



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 4 (2005) 31–46



<http://france.elsevier.com/direct/PALEVO/>

Paléontologie systématique (Paléontologie des Invertébrés)

Les microorganismes de l'ambre cénomanien d'Écommoy (Sarthe, France)

Gérard Breton ^{a,*}, Florent Tostain ^b

^a Muséum d'histoire naturelle, place du Vieux-Marché, 76600 Le Havre, France

^b Laboratoire Géosciences, université de Rennes-1, campus de Beaulieu, 263, av. du Général-Leclerc, 35042 Rennes cedex, France

Reçu le 27 juin 2004 ; accepté après révision le 15 novembre 2004

Disponible sur internet le 13 janvier 2005

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

L'ambre cénomanien d'Écommoy (Sarthe) est étudié pour la première fois sous l'angle des inclusions organiques microscopiques. Un feutrage de cyanobactéries *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov., sp. nov., retrouvé dans des ambres de gisements paraliques de l'Albien terminal de Charente-Maritime, constitue le caractère floristique cardinal de cet ambre. Le reste de la taphocénose comprend des inclusions ovales de toutes tailles, des euglènes, des diatomées, des amibes nues, des bactéries, des algues cf. Siphonales (?), un filament cf. *Trentepohlia* sp. et des *incertae sedis*. L'ambre cénomanien d'Écommoy est un ambre de litière, formé en milieu terrestre-dulcicole (ou occasionnellement saumâtre), dans un marais en arrière du littoral. **Pour citer cet article : G. Breton, F. Tostain, C. R. Palevol 4 (2005).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Microorganisms in the Cenomanian amber from Écommoy (Sarthe, northwestern France). The Cenomanian amber of Écommoy (Sarthe, France) is studied for the first time under the scope of the microscopical organic inclusions. A felting of Cyanobacteria *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov., sp. nov., which is to be also found in ambers from marsh or estuarine deposits of the Late Albian of Charente-Maritime, is the most conspicuous character of this amber. The taphocoenosis also comprises oval inclusions of various sizes, euglenians, diatoms, naked amoebas, bacteria, algae cf. Siphonales?, one filament cf. *Trentepohlia* sp., and several *incertae sedis*. The Cenomanian amber from Écommoy is a litter amber, formed in a terrestrial to freshwater (occasionally briny) environment, in a marsh behind the coast. **To cite this article: G. Breton, F. Tostain, C. R. Palevol 4 (2005).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : Gerard.Breton@ville-lehavre.fr (G. Breton).

Mots clés : Ambre ; Crétacé ; Microorganismes ; Amibe ; Cyanobactérie ; Taxon nouveau ; Milieu paralique

Keywords: Amber; Cretaceous; Micro-organism; Amoeba; Cyanobacteria; New taxon; Paralitic environment

Abridged English version

Palaeontologists used to pay more attention to macro-fauna preserved in fossil resins, especially insects, than to microorganisms. Therefore, papers of Waggoner [20–22], Breton et al. [4], De Franceschi et al. [6], Dejax et al. [5], Schmidt et al. [18] show that micro-organisms with preserved organic cell contents are frequent in Jurassic and Cretaceous ambers.

The amber studied here comes from Écommoy (Sarthe, northwestern France), Bezonnais quarry, level 3 [10 (p. 311)], black and grey clays interstratified in sands, ‘Sable du Maine’ Formation, Lower–Middle Cenomanian.

After sedimentological and palynological studies, Juignet [10] proposed that these clays were deposited in a continental marsh, close to the coastline. The amber is housed in the ‘Muséum d’histoire naturelle’, Le Havre, France, coll. P. Juignet (MHPJ 0800). Schlüter [16,17] described a rich micro-flora and macro-fauna, mainly insects, in this amber from Écommoy.

Very thin flakes of amber removed from the pieces of resin were mounted in Canada balsam and investigated under transmitted light and differential – interference – contrast microscope.

Pieces of amber embedded in Araldite® were also prepared in thin sections, and examined with or without cover glass. Preparations without cover glass allow investigation with a $\times 100$ immersion objective.

The studied amber comes from a collection specimen that is broken up into numerous centimetric fragments: it is therefore not possible to precise the number and the shape of the original fragment(s). Amber is often opaque red–brown. A peripheral layer, 1–2 mm thick, sometimes rolled around a central zone of darker brown resin, contains a dense felting of cyanobacterial filaments; the central zone contains a huge amount of oval inclusions, which are often elongated and orientated by the amber flow.

- *Cyanobacteria*

Trichomes have a thick sheath. The organic content of the cells may be visible; the trichomes are then yellow or green-coloured (Fig. 3, 12, and 13). More

often, the content of the trichome is not visible, then it looks like a non-septate mycelian filament. In the same sheath, it is possible to observe a sharp transition from a trichome to a mycelian-like filament. Mycelian-like filaments sometimes show variations of diameter that the trichome never shows. The mycelian-like filament can be ‘broken’ or dotted (Fig. 1). We think that these filaments are empty sheaths, whose lumen (= external mould of the trichome) is filled with a fluid (air? water? any fluid coming from the autolysis of the cells?). Mycelian-like filaments are frequently associated with micro-bubbles, very similar to those described by Waggoner [20] as ‘budding hypha-like fossil, cf. *Candida* (?)’. We interpret most of these bubbles as true bubbles of a fluid identical to the fluid infilling the empty sheaths or as water: perhaps are we observing fossil mist or dew? True buds, on trichomes, are therefore possible, but very rare.

Class: Cyanobacteria

Order: Stigonematales

Family: Capsosiraceae (Borzi) Geitler

Palaeocolteronema cenomanensis gen. nov. sp. nov.

Derivation of the name: *Palaeocolteronema* refers to living genus *Colteronema* Copeland, 1936; *cenomanensis* refers both to geographic origin (Écommoy is near Le Mans = Cenomanum in Latin) and to stratigraphic origin of the material.

Typus: The specimen figured in Figs. 2 and 12, collection Juignet, ‘Muséum d’histoire naturelle’, Le Havre, France, MHPJ 0800 E6, Bezonnais Quarry, Écommoy (Sarthe) [x = 445.85; y = 315.40], level 3 [10], black and grey clays (‘Argiles d’Écommoy’) interstratified in the ‘Sables du Maine’ Formation, the holotype is Lower–Middle Cenomanian.

Descriptio generico specifica, diagnosis: uniseriate trichomes not tapering apically. Cells 1.5–2.5 μm wide, 1 to 2 times longer than wide. Apical cell rounded. Trichomes straight to winding. True and often dichotomous ramifications. Lateral, flame-like hormogonias with a short thin peduncle

(Figs. 4 and 13). Transparent and cylindrical sheath, often with concentric layers, the outer one being thinner. Apex of the sheath rounded. Diameter of the sheath: 8–11 μm . Filaments build up together a dense felting 1–2 mm thick.

Cells of the trichome are 1 to 2 times longer than wide. This may be explained by:

- synchronous dividing cells along the trichome (the cells before division being twice as long as the divided cells);
- a different length of cells in a prostrated part and an erected part of the thallus.

The trichome is rarely moniliform.

Geographical and stratigraphical distribution. Lower–Middle Cenomanian of Le Mans. Uppermost Albian of Charente-Maritime. Quotation of Bretagnolles (Eure) by Waggoner [21] is dubious.

- *Oval inclusions (Fig. 15).*

The Écommoy amber contains a great amount of unidentified ellipsoidal inclusions with a thin wall or no wall, a strongly vacuolised content, with a foamy appearance, rarely a granulous one. Inclusions are transparent to opaque, colourless to dark brown. Among thousands of inclusions observed, there were only two cases of a pseudo-transversal division (Fig. 15). Inclusions elongated by the flow of the amber, parallel, from rounded 1:1 to 1:10 elongated inclusions. Unlike the very uniform original shape, the size varies regularly from very small $3 \times 5\text{-}\mu\text{m}$ to large $80 \times 130\text{-}\mu\text{m}$ inclusions. Such a size-distribution is never found within a mono- or oligospecific natural population. This forbids any assignment to protists or prokaryotes. These inclusions are abiotic, droplets of some sap or gum trapped during the secretion of resin.

- *Euglenae (Fig. 5).*

In one preparation, within a small ($100 \times 100 \mu\text{m}$) surface, 26 cells with granulous cytoplasm, 10–18- μm length, 4–5 times longer than wide, flagellum not visible, are thought to belong to the order Euglenales.

- *Diatoms (Fig. 6).*

Four diatoms, grouped in one preparation, with a dark, granulous, not foamy cytoplasm, 17–41- μm length. The ornamentation of the frustules is not visible, because the diatoms are not near the surface of the section. Their shape is close to living diatoms cf. *Nitzschia* sp.

