles des Editions Boubée, Paris. 606 p.

Bradley, W.H., 1931. Origin and microfossils of the oil shale of the Green River Formation of Colorado and Utah. *United States Geological Survey, Professional Paper*. 168 : 58.

Breton, G., Gauthier, C., Vizcaino, D., 1999. Land and freshwater microflora in a Sparnacian amber from the Corbières (South France) : First observations. *Estudios del museo de ciencias naturales de Alava*. 14 : 161-166.

Breton, G., Tostain, F., 2005. Les microorganismes de l'ambre cénomanien d'Ecommoy (Sarthe, France). *Comptes Rendus Palevol.* 4 : 31-46.

Breton, G., 2007. La bioaccumulation de microorganismes dans l'ambre : analyse comparée d'un ambre cénomanien et d'un ambre sparnacien, et de leur tapis algaires et bactériens. *Comptes Rendus Palevol*. 6 : 125-133.

Brient, L., Lengronne, M., Bertrand, E., Rolland, D., Steinmann, D., Baudin, I., Legeas, M., Le Rouzic, B., Bormans, M., 2008. A phycocyanin probe as a tool for monitoring cyanobacteria in freshwater bodies. *Journal of Environmental Monitoring*. 10 : 248-255.

Brossé, R., Louail, J., Herrouain, Y., 1976. Carte géologique France (1/50000), feuille Longué (XVI-22). Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans.

Brown, R.W., 1936. A fossil shelf-fungus from North Dakota. *Journal of the Washington Academy of Sciences*. 26 : 460-462.

Brown, R.W., 1938. Two fossils misidentified as shelf-fungi. *Journal of the Washington Academy of Sciences*. 28 : 130-131.

Buick, R., 1990. Microfossils recognition in Arcehan rocks: an appraisal of spheroids and filaments from a 3500 M.Y. old Chert-Barite Unit at North Pole, Western Australia. *Palaios*. 5 : 441-459.

Buscalioni, A.D., Ortega, F., Vasse, D., 1999. The Upper Cretaceous crocodilian assemblage from Laño (Northcentral Spain) : implications in the knowledge of the finicretaceous European faunas. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*. 14 : 213-233.

-C-

Cambra, J., Hindák, F., 1998. Green algae from mountain peat-bogs in the Eastern Pyrenees (Catalonia, Spain). *Biologia*. 53 : 467-480.

Cano, R.J., Borucki, M., 1995. Revival and identification of bacterial spores in 25 to 40 million year old Dominican amber. *Science*. 268 : 1060-1064.

Çarpa, S., 2007. Checklist for ciliate species (Protozoa, Ciliophora) living in turkish inland waters and flooded zones. *Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1-2 : 207-212.

Caspary, R., 1886. Einige neue Pflanzenreste aus dem Samländischen Bernstein. *Schriften der physikalisch-ökonomischen Gesellschaft Königsberg*. 27 : 1–8.

Caspary, R., Klebs, R., 1907. Die flora des bernsteins und anderer fossiler harze des ostpreussichen Tertiärs. *Abhandlungen der Königlich-Preußischen Geologischen Landesanstalt*. 4 : 1–181.

Castaneda-Posadas, C., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2007. *Swietenia* (Meliaceae) flower in Late Oligocene-Early Miocene amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. *American Journal of Botany*. 94 : 1821-1827.

Chacón-Baca, E., Beraldi-Campesi, H., Cevallos-Ferriz, S.R.S., Knoll, A.H., Golubic, S., 2002. 70 Ma nonmarine diatoms from northern Mexico. *Geology*. 30 : 279- 281.

Chang, K.H., Bak, Y.S., Park, S.O., 2007. Early Cretaceous diatoms and Geology in Korea. *Journal of the Paleontological Society of Korea*. 23 : 205-212.

Chao, A., Li, P.C., Agatha, S. Foissner, W., 2006. A statistical approach to estimate soil ciliate diversity and distribution based on data from five continents. *Oikos*. 114 : 479-493.

Chassain, M., 1979. Myxomycètes. Editions Lechevalier S.A.R.L., Paris. 32 p.

Clawson, M.L., Bourret, A., Benson, D.R., 2004. Assessing the phylogeny of *Frankia*-actinorhizal plant nitrogen-fixing root nodule symbioses with *Frankia* 16S rRNA and glutamine synthetase gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 31 : 131-138.

Coiffard, C., Gomez, B., Kvaček, J., Thévenard, F., 2006. Early angiosperm ecology: evidence from the Albian-Cenomanian of Europe. *Annals of Botany*. 98 : 495-502.

Coiffard, C., Gomez, B., Nel, A., Kvaček, J., Néraudeau, D., Thévenard, F., 2008. Application of the Wagner's parsimony method in fossil plant assemblages from the Cretaceous of Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology.* 148 : 1-12.

Conwentz, H., 1890. Monographie der baltischen Bernsteinbäume. Vergleichende Untersuchungen über die Vegetationsorgane und Blüten, sowie über das Harz und die Krankheiten der baltischen Bersteinbäume. Herausgegeben von der Naturforschenden Gesellschaft in Danzig, Danzig. 203 p.

Coquand, H., 1856. Notice sur la formation crétacée du département de la Charente. *Bulletin de la Société géologique de France*. 14 : 55-98.

Coquand, H., 1860. Catalogue raisonné ou synopsis des fossiles observés dans les formations secondaires des deux Charentes et de la Dordogne. 138 pp.

Crochet, B., Villatte, J., Tambareau, Y., Bilotte, M., Bousquet, J.P., Kuhfuss, A., Bouillin, J.P., Gélard, J.P., Bessière, G., Paris, J.P., 1989. Carte géologique France (1/50000), feuille Quillan (1077). Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans.

-D-

Da, K.P., Traore, D., Assemien, A.P., 1997. Le genre *Scenedesmus* dans la microflore de la mare et du complexe piscicole du Parc National de Banco (Côte-d'Ivoire). *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van België* 66 : 107-129.

Damsté, J.S.S., Muyzer, G., Abbas, B., Rampen, S.W., Massé, G., Allard, W.G., Belt, S.T., Robert, J.M., Rowland, S.J., Moldowan, J.M., Barbanti, S.M., Fago, F.J., Denisevich, P., Dahl, J., Trindade, L.A.F., Schouten, S., 2004. The rise of the Rhizosolenid diatoms. *Science*. 304 : 584-587.

De Franceschi, D., Dejax, J., De Ploëg, G., 2000. Extraction du pollen inclus dans l'ambre [Sparnacien du Quesnoy (Oise), bassin de Paris] : vers une nouvelle spécialité de la paléo-palynologie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris.* 330 : 227-233.

Dell'Agnese, D.J., Clark, D.L., 1994. Siliceous microfossils from the warm Late Cretaceous and Early Cenozoic Artic Ocean. *Journal of Paleontology*. 68 : 31-47.

Dejax, J., De Franceschi, D., Lugardon, B., De Ploëg, G., Arnold, V., 2001. Le contenu cellulaire du pollen fossilisé dans l'ambre, préservé à l'état organique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris.* 332 : 339-344.

Dejax, J., Masure, E., 2005. Analyse palynologique de l'argile lignitifère à ambre de l'Albien terminal d'Archingeay (Charente-Maritime, France). *Comptes Rendus Palevol*. 4 : 53-65.

Domke, W., 1952. Der erste sichere Fund eines Myxomyceten im Baltischen Bernstein (*Stemonitis splendens* Rost. fa. *Succini* fa. nov. foss.). *Mitteilungen aus dem Geologischen Staatsinstitut in Hamburg*. 21 : 154-161.

Doolittle, F.W., 1999. Phylogenetic classification and the universal tree. *Science*. 284 : 2124-2128.

Dörfelt, H., Schäfer, U., 2000. *Palaeozygnema spiralis*, ein Vertreter der Conjugatophyceae in mesozoischem Bernstein aus Bayern. *Hoppea, Denkschriften der Regensburgischen Botanischen Gesellschaft*. 61 : 785-793.

Dörfelt, H., Schmidt, A.R., Wunderlich, J., 2000. *Rosaria succina* spec. Nov. – a fossil cyanobacterium from Tertiary amber. *Journal of Basic Microbiology*. 40 : 327-332.

Dörfelt, H., Schmidt, A.R., Ullmann, P., Wunderlich, J., 2003. The oldest myxogastroid slime mould. *Mycological Research*. 107 : 123-126.

Dörfelt, H., Schmidt, A.R., 2005. A fossil *Aspergillus* from Balti camber. *Mycological Research*. 109 : 956-960.

Dörfelt, H., Schmidt, A.R., 2006. An archaic slime mould in Baltic amber. *Palaeontlogy*. 49 : 1013-1017.

Dowe, A., 1987. Räuberische Pilze. Die Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg. 449 p.

Drechsler, C., 1950. Several species of *Dactylella* and *Dactylaria* that capture free-living nematodes. *Mycologia*. 42 : 1-79.

Dzik, J., Krumbiegel, G., 1989. The oldest ‘‘onychophoran’’ *Xenusion*: A link connecting phyla? *Lethaia*. 22 : 169-181.

-E-

-F-

Fenchel, T., Finlay, B.J., 2006. Diversity of microbes: resurgences of the pehnotypes. *Philisophical Transactions of the Royal Society B*. 361 : 1965-1973.

Fennel, K., Folows, M., Falkowski, P.G., 2005. The co-evolution of the nitrogen, carbon and oxygen cycles in the Proterozoic ocean. *American Journal of Science*. 305 : 526-545.

Fishman, J., 1995. Have 25-million-year-old bacteria returned to life? *Science*. 268 : 977.

Fleischmann, A., Krings, M., Mayr, H., Agerer, R., 2007. Structurally preserved polypores from the Neogene of North Africa: *Ganodermites libycus* gen. et sp. nov. (Polyporales, Ganodermataceae). *Review of Palaeobotany and Palynology*. 145 : 159-172.

Fleming, R.F., 1986. Fossil *Scenedesmus* (Chlorophyta) and its palaeoecological significance. American Association o.f Stratigraphic Palynologists, 19th Annual Meeting, New York, Program and Abstracts. p.10.

Fleming, R.F., 1989. Fossil *Scenedesmus* (Chlorococcales) from the Raton Formation, Colorado and New Mexico, U.S.A. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 59 : 1-6.

Foissner, W., 1999. Description of two new mycophagous soil ciliates (Ciliophora, Colpodea): *Fungiphrya strobli* n. g., n. sp. and *Grossglockneria ovata* n. sp. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*. 46 : 34-42.

Foissner, W., Schönborn, W., Wright, A.D.G., Lynn, D.H., 1999. Furthuer studies on fossilized ciliates (Protozoa, Ciliophora) from Triassic amber. *In* : Tajovský, K., Pil, V. (eds), Soil zoology in Central Europe. Proceedings of the 5th Central European Workshop on Soil Zoology, Prague. p. 45–52.

Foissner, W., Schiller, W., 2001. Stable for 15 million years: scanning electron micrscope investigation of Miocene euglyphid thecamoebians from Germany, with description of the new genus *Scutiglypha*. *European Journal of protistology*. 37 : 167-180.

Forti, A., Schulz, P., 1932. Erste Mitteilung über Diatomeen aus dem Hannoverschen Gault. *Beihefte zum Botanischen Zentralblatt*. 50 : 241-246.

Fott, B., 1949. *Corone* a new genus of colonial Volvocales. *Mémoires de la Société Royal de Bohème*. 11 : 1-9.

Fott, B., 1967. Taxonomische Übertragungen und Namensänderungen unter den Algen. II. Chlorophyceae, Chrysophyceae, und Xanthophyceae. *Preslia*. 39 : 352-64.

Foucault, A., Servant-Vildary, S., Fang, N., Powichrowski, L., 1986. Un des plus vieux gisements de diatomées découvert dans l'Albien-Cénomanien des Alpes-Ligures (Italie). Remarques sur l'apparition de ces algues. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*. 303 : 397-402.

Frenguelli, G., 1933. Tecambiani e Biatomee nel Miocene del Neuquen (Patagonia settentrionale). *Bollettino della Società Geologica Italiana*. 52 : 33-43.

-G-

Galippe, M.G., 1920. Recherches sur la résistance des microzymas à l'action du temps et sur leur survivance dans l'ambre. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris.* 170 : 856-858.

Garty, J., Giele, C., Krumbein, W. E., 1982. On occurrence of pyrite in a lichen-like inclusion in Eocene amber (Baltic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 39 : 139-147.

Georgi, K.H., 1976. Mikrofaunistische-lithologische Untersuchungen der Hilssandstein-Region (Apt/Alb) im Raum Salzgitter-Gotlar. *Mitteilungen aus dem Geologischen Institut der Technischen Universität, Hannover*. 13 : 5-112.

Geroch, S., 1978, Lower Cretaceous diatom in the Polish Carpathians. *Rocznik Polskiego Towarzystwa Geologicznego*. 48 : 283-295.

Gersonde, R., Harwood, D.M., 1990. 25. Lower Cretaceous diatoms from ODP Leg 113 site 693 (Weddell sea). Part 1: vegetative cells. *In* : Bakers et al. (eds), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, 113.* Ocean Drilling Program, College Station, Texas. p. 365-402.

Gigot, P., Thomel, G., Colomb, E., Dubar, M., Durozoy, G., Damiani, L., 1982. Carte géologique France (1/50000), feuille Forcalquier (3341). Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans.

