

Paléontologie générale (Taphonomie et fossilisation)

# La bioaccumulation de microorganismes dans l'ambre : analyse comparée d'un ambre cénomanien et d'un ambre sparnacien, et de leurs tapis algaires et bactériens

Gérard Breton<sup>\*,1</sup>

6, rue des Réservoirs, 76600 Le Havre, France

Reçu le 16 mai 2006 ; accepté le 25 août 2006

Disponible sur Internet le 20 octobre 2006

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial.

## Résumé

Ce travail compare la bioaccumulation par piégeage des microorganismes dans l'ambre cénomanien d'Écommoy (Sarthe, France) et l'ambre sparnacien des Corbières (Aude, France). Dans les deux cas, un feutrage (cyanobactéries ou actinomycètes) est piégé à la périphérie du morceau d'ambre. De nombreux autres microorganismes (bactéries, filaments mycéliens, protistes, spores...) sont piégés. L'enrobage dans la résine a eu lieu, pour la majorité des inclusions, sous une faible tranche d'eau en milieu dulcicole (Corbières) ou paralique (Écommoy). **Pour citer cet article : G. Breton, C. R. Palevol 6 (2007).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

## Abstract

**Bio-accumulation of micro-organisms in amber: compared analysis of a Cenomanian and a Sparnacian amber, and their algal and bacterial mats.** The bio-accumulation of micro-organisms trapped in Cenomanian amber from Écommoy (Sarthe, France) and Sparnacian amber from the Corbières (Aude, France) is compared. In both cases, a felting of cyanobacteria or actinomycetes is trapped in the periphery of the piece of amber. Many other more or less isolated micro-organisms, including bacteria, mycelian filaments, protists, spores... can be trapped. Most of the inclusions were embedded in resin under aquatic conditions, at least in very shallow water, in a freshwater (Corbières) or paralic environment (Écommoy). **To cite this article: G. Breton, C. R. Palevol 6 (2007).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

*Mots clés* : Ambre ; Microorganismes ; Bioaccumulation ; Piégeage ; Taphonomie ; France

*Keywords*: Amber; Micro-organisms; Bio-accumulation; Trap; Taphonomy; France

## Abridged English version

Palaeontologists used to pay more attention to macrofauna preserved in amber, especially insects, than to micro-organisms. Henwood [7,8] and Penney [16] showed that arthropods are quite concentrated with respect to the original biocenosis (resin acts as a

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [gerardbreton@free.fr](mailto:gerardbreton@free.fr).

<sup>1</sup> Chercheur libre associé au laboratoire Géosciences, université de Rennes-1, 35042 Rennes cedex, France

concentration trap: Seilacher et al. [22]), but the trapping is selective. Several works deal with animal, vegetal or bacterial micro-organisms in amber: Waggoner [26–28], Waggoner and Poinar [29], Breton et al. [1], Breton and Tostain [2], de Franceschi et al. [5], Dejax et al. [4], Schmidt et al. [24]. Cenomanian amber from Écommoy (Sarthe, France) [2] and Sparnacian amber from the Corbières (Aude, France) [1] are compared herein in order to decide on the mode of trapping of micro-organisms in amber.

Geological context and modes of preparation are detailed by Breton et al. [1] and Breton and Tostain [2]. Methodological traps include: (1) pseudofossils [1], (2) superficial cracks of the amber pieces, often exactly superposed to the course of filaments (Fig. 6) – we observed that the most superficial and the widest filaments induce the cracks –; (3) contamination by recent micro-organisms, more tricky. Both careful preparation and critical examination of individual micro-inclusions are necessary.

The Cenomanian amber from Écommoy yields following micro-organisms. Cyanobacteria *Palaeocolteronema cenomanensis* Breton & Tostain, 2005 (= ? *Leptotrichites resinatus* Schmidt, 2005) is preserved as a thin peripheral felting (Figs. 1 and 2). Other microbiotas are much less frequent and include: a group of 26 euglenas, four diatoms, one naked amoeba, filamentous algae and *incertae sedis* microbiotas. The resin presumably trapped free-living (euglenas, diatoms, amoeba) or fixed (*Palaeocolteronema*) organisms: embedding took place under water, at least under very shallow water. The taphocenosis comprises likely autochthonous organisms, developing in small puddles of freshwater (to slightly briny?) or in a very humid environments. The palaeobiotope was a swamp, maybe a mangrove, behind but close to the coastline, according to the geological data [10], and as suggested by Perrichot [17] for the Lower Cretaceous amber from Charente-Maritime (France).

The Sparnacian amber from the Corbières yields the following organisms. The bacteria include several cocci and rod-shaped bacteria, but are widely dominated by actinomycetes, developed as a felting at the surface of the sediment (Figs. 3–5 and 12). At least three morphospecies are quoted, all have been embedded sporulating in the resin. Frequent mycelian filaments often belong to Imperfecti (Fig. 6). The taxonomic assignation to the Chlorophyceae *Trentepohlia* sp. (Breton et al. [1]) has been confirmed by the subsequent observation of characteristic gametocysts. One Siphonales species is frequent in the amber pieces embedding also mats of actinomycetes. The lack of septae and the mode of ramification evoke the living genus *Dichotomosiphon*

(Figs. 10 and 11). Filaments of a Zygnematale alga have been trapped while forming their zygospores *Ovoidites* Potonié, 1951 (Fig. 7). One of these spores is fossilized germinating (Fig. 8). Protists include: unicellular Chlorococcales algae, flagellate cells (protists or zoospores), *incertae sedis* protists, and ciliates, a pair of which being either in conjugation or dividing. Spores are frequent; few exhibit a characteristic morphology. Lastly, groups of spermatozooids (spermatodesms, spermatozeugmata) have been observed. The heads of spermatozooids are close together, the acrosoms are turned laterally. In one observation out of three, the bundle of spermatozooids is capped by what is thought to be the rest of a spermatophore.

