HAL
open science

LES MICROSPHERES DU PROTEROZOÏQUE SUPERIEUR ARMORICAIN (BRIOVERIEN) : nature , répartition stratigraphique , affinités biologiques

Catherine Mansuy

▶ **To cite this version:**

Catherine Mansuy. LES MICROSPHERES DU PROTEROZOÏQUE SUPERIEUR ARMORICAIN (BRIOVERIEN) : nature , répartition stratigraphique , affinités biologiques. Stratigraphie. Université de Rennes 1 [UR1], 1983. Français. NNT : . tel-01741961

HAL Id: tel-01741961

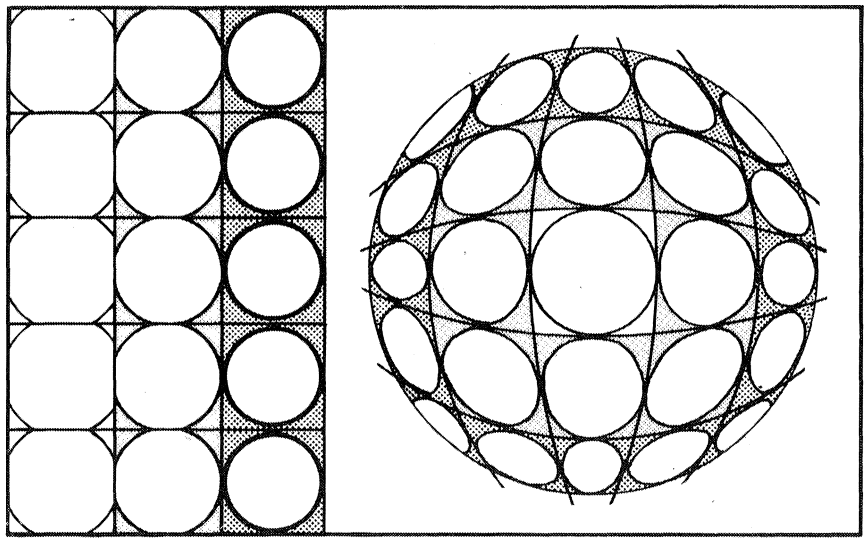
https://insu.hal.science/tel-01741961v1

Submitted on 23 Mar 2018

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

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

LES MICROSPHERES DU PROTEROZOIQUE SUPERIEUR ARMORICAIN (BRIOVERIEN) : nature, répartition stratigraphique, affinités biologiques



Rennes 1983

Catherine MANSUY

1 ex exclu
Prêt

15 MARS 1989

UNIVERSITÉ DE RENNES
BIBLIOTHÈQUE
INSTITUT DE GÉOLOGIE

INSTITUT de GÉOLOGIE
de RENNES

Numero d'inventaire Bibliothèque	5565

1 3 MARS 1989

UNIVERSITÉ DE RENNES
BIBLIOTHÈQUE
INSTITUT DE GÉOLOGIE

Série : C
N° d'Ordre : 771
N° de Série : 296

INSTITUT de GÉOLOGIE
de RENNES
Numéro d'inventaire Bibliothèque 5565

THESE
Présentée

DEVANT L'UNIVERSITE DE RENNES I
U.E.R. "Structure et Propriétés de la Matière"

pour obtenir
le titre de Docteur en Troisième Cycle

Spécialité : GEOLOGIE
Option : Stratigraphie - Paléogéographie

par
Catherine MANSUY

LES MICROSPHERES DU PROTEROZOIQUE SUPERIEUR ARMORICAIN (BRIOVERIEN)
NATURE, REPARTITION STRATIGRAPHIQUE, AFFINITES BIOLOGIQUES

Soutenue le 22 Avril 1983 devant la Commission d'Examen

MM. J. COGNÉ	Professeur à l'Université de Rennes I	Président
J.J. CHAUVEL	Professeur à l'Université de Rennes I	Rapporteur
J.J. CHATEAUNEUF	Chef de Département (carte géologique et Géologie Générale) - BRGM	Examinateurs
H. LARDEUX	Professeur à l'Université de Rennes I	
G. VIDAL	f.o. Docent - Université de Lund (Suède)	

J'ai la raison arraisonnée
Dans un port désert dérisoire ;
Toute ma vie s'est arrêtée
Comme s'arrêterait l'histoire :
Mon coeur-volcan devenu vieux,
Bat lentement la chamade,
La lave tiède de tes yeux
Coule dans mes veines malades.

Coeur-volcan (E. Roda-Gil)

Ceux qui m'ont aidée le savent, je les remercie.

SOMMAIRE

Première partie : INTRODUCTION

HISTORIQUE 1
Les recherches à l'étranger 1
Les recherches en France 2

CADRE GEOLOGIQUE 5
Rappels sur la stratigraphie du Briovérien 5
Corrélations stratigraphiques 11
Echantillonnage 13

Deuxième partie : METHODES D'ETUDE ET DESCRIPTION DES FORMES ARMORICAINES

ORIENTATION DU TRAVAIL ET METHODOLOGIE 15
Echantillonnage 15
Microscopie optique 16
Microscopie électronique à balayage (M.E.B.) 19
Microscopie électronique à transmission (M.E.T.) 20
Microsonde électronique 21

LES MICROFORMES ARMORICAINES 22
Introduction 22
Description des microformes observées 22
Problèmes de l'identité des microformes 40

Troisième partie : SYSTEMATIQUE ET REPARTITION STRATIGRAPHIQUE

DIAGNOSE DES PRINCIPAUX GENRES 55
SYNONYMIES 57
SYSTEMATIQUE DES FORMES ARMORICAINES 58
REPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GEOGRAPHIQUE 69
Répartition stratigraphique des microorganismes étudiés 69
Signification stratigraphique des microorganismes 76

Quatrième partie : AFFINITES BIOLOGIQUES ET ECOLOGIE

INTRODUCTION 79

AFFINITES BIOLOGIQUES DES FORMES ETUDIEES 80

L'hypothèse de Moorman (1974) 80

Affinités possibles avec d'autres Algues Bleues 85

ECOLOGIE ET PALEOENVIRONNEMENT 89

Généralités sur les Cyanophycées 89

Application aux formes fossiles 90

ASPECT EVOLUTIF 94

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 99

PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES 109

Ce travail a été réalisé à l'Institut de Géologie de l'Université de Rennes et au Laboratoire de Micropaléontologie de l'Université de Lund (Suède) ; il a bénéficié de l'aide financière du B.R.G.M.

