

Accueil ▶ Tous les numéros ▶ Volume 191 (2020) ▶ BSGF - Earth Sci. Bull., 191 (2020) 23 ▶ HTML complet

### Numéro spécial L'Ambre

Accès libre

Problème	BSGF - Earth Sci. Taureau. Volume 191, 2020 Numéro spécial L'Ambre
Numéro de l'article	23
Nombre de pages)	13
EST CE QUE JE	<a href="https://doi.org/10.1051/bsgf/2020028">https://doi.org/10.1051/bsgf/2020028</a>
Publié en ligne	18 septembre 2020

BSGF - Bulletin des sciences de la Terre 2020, 191, 23

## Ambre thaïlandais: un aperçu de l'histoire des premières diatomées?

### L'ambre de Thaïlande: une fenêtre sur l'histoire des premières diatomées?

Vincent Girard<sup>1\*</sup>, Simona Saint Martin<sup>2</sup>, Eric Buffetaut<sup>3,8</sup>, Jean-Paul Saint Martin<sup>2</sup>, Didier Néraudeau<sup>4</sup>, Daniel Peyrot<sup>5</sup>, Guido Roghi<sup>6</sup>, Eugenio Ragazzi<sup>7</sup> et Varavudh Suteethorn<sup>8</sup>

<sup>1</sup> Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, UMR CNRS 5554, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier, France

<sup>2</sup> CR2P UMR 7207, MNHN-SU-CNRS, 8, rue Buffon, F75005 Paris, France

<sup>3</sup> Laboratoire de Géologie de l'École Normale Supérieure, UMR CNRS 8538, Université de Recherche PSL, 24, rue Lhomond, F75013 Paris, France

<sup>4</sup> Laboratoire Géosciences Rennes, Université de Rennes 1, UMR CNRS 6118, 263, Avenue du Général Leclerc, F30042 Rennes, France

<sup>5</sup> École de la Terre and Environment, University of Western Australia, 6101 Crawley, Western Australia

<sup>6</sup> Institute of Geosciences and Earth Resources (IGG-CNR), Via Gradenigo, 6, I35131 Padova, Italie

<sup>7</sup> Département des sciences pharmaceutiques et pharmacologiques, Université de Padoue, Largo E. Meneghetti 2, I35131 Padova, Italie

<sup>8</sup> Centre de recherche et d'enseignement paléontologiques, Université Maha Sarakham, sous-district de Khamrieng, district de Kantharawichai, province de Maha Sarakham 44150, Thaïlande

\* Auteur correspondant: [vincent.girard@umontpellier.fr](mailto:vincent.girard@umontpellier.fr)

Reçu: 29 août 2019 Accepté: 28 juin 2020

#### Abstract

L'origine des diatomées reste encore énigmatique. Leurs archives fossiles sont rares jusqu'au Crétacé supérieur et de grandes divergences existent entre les données moléculaires et les preuves fossiles les plus anciennes. Alors que les données moléculaires indiquent une origine au cours du Trias ou du Jurassique précoce, les premières preuves fossiles ne proviennent que du Jurassique supérieur et du Crétacé précoce. La découverte de diatomées dans l'ambre français du milieu du Crétacé à la fin des années 2000 suggérait déjà un biais potentiel dans le registre des fossiles de diatomées, car elle faisait vieillir de nombreuses lignées de diatomées, dont l'enregistrement commençait jusqu'ici à la fin du Crétacé. Les archives fossiles des diatomées du Jurassique / Crétacé précoce sont extrêmement rares et toute nouvelle occurrence est

#### Table des matières

##### Article

Abstrait

HTML complet

PDF (2,122 Mo)

ePUB (2,719 Mo)

Les références

Matériel complémentaire

##### Métrique

[Afficher les statistiques de l'article](#)

##### Prestations de service

##### Mêmes auteurs

- [Google Scholar](#)
- [Base de données EDP Sciences](#)
- [PubMed](#)

[Recommander cet article](#)

[Envoyer sur mon Kindle](#)

[Télécharger la citation](#)

##### Articles Liés

[Conifères de l'ambre cénonanien de Fouras \(Charente-Maritime, ouest de la France\)](#)

BSGF - Earth Sciences Bulletin 2020, 191, 16

[Nouvel assemblage de fossiles avec de l'ambre, des plantes et des vertébrés du Cénonanien inférieur près de Châtelleraut \(Vienne, ouest de la France\)](#)

BSGF - Earth Sciences Bulletin 2020, 191, 29

[Crustacés décapodes du Mésozoïque et du Cénozoïque du bassin basque-cantabrique \(Pyrénées occidentales\): nouvelles occurrences et retournements de faune dans le contexte de l'évolution du bassin](#)

Bull. Soc. géol. Fr. BSGF - Bulletin des sciences de la Terre 2017, 188, 14

Plus

##### Bookmarking



[Services aux lecteurs](#)

[Alerte email](#)

importante pour retracer l'histoire évolutive, paléogéographique et paléoenvironnementale des diatomées. *Hemiaulus*. Les assemblages de fossiles et les données sédimentologiques indiquent que l'ambre thaïlandais et son spécimen d' *Hemiaulus* sont d'âge jurassique tardif. Cette découverte représente le spécimen le plus ancien d' *Hemiaulus* connu à ce jour et prolonge ainsi les archives fossiles des diatomées bipolaires et du genre *Hemiaulus* de plusieurs dizaines de millions d'années et rapproche les preuves fossiles et les données moléculaires (qui ont estimé une origine des diatomées bipolaires il y a environ 150 Ma). Il renforce l'hypothèse d'un enregistrement de diatomées fossiles pré-Crétacé et soutient également une origine des diatomées dans les environnements côtiers peu profonds.

## Reprendre

L'origine des diatomées reste toujours énigmatique. Leur registre fossile est rare jusqu'au Crétacé supérieur et il existe de grandes différences entre les données moléculaires et les premières évidences fossiles du groupe. Tandis que les données moléculaires selon une origine durant le Trias ou le Jurassique inférieur, les plus anciennes traces fossiles sont seulement de la fin du Jurassique, début du Crétacé. La découverte de diatomées dans l'ambre médio-crétacé français à la fin des années 2000 avait déjà suggéré un biais potentiel dans le registre fossile des diatomées car cela vieillissait plusieurs lignées déjà connues uniquement à partir du Crétacé supérieur. Le registre fossile des diatomées du Jurassique et du Crétacé inférieur est extrêmement limité et toute nouvelle occurrence est importante pour retracer l'histoire évolutive, paléogéographique et paléoenvironnementale des diatomées. L'ambre de Thaïlande a permis la découverte d'un nouveau spécimen de diatomée attribué au genre *Hemiaulus*. Les données paléontologiques et sédimentologiques attestent que l'ambre thaïlandais et la diatomée qu'il contient sont d'âge Jurassique supérieur. Cette découverte représente le plus ancien spécimen du genre *Hemiaulus* connu à présent et étend donc le registre fossile des diatomées bipolaires et du genre *Hemiaulus* de plusieurs dizaines de millions d'années et rapproche ainsi le registre fossile des données moléculaires (qui estimaient l'origine des diatomées bipolaires à environ 150 millions d'années). Cela renforce l'hypothèse d'un registre fossile pré-crétacé et soutient une origine des diatomées au sein d'environnements marins néritiques.

**Mots clés:** Résine fossile / Mésozoïque / Bacillariophyta / Origine / Milieux marins peu profonds

**Mots clés:** Résine fossile / Mésozoïque / Bacillariophycées / Origine / Environnements marins peu profonds

© V. Girard et al., Edité par EDP Sciences 2020



Il s'agit d'un article en libre accès distribué sous les termes de la licence d'attribution Creative Commons (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0>), qui permet une utilisation, une distribution et une reproduction sans restriction sur tout support, à condition que l'œuvre originale soit correctement citée.

## 1. Introduction

Les diatomées (Bacillariophyta) représentent une lignée extrêmement diversifiée et réussie de Stramenopiles photosynthétiques (Chromalvéolates) avec une paroi cellulaire siliceuse. Ils sont l'un des groupes les plus importants de producteurs primaires dans les écosystèmes modernes (Kooistra et coll., 2007); ils ont colonisé à la fois des environnements marins et d'eau douce et sont des agents importants dans la biosynthèse globale de la matière organique (Kooistra et al., 2007). Ils ont un grand impact sur le cycle du carbone (Smetacek, 1999; Falkowski et coll., 2004) et jouent un rôle clé dans le cycle biogéochimique de la silice (Tréguer et coll., 1995). Outre leur importance pour les écosystèmes modernes, l'origine des diatomées est encore énigmatique (Falkowski et al., 2004). Les estimations de l'horloge moléculaire suggèrent une origine à env. 240 Ma, pendant le Trias (Sorhannus, 2007) ou, à la suite Medlin (2011), une racine de la lignée des diatomées est contrainte entre 250 et 190 Ma. Récemment, Nakov et coll. (2018) ont estimé l'âge de la couronne des diatomées à 190,4 Ma et ont ainsi placé l'origine des diatomées près de la limite Trias-Jurassique.

Les estimations les plus anciennes disponibles sont basées sur un enregistrement du 19e siècle du Jurassique ancien de l'Allemagne (Rothpletz, 1896). Cependant, le matériel de Rothpletz a été perdu et ne peut donc pas être étudié à nouveau pour vérifier sa position au sein du Bacillariophyta (Harwood et coll., 2007). De sérieux doutes existent également sur l'âge du matériau de Rothpletz. Certains microfossiles des sédiments de diatomées allemandes ont été étudiés par Rüst (1885). Kemper et coll. (1975) ont passé en revue les illustrations de Rüst et renvoyé les sédiments (et donc les diatomées) au Crétacé inférieur. En fait, la distribution biostratigraphique connue des diatomées indique que leurs archives fossiles sont très rares jusqu'au Crétacé supérieur (Harwood et al., 2007). Des spores de repos de diatomées ont été trouvées dans le Crétacé inférieur de Corée (Harwood et al., 2007; Chang et coll., 2007), mais les premiers fossiles bien conservés de cellules végétatives sans équivoque et de spores au repos sont connus des dépôts marins du Crétacé inférieur de l'Antarctique; ils étaient à l'origine datés comme Aptien-début Albien (Gersonde et Harwood, 1990; Harwood et Gersonde, 1990), mais ils ont récemment été reconsidérés comme étant d'âge précoce à moyen-Albien (McCartney et coll., 2014). Des fossiles contemporains d'Australie et d'Allemagne

Haut

Abstrait

1. Introduction

2 Matériel et méthodes

3. Résultats

4. Discussion

5. Conclusions

Reconnaissance

Les références

Matériel complémentaire

Liste des tableaux

Liste des figures

suggèrent que les diatomées avaient déjà une large distribution dans les environnements marins à la fin du Crétacé précoce ( [Harwood et al. , 2007](#) ). Ceci est confirmé par les archives fossiles albanaises et ultérieures de diatomées. Pendant et après l'Albien, les dépôts de diatomées fossiles se multiplient, de Russie ([Jousé, 1949](#) ; [Strel'Nikova et Martirosjan, 1981](#) ), Canada ([Wall, 1975](#) ), Allemagne ([Forti et Schulz, 1932](#) ; [Georgi, 1976](#) ) et l'Italie ([Foucault et coll. , 1986](#) ). Ces résultats montrent que les diatomées avaient déjà une distribution mondiale par l'Albien.

Un inconvénient des archives fossiles crétacées des diatomées est leur préservation pyritisée, qui masque les caractéristiques morphologiques ([Girard et coll. , 2009b](#) ). Les diatomées étaient rares dans les environnements non marins avant le Maastrichtien ([Chacón-Baca et coll. , 2002](#) ) et ils ne sont devenus abondants qu'à l'Éocène ([Sims et coll. , 2006](#) ).