- *Amoebae (Fig. 7, 17).*

One naked amoeba, maximum size 150 μm (cellular body 60 μm ; two pseudopods 55 and 110 μm). Cytoplasm granulous and foamy.

- *Bacteria.*

Cocci, bacillas, and myceloid (= filamentous and ramified) bacteria are preserved but are much seldom than in other ambers, for instance Sparnacian amber from Douzens (Aude) described by Breton et al. [4].

- *Elongated structures with orange inclusions (Fig. 16).*

Cylindrical elongated ‘tubes’, 15–25- μm diameter, with a thin wall, infilled with hyaline amber, and with brown-orange rounded peripheral inclusions have been observed in several preparations. They are tentatively identified as algal filaments belonging to Siphonales or Dichotomosiphonales; brown-orange inclusions would be remains of plastids.

- *Cf. Trentepohlia* sp.

A ramified alga, poorly preserved, looks like the Chlorophycean *Trentepohlia* sp. Coincidence or significant juxtaposition? A mycelian filament is associated to the alga, just as we can observe in living *Trentepohlia*, for instance *T. aurea* (Linné) Martius [3]. *Trentepohlia* does not build up true lichens, but shows a ‘lichen-building’ tendency.

- *Incertae sedis.*

Several inclusions cannot be surely interpreted. A hollow sphere, 100- μm diameter is walled by cells up to 30- μm diameter. A dark nucleus (?) is in the centre of the cells. The fossil is too poorly preserved to ascertain the identification as a cenobe (= colony) of Volvocales (Fig. 9).

A spore 10- μm diameter, with a roll lining which is approximately a rectangle (Fig. 10).

A puzzling sporocyst (?) 30 μm long with a curious lobed and elongated aperture (?) (Fig. 11).

Conclusion

The Cenomanian amber from Écommoy, and the Late Albian ambers of Archingeay and Cadeuil (Charente-Maritime) are litter ambers that have trapped a mat, a felting of the cyanobacteria *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov. sp. nov., among other inclusions. The taphocoenosis comprises likely autochthonous organisms, usually developing in small puddles

of freshwater (to slightly briny?) or in very humid terrestrial environment.

The corresponding biotope is interpreted as a swamp, behind but close to the coastline (mangrove), as previously suggested by Perrichot [11] for the amber from Archingeay.

Two questions have until now got no answer:

- Why are the diatoms so rare, whereas the biotope seems favourable to diatoms proliferation?
- The origin of the oval inclusions, still unexplained.

1. Introduction

L'attention des paléontologues s'est plus portée sur la macrofaune, et en particulier les insectes, des ambres de différents âges (voir, par exemple, [13]), que sur les microfossiles. Par exemple, Poinar [14 (p. 154)], comparant les inclusions des ambres de la Baltique, de la République dominicaine et du Mexique, pointe 40 groupes d'arthropodes, deux de vertébrés, un groupe végétal et quatre groupes relevant de la micropaléontologie. Les travaux, parmi d'autres, de Waggoner [20–22], Breton et al. [4], de Franceschi et al. [6], Dejoux et al. [5] Schmidt et al. [18] montrent que des microorganismes dont le contenu cellulaire peut être en partie préservé sont fréquemment fossilisés dans des résines d'âge s'étageant du Crétacé au Cénozoïque (sur l'âge Crétacé d'un ambre réputé triasique et présentant des microorganismes, voir Schmidt et al., [18]). L'étude de ces micro-inclusions permet d'apporter des précisions sur le milieu de formation de la résine, milieu dans lequel se trouvaient les micro-inclusions piégées.

2. Matériel et méthodes

Nous avons examiné le contenu d'un ambre céno-manien recueilli par Pierre Juignet dans la carrière d'argile de Bezonnais à Écommoy (Sarthe), niveau 3 [10 (p. 311, fig. 1)] ; [9 (p. 585, fig. 137)], argiles noires et grises interstratifiées dans la formation des Sables du Maine, d'âge Céno-manien inférieur–moyen. Ces argiles représentent un épisode de sédimentation continentale sur une zone basse marécageuse plus ou moins isolée du rivage, et interrompant le régime marin de la formation des Sables du Maine [9,10].

Le matériel est conservé dans les collections du Muséum d'histoire naturelle du Havre (coll. Juignet)

sous la référence MHPJ 0800. C'est en particulier dans l'ambre de ce gisement que Schlüter [16,17] a décrit une flore et une faune diversifiées, majoritairement des insectes, sans rechercher les microfossiles.

L'examen au microscope (à fond clair, en lumière polarisée, en contraste interférentiel ; microscope Leica DMLB) a été pratiqué sur deux types de préparations :

- de très fines esquilles d'ambre sont détachées avec un microscalpel du morceau de résine et montées dans du baume du Canada entre lame et lamelle ; la préparation est maintenue plusieurs jours à 50 °C (10 préparations) ;
- des plaques minces, préparées selon la méthode classique (fragments d'ambre enrobés dans de l'araldite®), mais usées à la main, sont couvertes ou non d'une lamelle ; les préparations non couvertes (cinq préparations) permettent l'utilisation d'un objectif 100 × imm., les préparations du premier type ou du second type couvertes (quatre préparations) étant en général trop épaisses (lamelle comprise) pour permettre d'explorer toute l'épaisseur de la préparation avec l'objectif 100 × imm.

Les microphotos sont des diapositives argentiques 24 × 36 ; les dessins sont réalisés au tube à dessiner.

3. Résultats

L'ambre céno-manien d'Écommoy contient plusieurs types d'inclusions, ordonnés des plus aux moins abondants :

- des trichomes mesurant 1,5 à 2,5 µm de diamètre, originellement pourvus d'une gaine de 8 à 11 µm de diamètre, ramifiés, très abondants ; suivant Bourrelly [1], nous qualifions de « filament » le trichome cyanobactérien accompagné de sa gaine ; le terme « filament » est utilisé sous son acception commune dans les autres cas ;
- de très abondantes « gouttelettes » ovales, de toutes tailles ;
- des euglènes ;
- des diatomées ;
- des amibes et/ou des restes de cytoplasme de myxomycètes ;
- de rares plages où des bactéries, coques, bacilles ou mycéloïdes, sont préservées ;
- des structures allongées à inclusions orange (algues cf. Siphonales ?) ;

- un filament cf. *Trentepohlia* sp. ;
- des *incertae sedis*.

Nous examinerons successivement les conditions taphonomiques générales ayant présidé à la fossilisation des microorganismes et les inclusions minérales, puis les microorganismes.

3.1. Taphonomie

L'ambre cénomanien d'Écommoy examiné provient d'un échantillon de collection, éclaté en nombreux fragments ; il est impossible d'en préciser le nombre et la forme originels. L'ambre est le plus souvent opaque, brun rougeâtre. Les fragments mesurent 1 cm de diamètre en moyenne. Plusieurs fragments montrent une couche située en périphérie ou plus ou moins profonde, opaque et laiteuse, de 1 à 2 mm d'épaisseur, et une partie centrale plus brune, plus foncée, plus transparente. La couche laiteuse périphérique, parfois enroulée autour de la partie centrale, contient un feutrage dense de filaments cyanobactériens décrits ci-dessous ; la partie centrale est remarquablement riche en « gouttelettes ellipsoïdales » également décrites ci-dessous.

Il s'agit donc d'un ambre de litière [11,12], la résine liquide ayant coulé sur un tapis de cyanobactéries qu'elle a englobées : nous étendons la notion d'ambre de litière sensu Perrichot [11,12] à une « litière » éventuellement immergée ou submergée au moment du piégeage, par exemple un tapis algaire ou cyanobactérien.

Le flux de résine a rarement orienté les filaments cyanobactériens ; en revanche, les « gouttelettes ellipsoïdales » sont très clairement orientées et étirées dans le sens de l'écoulement de la résine et vont de formes subsphériques à des étirements maximaux de 10:1. On observe fréquemment plusieurs couches successives.

De petites inclusions minérales opaques, rhomboédriques, brunes en lumière réfléchie, sont interprétées comme des cristaux de sidérite. Ceux-ci sont souvent groupés, associés au tapis de cyanobactéries. Certains sont entourés d'une auréole d'un minéral clair et très biréfringent, probablement de la calcite. Ils peuvent relever de l'activité de ferrobactéries.

3.2. Les cyanobactéries

3.2.1. Préservation

Les trichomes sont entourés d'une gaine épaisse, bien visible lorsqu'elle est colorée en jaune au micros-

cope, ou bien « salie » par une poussière d'inclusions noires. Elle peut être transparente et, dans ce cas, l'examen en contraste interférentiel met alors la gaine peu visible en relief. La périphérie de cette gaine, ou de sa couche interne, peut être soulignée par un pigment sombre, qui représente sans doute un biofilm (bactérien ?).

Les trichomes dont le contenu est visible sont de couleur jaune ou jaune-vert, les limites cellulaires sont parfois visibles (Figs. 3, 12 et 13).