PREMIERE PARTIE

INTRODUCTION

HISTORIQUE

A l'époque où Jules Verne écrivait les premiers ouvrages de science-fiction, le monde des géologues commençait à se tourner vers l'histoire ancienne de la Terre. Depuis, de nombreux laboratoires ont orienté leurs recherches vers les terrains les plus anciens, Archéen et Protérozoïque.

L'étude plus particulière de l'apparition de la vie sur Terre et de l'évolution lors des temps anté-paléozoïques a suscité un intérêt beaucoup plus tardif, malgré les travaux de quelques pionniers comme Cayeux (1894) et Walcott (1899). Ceci résulte pour une large part, des difficultés liées aux recristallisations métamorphiques dans les roches sédimentaires, mais aussi au fait que les traces de la vie primitive ne sont représentées que par des microformes qui rebutent souvent les paléontologistes et nécessitent des techniques d'étude peu classiques.

Bien que ce soit en France qu'ait eu lieu la découverte des traces de vie les plus anciennes, les chercheurs américains et soviétiques ont pris une avance considérable dans l'étude du sujet, vraisemblablement en raison des vastes étendues occupées par les affleurements de Précambrien sédimentaire en U.R.S.S. comme aux Etats-Unis.

LES RECHERCHES A L'ETRANGER

L'Amérique du Nord en effet, renferme de célèbres affleurements de Précambrien sédimentaire, où ont été décrits de nombreux microfossiles entrés dans la systématique internationale :

- la Formation de Gunflint (Tyler & Barghoorn, 1954) qui est, historiquement, un des gisements fossilifères les plus connus.
- la Formation d'Hector (Cloud & Licari, 1968), où a été décrit (Moorman, 1974) un assemblage de microfossiles intéressant les recherches européennes.
- le Groupe de Belcher (Hofmann & Jackson, 1969), séquence carbonatée où sont préservés des bactéries et des microfossiles à affinités algaires.
- le Groupe de Tindir (Allison & Moorman, 1973), qui permet de compléter les données fournies par la Formation d'Hector.

L'Australie, connue pour sa fameuse faune d'Ediacara, a également fourni une grande variété de microfossiles précambriens :

- dans la Formation de Bitter Springs (Barghoorn & Schopf, 1965), qui a été comparée (Knoll & Golubic, 1979) au Groupe de Belcher, pour une synthèse paléoécologique.

- dans la Dolomite d'Amelia (Croxford & al., 1973) où on retrouve une microflore d'individus solitaires ou multicellulaires, très comparables à ceux de la Formation de Gunflint.

L'ensemble de ces découvertes a suscité chez les chercheurs un intérêt croissant pour les problèmes paléobiologiques (Schopf, 1975), biochimiques (Cloud, 1976 ; Awramik, 1981) au cours des temps précambriens.

En Europe, les micropaléontologistes soviétiques surtout, mais aussi tchèques, polonais et est-allemands, ont décrit (Timofeev, 1959 ; Naumová, 1960 ; Schepeleva, 1962) une abondante microflore qui prend toute son importance dans l'établissement de l'échelle chronostratigraphique d'U.R.S.S. (Keller, 1979 ; Chumakov & Semikhatov, 1981). Présentant déjà pour les terrains paléozoïques de grandes similitudes floristiques et faunistiques avec le Massif armoricain, la Bohême et la Saxe ont livré (Konzalová, 1972 ; Burmann, 1972) une très intéressante microflore précambrienne.

Je citerai enfin les travaux de G. Vidal qui, à partir des années 1970 fournit un grand nombre de données stratigraphiques et interprétatives sur les microfossiles d'Europe (Groënland, Scandinavie, Pologne, U.R.S.S.). L'extension de son étude au Précambrien américain ou australien apporte en outre une excellente base de comparaison.

LES RECHERCHES EN FRANCE

Les travaux concernant le Précambrien armoricain intéressent particulièrement l'étude présentée ici qui s'inscrit dans le même cadre géologique et géographique.

Dès 1894 et à l'instigation de Barrois (1892), Cayeux décrit des organismes microscopiques dans le "terrain précambrien", réputé azoïque.
Les échantillons ont été prélevés près de Lamballe (Côtes-du-Nord) et la seule localisation fournie par l'auteur est le nom d'un hameau : la Ville-au-Roi, en Maroué. D'après la classification alors en vigueur, la roche fossilifère est un phtanite de l'étage des "phyllades de Saint-Lô", étage reconnu comme d'âge précambrien, et bien étudié d'un point de vue pétrographique.
Cayeux y décrit les vestiges de vie apparaissant sous forme de sections circulaires et présentant parfois une ornementation en réseau "nid d'abeilles". Il assimile ces microfossiles à des Radiolaires, leur attribuant par là même une nature siliceuse. Son interprétation est vivement critiquée, et il faut attendre 1950, avec les travaux de G. Deflandre pour voir renaître la micropaléontologie dans le Précambrien armoricain auquel, depuis 1895 et à la suite des travaux de Barrois, on attribue le nom de Briovérien (du latin Briovera : Saint-Lô).

Deflandre (1949) réalise de nouvelles observations sur les plaques minces de Cayeux, déposées au Muséum National d'Histoire Naturelle, sous les numéros CV 51 et CB 1. Il retrouve les microsphères signalées et figurées par son prédécesseur, mais réfute leur appartenance systématique au groupe des Radiolaires. Discutant la nature du test de ces microfossiles, il leur attribue plutôt une nature organique, les classe parmi les Hystrichosphères et décrit l'holotype d'un nouveau taxon : *Palaeocryptidium cayeuxi* DEFLANDRE 1955, dont il donne une diagnose générique assez détaillée.

A la même époque Graindor (1956) entreprend l'étude des phtanites briovériens de Normandie, qu'il "parallélise" avec ceux de la région de Lamballe. Dans plusieurs affleurements du Cotentin sont décrits des microfossiles sphériques d'une taille extrêmement ténue qui sont classés dans deux catégories :

- certains sont conservés à l'état de composés organo-charbonneux et sont attribués à *Palaeocryptidium*,
- d'autres sont conservés à l'état de silice, ce qui réaffirme l'hypothèse de Cayeux (1894).

Deux nouveaux genres à test siliceux sont créés (Graindor, 1975a) : *Cayeuxistylus* et *Cayeuxipora*, famille des Cayeuxidae, placée dans les Incertae sedis. Ces deux genres sont sphériques et présentent un squelette minéral qui pourrait être de la calcédoine, montrant une organisation réticulée.