Nous rapportons ici un spécimen de diatomée unique conservé dans de l'ambre du Jurassique supérieur de Thaïlande. Ce spécimen fournit un nouveau cas de conservation des diatomées dans l'ambre et de nouvelles perspectives sur l'histoire des diatomées, à la fois en termes d'histoire évolutive et d'origine paléogéographique.

## 2 Matériel et méthodes

### 2.1 Contexte géologique et paléoenvironnemental

L'ambre provient de la formation de Khlong Min, dans la péninsule sud de la Thaïlande ([Philippe et coll. , 2005](#) ). On le trouve dans les sédiments non marins dont la stratigraphie a été revue par [Teerarungsikul et coll. \(1999\)](#) . La Formation de Klong Min est la partie basale du Groupe de Trang qui correspond aux sédiments clastiques ( [Philippe et al. , 2005](#) ). [Philippe et coll. \(2005\)](#) ont indiqué que le site ambre ne fournit pas de fossiles marins. Ces auteurs ont décrit la stratigraphie du site ambre comme suit, de bas en haut:

- Couche 1: grès calcaire dans lesquels de grands troncs lignitiques sont conservés. D'autres débris végétaux sont plus rares, même si de plus petits axes ligneux (branches et racines) ont été trouvés dans ces grès. [Philippe et coll. \(2005\)](#) ont interprété ces sédiments comme des dépôts fluviaux.
- Couche 2: limons argileux lenticulaires qui contiennent des nodules ambrés abondants, des brindilles feuillues de conifères, du lignite et du charbon de bois. Sur la base des caractéristiques taphonomiques des fossiles, [Philippe et al. \(2005\)](#) ont interprété cet assemblage comme parautochtone et déposé sur une marge de lac.
- Couche 3: conglomérat calcaire contenant quelques restes végétaux tels que des morceaux de charbon de bois arrondis, de très petits fragments d'ambre et des galets de bois calcifiés. [Philippe et coll. \(2005\)](#) l'ont interprété comme des dépôts fluviaux à haute énergie.

[Philippe et coll. \(2005\)](#) ont analysé les spécimens de bois fossile du site ambre. Tous correspondent à des conifères et la découverte la plus intéressante a été la découverte d'un nodule ambré de 5 cm de long remplissant une fissure dans le bois d' *Agathoxylon* Hartig. Cela suggère que les Auracariaceae et / ou Cherolepidiaceae ont produit de l'ambre thaïlandais.

### 2.2 Âge de la formation de Khlong Min

[Asama et coll. \(1981\)](#) ont été les premiers à dater la Formation de Klong Mon et ils suggèrent un âge du Crétacé précoce sur la base de l'étude de la paléoflore, notamment en raison de la présence du conifère *Frenelopsis* connu uniquement du Crétacé. Cependant [Philippe et al. \(2005\)](#) , passant en revue les illustrations données par [Asama et al. \(1981\)](#) , ont remarqué que les fossiles ressemblent davantage au genre *Cupressinocladus* qui est connu du Jurassique au Crétacé.

Sur la base d'une étude palynologique, [Lei \(1993\)](#) a attribué un âge jurassique à la formation. Plus précisément, il a suggéré un âge du Jurassique tardif en raison du pourcentage élevé de *Classopollis*, bien que [Vakhrameev \(1987\)](#) avait démontré que le pourcentage de *Classopollis* est un facteur inverse de latitude et ne peut pas être utilisé pour la datation. [Racey et Goodall \(2009\)](#) ont révisé les données de [Lei \(1993\)](#) et ils ont suggéré que l'âge de la formation de Khlong Min n'était pas plus jeune que le Cénomani. Cependant, ces auteurs n'ont pas clairement indiqué de quelle partie de la formation de Khlong Min provenaient leurs échantillons.

D'un point de vue paléontologique, tous les autres auteurs considéraient la Formation de Khlong Min comme jurassique. [Chonglakmani et Duan \(1990\)](#) , sur la base des conchostréens, supposent un âge du Jurassique moyen tardif. La présence d'un sauropode à l'origine appelé les Euhelopodidae ([Buffetaut et coll. , 2005](#) ) et maintenant placé dans les Mamenchisauridae ([Suteethorn et coll. , 2012](#) ) suggère un âge probable du Jurassique tardif. De même, selon [Philippe et al. \(2005\)](#), la présence de dents d' *Asteracanthus* correspond à un âge jurassique car ce genre est connu régionalement à partir des dépôts du Jurassique supérieur ([Fontaine, 1990](#) ). [Cuny et coll. \(2009\)](#) ont indiqué que l'assemblage d'élasmoobranches indique un âge du Jurassique moyen tardif pour la partie inférieure de la formation de Khlong Min. [Saengsrirachan et coll. \(2011\)](#)

ont mentionné la présence de *Parvamussium donaiense* Mansuy, 1914, un bivalve jurassique, qui se trouve jusqu'au sommet de la formation de Khlong Min, suggérant qu'il est vraiment d'âge jurassique. Selon [Cuny et coll. \(2014\)](#) concernant les faunes de requins du nord-est de la Thaïlande, un âge bathonien-callovien est considéré pour la formation de Khlong Min. Centrés sur les crocodylomorphes thalattosuchiens, des travaux récents attribuent la Formation de Khlong Min au Jurassique supérieur ([Martin et coll. , 2016](#) ) et plus précisément au Bathonien-Callovien ([Martin et coll. , 2019](#) ).

D'un point de vue géologique, la Formation de Khlong Min fait partie de la série sédimentaire du Jurassique supérieur. [Meesook et Saengsrichan \(2011\)](#) , dans leur synthèse du Mésozoïque de Thaïlande, ont attribué la Formation de Khlong Min au Jurassique moyen et l'ont interprétée comme un changement progressif des dépôts lagunaires aux dépôts lacustres. Selon [Kanjanapayont \(2014\)](#), la tendance régressive se poursuit pendant le Jurassique jusqu'à la formation supérieure de Khlong Min ( [Fig. 1](#) ).

Il ressort clairement de tout cela que la formation de Khlong Min est mieux considérée comme jurassique, certains auteurs précisant même un âge bathonien-callovien. Une telle hypothèse est acceptée dans le récent examen par [Seyfullah et coll. \(2018\)](#) qui indique un âge jurassique moyen-tardif pour l'ambre de la formation de Khlong Min.

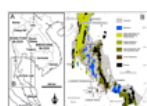


Fig. 1

Carte de localisation de l'affleurement ambré du Jurassique supérieur / Crétacé précoce de la Thaïlande.

## 2.3 L'ambre

Selon [Philippe et al. \(2005\)](#), l'ambre thaïlandais est représenté par d'abondants nodules aplatis, pouvant atteindre 3 cm de diamètre, présents dans les argiles (couche 2 décrite ci-dessus). Les pièces ambrées sont claires et présentent une couleur jaune-brun. [Philippe et coll. \(2005\)](#) ont indiqué que l'ambre thaïlandais est de couleur paille et non oxydé. L'aspect général de l'ambre thaïlandais suggère que l'ambre n'a été modifié par aucune activité tectonique et / ou volcanique et reste dans sa forme primaire, contrairement aux pièces d'ambre qui ont subi une altération métamorphique et / ou volcanique comme la pièce d'ambre décrite par [Girard et coll. \(2014\)](#) .

## 2.4 Observations optiques

Les échantillons ambrés ont été initialement étudiés sous un stéréomicroscope standard. Une éventuelle contamination a été écartée suite au protocole chimique en trois étapes décrit dans [Girard et coll. \(2009a\)](#) . Des échantillons ont été cassés afin d'obtenir des morceaux plus petits dans lesquels différentes caractéristiques des fossiles étaient facilement visibles. Cette étape a été réalisée plusieurs fois pour obtenir les plus petits fragments qui ont ensuite été montés sur une lame avec du baume du Canada et observés. Les échantillons d'ambre ont ensuite été étudiés et photographiés sous un microscope Leica DMLP.

## 2.5 Analyse thermique

L'analyse thermogravimétrique de l'ambre thaïlandais a été réalisée selon une méthode précédemment décrite ([Ragazzi et coll. , 2003](#) ). Les courbes thermogravimétriques (thermo-gravimétrie différentielle, DTG) ont été obtenues à partir de trois échantillons d'ambre thaïlandais. Selon les données publiées (voir [Ragazzi et al. , 2003 ,2009](#) pour plus de détails), un changement progressif de l'événement thermique majeur est corrélé à l'âge de l'échantillon. L'analyse thermique peut donc être utilisée pour estimer l'âge de la résine, en complément d'autres méthodes de datation. Des régressions linéaires à travers les principales données de pics thermiques disponibles dans notre laboratoire (pour plus d'informations, contactez-nous à deux: GR et ER) et obtenues à partir de résines d'âges géologiques et d'origine différents ( [Ragazzi et al. , 2003 , 2009](#) ) ont permis de comparer les données de comportement des échantillons d'ambre thaïlandais. Différents modèles de régression linéaire ont été utilisés pour estimer l'âge de nos échantillons.

# 3. Résultats

## 3.1 Le spécimen thaï de diatomées ( [Fig.2](#) )

Un seul spécimen de diatomée bipolaire a été trouvé dans l'échantillon ambre KM01. En raison de la présence d'impuretés dans l'ambre, l'échantillon est difficile d'accès. Les caractères présents sur la diatomée thaïlandaise (comme un frustule bipolaire, une valve elliptique avec de longues élévations polaires) indiquent que le spécimen appartient aux Hemiaulaceae [Heiberg 1863](#) et plus précisément au genre *Hemiaulus* [Heiberg 1863](#) , selon les caractères génériques de [Hasle et Syvertsen \(1997\)](#) . L'absence de caractéristiques plus détaillées rend dangereuse une affectation au niveau de l'espèce.

Nous présentons ici la description de la diatomée thaïlandaise, en utilisant la classification présentée par [Guiry et Guiry \(2020\)](#) d'AlgaeBase.

Classe Mediophyceae [Medlin et Kaczmarska, 2004](#)

Sous-classe Chaetocerotophycidae [Round et RM Crawford, 1990](#)

Commander Hemiaulales [Round et RM Crawford, 1990](#)

Famille Hemiaulaceae [Heiberg 1863](#)

Genre *Hemiaulus* [Heiberg 1863](#)

*Hemiaulus* sp.