Girard, V., Accepté. Evidence of Scencedesmaceae (Chlorophyta) from 100 million-year-old amber. *In* : Néraudeau, D., Perrrichot, V. (eds), Studies on middle Cretaceous amber deposits from southwestern France. *Geodiversitas*.

Girard, V., Néraudeau, D., Breton, G., Saint Martin, S., Saint Martin, J.P., Accepté a. Contamination of amber samples by recent microorganisms and remediation evidenced by mid-Cretaceous amber of France. *Geomicrobiology Journal*.

Girard, V., Breton, G., Brient, L., Néraudeau, D., Accepté b. Sheathed prokaryotic filaments, major components of mid Cretaceous French amber microcenosis. *Journal of Paleolimnology.*

Girard, V., Schmidt, A.R., Struwe, S., Perrichot, V., Breton, G., Néraudeau, D., Accepté c. Taphonomy and palaeoecology of mid-Cretaceous ambre-preserved microorganisms from south-western France. *In* : Néraudeau, D., Perrrichot, V. (eds), Studies on middle Cretaceous amber deposits from southwestern France. *Geodiversitas*.

Girard, V., Schmidt, A.R., Saint Martin, S., Struwe, S., Perrichot, V., Saint Martin, J.P., Grosheny, D., Breton, G., Néraudeau, D., Accepté d. First evidence of marine microfossils from amber. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.

Girard, V., Saint Martin, S., Saint Martin, J.P., Schmidt, A.R., Struwe, S., Perrichot, V., Néraudeau, D., Breton, G., Accepté e. Exceptional preservation of marine diatoms in Upper Albian amber. *Geology*.

Girard, V., Philippe, M., Gomez, B., Ferry, S., en préparation. Using early angiosperm woods for palaeoecological reconstruction. *IAWA Journal*.

Göppert, H.R., Berendt, G.C., 1845. Der bernstein und die in ihm befindlichen pflanzenreste der Vorwelt. *In* : Berendt, G.C. (ed), Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt. Nicolaische Buchhandlung, Berlin. p. 6-126.

Göppert, H.R., Menge, A., 1883. Die flora des Bernsteins und ihre Beziehungen zur Flora der Tertiarformation und der Gegenwart. Volume 1. Danzig. 140 p.

Göker, M., Voglmayr, H., Riethmüller, A., Weiß, M., Oberwinkler, F., 2003. Taxonomy aspects of Peronosporaceae inferred from Nayesian molecular phylogenetics. *Canadian Journal of Botany*. 81 : 672-683.

Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Perrichot, V., Thévenard, F., Coiffard, C., Philippe, M., Néraudeau, D., 2004. Assemblage floristique de l'Albien-Cénomanien de Charente-Maritime (SO France). *Annales de Paléontologie*. 90 : 147-159.

Gomez, B., Coiffard, C., Dépré E., Daviero-Gomez, V., Néraudeau, D., 2008. Diversity and histology of a plant litter bed from the Cenomanian of Archingeay-Les Nouillers (southwestern France). *Comptes Rendus Palevol*. 7 : 135-144.

Greenblatt, C.L., Davis, A., Clement, B.G., Kitts, C.L., Cox, T., Cano, R.J., 1999. Diversity of microorganisms isolated from amber. *Microbial Ecolology*. 38 : 58-68.

Greenblatt, C.L., Baum, J., Klein, B.Y., Nachshon, S., Koltunov, V., Cano, R.J., 2004. *Micrococcus luteus* - Survival in amber. *Microbial Ecology*. 48 : 120–127.

Grimaldi, D., Bonwich, E., Delannoy, M., Doberstein, S., 1994. Electron microscopic studies of mummified tissues in amber fossils. *American Museum Novitates*. 3097 : 31 p.

Grimaldi, D., Engel, M.S., Nascimbene, P.C., 2002. Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): its rediscovery, biotic diversity, and palaeontological significance. *American Museum Novitates*. 3361 : 1-71.

Grolle, R., Meister, K., 2004. The liveworts in Baltic and Bitterfeld amber. Wesiidorn-Verlag, Jena. 91 p.

Grüss, J., 1931. Die urform des *Anthomyces reukauffi* und andere einschlüsse in den Bernstein durch insekten verschleppt. *Wochenschrift für Brauerei*. 48 : 63-68.

-H-

Hajós, M., Stradner, H., 1975. Late Cretaceous archaeomonadaceae, diatomaceae, and silicoflagellatae from the South Pacific Ocean, Deep Sea Drilling Project, Leg 29, Site 275. *In* : Kennett, J.P., Houtz, R. E., et al., *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, Volume* 29. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C. p. 913-1009.

Hamamoto, T., Horikoshi, K., 1994. Characterization of a bacterium isolated from amber. *Biodiversity and Conservation*. 3 : 567-572.

Harper, H.E., 1977. A Lower Cretaceous (Aptian) diatom flora from Australia. *Nova Hedwigia Beiheft*. 54 : 411-412.

Harwood, D.M., Gersonde, R., 1990. 26. Lower Cretaceous diatoms from ODP Leg 113 site 693 (Weddell sea). Part 2: restings spores, chrysophycean cysts, an endoskeletal dinoflagellate, and notes on the origin of

diatoms. *In* : Bakers et al. (eds), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, 113*. Ocean Drilling Program, College Station, Texas. p. 403-425.

Harwood, D.M., Nikolaev, V.A., 1995. Cretaceous diatoms morphology, taxonomy, biostratigraphy. *In* : Bloome, D., et al. (eds), *Siliceous microfossils*. Paleontological Society, Short Courses in Paleontology. 8 : 81-106.

Harwood, D.M., Chang. K.H., Nikolaev, V.A., 2004. Late Jurassic to earliest Cretaceous diatoms from Jasong Synthern, Southern Korea: Evidence for a terrestrial origin. *In* : Witdrowski, A., Radziejewska, T., Wawrzyniak-Wydrowska, B., Daniszewska-Kowalczyk, G., Bak, M. (eds), 18th International Diatom Symposium, Miedzyzdroje. p. 81.

Harwood, D.M., Nikolaev, V.A., Winter, D.M., 2007. Cretaceous records of diatom evolution, radiation, and expansion. *Paleontological Society Papers.* 13 : 33-59.

Haud, E., Kilian, W., Bertrand, L., Zürcher, P., Martin, D., Gubler, Y., De Lapparent, A.F., Goguel, J., Lanteaume, M., Lemoine, M., 1964. Carte géologique au 1/80000e : Digne (212). Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans.

Hawksworth, D.L., Kirk, P.M., Sutton, B.C., Pegler, D.N., 1995. Ainsworth & Bisby's Dictionary of the fungi. 8th edition. CAB International, Wallingford. 650 p.

Hegewald, E., 1989. The *Scenedesmus* strains of the culture collection of the University of Texas at Austin (UTEX). *Algological Studies.* 55 : 153-189.

Herak, M., Kochansky-Devide, V., Gusic, I., 1977. The development of the Dasyclad algae though the ages. *In* : Flügel, E. (ed), Fossil algae. Springer-Verlag, Berlin. p. 143-153.

Herzer, H., 1895. Un nouveau champignon des couches de houiller. *Revue de mycologie*. 17 : 115-117.

Hibbett, D.S., Donoghue, M.J., Tomlinson, P.B., 1997. Is *Phellinites digiustoi* the oldest homobasidiomycete ? *American Journal of Botany*. 84 : 981-991.

Hibbett, D.S., Binder, M., Wang, Z., 2003. Another fossil agaric from Dominican amber. *Mycologia.* 95 : 685-687.

Hindák, F., 1990. Studies on the chlorococcal algae (Chlorophyceae). V. *Biologické Práce, Bratislava*. 36 : 1-225.

Hollick, A., 1910. A new fossil polypore, *Pseudopolyporus carbonicus*, Carboniferous of W. Va. *Mycologia*. 2 : 93-94.

Holt, J.G., Krieg, N.R., Sneath, J.T., Williams, S.T., 2000. Bergey's manual of determinative bacteriology. Ninth Edition. Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia. 787 p.

Hooper, J.N.A., 2000. 'Sponguide', guide to sponge collection and identification. http://www.qmuseum.qld.gov.au/organisation/sections/SessileMarineInvertebrates/index.asp

Hoops, H.J., Floyd, G.L., 1982. Ultrastructure and taxonomic position of the rare volvocalean alga, *Chlorcorona bohemica*. *Journal of Phyocology*. 18 : 462-466.

Hughes, S.J., 1972. New Zealand fungi. 17. Pleomorphism in Euantiennariaceae and Metacapnodiaceae, two new families of sooty moulds. *New Zealand Journal of Botany*. 10 : 225-242.

-J-

Jackon, J.B.C., Erwin, D.H., 2006. What can we learn about ecology and evolution from the fossil record? *Trends in Ecology and Evolution*. 21 : 322-328.

Jansson, H.B., Poinar, G.O..Jr., 1986. Some possible fossil nematophagous fungi. *Transactions of the British Mycological Society*. 87 : 471-474.

Jousé, A., 1949. New upper Cretaceous diatoms and silicoflagellates from argillaceous sands along the Bol'shoi Kitoi River, east slope of the northern Ural. *Botaniceskie Materialy Otdela Sporovyh Rastenij Botaniceskogo Instituta Imeni V. L. Komarova Akademii Nauk SSSR*. 6 : 1-6.

Judson, M.L.I., Makol, J., Accepté. A mite of the family Tanaupodidae (Acari, Parasitengona) from the Lower Cretaceous of France. *In* : Néraudeau, D., Perrrichot, V. (eds), Studies on middle Cretaceous amber deposits from southwestern France. *Geodiversitas*.

Juignet, P., Médus, J., 1971. Les argiles noires d'Ecommoy (Sarthe) : Précisions sédimentologiques et palynologiques. *Comptes Rendus Sommaires de la Société Géologique de France*. 6 : 310-312.

-K-

Katinas, V., 1983. Baltijos Gintaras. Mokslas, Vilnius. 111 p.

Kedves, M., Párdutz, Á., 2002. Ultrustructure of 100 million years old microorganisms the Ajkaite (Upper Cretaceous amber) from Hungary. *Taiwania*. 47 : 273-280.

Keyser, D., Weitschat, W., 2005. First record of ostracods (Crustacea) in Baltic amber. *Hydrobiologia*. 538 : 107-114.

Kirchner, G., 1950. Amber inclusions. *Endeavour*. 9 : 70-75.

Kooistra, W.H.C.F., Medlin L.K., 1996. Evolution of the diatoms (Bacillariophyta). IV. A reconstruction of their age from small subunit rNA coding regions and fossil record. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 6 : 391-407.

Köváry, J, 1956. Thékamöbák (Testaceák) a magyarországy alsòpannòniai koru üled ékelböl. *Földtani Közlöny*. 86 : 266-273.

Knoll, A., 1990. 1.2 Precambrian evolution of Prokaryotes and protists. *In :* Briggs, D.E.G., Crowther, P.R. (Eds), Palaeobiology - a Synthesis. Blackwell Science, Oxford. p. 9-16.

Krebs, W.N., Bradbury, J.P., Theriot, E., 1987. Neogene and Quaternary lacustrine diatom biochronology, Western USA. *Palaios*. 2 : 505-513.

Krings, M., Grewing, A., Taylor, T.N., Kerp, H., Galtier, J., 2005. *Lageniastrum macrosporae* (fossil Volvocales, Lageniastraceae nov. Fam.), an endophyte in megaspores from the Carboniferous ot the French Massif Central. *Geobios*. 38 : 451-465.

Kumaran, K.P.N., Shindikar, M., Limaye, R.B., 2004. Mangrove associated lignite beds of Malvan, Konkan: evidence for higher sea-level during the Late Tertiary (Neogene) along the west coast of India. *Current Sciences*. 86 : 335-340.

-L-

Lak, M., 2006. Contribution à la détection et la reconstitution 3D des inclusions préservées dans l'ambre non transparent par imagerie à rayonnements X synchrotron. Rapport de stage de Master 2, Université de Rennes 1. 30 p. (inédit)

Lambert, L.H., Cox, T., Mitchell, K., Rossello-Mora, R.A., Del Cueto, C., Dodge, D.E., Orkand, P., Cano, R.J., 1998. *Staphylococcus succinus* sp. nov., isolated from Dominican amber. *Journal of Systematic Bacteriology*. 48 : 511-518.

Lavin, M., Herendeen, P.S., Wojciechowski, M.F., 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the tertiary. *Systematic Biology*. 54 : 574-594.

Lee, J.J., Leedale, G.F., Bradbury, P., 2000a. An ilustrated guide to the protozoa. Second edition. Organisms traditionnally referred to as protozoa, or newly discovered groups. Volume I. Society of Protozoologists, Lawrence. 689 p.

Lee, J.J, Leedale, G.F., Bradbury, P., 2000b. An ilustrated guide to the protozoa. Second edition. Organisms traditionnally referred to as protozoa, or newly discovered groups. Volume II. Society of Protozoologists, Lawrence. 743 p.

Legg, W.M., 1942. Collection, preservation and statistical study of fossil insects from Chemawinite. Unpublished undergraduate thesis. Princeton University. 66 p.

Lesquereux, L., 1877. A species of fungus recently discorvered in the shales of the darlington coal beb (Lower Productive Coal Measures, Alleghany River Series) at Cannelton, in Beaver Country, Pennsylvania. *Proceedings of the American Philosophical Society*. 17 : 173-175.

Lindahl, T., 2000. Fossil DNA. *Current Biology*. 10 : R616.