Deflandre (1960) considère que ces affirmations ouvrent à nouveau un débat pourtant clos. Il reste malgré tout persuadé de l'existence des microfossiles précambriens.

Par la suite, Deflandre (1968) envisage avec les microfossiles décrits par des chercheurs soviétiques et américains, des comparaisons qui représentent une première ébauche de corrélations internationales. Il faut noter ici, dans la systématique française, l'apparition du terme Acritarche : on trouve (Deflandre, 1968) en association avec *Palaeocryptidium*, un nouveau genre, rapporté aux Acritarches : *Eomicrhystridium*.

Remarque : le terme d'Acritarche (Evitt, 1963), du grec akritos : incertain et arkhê : origine, est restreint aux Incertae sedis du paleomicroplancton organique d'origine végétale.

Les travaux de Roblot concernent plus précisément le Briovérien de Normandie. Les microorganismes décrits (Roblot, 1961) dans des échantillons phtanitiques de la Lande des Vardes (Manche) semblent de deux types :

- les uns, sphériques, dépourvus d'ornementation, sont rapportés à *Palaeocryptidium* DEFLANDRE 1955,
- les autres, plus fréquents, apparaissent constitués de nombreuses sous-unités.

D'après certains critères (morphologie, taille, coloration, état de fraîcheur), l'auteur rapproche les microorganismes normands de spores de champignons. Ils prennent d'ailleurs (Roblot, 1963) le nom de Sporomorphes, et ne sont plus étudiés en plaque mince, mais en préparation micropaléontologique (selon la méthode utilisée par Timofeev).

Une pyrogénation est tentée (Roblot & Chaigneau, 1963) sur les phtanites de la Lande des Vardes, afin de préciser la nature des microorganismes : l'étude des produits gazeux résultant de cette pyrogénation indique une appartenance au règne végétal ; ce que confirme une tentative de détermination des isotopes stables du carbone (Roblot & al., 1964). Ces résultats sont étendus (Roblot, 1964a, 1964b) aux phtanites briovériens de Quibou (Manche), de Lamballe (Côtes-du-Nord) et de Vendée.

Une utilisation stratigraphique des Sporomorphes (1964c) est proposée pour deux gisements de roches calcaires dont l'âge est imprécis : les calcaires de la Meauffe (Manche) et de Saint-Thurial (Ille-et-Vilaine). Pour Roblot, la présence des mêmes microorganismes dans ce type de roche confirme leur âge briovérien, attribution stratigraphique particulièrement intéressante pour le calcaire de Saint-Thurial : ce dernier apparaît en effet en fenêtre tectonique dans l'étage des "schistes et poudingues de Gourin" qui avait suscité de vives divergences d'inter-

prétation quant à son âge (Milon, 1928). Les Sporomorphes briovériens sont ultérieurement rattachés (Roblot, 1967) aux Acritarches et sont étudiés à la microsonde électronique. Un nouveau genre, *Hymenophacoïdes*, est décrit, caractérisé par une membrane fine et un faible poids spécifique. Ces remarques reposent sur une étude après broyage et macération à l'acide, mais non associée à une étude directe en plaque mince pétrographique. Une ébauche de calcul statistique complète le travail.
On trouvera dans la thèse de Roblot (1968) les derniers résultats relatifs à son étude des microorganismes briovériens.

Des microorganismes ("dubiofossiles") ont été signalés par Darboux (1973) dans les formations schisto-gréseuses de la Baie de Douarnenez (Finistère) et ont été observés tant en plaque mince qu'en préparation micropaléontologique (Darboux, 1973 ; Chauvel & al., 1979 ; Chauvel & Mansuy, 1981a).
Les microfossiles sont parfois groupés en chapelets, et peuvent être légèrement ellipsoïdaux. La notion de déformation du sédiment est envisagée (Darboux, 1973) pour expliquer des différences d'aspect.
Des comparaisons sont évoquées (Chauvel & Mansuy, 1981b) entre *Palaeocryptidium* DEFL; 1955 et une forme d'Amérique du Nord *Sphaerocongregus* MOORMAN 1974, ainsi qu'entre les formes groupées et les Favososphères décrites (Burmann, 1972) en Europe centrale.
L'inventaire des gisements armoricains livrant des microfossiles précambriens se complète (Chauvel & al., 1979 ; Hirbec, 1979), permettant ainsi d'envisager ces traces de vie d'une façon plus élaborée :

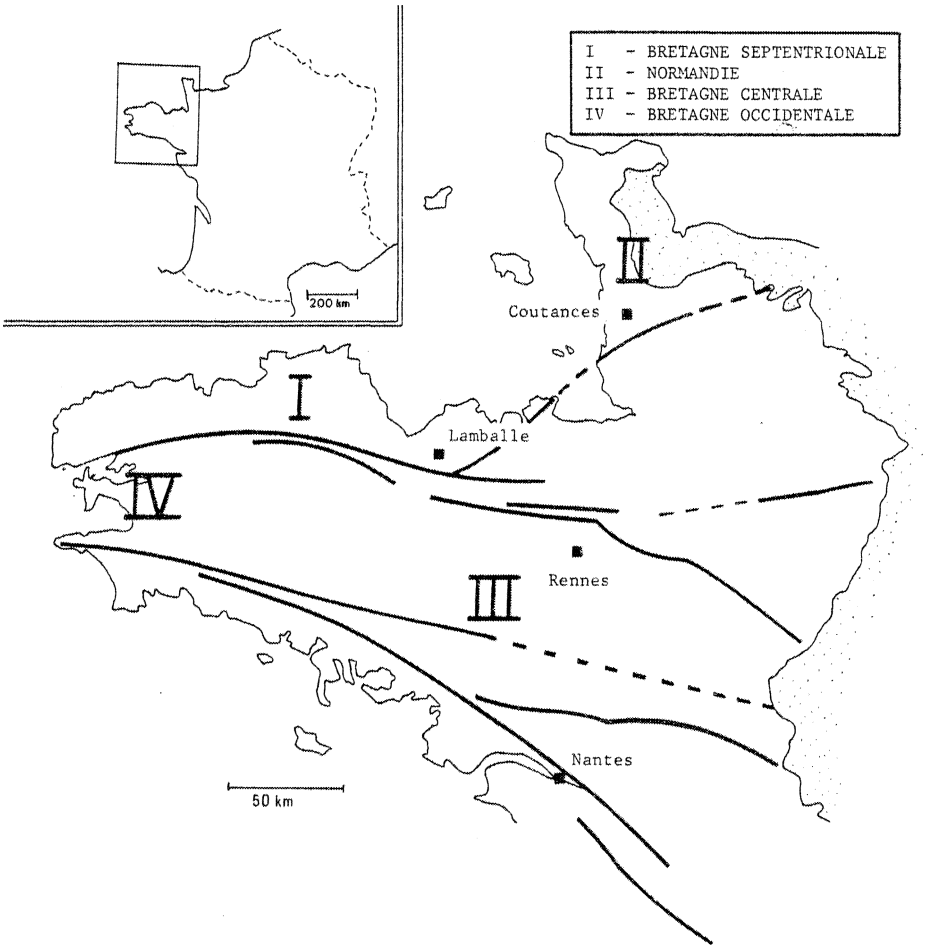
- De par leur morphologie, simple au Précambrien et se compliquant dès le Cambrien, les Acritarches peuvent être les témoins de la limite Précambrien-Cambrien (Deunff, 1975).
- Leur limite de tolérance face au métamorphisme est envisagée (Chauvel & Schopf, 1978).
- Des classements de forme sont ébauchés, en fonction des affinités supposées des microfossiles découverts (Chauvel & Schopf, 1978 ; Hirbec, 1979 ; Chauvel & Mansuy, 1981a).