Le plus souvent, le trichome apparaît brun à gris violacé, très foncé, avec une « paroi » épaisse ; son contenu n'est pas visible. Sous cet aspect, il ressemble très fortement à un filament mycélien non cloisonné. Plusieurs observations montrent que l'on passe brutalement d'un trichome du premier type (cellules et cytoplasme visibles) au filament du second type (mimant un filament mycélien) à l'intérieur de la même gaine. Parfois, les filaments du second type se dilatent irrégulièrement. Enfin, un tel filament centré la gaine peut être interrompu, voire former un véritable pointillé, à l'instar de la colonne de mercure d'un thermomètre, fragmentée après un choc (Fig. 1). Nous pensons que les filaments du second type correspondent à des gaines vides, dont la lumière (= moule externe du trichome) a été emplie d'un fluide (air ? eau ? produits de l'autolyse des cellules du trichome ?)¹. Ces pseudo-filaments mycéliens montrent souvent des accumulations de microbulles sombres, très identiques à celles figurées et décrites dans un ambre cénomanien par Waggoner [21 (p. 80, figs. 1E et G)] comme des *budding hypha-like fossil*, cf. *Candida* (?) [= fossiles semblables à des hyphes bourgeonnants, cf. *Candida* (?)].

Dans toutes les préparations que nous avons examinées, on passe de filaments lisses à des filaments à microbulles ; on observe, de plus, le passage des microbulles adhérant au filament (donnant cet aspect particulier de *budding hypha* évoqué par Waggoner) à des bulles de plus ou moins grande taille, isolées des filaments dans l'ambre et jamais reliées au filament par un pédoncule : le cas est donc différent de celui des sporanges de *Streptosporangiopsis russelli* Waggoner, 1994 [22 (pl. 1, fig. 1–3)]. Enfin, les filaments à microbulles sont territorialement regroupés dans les préparations. Notre interprétation identifie les microbulles à des gout-

¹ L'unicité du taxon fossilisé, malgré la forte différence d'aspect, est également corroborée par la constance du diamètre du trichome et de la gaine, et par la constance du type de ramification.

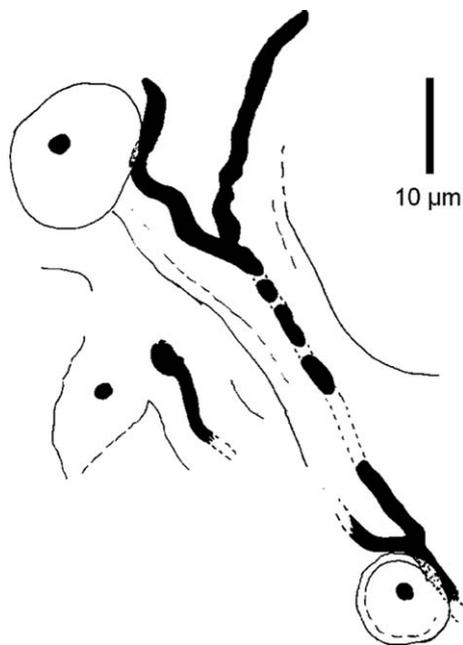


Fig. 1. *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov. sp. nov. Cénomaniens inférieur-moyen d'Écommoy (Sarthe). Coll. Muséum du Havre MHPJ 0800. Préparation GB01 : trichome disparu, lumière de la gaine très sombre, mimant un filament mycélien, ici fragmenté. Vue longitudinale et coupe optique transversale. Barre d'échelle : 10 μm .

Fig. 1. *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov. sp. nov. Lower-Middle Cenomanian. Écommoy (Sarthe). Coll. 'Muséum du Havre' MHPJ 0800. Preparation GB01: trichome not preserved; lumen of the sheath very dark, looking like a mycelian filament, here broken in parts. Longitudinal view and optical transversal section. Scale bar: 10 μm .

telettes d'eau², et non à des bourgeons : nous serions donc là en face de buée ou, plus poétiquement, de rosée fossile... Cependant, nous avons observé – rarement – des inclusions du même type que les microbulles sur des filaments de cyanobactéries du premier type, mais à limites cellulaires non visibles. Nous avons également observé, assez rarement, des microbulles à l'intérieur de gaines mal conservées. Peut-être la formation de ces microbulles est-elle liée à l'autolyse du cytoplasme des cellules du trichome ?

Fréquemment, les filaments à cellules et contenu cellulaire préservés, de même que les pseudo-filaments mycéliens, semblent dépourvus de gaine. Dans cer-

² Il nous est cependant impossible de préciser si l'eau est conservée, ou bien remplacée par de l'air ou par un autre liquide.

tains cas, la structure très confuse de la préparation ne permet pas d'individualiser la gaine à tel ou tel endroit. Dans d'autres cas, la gaine est très transparente et sa surface non visible, même en contraste interférentiel ; elle peut avoir été lysée avant ou après enrobage dans la résine. Le cas contraire des gaines « vides » se présente fréquemment ; le contraste interférentiel permet alors de mettre en évidence le « moule externe » du filament et même le moule externe des microbulles ou gouttelettes d'eau des « budding hyphae ».

Enfin, il est fréquent de pouvoir observer, en coupe optique, gaines et trichomes.

3.2.2. Systématique et description³

Classe Cyanobactéries

Sous-classe Hormogonophycidées

Ordre Stigonématales

Famille Capsosiraceae (Borzi) Geitler

Palaeocolteronema cenomanensis gen. nov., sp. nov. (Figs. 1–4, 12, 13) (? cf. *Plectronema* Thuret 1875 ; cf. *Lyngbia* Agardh 1824 : Waggoner, 1994, pp. 77–78, fig. 1A, 1B).

Origine du nom

Palaeocolteronema se réfère au genre actuel *Colteronema* Copeland 1936 ; *cenomanensis* évoque à la fois l'origine géographique (Écommoy est proche du Mans, *Cenomanum* en latin) et la position stratigraphique du matériel étudié ici (Cénomaniens).

Type, localité et niveau

Nous désignons comme type le spécimen représenté sur les Figs. 2 et 12, et conservé dans les collections du Muséum du Havre sous le numéro d'index MHPJ 0800 E6.

Carrière du Bezonnais, Écommoy (Sarthe) ($x = 445,85$; $y = 315,40$), niveau 3 [10] : argiles noires et grises (« argiles d'Écommoy »), interstratifiées dans la formation des Sables du Maine, Cénomaniens inférieur-moyen.

Description et diagnose

Descriptio generico specifica sensu ICBN, art. 42 [8].

Trichome unisériel de cellules mesurant 1,5 à 2,5 μm de diamètre ; le trichome n'est pas atténué à l'extrémité. Les cellules sont une à deux fois plus longues

³ Nous suivons la classification et les critères systématiques proposés par Bourrelly [1].

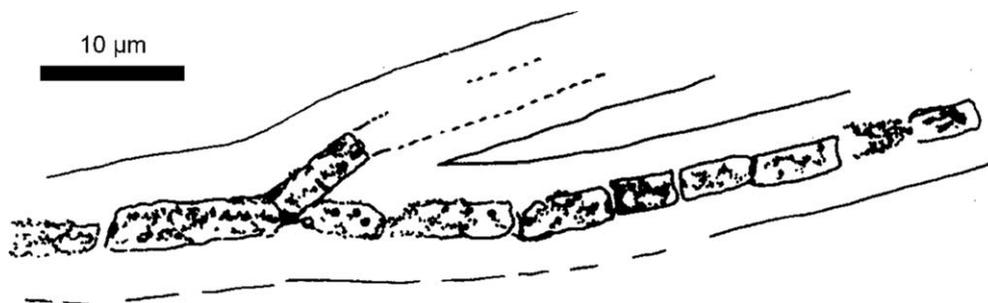


Fig. 2. *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov. sp. nov. HOLOTYPE : trichome et gaine. Cénomaniens inférieur–moyen d'Écommoy (Sarthe). Coll. Muséum du Havre MHPJ 0800. Préparation E6. Barre d'échelle : 10 μ m.

Fig. 2. *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov. sp. nov. Holotype: trichome and sheath. Lower–Middle Cenomanian. Écommoy (Sarthe), Coll. 'Muséum du Havre' MHPJ 0800, Preparation E6. Scale bar: 10 μ m.