Lindley, J. Hutton, W., 1831-1837. The fossil flora of Great Britain, or Figures and descriptions of the vegetable remains found in a fossil state in this country, volumes 1-3. James Ridgway and sons, London. 49 p. (vol. 1), 54 p. (vol. 2), 72 p. (vol. 3) + atlas.

Liou, G.Y., Tzean, S.S., 1997. Phylogeny of the genus *Arthrobothrys* and allied nematode-trapping fungi based on RDNA sequences. *Mycologia*. 89 : 876-884.

Loeblich, A.R.Jr., 1974. Protistan phylogeny as indicated by the fossil record. *Taxon*. 23 : 277-290.

Louail, J., 1984. La transgression crétacée au Sud du Massif armoricain : Cénomanien de l'Anjou et du Poitou Crétacé supérieur de Vendée. Étude stratigraphique, sédimentologique et minéralogique. Société géologique et minéralogique de Bretagne, Rennes. 394 p.

Lutzoni, F., Kauff, F., Cox, C.J., McLaughlin, D., Celio, G., Dentinger, B., Padamsee, M., Hibbett, D., James, T.Y., Baloch, E., Grube, M., Reeb, V., Hofstetter, V., Schoch, C., Arnold, A.E., Miadlikowska, J., Spatafora, J., Johnson, D., Hambleton, S., Crockett, M., Shoemaker, R., Sung, G.H., Lücking, R., Lumbsch, T., O'Donnell, K., Binder, M., Diederich, P., Ertz, D., Gueidan, C., Hansen, K., Harris, R.C., Hosaka, K., Lim, Y.W., Matheny, B., Nishida, H., Pfister, D., Rogers, J., Rossman, A., Schmitt, I., Sipman, H., Stone, J., Sugiyama, J., Yahr, R., Vilgalys, R., 2004. Assembling the fungal tree of life: progress, classification, and evolution of subcellular traits. *American Journal of Botany*. 91 : 1446-1480.

-M-

Magallon, S., Crane, P.R., Herendeen, P.S., 1999. Phylogenetic pattern, diversity, and diversification of eudicots. *Annals of the Missouri Botanical Gardens*. 86 : 297–372.

Mägdefrau, K., 1957. Flechten und Moose im Baltischen Bernstein. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft.* 70 : 433-435.

Manivit, J., Lablanche, G., Depagne, J., 1988. Carte géologique France (1/50000), feuille Ecommoy (1720). Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans.

Martín-Closas, C., 2003. The fossil record and evolution of freshwater plants: a review. *Geologica Acta*. 1 : 315-338.

Martìn-Delclòs, X., Briggs, D.E.G., Peñalver, E., 2004. Taphonomy of insects in carbontaes and amber. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 203 : 19-64.

Martín-González, A., Wierzchos, J., Gutiérrez, J.C., Alonso, J., Ascaso, C., 2008. Morphological stasis of protists in Lower Cretaceous amber. *Protist.* 159 : 251-257.

Massieux, M., 1977. A comparison of the anatomical structures of a recent and a fossil species of the Corallinaceae. *In* : Flügel, E. (ed), Fossil algae. Springer-Verlag, Berlin. p. 190-198.

Medioli, F.S., Scott, D.B., Collins, E.S., McCarthy, F.M.G., 1990. Thecamoebians from the early Cretaceous deposits of Ruby Creek, Alberta (Canada). *In* : Hemleben, C., Maminski, M.A., Kuhnt, W., Scott, D.B. (eds), Proceedings of the NATO Advanced Study Institute on Paleoecology, Biostratigraphy, Paleooceanography and Taxonmy of Agglutinated Foraminifera. *NATO ASI Series, Series C: Mathematical and Physical Sciences*. 327 : 793-812.

Menge, A., 1863. Über ein Rhipidoteron und einige andere im Bernstein eingeschlossene Tiere. *Schriften naturforschenden Gesellschafte Danzig N.F.* 1 : 1-8.

Menge, A., 1869. Über eine scorpion und zwei spinnen im bernstein. *Schriften naturforschenden Gesellschafte Danzig N.F.* 2 : 2-9.

Moreau, F., 1952. Les Champignons. Physiologie, morphologie, développement et systématique. Tome I. Paul Lechevalier, Paris. 940 p.

Moreau, F., 1953. Les Champignons. Physiologie, morphologie, développement et systématique. Tome II. Paul Lechevalier, Paris. 1180 p.

Moreau, P., 1993a. La transgression cénomanienne sur la marge septentrionale du bassin de l'Aquitaine (Charentes), flanc Nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine, aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. I. Analyse stratigraphique et identification des milieux. Thèse d'Etat, Poitiers. 505 p.

Moreau, P., 1993b. La transgression cénomanienne sur la marge septentrionale du bassin de l'Aquitaine (Charentes), flanc Nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine, aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. II. La sédimentation terrigène et glauconieuse: caractérisation et distribution des éléments. Thèse d'Etat, Poitiers. 672 p.

Moreau, P., 1993c. La transgression cénomanienne sur la marge septentrionale du bassin de l'Aquitaine (Charentes), flanc Nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine, aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. III. Paléontologie stratigraphique et biochronologique. Paléogéographie et structure. Thèse d'Etat, Poitiers. 322 p.

Moreau, P., 1996. Analyse de la transgression cénomanienne sur la bordure nord-occidentale du Bassin de l'Aquitaine. *Géologie de la France*. 1 : 3-16.

Myers, J.S., Crowley, J.L., 2000. Vestiges of life in the oldest Greenland rocks? A review of early Archean geology in the Godthåbsfjord region, and reapppraisal of field evidence for > 3850 Ma life on Akilia. *Precambrian Research*. 103 : 101-124.

-N-

Neaman, A., Chorover, J., Brantley, S.L., 2005. Implication of the evolution of organic acid moieties for basalt weathering over ecological time. *American Journal of Science*. 305 : 147–185.

Nel, A., Perrault, G., Perrichot, V., Néraudeau, D., 2004. The oldest ant in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime (SW France) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Geologica Acta*. 2 : 23-29.

Néraudeau, D., Perrichot, V., Dejax, J., Masure, E., Nel, A., Philippe, M., Moreau, P., Guillocheau, F., Guyot, T., 2002. Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable) : Archingeay (Charente-Maritime, France). *Geobios*. 35 : 233-240.

Néraudeau, D., Allain, R., Perrichot, V., Videt, B., de Lapparent de Brouin, F., Guillocheau, F., Philippe, M., Rage, J.C., Vullo, R., 2003. Découverte d'un dépôt à bois fossiles, ambre insectifère et restes d'Iguanodontidae (Dinosauria, Ornithopoda) dans le Cénomanien inférieur de Fouras (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France). *Comptes Rendus Palevol*. 2 : 221-230.

Néraudeau D. 2005. Faune et flore des basins paraliques. *Comptes Rendus Palevol*. 4 : 1-6.

Néraudeau, D., Vullo, R., Gomez, B., Perrichot, V., Videt, B., 2005. Stratigraphie et paléontologie (plantes et vertébrés) de la série paralique Albien terminal-Cénomanien basal de Tonnay-Charente (Charente-Maritime, France). *Comptes Rendus Palevol*. 4 : 79-93.

Néraudeau, D., Perrichot, V., Colin J.P., Girard, V., Gomez, B., Guillocheau, F., Masure, E., Peyrot, D., Tostain, F., Videt, B., Vullo, R., sous presse a. A new amber deposit from the Cretaceous (Upper Albian-Lower Cenomanian) of SW France. *Cretaceous Research*. doi:10.1016/j.cretres.2008.05.009

Néraudeau, D., Vullo, R., Gomez, B., Girard, V., Lak, M., Videt, B., Depré, E., Perrichot, V., sous presse b. Amber, plant and vertebrate fossils from the Lower Cenomanian paralic facies of Aix Island (Charente-Maritime, SW France). *In* : Néraudeau, D., Perrrichot, V. (eds), Studies on middle Cretaceous amber deposits from southwestern France. *Geodiversitas*.

Nikolaev, W.A., Harwood, D.M., 1996. Taxonomy of lower Cretaceous diatoms. 14th Diatom Symposium 1996, Koetz Scientific Books, p. 101-112.

Noguerol-Seoane, Á., Rifón-Lastra, A., 2000. *Scotiellopsis oocystiformis* (Lund) Puncoch. & Kalina (Chlorophyta, Chlorellales), nueva cita para la peninsula ibérica. *Anales del Jardin Botánico de Madrid*. 57 : 397.

Noguès, A.F., 1857. Terrain houiller des Corbières. *Bulletin de la Socété Géologique de France. Séries 2.* 14: 785-791.

-O-

Ochman, H., Lawrence, J.G., Groisman, E.A., 2000. Lateral gene transfer and the nature of bacterial innovation. *Nature*. 405 : 299-304.

Olivier, N., 2002. Microbialites dans les bioconstructions du Jurassique : morphologies, rôles édificateurs et signification paléoenvironnementales. Thèse de l'Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon. 380 p.

Olshtynskaja, A., 1990. Morphology of the genus *Pseudopodosira*. *In* : Simola, H. (ed), Proceedings of the 10th International Diatom Symposium, Joensu, Finland 1988. O. Koeltz Scientific Books, Koenigstein. p. 93-100.

Oreshkina, T.V., Aleksandrova, G.N., 2007. Terminal Paleocene of the Volga middle reaches: Biostratigraphy and paleosettings. *Stratigraphy and Geological Correlation*. 15 : 206-230.

Orlando, L., 2005. L'anti-Jurassic Park : Faire parler l'ADN fossile. Belin, Paris. 271 p.

-P-

Pampaloni, L., 1902. I resti organici nel disolide de Melili in Sicilia. *Palaeontolographica Italica*. 8 : 121-130.

Parducci, L., Bennett, K., 2005. Ancient DNA-research. *Bioscience explained*. 2: 1-10.

Patterson, D.J., 1999. The diversity of eukaryotes. *American Naturalist*. 154 : S96-S124.

Peñalver, E., Álvarez-Fernández, E., Arias, P., Delclòs, X., Ontañón, R., 2007a. Local amber in a Palaeolithic context in Cantabrian Spain: the case of La Garma A. *Journal of Archaeological Science*. 34 : 843-849.

Peñalver, E., Delclos, X., Soriano, C., 2007b. A new rich amber outcrop with palaeobiological inclusions in the Lower Cretaceous of Spain. *Cretaceous Research*. 28 : 791-802.

Perrichot, V., Néraudeau, D., Azar, D., Menier, J.J., Nel, A., 2002. A new genus and species of fossil mole cricket in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritme, SW France (Insecta: Orthoptera: Gryllotalpidae). *Cretaceous Research*. 23 : 307-314.

Perrichot, V., 2004. Early Cretaceous amber from south-western France : insight into the Mesozoic litter fauna. Geologica Acta. 2 : 9-22.

Perrichot, V., Nel, A., Néraudeau, D., 2004. Two new wedge-shaped beetles in Albo-Cenomanian ambers of France (Coleoptera: Ripiphoridae: Ripiphorinae). *European Journal of Entomology*. 101 : 577-581.

Perrichot, V., 2005. Environnements paraliques à ambre et à végétaux au Crétacé nord-aquitain (Charentes, Sud-Ouest de la France). *Mémoires Géosciences Rennes*. 125 : 1-310.

Perrichot, V., Néraudeau, D., 2005. Reptile skin remains in the Cretaceous amber of France. *Comptes Rendus Palevol*. 4 : 47-51.

Perrichot, V., Nel, A., Néraudeau, D., 2007a. Schizopterid bugs (Insecta : Heteroptera) in Mid-Cretaceous ambers from France and Myanmar (Burma). *Palaeontology*. 50 : 1367-1374.

Perrichot, V., Néraudeau, D., Nel, A., De Ploëg, G., 2007b. A reassessment of the Cretaceous amber deposits from France and their palaeontological significance. *African Invertebrates*. 48 : 213-227.

Perrichot, V., Nel, A., Néraudeau, D., Lacau, S., Guyot, T., 2008a. New fossil ants in Frecnh Cretaceous amber (Hymenoptera : Formicidae). *Naturwissenschaften*. 95 : 91-97.

Perrichot, V., Marion, L., Néraudeau, D., Vullo, R., Tafforeau, P., 2008b. The early evolution of feathers: fossil evidence from Cretaceous amber of France. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. 275 : 1197-1202.

Perrichot, V., Girard, V., Accepté. A unique piece of amber and the complexity of ancient forest ecosystems. *Palaios*.

Peyrot, D., Jolly, D., Barrón, E., 2005. Apport de données palynologiques à la reconstruction paléoenvironnementale de l'Albo-Cénomanien des Charentes (Sud-Ouest de la France). *Comptes Rendus Palevol*. 4 : 151-165.

Philippe, M., Gomez, B., Girard, V., Coiffard, C., Daviero-Gomez, V., Thevenard, F., Billon-Bruyat, J.P., Guiomar, M., Latil, J.L., Le Loeuff, J., Néraudeau, D., Olivero, D., Schlögl, J. 2008. Woody or not Woody? Evidence for early angiosperm habit from the Early Cretaceous fossil wod record of Europe. *Palaeoworld*. 17 : 142-152.

Pirozynski, K.A., 1976. Fossil fungi. *Annual review of Phytopathology*. 14 : 237-246.

Playford, G., Rigby, J.F., Archilbald, D.C., 1982. A middle Triassic flora from the Moolayember Formation, Bowen Basin, Queensland. *Geological Survey of Queensland Publication*. 380 : 1-52.