La plupart des auteurs s'accorde pour rattacher les microfossiles briovériens à des algues primitives (Deunff, 1975), de la famille des Cyanophycées (Chauvel & Schopf, 1978 ; Chauvel & Mansuy, 1981b), ceci par comparaison avec des formes similaires décrites dans le Protérozoïque supérieur des Etats-Unis, d'Europe ou d'Asie, et par rapprochement avec des formes actuelles.
D'autre part, la comparaison de certains microfossiles du Briovérien armoricain avec les formes décrites dans le Précambrien du Maroc (Timofeev & al., 1980) a conduit Choubert et Faure-Muret (1980, 1982) à proposer pour le Briovérien, un modèle stratigraphique fondamentalement différent du modèle classique, basé sur l'analyse des séries sédimentaires et sur les données radiochronologiques. La nature et la valeur stratigraphique des formes utilisées pour bâtir ce nouveau modèle ont déjà fait l'objet de diverses critiques (Chauvel, 1981), sans que, jusqu'à ce jour des éléments décisifs aient pu être apportés à la résolution du problème.

CADRE GEOLOGIQUE

RAPPELS SUR LA STRATIGRAPHIE DU BRIOVERIEN

Le Massif Armoricain est constitué de blocs, ou domaines, juxtaposés, séparés par des accidents divers (carte 1) ; une telle disposition ne facilite pas l'établissement de corrélations régionales. Une synthèse des relations mutuelles de ces blocs a été tentée, en particulier par Cogné (1972), Le Corre (1977), Cogné et Wright (1980).

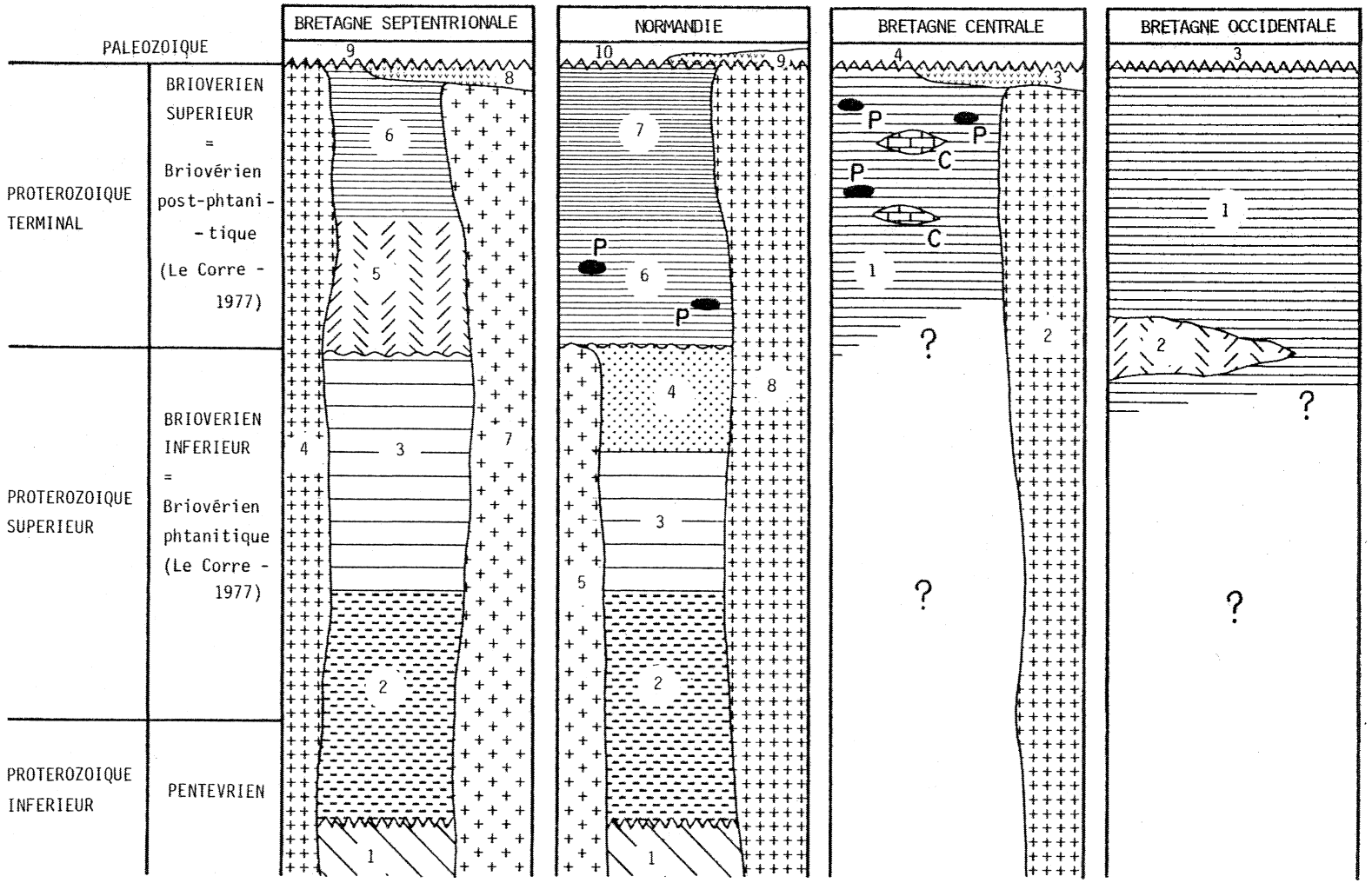


Carte 1 : Principaux domaines structuraux du Massif Armoricain (d'après Chauvel & Robardet, 1980).