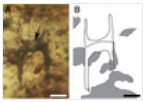
L'échantillon a des valves sous-rectangulaires en vue de la ceinture avec deux longues élévations droites (34 µm de long) parallèles à l'axe pervalvar aux extrémités de l'axe apical. Les élévations dépassent la longueur de la vanne. Les élévations semblent devenir très légèrement plus étroites dans leur partie supérieure. Les extrémités des élévations ne sont pas toutes visibles. L'une de ces élévations polaires présente une épine apicale (3 µm de long) qui représente l'appareil de liaison de la diatomée. La vue de la ceinture permet de distinguer l'hypovalve (la partie supérieure de l'échantillon) et l'épivalve (la partie inférieure de l'échantillon). Grâce à de petites variations dans l'orientation de la lame microscopique et dans la profondeur des observations dans l'ambre, il semble que l'échantillon ait un contour de valve elliptique même s'il n'a jamais été possible de le confirmer par une observation claire de la vue de la valve. En raison du mode de conservation, seule la longueur de la valve le long de l'axe apical a été mesurée (45 µm de long). La courbure de la face de la valve n'a pas pu être déterminée. Il semble que deux pseudoseptae transapicaux délimitent un segment central. Malheureusement, nous n'avons pas pu observer s'il existe un processus labié au centre du segment central. Le manteau de la valve n'est pas profond. Les aréoles sont visibles sur le manteau de la valve et sur les élévations polaires. Cependant, en raison du mode de conservation du spécimen, il n'a pas été possible d'accéder clairement à ce caractère. Aucun schéma clair dans l'organisation des aréoles n'est visible. Une crête marginale hyaline surtout visible sur l'hypovalve entoure la face de la valve et semble relier les deux élévations. La courbure de la face de la valve n'a pas pu être déterminée. Il semble que deux pseudoseptae transapicaux délimitent un segment central. Malheureusement, nous n'avons pas pu observer s'il existe un processus labié au centre du segment central. Le manteau de la valve n'est pas profond. Les aréoles sont visibles sur le manteau de la valve et sur les élévations polaires. Cependant, en raison du mode de conservation du spécimen, il n'a pas été possible d'accéder clairement à ce caractère. Aucun schéma clair dans l'organisation des aréoles n'est visible. Une crête marginale hyaline surtout visible sur l'hypovalve entoure la face de la valve et semble relier les deux élévations. Malheureusement, nous n'avons pas pu observer s'il existe un processus labié au centre du segment central. Le manteau de la valve n'est pas profond. Les aréoles sont visibles sur le manteau de la valve et sur les élévations polaires. Cependant, en raison du mode de conservation du spécimen, il n'a pas été possible d'accéder clairement à ce caractère. Aucun schéma clair dans l'organisation des aréoles n'est visible. Une crête marginale hyaline surtout visible sur l'hypovalve entoure la face de la valve et semble relier les deux élévations. Malheureusement, nous n'avons pas pu observer s'il existe un processus labié au centre du segment central. Le manteau de la valve n'est pas profond. Les aréoles sont visibles sur le manteau de la valve et sur les élévations polaires. Cependant, en raison du mode de conservation du spécimen, il n'a pas été possible d'accéder clairement à ce caractère. Aucun schéma clair dans l'organisation des aréoles n'est visible. Une crête marginale hyaline surtout visible sur l'hypovalve entoure la face de la valve et semble relier les deux élévations.

Remarques: Nous attribuons le spécimen thaïlandais à *Hemiaulus* car nous avons observé des caractéristiques typiques du genre qui le distinguent d'autres genres d'apparence similaire avec des valves «hemiauloid», comme *Cortinocornus* et *Riedelia*. Le spécimen thaïlandais montre un aspect général de la valve semblable à *Cortinocornus*, un genre commun dans les assemblages du Crétacé supérieur de l'île Devon, dans l'Arctique canadien comme mentionné par [Tapia et Harwood \(2002\)](#) et [Witkowski et coll. \(2011\)](#) et aussi dans le Crétacé supérieur de la région de Saratov ([Oreshkina et coll., 2013](#)) et le Paléogène de Russie centrale, Transuralie ([Oreshkina et Radionova, 2014](#)). La principale différence entre les deux genres réside dans la présence d'épines sur les élévations de *Hemiaulus*, alors que *Cortinocornus* ne possède pas ce caractère.

*Riedelia* est un genre fossile contenant des espèces initialement décrites sous le genre *Hemiaulus* principalement du DSDP Leg 38 ([Schrader et Fenner, 1976](#)). Les valvules *Riedelia* sont ponctuées de points isolés, tandis que *Hemiaulus* a des valvules polygonales aréolées. De plus, *Riedelia* a deux épines sur chaque

élévation, tandis que *Hemiaulus* n'en a qu'une. En outre, l'absence de tout pseudoseptae est typique pour *Riedelia*. Dans notre spécimen d'ambre thaïlandais, la présence d'aréoles sur la valve, une seule épine sur chaque élévation et des pseudoseptae transapicaux soutient le placement du spécimen dans le genre *Hemiaulus*.

Fig. 2



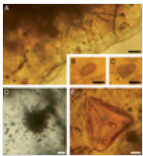
La diatomée *Hemiaulus* trouvée dans l'ambre du Jurassique supérieur et du Crétacé précoce de Thaïlande. A. Photographie de l'échantillon dans une matrice d'ambre foncé. B. Dessin interprétatif de la photographie. La barre d'échelle représente 10 µm. On distingue clairement les parties centrales du frustule et ses élévations typiques. Ils se terminent par des épines correspondant à l'appareil de liaison du frustule. La flèche noire sur A indique la crête marginale hyaline.

### 3.3 Syninclusions ambrées

Le spécimen unique se trouve à proximité de fragments de matière organique décomposée ou de micro-inclusions sphériques à ovoïdes dans une partie très sombre de l'ambre.

La diatomée a été retrouvée avec d'autres syninclusions dont les plus abondantes sont des procaryotes gainés (Fig. 3A). Ils sont composés d'un trichome de 1 µm d'épaisseur entouré d'une gaine translucide de 5 à 8 µm de diamètre. Ces micro-inclusions sont très similaires à celles décrites dans de nombreux ambres du Crétacé (voir revue et discussion dans Saint Martin et Saint Martin, 2018). Quelle que soit leur nature réelle, il s'agit de la plus ancienne occurrence connue de ce type de microorganismes résinicoles. Deux spores différentes de champignons ont également été identifiées. La première est constituée d'une seule cellule ovoïde (Fig. 3B), la seconde correspond à une didymospore (Fig. 3C). Des colonies d'actinomycètes non identifiées ont également été observées (Fig. 3D). Une spore appartenant au genre *Gleicheniidites* Ross ex Delcourt et Sprumont 1955 (Pteridophyta) a également été trouvée (Fig. 3E).

Fig. 3



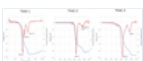
Microfossiles trouvés dans l'ambre de Thaïlande. A. Procaryotes gainés. Barre d'échelle: 20 µm. B. Spore fongique unique. Barre d'échelle: 5 µm. C. Didymospore fongique. Barre d'échelle: 5 µm. D. Colonie d'actinomycètes non identifiées. Barre d'échelle: 10 µm. E. Spore du genre ptéridophyte *Gleicheniidites*. Barre d'échelle: 10 µm.

### 3.4 Analyse thermique

L'événement exothermique principal (indiquant le taux de perte de poids le plus élevé sous chauffage contrôlé) mis en évidence par un pic thermique principal (MaTHEP), variait entre 425 et 435 °C (Fig. 4). Des pics supplémentaires, indiquant d'autres événements exothermiques, se sont produits à 470 °C et à 568–590 °C.

Les régressions linéaires à travers les principales données de pics thermiques ont permis de calculer un âge théorique pour cet ambre (Tab. 1). En considérant un premier modèle linéaire (où l'axe des x est MaTHEP en °C, et l'axe des y est l'âge en Ma), il a été possible d'obtenir, par régression linéaire, une estimation de l'âge des échantillons compris entre 104 et 118 Ma (correspondant à le Crétacé inférieur – Albien) (Fig. 5A). En utilisant un autre modèle de régression linéaire (où l'axe des x est l'âge et l'axe des y est MaTHEP), une estimation plus élevée a été obtenue, allant de 124 à 165 Ma (Fig. 5B). On peut noter que la pente de cette droite est principalement affectée par les données apparemment aberrantes, et donc les valeurs obtenues peuvent être surestimées. L'utilisation d'une régression linéaire robuste n'a cependant pas modifié les valeurs obtenues avec une estimation de modèle linéaire régulier. De plus, la variabilité des pics thermiques observés dans l'ambre thaïlandais analysé suggère qu'il existe probablement un profil de maturation de la résine différent parmi les spécimens, ce qui peut affecter l'estimation de l'âge. L'analyse thermique de l'ambre ne peut être considérée comme une méthode non biaisée d'estimation de l'ambre, mais comme une méthode complémentaire à d'autres estimations d'âge, comme le suggèrent les études paléontologiques et géologiques citées ci-dessus.

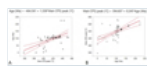
Fig. 4



Courbes thermogravimétriques obtenues avec trois échantillons d'ambre de Thaïlande. La ligne épaisse indique le profil DTG; la ligne fine est le profil TG (voir Ragazzi et al., 2003, 2009 pour plus de détails).

**Tableau 1** Estimation de l'âge de l'ambre thaïlandais par analyses thermogravimétriques.

**Fig. 5**



Ajustement bivarié de l'âge *par rapport au* MaTHEP (pic principal du DTG, ° C) pour plusieurs données disponibles dans notre base de données, obtenus à partir d'échantillons d'ambre d'âges différents, indiqués par des cercles gris. Un coefficient de corrélation significatif ( $r = 0,5730$ ,  $p < 0,0001$ ) a été obtenu dans l'ensemble de l'ensemble de données. Les points noirs le long de la ligne de régression indiquent les trois échantillons d'ambre thaïlandais. En tant que variable dépendante, MaTHEP a été considérée dans le panneau de gauche (A) et l'âge dans le panneau de droite (B); les équations respectives obtenues avec la méthode standard des moindres carrés sont indiquées au-dessus de chaque graphique. La liste complète des données de régression est fournie à titre d'information supplémentaire.

## 4. Discussion

### 4.1 Âge de l'ambre thaïlandais

L'analyse thermique a été utilisée pour avoir une estimation approximative de l'âge de la résine comme décrit dans [Ragazzi et al. \(2003\)](#), en supposant une relation proportionnelle entre la température du principal événement exothermique et l'âge de la résine. En raison des différents pics et modèles mathématiques, l'analyse a révélé des âges estimés contradictoires variant de 165 à 104 Ma. Ces nouveaux résultats suggèrent cependant que l'ambre de Khlong Min pourrait être d'âge Jurassique supérieur-Crétacé précoce. En le comparant à toutes les données précédentes publiées sur l'âge de la formation (voir ci-dessus), il est possible de suggérer que l'ambre de Khlong Min est d'âge jurassique tardif.

### 4.2 Paléoécologie de la forêt ambrée

Les fragments de matière organique décomposée et les micro-inclusions sphériques à ovoïdes dans les parties très sombres de l'ambre sont similaires à certaines micro-inclusions décrites par [Girard et coll. \(2011\)](#) au miel et aux ambres jaunes des Charentes (France). [Girard \(2010\)](#) et [Girard et al. \(2011\)](#) ont interprété ces types d'ambre comme des sécrétions aériennes probables sur le tronc et les branches des arbres résinifères.

La rareté des syninclusions dans l'ambre thaïlandais ne permet pas de reconstruire avec beaucoup de précision l'écologie de la forêt ambrée. La présence de filaments bactériens dans l'ambre thaïlandais, développés dans certains morceaux d'ambre sous forme de réseaux denses de filaments, peut indiquer que l'ambre thaïlandais avait été sécrété dans un environnement humide. Une telle hypothèse est en accord avec [Philippe et al. \(2005\)](#) qui ont interprété les fossiles des limons argileux ambrés comme parautochtone et l'environnement de sédimentation comme la marge d'un lac. La présence d'une spore de fougère dans l'ambre thaïlandais a également confirmé cette hypothèse. Sa découverte est remarquable car le pollen et les spores sont relativement rares dans l'ambre mésozoïque. Des spores de *Gleicheniidites* ont déjà été trouvées dans les sédiments mésozoïques thaïlandais ([Racey et Goodall, 2009](#)). La présence d'une spore dans l'ambre thaïlandais suggère que les conifères résinifères et les fougères Gleicheniaceae ont poussé ensemble dans les végétations jurassiques. Il est fort probable que les fougères formaient le sous-bois des forêts de conifères thaïlandaises. La présence de spores fongiques corrobore également l'hypothèse des forêts résinifères poussant en milieu humide ou proche d'un milieu humide. La présence d'une diatomée marine dans l'ambre thaï indique que les forêts d'ambre poussaient près de la mer. L'interprétation de [Philippe et al. \(2005\)](#) considérant l'environnement de sédimentation comme la marge d'un lac peut ainsi être révisé: il s'agissait d'un bord de mer plutôt que d'un bord de lac.