Plaziat, J.C., Koeniguer, J.C., 1983. L'histoire géologique de la mangrove : critères de paléomangroves, ancienneté de ce biome et modalités de sa diffusion. *Livre jubilaire G. Lucas. Géologie Sédimentaire, Mémoires géologiques de l'université de Dijon*. 7 : 235–247.

Plaziat, J.C., 1995. Modern and fossil mangroves and mangals: their climatic and biogeographic variability. *In* : Bosence, D.W.J., Allison, P.A. (eds), Marine Palaeoenvironmental Analysis from fossils. *Geological Society Special Publication*. 83 : 73-96.

Plaziat, J.C., Cavagnetto, C., Koeniguer, J.C., Baltzer, F., 2001. History and biogeography of the mangrove ecosystem, based on a critical reassessment of the paleontological record. *Wetlands Ecology and Manadgement*. 9 : 161-179.

Poinar, G.O.Jr., Thomas, G.M., 1982. An entomophthoralean fungus from Dominican amber. *Mycologia*. 74 : 332-334.

Poinar, G.O.Jr., 1984. *Heydenius dominicus* n. sp. (Nematoda: Mermithidae), a fossil parasite from the Dominican Republic. *Journal of Nematology*. 16 : 371-375.

Poinar, G.O.Jr., Thomas, G.M., 1984. A fossil entomogenous fungus from Dominican amber. *Experientia*. 40 : 578-579.

Poinar, G.O.Jr., Singer R., 1990. Upper Eocene gilled mushroom from the Dominican Republic. *Science.* 248 : 1099-1101.

Poinar, G.O.Jr., 1992. Life in amber. Stanford University press, Stanford. 350 p.

Poinar, G.O.Jr., Waggoner, B.M., Bauer, UC., 1993a. Terrestrial soft-bodies protists and other micro-organisms in Triassic amber. *Science*. 259 : 222-224.

Poinar, G.O.Jr., Waggoner, B.M., Bauer, UC., 1993b. Description and paleoecology of a Triassic amoeba. *Naturwissenschaften*. 80 : 566-568.

Poinar, G.O.Jr., Acra, A., Acra, F., 1994. Earliest fossil nematode (Mermithidae) in cretaceous [sic] Lebanese amber. *Fundamental and Applied Nematology*. 17 : 475-477.

Poinar, G.O.Jr., Poinar, R., 1999. The amber forest : a reconstruction of vanished world. Princeton University Press, Princeton. 216 p.

Poinar, G.O.Jr., 2000. *Heydenius araneus* n. sp. (Nematoda: Mermithidae), a parasite of a fossil spider, with an examination of helminthes from extant spiders (Arachnida: Araneae). *Invertebrate Biology*. 119 : 388-393.

Poinar, G.O.Jr., Peterson, E.B., Platt, J.L., 2000. Fossil *Parmelia* in new world amber. *Lichenologist*. 32 : 263-269.

Poinar, G.O.Jr., 2001. *Heydenius brownii* sp. n. (Nematoda: Mermithidae) parasitising a planthopper (Homoptera: Achilidae) in Baltic amber. *Nematology*. 3 : 753-757.

Poinar, G.O.Jr., 2002. First fossil record of nematode parasitism of ants; a 40 million year tale. *Parasitology*. 125 : 1-3.

Poinar, G.O.Jr., 2003. *Coelomycetes* in Dominican and Mexican amber. *Mycological Research*. 107 : 117-122.

Poinar, G.O.Jr., Poinar., R., 2004. *Paleoleishmania proterus* n. gen., n. sp., (Trypanosomatidae: Kinetoplastida) from Cretaceous Burmese Amber. *Protist*. 155 : 305-310.

Poinar, G.O.Jr., 2005. *Plasmodium dominicana* n. sp. (Plasmodiidae: Haemospororida) from Tertiary Dominican amber. *Systematic Parasitology*. 61 : 47-52.

Poinar, G.O.Jr., Poinar, R., 2005. Fossil evidence of insect pathogens. *Journal of Invertebrate Pathology*. 89 : 243-250.

Poinar, G.O.Jr. Telford, S.R.Jr., 2005. *Paleohaemoproteus burmacis* gen. n., sp. n. (Haemospororida: Plasmodiidae) from an Early Cretaceous biting midge (Diptera: Ceratopogonidae). *Parasitology*. 131 : 79-84.

Poinar, G.O.Jr., Lachaud, J.P., Castillo, A., Infante, F., 2006. Recent and fossil nematode parasites (Nematoda : Mermithidae) of Neotropical ants. *Journal of Invertebrate Pathology*. 91 : 19-26.

Poinar, G.O.Jr., Buckley, R., 2007. Evidence of mycoparasitism and hypermycoparasitism in Early Cretaceous amber. *Mycological Research*. 111 : 503-506.

Porter, S.M., Knoll, A.H., 2000. Testate amoebae in the Neoproterozoic era: evidence from vase-shaped microfossils in the Chuar Group, Grand Canyon. *Paleobiology*. 26 : 360-385.

Porter, S.M., Meisterfeld, R., Knoll, A.H., 2003. Vase-shaped microfossils from the Neoproterozoic Chuar Group, Grand Canyon: a classification guided by modern testate amoebae. *Journal of Paleontology*. 77: 409-429.

Porter, S.M., 2006. The Proterozoic fossil record of heterotrophic eukaryotes. *In* : Xiao, S., Kaufman, A.J. (eds), Neoproterozoic geobiology and paleobiology. Springer, Dordrecht. p. 1-21.

Priest, F.G., Beckenbach, A.T., Cano, R.J., 1995. Age of bacteria from amber. *Science*. 270 : 2015-2017.

Pringsheim, E.G., 1949. The filamentous bacteria *Sphaerotilus*, *Leptothrix*, *Cladothrix*, and their relation to iron and manganese. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 233 : 453-482.

-Q-

-R-

Ramsköld, L., Hou, X.G., 1991. New early Cambrian animal and onychophoran affinities of enigmatic metazoans. *Nature*. 351 : 225-228.

Raymond, J., Seifert, J.L., Blankenship, R.E., 2004. The natural history of nitrogen fixation. *Molecular Biology and Evolution*. 21 : 541-554.

Riethmüller, A., Voglmayr, H., Göker, M., Weiß, M., Oberwinkler, F., 2002. Phylogenetic relationship of the downy mildews (Peronosporales) and related groups based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences. *Mycologia*. 94: 834-849.

Rikkinen, J., Poinar, G.O.Jr., 2000. A new species of resinicolous Chaenothecopsis (Mycocaliciaceae, Ascomycota) from 20 million year old Bitterfeld amber, with remarks on the biology of resinicolous fungi. *Mycological Research*. 104 : 7-15.

Rikkinen, J., Poinar, G.O.Jr., 2001. Fossilised fungal mycelium from Tertiary Dominican amber. *Mycological Research*. 105 : 890-896.

Rikkinen, J., Poinar, G.O.Jr., 2002. Fossilised Anzia (Lecanorales, lichen-forming Ascomycota) from European Tertiary amber. *Mycological Research*. 106 : 984-990.

Rikkinen, J., 2003. Calicioid lichens from European Tertiary amber. *Mycologia*. 95 : 1032-1036.

Rikkinen, J., Dörfelt, H., Schmidt, A.R., Wunderlich, J., 2003. Sooty moulds from European Tertiary amber, with notes on the systematic position of *Rosaria* ('Cyanobacteria'). *Mycological Research*. 107 : 251-256.

Rossi, W., Kotrba, M., Triebel, D., 2005. A new species of *Stigmatomyces* from Baltic amber, the first fossil record of Laboulbeniomycetes. *Mycological Research*. 109 : 271-274.

Rothpletz, A., 1896. Über die Flysch-Fucoiden und einige andere fossile Algen, sowie über liasische, Diatomeen führende Hornschwämme. *Zeitschrift der Deutschen Geologische Gesellschaft*. 48 : 854-914.

Rull, V., Vegas-Vilarrúbia, T., 1995. Recent palynomorph sedimentation in Playa Median (Sucre State) in relation to vegetation and sedimentary environments. Abstracts of the Proceedings of the Twenty-Eight Annual Meeting of th American Association of Stratigraphic Palynologists.

-S-

Saint Martin, J.P., Saint Martin, S., Tostain, F., Perrichot, V., Néraudeau, D. Breton, G., 2004. L'ambre fossile du Crétacé inférieur : un piège pour les diatomées ? 23ème colloque de l'association des diatomistes de langue françaises (ADLaF). p. 26.

Saltzman, M.R., 2005. Phosphorous, nitrogen, and the redox evolution of the Paleozoic oceans. *Geology*. 33 : 573-576.

Schiller, W., 1998. Kieselige mokrofossilien aus dem Unter-Oligozän von Sieblos/Rhön. *Geologische Abhandlungen Hessen*. 104 : 173-199.

Schmidt, A.R., Von Eynatten, H., Wagreich, M., 2001. The Mesozoic amber of Schliersee (southern Germany) is Cretaceous in age. *Cretaceous Research*. 22 : 423-428.

Schmidt, A.R., Schönborn, W. Schäfer, U., 2004. Diverse fossil amoebae in German Mesozoic amber. *Palaeontology*. 47 : 185-197.

Schmidt, A.R., Schäfer, U., 2005. *Leptotrichites resinatus* new genus and species : a fossil sheathed bacterium in alpine Cretaceous amber. *Journal of Paleontology*. 79 : 175-184.

Schmidt, A.R. 2006. Microorganisms and microcoenoses of Cretaceous forests - new insights from amber. *In* : Barrett, P. M., Evans, S. E. (eds) *Ninth International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*. Natural History Museum, London, UK. p. 110-113.

Schmidt, A.R., Ragazzi, E., Coppellotti, O., Roghi, G., 2006. A microworld in Triassic amber. *Nature*. 444 : 835.

Schmidt, A.R., Dilcher, D.J., 2007. Aquatic organisms as amber inclusions and examples from a modern swamp forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 104 : 16581-16585.

Schmidt, A.R., Dörfelt, H., Perrichot, V., 2007. Carnivorous fungi from Cretaceous amber. *Science*. 318 : 1743.

Schmidt, A.R., Dörfelt, H., Perrichot, V., 2008. *Palaeoanellus dimorphus* gen. et sp. nov. (Deuteromycota): a Cretaceous predatory fungus. *American Journal of Botany*. 95 : 1328-1334.

Schmidt, A.R., Dörfelt, H., Girard, V., Perrichot, V., Rikkinen, J., en préparation a, The fossil record of sooty moulds.

Schmidt, A.R., Foissner, W., Girard, V., Perrichot, V., Struwe, S., Breton, G., Néraudeau, D., en préparation b. Testate amoebae from mid-Cretaceous of SW France.

Schönborn, W., Döfelt, H., Foissner, W., Krienitz, L., Schäfer, U., 1999. A fossilized microcenosis in Triassic amber. *Journal of Eukariotic Microbiology*. 46 : 571-584.

Scott, D.N., Medioli, F.S., Braund, R., 2003. Foraminifera from the Cambrian of Nova Scotia: The oldest multichambered foraminifera. *Micropaleontology*. 49 : 109-126.

Selosse, M.A., Le Tacon, F., 1998. The land flora: a phototrophic-fungus partnership? *Trends in Ecology and. Evolution.* 13 : 15-20.

Senerivatne, G., Indrasena, I.K., 2006. Nitrogen fixation in lichens is important for improved rock weathering. *Journal of Biosciences*. 31 : 639-643.

Simonsen, R., 1979. The diatom system: ideas and phylogeny. *Bacillaria*. 2 : 9–71.

Sims, P.A., 1989. The fossil genus *Trochosira*, its morphology, taxonomy and systematics. *Diatom Research*. 3 : 245-257.

Sims, P.A., Mann, D.G., Medlin, L.K., 2006. Evolution of diatoms: insights from fossil, biological and molecular data. *Phycologia*. 45 : 361-402.

Singer, R., Archangelsky, S., 1958. A petrified basidiomycete from Patagonia. *American Journal of Botany*. 45 : 194-198.

Smith, W.G., 1877. A fossil *Peronospara* (*Peronosporites antiquarius* W. Sm.). *Garderner's Chronicle*. 8 : 499-500.

Smith, W.G., 1884. Diseases of field and garden crops, chiefly such are caused by fungi. Macmillan and Co, London. 353 p.

Smith, J., 1894. In the discovery of fossil microscopic plants in the fossil amber of the Ayrshire coal-field. *Transactions of the geological society of Glasgow*. X : 318-323.

Solórzano-Kraemer, M.M., 2007. Systematic, palaeoecology, and palaeobiogeography of the insect fauna from the Mexican amber. *Palaeontographica Abteilung A*. 282 : 1-133.

Sorhannus, U., 2007. A nuclear-encoded small-subunit ribosomal RNA timescale for diatom evolution. *Marine Micropaleontology*. 65 : 1-12.

Sprent, J.I., James, E.K., 2006. Legume evolution: where do nodules and mycorrhizas fit in? *Plant Physiology*. 144 : 575-581.

Stone, J.K., Polishook, J.D., White, J.F., 2004. Endophytic fungi. *In :* Mueller, G.M., Bills, G.F., Foster, M.S. (Eds), Biodiversity of fungi inventory and monitoring methods. Elsevier Academic Press, Burlington. p. 241-270.