L'esquisse présentée ici sera toutefois plus régionale ; la figure 1 schématise les relations entre les différents blocs étudiés.

Bretagne septentrionale (Trégor, Baie de Saint-Brieuc)

L'étude géologique et géochronologique la plus complète, porte sur la région du Trégor (Côtes-du Nord) où on peut reconnaître deux ensembles (Auvray, 1979 ; Auvray & al., 1980) :


PALEOZOIQUE
PROTEROZOIQUE TERMINAL
BRIOVERIEN SUPERIEUR = Briovérien post-phtani-tique (Le Corre - 1977)
PROTEROZOIQUE SUPERIEUR
BRIOVERIEN INFERIEUR = Briovérien phtanitique (Le Corre - 1977)
PROTEROZOIQUE INFERIEUR
PENTEVRIEN
BRETAGNE SEPTENTRIONALE
NORMANDIE
BRETAGNE CENTRALE
BRETAGNE OCCIDENTALE
P
C
?

- le socle pentévrien ancien, d'âge icartien, constitué par les noyaux gneissiques de Morguignen, Trébeurden et Port-Béni. Les âges radiométriques* U-Pb sur zircon sont supérieurs à 1 800 M.A. (Auvray & al., 1980a) et permettent d'attribuer ce socle au Protérozoïque inférieur.
- la couverture briovérienne comprenant deux séries superposées.

Remarque : comme le proposent Cogné et Wright (1980) puis Dupret (1982), pour l'ensemble des régions nord-armoricaines, le Briovérien sera subdivisé en deux termes : Briovérien inférieur et Briovérien supérieur.

. le Briovérien inférieur est représenté essentiellement par des formations sédimentaires et volcano-sédimentaires métamorphisées (amphibolites et leptynites de Cesson-Lanvollon, micaschistes et amphibolites de l'Armorique), auxquelles succèdent les schistes et phtanites (cherts noirs) de Lamballe.

. le Briovérien supérieur semble discordant (Jeannette & Cogné, 1968) sur la série précédente. Il débute par les volcanites de Tréguier et Paimpol, datées à 640 ± 12 M.A. (Vidal P., 1976) et se poursuit par les sédiments détritiques, de la série de Binic à l'Ouest, de la Roche-Derrien à l'Est.

Figure 1 : Répartition stratigraphique et géographique des diverses formations protérozoïques dans le Massif Armoricain*.

BRETAGNE SEPTENTRIONALE (d'après Auvray, 1979, Graviou & al. travaux en cours)

1 : Gneiss de Port-Béni, Morguignen et Trébeurden (2 000 M.A.)
2 : Amphibolites et leptynites de Lanvollon et l'Armorique
3 : Schistes et phtanites de Lamballe
4 : Batholite nord-Trégorrois (620 ± 10 M.A.)
5 : Volcanites de Paimpol et Tréguier (640 ± 12 M.A.)
6 : Série de Binic et Formation de la Roche-Derrien
7 : Diorite de Saint-Quay-Portrieux - Coëtmieux (583 ± 40 et 593 ± 15)
8 : Ignimbrites de Lezardrieux (547 ± 12 M.A.)
9 : Sédiments paléozoïques.

NORMANDIE (d'après Dupret, 1983)

1 : Gneiss d'Icart, Aurigny et La Hague (2 000 M.A.)
2 : Amphibolites, micaschistes et volcanites basiques (complexe spilito-kératophyrique de Montsurvent)
3 : Schistes et phtanites de la Lande des Vardes
4 : Schistes et quartzites de Saint-Pair
5 : Diorite quartzique de Coutances
6 : Schistes, grauwackes et conglomérat (P) de Granville
7 : Schistes de la Laize
8 : Granites mancelliens (590 à 610 M.A.)
9 : Volcanites de Saint-Germain-le-Gaillard
10 : Sédiments du Cambrien inférieur.

BRETAGNE CENTRALE (d'après Le Corre, 1978)

1 : Schistes de Néant avec lentilles du conglomérat de Gourin (P) et du calcaire de Saint-Thurial (C)
2 : Granites mancelliens (590 à 610 M.A.)
3 : Volcanites de Réminiac
4 : Sédiments cambro-trémadociens.

BRETAGNE OCCIDENTALE (d'après Chantraine & al., 1982)

1 : Schistes et conglomérats de Douarnenez
2 : Volcanites de Pen Ar Vir (640 M.A.)
3 : Sédiments cambro-trémadociens.

* Tous les âges fournis ont été calculés avec les constantes suivantes :
$\lambda^{87}Rb = 1,42.10^{-11} an^{-1}$; $\lambda^{238}U = 0,15512.10^{-9} an^{-1}$; $\lambda^{235}U = 0,98485.10^{-9} an^{-1}$.

Il faut toutefois signaler que le massif granodioritique de Perros-Guirec - Bréhat, connu sous le nom de Batholite nord-Trégorrois, intrusif dans les formations du Briovérien et qui avait été daté à 670 M.A. (Adams, 1967), a fourni récemment (Graviou & Vidal P., travaux en cours) un âge de 620 ± 10 M.A. (méthode U-Pb sur zircon), conduisant à reconsidérer la stratigraphie du Briovérien dans cette région.
Actuellement les travaux de Autran et al. (1979), Rabu et al. (1983), tendent vers une nouvelle hypothèse, tant dans le Trégor (Baie de Lannion) qu'en baie de Saint-Brieuc : le Briovérien serait en fait constitué par une série débutant par la Formation de Loquirec (Cesson-Lanvollon) et continue jusqu'à la Formation de Plestin - La Roche-Derrien (Binic).
Quoi qu'il en soit, les deux grands ensembles décrits, socle pentévrien et Briovérien sont recoupés par les massifs dioritiques de Saint-Quay-Portrieux, daté à 583 ± 40 M.A. (Vidal P. & al., 1972) et de Coëtmieux - Fort-la-Latte, daté à 593 ± 15 M.A. (Vidal P. & al., 1974).
Pentévrien et Briovérien sont recouverts par les volcanites acides (ignimbrites) de Lezardrieux, datées à 547 ± 8 M.A. (Auvray, 1975), qui semblent être le terme ultime du magmatisme lié à la subduction anté-cambrienne (Lefort, 1975 ; Auvray & Maillet, 1977 ; Auvray, 1979).
Entre les gneiss icartiens et les volcanites de Tréguier-Paimpol, aucun âge n'a été fourni. On pense donc que le Massif Armoricain n'a pas subi l'orogène grenvillien, bien connu dans d'autres formations précambriennes (Amérique du Nord).
On attribue ainsi (Chauvel & Mansuy, 1981a), généralement, un âge protérozoïque supérieur au Briovérien inférieur, et un âge protérozoïque terminal au Briovérien supérieur.