### 4.3 Gamme stratigraphique des diatomées bipolaires et de l' *hémémie*

Sur la base de données moléculaires étayées par des caractéristiques morphologiques et cytologiques, les Clades 1 et Clades 2a et 2b proposés par [Medlin et Kaczmarek \(2004\)](#) sont reconnus ([Sims et al., 2006](#); [Medlin, 2011](#)) au niveau de la classe: Coscinodiscophyceae contenant des diatomées centrées avec symétrie radiale de la forme et de la structure de la valve; Mediophyceae contenant les centrées bipolaires ou multipolaires et les Thalassiosirales radiales; Bacillariophyceae contenant les pennates.

Le genre *Hemiaulus*, en raison de sa forme bipolaire en vue de la valve, est inclus dans Mediophyceae dans les centrées bipolaires.

[Sorhannus \(2007\)](#), basé sur des analyses d'ARNr SSU codé dans le nucléaire, a estimé la divergence des diatomées bipolaires centrées il y a 150 Ma. [Medlin \(2010\)](#) et [Sato \(2008\)](#) a trouvé des temps de divergence beaucoup plus anciens pour toutes les classes. Leur horloge suggère que les centrées radiaux, classe

Coccinodiscophyceae, sont apparus il y a 180 à 240 Ma et les centrifuges bipolaires, classe Mediophyceae ont divergé de la classe Bacillariophyceae à 183-238 Ma (minimum à maximum, respectivement). Cependant, les enregistrements fossiles de diatomées bipolaires ne sont toujours pas d'accord avec cette estimation. Jusqu'ici, les preuves fossiles de diatomées anciennes de diatomées bipolaires provenaient de sédiments Aptiens / Albiens de la mer de Weddell (Antarctique) où Gersonde et Harwood (1990) ont trouvé *Bilingua rossii* Gersonde et Harwood 1990 et *Kerkis bispinosa* Gersonde et Harwood 1990. Un peu plus jeune (Albien tardif) est l'assemblage diversifié de diatomées marines de l'ambre des Charentes (Girard et coll., 2008, 2009b). Il comprend de nombreux spécimens attribués au genre *Hemiaulus* et un spécimen de *Rutilaria*, nommé *Syndetocystis* dans Girard et al. (2008) et révisé par Witkowski et al. (2011). Ces assemblages témoignent d'une très longue plage stratigraphique (100 millions d'années) pour *Hemiaulus*.

Avant ces découvertes, les divergences entre les données moléculaires et les archives fossiles de différentes familles étaient plus grandes. En effet, les Hemiaulaceae, plus précisément le genre *Hemiaulus*, ont été découverts pour la première fois dans les sédiments marins du Crétacé supérieur (Tapia et Harwood, 2002), avant de devenir plus abondants et diversifiés dans les dépôts du Crétacé supérieur (Strel'Nikova, 1975; Jousé, 1978; Oreshkina et coll., 2013). Au cours du Cénozoïque, ils deviennent très abondants, certaines espèces comme certaines incluses dans le genre *Hemiaulus* qui ont été utilisées comme marqueurs stratigraphiques (Barron et Baldauf, 1995). *Hemiaulus* existant ne comprend que quatre espèces.

Le spécimen thaï étend la gamme stratigraphique du genre *Hemiaulus* au Jurassique supérieur, faisant de *Hemiaulus* le genre de diatomées avec la plus longue gamme stratigraphique jamais trouvée. Selon la datation moléculaire (Sorhannus, 2007), le spécimen thaïlandais fournit des preuves géologiques de la présence d'*Hemiaulus* peu après l'origine des diatomées bipolaires et multipolaires. La phylogénie récemment calibrée des diatomées publiée par Nakov et al. (2018) indique un âge minimum pour l'émergence d'*Hemiaulus* à env. 130 Ma, et l'âge de l'émergence du clade contenant *Hemiaulus* et *Chaetoceros* entre 150 et 100 Ma. Notre découverte d'un spécimen d'*Hemiaulus* dans l'ambre datant du Jurassique supérieur s'accorde assez bien avec les résultats de ce nouvel arbre évolutif de diatomées. Par conséquent, le spécimen thaï étend également le registre fossile des hémiauloïdes en particulier et par conséquent celui des diatomées bipolaires.

D'autres diatomées bipolaires, les Rutilariacées, semblent provenir du Crétacé supérieur (Witkowski et al., 2011). Seul l'éventuel spécimen de *Rutilaria* trouvé dans l'ambre français (Girard et al., 2008) fait vieillir cette famille. *Hemiaulus* de l'ambre thaïlandais soutient la supposition de Ross (1995) suivi de Witkowski et al. (2011), qui considère les Hemiaulaceae comme ancestrales des Rutilariaceae.

La diatomée thaïlandaise corrobore l'estimation proposée par Sorhannus (2007) et confirme l'hypothèse d'une origine des diatomées bipolaires et multipolaires à la fin du Jurassique / début du Crétacé.

Aucune autre preuve de diatomées jurassiques n'est connue, à l'exception des spécimens allemands liassiques problématiques de *Pyxidicula* (Rothpletz, 1896, 1900) comme mentionné ci-dessus.

La découverte de diatomées fossiles dans l'ambre de Charentes (Girard et al., 2008, 2009b) et de Vendée (Saint Martin et coll., 2015) a déjà montré que cette préservation spécifique des diatomées fournit des données importantes qui apportent de nouvelles perspectives dans nos connaissances sur les premiers fossiles des diatomées. Le spécimen thaïlandais renforce l'état de l'art et devrait stimuler des recherches actives sur les ambres du Jurassique au Crétacé précoce. Ambres mésozoïques du Trias d'Italie (Roghi et coll., 2006, 2017), localités de l'ambre jurassique au Liban (Nohra et coll., 2013) et ambre birman moyen du Crétacé (Yu et coll., 2019) pourraient être de bons candidats.

#### 4.4 *Hemiaulus* de longue portée : implications paléogéographiques et paléoécologiques

Comme discuté ci-dessus, la découverte d'*Hemiaulus* dans l'ambre de la Thaïlande du Jurassique supérieur révèle la persistance du genre depuis environ 145-160 millions d'années jusqu'à aujourd'hui. De longues stases morphologiques étaient déjà évoquées pour certains protistes, notamment à base d'inclusions ambrées (Martín-González et coll., 2008). Ces stases possibles ont été principalement observées chez les algues vertes et les amibes. Par exemple, l'ambre Schliersee cénoomanien a conservé six algues vertes différentes, une euglène, deux champignons et seize amibes (Poinar et coll., 1993a, 1993b; Schönborn et coll., 1999; Dörfelt et Schäfer, 2000; Schmidt et coll., 2004). Parmi tous ces fossiles, 19 taxons ont été liés à des genres modernes et, dans certains cas, à des espèces modernes. Une longue plage stratigraphique pour le genre de diatomées *Hemiaulus* peut sembler remarquable pour un groupe d'organismes connus pour avoir des taux d'évolution rapides (Bowler et coll., 2008). Cependant, Wornardt (1972) et Jousé (1978) ont déjà mentionné 11 et respectivement 7 genres dont *Hemiaulus*, connus du Crétacé à nos jours.

Ainsi le genre *Hemiaulus* est présent depuis le début des Mediophyceae, a survécu à différents événements d'extinction comme celui de la frontière Cénoomanienne / Turonienne (Harwood et al., 2007) et a connu plusieurs périodes majeures de renouvellement floral au Cénozoïque, comme celle de l'Éocène moyen-Oligocène précoce (Baldauf, 1992).



La plus ancienne occurrence connue d' *Hemiaulus* (présente étude) provient d'un contexte côtier néritique de basse latitude. L' *hémémie* précoce du Crétacé supérieur de l'ambre français (Charentes) correspond aux environnements côtiers des latitudes moyennes ( Girard *et al.* , 2008 , Girard *et al.* , 2009a , 2009b ; Girard, 2010 ). Ceci est cohérent avec l'observation de Jewson et Harwood (2017) , qui ont suggéré que les diatomées du Crétacé précoce étaient limitées aux marges continentales. Les assemblages de diatomées du Crétacé supérieur (y compris *Hemiaulus* ) sont connus à partir de diatomites extensives développées dans différentes zones géographiques: l'Oural oriental et le nord-ouest de la Sibérie ( *par exemple* Strel'Nikova, 1975 ), les schistes de Marca, la formation de Moreno en Californie ( *par exemple* Hanna, 1927 ; Nikolaev *et coll.* , 2001 ) et aussi dans les sédiments de l'Antarctique (Harwood, 1988 ), dans l'Arctique canadien ( Tapia et Harwood, 2002 ; Witkowski *et al.* , 2011 ) associée à un dépôt dans un habitat côtier peu profond. D'autres occurrences proviennent de sédiments de diatomées enregistrés dans le site 275 de forage en eau profonde de l'océan Pacifique (Hajos et Stradner, 1975 ), océan Indien, site 758 (Fourtanier 1991a ), océan Arctique, Core FI-437 Alpha Ridge (Dell'Agnesi et Clark, 1994 ), CESAR core 6, Arctic Ocean (Barron, 1985 ). Dans les sites arctiques, *Hemiaulus a* été trouvé en association avec des spores au repos, des espèces benthiques et néritiques suggérant un environnement d'eau peu profonde ( Harwood, 1988 ). De mauvaises occurrences de diatomées ou avec des diatomées pyritisées sont également connues du Crétacé inférieur et supérieur (voir la liste dans Tapia et Harwood, 2002 )

Les occurrences de *Hemiaulus au* Paléocène proviennent de vastes sédiments biosiliceux dans la section terrestre et également de profils récupérés par des projets successifs de forage en haute mer. Les assemblages de diatomées comprenant *Hemiaulus* sont connus principalement de la plate-forme russe dans un contexte de bassins marins épicontinentaux peu profonds (pour les revues des sites voir Jousé, 1978 , Oreshkina et Radionova, 2014 ), de la formation de Fur, Danemark (Homann, 1991 ; Fenner, 1994 ) et Seymour Island, Antarctique ( Harwood, 1988 ). *Hemiaulus* est enregistré à partir de plusieurs carottes de forage en haute mer des océans Atlantique, Pacifique et Indien (pour les listes de sites, voir Fourtanier, 1991b ; Renaudie *et coll.* , 2018 ). Au cours du Paléocène, *Hemiaulus* était représenté par une pléthore d'espèces et avait une distribution géographique dans les hémisphères sud et nord, à la fois dans les mers épicontinentales et dans les environnements océaniques plus ouverts.

Les occurrences d' *hémiesulus de l'* Éocène sont documentées dans des sections côtières de la Formation de Fur (Formation de Moler) au Danemark (Benda, 1972 ; Fenner, 1988 ), dans l'Oural, la Sibérie occidentale, le bassin de la Volga, l'Ukraine, le sud du Kazakhstan (voir revue dans Oreshkina et Radionova 2014 ), les schistes de Kellog, Californie (Barron *et coll.* , 1984 ), partie inférieure de la formation océanique de la Barbade et d'Oamaru, Nouvelle-Zélande (Edwards, 1991 ) ainsi que des carottes de forage en eau profonde des océans Atlantique, Pacifique et Indien, mer de Norvège (pour les listes de sites, voir Fourtanier, 1991b ; Barron *et coll.* , 2015 ). Des assemblages de diatomées latitudinales distinctes avec des espèces distinctes de *Hemiaulus* ont été identifiés respectivement pour les hautes et moyennes basses latitudes et pour les basses latitudes avec des espèces cosmopolites (Fenner, 1985 ). Comme au Paléocène, *Hemiaulus* persiste parmi les genres dominants au sein d'assemblages de diatomées correspondant soit aux mers épicontinentales, soit à des environnements océaniques plus ouverts.