Strel'nikova, N.I., 1974. Diatomei pozdnego mela (zapadnaya Sibir'). [Diatoms of the late Cretaceous (western Siberia)]. Izdatel'stvo Nauka, Moscow. 202 pp.

Strel'nikova, N.I., 1974. Diatoms of the Cretaceous period. *Nova Hedwigia Beiheft*. 53 : 311-321.

Strel'nikova, N.I., Martirosjan, G.N., 1981. Lower diatom algae from Stavropol. *Viestnik LGU, Ser. Biologiya*. 3 : 52-57.

Struwe, S., Perrichot, V., Schmidt, A.R., en préparation. On the origin of stellate plant hairs in amber.

Stubblefield, S.P., Miller, C.E., Taylor, T.N., Cole, G.T., 1985. *Geotrichites glaesarius*, a conidial fungus from Tertiary Dominican amber. *Mycologia*. 77 : 11-16.

Summons, R.E., Brassell, S.C., Eglinton, G., Ecans, E., Horodyski, R.J., Robinson, N., Ward, D.M., 1988. Distincitive hydrocarbon biomarkers from fossiliferous sediments of the Late Proterozoic Walcott Member, Chuar Group, Grand Canyon, Arizona. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 52 : 2625-2637.

Summons, R.E., Walter, M.R., 1990. Molecular fossils and microfossils of prokaryotes and protists from Proterozoic sediments. *American Journal of Science*. 290 : 212-244.

-T-

Tanaka, L.K., Tanaka, S.K., 1982. Rainfall and seasonal changes in arthropod abundance on a tropical oceanic island. *Biotropica*. 14 : 114-123.

Tapia, P.M., Harwood, D.M., 2002. Upper Cretaceous diatom biostratigraphy of the Arctic archipelago and northern continental margin, Canada. *Micropaleontology*. 48 : 303-342.

Tappan, H., 1980. The paleobiology of plant protists. W.H. Freeman, San Francisco. 1028 p.

Tappan, H., 1993. Tintinnids. *In* : Lipps, J.H. (ed), Fossil Prokaryotes and Protists. Blackwell Scientific Publications, Boston. p. 285-303.

Taylor, T .N., Hass, H., Kerp, H., 1997. A cyanolichen from the Lower Devonian Rhynie chert. *American Journal of Botany*. 84 : 992-1004.

Taylor, T.N., Klavins, S.D., Krings, M., Taylor, E.L., Kerp, H., Hass, H., 2004. Fungi from the Rhynie chert: a view from the dark side. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*. 94 : 457-473.

Thibaudeau, S.A., Medioli, F.S., Scott, D.B., 1987. Carboniferous marginal-marine rhizopods, a morphological comparison with recent correspondents. *Abstracts with Programs, Geological Society of America*. 19 : 866.

Thomas, G.M., Poinar, G.O.Jr., 1988. A fossil *Aspergillus* from Eocene Dominican amber. *Journal of Palaeontology*. 62 : 141-143.

Tiffney, B.H., Barghoorn, E.S., 1974. The fossil record of the fungi. *Occasional Papers of the Farlow Herbarium of Cryptogamic Botany*. 7 : 1-42.

Tostain, F., 2003. Un assemblage de micro-organismes dans l'ambre albien / cénomanien de Charente-Maritime (gisements d'Archingeay, de Cadeuil et de l'île d'Aix, France). Implications taphonomiques et paleoecologiques. Mémoire de Master 2, Université de Rennes 1, France. 34 p. (inédit).

-U-

-V-

Van Hengstum, P.J., Reinhardt, E.G., Medioli, F.S., Gröcke, D.R., 2007. Exceptionally preserved Late Albian (Cretaceous) Arcellaceans (Thecamoebians) from the Dakota Formation Near Lincoln, Nebraska, USA. *Journal of Foraminiferal Research*. 37 : 300-308.

Van Landingham, S. L., 1968. Catalogue of the fossil and recent genera and species of diatoms and their synonyms. Part II. *Bacteriastrum* through *Coscinodiscus*, pp. i-vii, 494-1086. Lehre: J. Cramer.

Vasicek, M., Ruzicka, B., 1957. Namurian Techamoebina from the Ostraxa-Karxina coal district. *Sbornik Naradniho Museav Praze, Rada B, Prirodni Vedy Acta Musei Nationalis Pragae, Series B*. 13 : 333-340.

Veiga-Crespo, P., Poza, M., Prieto-Alcedo, M., Villa, T.G., 2004. Ancient genes of *Saccharomyces cerevisiae*. *Microbioloy*. 150 : 2221-2227.

Veiga-Crespo, P., Blasco, L., Poza, M., Villa, T.G., 2007. Putative ancient microorganisms from amber nuggets. *International Microbiology*. 10 : 117-122.

Videt, B., 2004. Dynamique des paléoenvironnements à huîtres du Crétacé supérieur nord-aquitain (SO France) et u Moi-Pliocène andalou (SE Espagne) : biodiversité, analyse séquentielle, biogéochimie. *Mémoire Géosciences Rennes*. 108 : 1-261.

Vishwanath, P., Favaretto, P., Hartman, H., Mohr, C.S., Smith, T.F., 2004. Ribosomal protein-sequence block structure suggests complex prokaryotic evolution with implications for the origin of eukaryotes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 33 : 615-625.

Voglmayr, H., Riethmüller, A., Göker, M., Weiss, M., Oberwinkler, F., 2004. Phylogenetic relationship of *Plasmopara*, *Bremia* and other genera of downy muldew pathogens with pyriform haustoria based on Bayesian analysis of partial LSU rDNA sequence data. *Mycological Research*. 108 : 1011-1024.

Voglmayr, H., Constantinescu, O., 2008. Revision and reclassification of three *Plasmopara* species based onmorphological and molecular phylogenetic data. *Mycological Research*. 112 : 487-501.

Von Heyden, C., 1860. *Mermis antiqua*, ein fossiler eigeweidewurm. *Entomologische Zeitschriftenr*. *Stettin* 21 : 38.

Vonk, R., Schram, F.R., 2007. Three new tanaid species (Crustacea, Peracardia, Tanaidacea) from the Lower Cretaceous Álava amber in Northern Spain. *Journal of Paleontology*. 81 : 1502-1509.

Vullo, R., Néraudeau, D., Allain, R., Cappetta, H., 2005. Un nouveau gisement à microrestes de vertébrés continentaux et littoraux dans le Cénomanien inférieur de Fouras (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France). *comptes Rendus Palevol*. 4 : 95-107.

Vullo, R., 2007. Les vertébrés du Crétacé supérieur des Charentes (Sud-Ouest de la France) :biodiversité, taphonomie, paléoécologie et paléobiogéographie. *Mémoires Géosciences Rennes*. 125 : 1-302.

Vullo, R., Néraudeau, D., Lenglet, T., 2007. Dinosaur teeth from the cenomanian of Charentes, western France: Evidence for a mixed Laurasian-Gondwana assemblage. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 27 : 931-943.

-W-

Waggoner, B.M., Poinar, G.O.Jr., 1992. A fossil myxomycete *Plasmodium* from Eocene–Oligocene amber of the Dominican Republic. *Journal of Protozoology*. 39 : 639-642.

Waggoner, B.M., 1993. Fossil actinomycetes and other bacteria in Eocene amber from Washington State, USA. *Tertiary Research*. 14 : 155-160.

Waggoner, B.M., 1994a. Fossil microorganisms from Upper Cretaceous amber of Mississippi. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 80 : 75-84.

Waggoner, B.M., 1994b. Fossil actinomycetes in Eocene-Oligocene Dominican amber. *Journal of Paleontology*. 68 : 398-401.

Waggoner, B.M., 1994c. An aquatic microassemblage from Cenoamanian amber of France. *Lethaia*. 27 : 77-84.

Waggoner, B.M., 1996a. Bacteria and protists from Middle Cretaceous amber of Ellsworth County, Kansas. *PaleoBios*. 17 : 20-26.

Waggoner, B.M., 1996b, The first fossil cyphoderiid testate amoeba in Dominican Republic amber (Eocene-Oligocene). *Paleobios*. 17 : 20-26.

Wall, J.H., 1975. Diatoms and radiolarians from the Cretaceous system of Alberta - a premilinary report. *Geological Association of Can*ada, *Special Papers.* 13 : 391-409.

Weilgolaski, F.E., 1975. Biologica indicators on pollution. *Urban Ecology*. 1 : 63-79.

Wieland, G.R., 1934. A silicified shelf fungus from the Lower Cretaceous of Montana. *American Museum Novitates*. 725 : 1-13.

Wier, A., Dolan, M ., Grimaldi, D., Guerrero, R., Wagensberg, J., Margulis, L., 2002. Spirochete and protist symbionts of a termite (*Mastotermes electrodominicus*) in Miocene amber. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 99 : 1410-1413.

Wierzchos, J., Ascaso, C., 2007. New applications of confocal scanning laser microscopy and electron microscopy techniques for the study of Peñecarrada (Alava) amber. Abstract book of the Fossilsx3 meeting, Vitoria-Gasteiz. P. 34.

Wightman, W.G., Scott, D.S., Medioli, F.S., Gibling, M.R., 1994. Agglutinated foraminifera and thecamoebians from the late Carboniferous Sydney coalfield, Nova Scotia: paleoecology, paleoenvironments and paleogeographical implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 106 : 187-202.

Winkelmann, R.K., Elzinga, C., Nelson, D.R., Edlund, M.B., Sommerfeld, M.R., 2004. The plankton of the St. Croix River in 2000, including targigrades, a red alga, and chrysophyceae. *Journal of Freshwater Ecology*. 19 : 179-188.

Wiwatwitaya, D., Takeda, H., 2005. Seasonal changes in soil arthropod abundance in the dry evergreen forest of notrh-east Thailand, with speciel reference to collenmbolan communities. *Ecological Research*. 20 : 59-70.

Wolf, M., 1995. Verkieste amöben in steinkohlen aus dem Ruhrgebiet–erster Nachweis von Arcella Ehrenberg im Paläozoikuma. *Paläontologische Zeitschrift*. 69 : 1-6.

-X-

-Y-

-Z-

Zippi, P.A., 1998. Freshwater algae from the Mattagami Formation (Albian), Ontario: paleoecology, botanical afinities, and systematic taxonomy. *Micropaleontology*. 44 : 1-78.

GLOSSAIRE

Glossaire

Acanthoxe (nm) – mégasclère de spongiaire formé d'un axe épineux (épines droites ou recourbées, en bouquet ou verticillées).

Akinète (nm) – cellule de grande taille avec une paroi très épaissie, contenant des granules constitués par des réserves carbonées.

Anamorphe (nm) – stade asexué d'une espèce fongique.

Anneau de piégeage (nm) – structure en forme d'anneau qui sert à la capture des proies chez les champignons carnivores.

Aréole (nf) – perforation.

Arthroconidie (nf) – conidie formée à partir de filaments particuliers se cloisonnant en cellules au niveau des septa.

Arthrospores (nf) – spore née de la désarticulation d'un filament au niveau des septa.

Ascospore (nf) – spore issue de la reproduction sexuée des champignons Ascomycètes. Ces spores sont au nombre de huit par asque. Elles sont émises dans l'atmosphère lors de légères fluctuations d'humidité relative provoquant une déchirure de l'extrémité supérieure des asques.

Ascostromate (nm) – fructification d'ascomycètes consistant en une masse de tissus indifférenciés (ou stroma) sur ou dans laquelle les asques se développent.

Aspect penicillioïde (nm) – ayant l'aspect du champignon *Penicillium*, c'est-à-dire un mycélium en forme de pinceau.

Asque (nm) – organe contenant huit ascospores, formé au niveau de l'hyménium des périthèces des Ascomycètes.

Autospore (nf) – spore non mobile, produite par division et différenciation du contenu d'un organisme unicellulaire et ressemblant, en miniature, à la cellule-mère.

Axe pervalvaire (nm) – axe de symétrie du frustule des diatomées, compris dans le plan qui sépare les deux valves du frustule.

Bande intercalaire (nf) – élément du cingulum proximal des valves des diatomées.

Baside (nf) – organe principal de reproduction des basidiomycètes.

Basidiospore (nf) – spore de reproduction sexuée des Basidiomycètes formée à partir de l'élément fertile la baside.

Blastoconidie (nf) – spore formée par bourgeonnement d'une levure ou d'un filament.

Blastospore (nf) – spore asexuée, produite par bourgeonnement.

Biomarqueur gammacérane (nm) – la gammacérane est un composé triterpénique rencontré chez divers groupes de microorganismes (dont les bactéries). Le biomarqueur gammacérane est couramment utilisé par tracer l'origine de la matière organique rencontrée dans les roches sédimentaires.

Carpophore (nm) – organe des champignons supérieurs comportant un stipe et dont le pileum (de forme variable) héberge l'hyménium.

Cénobe (nm) – nom utilisé pour certaines colonies d'algues vertes.

Chaîne acropétale (nf) – chaîne de spores dont la plus jeune se trouve à l'extrémité terminale.

Chlamydospore (nf) – spore asexuée de résistance, se formant à partir d'une portion de filament mycélien, forme arrondie ou ovale, paroi épaisse, lisse ou rugueuse parfois pigmentée.

Cil (nm) – organite locomoteur des ciliés.

Cinétie (nf) – unités élémentaires du cortex de certains ciliés.

Cinétie somatique (nf) – cinéties de la surface des ciliés non situées à proximité du pseudostome.