Normandie - Iles anglo-normandes (figure 1)

Dans le Nord-Est du Massif Armoricain, le socle pentévrien est constitué par des massifs cristallophylliens dont l'âge est voisin de 2 000 M.A. : ce sont les gneiss d'Icart (Adams, 1967 ; Calvez, 1976 ; Calvez & Vidal P., 1978), les gneiss d'Aurigny (Adams, 1967), les migmatites et les gneiss de la Hague (Leutwein & al., 1973).
Comme pour la Bretagne septentrionale, le Briovérien normand rapporté au Protérozoïque supérieur et terminal, peut être divisé en deux groupes (Dupret, 1983) :
. le Briovérien inférieur débute par des schistes métamorphiques, des amphibolites et un complexe spilito-kératophyrique (Formation de Montsurvent). Des siltites à intercalations de phtanites et schistes noirs (Formation de La Lande des Vardes), analogues aux schistes et phtanites de Lamballe, surmontent cette formation. La sédimentation se poursuit par le dépôt de calcaires magnésiens (région de La Meauffe), des grès tufacés (Rampan) et se termine par les schistes et grès rubanés turbiditiques de la Formation de Saint-Pair. Cet ensemble est affecté par un métamorphisme épizonal (zone de la chlorite). On notera la présence d'un pluton, connu sous le nom de diorite quartzique de Coutances et que l'on rapproche de la diorite de Coëtmieux - Fort-la-Latte [c'est-à-dire un âge de 593 ± 15 M.A. (Vidal P. & al., 1974)].
. Le Briovérien supérieur est essentiellement détritique et remanie les dépôts antérieurs (volcanites et phtanites). On y trouve principalement des grauwackes, des siltites et des argilites dans lesquels s'intercalent des niveaux conglomératiques (Formation de Granville) auxquels une origine glaciaire a été attribuée (Wegmann & al., 1950 ; Graindor, 1957). De nouvelles observations [Winterer, 1964 ; Crowell, 1980 (communication orale)] ainsi qu'une étude synthétique (Schermerhorn, 1975) de ce niveau, classiquement connu sous le nom de tillite de Granville,

réfutent l'hypothèse d'une origine glaciaire. Pour Dupret (1983), ce serait en fait une diamictite ou une fluxoturbidite proximale : dépôt proche de la source d'apport terrigène, se formant au débouché des canyons sous-marins. Les conséquences de cette nouvelle interprétation seront exposées au titre des corrélations stratigraphiques (p. 12). Les schistes de la série de La Laize sont concordants sur la Formation de Granville. Le climat métamorphique ayant affecté le groupe supérieur est essentiellement anchizonal.
L'ensemble de ces formations précambriennes est recoupé par des plutons grano-dioritiques dont l'âge est compris entre 590 M.A. et 610 M.A. (Jonin & Vidal P., 1975 ; Vidal P., 1976 ; Jonin, 1981).
Quant au Cambrien, il est discordant sur cette succession et on notera la présence, sous le Cambrien inférieur, de volcanites (Saint-Germain-le-Gaillard), dont la position a été controversée (Boyer & al., 1972).
Remarque : pour Dupret (1982,1983), il n'y a pas de discordance majeure entre le groupe inférieur et le groupe supérieur. La "discordance" de Quibou ne serait que l'illustration d'une glyptogénèse accompagnée d'une phase de plissement légère précédemment considérée comme phase orogénique dite cadomienne I (Graindor, 1957b, 1965).

Bretagne centrale, orientale et occidentale (figure 1)

On ne retrouve pas de socle icartien dans ces différentes régions.
En Bretagne centrale et orientale (Le Corre, 1977 ; Chantraine & al., 1982), le Briovérien est représenté par des schistes, des grauwackes et des grès où sont interstratifiées des lentilles conglomératiques (poudingue de Gourin) et des niveaux carbonatés (calcaires de Vern et Saint-Thurial). Une des caractéristiques essentielles de ces sédiments est la présence de nombreux fragments détritiques de cherts noirs (phtanites).
Les volcanites acides de Réminiac (Quété, 1975) semblent interstratifiées au sommet de ce Précambrien et dans les premières assises paléozoïques du Cambro-Trémadoc, discordantes sur le Briovérien.
Le Briovérien de la baie de Douarnenez (Bretagne occidentale) présente les mêmes caractéristiques pétrographiques et les mêmes relations avec la couverture paléozoïque (Darboux, 1973). On notera toutefois la présence de coulées spilitiques à Pen Ar Vir, datées à 640 M.A. (Leutwein & al., 1969) et qui ont été rapprochées (Auvray & Maillet, 1977) des spilites de Tréguier-Paimpol (Bretagne septentrionale). Si on compare le Briovérien de ces trois régions avec celui de Normandie ou du Trégor, on lui attribue un âge protérozoïque terminal.
Pour Le Corre (1977;1978), on peut également assimiler le Briovérien de Bretagne centrale, orientale et occidentale à un terme post-phtanitique, en opposition à un Briovérien plus ancien, caractérisé par la présence de phtanites. C'est le Briovérien inférieur, dit phtanitique, qui affleure en Normandie (série de La Lande des Vardes) et en Bretagne septentrionale (série de Lamballe).
Quant au Briovérien post-phtanitique, il renferme au contraire des fragments remaniés de phtanites, sous forme de grains ou de galets, provenant des formations briovériennes plus anciennes qu'on ne retrouve pas à l'affleurement en Bretagne centrale, orientale ou occidentale.