In every piece of amber where both a felting of actinomycetes and algae cf. *Dichotomosiphon* are preserved, they are stratified: from the surface towards the centre of the piece of amber: (1) a mineral layer (the sediment on which the resin flowed or the sediment in which the resin piece was transported or both); (2) the felting of actinomycetes, with sporanges or clusters of spores directed towards the centre of the amber; (3) the filamentous algae as *Dichotomosiphon* sp. (Fig. 12). The trapping was thus peripheral and respected the superposition sediment/bacterial mat/filamentous algae and free-living organisms.

The two cases are very similar: cyanobacterial felting (Écommoy) and actinomycetal felting (Corbières); peripheral trapping; taphocenosis of likely autochthonous micro-organisms, often embedded alive (sometimes in reproduction); very humid aerial to shallow freshwater environment (with possible briny episodes in the case of Écommoy).

The hypothesis of a settlement of cyanobacteria growing from the surface into already hardened pieces of resin (Néraudeau, Girard, in litt.) is discussed.

The striking similarity between the two ambers comes from the peripheral trapping of two aquatic mats of micro-organisms, cyanobacteria in the first case, actinomycetes in the second one. In such a ‘concentration trap’, bio-accumulation is obvious, understood either as an accumulation of microbiotas or as an accumulation thanks to a living organism, the resin-producing tree, which allowed the exceptional quantitative and qualitative preservation of this remarkable microtaphocenosis.

## 1. Introduction

Seilacher et al. [22] ont rappelé la classification génétique des «fossil Lagerstätten» comprenant les dépôts de concentration (*concentration deposits*) et les dépôts de conservation (*conservation deposits*). L’ambre

y est considéré comme un dépôt de concentration par piégeage (*concentration trap*).

Cette approche est justifiée si on considère les taphocénoses d'arthropodes contenues dans les ambres de différents âges et de différentes origines : les macrorestes d'arthropodes de la biocénose ont été piégés dans l'ambre et s'y trouvent ainsi relativement concentrés par rapport à la biocénose originale, même si des distorsions dues à un piégeage sélectif sont patentées [7,8,16]. C'est sans doute l'une des raisons qui font que les arthropodes terrestres, et, parmi eux, les insectes, sont les fossiles les plus recherchés et les plus étudiés dans l'ambre.

Les microfossiles animaux, végétaux et bactériens ont été beaucoup moins étudiés. Des travaux récents ont cependant montré l'excellence de la conservation dans l'ambre des microorganismes, dont le contenu cellulaire peut être en partie préservé, ce qui autorise leur étude systématique [1,2,4,5,23,24,26–29].

Cet article a pour objectif de déterminer si le mode de piégeage des microorganismes dans l'ambre est comparable à celui des macrorestes – arthropodes en particulier – et s'il peut être assimilé à une bioaccumulation par piégeage (*concentration trap*). Pour cela sont comparés l'inventaire systématique et la taphonomie des inclusions de deux ambres de France : (1) l'ambre cénonanien d'Écommoy (Sarthe), dont une première analyse a été réalisée par Breton et Tostain [2] ; (2) l'ambre sparnacien des Corbières (Aude), précédemment étudié par Breton et al. [1]. Les précédentes études de ces deux ambres constituaient des notes préliminaires sur l'inventaire de leur contenu en microflore et en microfaune. Cette nouvelle approche a une vocation plus synthétique et plus taphonomique, en replaçant l'ambre dans le cadre des bioaccumulations.

## 2. Matériel et méthodes

Les contextes géologiques des ambres d'Écommoy et des Corbières ont été respectivement décrits par Breton et Tostain [2] et Breton et al. [1]. Ce travail prend en compte 183 nouvelles préparations microscopiques (ambre de Douzens, Aude : 173, de Fabrezan, Aude : 10) qui ont toutes été réalisées selon la méthode suivante : (1) de très fines esquilles sont détachées du morceau de résine à l'aide d'un microscalpel et montées dans du baume du Canada entre lame et lamelle, cette dernière étant calée par des morceaux de lamelles cassées pour éviter l'éclatement des esquilles, en particulier lors du séchage du baume ; (2) l'examen au microscope (Diaplan, fond clair, et Nachet 400, fond clair et contraste interférentiel) est complété par l'analyse de photographies à divers

grandissements. Le dessin avec un tube à dessiner (chambre claire) est parfois préféré à la microphotographie, dont la profondeur de champ est insuffisante pour rendre compte de la disposition ou de la morphologie exacte des microfossiles dans une préparation épaisse (comparer les photos des Figs. 9 et 10 au dessin – Fig. 11 – du même taxon dans trois préparations différentes).

Plusieurs pièges compliquent l'étude de l'ambre au microscope. Les *pseudo-fossiles* sont des structures engendrées par la fissuration dans la masse de l'ambre, souvent autour ou à proximité d'une impureté et dont la morphologie évoque fréquemment des structures d'origine biogène. Néanmoins, si la structure se développe selon une surface subplane ou courbe dépourvue de « poussières » et se trouve répétée dans la même esquille avec une variation de taille importante, il s'agit de pseudofossiles. Le cas des pseudofossiles formés sur un fossile, par exemple de pseudomastigonèmes sur des flagelles décrits par Breton et al. [1], est beaucoup plus difficile à analyser. Par précaution, toute observation douteuse (microfossile ou pseudofossile ?) a été éliminée des observations rapportées ici.

La surface de l'ambre étudié est intensément fendillée, souvent avec des *fissurations* de trois ou quatre ordres. Nous avons rapidement observé que le trajet des filaments (mycéliens, *Trentepohlia* sp.) était souvent exactement superposé aux fissures (Fig. 6). On pouvait donc imaginer une colonisation des fissures de l'ambre par divers organismes filamenteux modernes. F. Tostain (comm. pers.) a mesuré, en une quarantaine de points, le diamètre et la profondeur sous la surface de l'ambre de filaments dans plusieurs préparations et noté si, au point de mesure, ils se situaient ou non sous une fissure. Son étude montre clairement que seuls les plus gros filaments et/ou les plus près de la surface sont situés sous une craquelure : ce sont donc les filaments qui induisent la fissuration, et non pas les fissures qui hébergent les filaments, qui auraient pu alors provenir d'une contamination moderne.