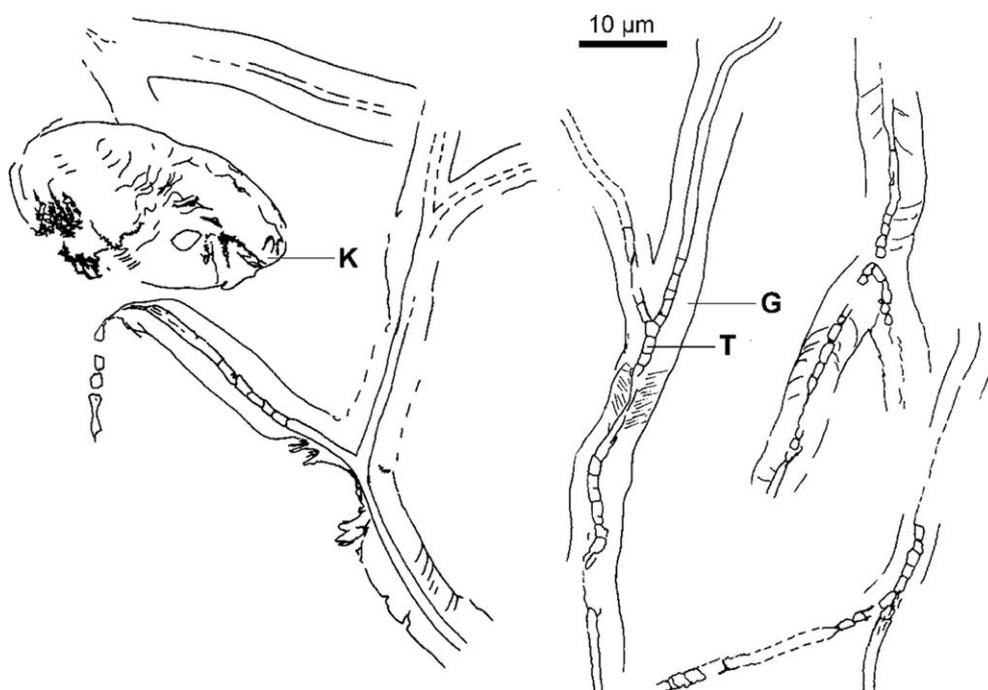


Fig. 3. *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov. sp. nov. Cénomaniens inférieur–moyen d'Écommoy (Sarthe). Coll. Muséum du Havre MHPJ 0800. Préparations E4 et E5 : quatre observations regroupées : gaines (G) entourant le trichome (T). K = kyste (?). Barre d'échelle : 10 μ m.

Fig. 3. *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov. sp. nov. Four separate observations, grouped together. Sheaths (G) around the trichome (T). K = cyst (?). Lower–Middle Cenomanian. Écommoy (Sarthe). Coll. 'Muséum du Havre' MHPJ 0800. Preparations E4 and E5. Scale bar: 10 μ m.

que larges. Cellule apicale arrondie. Les trichomes sont droits à tortueux. Ramifications vraies, souvent dichotomiques. Hormogonies latérales, en flamme, mesurant 5–6 \times 3–3,5 μ m, portées par un court pédoncule (Figs. 4 et 13).

Le trichome est 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 μ m.

Les filaments forment un feutrage dense de 1 à 2 mm d'épaisseur totale.

Rapports et différences, variations

Le trichome, formé de cellules régulièrement empilées, avec de véritables ramifications (Figs. 3, 12 et 13), et la présence d'une gaine stratifiée et d'hormogonies permettent de classer ce nouveau taxon dans l'ordre des Stigonématales ; ses ramifications dichotomiques en font une Capsosiracée.

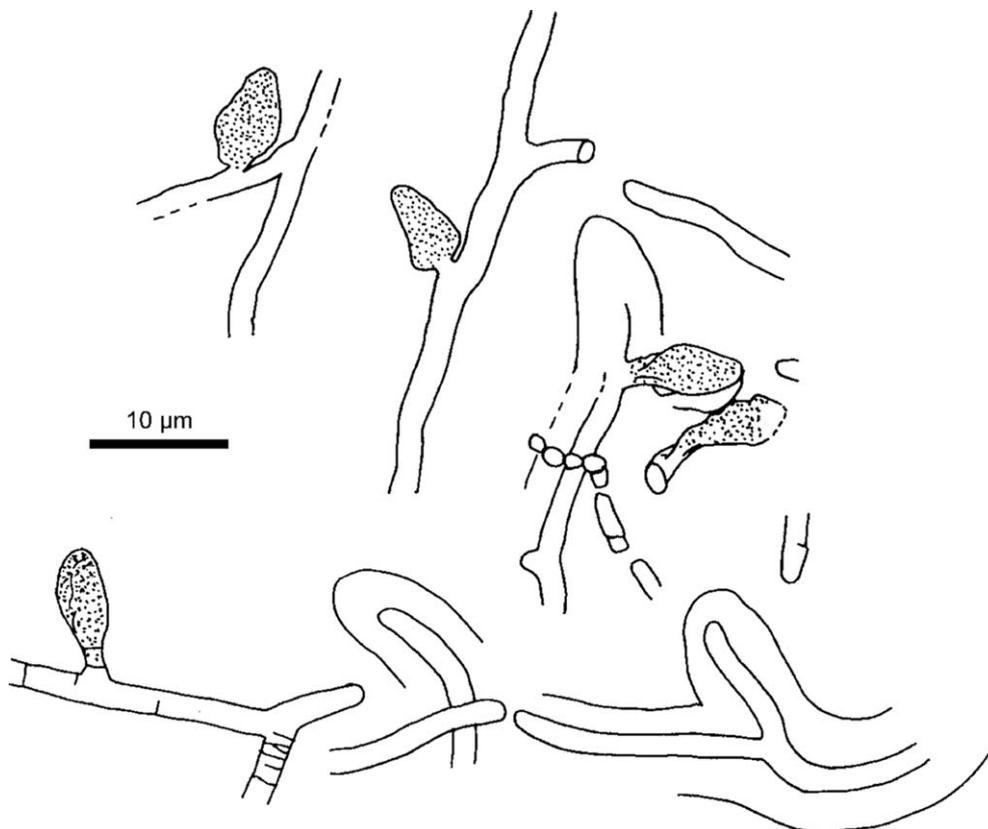


Fig. 4. *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov. sp. nov. Cénomaniens inférieur–moyen d'Écommoy (Sarthe). Coll. Muséum du Havre MHPJ 0800. Préparations E4 et E5 : hormogonies latérales en flamme (en pointillé). Quatre observations regroupées. Barre d'échelle : 10 µm.

Fig. 4. *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov. sp. nov. Lateral and flame-like hormogonias (dotted). Four separate observations, grouped together. Lower–Middle Cenomanian. Écommoy (Sarthe). Coll. 'Muséum du Havre' MHPJ 0800. Preparations E4 and E5. Scale bar: 10 µm.

Au sein de cette famille, *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov. sp. nov. se distingue des autres espèces dépourvues d'hétérocystes par la forme – en flamme – et la position latérale des hormogonies (Figs. 4 et 13). En particulier, *Colteronema funebre* Copeland, 1936 est une espèce dont les hormogonies sont terminales et non latérales.

La taille et la forme des cellules appellent les remarques suivantes.

Nous avons mentionné dans la diagnose un diamètre de 1,5 à 2,5 µm. C'est ce qui ressort des mesures faites au micromètre oculaire, avec un objectif 100 × à l'immersion. Dans ces conditions, l'incertitude sur la mesure est d'environ 1/3 des divisions, soit ±0,6 µm. Pour éviter d'ajouter à cette incertitude une erreur supplémentaire, nous avons dessiné, pour chaque dessin fait au tube à dessiner, 10 ou 20 divisions du micromètre oculaire comme échelle. Cependant, il apparaît que

les tailles des objets sont exagérées par ce procédé, probablement parce que l'on dessine souvent les franges externes de diffraction d'une image obtenue avec le diaphragme fermé.

De plus, les filaments mimant un filament mycélien (filaments du second type, voir ci-dessus le paragraphe de présentation) semblent pouvoir atteindre un diamètre plus important, de 3,5, voire 4 µm. Il s'agit probablement d'un « élargissement » taphonomique, puisque restreint au type de préservation du second type.

C'est pourquoi, nous avons considéré comme possible la synonymie de notre taxon avec les cf. *Plectonema* Thuret 1875 (diamètre des trichomes 3–4 µm) et cf. *Lyngbya* Agardh 1824 (diamètre 3 à 5 µm) décrits par Waggoner [21].

La longueur des cellules de *Palaeocolteronema cenomanensis* varie de 1 à 2 fois leur diamètre, lorsque

les limites cellulaires sont visibles. Plusieurs phénomènes peuvent intervenir pour expliquer cette variation :

- nous avons observé un trichome où toutes les cellules étaient en division ; une cloison transversale sur deux était nettement moins visible que les autres. Les cellules-filles étaient aussi longues que larges, les cellules-mères étaient deux fois plus longues que larges ;
- il est possible que la longueur des cellules diffère entre une partie prostrée du thalle et des filaments dressés. Cette disposition, fréquemment réalisée chez les Stigonématales, n'a pas pu être mise en évidence chez nos fossiles préservés dans l'ambre.