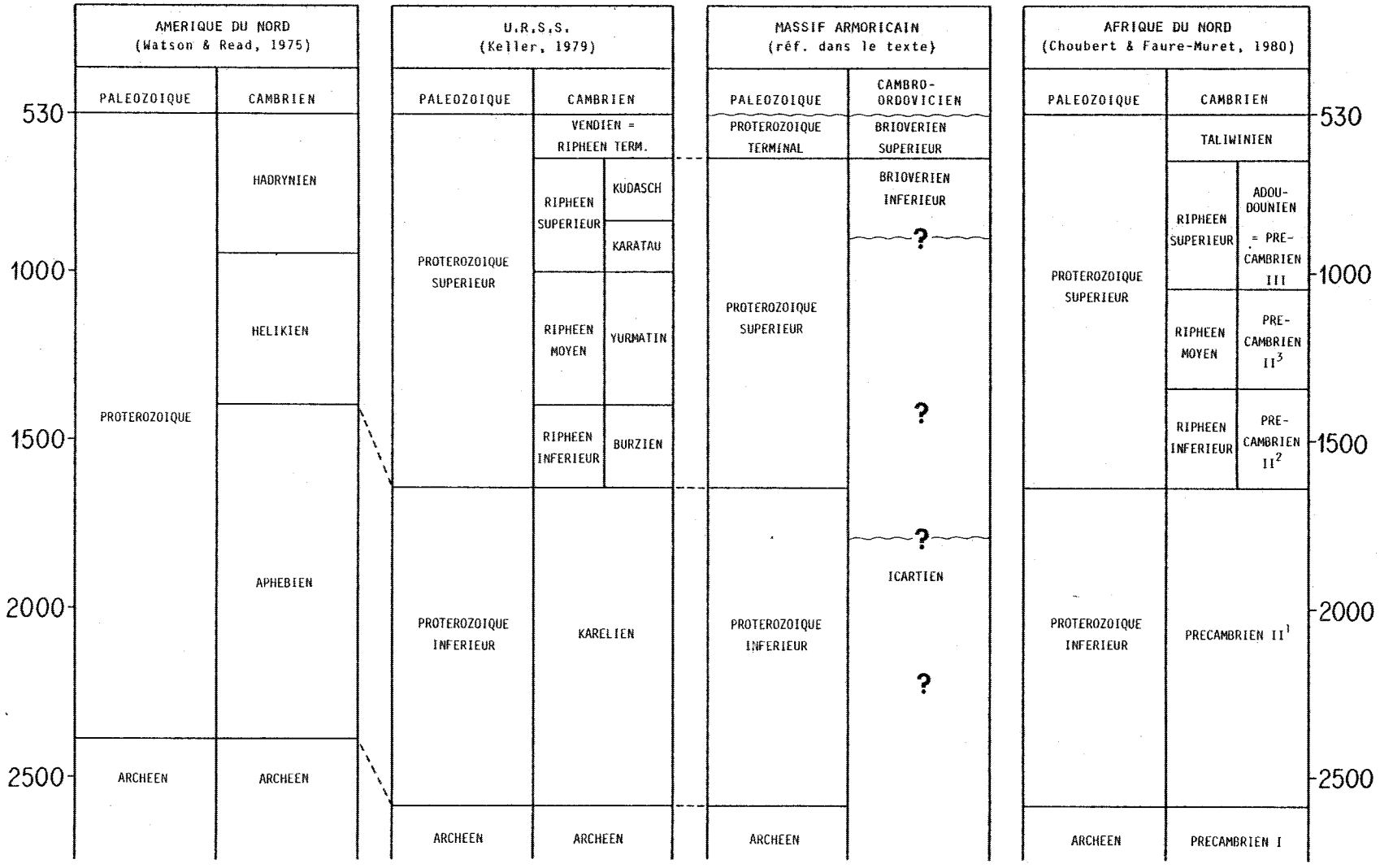


Tableau 1 : Le Précambrien : essai de corrélations stratigraphiques internationales.

CORRELATIONS STRATIGRAPHIQUES

Le cadre chronostratigraphique du Précambrien armoricain peut être comparé aux échelles établies dans le monde pour d'autres terrains de ce type.

Précambrien d'Amérique du Nord et d'U.R.S.S.

L'échelle nord-américaine est établie à l'aide, outre de la microflore, des événements orogéniques majeurs ayant affecté le Précambrien (Read & Watson, 1975). L'échelle soviétique est essentiellement basée sur le contenu micropaléontologique des sédiments et sur des données radiométriques (Keller, 1979 ; Chumakov & Semikhatov, 1981).
Le tableau 1 montre les corrélations admises, en tenant compte des nouveaux résultats relatifs à la limite Précambrien-Cambrien (Odin & al., 1982).

Précambrien d'Europe centrale

Le manque de données radiométriques et l'oblitération des relations sédimentaires par les événements orogéniques ou plutoniques ultérieurs, ne permettent pas d'établir une échelle stratigraphique complète, s'inscrivant dans le tableau 1 de corrélations.
Les travaux de Konzalová (1972) pour la microflore et de Šmejkal (1964) pour la géochronologie permettent toutefois de proposer le tableau 2.

MASSIF ARMORICAIN	EUROPE CENTRALE
PALEOZOIQUE	PALEOZOIQUE
BRIOVERIEN SUPERIEUR	GROUPE POST-SPILITIQUE
⁂ 640 M.A. : spilites de { Paimpol / Pen Ar Vir	⁂ 647 M.A. : Groupe des spilites
BRIOVERIEN INFERIEUR	GROUPE PRE-SPILITIQUE
	?
ICARTIEN	

Tableau 2 : Le Protérozoïque supérieur : essai de corrélation entre le Massif Armoricain et l'Europe centrale.

Précambrien d'Afrique du Nord

Dans le tableau 1, l'échelle chronostratigraphique africaine classiquement admise, est comparée à l'échelle armoricaine.

Mais les travaux de Choubert et Faure-Muret (1980) mettent en cause de telles corrélations. Pour ces auteurs, en effet, les âges radiométriques obtenus sont tous rajeunis et ils proposent le schéma reproduit dans le tableau 3.

SCHEMA CLASSIQUE		NOUVEAU SCHEMA
PALEOZOIQUE	CAMBRO-ORDOVICIEN	RIPHEEN SUPERIEUR
BRIOVERIEN SUPERIEUR	VENDIEN	RIPHEEN MOYEN
BRIOVERIEN INFERIEUR	RIPHEEN SUPERIEUR	RIPHEEN INFERIEUR
ICARTIEN	PROTEROZOIQUE INFERIEUR	PRECAMBRIEN II^1

Tableau 3 : Rappel schématique de la stratigraphie dans le Massif Armoricain au Protérozoïque. Comparaison avec le nouveau schéma (Choubert & Faure-Muret, 1980).