Piège beaucoup plus préoccupant, la *contamination* par des organismes récents a été mise en évidence par Saint Martin et al. [21]. De nombreuses diatomées localisées dans l'épaisseur de morceaux d'ambre cénonanien des Charentes se sont avérées appartenir à des espèces actuelles, et provenir d'une contamination récente. Les diatomées vivantes peuvent coloniser des microfissures et la population progresser vers le centre des morceaux d'ambre. Les morceaux utilisés pour les nouvelles préparations d'ambre des Corbières ont été nettoyés dans un bain détergent dans un bac à ultrasons. Plusieurs ont été traités à l'acide dilué afin de les débarrasser de leur gangue marneuse. Ils ont été rincés à

l'eau déminéralisée, puis séchés après un bain d'éthanol. De plus, chaque microfossile isolé, dont on a vérifié qu'il se situe en profondeur dans l'ambre et non pas en surface, fait l'objet d'un examen en contraste interférentiel, avec différents réglages du prisme, de telle sorte qu'une fissure, même refermée, soit mise en évidence. Le microfossile n'est pas pris en compte s'il y a doute.

### 3. L'ambre cénomanien d'Écommoy

#### 3.1. Inventaire sommaire des microorganismes

La microtaphocénose est très largement dominée par la cyanobactérie *Palaeocolteronema cenomanensis* Breton et Tostain, 2005 (Figs. 1 et 2). Schmidt (in Schmidt & Schäfer [23]) rapporte des structures très comparables de l'ambre cénomanien alpin à *Leptotrichites resinatus* Schmidt, 2005 et la synonymie entre ces deux taxons, publiés à quelques semaines d'intervalle, est probable. Les inclusions rapportées aux deux taxons sont morphologiquement très semblables, au diamètre maximum du trichome près. *Palaeocolteronema cenomanensis* forme des feutrages de filaments enchevêtrés, de 1 à 2 mm d'épaisseur, fossilisés sans distorsion des filaments et situés en général à la périphérie des morceaux d'ambre, la partie centrale, dépourvue de filaments, étant plus transparente. La couche contenant les filaments peut être enroulée autour de la partie centrale (Fig. 1A) ou former des « paquets » isolés au sein de cet ambre clair central (Fig. 1B). Nous n'avons pas observé, dans l'ambre d'Écommoy, un feutrage de filaments qui enveloppe complètement le nodule d'ambre, ainsi qu'il est fréquent de l'observer dans l'ambre cénomanien des Charentes (Néraudeau, Girard, in litt.).

Les autres microorganismes sont beaucoup plus rares :

- un groupe de 26 euglènes ;
- quatre diatomées morphologiquement proches du taxon moderne *Nitzschia* sp., groupées et orientées parallèlement dans le flux de résine (mais voir ci-dessus les réserves vis-à-vis d'une éventuelle contamination moderne, et Saint Martin et al. [21]) ;
- une amibe nue ;
- des bactéries, formes coques, bacilles ou mycéloïdes peu abondantes ;
- plusieurs structures allongées (diamètre 15 à 25 µm) à inclusions brun orangé périphériques, interprétées comme des algues à structure siphonnée ;
- un filament ramifié, peut-être une Chlorophycée cf. *Trentepohlia* sp. ;
- trois microorganismes *incertae sedis*.

#### 3.2. Modalités du piégeage

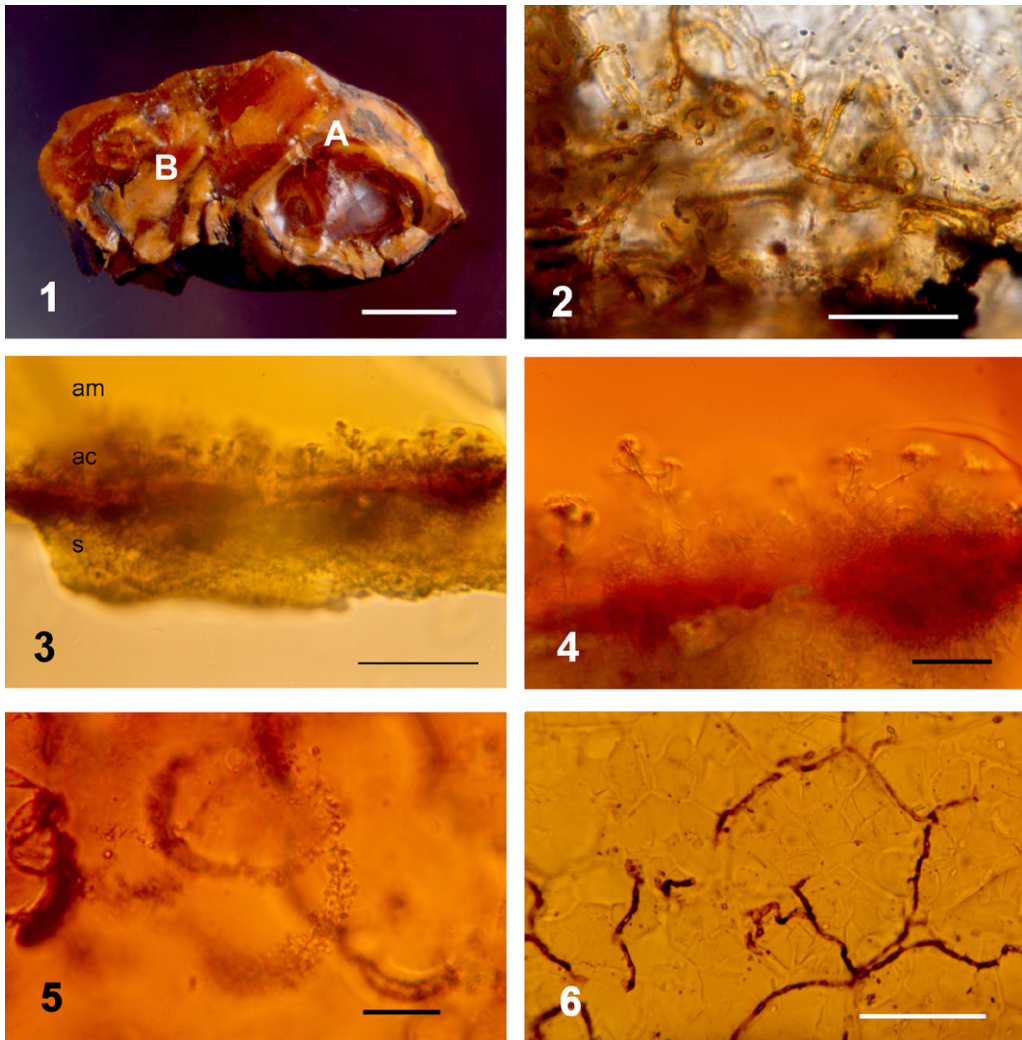
Les euglènes, les diatomées, l'amibe nue, les (?) algues siphonnées sont des organismes aquatiques, benthiques et, pour certains, mobiles. Les bactéries et les filaments cf. *Trentepohlia* sp. peuvent être terrestres ou de milieu humide. La résine a donc pu piéger des organismes aquatiques libres (euglènes, diatomées, amibes) ou fixés (algues filamenteuses). Le piégeage des filaments cyanobactériens dans la résine a eu lieu vraisemblablement sous l'eau, au moins sous une mince tranche d'eau. Schmidt & Schäfer [23], dans une intéressante démarche de taphonomie expérimentale, indiquent que des bactéries à gaine vivantes *Leptothrix discophora* (ex Schwes, 1912) Spring et al., 1996 peuvent croître de 200 à 300 µm en longueur, et ce, pendant deux à trois jours après inclusion dans de la résine de *Cycas revoluta* Thunberg, 1784 et de *Pinus strobus* Linnaeus, 1753, en atmosphère humide. La comparaison avec les filaments de l'ambre cénomanien de Schliersee leur permet de conclure à une poursuite de la croissance de ces derniers, après inclusion dans la résine.