Enfin, certaines observations, rares, suggèrent que le trichome puisse prendre un aspect submoniliforme. C'est le cas de quelques observations sur des trichomes de l'ambre d'Écommoy : les cellules sont alors aussi longues que larges. C'est aussi le cas du trichome avec gaine figuré par Waggoner [21 (fig. 1A : *Coccoïd to barrel-shaped cells*)].

Remarque

Compte tenu des conditions taphonomiques et de préservation, il est très probable que *Palaecolteronema cenomanensis* n'est pas le seul taxon présent dans la taphocénose. Comme le souligne à juste titre A. Couté (in litt.), les populations naturelles présentent le plus souvent des taxons différents emmêlés. Il est possible que d'autres filaments de Chlorophycées ou de champignons soient présents et indistincts, compte tenu de leur mode de préservation. Les caractères les plus importants de *P. cenomanensis* (dimensions des cellules, diamètre et structure des gaines, type de ramification, ainsi que les structures que nous interprétons comme des hormogonies...) ont été observés et/ou mesurés sur des filaments homogènes et en continuité. En particulier, quatre des cinq hormogonies latérales repérées sont bien issues (Fig. 4) de filaments « du premier type », dans lesquels les limites cellulaires sont visibles à un moment ou à un autre.

Répartition géographique et distribution stratigraphique

Palaecolteronema cenomanensis est connu :

- du Cénomaniens inférieur–moyen du Mans ;
- de l'Albien terminal d'Archingeay (Charente-Maritime) et de Cadeuil (Charente-Maritime).

La citation de Bretagnolles (Eure), Cénomaniens par Waggoner [21] provient vraisemblablement d'une erreur (volontaire de la part du collecteur ?) d'étiquette-

tage. En effet, les terrains crétacés les plus anciens qui, d'après les cartes géologiques, affleurent à Bretagnolles sont coniaciens ; l'affleurement cénomaniens le plus proche de Bretagnolles est situé à 30 km.

3.3. Les gouttelettes ovales (Fig. 15)

L'ambre d'Écommoy contient en très grande abondance des inclusions ellipsoïdales répondant à la description suivante : inclusions ellipsoïdales, à paroi très mince ou sans paroi visible, à contenu en général fortement vacuolisé et à structure « spumeuse », rarement granuleuse, inclusions transparentes à opaques, très claires à brun foncé.

Ces inclusions sont plus ou moins étirées dans le flux de l'ambre ; toutes, quelle que soit leur taille (voir ci-dessous), sont étirées parallèlement et avec le même taux de déformation en un point donné. Il peut y avoir plusieurs couches superposées (ou concentriques) d'ambre avec des quantités de gouttelettes ellipsoïdales différentes (voir paragraphe Taphonomie).

Le plus souvent, les secteurs d'ambre transparent à gouttelettes et d'ambre opaque à cyanobactéries sont bien séparés ; cependant, les deux types d'inclusions sont parfois mélangés.

Il est difficile de proposer une interprétation fiable de ces inclusions.

Dans la même zone d'une seule préparation, les petits diamètres mesurés⁴ s'étagent de manière continue de 3 à 80 µm sans qu'il apparaisse de mode dans la distribution. Les plus grandes de ces inclusions que nous ayons observées mesurent 80 × 130 µm et 82 × 98 µm. Elles jouxtent respectivement des inclusions de 3 × 5 µm et 5 × 6 µm, avec tous les intermédiaires de taille autour.

Une telle situation ne s'observe jamais dans une population naturelle mono- ou oligospécifique ; c'est pourquoi, nous n'avons pas pu considérer ces inclusions comme des unicellulaires, ni même comme un mélange de quelques espèces de protistes, malgré la grande identité d'aspect du contenu spumeux, parfois

⁴ La longueur (du grand axe de l'ellipsoïde) ne peut être mesurée que si ce grand axe est exactement perpendiculaire à l'axe optique du microscope, ce qui n'est pas obligatoirement réalisé. Le « petit diamètre » (= longueur du petit axe), lui, est mesurable dans tous les cas. De plus, les plus longues des gouttelettes ellipsoïdales peuvent, si elles sont obliques par rapport au plan horizontal, être « tronquées » lors de la fabrication de la préparation. C'est pourquoi, nous mesurons les « petits diamètres ».

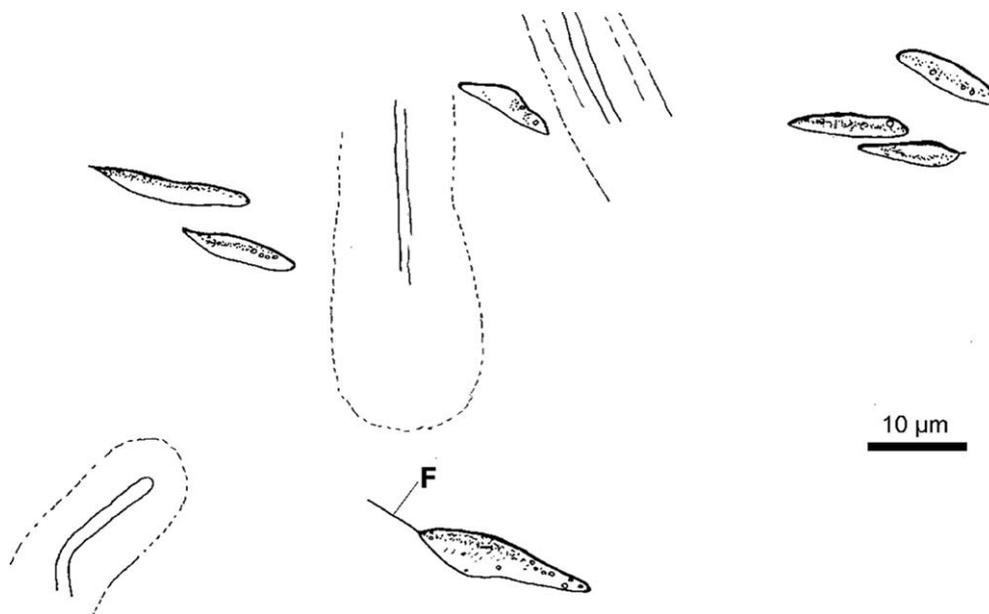


Fig. 5. Euglènes. Cénoomanien inférieur–moyen d'Écommoy (Sarthe). Coll. Muséum du Havre MHPJ 0800. Préparation GB02. Sept euglènes sur 26 observées. F = flagelle (?). Barre d'échelle : 10 µm.

Fig. 5. Euglenas. Seven euglenas (out of 26 observed euglenas). F = flagellum. Lower–Middle Cenomanian. Écommoy (Sarthe). Coll. 'Muséum du Havre' MHPJ 0800. Preparation GB02. Scale bar: 10 µm.

granuleux, de ces inclusions avec le cytoplasme, par exemple des amibes (paragraphe 3.6 ci-dessous), et malgré l'observation de deux cas mimant une division par scissiparité transversale (Fig. 15), sur les dizaines de milliers d'inclusions répondant à cette définition.

Il est possible que quelques vrais protistes soient présents [21] et indistincts parmi ces inclusions, mais la quasi-totalité doit avoir une autre origine.

S'agit-il de bulles formées lors de la sécrétion de la résine (D. Néraudeau, comm. pers.) ? Les bulles sont des inclusions gazeuses fréquentes dans les ambres : elles sont claires, sans contenu visible.

Ici, la présence d'une trame spumeuse laisse plutôt penser que l'inclusion était liquide lors de son piégeage, et que l'inclusion représente plutôt une gouttelette qu'une bulle.

Pourrait-il s'agir du piégeage, au moment de la sécrétion de la résine, de gouttelettes d'un autre « suc » provenant du même arbre blessé (sève, gomme...) ? Ce que l'on sait de la physiologie des végétaux résinifères laisse penser que cette hypothèse est peu plausible (M. Philippe, in litt.).

Ces « gouttelettes ellipsoïdales » correspondraient donc à des pseudofossiles d'origine peu claire, sans que l'on puisse exclure que quelques-unes de ces inclu-

sions correspondent à d'authentiques protistes ou procaryotes, indistincts des pseudofossiles.

3.4. Les euglènes (Fig. 5)

Dans une seule préparation (GB 02, secteur E8), dans un secteur limité mesurant environ $100 \times 100 \mu\text{m}$, nous avons observé 26 cellules allongées, au cytoplasme granuleux, mesurant 10 à 18 µm de longueur, quatre à cinq fois plus longues que larges. Une de ces cellules montre, issu d'une extrémité, ce qui peut être interprété avec doute comme un flagelle. Il s'agit probablement d'Euglénophytes⁵. La systématique des euglènes étant fondée sur le nombre de flagelles, les plastes, la position du noyau..., il semble impossible d'apporter davantage de précisions.