Cingulum (nm) – partie de la zone des jonctions entre les deux valves d'une diatomée. Il est associé à une seule valve.

Cirre (nf) – ensemble de cil formant une sorte de touffe.

Clitellum (nm) – structure glandulaire épidermique caractéristique de certains annélides (comme les Clitellates) et qui s'étend généralement sur plusieurs anneaux (ou métamères) dans la moitié antérieure de l'animal. C'est une structure essentielle de l'adaptation de ces organismes au milieu terrestre.

Conidie (nf) – Terme général désignant une spore issue de la multiplication végétative d'un champignon et produite au niveau d'une tache sporulante. Certains champignons produisent 2 types de conidies : des conidies de grande taille ou macroconidies et des conidies de petite taille ou microconidies.

Conidiophore (nm) – Les conidies sont supportées et produites par les hyphes mycéliennes spécialisées ou conidiophores.

Cortex (nm) – couche externe des morceaux d'ambre.

Cystide (nf) – éléments stériles se trouvant au sein de l'hyménium des basidiomycètes.

Cytostome (nm) – ouverture de la cellule chez les ciliés, parfois appelée « bouche ».

Cytotrophie (nf) – les espèces qui se nourrissent d'eucaryotes non filamenteux sont dites cytotrophes (Adl 2003).

Diastole (nf) – période de relâchement d'une vésicule contractile dans la cellule chez certains protistes.

Diatomée biddulphoïde (nf) – diatomées dont la forme rappelle celle du genre *Biddulphia*, c'est-à-dire un H.

Diatomée centrique (nf) – diatomée ayant un axe de symétrie central, face valvaire souvent circulaire.

Diatomée pennée (nf) – diatomée à symétrie bilatérale, face valvaire souvent de forme ovale ou en navette.

Didymospore (nf) – spore bicellulaire.
Echinulé - paroi rugueuse (spores ou filaments)
Écidie (nf) – une des formes de fructification de champignons du groupe des Urédinales.
Écidiospore (nf) – spore issue d'une écidie.
Endoplasme (nm) - partie centrale du cytoplasme d'une cellule animale et partie entourant les vacuoles dans une cellule végétale. Partie fluide du cytoplasme.
Face valvaire (nf) – partie d'une valve de diatomée entourée par le manteau.
Fausse ramification (nf) – type de ramifications de cyanobactéries. Voir Bourrelly (1985 p. 293-294)
Filopode (nm) – long, filamenteux mais relativement simple pseudopode.
Flagelle (nm) – organite assurant la mobilité d'une cellule.
Frustule (nm) – test minéralisé des diatomées, composé de deux valves.
Gaine (nf) – structure gélatineuse entourant les trichomes de cyanobactéries ou de bactéries filamenteuses.
Gonidie (nf) – partie verte du thalle des lichens.
Gouttière (nf) – structure qui permet le passage d'un flagelle chez certains protistes.
Hétérotcyste (nm) – cellules à membranes épaisses, au contenu cellulaire homogène et très clair. Ressemble à une cellule morte.
Hormogonie (nf) – fragment de filament qui se détache du thalle des cyanobactéries. Structure de multiplication des cyanobactéries.
Hyménium (nm) – pseudo-tissu fertile tapissant l'intérieur des champignons et donnant naissance aux spores.
Hyphe (nf) – filament tubulaire cloisonné ou non cloisonné.
Hyphe aérienne (nf) – hyphe se développant à l'air libre et vers le haut.
Hyphe septée (nf) – hyphe cloisonnée.
Hyphe végétative (nf) – hyphe ne portant pas les structures de reproduction.
Idiosome (nm) – particule (siliseuce ou calcaire en général) sécrétée par le cytoplasme de certains protistes et utilisé pour former un test.
Labium (nm) – structures en forme de lèvre sur chez les diatomées.
Lèvre (nf) – boursouflure autour du pseudostome de certaines amibes.
Levure (nf) – élément fongique unicellulaire qui se reproduit par bourgeonnement.
Loculus (nm) – chambre.
Lorica (nf) – test de certains protistes comme les ciliés.
Macro-processus (nm) – processus à grande échelle.
Manteau (nm) – partie marginale des valves des diatomées.
Matte (nf) – réseau dense de filaments.
Mégasclère (nf) – spicule de grande taille.
Microsclère (nf) – spicule de petite taille.
Mucilage (nm) – substance visqueuse d'origine végétale.
Mycélium (nm) – ensemble des hyphes ou des filaments d'un champignon.
Mycélium moniliforme (nm) – mycélium à cellules rondes, associée en chapelet.
Mycorhize (nf) – association symbiotique entre la racine d'une plante et les hyphes d'un champignon.
Ocelle (nf) – plaque de silice.
Osmotrophie (nf) – mode de nutrition des organismes se nourrissant par diffusion d'aliments à l'état dissous, présents dans le milieu ambiant.
Oxe (nm) – mégasclère de spongiaires en forme d'aiguille pointue aux deux extrémités.
Planospore (nf) –spore nageuse.
Plaste (nm) – organite cellulaire possédant un ADN propre.
Plastide (nf) – organe cellulaire typique des végétaux contenant souvent un pigment.
Phialide (nf) – article mycélien fertile en forme de bouteille formant successivement des conidies ou phialospores.
Phycocyanine (nf) – pigment bleu.
Piriforme – en forme de poire.
Plaque minéralisée (nf) – plaque de silice constituant le test de certaines amibes (autrement appelée idiosome), sécrété par l'organisme.
Pore (nm) – petites ouvertures.
Préécidiospore (nf) – cellule précédant la formation d'écidiospores.
Processus (nm) – sortes d'épines.
Processus labié (nm) – tube ou ouverture dans la paroi des valves des diatomées.
Protoplasme (nm) – contenu d'une cellule vivante.
Pseudohyphe (nf) – aspect de filament, mais au niveau des cloisons absence de pores et zones de rétrécissement.
Pseudopode (nm) – déformations de la membrane plasmique qui permettent à une cellule de se nourrir et se déplacer en rampant sur un support dans une direction déterminée.
Pseudopode lobosé (nm) – pseudopode court et trapu.
Pseudo-septum (nm) – côte membraneuse sur la face interne des valves de diatomées.
Pseudostome (nm) – ouverture du test de certaines amibes.
Pyrénoïde (nm) – structure cellulaire interne aux chloroplastes de certaines lignées d'algues, qui concentre les enzymes responsables de la photosynthèse.
Ramification vraie (nf) – type de ramifications de cyanobactéries. Voir Bourrelly (1985 p. 293-294)
Septe (nm) – cloison entre deux cellules fongiques.
Seta (nm) – cils de l'hyménium de certains basidiomycètes.

Spicule tétraxone (nf) – spicule de spongiaires à 4 axes.
Sporange (nm) – structure végétale qui produit et qui contient des spores.
Sporangiophore (nm) – filament portant le sporocyste chez les Zygomycètes.
Spore (nf) – élément (en général unicellulaire) de résistance, de dissémination et/ou de reproduction sexuée ou de multiplication asexuée.
Sporophore (nm) – synonyme de sporangiophore.
Stérigmate (nm) – appendice de forme allongée - mot usité pour désigner la partie de l'organe de fructification des *Aspergillus*, il s'agit d'une formation allongée stérile sur laquelle est formée la phialide.
Stipe (nm) – structure (familièrement appelée pied) soutenant le pileux (familièrement appelé chapeau) du carpophore des basidiomycètes.
Stylet (nm) – organe en forme de poignard au niveau de la bouche de certains nématodes. Il sert pour la nutrition.
Subiculum (nm) – réseau d'hyphes dans lequel les fructifications de certains champignons se forment.
Sulcus (nm) – sillon.
Téleutospore (nf) – type de spores chez les Urédiniomycètes.
Test (nm) - pellicule protectrice minérale de certains organismes.
Trichome (nm) – filament de cellules chez les cyanobactéries.
Urédiospore (nf) – spore typiques des Urédiniomycètes.
Vacuole contractile (nf) - vacuole permettant d'évacuer l'eau en excès dans le cytoplasme de certains eucaryotes, utilisée dans la locomotion par contraction.
Valve (nf) – une des deux parties plus ou moins plates ou convexe formant le frustule des diatomées.
Velum (nm) – fine couche perforée de silice dans une aréole.
Vésicule (nf) – réservoir pour stocker certaines substances.
Vésicule de collecte (nf) – vésicule servant à stocker certaines substances.
Xénosome (nm) – particules détritiques agglutinées sur le test des certaines amibes.
Zoospore (nf) – spore souvent biflagellée mobile dans l'eau.

ANNEXES

Annexe 1 : Comparaison de la classification de Adl et al. (2005) avec celle utilisée dans cette étude.

Clades reconnus par Adl et al. (2005)	Groupes utilisés	Taxons
Amoebozoa		
Tublinea		
Testacealobosia		
Arcellinida	Protistes animaux	*Arcella* sp., *A. discoides*, *A. gibbosa*, Arcellidae
Archeaplastida		*Centropyxis*, *Cryptodifflugia*, *Hyalosphenia*, Hyalosphenidae, Microchlamyiidae
Charophyta		
Streptophytina		
Plantae	Divers	Poils de plantes
Chlorophyta		
Chlorophyceae	Protistes végétaux	Myrmecia, Quadrigula, Enallax napoleoni, Chlorcorona
Chromalveolata		
Alveolata	Protistes animaux	Ciliés indet.
Ciliophora		
Intramacronucleata		
Armophorea		
Armophorida	Protistes animaux	Brachonella
Colpodea	Protistes animaux	Grossglockneria
Oligohymenophorea		
Peritrichia	Protistes animaux	Astylozoon
Spirotrichea		
Stichotrichia	Protistes animaux	Cilié indet.
Stramenopiles		
Bacillariophyta		
Coscinodiscophytina		Hemiaulus, Syndetocystis, Trochosira mirabilis, Diatomées indet.
Paraliaceae	Protistes végétaux	Paralia sulcata
Melosiraceae	Protistes végétaux	Aulacoseira, Melosira nummuloides, Stephanopyxis, Diatomées indet.
Coscinodiscaceae	Protistes végétaux	Cosinodicus
Rhizosoleniaceae	Protistes végétaux	Rhizosolenia
Bacillariophytina		
Mediophyceae		Skeletonema costatum
Bacillariophyceae		Basilicostephanus
Peronosporomycetes	Champignons	Peronosporaceae
Excavata		
Euglenozoa		
Euglenida		
Euglena	Protistes végétaux	Euglenaceae
Opisthokonta		
Fungi	Champignons	Champignons indet.
Basidiomycotina	Champignons	Agaricales, Polyporaceae
Urediomycetes	Champignons	Uredinales
Ascomycotina	Champignons	Ascomyctes indet., Endomyces, Endomycetaceae, Metacapnodium, Cladosporium, Aspergillus
Glomeromycotina	Champignons	Champignon carnivore
Metazoa		
Animalia	Métazoaires	Oligochète, Rhabditidae, Aphelenchidae, Nématodes indet., Lépidoptères, Echinopluteus
Porifera		
Silisospongia		
Demospongia	Métazoaires	Spongiaires
Rhizaria		
Cercozoa		
Silicofilosea		
Euglyphida	Protistes animaux	Assulina
Foraminifera	Protistes animaux	Nodosaridae
Radiolaria	Protistes animaux	Radiolaire indet.
Spumellaria	Protistes animaux	Spumellaria
Taxa aux affinités incertaines	Protistes animaux	Amphitremidae, Amibes indet.