Ce processus, inattendu, est également possible dans le cas de *Palaeocolteronema cenomanensis* des ambres cénomaniens d'Écommoy (ou d'Archingey et Cadeuil (Charentes) [15]). Néanmoins, cette possibilité n'est pas de nature à modifier nos conclusions taphonomiques concernant l'ambre d'Écommoy.

Breton et Tostain [2] avaient étendu la notion d'ambre de litière introduite par Perrichot [17,18] à l'ambre piégeant, comme dans le cas d'Écommoy, une microlitière, par exemple un tapis algair ou bactérien, éventuellement immergée ou submergée au moment du piégeage. Nous pensons aujourd'hui qu'il est préférable de conserver au mot « litière » son acception écologique traditionnelle de litière forestière, même si l'extension sémantique proposée permettait d'insister sur l'identité (à l'échelle près) du mécanisme du piégeage.

#### 3.3. Paléoécologie

La taphocénose montre des organismes vraisemblablement autochtones, ayant vécu en milieu dulcicole à légèrement saumâtre ou aérien humide, ou bien dans de petites collections d'eau. Le biotope correspondant peut être décrit comme un marais en arrière, mais non loin de la ligne de rivage, avec possibilité d'incursions marines, donc d'eaux saumâtres (mangrove ?). Cette reconstitution paléoécologique concorde avec les données de la géologie [10,11]. Elle est semblable à celle suggérée par Perrichot [17] pour l'ambre d'Archingey.



Figs. 1–6. (Fig. 1) Ambre d'Écommoy (Sarthe, France), Cénomaniens. Répartition de la couche opaque riche en *Palaeocolteronema cenomanensis* Breton et Tostain, 2005 à la périphérie du morceau d'ambre, où elle peut être enroulée sur elle-même (A), en « paquets » isolés (B) dans l'ambre clair central. Barre d'échelle : 5 mm. (Fig. 2) Ambre d'Écommoy (Sarthe, France), Cénomaniens. *Palaeocolteronema cenomanensis* Breton et Tostain, 2005: trichomes avec gaines, vue longitudinale et coupe optique, ramifications, passage à l'aspect de « filament noir » en bas à gauche. Barre d'échelle : 20  $\mu\text{m}$ . (Fig. 3) Ambre de Douzens (Aude, France), Sparnacien. Relations entre le sédiment (s), le tapis d'actinomycètes (ac), et l'ambre clair (am). Coupe optique, fond clair. Barre d'échelle : 50  $\mu\text{m}$ . (Fig. 4) Ambre de Douzens (Aude, France), Sparnacien. Actinomycètes sporulant (détail de la partie droite de la Fig. 3). Contraste interférentiel. Barre d'échelle : 20  $\mu\text{m}$ . (Fig. 5) Ambre de Douzens (Aude, France), Sparnacien. Actinomycètes sporulant (appartenant à un genre différent de celui illustré Figures 3 et 4). Contraste interférentiel. Barre d'échelle : 20  $\mu\text{m}$ . (Fig. 6) Ambre de Douzens (Aude, France), Sparnacien. Filament mycélien, partiellement superposé au réseau de craquelures superficielles. Fond clair. Barre d'échelle : 50  $\mu\text{m}$ .

Figs. 1–6 (Fig. 1) Amber from Écommoy (Sarthe, France), Cenomanian. Distribution of the opaque layer rich in *Palaeocolteronema cenomanensis* Breton et Tostain, 2005, either at the periphery of the amber piece, where it can be coiled up round itself (A), or as isolated “packs” (B) within the clear central amber. Scale bar: 5 mm. (Fig. 2) Amber from Écommoy (Sarthe, France), Cenomanian. *Palaeocolteronema cenomanensis* Breton et Tostain, 2005: trichomes with sheaths, longitudinal view and optical section, ramifications, transition to the ‘black filament’ appearance (below, left). Scale bar: 20  $\mu\text{m}$ . (Fig. 3) Amber from Douzens (Aude, France), Sparnacian. Relations between sediment (s), actinomycetes felting (ac), and amber (am). Optical section, bright field. Scale bar: 50  $\mu\text{m}$ . (Fig. 4) Amber from Douzens (Aude, France), Sparnacian. Sporulating actinomycetes (detail of the right part of Fig. 3). Interferential contrast. Scale bar: 20  $\mu\text{m}$ . (Fig. 5) Amber from Douzens (Aude, France), Sparnacian. Sporulating actinomycetes (belonging to a different genus than the one illustrated by Figs. 3 and 4). Interferential contrast. Scale bar: 20  $\mu\text{m}$ . (Fig. 6) Amber from Douzens (Aude, France), Sparnacian. Mycelian filament, partly superimposed to the superficial cracks network. Bright field. Scale bar: 50  $\mu\text{m}$ .