Oligocène *Hemiaulus* est documenté à partir de différents noyaux de forage-mer profonde à la fois élevée ( *par exemple* Schrader et Fenner, 1976 ; Monjanel, 1987 ; Scherer *et coll.* , 2000 ) et de basses latitudes ( *par exemple* Barron, 1985 ; Fenner, 1985 ). Un changement majeur concernant la diversité de l' *Hemiaulus* commence avec l'Oligocène moyen, lorsque la plupart des espèces de diatomées typiques de l'Éocène ont disparu ( Fenner, 1985 ). À la fin de l'Oligocène, les espèces d' *Hemiaulus* des hautes latitudes se sont répandues loin vers l'équateur (Fenner, 1984 ) correspondant à une réorganisation des circulations océaniques.

Des gisements de diatomées néogènes ont été étudiés dans le monde entier à la fois dans les affleurements terrestres et dans de nombreux carottes de forage en eau profonde dans différents océans à des latitudes basses, moyennes et élevées. Par conséquent, il est difficile d'énumérer ici les occurrences d' *Hemiaulus* du monde entier. Il convient de noter que la diversité de *Hemiaulus a* chuté continuellement à travers le Miocène et le Pliocène, comme déjà montré par Jousé (1978) dans un diagramme des changements évolutifs dans la composition générique des diatomées marines. Au Néogène, *Hemiaulus* est répertorié parmi d'autres genres liés aux zones littorales ou néritiques ( *eg* Jousé, 1978 ; Monjanel, 1987 ; Pestrea *et coll.* , 2002 ).

Il n'existe que quatre espèces existantes: *Hemiaulus hauckii* Grunow ex Van Heurck 1882 et *H. sinensis* Greville 1875 signalés dans les eaux chaudes à tempérées et *H. indicus* Karsten 1907, et *H. membranaceus* Cleve 1873 dans les eaux chaudes ( Hasle et Syvertsen, 1997 ). *Hemiaulus* récent et actuel sont connus à la fois de néritique (Hendey, 1964 ; Cupp, 1977 ; Guo, 1994 ; Sá *et coll.* , 2013 ) et les écosystèmes marins pélagiques ouverts (Villareal, 1991 ; Rivera *et coll.* , 2003 ; Kemp et Villareal, 2013 ; Anderson *et coll.* , 2018 ).

Il est à noter que le genre *Hemiaulus* n'a pas été réévalué récemment comme ce fut le cas par exemple pour le genre *Triceratium* qui a été scindé en plusieurs genres. D'autres études taxonomiques pourraient révéler que ce qui est actuellement encore appelé *Hemiaulus* pourrait être en fait un groupe de plusieurs genres similaires.

Il semble que pendant une longue période géologique, *Hemiaulus ait* connu des changements écologiques impliquant le passage d'un environnement néritique à un environnement océanique plus ouvert. L'adaptation aux écosystèmes marins pélagiques ouverts a été possible pour les diatomées grâce à des spécificités telles que les symbioses avec les cyanobactéries fixatrices de N<sub>2</sub> (Foster *et coll.*, 2011). La présence d'une telle symbiose, clairement identifiée pour l'*Hemiaulus* moderne (Villareal, 1991), a été interprétée comme une adaptation des diatomées aux eaux pauvres en nutriments de l'océan ouvert (Foster *et al.*, 2011; Kemp et Villareal, 2013). Cette adaptation semble avoir déjà été acquise au Crétacé supérieur puisque les efflorescences d'*Hemiaulus* ont été identifiées par Davies et Kemp (2016) dans les séquences du Crétacé supérieur d'Alpha Ridge (océan Arctique, noyau CESAR 6) et de Marca Shale (formation Moreno, Californie) correspondant aux conditions estivales stratifiées. Leurs observations sont corroborées indirectement par des preuves isotopiques de la fixation de l'azote (Meyers *et coll.*, 2009) et des preuves de biomarqueurs pour la présence de cyanobactéries (Kuypers *et coll.*, 2004; Wagner *et coll.*, 2004).

L'*Hemiaulus* de longue date a été témoin de plusieurs étapes dans l'histoire longue et complexe des diatomées. On pense que certains événements sont des réponses aux changements environnementaux liés aux conditions paléocéanographiques mondiales induites par les changements climatiques mondiaux et la tectonique (par ex. Barron et Baldauf, 1989; Sims *et coll.*, 2006; Harwood *et coll.*, 2007; Kooistra *et coll.*, 2007; Egan *et coll.*, 2013; Lazarus *et coll.*, 2014). *Hemiaulus* a franchi la frontière cruciale entre le Crétacé et le Paléogène, faisant partie des 84% de diatomées (estimation de Harwood, 1988) qui n'ont pas subi d'extinction majeure. Selon les occurrences de son espèce (voir Strel'Nikova, 1975), *Hemiaulus* témoigne d'une zonation latitudinale des diatomées depuis le Crétacé supérieur. *Hemiaulus* fait partie des genres qui ont subi un changement majeur dans la diversité qui s'est produit pendant l'Oligocène. En effet, de nombreuses lignées connues depuis le Crétacé ont disparu ou sont devenues moins communes, alors que de nouveaux taxons ont émergé ou sont devenus plus communs (Kooistra *et al.*, 2007). Cette nouvelle image de la diversité des diatomées est corrélative aux changements globaux (Sims *et al.*, 2006). À partir du Cénozoïque, la réorganisation des masses océaniques est devenue plus évidente avec le début des glaciations antarctiques et du refroidissement en eau profonde au tout début de l'Oligocène (Fenner, 1985; Scherer *et al.*, 2000) et s'est intensifiée au cours du Miocène et du Pliocène, ponctuée par plusieurs étapes de refroidissement à haute latitude (Barron et Baldauf, 1989; Lazarus *et al.*, 2014; Barron *et al.*, 2015). Alors, *Hemiaulus* expérience de la vie dans un monde en mutation, d'une «maison verte» crétacée à circulation thermosphérique à un développement progressif de la cryosphère avec une circulation thermohaline reflétant l'installation continue de glace sur l'Antarctique (Berggren et Prothero, 1992). Le déclin de la diversité de *Hemiaulus* de plus de 40 espèces dans le Crétacé supérieur (Harwood et Nikolaev, 1995) à seulement quatre espèces existantes via une baisse importante de l'Oligocène pourrait s'expliquer au moins partiellement par une tendance plus globale à la baisse des températures de l'eau. Les températures mondiales de surface de la mer du Crétacé supérieur ont été estimées à environ 10 °C plus chaudes qu'aujourd'hui (De Conto *et coll.*, 2000). Le spécimen thaïlandais montre que certains genres de longue durée enregistrés dans l'histoire des diatomées telles que *Hemiaulus* ont pu s'acclimater et / ou s'adapter au cours du temps géologique à diverses conditions du milieu marin.

La découverte d'*Hemiaulus* dans l'ambre thaï pose également des questions sur la distribution paléogéographique initiale des diatomées. En effet, durant le Jurassique-Crétacé inférieur, tous les sites enregistrant des diatomées, dont *Hemiaulus*, étaient situés sur la côte sud de Laurasia. Il est possible que les premières diatomées soient originaires de la rive nord du Téthys sur laquelle les diatomées vivaient dans les eaux côtières peu profondes. Une telle hypothèse n'a pu être vérifiée qu'avec la découverte de nouvelles diatomées fossiles du Jurassique / Crétacé précoce (y compris des gisements d'ambre qui ont démontré leur potentiel pour la préservation des diatomées; Girard *et al.*, 2009b).

Une autre implication paléocéologique liée à la découverte de la plus ancienne occurrence connue d'*Hemiaulus* de l'ambre thaïlandais concerne l'hypothèse sur les habitats anciens des premières diatomées. Selon Harwood *et al.* (2007) des diatomées trouvées dans le premier Crétacé coréen prolongeraient la présence confirmée de diatomées et suggéreraient un habitat continental pour les diatomées précoces. L'apparition du genre marin *Hemiaulus* du Jurassique supérieur dans la même zone géographique soulève évidemment des questions. Il est à noter qu'aucune trace fossile ultérieure n'atteste la présence de diatomées d'eau douce jusqu'au Crétacé supérieur. La cooccurrence simultanée de diatomées marines et d'eau douce devrait donc être confirmée. Le registre de Thai *Hemiaulus* est en accord avec les données moléculaires indiquant que la plupart des lignées basales existantes de diatomées sont marines (Medlin et Kaczmarek, 2004). La découverte du spécimen thaïlandais peut raviver la question toujours récurrente de savoir si les premières diatomées étaient marines ou d'eau douce. *Hemiaulus* est un genre marin typique et aucune espèce n'est connue des milieux saumâtres ou d'eau douce, que ce soit dans les archives fossiles ou dans les assemblages actuels. L'hypothèse des invasions des milieux d'eau douce par les diatomées marines a été invoquée pour expliquer l'évolution de la flore des diatomées à partir des taxons marins à partir de l'enregistrement des diatomées marines fossiles s'étendant avant celles des formes d'eau douce (voir citations dans Sims *et al.*, 2006). Parmi les diatomées centrées, il faut noter l'exemple de l'*Actinocyclus*: il est originaire de milieux marins qui ont connu une grande diversification avant de se déplacer vers les eaux douces (Bradbury et Krebs, 1995). La présence d'*Hemiaulus* uniquement dans les milieux marins depuis son premier signalement connu de l'ambre thaïlandais (travail actuel) concorde avec l'observation de Strel'Nikova

et Lastivka (1999) que les anciennes lignées de diatomées centrées n'ont pas réussi à s'adapter à la faible salinité des eaux intérieures, à l'exception de l' *Archeopyrgus* marin du Crétacé précoce qui est considéré par Harwood et Nikolaev (1995) comme l'ancêtre de l'eau douce *Aulacoseira* .

Enfin, toute découverte de diatomées pré-crétacées pourrait potentiellement aider à répondre à des questions cruciales sur les conditions paléobiogéographiques et environnementales dans lesquelles les diatomées émergent.

## 5. Conclusions

Quant aux angiospermes, Darwin aurait pu décrire l'origine des diatomées comme «un mystère abominable». Bien que l'ambre thaïlandais ne résout pas ce problème, il fournit de nouvelles preuves sur les premiers enregistrements fossiles des diatomées et souligne qu'un enregistrement fossile pré-Crétacé probable devrait exister. À en juger par les plus anciens fossiles de diatomées connus, ces archives fossiles devraient provenir d'environnements néritiques peu profonds qui se sont développés le long de la rive nord du Téthys. Le fait que l'occurrence de diatomée la plus ancienne connue correspond à *Hemiaulus*, un genre encore existant, soulève des questions concernant l'évolution des diatomées: a) la morphologie des frustules qui est censée montrer des innovations évolutives déjà au Jurassique supérieur permettant à ce genre de franchir des frontières critiques tandis que d'autres genres du Crétacé précoce ont disparu; b) des aperçus sur l'histoire précoce des diatomées bipolaires; c) des informations sur les racines des histoires des lignées «les plus anciennes» et «modernes»; d) adaptation / acclimatation aux environnements marins changeants ( par exemple stratification de l'eau et anoxie, systèmes d'upwelling eutropiques, conditions diazotrophes). *Hemiaulus* pourrait être considéré comme ouvrant la voie à la très longue histoire d'un genre marin: de l'origine des diatomées dans le milieu marin à l'expansion géographique, à une forte diversification des espèces puis à un déclin progressif.

## Reconnaissance

Nous remercions M. Philippe et J. Le Loeuff pour une discussion constructive sur l'âge du matériel et N. Rowe pour avoir vérifié l'usage de l'anglais. Nous remercions également A. Giaretta (Padoue, Italie) pour l'analyse thermique de l'ambre. Nous remercions J. Witkowski pour ses aimables suggestions et un critique anonyme pour ses commentaires constructifs. Le matériel est conservé dans la collection du Centre de recherche et d'éducation paléontologique de l'Université Maha Sarakham (Thaïlande). Pour plus d'informations, veuillez contacter V. Suteethorn. Il s'agit de la publication n<sup>o</sup> ISEM 2020-175 SUD de l'Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (France).