3.5. Les diatomées (Fig. 6)

Dans une seule préparation (E2, $38,1 \times 107,8 \text{ A}$), nous avons observé quatre diatomées, dans la même

⁵ A. Couté fait remarquer qu'il pourrait fort bien s'agir, par exemple, de protozoaires. C'est exact. Seule la forme nous conduit à suggérer, à titre d'hypothèse, qu'il puisse s'agir d'Euglénophytes.

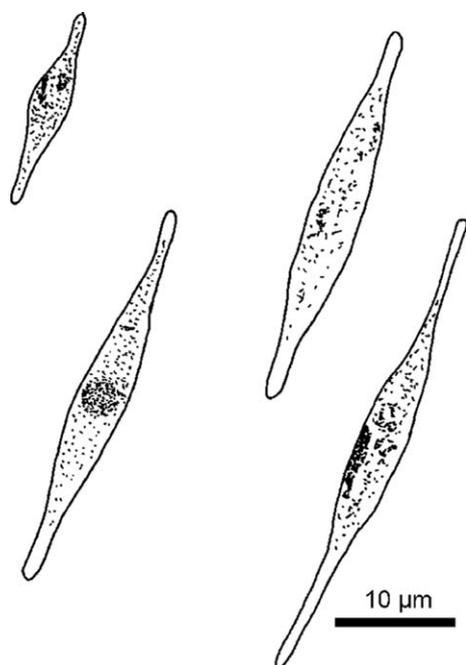


Fig. 6. Diatomées cf. *Nitzschia* sp. (quatre diatomées rapprochées). Cénomaniens inférieur–moyen d'Écommoy (Sarthe). Coll. Muséum du Havre MHPJ 0800. Préparation E2. Barre d'échelle : 10 µm.

Fig. 6. Diatoms cf. *Nitzschia* sp. Lower–Middle Cenomanian. Écommoy (Sarthe). Coll. 'Muséum du Havre' MHPJ 0800. Preparation E2. Scale bar: 10 µm.

esquille, orientées parallèlement aux gouttelettes ovales, bien étirées à cet endroit. Ces diatomées se distinguent d'emblée de ces gouttelettes ovales étirées par leur cytoplasme granuleux, sombre, non bulleux. Leurs longueurs sont : 17, 33, 35, 41 µm. La préservation du contenu cellulaire sous la forme d'un cytoplasme granuleux assez sombre, la situation des diatomées en profondeur dans l'ambre nous ont empêchés de voir l'ornementation des frustules. Aussi, c'est uniquement sur la base de la forme en navette, avec des extrémités allongées, que nous proposons l'assignation cf. *Nitzschia* sp., le trajet du raphé n'étant pas visible.

3.6. Les amibes (Figs. 7 et 17)

Nous avons observé une amibe nue, mesurant environ 150 µm dans sa plus grande dimension (corps cellulaire de 60 µm ; deux pseudopodes de 55 et 110 µm de longueur). Le cytoplasme est granuleux et spumeux. On retrouve, dans la même préparation, des plages de cytoplasme présentant la même structure, mais avec des limites cellulaires beaucoup plus floues. Il peut



Fig. 7. Amibe nue. Cénomaniens inférieur–moyen d'Écommoy (Sarthe). Coll. Muséum du Havre MHPJ 0800. Préparation GB03. Barre d'échelle : 30 µm.

Fig. 7. Naked amoeba. Lower–Middle Cenomanian. Écommoy (Sarthe). Coll. 'Muséum du Havre' MHPJ 0800. Preparation GB03. Scale bar: 30 µm.

s'agir d'amibes moins bien conservées ; il peut aussi s'agir de restes de cytoplasme de Myxomycètes [23], mais nous n'avons observé aucune structure (spore...) susceptible d'étayer cette hypothèse. Les amibes nues sont connues, quoique rares, dans l'ambre [15,19]

3.7. Les bactéries

Des formes coques, bacilles ou mycéloïdes (= filamenteuses ramifiées) se rencontrent çà et là, témoignant de la variété de la flore bactérienne. Les bactéries sont cependant beaucoup moins nombreuses que dans l'ambre sparnacien de Douzens (Aude) décrit par Breton et al. [4], bien qu'elles appartiennent aux mêmes types morphologiques. Nous ne souhaitons pas proposer d'assignation taxinomique pour ces cocci, bacilles ou bactéries mycéloïdes, parce qu'une telle « taxinomie bactérienne fondée uniquement sur la seule morphologie est au mieux provisionnelle » [“*bacterial taxonomy based on morphology alone is usually tentative at best*”], ainsi que le précise à juste titre Waggoner [20]. Dès 1920, Galippe [7] avait décrit des bactéries fossilisées dans l'ambre.

3.8. Les structures allongées à inclusions orange (Fig. 16)

Des structures allongées, cylindriques, d'environ 15 à 25 µm de diamètre, possédant une paroi mince, mais nette, emplies d'un ambre clair et hyalin, mais avec des inclusions brun-orangé périphériques, ont été rencontrées dans plusieurs préparations. Compte tenu de l'obliquité de ces structures par rapport au plan de la préparation, il a été impossible de les suivre sur de très grandes longueurs. Nous n'avons observé aucune cloison transversale, ni aucune ramification.

Nous proposons l'hypothèse qu'il s'agit d'une algue à structure siphonnée (ordre des Siphonales, des Dichotomosiphonales ou des Vaucheriales) [2]. Les inclusions brun-orangé pourraient représenter les restes des plastides.

3.9. Cf. *Trentepohlia* sp. (Fig. 8)

Une algue ramifiée, très mal conservée, mais dont le type de ramification et les dimensions des cellules permettent d'évoquer la chlorophycée *Trentepohlia* sp., a été observée. Hasard ou juxtaposition significative,

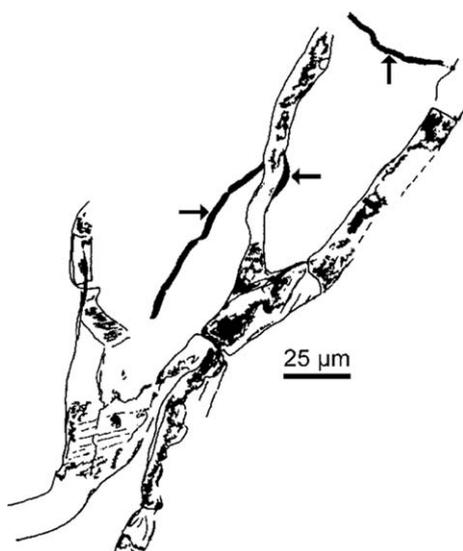


Fig. 8. cf. *Trentepohlia* sp. (?) avec filaments mycéliens (flèches). Cénomaniens inférieur–moyen d'Écommoy (Sarthe). Coll. Muséum du Havre MHPJ 0800. Préparation E2. Barre d'échelle : 25 µm.
Fig. 8. cf. *Trentepohlia* sp. with a mycelian filament (arrows). Lower–Middle Cenomanian. Écommoy (Sarthe). Coll. 'Muséum du Havre' MHPJ 0800. Preparation E2. Scale bar: 25 µm.

comme on peut l'observer chez les *Trentepohlia* actuelles, par exemple chez *Trentepohlia aurea* (Linné) Martius [3], un filament mycélien est associé à l'algue. *Trentepohlia* est une algue à vocation lichénisante. Ici, comme dans le cas des formes vivantes que nous avons étudiées [3], l'association est trop lâche (et le champignon ne fructifie pas) pour que l'on puisse parler de vrai lichen.

3.10. *Incertae sedis*

- Une structure d'environ 100 µm de diamètre se présente comme une cavité sphérique entourée de cellules, dont la plus grande mesure environ 30 µm. Une masse (préparation GB 03 : 35,0 × 109,3 A) plus sombre se distingue au centre des cellules (noyau ?). La cavité est emplies d'un ambre plus clair à la périphérie qu'au centre, où il est opacifié par des inclusions variées (Fig. 9). Peut-être s'agit-il d'un cénobe (= colonie) creux de Volvocale [2], mais cette assignation, compte tenu de la très médiocre conservation des cellules, demeure une hypothèse. L'illustration proposée est un dessin qui permet de regrouper plusieurs plans d'observation sur la même illustration, ce qu'une photo n'aurait pas permis.