## 4. L'ambre sparnacien des Corbières

### 4.1. Inventaire sommaire des microorganismes

#### 4.1.1. Bactéries

Actinomycètes (= Actinobacteria selon Stackebrandt, Rainey & Ward, [25]), représentés par au moins trois taxons distincts morphologiquement, sporulant. Ils se trouvaient parfois associés à des débris végétaux, et beaucoup plus fréquemment, sous la forme d'un feu-trage (Figs. 3–5 et 12) en périphérie du morceau d'ambre. Cocci et bacilles présents.

#### 4.1.2. Champignons

Plusieurs dimensions et morphologies de filaments mycéliens, pouvant le plus souvent être rapportés à des Imperfecti (Fig. 6). Dans l'une des toutes premières préparations, hélas détruite depuis [1 (p. 162)], nous avons pu observer un filament proche du genre *Xylohyphites*.

#### 4.1.3. Algues

Chlorophycée *Trentepohlia* sp. [1 (p. 163, Fig. 5)] est confirmée par l'observation ultérieure de gamétocystes caractéristiques. Chaetophorale cf. *Chaetonemopsis pseudobulbochaete* Gauthier-Lièvre, 1954 [1] n'a pas été retrouvée dans les récoltes récentes. Une Siphonale abonde dans les fragments d'ambre, où l'on trouve également des tapis d'actinomycètes. L'absence de cloisons et son type de ramification nous permettent de la rapprocher du genre actuel *Dichotomosiphon*, ses dichotomies étant cependant moins régulières que dans ce genre (Figs. 9–11 et Fig. 12). Zygnématales Zygnématacées montrant très localement une conjugaison ayant conduit à la formation de zygospores *Ovoidites* sp. Potonié, 1951 [19,20] (Fig. 7). La germination de l'une de ces zygospores a été fossilisée (Fig. 8). Jodot [9] avait, dans un paléoenvironnement différent, signalé la présence d'algues conjuguées (= Zygnematales) dans des calcaires lacustres oligocènes. Chlorococcales (*Chlorococcum* sp., *Neochloris* sp., ou bien *Pseudochlorococcum* sp.).

#### 4.1.4. Autres protistes

Plusieurs autres protistes *incertae sedis* ont été observés, témoignant de la diversité des microorganismes de la taphocénose.

#### 4.1.5. Spores

Des spores sont fréquemment préservées dans l'ambre sparnacien des Corbières. Peu montrent une morphologie ou une ornementation qui permettrait de les identifier.

#### 4.1.6. Protozoaires

On observe quelques ciliés ; l'un montre, soit une conjugaison, soit une fin de mitose.