## Les références

Anderson EE, Wilson C, Knap, AH, Villareal T. 2018. La floraison estivale de diatomées dans le tourbillon est du Pacifique Nord a été étudiée avec un véhicule de surface autonome de longue durée. *PeerJ* 6: e5387. <https://doi.org/10.7717/peerj.5387> . [CrossRef] [Google Scholar]

Asama K, Nakornsri N, Hinthong C, Sinsakul S. 1981. Quelques jeunes plantes mésozoïques de Trang, dans le sud de la Thaïlande. *Géologie et paléontologie de l'Asie du Sud-Est* 22: 35–47. [Google Scholar]

Baldauf JG. 1992. Eocène moyen par le renouvellement floral des diatomées du Miocène précoce. Dans: Prothero DR, Berggren WA, eds. *Évolution climatique et biotique de l'Éocène-Oligocène* . Princeton University Press, pp. 310–326. [CrossRef] [Google Scholar]

Barron JA. 1985. Biostratigraphie en diatomées du noyau CESAR 6, Alpha Ridge. Rapport géologique initial de CESAR - L'expédition canadienne pour étudier la dorsale Alpha. *Commission géologique du Canada, étude* 84: 137–143. [Google Scholar]

Le juge Barron et le juge Baldauf. 1989. Étapes de refroidissement tertiaire et paléoproduktivité reflétées par les diatomées et les sédiments biosiliceux. Dans: Berger WH, Smetacek VS, Wefer G, eds. *Productivité de l'océan: présent et passé* . John Wiley & Sons Limited, pp. 341–354. [Google Scholar]

Le juge Barron et le juge Baldauf. 1995. Stratigraphie des diatomées marines cénozoïques et applications à la paléoclimatologie et à la paléocéanographie. Dans: Blome CD, Whalen PM, Reed KM, eds. *Microfossiles siliceux* . Cours abrégés de la société de paléontologie en paléontologie. Knoxville (USA): Université du Tennessee, 8: 107–118. [Google Scholar]

Barron JA, Bukry D, Poore RZ. 1984. Corrélation du schiste Kellog de l'Éocène moyen du nord de la Californie. *Micropaleontology* 30: 138-170. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Barron JA, Stickley CE, Bukry D. 2015. Contraintes paléocéanographiques et paléoclimatiques sur l'enregistrement global des diatomées et silicoflagellés de l'Éocène. *Paléogéographie, paléoclimatologie, paléoécologie* 422: 85-100. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Benda L. 1972. Les diatomées de la Formation Moler du Danemark (Eocène inférieur): un rapport préliminaire. *Nova Hedwigia Beihefte* 39: 251-266. [[Google Scholar](#)]

Berggren WA, Prothero DR. 1992. Evolution climatique et biotique Eocène-Oligocène: une revue. Dans: Prothero D, Berggren WA, eds. *Évolution climatique et biotique de l'Éocène-Oligocène*. Princeton University Press, pp. 1-28. [[Google Scholar](#)]

Bowler C, Allen AE, Badger JH, Grimwood J, Jabbari K, Kuo A, et al. 2008. Le génome de *Phaeodactylum* révèle l'histoire évolutive des génomes de diatomées. *Nature* 456: 239-244. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]

Bradbury JP, Krebs WN. 1995. Diatomées continentales fossiles: paléolimnologie, évolution et biochronologie. Dans: Babcock LE, Ausich WI, eds. *Microfossiles siliceux*. Cours abrégés en paléontologie, The Paleontological Society. Knoxville, Tennessee, 8: 119-138. [[Google Scholar](#)]

Buffetaut E, Suteethorn V, Tong H, Köšir A. 2005. Premier dinosaure du bloc Shan-Thai de l'Asie du Sud-Est: un sauropode jurassique de la péninsule sud de la Thaïlande. *Journal de la société géologique de Londres* 162: 481-484. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Chacón-Baca E, Beraldi-Campesi H, Cevallos-Ferriz SRS, Knoll AH, Golubic S. 2002. 70 Ma diatomées non marines du nord du Mexique. *Geology* 30: 279-281. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Chang KH, Bak YS, Park SO. 2007. Diatomées et géologie du Crétacé précoce en Corée. *Journal de la Société paléontologique de Corée* 23: 205-212. [[Google Scholar](#)]

Chonglakmani C, Duan W. 1990. Note sur les dépôts continentaux de la péninsule thaïlandaise avec une description de certains conchostréens. *Géologie pétrolière et gazière* 2: 31-37. [[Google Scholar](#)]

Cuny G, Srisuk P, Khamha S, Suteethorn V, Tong H. 2009. Une nouvelle faune d'élastomobranthes du Jurassique moyen du sud de la Thaïlande. *Geological Society, Londres, Publications spéciales* 315: 95-111. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Cuny G, Liard R, Deesri U, Liard T, Khamha S, Suteethorn V. 2014. Faunes de requins du Jurassique supérieur-Crétacé inférieur du nord-est de la Thaïlande. *Paläontologische Zeitschrift* 88: 309-328. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Cupp EE. 1977. Diatomées du plancton marin de la côte ouest de l'Amérique du Nord. *Bulletin de la Scripps Institution of Oceanography de l'Université de Californie, La Jolla, Californie* 5: 1-238. [[Google Scholar](#)]

Davies A, Kemp AES. 2016. Paléoclimatologie saisonnière du Crétacé supérieur et paléoécologie des diatomées à partir de sédiments stratifiés. *Cretaceous Research* 65: 82-111. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

De Conto RM, Brady EC, Bergengren J, Hay WW. 2000. Interactions entre le climat, la végétation et l'océan du Crétacé supérieur. Dans: Huber B, Macleod KG, Wing SL, eds. *Les climats chauds dans l'histoire de la terre*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 275-296. [[Google Scholar](#)]

DJ Dell'Agnese, Clark DL. 1994. Microfossiles siliceux de la fin du Crétacé chaud et du début de l'océan Arctique. *Journal of Paleontology* 68 (1): 31-47. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Dörfelt H, Schäfer U. 2000. *Palaeozygnema spiralis*, ein Vertreter der Conjugatophyceae in mesozoischen Bernstein aus Bayern. *Hoppea, Denkschriften der Regensburgischen Botanischen Gesellschaft* 61: 785-793. [[Google Scholar](#)]

Edwards AR. 1991. La diatomite Oamaru. *Bulletin paléontologique* 64: 260 du *New Zealand Geological Survey*. [[Google Scholar](#)]

Egan KE, Rickaby REM, Hendry KR, Halliday AN. 2013. Ouvrir les passerelles pour les diatomées amorce la Terre pour la galaciation antarctique. *Lettres* 375: 34–43 de *Sciences de la Terre et Planétaires*. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Falkowski PG, Katz ME, Knoll AH, Quigg A, Raven JA, Schofield O, *et al.* 2004. L'évolution du phytoplancton eucaryote moderne. *Science* 305: 354–360. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Fenner J. 1984. Stratigraphie diatomique planctonique de l'Éocène moyen à l'Oligocène à partir des sites de forage en haute mer dans les océans Atlantique Sud, Pacifique équatorial et Indien. Dans: Hay WW, Sibuet JC, *et al.*, éd. *Rapports initiaux DSDP 75, partie 2*. Washington, pp. 1245-1272. [[Google Scholar](#)]

Fenner J. 1985. Diatomées planctiques du Crétacé supérieur à l'Oligocène. Dans: Bolli HM, Saunders J, Perch-Nielsen K, éd. *Stratigraphie du plancton*. Cambridge University Press, pp. 713–762. [[Google Scholar](#)]

Fenner J. 1988. Occurrence des diatomées pré-quaternaires en Scandinavie reconsidérée. *Meyniana* 40: 133-141. [[Google Scholar](#)]

Fenner J. 1994. Les diatomées de la formation Fur, leur taxonomie et leur interprétation biostratigraphique - résultats du forage de Harre, Danemark. *Aarhus Geoscience* 1: 99–131. [[Google Scholar](#)]

Fontaine H. 1990. Les fossiles du Paléozoïque supérieur et du Mésozoïque de l'ouest de la Thaïlande. Dans: Fontaine H, éd. *Dix ans de recherche CCOP sur le tertiaire de l'Asie de l'Est*. Bangkok (Thaïland): Secrétariat technique du CCOP, pp. 353–357. [[Google Scholar](#)]

Forti A, Schulz P. 1932. Erste Mitteilung über Diatomeen aus dem Hannoverschen Gault. *Beihefte zum Botanischen Zentralblatt* 50: 241–246. [[Google Scholar](#)]

Foster RA, Kuypers MMM, Vagner T, Paerl RW, Musat N, Zehr JP. 2011. Fixation et transfert de l'azote dans les symbioses diatomées-cyanobactéries en haute mer. *Le Journal ISME* 5: 1484-1493. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Foucault A, Servant-Vildary S, Fang N, Powichrowski L. 1986. Un des plus vieux gisements de diatomées découvertes dans l'Albien-Cénomaniens des Alpes-Ligures (Italie). Remarques sur l'affichage de ces algues. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 303: 397–402. [[Google Scholar](#)]

Fourtanier E. 1991a. Biostratigraphie en diatomées du site équatorial de l'océan Indien 758. Dans: Weissel J, Peirce J, Taylor E, Alt J, *et al.*, éd. *Actes du programme de forage océanique, Résultats scientifiques* 121: 189–208. [[Google Scholar](#)]

Fourtanier E. 1991b. Biostratigraphie et taxonomie des diatomées du Paléocène et de l'Éocène du site de l'océan Indien oriental 752. Dans: Weissel J, Peirce J, Taylor E, Alt J, *et al.*, éd. *Actes du programme de forage océanique Résultats scientifiques* 121: 171–187. [[Google Scholar](#)]

Georgi KH. 1976. Mikrofaunistische-lithologische Untersuchungen der Hilssandstein-Region (Apt / Alb) im Raum Salzgitter-Gotlar. *Mitteilungen aus dem Geologischen Institut der Technischen Universität, Hanovre* 13: 5–112. [[Google Scholar](#)]

Gersonde R, Harwood DM. 1990. Diatomées du Crétacé inférieur du site 693 de la patte 113 ODP (mer de Weddell). Partie 1: Cellules végétatives. Dans: Barker PF, *et al.*, éd. *Actes du programme de forage océanique, résultats scientifiques*. College Station, Texas (Ocean Drilling Program), pp. 365–402. [[Google Scholar](#)]

Girard V. 2010. Microcénoses des ambres médio-crétacés français. Taphonomie, systématique, paléoécologie et reconstitution du paléoenvironnement. *Mémoires Géosciences Rennes* 134: 1–293. [[Google Scholar](#)]

Girard V, Schmidt AR, Saint Martin S, Struwe S, Perrichot V, Saint Martin JP, *et al.* 2008. Preuve pour les microfossiles marins de l'ambre. *Actes de l'Académie nationale des sciences des États-Unis d'Amérique* 105: 17426–17429. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Girard V, Néraudeau D, Breton G, Saint Martin S, Saint Martin JP. 2009a. Contamination d'échantillons d'ambre par des microorganismes récents et assainissement mis en évidence par l'ambre du Crétacé moyen de France. *Journal de géomicrobiologie* 26: 21–30. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Girard V, Saint Martin S, Saint Martin JP, Schmidt AR, Struwe S, Perrichot V, *et al.* 2009b. Préservation exceptionnelle des diatomées marines dans l'ambre de l'Albien supérieur. *Geology* 37: 83–86. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Girard V, Néraudeau D, Adl SM, Breton G. 2011. Inclusions de type protiste dans l'ambre, comme en témoigne l'ambre des Charentes. *Journal européen de protistologie* 47: 59–66. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Girard V, Salpeteur I, Dutta S, Bauer H, Raju SV. 2014. Un morceau énigmatique d'ambre dans l'Oligocène du bassin Assam-Arakan (Inde orientale). *Geobios* 48: 1–8. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Guiry MD, Guiry GM. 2020. AlgaeBase. Publication électronique mondiale. Galway: Université nationale d'Irlande. <http://www.algaebase.org>. [[Google Scholar](#)]