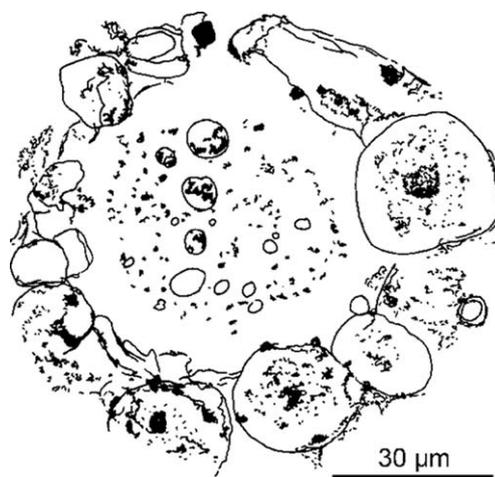


Fig. 9. *Incertae sedis*. Cénomaniens inférieur–moyen d'Écommoy (Sarthe). Coll. Muséum du Havre MHPJ 0800. Préparation GB03. Barre d'échelle : 30 µm. Le dessin regroupe plusieurs plans d'observation.
Fig. 9. *Incertae sedis*. Lower–Middle Cenomanian. Écommoy (Sarthe). Coll. 'Muséum du Havre' MHPJ 0800. Preparation GB03. Scale bar: 30 µm.

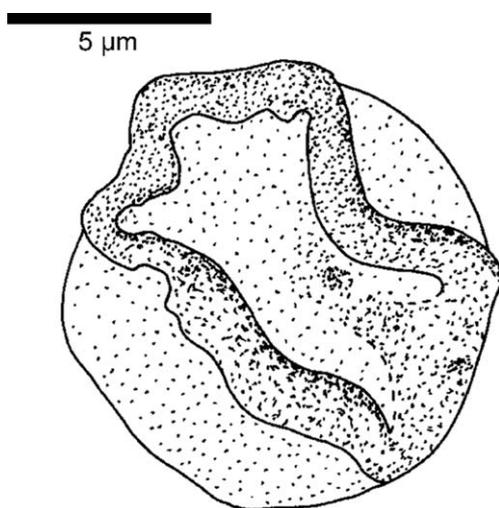


Fig. 10. Spore. Cénomaniens inférieur–moyen d'Écommoy (Sarthe). Coll. Muséum du Havre MHPJ 0800. Préparation GB01. Barre d'échelle : 5 µm.

Fig. 10. Spore (?). Lower–Middle Cenomanian. Écommoy (Sarthe). Coll. 'Muséum du Havre' MHPJ 0800. Preparation GB03. Scale bar: 5 µm.

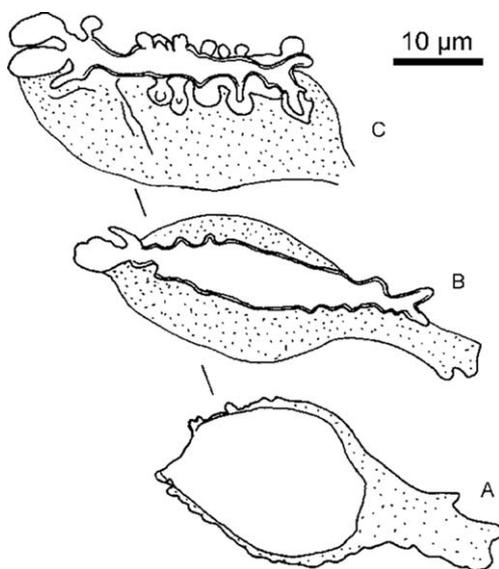


Fig. 11. Sporocyst (?). **A** = coupe optique profonde ; **B** = coupe optique moyenne ; **C** = vue de surface. Cénomaniens inférieur–moyen d'Écommoy (Sarthe). Coll. Muséum du Havre MHPJ 0800. Préparation E2. Barre d'échelle : 10 µm.

Fig. 11. Sporocyst (?). **A** = deep optical section; **B** = medium optical section; **C** = surface view. Lower–Middle Cenomanian. Écommoy (Sarthe). Coll. 'Muséum du Havre' MHPJ 0800. Preparation E2. Scale bar: 10 µm.

- Une spore (?), d'environ 10 µm de diamètre (préparation GB 01, secteur F8), présentant un bourrelet dessinant approximativement un rectangle, a été observée (Fig. 10).
- Un très curieux sporocyste (?), d'une trentaine de micromètres de plus grande dimension, a été observé dans la préparation E2 (34,7 × 112,0 A). En coupe optique profonde (Fig. 11A), une cavité approximativement sphérique, mais légèrement dissymétrique, à paroi mince s'épaississant vers le pédoncule (?), est portée (?) par un pédoncule (?) trapu. En coupe optique moins profonde (Fig. 11B), la cavité interne s'élargit en une sorte de fente irrégulière qui émerge de la structure. En vue de surface (Fig. 11C), cette ouverture, un peu raccourcie, a des lèvres lobées. Le tout semble avoir la structure d'une aumônière dont le corps serait pédonculé et l'ouverture allongée et lobée. Nous n'avons pas d'assignation taxinomique à proposer pour cette structure.

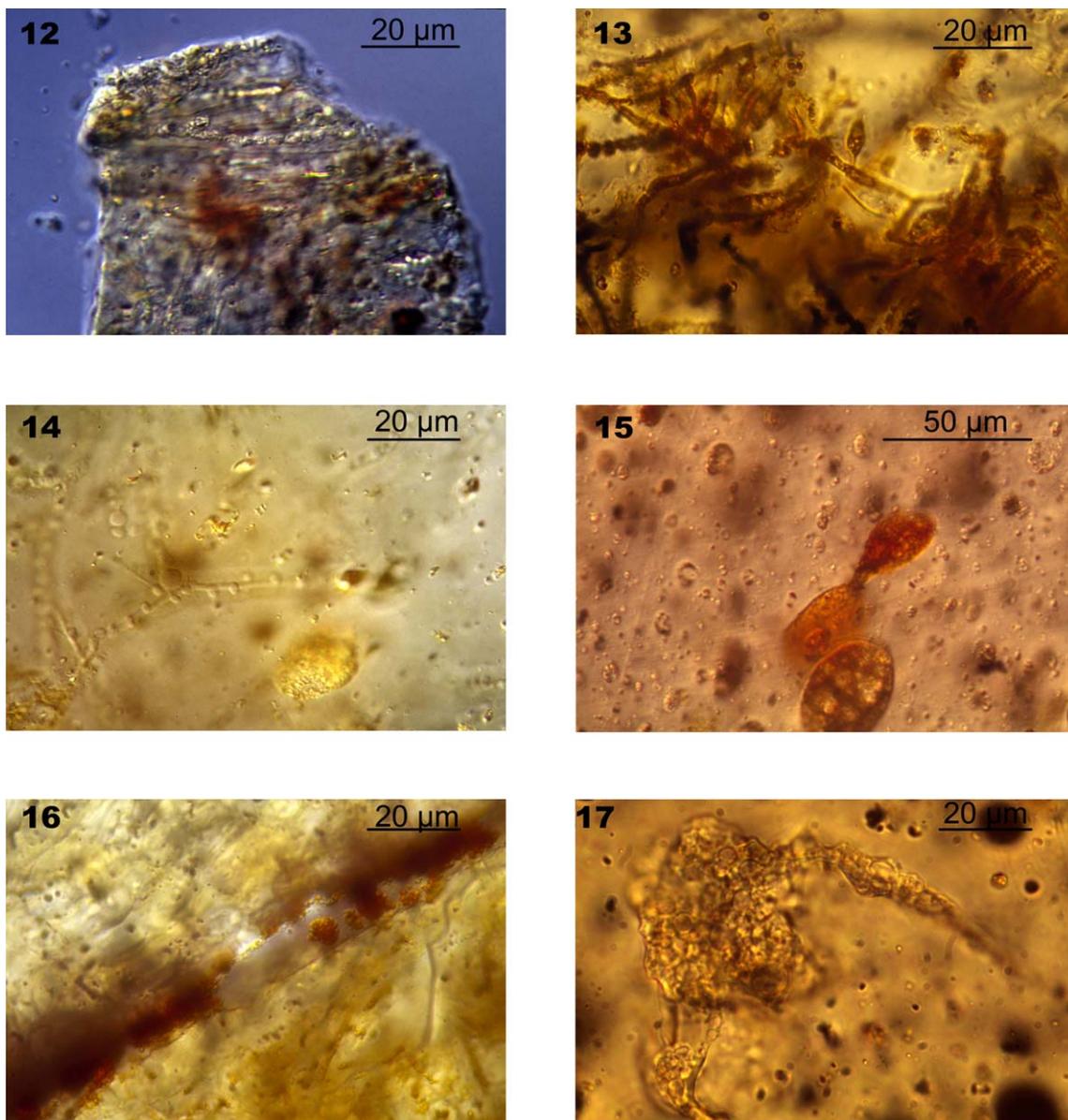
4. Discussion

Les micro-restes inclus dans l'ambre d'Écommoy peuvent être comparés avec ceux de l'ambre des gisements datés de l'Albien terminal d'Archangeay (Charente-Maritime) et de Cadeuil (Charente-Maritime). À Archangeay, en particulier, on observe des structures que l'on peut assimiler à *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov., sp. nov. bien conservés ; à Cadeuil, les trichomes, moins bien conservés, sont souvent du type « budding hypha-like fossils » de Waggoner [21].