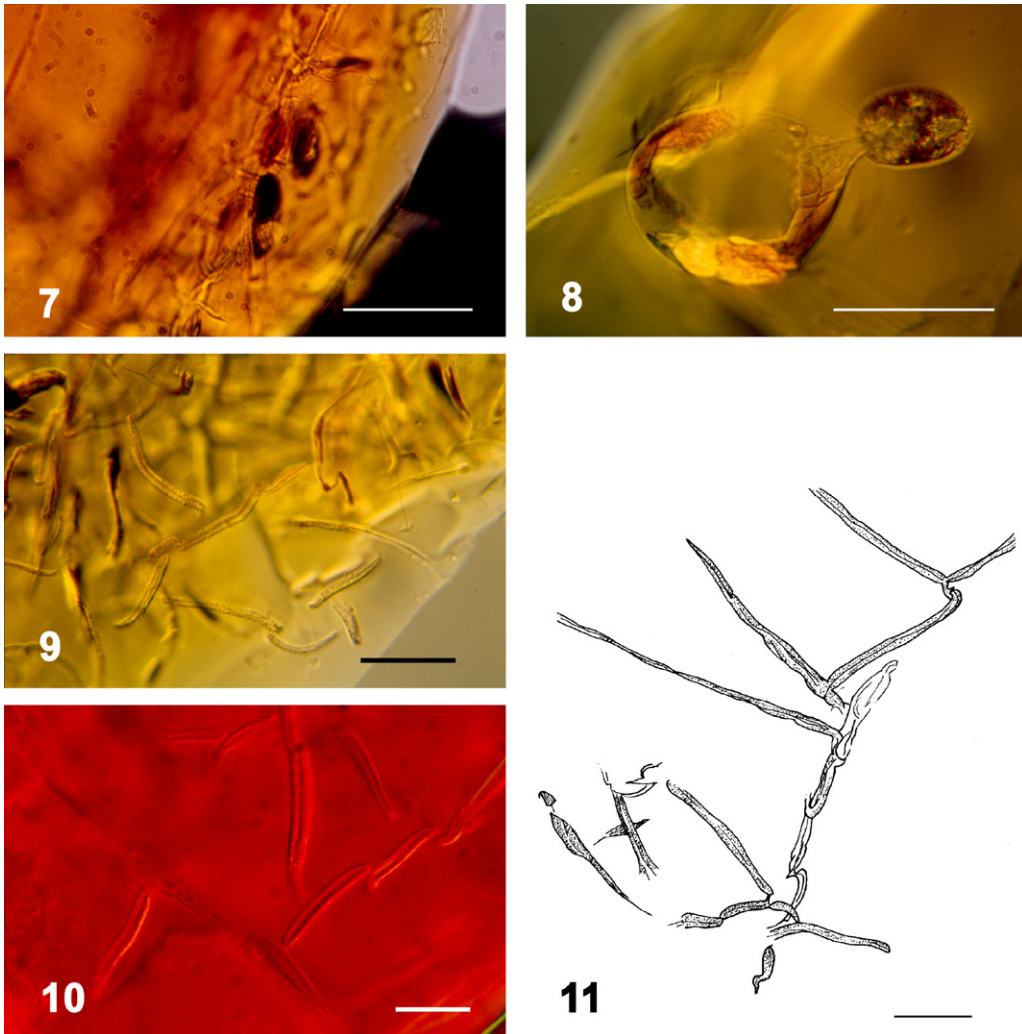
#### 4.1.7. Métazoaires

Des groupes de spermatozoïdes – spermatodesmes selon Cholodovsky [3] ou spermatozeugma selon Mann [14] –, comprenant plusieurs dizaines de spermatozoïdes longuement flagellés, ont été observés dans deux morceaux d'ambre provenant de deux gisements sparnaciens des Corbières, Douzens [1] et Fabrezan, distants de 7 km. Des spermatophores ou spermatodesmes se trouvent dans de nombreux groupes : Plathelminthes, Nématelminthes, Annélides, Mollusques, Rotifères, Phoronidiens, Chétognathes, Pogonophores, Vertébrés et, parmi les Arthropodes, Onychophores, Myriapodes, Insectes, Crustacés et Arachnides [14]. Les espèces productrices de spermatozoïdes ou spermatodesmes se trouvent dans les milieux d'eau douce, terrestres ou marins : la simple observation de bouquets de spermatozoïdes n'apporte donc aucune précision paléoenvironnementale.

### 4.2. Modalités du piégeage

Dans tous les morceaux d'ambre où les tapis d'actinomycètes et les algues cf. *Dichotomosiphon* sont représentés, on observe une stratification (Fig. 12). Parfois présente, une couche minérale externe (calcite, phylites), aisément mise en évidence en lumière polarisée, correspond peut-être au sédiment sur lequel la résine a coulé, mais peut-être aussi au sédiment du milieu de dépôt dans lequel la résine a été transportée (voir [1 (p. 163)]). Une partie de la périphérie des nodules de résine est occupée par des actinomycètes fossilisés dans leur position de vie, et qui constituaient très vraisemblablement un mince tapis à la surface du sédiment. C'est pourquoi, malgré la faible épaisseur de ce tapis bactérien, nous ne parlons pas de biofilm, cette notion impliquant des mécanismes spécifiques d'adhésion des bactéries aux surfaces [13], qui ne nous semblent pas pouvoir être invoqués lorsque le tapis bactérien, constitué de plus de bactéries ramifiées, se développe sur un substrat meuble. Les autres inclusions, et en particulier les algues cf. *Dichotomosiphon* sp., sont un peu plus internes dans le morceau d'ambre, mais restent proches de la périphérie.

Le piégeage a donc été périphérique, a respecté la superposition sédiment/tapis bactérien/algues filamenteuses cf. *Dichotomosiphon* sp. et organismes mobiles dans l'eau (Fig. 12).



Figs. 7–11. (Fig. 7) Ambre de Douzens (Aude, France), Sparnacian. Zygnetemales en conjugaison, avec deux zygosporés *Ovoidites* sp. formés. Fond clair. Barre d'échelle : 50  $\mu\text{m}$ . (Fig. 8) Ambre de Douzens (Aude, France), Sparnacian. *Ovoidites* sp., zygosporé de Zygnetemale en germination. L'aspect de bulle de la cellule de gauche est interprété comme une réaction à l'enrobage dans la résine. Contraste interférentiel. Barre d'échelle : 20  $\mu\text{m}$ . (Fig. 9) Ambre de Douzens (Aude, France), Sparnacian. Chlorophycée siphonale cf. *Dichotomosiphon*. Contraste interférentiel, frange noire. Barre d'échelle : 60  $\mu\text{m}$ . (Fig. 10) Ambre de Douzens (Aude, France), Sparnacian. Chlorophycée siphonale cf. *Dichotomosiphon*. Contraste interférentiel. Barre d'échelle : 30  $\mu\text{m}$ . (Fig. 11) Ambre de Douzens (Aude, France), Sparnacian. Chlorophycée siphonale cf. *Dichotomosiphon* sp. D'après un dessin à la chambre claire de F. Tostain. Barre d'échelle : 50  $\mu\text{m}$ .

Figs. 7–11 (Fig. 7) Amber from Douzens (Aude, France), Sparnacian. Zygnetemales with two zygospores *Ovoidites* sp. Bright field. Scale bar: 50  $\mu\text{m}$ . (Fig. 8) Amber from Douzens (Aude, France), Sparnacian. *Ovoidites* sp., Zygnetemale zygospore germinating. The bubble-like cell on left is interpreted as a reaction when trapping in resin. Interferential contrast. Scale bar: 20  $\mu\text{m}$ . (Fig. 9) Amber from Douzens (Aude, France), Sparnacian. Siphonal Chlorophyceae cf. *Dichotomosiphon*. Interferential contrast. Scale bar: 60  $\mu\text{m}$ . (Fig. 10) Amber from Douzens (Aude, France), Sparnacian. Siphonal Chlorophyceae cf. *Dichotomosiphon*. Interferential contrast. Scale bar: 30  $\mu\text{m}$ . (Fig. 11) Amber from Douzens (Aude, France), Sparnacian. Siphonal Chlorophyceae cf. *Dichotomosiphon* sp. From a camera lucida drawing of F. Tostain. Scale bar: 50  $\mu\text{m}$ .

#### 4.3. Paléocologie

Nous ne pouvons que souligner les similitudes avec l'ambre céno-manien d'Écommoy :

– tapis cyanobactérien dans un cas, tapis d'actinomycètes dans l'autre ;

– taphocénose d'organismes vraisemblablement autochtones, souvent piégés vivants ;  
 – milieu aérien humide à dulcicole (épisodes saumâtres possibles dans le cas d'Écommoy).