Guo YI. 1994. Productivité primaire et phytoplancton dans les mers chinoises. Dans: Zhou D, Liang YB, Zeng CK, éd. *Océanologie des mers de Chine*. Dordrecht (Pays-Bas): Kluwer Academic Publishers 1: 227–242. [[Google Scholar](#)]

Hajos M, Stradner H. 1975. Archaeomonadaceae, diatomaceae et silicoflagellés du Crétacé supérieur de l'océan Pacifique Sud. Deep Sea Drilling Project, Leg 29, site 275. Dans: Kennett JP, *et al.*, éd. *Rapports initiaux du DSDP 29*. Washington, DC, pp. 913-1009. [[Google Scholar](#)]

Hanna GD. 1927. Diatomées du Crétacé de Californie. *Académie des sciences de Californie, papier occasionnel* 13: 1–49. [[Google Scholar](#)]

Harwood DM. 1988. Biostratigraphie des diatomées et silicoflagellés du Crétacé supérieur et du Paléocène inférieur de l'île Seymour, dans l'est de la péninsule antarctique. *Geological Society of America Memoir* 169: 55–129. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Harwood DM, Gersonde R. 1990. Diatomées du Crétacé inférieur du site 693 de la jambe 113 de l'ODP (mer de Weddell). Partie 2: spores au repos, kystes chrysophycéens, un dinoflagellé endosquelettique, et notes sur l'origine des diatomées. Dans: Barker PF, *et al.*, éd. *Actes du programme de forage océanique, résultats scientifiques*. College Station, Texas (Ocean Drilling Program), pp. 403–426. [[Google Scholar](#)]

Harwood DM, Nikolaev VA. 1995. Diatomées du Crétacé: morphologie, taxonomie, biostratigraphie. Dans: Blome CD, *et al.* (organisateurs), *microfossiles siliceux*. *Cours abrégés de la Société de paléontologie en paléontologie* 8, 81–106 [[Google Scholar](#)]

Harwood DM, Nikolaev VA, Winter DM. 2007. Dossiers du Crétacé sur l'évolution, le rayonnement et l'expansion des diatomées. *Documents de la Société paléontologique* 13: 33–59. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Hasle G, Syvertsen EE. 1997. Diatomées marines. Dans: Tomas CR, éd. *Identifier le phytoplancton marin*. États-Unis: Academic Press, pp. 5–386. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Heiberg PAC. 1863. Conspectus critus diatomacearum danicarum. Kritisk overigt over de danske Diatomeer, 6 pls. Kjøbenhavn: Wilhelm Priors Forlag, pp. 1–135. [[Google Scholar](#)]

Hendey NI. 1964. Un compte-rendu introductif des petites algues des eaux côtières britanniques. Partie V. Bacillariophyceae (diatomées). *Enquêtes sur la pêche, série IV. Bureau de la papeterie de Sa Majesté* 1–317. [[Google Scholar](#)]

Homann M. 1991. Die Diatomeen der Fur-Formation (Alttertiär) aus dem Limfjord-Gebiet, Nordjütland / Dänemark. *Geologisches Jahrbuch Reihe A* 123: 285. [[Google Scholar](#)]

Jewson DH, Harwood DM. 2017. Cycles de vie et écologie des diatomées au Crétacé. *Journal of Phycology* 53: 616–628. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Jousé A. 1949. Nouvelles diatomées et silicoflagellés du Crétacé supérieur provenant des sables argileux et de la rivière Bol'shoi Kitoi, versant est du nord de l'Oural. *Botaniceskie Materialy Otdela Sporovyh Rastenij Botaniceskogo Instituta Imeni VL Komarova Akademii Nauk SSSR* 6: 1–6. [[Google Scholar](#)]

Jousé A. 1978. Biostratigraphie de diatomées au niveau générique. *Micropaleontology* 24 (3): 316–326. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Kanjanapayont P. 2014. Style de déformation des roches sédimentaires mésozoïques dans le sud de la Thaïlande. *Journal of Asian Earth Sciences* 92: 1–9. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Kemp AES, Villareal TA. 2013 Production et exportation élevées de diatomées dans les eaux stratifiées - une réaction négative potentielle au réchauffement climatique. *Progress en océanographie* 119: 4–23. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Kemper E, Bertran H, Deiters H. 1975. Zur Biostratigraphie und Paleokölogie der Schichtenfolge Ober Apt / Unter im Beckenzeirum nördlich und östlich von Hannover. *Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft Hanovre* 119: 49–85. [[Google Scholar](#)]

Kooistra WCF, Gersonde R, Medlin LK, Mann DG. 2007. L'origine et l'évolution des diatomées: leur adaptation à une existence planctonique. Dans: Falkowski PG, Knoll AH, eds. *Évolution des producteurs primaires de la mer*. Burlington (États-Unis): Elsevier Academic Press, pp. 201–250. [[Google Scholar](#)]

Kuypers MMM, van Breugel Y, Schouten S, Erba E, Damste JSS. 2004. Les cyanobactéries fixatrices de N<sub>2</sub> ont fourni des nutriments N pour les événements anoxiques océaniques du Crétacé. *Geology* 32 (10): 853–856. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Lazarus D, Barron J, Renaudie J, Diver P, Turke A. 2014. Diversité des diatomées marines planctoniques cénozoïques et corrélation avec le changement climatique. *Plos One* 9 (1), <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084857.g001>. [[Google Scholar](#)]

Lei Z. 1993. La découverte et l'importance de l'assemblage de sporopollens du Jurassique supérieur dans la péninsule thaïlandaise. Dans: Thanasuthipitak T, éd. *Biostratigraphie de l'Asie du Sud-Est continentale: faciès et paléontologie*. Chiang Mai (Thaïlande): Université de Chiang Mai, pp. 361–379. [[Google Scholar](#)]

Martin JE, Deesri U, Liard R, Wattanapitaksakul A, Suteethorn S, Lauprasert K, et al. 2016. Les isotopes du strontium et la résidence à long terme des thalattosuchiens dans l'environnement d'eau douce. *Paleobiology* 42 (1): 143–156. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Martin J, Suteethorn S, Lauprasert K, Tong H, Buffetaut E, Liard R, et al. 2019. Un nouveau téléosaure d'eau douce du Jurassique du nord-est de la Thaïlande. *Journal of Vertebrate Paleontology*. <https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1549059>. [[Google Scholar](#)]

Martín-González A, Wierzchos J, Gutiérrez JC, Alonso J, Ascaso C. 2008. Stase morphologique des protistes dans l'ambre du Crétacé inférieur. *Protist* 159: 251–257. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

McCartney K, Witkowski J, Harwood DM. 2014. Nouvelles connaissances sur la morphologie du squelette des *silicoflagellés* les plus anciens connus: *Variramus*, *Cornua* et *Gleserocha* gen. nov. *Revue de Micropaléontologie* 57: 75–91. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Medlin LK. 2010. Une échelle de temps pour l'évolution des diatomées basée sur quatre marqueurs moléculaires et l'attribution de lignées fantômes aux découvreurs originaux. *Abstracts of the 21st International Diatom Symposium*, Minneapolis, 35 p. [[Google Scholar](#)]

- Medlin LK. 2011. Revue de l'évolution des diatomées depuis l'origine de la lignée jusqu'à leurs populations. Dans: Seckbach J, Kociolek JP, eds. *Le monde des diatomées*. Amsterdam: Springer, pp. 95–118. [[Google Scholar](#)]
- Medlin LK, Kaczmarek I. 2004. Evolution des diatomées: V. Support morphologique et cytologique des clades majeurs et révision taxonomique. *Phycologia* 43: 245–270. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Meesook A, Saengsrichan W. 2011. Jurassique. Dans: Ridd MF, Barber AJ, Crow MJ, eds. *La géologie de la Thaïlande*. Londres (Royaume-Uni): The Geological Society of London, pp. 151–168. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Meyers PA, Bernsconi SM, Yum JG. 2009. 20 Ma fixation d'azote lors du dépôt de schistes noirs du milieu du Crétacé sur la montée du Demerara, océan Atlantique équatorial. *Géochimie organique* 40: 158–166. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Monjanel AL. 1987. Les diatomées oligocènes à holocènes de l'Atlantique nord et de la Méditerranée occidentale. Thèse de doctorat de l'Université de Bretagne occidentale, Brest, Nouvelle série 38, 320 p. [[Google Scholar](#)]
- Nakov T, Beaulieu JM, Alverson AJ. 2018. La diversification accélérée est liée au cycle biologique et à la locomotion dans une lignée hyperdiverse d'eucaryotes microbiens (Diatoms, Bacillariophyta). *New Phytologist* 219: 462–473. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Nikolaev VA, Kociolek JP, Fourtanier E, Barron JA, Harwood DM. 2001. Diatomées du Crétacé supérieur (Bacillariophyceae) du membre Marca Shale de la Formation de Moreno (Californie). *Documents occasionnels de la Clifornia Academy of Sciences* 152: 119. [[Google Scholar](#)]
- Nohra Y, Azar D, Gèze R, Maksoud S, El-Samrani A, Perrichot V. 2013. Nouveaux affleurements d'ambre jurassique du Liban. *Examens des arthropodes terrestres* 6: 27–51. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Oreshkina TV, Radionova EP. 2014. Enregistrement en diatomées du maximum thermique du Paléocène-Éocène dans les paléobasines marines de la Russie centrale, de la Transuralie et des régions adjacentes. *Nova Hedwigia*, Beiheft, 143: 307–336. [[Google Scholar](#)]
- Oreshkina TV, Lygina EA, Vozzhiva OA, Ivanov AV. 2013. Diatomées et silicoflagellés du Crétacé supérieur de la région de Saratov: biostratigraphie et paramètres de sédimentation. *Stratigraphie et corrélation géologique* 21: 222–236. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Pestrea S, Blanc-Valleron MM, Rouchy JM. 2002. Les assemblages de diatomées des niveaux infragypseux du Messinien de Méditerranée (Espagne, Sicile, Chypre). Dans: Néraudeau D, Goubert E, eds. *L'Événement messinien: approches paléobiologiques et paléoécologiques*. *Geodiversitas* 24 (3): 543–583. [[Google Scholar](#)]
- Philippe M, Cuny G, Suteethorn V, Teerantungsigul N, Barale G, Thevenard F, et al. 2005. Un gisement d'ambre jurassique dans le sud de la Thaïlande. *Biologie historique* 17: 1–6. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Poinar G Jr, Wagoner BM, Bauer UC. 1993a. Protistes de corps mous terrestres et autres micro-organismes dans l'ambre du Trias. *Science* 259: 222–224. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Poinar G Jr, Wagoner BM, Bauer UC. 1993b. Description et paléoécologie d'une amibe du Trias. *Naturwissenschaften* 80: 566–568. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Racey A, Goodall JGS. 2009. Palynologie et stratigraphie des séquences de lits rouges du groupe mésozoïque de Khorat en Thaïlande. *Geological Society, Londres, Publications spéciales* 315: 69–83. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Ragazzi E, Roghi G, Giaretta A, Gianolla P. 2003. Classification de l'ambre basée sur l'analyse thermique. *Thermochimica Acta* 404: 43–54. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Ragazzi E, Giaretta A, Perrichot V, Néraudeau D, Schmidt AR, Roghi G. 2009. Analyse thermique des ambres du Crétacé du sud de la France. *Geodiversitas* 31: 163–175. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]