Annexe 2 : Index alphabétique des genres et des espèces cités

Acanthosphaera 155
Achnanthes 46, 48, 49
Acromonium succineum 17
Acrosphaera 155
Actinobispora 79
Actincyclus 132
Actinokineospora 78
Actinoplanes 74
Actinopolyspora 74
Actinoptychus 131
Alectoria 17
Amaurascus 97
Amoeba 20, 21
Amphitrema 163
Ampullariella 74
Amycolata 78, 79, 189
Amycolatopsis 78, 80, 189
Ankystrodermus 114
Antarcella 141, 142, 144
Anthomycete 17
Anzia electra 18
Aphelenchus 171
Aphelenchoides 171
Arachnomycelium 17
Araucaria 63, 223, 243
A. columnaris 227, 228, 237
Arcella 60, 62, 140, 141, 142, 143, 144, 145, 146, 149, 164, 200, 208, 211, 216, 218, 222, 234, 247, 256
A. bathystoma 142
A. discoides 140, 141, 142, 208, 211, 234, 257
A. gibbosa 141, 142, 143, 208, 211, 234
A. hemisphaerica 143
A. mitrata 144, 145
A. vulgaris 141, 145
A. vulgaris var. *angulosa* 144
A. vulgaris var. *polymorpha* 144
Archaeomarasmius leggetti 17
Archepyrgus 194
Archerella 163
Arcyria sulcata 21
Arthromitus 10
Aspergillus 17, 105, 106, 191, 207, 208, 211, 216, 218, 234
A. collembolorum 18
A. nidulans 106, 107
A. penicillatus 17
Assulina 152, 153, 200, 208, 211, 216, 218, 234, 256
A. muscorum 152
Asteromites mexicana 16, 18
Astylozoon 158, 161, 162, 199, 208, 211, 221, 222, 234
A. faurei 162
A. fallax 162
Aulacomonas 48
Aulacoseira 125, 126, 127, 194, 195, 224
A. ambigua 126
A. granulata 126
A. herzogii 126
A.italica 126
A. islandica 126
Aureofungus yaniguaensis 18
Azpeitia 132

Bacillus 10
B. circulans 10
B. coagulans 10
B. elektroni 8, 10
B. licheniformis 10
B. megaterium 10
B. pumilus 10
B. sphaericus 9, 10
B. subtilis 10
Basidiophora 110
Basilicostephanus 136, 137, 194, 195, 208, 211, 224, 234
B. ornatus 137
B. mirabilis 137
Beauveria 17, 106
Boletus 91
Botryococcus 197
Brachonella 158, 159, 160, 199, 208, 211, 217, 218, 234
Brachycladium thomasinum 15, 17
Brachyoxylon 228
Brachysira 48, 49
B. microcephala 49
Bremia 110
Bryometopus 19
B. triquetrus 21
Bullinularia 147

Calicium 18
Capsosira 188
Carnonacarpa annadalensis 25, 26
Carposphaera 155
Carteria 138
Catellatospora 74
Catenulopsora 94
Centropyxis 19, 60, 62, 101, 141, 146, 147, 164, 200, 208, 211, 216, 218, 234, 241, 247, 256, 257
C. aculeata 21
C. delicatula 21
C. discoides 146
C. hirsuta 21
Cerataulina 120
Chaenotheca 18
Chaenothecopsis bitterfeldensis 17
Chaetonemopsis pseudobulbochaete 23
Chlamydomonas 23, 25, 65, 138, 202
Chlorcorona 117, 118, 197, 207, 208, 211, 221, 222, 234, 237, 270
C. bohemica 118

Chlorella 23, 202
Chloromonas 23, 202
Choricystis 23, 202
Chrysidalis 48
Chrysonilia 104, 106, 191
Cladosporites 104
Cladosporium 17, 103, 104, 191, 208, 211, 213, 214, 234, 236, 247, 255
C. cladosporioides 104, 105
C. elatum 104
C.herbarum 104, 105
C.sphaerospermum 104
Classopollis 228
Clonothrix 83
Closterium 23, 24, 65
Codonellopsis 158
Coelosphaerium 13
Coleps 19, 21
Collosphaera 155
Colpoda 20, 21, 65
C. aspera 160
C. maupasi 160
Collybia 91
Colteronema 69, 188
Coprinites dominicana 17
Corone 118
Corynophrya 157
Coscinodiscus 131, 132, 133, 193, 194, 195, 208, 211, 224, 234
Cosmarium 23
Crenothrix 83
Cretachordodes burmitis 27
Cretacimermis libani 27
C. proteus 27
Cryptodifflugia 147, 148, 150, 200, 208, 211, 216, 218, 222, 234, 256
C. compresa 148
C. oviformis 148
C. sacculus 148
Cyclocypris 27
Cyclopyxis 19
C. eurystoma 21
Cyclostephanos 46, 124
Cyclotella 49, 124
Cyrtolophosis 19, 21, 65
C. mucicola 21

Dactylaria 108
Dactylella 108
Dactyliosolen 134
Dactylococcus 114
Dactyloporus archaeus 192
Deflandastrum 197
Desmosiphon 86, 188
Detonula 135
Dicellaesporites 18
D. africanus 18
D.inequabilis 18
D. longus 18
D. cf. *obnixus* 18
D. cf. *perelongatus* 18
Dichotomosiphon 23
Dictyosporites 18
Difflugia 147, 183
Dinobryon 23, 24
Diploneis 46, 48
Diporicellaesporites 18
D. fusoides 18
Discophyton electroneion 12
Dyadosporites cf. *minor* 18

Ellerbeckia 125
Emericella nidulans 106
Enallax 114, 115, 116, 197, 208, 211, 221, 222, 234, 237, 270
E. acutiformis 115
E. alpina 116
E. napoleoni 114, 115, 116, 140, 143, 145, 147, 148, 151, 177, 197, 208, 211, 221, 234
Endomyces 98, 99, 100, 192, 208, 211, 218, 234
E. albicans 99, 100, 192
E. decipiens 99
E. fibuliger 99, 192
E. magnusii 99, 100
Endophyllum 94
Entomophtora 17
Entropezites patricii 15, 18
Eopolyporoides kukelii 192
Eovolvox 197
Eucalyptolaurus deprei 250
Eucampia 120
Euglena 23, 60, 62, 65, 152, 202
Euglypha 152, 200
Eunotia 46, 49
Eurotium 97

Fomes 91
Fragillaria 48, 49
Frankia é('
Frasnacritetrus 18
Frenelopsis alata 228, 250
Fungites 17

Gallionella 10, 11
Geinitzia 250
Geotrichites glaesarius 17
Geotrichum 17, 106, 191
Glenrosa 250
Glycomyces 79
Gomphidius 91
Gonatobotrys primigenia 17
Graphis 17
G. scripta succinea 17
Grossglockneria 158, 160, 161, 208, 211, 217, 218, 234, 256, 257
G. ovata 217
Guinardia 134

Hastatella 161, 162
Heleidomermis libani 27
Hemiaulus 46, 118, 120, 194, 195, 208, 211, 224, 234
H. antiquus 121
H. asymetricus 120
H. danicus 120
H. echinulatus 120
H. elegans 120
H. giganteus 120
H. hauckii 120
H. hostilis 120
H. includens 120
H. indicus 120
H. kittani 121
H. menbranaceus 120
H. polymorphus 120, 121
H. rossicus 120
H. sinensis 120
H. tumidicornis 121
H. undulatus 120
Heydenius 27, 201
H. antiqua 27
H. araneus 27
H. brownii 27
H. dominicus 27
H. formicinus 27
H. matutina 27
H. myrmecophila 27
H. quadristriata 27
Hormodendrum 106
Hyaloraphidium 114
Hyalosphenia 19, 148, 149, 150, 200, 208, 211, 216, 218, 234
H. baueri 21, 202
H.cuneata 149
H. elegans 149
H. papilio 149
H. subflava 149
Hymenaea 26
Hyphomorpha 86, 188
Hypoxylonites 18

Ichthyosarcolithes 32
Inapertisporites 18
I. clarkei 18
Incolaria securiformis 192
Inocybe 91
Intratriporopollenites pseudinstructus 26

Kitasatosporia 79
Kumarisporites 18
Kystopus 157

Lagieniastrum 197
Lecanora ciliaris 17
Lepidodendron 191
Lepocinclis 139
Leptochlamys 150, 200
L. ampullaceae 150
Leptonema tenuis 17
Leptostromites ellipticus 18
Leptothrix 10, 11, 68, 69, 71, 189, 219
L. discophora 68
Leptothyrites dominicanus 18
Leptotrichites 68, 71, 189, 208, 209, 211, 212, 230, 234
L. resinatus 10, 29, 69, 70, 71, 83, 198, 208, 211, 212, 234
Letestuinema 86, 188
Licnophora 158
Lieskeella 83
Longibacillus elektroni 8, 10
Loriella 188
Lyngbya 13

Maduromycetes 253
Magnusiomyces magnusii 99
Mastogloia 49
Melanoleuca 91
Melanosphaerites 17
Melosira 126, 127, 128, 193, 194, 195, 208, 211, 224, 234
M. arctica 128
M. moniliformis 128
M. nummuloides 127, 128, 208, 211, 234
M. varans 128
Mermis 201
M. antiqua 27
Metacapnodium 101, 102, 103, 125, 190, 208, 211, 213, 214, 234, 239, 247, 255
M. succinum 17
Metanema 138
Metopus 160
Microchlamys 60, 62, 151
M. patella 151
M. sylvatica 151
Micrococcus agilis 10
M. elektroni 8, 10
M. luteus 10
Micromonospora 10
Monascrosporium 108
Monas 23, 24, 65
Monilia 106, 191
Monilites 14, 17
Monosporites 18
M. cf. magnus 18
Mucorites 17
Multicellites 18
Multicellaesporites 18
Mycetophagites artrebora 15, 18
Mykophagophrys 19
M. terricola 21
Myrmecia 113, 114, 197, 208, 211, 217, 218, 234, é('
M. reticulata 113

Nassula 19, 21, 199
Navicula 46
Nebela 21, 183
Nehvizdya 249
Nemaclada 22, 23
Nemaplana 22, 23
Nitzschia 23, 24, 46, 59, 232
Nocardia 74, 80
Nocardioformis dominicanus 12
Nocardioides 12, 80
N. albus 12
Nodiocardiopsis 79
Nothotylenchus 170

Ochropsora 94
Oidium moniliformis 17
Oligophelenchoides atrebora 17
Opisthonecta 162
Orbitolina concava 37
O. conica 37
Ovalveolina 33
Ovoidites 23

Paenibacillus curdanolyticus 10
Palaeoagaracites antiquus 14, 18
Palaeoarcella 200
Palaeocolteronema 80, 87, 208, 211, 234
P. cenomanensis 13, 48, 81,82, 83, 84, 85, 86, 114, 140, 143, 145, 147, 148, 151, 177, 178, 188, 208, 209, 211, 214, 219, 220, 222, 226, 234, 236, 237, 239, 270
Palaeodikaryomyces 15
P. baurei 17, 28
Palaeozygnema spiralis 23
Paleohaemoproteus burmacis 21
Paleoleishmania proterus 23, 24
Paleomonospora tishomingoensis 12
Pandorina 118
Paracineta 157
Paracondylostoma 19, 21
Paralia 48, 124, 125, 194, 195, 208, 211, 224, 234
P. sulcata 124, 125, 127, 208, 211, 234
Paramecium 19, 20, 21, 60, 65, 199
P. triassicum 21, 202
Paramphitrema 163
Parmelia 17
P. physodes 17
Pattersoniella 159
Penicillites curtipes 14, 15, 17
Penicillium 17, 106
Peronospora 110
Peronosporites antiquarius 191
Peronosporoides carbonifera 17
Pezizites 17
P. candidus 14, 17
Phacus 23, 65, 138
Phellinites digiustoi 192
Phragmidium 94
Phragmothyrites 18
Phryganella 19
P. acropodia 21
P. paradoxa 21
Phycomycetes 17
Phytomonas 60, 62
Picea 63
Pinus 26, 63
Pithomyces 15, 17, 202
Pityosporite 26
Plasmodium dominicana 21
Plasmopara 110, 111
P. viticola 191
Pluteus 91
Plectonema 13
Pluricellulaesporites 18
Podohera 114
Podosira 131, 133, 196
Polycellulasporonites 18
Polyporites 192
P. bowmanii 192
Polyporus 17
Polytoma 138
Porosia 183
Pontigulasia 21
Praealveolina cretacea 32, 37
Prismatolaimus 170
Proboscia 134
Prorodon 20, 21, 65
Protomycena electra 17
Protophysarum balticum 18
Protopodocarpoxylon 228
Peusomicrothorax 161
Pseudoamycolata 78, 80, 189
Pseudoasterophylites cretaceus 250
Pseudonocardia 74, 79
Pseudoplathyophrya 19, 160, 161, 199
P. nana 21, 160
Pseudopodosira 196
Pseudopolyporus carbonicus 192
Pseudosolenia 134
Psiamasporites fusiformis 18
Puccinia 94
Pulvinalaria 86, 188
Pyrenophora trichostoma 90
Pyxidicula 130, 142, 144

Quadrigula 114, 197, 208, 211, 217, 218, 234, 270
Q. chodatii 114, 217
Q. closterioides 114, 217
Q. lacustris 114, 217
Q. limneticum 114, 217
Q. pfitzeri 114, 217
Quilonia 18

Ramularia 14, 18
R. olbongispora 17

Rathayibacter 12
R. rathyi 12
Reduviasporonites 18
Rhabditella 170
Rhabditis 170
Rhabditoides 170
Rhizomorpha sigillariae 192
Rhizosolenia 133, 134, 194, 195, 208, 211, 224, 234
R. antennata f. antennata 133
R. bergonii 134
R. cylindricus 134
R. dubia 134
R. fragilissima 134
R. formosa 134
R. styliformis 134
Rhynchostreon suborbiculatum 35
Rosaria 102
Rostrophrya 161

Saccharopolyspora 78
Saccharothrix 74, 79, 189
Saccharomonospora 79
Sacharomyces cerevisiae 10
Scenedesmus 23, 24, 114, 197
S. acutiformis 116
Schizosaccharomyces 99
Schizosaccharomycetes 17
schroederella 135
Schwabia 183
Sclerospora 110
Scotiella 114, 116
Scotiellopsis 116
Scutiglypha 200
Scytonema 28
Shorea 63
Skeletonema 123, 124, 135, 194, 195, 208, 211, 224, 234
S. costatum 133, 135, 136, 208, 211, 234
S. memzellii 135
S. subsalum 135
S. tropicum 135
Sphaerotilus 68, 69, 70, 71, 72, 189, 208, 209, 211, 212, 213, 214, 230, 233, 234, 251, 253
S. discophorus 71
Sphairanema 22, 23
Sphenomonas 138
Spirillum elektroni 8, 10
Spirogyra 184
Sporotrichites heterospermus 14, 17
Staphylococcus aureus 10
S. epidermidis 10
S. succinus 10
S. warneri 10
Stentor 158
Stilbum succinii 17
Stigmatomyces succini 18
Stemonites splendens 21
Stephanodiscus 124
Stephanopyxis 46, 124, 128, 130, 131, 136, 192, 193, 195, 208, 211, 224, 234
S. palmeriana 130
S. turris 130
Streptomyces 12, 79, 80
Streptomycetes 253
Streptosporangiopsis russelli 12
Streptothrix spiralis 15, 17
Succinococcus 9, 10
Syndetocystis 121, 122, 123, 194, 195, 208, 211, 224, 234
S. barbadensis 122
S. uralensis 122