Dans ce contexte, la présence d'actinomycètes dans l'ambre, déjà soulignée par Waggoner [26] pour un

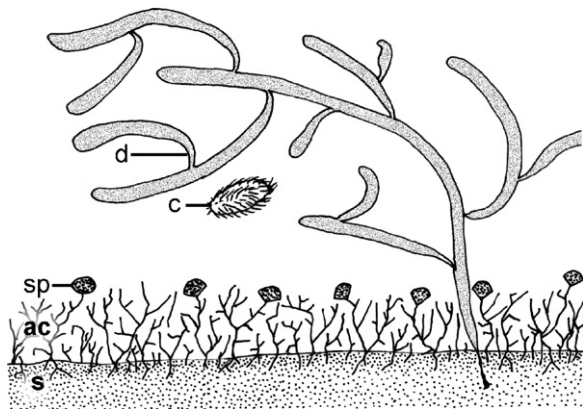


Fig. 12. Ambre de Douzens (Aude, France), Sparnacien. Reconstitution du paléomicrobiotope (schématique, échelles non respectées); s = sédiment; ac = feutrage d'actinomycètes; sp = sporanges des actinomycètes; c = cilié nageant; d = filaments algaires cf. *Dichotomosiphon* sp.

Fig. 12 Amber from Douzens (Aude, France), Sparnacien. Reconstruction of the paleomicrobiotope (diagrammatic, not to scale); s = sediment; ac = felting of actinomycetes; sp = actinomycetes sporangias; c = swimming ciliate; d = algal filaments cf. *Dichotomosiphon* sp.

ambre du Crétacé supérieur n'est pas étonnante. Dans une étude sur les actinomycètes des sédiments de différentes mers, Weyland [30] indique, pour une profondeur de 0 à 200 m, des valeurs (exprimées en cfu/ml de sédiment) de 0 à 480 pour les actinomycètes et de 246 000 à 18 743 000 pour les autres bactéries en Antarctique, mer de Norvège, mer du Nord et Atlantique au nord-ouest de l'Afrique, tandis que, pour une mangrove du Mexique, les valeurs sont de 16 651 000 pour les actinomycètes et de 10 pour les autres bactéries.

Dans l'estuaire du Vellar (Inde) Lakshmanaperumalsamy et al. [12] indiquent que, pour toutes les stations étudiées (de la « plus marine » à la station dulcicole), la flore microbienne totale (bactéries + champignons) est maximale en période de mousson et comprend une minorité d'actinomycètes, tandis que ces derniers sont les plus nombreux en été.

Avec toutes les réserves qu'impose cette transposition actualistique, cela pourrait indiquer que l'ambre des Corbières, riche en actinomycètes et relativement plus pauvre en autres bactéries et champignons, correspond à une sécrétion estivale de résine.

### 5. Remarque sur les tapis cyanobactériens et d'actinomycètes dans l'ambre : piégeage ou colonisation ?

Néraudeau (in litt.) émet l'hypothèse que les *Palaeocolteronema cenomanensis* qu'il observe dans l'ambre des Charentes, en particulier à Archingeay et Cadeuil

[15], ont colonisé des boules de résine préexistantes, soit lorsque celle-ci était encore molle, peu de temps après la production, soit lorsque, beaucoup plus tard (décennies ? millénaires ?), la résine était déjà indurée. Cette intéressante hypothèse se fonde sur la direction générale centripète de propagation des filaments, sur le fait qu'encore actuellement se développe, à la surface des nodules d'ambre, une très riche microflore sous la forme d'une croûte qui se propage vers le cœur des nodules, malgré la « dureté » de l'ambre, via les aspérités, les bulles et les fractures, et enfin sur l'observation fréquente de nodules *totalem*ent enveloppés par une croûte très riche en *Palaeocolteronema cenomanensis*. Une telle disposition ne peut effectivement pas être expliquée par le piégeage d'un tapis algaire, et d'autres mécanismes doivent être invoqués.

Dans le cas des ambres d'Écommoy et des Corbières, on n'observe, ni le développement centripète d'une croûte à riche microflore actuelle, ni l'enveloppement total des nodules par le feutrage cyanobactérien ou d'actinomycète. Nous pensons que ce feutrage a été piégé par « collage » à la surface d'un ambre relativement fluide, éventuellement sous l'eau. Dans l'ambre d'Écommoy, si les filaments cyanobactériens se trouvent préférentiellement dans la couche laiteuse périphérique [2 (p. 35)], il s'en trouve aussi des « paquets » noyés dans l'ambre clair central (Fig. 1B). On observe également des tapis cyanobactériens enroulés sur eux-mêmes (Fig. 1A). De même, dans l'ambre des Corbières, nous observons des « paquets » d'actinomycètes isolés (Fig. 5) ou, plus fréquemment, associés à des débris végétaux, noyés dans l'épaisseur de la résine, certes près de la surface, mais sans lien avec elle. Ces dernières observations ne peuvent pas s'expliquer par une colonisation depuis la surface : nous pensons donc le feutrage a été piégé par « collage » à la surface d'un ambre relativement fluide, éventuellement sous l'eau.

### 6. Conclusions

Les très faibles déplacements subis par les microorganismes filamenteux, ainsi que le piégeage d'organismes mobiles, permettent de conclure à une faible viscosité des ambres d'Écommoy et des Corbières.

La taphocénose de l'ambre d'Écommoy correspond à un milieu paralique lointain (*sensu* Guélorget & Perthuisot [6]) à dulcicole, celle de l'ambre des Corbières à un milieu dulcicole. La similitude frappante entre les deux ambres vient de ce que des tapis de microorganismes – cyanobactéries dans le premier cas, actinomycètes dans le second – se sont trouvés piégés à la périphérie des morceaux d'ambre.



Peut-on pour autant parler de bioaccumulation de microorganismes dans ces deux ambres, ce qui correspondrait à la notion de *concentration deposit* évoquée au début de ce travail? Oui, et avec deux acceptions distinctes. D'une part, l'accumulation des microorganismes est évidente lorsqu'on explore les préparations. Mais, d'autre part, de même que les bioconstructions sont des constructions *par* des êtres vivants, la bioaccumulation dans l'ambre doit aussi être considérée comme l'accumulation *par* un être vivant, le végétal producteur de la résine, dont les propriétés ont permis la préservation exceptionnelle, en qualité et en quantité, d'une microtaphocénose remarquable.