- Renaudie J, Drews EL, Bohne S. 2018. L'enregistrement paléocène des diatomées marines dans les sédiments des grands fonds. *Fossil Record* 21, 183–205. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Rivera P, Avaria S, Cruces F. 2003. La familia Hemiaulaceae (Bacillariophyceae) de las aguas marinas chilenas. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 651–664. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Roghi G, Ragazzi E, Gianolla P. 2006. Ambre triasique des Alpes du Sud (Italie). *Palaios* 21: 143–154. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Roghi G, Kustatscher E, Ragazzi E, Giusberti L. 2017. Ambre du Trias moyen associé aux conifères voltziaiens des Alpes du Sud de l'Italie. *Rivista italiana di paleontologia e stratigrafia* 123: 193–201. [[Google Scholar](#)]
- Ross R. 1995. Une révision de Rutilaria Greville (Bacillariophyta). *Taureau. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Botany Series* 25: 1–93. [[Google Scholar](#)]
- Ronde FE, Crawford RM, Mann DG. 1990. *La biologie des diatomées et la morphologie des genres*. pp. [i-ix], 1–747. Cambridge: Cambridge University Press. [[Google Scholar](#)]
- Rothpletz A. 1896. Über die Flysch-Fucoiden und einige andere fossile Algen, sowie über liasische, Diatomeen führende Hornschwämme. *Zeitschrift der Deutsche Geologische Gesellschaft* 48: 910–914. [[Google Scholar](#)]
- Rothpletz A. 1900. Über einen neuen jurassischen Hornschwämme und die darin eingeschlossenen Diatomeen. *Zeitschrift der Deutsche Geologische Gesellschaft* 52: 154–160. [[Google Scholar](#)]
- Rüst D. 1885. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Radiolarien aus Gesteinen der Jura. *Palaeontographica* 31: 273–321. [[Google Scholar](#)]
- Sá C, Leal MC, Silva A, Nordez S, André E, Paula J, et al. 2013. Variation des assemblages de phytoplancton le long de la côte du Mozambique telle que révélée par HPLC et microscopie. *Journal of Sea Research* 79: 1–11. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Saengsrichan W, Charoentitrat T, Meesook A, Hisada KI, Charusiri P. 2011. Paléo-environnements et cadre tectonique du groupe mésozoïque de Thung Yai dans la péninsule de Thaïlande, avec un nouveau record de *Parvamussium donaiense* Mansuy, 1914. *Gondwana Research* 19: 47–60. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Saint Martin S, Saint Martin JP. 2018. Préservation exquise d'un micro-organisme filamenteux répandu des ambres du Crétacé français: une clé pour l'examen d'un fossile controversé. *Comptes Rendus Palevol* 17: 415–434. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Saint Martin S, Saint Martin JP, Schmidt AR, Girard V, Néraudeau D, Perrichot V. 2015. Le genre intrigant de diatomées marines *Corethron* dans l'ambre du Crétacé supérieur de Vendée (France). *Cretaceous Research* 52: 64–72. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Sato S. 2008. Phylogénie des diatomées araphides, déduite de données morphologiques et moléculaires. Thèse de doctorat, Université de Brême. <http://elib.suub.uni-bremen.de/diss/docs/00011057.pdf>. [[Google Scholar](#)]
- Scherer R, Bohaty SM, Harwood DM. 2000. Biostratigraphie des microfossiles siliceux oligocène et du Miocène inférieur du noyau CRP-2 / 2A du projet de Cape Roberts, Victoria Land Basin, Antarctica. *Terra Antarctica* 7 (4): 417–442. [[Google Scholar](#)]
- Schmidt AR, Schönborn W, Schäfer U. 2004. Diverses amibes fossiles dans l'ambre mésozoïque allemand. *Palaeontology* 47: 185–197. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Schönborn W, Dörfelt H, Foissner W, Krienitz L, Schäfer U. 1999. Une microcénose fossilisée dans l'ambre du Trias. *Journal de microbiologie eucaryote* 46: 571–584. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

- Schrader HJ, Fenner J. 1976. Biostratigraphie et taxonomie des diatomées de la mer de Norvège. Dans: Talwani M, Udintsev G, *et al.*, éd. *Rapports initiaux DSDP 38*. Washington, p. 921–1098. [[Google Scholar](#)]
- Seyfullah LJ, Beimforde C, Dal Corso J, Perrichot V, Rikkinen J, Schmidt AR. 2018. Production et conservation des résines - passées et présentes. *Biological Reviews* 93: 1684–1714. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Sims PA, Mann DG, Medlin LK. 2006. Evolution des diatomées: aperçus à partir de données fossiles, biologiques et moléculaires. *Phycologia* 45: 361–402. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Smetacek V. 1999. Les diatomées et le cycle du carbone océanique. *Protist* 150: 25–32. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Sorhannus U. 2007. Une échelle de temps de l'ARN ribosomal de petite sous-unité codée nucléaire pour l'évolution des diatomées. *Marine Micropaleontology* 65: 1–12. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Strel'Nikova NI. 1975. Diatomées de la période du Crétacé. *Nova Hedwigia Beiheft* 53: 311–321. [[Google Scholar](#)]
- Strel'Nikova NI, Lastivka TV. 1999. Le problème de l'origine des diatomées marines et d'eau douce. Dans: Simola H, éd. *Actes du 14e Symposium international sur les diatomées*, Koeltz Scientific Books, Koenigstein, pp. 195–204. [[Google Scholar](#)]
- Strel'Nikova NI., Martirosjan GN. 1981. Algues diatomées inférieures de Stavropol. *Viestnik LGU, Ser. Biologiya* 3: 52-57. [[Google Scholar](#)]
- Suteethorn S, Le Loeuff J, Buffetaut E, Suteethorn V, Wongko K. 2012. Première preuve d'un dinosaure mamenchisauridé de la formation de Phu Kradung du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur de Thaïlande. *Acta Palaeontologica Polonica* 58 (3): 459–469. [[Google Scholar](#)]
- Tapia PM, Harwood DM. 2002. Biostratigraphie des diatomées du Crétacé supérieur de l'archipel arctique et de la marge continentale nord, Canada. *Micropaleontology* 48: 303–342. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Teerarungsigul N, Raksaskulwong L, Khantaprab C. 1999. Réexamen de la lithostratigraphie de roches mésozoïques non marines dans la région de Thung Yai – Khlong Thom, sud de la Thaïlande. Dans: Khantraprab C, Sarapirome S, eds. *Actes du Symposium sur les ressources minérales, énergétiques et hydriques de la Thaïlande: vers l'an 2000*. Bangkok (Thaïlande): Département des ressources minérales, pp. 109–114. [[Google Scholar](#)]
- Tréguer P, Nelson D, van Bennekom AJ, DeMaster DJ, Leynaert A. 1995. L'équilibre de silice dans l'océan mondial: une réestimation. *Science* 268: 375–379. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Vakhrameev VA. 1987. Les climats et la distribution de certains gymnospermes en Asie pendant le Jurassique et le Crétacé. *Revue de Palaeobotany and Palynology* 51: 205–2112. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Villareal TA. 1991. Fixation de l'azote par le symbiote cyanobactérien du genre diatomée *Hemiaulus*. *Marine Ecology Progress Series* 76: 201–204. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Wagner T, Damste JSS, Hofmann P, Beckmann B. 2004. Euxinia et la production primaire dans les eaux de surface de l'Atlantique équatorial oriental du Crétacé supérieur ont favorisé la formation de schistes noirs marins sous l'action orbitale. *Paléocéanographie* 19 (4): 3009. <https://doi.org/10.1029/2003PA000898>. [[Google Scholar](#)]
- Mur JH. 1975. Diatomées et radiolaires du système crétacé de l'Alberta - un rapport préliminaire. *Association géologique du Canada, Documents spéciaux* 13: 391–409. [[Google Scholar](#)]
- Witkowski J, Harwood DM, Chin K. 2011. Composition taxonomique, paléoécologie et biostratigraphie des diatomées du Crétacé supérieur de l'île Devon, Nunavut, Haut-Arctique canadien. *Cretaceous Research* 32: 277–300. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Wornardt WW Jr. 1972. Distribution stratigraphique des genres de diatomées dans les sédiments marins de l'ouest de l'Amérique du Nord. *Paléogéographie, paléoclimatologie, paléoécologie* 12: 49–74. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Yu T, Kelly R, Mu L, Ross A, Kennedy J, Broly P, *et al.* 2019. Une ammonite piégée dans l'ambre birman. *Actes de l'Académie nationale des sciences des États-Unis d'Amérique* 116: 11345–11350. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Citez cet article comme suit: Girard V, Saint Martin S, Buffetaut E, Saint Martin JP, Néraudeau D, Peyrot D, Roghi G, Ragazzi E, Suteethorn V. 2020. Ambre thaïlandais: un aperçu de l'histoire des premières diatomées? *BSGF - Bulletin des sciences de la Terre* 191: 23.

## Matériel complémentaire

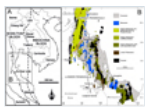
([Accédez ici](#))

## Tous les tableaux

**Tableau 1** Estimation de l'âge de l'ambre thaïlandais par analyses thermogravimétriques.

[↑ Dans le texte](#)

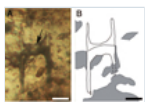
## Tous les chiffres



**Fig. 1**

Carte de localisation de l'affleurement ambré du Jurassique supérieur / Crétacé précoce de la Thaïlande.

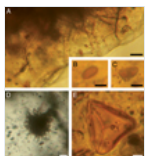
[↑ Dans le texte](#)



**Fig. 2**

La diatomée *Hemiaulus* trouvée dans l'ambre du Jurassique supérieur et du Crétacé précoce de Thaïlande. A. Photographie de l'échantillon dans une matrice ambre foncé. B. Dessin interprétatif de la photographie. La barre d'échelle représente 10  $\mu\text{m}$ . On distingue clairement les parties centrales du frustule et ses élévations typiques. Ils se terminent par des épines correspondant à l'appareil de liaison du frustule. La flèche noire sur A indique la crête marginale hyaline.

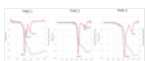
[↑ Dans le texte](#)



**Fig. 3**

Microfossils found in amber from Thailand. A. Sheathed prokaryotes. Scale bar: 20  $\mu\text{m}$ . B. Single fungal spore. Scale bar: 5  $\mu\text{m}$ . C. Fungal Didymospore. Scale bar: 5  $\mu\text{m}$ . D. Colony of unidentified actinomycete. Scale bar: 10  $\mu\text{m}$ . E. Spore of the pteridophyte genus *Gleicheniidites*. Scale bar: 10  $\mu\text{m}$ .

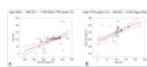
[↑ In the text](#)



**Fig. 4**

Thermogravimetric curves obtained with three samples of Thailand amber. Thick line indicates the DTG profile; thin line is the TG profile (see [Ragazzi \*et al.\*, 2003, 2009](#) for details).

Fig. 5



Ajustement bivarié de l'âge *par rapport au* MaTHEP (pic principal du DTG, ° C) pour plusieurs données disponibles dans notre base de données, obtenus à partir d'échantillons d'ambre d'âges différents, indiqués par des cercles gris. Un coefficient de corrélation significatif ( $r = 0,5730$ ,  $p < 0,0001$ ) a été obtenu dans l'ensemble de l'ensemble de données. Les points noirs le long de la ligne de régression indiquent les trois échantillons d'ambre thaïlandais. En tant que variable dépendante, MaTHEP a été considérée dans le panneau de gauche (A) et l'âge dans le panneau de droite (B); les équations respectives obtenues avec la méthode standard des moindres carrés sont indiquées au-dessus de chaque graphique. La liste complète des données de régression est fournie à titre d'information supplémentaire.

[↑ Dans le texte](#)

## BSGF - Bulletin des sciences de la Terre

Rédacteur en chef: Laurent JOLIVET - [Comité de rédaction](#)

ISSN: 0037-9409 - eISSN: 1777-5817

© SGF ( [Société Géologique de France](#) )