Tachyblaston 157
Taxodium 226, 227
Telotrochidium 162
Teredo 34
Tetrahymena 19
T. rostrata 21
Thalassiosira 132
Thalassiosiropsis 132
Thecacineta 157
Thuricola 179
Torula heteromorpha 17
Trachelomonas 138
Tramaites 17
Trentepohlia 23, 24, 28, 48, 197, 208, 211, 217, 218, 234, 254
Triassamoeba 19, 202
T. alpha 21, 202
Trichoderma 106
Tricolporopollenites quercioides 26
Trilobites 18
Trinacria 46
Triporopollenites 26
Trochosira 122, 123, 194, 195, 208, 211, 224, 234
T. cornata 123
T. mirabilis 122, 123, 208, 211, 234
T. spinosus 123
T. polychaeta 123

Urosolenia 134

Veionella 17
Verticillium 106

Wailesella 148

Xylaria 17
Xylohyphites 16, 17

Zygnema 198
Zygogonium 198

Annexe 3 : Index des figures

Figure II-1 : Johann Heinrich Robert Göeppert (à gauche), un des premiers paléontologues à avoir mentionné des microorganismes dans l'ambre en 1845. 7

Figure II-2 : Matte de *Palaecolteronema cenomanensis* dans l'ambre cénomanien d'Ecommoy (Sarthe). 13

Figure II-3 : Trois espèces de champignons de l'ambre de la Baltique (Eocène) décrites par Berkeley (1848). 15

Figure II-4 : Inclusions considérées par certains auteurs comme de possibles protistes de l'ambre. 20

Figure II-5 : Les différentes algues de l'ambre d'Ecosse (Carbonifère ?) mentionnés par Smith (1894). 22

Figure II-6 : Différents *Incertae Sedis* mentionnés par Smith (1894) dans l'ambre d'Ecosse (Carbonifère ?). 25

Figure III-1 : Carte de localisation des différentes régions étudiées. 31

Figure III-2 : Carte géologique du nord du Bassin aquitain (Charente et Charente-Maritime). 33

Figure III-3 : Log synthétique des séries albo-cénomaniennes de Charente et Charente-Maritime. 35

Figure III-4 : Log synthétique des séries albo-cénomaniennes de la région de Fourtou. 37

Figure III-5 : Log synthétique des séries albo-cénomaniennes des régions d'Ecommoy et du Brion. 39

Figure III-6 : Carte géologique simplifiée de la région de Salignac. 40

Figure III-7 : Répartition (en volume) de l'ambre médio-crétacé de France par gisements. 42

Figure III-8 : Importance (en volume) des différentes variétés d'ambre médio-crétacé. 42

Figure III-9 : Les différentes variétés d'ambre médio-crétacé de France. 43

Figure III-10 : Les différentes carrières de sable ayant livré de l'ambre médio-crétacé. 44

Figure III-11 : Les différents gisements de types estran et de type temporaire. 45

Figure III-12 : Les premiers microorganismes retrouvés dans l'ambre médio-crétacé des gisements d'Archingeay-les Nouillers, de l'île d'Aix (Charente-Maritime) et de Cadeuil (Charente). 47-48

Figure III-13 : Quelques contaminants de l'ambre médio-crétacé charentais. 49

Figure III-14 : Impact du protocole de décontamination sur l'ambre lui-même. 52

Figure III-15 : Modalité de préparation des échantillons. 55

Figure IV-1 : Microinclusions des différents types d'ambre. 61

Figure IV-2 : Amas de bactéries indéterminées. 68

Figure IV-3 : Aspects macroscopique et microscopique de *Leptotrichites resinatus* dans l'ambre de Fourtou. 69

Figure IV-4 : *Sphaerotilus* sp. 72

Figure IV-5 : Filaments d'actinomycète indéterminés. 73

Figure IV-6 : Les différents aspects des filaments d'Actinomycètes de l'ambre de Salignac et de Banon. 75

Figure IV-7 : Actinomycètes de type A. 76

Figure IV-8 : Actinomycètes de type B. 77

Figure IV-9 : Actinomycètes proches des genres *Amycolatopsis* et *Pseudoamycolata*. 80

Figure IV-10 : Les différents aspects macroscopiques que prennent les mattes de *Palaeocolteronema cenomanensis*. 82

Figure IV-11 : Aspect microscopique des filaments de *Palaeocolteronema cenomanensis*. 84

Figure IV-12 : Autres cyanobactéries des ambres médio-crétacés français. 86

Figure IV-13 : Mycéliums indéterminés. 88

Figure IV-14 : Champignons indéterminés préservés dans les ambres médio-crétacés français. 89

Figure IV-15 : Basidiomycètes et Urediniomycètes des ambres médio-crétacés français. 92

Figure IV-16 : Ascomycètes indéterminés. 96

Figure IV-17 : Divers Endomycetaceae identifiés dans l'ambre 99

Figure IV-18 : *Metacapnodium* sp. 102

Figure IV-19 : *Cladosporium* sp. 104

Figure IV-20 : *Aspergillus* sp. 106

Figure IV-21 : Champignon carnivore. 109

Figure IV-22 : Peronosporaceae indéterminé. 111

Figure IV-23 : Deux taxa d'algues vertes retrouvés dans l'ambre 113

Figure IV-24 : *Enallax napoleoni* nov. sp. 116

Figure IV-25 : *Chlorcorona* sp. 117

Figure IV-26 : *Hemiaulus* sp. 121

Figure IV-27 : Diverses diatomées de l'ambre : *Syndetocystis* sp., *Trochosira mirabilis* ?, Diatomée centriques indéterminées. 123

Figure IV-28 : Paraliaceae et deux types de Melosiraceae de l'ambre. 127

Figure IV-29 : *Stephanopyxis* sp. 130

Figure IV-30 : Diverses diatomées marines de l'ambre : Diatomée centrique indéterminée rappelant le genre *Podosira*, *Coscinodiscus*, *Rhizosolenia* sp., *Skeletonema costatum* ? 133

Figure IV-31 : *Basilicostephanus* sp. 137

Figure IV-32 : Euglenales des ambres médio-crétacés français. 139

Figure IV-33 : Diverses amibes testées de la famille des Arcellidae des ambres médio-crétacés français. 142

Figure IV-34 : *Centropyxis* sp. 147

Figure IV-35 : Diverses amibes testées préservées dans les ambres médio-crétacés de France : *Cryptodifflugia* sp., *Hyalosphenia* sp., Hyalosphenidae indéterminé, Microchlamyiidae indéterminé. 150

Figure IV-36 : Les différents spécimens du clade des Rhizaria retrouvés dans les ambres médio-crétacés français : *Assulina* sp., Nodosariidae indéterminé, Radiolaire indéterminé, Spumellaria indéterminé. 153

Figure IV-37 : Les différents ciliés retrouvés dans les ambres médio-crétacés français. 158

Figure IV-38 : Amibes dont la classification n'est pas bien contrainte. 164

Figure IV-39 : Les différents types de spicules de spongiaires préservés dans les ambres médio-crétacés français. 167

Figure IV-40 : Les nématodes et l'annélide des ambres médio-crétacés français. 172

Figure IV-41 : Autres restes du clade des Animalia. 174

Figure IV-42 : Poils de plantes retrouvés dans les ambres charentais. 176

Figure IV-43 : Les différentes *Incertae Sedis* des ambres médio-crétacés français. 181

Figure V-1 : Exemple de structures géologiques issues de l'activité biologique de microorganismes. 187

Figure V-2 : Aire de répartition du genre *Metacapnodium* et son registre fossile. 190

Figure V-3 : Les diatomées de l'ambre et leur registre fossile. 195

Figure V-4 : Répartitions géographique et temporelle des différentes ciliés de l'ambre. 199

Figure V-5 : Le registre fossile des amibes testées. 201

Figure VI-1 : Les carrières d'Archingeay-les Nouillers, niveau A2 (A) et des Renardières, niveau A1 (B). 209

Figure VI-2 : Les quatre grandes catégories de microorganismes des ambres médio-crétacés français. 212

Figure VI-3 : Quelques exemples de taxa arboricoles. 213

Figure VI-4 : Actinomycètes de sols secs à humides. 215

Figure VI-5 : *Palaeocolteronema cenomanensis.* 220

Figure VI-6 : Actinomycètes de Salignac. 221

Figure VI-7 : Exemple de microinclusions importées dans des résines actuelles. 223

Figure VI-8 : Environnements actuels permettant de mieux appréhender les ambres charentais. 227

Figure VI-9 : La forêt résinifère de Nouvelle-Calédonie, analogue actuel le plus proche de la forêt médio-crétacée des Charentes. 229

Figure VI-10 Bloc diagramme des différents environnements dans lesquels les forêts à ambre du Crétacé moyen de France se sont développées : Fourtou. 230

Figure VI-11 : Bloc diagramme des différents environnements dans lesquels les forêts à ambre du Crétacé moyen de France se sont développées : Bassin vocontien. 231

Figure VI-12 : Bloc diagramme des différents environnements dans lesquels les forêts à ambre du Crétacé moyen de France se sont développées : Ouest du bassin de Paris. 232

Figure VI-13 : Ambre jaune et analogues actuels. 233

Figure VI-14 : Scénarios expliquant la formation des ambres jaunes, laiteux et miel. 235-236

Figure VI-15 : Comparaison entre l'ambre laiteux et les coulées issues de racine d'*Araucaria columnaris* de Nouvelle-Calédonie 237

Figure VI-16 : Formation de l'ambre rouge. 238

Figure VI-17 : Formation de l'ambre de litière. 240

Figure VI-18 : Bloc diagramme montrant dans quels types d'environnements ont été sécrétées les différentes variétés d'ambre des Charentes. 242

Figure VI-19 : *Araucaria* actuel du sud de l'Espagne avec différentes coulées de résine. 243

Figure VI-20 : Effet supposé d'une paléosaisonalité sur la production de résine, ainsi que sur le piégeage d'organismes, en Charentes il y a 100 millions d'années. 244

Figure VII-1 : Figure VII-1 Schémas d'un sol moderne théorique. 248

Figure VII-2 : Réseau trophique d'un sol théorique d'une forêt moderne. 252

Figure VII-3 : Divers restes d'arthropodes dans les ambres médio-crétacés des Charentes. 252

Figure VII-4 : Les divers procaryotes qui ont dû contribuer au recyclage des nutriments du sol de la forêt ambrifère. 253

Figure VII-5 : Quelques champignons remarquables ayant participés au réseau trophique du sol de la forêt. 255

Figure VII-6 : Organismes bactérivores des ambres charentais. 257

Figure VII-7 : Quelques exemples d'organismes fongivores retrouvés dans les ambres médio-crétacés des Charentes. 258

Figure VII-8 : Termite de l'ambre médio-crétacé des Charentes et coprolithes issus de l'activité de ces organismes retrouvés dans les sédiments. 259

Figure VII-9 : Les différents organismes consommateurs primaires et/ou secondaires des ambres charentais. 261

Figure VII-10 : Exemple d'organismes des strates supérieures de la forêt ayant pu interagir avec les taxa du sol. 262

Figure VII-11 : Liens trophiques existant entre tous les fossiles retrouvés dans le morceau d'ambre Arc115 265

Annexe 4 : Index des Tableaux

Tableau II-I : Les différentes mentions de bactéries (à l'exception des actinomycètes) préservées dans l'ambre. 10

Tableau II-2 : Les différentes mentions d'actinomycètes préservés dans l'ambre. 12

Tableau II-3 : Les différentes mentions de cyanobactéries préservées dans l'ambre. 13

Tableau II-4 : Les différentes mentions de champignons préservés dans l'ambre. 17-18

Tableau II-5 : Les différentes mentions de protistes préservés dans l'ambre. 21

Tableau II-6 : Les différentes mentions d'algues préservées dans l'ambre. 23

Tableau II-7 : Les différentes mentions d'*incertae sedi*s préservés dans l'ambre. 26

Tableau II-8 : Les différentes mentions de spores et de pollen préservés dans l'ambre. 26

Tableau II-9 : Les différentes mentions de vers préservés dans l'ambre. 27

Tableau III-1 : Description du protocole final utilisé pour décontaminer les échantillons. 53

Tableau IV-1 : Concentration en phycocyanine dans divers ambres à *Palaeocolteronema cenomanensis.* 85

Tableau V-1 : Genres actuels de Capsosiraceae et leur répartition géographique. 188

Tableau VI-1 : Liste des microorganismes retrouvés dans les différents ambres médio-crétacés français. 208

Tableau VI-2 : Exigences écologiques des microorganismes retrouvés dans les différentes ambres médio-crétacés français. 211

Tableau VI-3 : Liste de microinclusions arboricoles retrouvées dans les ambres médio-crétacés français. 214

Tableau VI-4 : Liste de microinclusions typiques de sols secs à humides retrouvées dans les ambres médio-crétacés français. 218

Tableau VI-5 : Liste de microinclusions caractéristiques de sol inondé. 222

Tableau VI-6 : Liste de microinclusions importées dans la résine, découvertes dans les ambres médio-crétacés français. 224

Tableau VI-7 : Listes de microinclusions d'origine indéterminée des ambres médio-crétacés français. 226

Tableau VI-8 : Répartition des microinclusions identifiées par type d'ambre. 234