L'ambre décrit par Waggoner [21] et les illustrations publiées ne laissent subsister aucun doute : il s'agit d'ambres comparables, sinon identiques, avec les mêmes taxons et le même paléoenvironnement. Nous avons vu le doute qui planait sur l'origine géographique des échantillons d'ambres étudiés par Waggoner (Bretagnolles, Eure étant très douteux). L'examen des clichés publiés par Waggoner montre une très grande similitude avec l'ambre d'Écommoy.

5. Conclusion

L'ambre cénomanien d'Écommoy, mais aussi les ambres de l'Albien terminal d'Archangeay et de Cadeuil sont des ambres de litière qui ont englobé, en particu-



Figs. 12–17. Ambre. Cénomannien inférieur–moyen d'Écommoy (Sarthe). Coll. Muséum du Havre MHPJ 0800. **12–14.** *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov. sp. nov. **12** : Holotype. Trichome, gaine et ramification. Préparation E6. Contraste interférentiel. $\times 640$. **13.** Passage d'un trichome à un filament à aspect mycéloïde. Hormogonie latérale. Préparation GBO2. Contraste interférentiel. $\times 640$. **14.** Moule externe d'un filament (à aspect mycéloïde) avec gouttes d'eau (?) = *budding hypha-like fossil* de Waggoner [21]. Préparation E1. Contraste interférentiel. $\times 640$. **15.** Inclusion ellipsoïdale mimant une scissiparité transversale. Préparation GB 05. Contraste interférentiel. $\times 400$. **16.** Filament d'algue à structure siphonnée à inclusions orange. Préparation GB01. Contraste interférentiel. $\times 640$. **17.** Amibe nue. Noter les deux pseudopodes partant vers le bas et vers la droite. Préparation GB03. Contraste interférentiel. $\times 640$.

Figs. 12–17. Amber. Lower-Middle Cenomanian. Écommoy (Sarthe). Coll. 'Muséum du Havre' MHPJ 0800. **12–14.** *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov. sp. Nov. **12.** Holotype. Trichome, sheath and ramification. Preparation E6. Interferential contrast. $\times 640$. **13.** Transition between a trichome to a myceloid-like filament. Lateral hormogony. Preparation GBO2. Interferential contrast. $\times 640$. **14.** External mould of a myceloid-like filament with water (?) -bubbles = 'budding hypha-like fossil' of Waggoner [21]. Preparation E1. Interferential contrast. $\times 640$. **15.**

Oval inclusion showing a pseudo-division. Preparation GB05. Interferential contrast. $\times 400$. **16.** Algal (?) filament with brown-orange rounded inclusions. Preparation GB01. Interferential contrast. $\times 640$. **17.** Naked amoeba with two pseudopods directed down and rightwards. Preparation GB03. Interferential contrast. $\times 640$.

lier, des tapis de la Cyanobactérie *Palaeocolteronema cenomanensis* gen. nov., sp. nov. Comme il est habituel dans l'ambre, les conditions de préservation sont excellentes [5,6]. La thaphocénose montre des organismes vraisemblablement autochtones, se développant en milieu dulcicole à légèrement saumâtre ou aérien humide (*P. cenomanensis*, cf. *Trentepohlia* sp.), ou bien dans de petites collections d'eau (diatomées, euglènes, amibes).

Le biotope correspondant peut être interprété comme un marais en arrière de la ligne de rivage, mais restant assez proche, avec possibilité d'incursions marines, donc d'eaux saumâtres (mangrove ?), comme suggéré par Perrichot [11] pour l'ambre d'Archingeay (Charente-Maritime).

Deux questions n'ont aujourd'hui pas reçu de réponse convaincante :

- la rareté des diatomées, déjà évoquée dans un autre contexte [4], alors que le biotope semble favorable à leur prolifération ;
- l'origine des inclusions ellipsoïdales, aujourd'hui encore inexplicée.

Remerciements

Rémi Cousin a préparé les plaques minces. Nous l'en remercions vivement. Nos remerciements s'adressent aussi à Paul Clasby pour son aide linguistique. Nous remercions, pour la qualité de leurs suggestions constructives et la minutie et la pertinence de leur relecture, Alain Couté et Vincent Perrichot, ainsi que Didier Néraudeau, rédacteur invité de ce volume. Ce travail a été en grande partie réalisé grâce aux dotations budgétaires consacrées à la recherche au Muséum d'histoire naturelle par la Ville du Havre.

Références

- [1] P. Bourrelly, Les Algues d'eau douce, Initiation à la systématique, tome III : Les Algues bleues et rouges, les Eugléniens, Péridiniens et Cryptomonadines, Boubée, Paris, 1985, 606 p.
- [2] P. Bourrelly, Les Algues d'eau douce, Initiation à la systématique, tome I : Les Algues vertes, Boubée, Paris, 1990, 572 p.
- [3] G. Breton, Deux problèmes posés par *Trentepohlia aurea* (L.) dans quelques stations de la région havraise (Seine-Maritime), Bull. Soc. géol. Normandie et Amis Muséum du Havre 61 (1974) 175–179.
- [4] G. Breton, C. Gauthier, D. Vizcaïno, Land and freshwater microflora in a Sparnacian amber from the Corbière[s] (South France): First observations, Est. Mus. Cienc. Nat. Alava 14 (1999) 161–166.
- [5] J. Dejax, D. De Franceschi, B. Lugardon, G. de Ploëg, V. Arnold, Le contenu cellulaire du pollen fossilisé dans l'ambre préservé à l'état organique, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA 332 (2001) 339–344.
- [6] D. De Franceschi, J. Dejax, G. de Ploëg, Extraction du pollen inclus dans l'ambre [Sparnacien du Quesnoy (Oise), bassin de Paris] : vers une nouvelle spécialité de la paléo-palynologie, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA 330 (2000) 227–233.
- [7] V. Galippe, Recherche sur la résistance des microzymas à l'action du temps et sur leur survivance dans l'ambre, C.R. H. Acad. Sci. Paris 170 (1920) 856–858.
- [8] International code of botanical nomenclature (Tokyo Code), Koeltz, Königstein, 1994, 389 p.
- [9] P. Juignet, La transgression crétacée sur la bordure orientale du Massif armoricain, thèse d'État, université de Caen, 1974, 806 p.
- [10] P. Juignet, J. Médus, Les argiles noires d'Écommoy (Sarthe) : précisions sédimentologiques et palynologiques, C. R. somm. Soc. géol. France (1972) 310–311.
- [11] V. Perrichot, Environnements paraliques à ambre et à végétaux du Crétacé nord-aquitain (Charentes, Sud-Ouest de la France), thèse [ms], université Rennes-1, 2003, 208 p.
- [12] V. Perrichot, Early Cretaceous amber from South-Western France: insight into the Mesozoic litter fauna, Geol. Acta 2 (2004) 9–22.
- [13] G.O. Poinar, Fossils in amber, Curr. Sci. 66 (6) (1994) 417–420.
- [14] G.O. Poinar, Cenozoic Fauna and Flora in amber, Est. Mus. Cienc. Nat. Alava 14 (1999) 151–154.
- [15] G.O. Poinar, B.M. Waggoner, U.C. Bauer, Description and paleoecology of a Triassic Amoeba, Naturwissenschaften 80 (1993) 566–568.
- [16] T. Schlüter, Zur Systematik und palökologie harzkonserverter Arthropoda einer Taphozönose aus dem Cenomanium NW-Frankreich, Berliner Geowiss. Abh., Ser. A 9 (1978) 1–150.
- [17] T. Schlüter, A fossiliferous resin from the Cenomanian of the Paris and Aquitanian Basins of northwestern France, Cretaceous Res. 4 (1983) 265–269.

- [18] A.R. Schmidt, H. Von Eynatten, M. Wagreich, The Mesozoic amber of Schliersee (Southern Germany) is Cretaceous in age, *Cretaceous Res.* 22 (2001) 423–428.
- [19] A.R. Schmidt, W. Schönborn, U. Schäfer, Diverse fossil Amoebae in German Mesozoic amber, *Palaeontology* 47 (2) (2004) 185–197.
- [20] B.M. Waggoner, Fossil Actinomycetes and other bacteria in Eocene amber from Washington State, USA, *Tertiary Res.* 14 (4) (1993) 155–160.
- [21] B.M. Waggoner, An aquatic microfossil assemblage from Cenomanian amber of France, *Lethaia* 27 (1994) 77–84.
- [22] B.M. Waggoner, Fossil microorganisms from Upper Cretaceous amber of Mississippi, *Rev. Palaeobot. Palynol.* 80 (1994) 75–84.
- [23] B.M. Waggoner, G.O. Poinar, A fossil Myxomycete plasmodium from Eocene–Oligocene amber of the Dominican Republic, *J. Protozool.* 39 (5) (1992) 639–642.