## Remerciements

L'auteur tient à remercier Céline Gauthier, Aurélien Tailleux, Aurélien Tocqueville, Florent Tostain, pour leur participation directe à cette recherche, Rémi Cousin, Alain Havard, Alain Martinez, Hervé Sider, Daniel Vizcaïno, pour leur aide sur le terrain ou au laboratoire, Didier Néraudeau, rédacteur invité de ce volume, pour nos fructueuses discussions, et les rapporteurs, pour la pertinence de leurs suggestions.

## Références

- [1] G. Breton, C. Gauthier, D. Vizcaïno, Land and freshwater microflora in a Sparnagian amber from the Corbière[s] (South France): First observations, *Est. Mus. Cienc. Nat. de Alava* 14 (1999) 161–166.
- [2] G. Breton, F. Tostain, Les microorganismes de l'ambre cénomaniens d'Écommoy (Sarthe, France), *C. R. Palevol* 4 (2005) 31–46.
- [3] N. Cholodovsky, Über die Spermatozoiden der Locustiden, *Zool. Anz.* 41 (1913) 615–619.
- [4] 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.
- [5] D. de Franceschi, J. Dejax, G. de Ploëg, Extraction du pollen inclus dans l'ambre [Sparnagian 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.
- [6] O. Guélorget, J.-P. Perthusot, Le domaine paraliq: expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement, *Trav. Lab. Géol.* 16 (1983) 136, Presses de l'École normale supérieure.
- [7] A.A. Henwood, Ecology and taphonomy of Dominican Republic amber and its inclusions, *Lethaia* 26 (1993) 237–245.
- [8] A.A. Henwood, Recent plant resins and the taphonomy of organisms in amber: A review, *Mod. Geol.* 19 (1993) 35–59, b.
- [9] P. Jodot, Présence d'algues conjuguées dans le calcaire lacustre d'Adon (Loiret): leur activité pendant le Chattien, *C. R. somm. Soc. géol. France* 11 (1939) 171.
- [10] P. Juignet, La transgression crétacée sur la bordure orientale du Massif armoricain, thèse d'État, université de Caen, 1974 (806 p.).
- [11] P. Juignet, J. Médus, Les argiles noires d'Écommoy (Sarthe): précisions sédimentologiques et palynologiques, *C. R. somm. Soc. géol. France* (1972) 310–311.
- [12] P. Lakshmanaperumalsamy, D. Chandramohan, R. Natarajan, Seasonal variation of microbial population from sediments of Vellar estuary, South India, *Actes de colloques Ifremer* 3 (1986) 43–54.
- [13] S. Maki, R. Mitchell, L'adhésion microbienne aux surfaces et ses conséquences, in: M. Bianchi, D. Marty, J.-C. Bertrand, P. Caumette, M. Gauthier (Eds.), *Microorganismes dans les écosystèmes océaniques*, Masson, Paris, 1989, pp. 387–409.
- [14] T. Mann, Spermatozoiden. Development, structure biochemically attributes and role in the transfer of Spermatozoa, Springer Verlag, Berlin, 1984 (217 p.).
- [15] D. Néraudeau, V. Perrichot, D. Peyrot, F. Tostain, B. Videt, R. Vullo, B. Gomez, A new Upper Albian–Lower Cenomanian amber deposit at Cadeuil (Charente-Maritime, SW France), *Cretaceous Res.* (submitted).
- [16] D. Penney, Importance of Dominican Republic amber for determining taxonomic bias of fossil resin preservation – A case study of spiders, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 223 (2005) 1–8.
- [17] V. Perrichot, Environnements paraliq à ambre et à végétaux du Crétacé nord-aquitain (Charentes, Sud-Ouest de la France), *Mém. Geosciences-Rennes* 118 (2005) (310 p.).
- [18] V. Perrichot, Early, Cretaceous amber from South-Western France: insight into the Mesozoic litter fauna, *Geol. Acta* 2 (2004) 9–22.
- [19] R. Potonié, Revision stratigraphisch-wichtiger Sporomorphen des mitteleuropäischen Tertiär, *Palaeontographica B* 91 (1951) 131–151.
- [20] F.J. Rich, D. Kuehn, T.D. Davies, The palaeoecological significance of Ovoidites, *Palynology* 6 (1982) 19–28.
- [21] J.-P. Saint Martin, S. Saint Martin, F. Tostain, V. Perrichot, D. Néraudeau, G. Breton, L'ambre fossile du Crétacé inférieur: un piège pour les diatomées?, in: 23<sup>e</sup> Colloque de l'Association des diatomistes de langue française (ADLaf), 14–16 septembre 2004. MHN Orléans (1 p.).
- [22] A. Seilacher, W.-E. Reif, F. Wesphal, Sedimentological ecological and temporal pattern of fossil Lagerstätten, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 311 (1985) 5–23.
- [23] A.R. Schmidt, U. Schäfer, *Leptotrichites resinatus* new genus and species: A fossil sheathed bacterium in alpine Cretaceous amber, *J. Paleontol.* 79 (1) (2005) 175–184.
- [24] A.R. Schmidt, W. Schönborn, U. Schäfer, Diverse fossil Amoeboae in German Mesozoic amber, *Palaeontology* 47 (2) (2004) 185–197.
- [25] E. Stackebrandt, F.A. Rainey, N.L. Ward-Rainey, Proposal for a new hierarchical classification system., *Actinobacteria classis nov.*, *Int. J. Syst. Bacteriol.* 47 (1997) 479–491.
- [26] B.M. Waggoner, Fossil, Actinomycetes and other bacteria in Eocene amber from Washington State, USA, *Tertiary Res.* 14 (4) (1993) 155–160.
- [27] B.M. Waggoner, An aquatic microfossil assemblage from Cenomanian amber of France, *Lethaia* 29 (1994) 77–84.
- [28] B.M. Waggoner, Fossil microorganisms from Upper Cretaceous amber of Mississippi, *Rev. Palaeobot. Palynol.* 80 (1994) 75–84.
- [29] 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.
- [30] H. Weyland, Actinomycetes of the bottom sediments of various seas, *Actes de colloques Ifremer* 3 (1986) 73–79.