Leur nouvelle interprétation s'appuie sur des analogies de faciès entre l'Anti-Atlas marocain et le Massif Armoricain :

- la série rouge cambro-trémadocienne est ainsi assimilée à une série continentale peu développée, étant comparée à l'ensemble Adoudounien-Taliwinien, lui-même continental et rouge.
- l'épisode particulier constitué par l'étage de Granville est rapproché d'un niveau tillique du Maroc, rapporté au Précambrien II^3. L'épisode de Granville devient d'après ces auteurs, un niveau repère du Riphéen moyen.

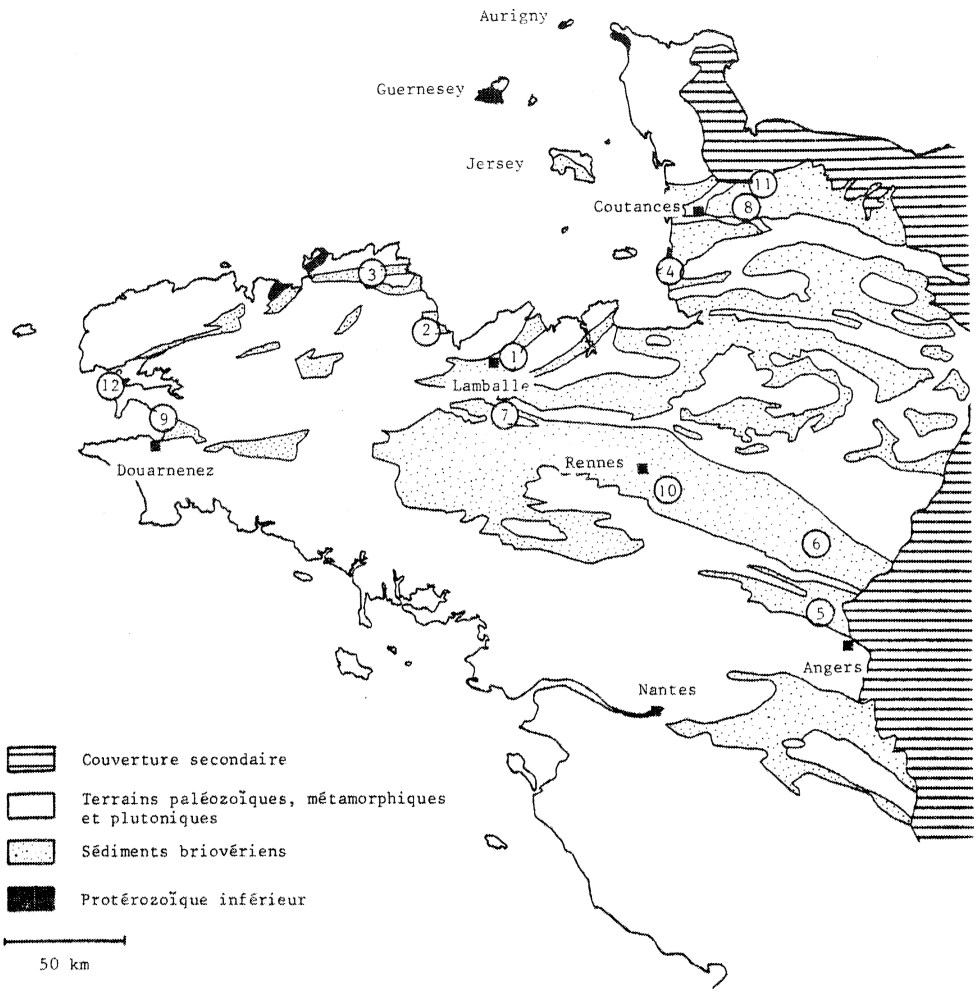
Je rappellerai brièvement les arguments opposés à ce nouveau schéma (Chauvel, 1981) :

- la série rouge affleure largement en Bretagne centrale (Le Corre, 1978) et présente toutes les caractéristiques d'un sédiment marin épicontinental (bioturbation, ripple-marks), d'une puissance pouvant atteindre plusieurs centaines de mètres. D'autre part, la série pourpre passe, vers son sommet, à des grès marins, renfermant des fossiles arénigiens : elle est donc d'âge au moins cambrien et sans doute arénigien, en partie sommitale.
- le niveau "tillitique" de Granville serait une fluxoturbidite proximale où on ne trouve aucune trace des affinités glaciaires supposées (Winterer, 1964 ; Dupret, 1983).

Quant aux arguments micropaléontologiques avancés par Timofeev & al. (1980) pour appuyer le nouveau schéma, ils sont fortement mis en doute suite à la méthode utilisée, au manque d'illustrations et surtout suite à l'utilisation de formes dont l'extension stratigraphique dépasse le Cambrien.

Sans entrer plus en avant dans les détails de cette polémique (Chauvel, 1981 ; Vidal G., comm. pers.), je considèrerai comme valide pour la suite de ce travail le schéma classique de la stratigraphie du Protérozoïque armoricain et j'utiliserai comme base de corrélations, les données du tableau 1.

Ayant situé le Précambrien armoricain dans son cadre régional (figure 1), puis dans un ensemble global (tableau 1), il est nécessaire de revenir à l'échelle de l'échantillon, dans un cadre local (carte 2).



Carte 2 : Localisation des gisements fossilifères étudiés du Protérozoïque du Massif Armoricain. 1 : région de Lamballe ; 2 : région de Binic ; 3 : Trégor (Keralain) ; 4 : région de Granville (Pointe du Thar, Donville) ; 5 : La Membrolle ; 6 : Château-Gontier ; 7 : Loyat ; 8 : Quibou (Lande des Vardes) ; 9 : Baie de Douarnenez ; 10 : Vern-sur-Seiche ; 11 : La Meauffe ; 12 : presqu'île de Crozon.

ECHANTILLONNAGE

Les sites de prélèvement sont localisés sur la carte 2. Pour ce travail, les faciès pétrographiques échantillonnés sont au nombre de quatre.

Les schistes

Ce sont en fait des pélites ou des siltstones gris à noirs, légèrement métamorphisés (épizone à anchizone) et déformés, prenant ainsi un débit schisteux. Ces schistes, parfois verdâtres

constituent l'essentiel des sédiments briovériens et représentent le plus grand nombre d'affleurements étudiés :

- région de Lamballe, Binic, Trégor (Côtes-du-Nord)
- région de Donville, Saint-Pair, Pointe du Thar (Manche)
- La Membrolle (Maine-et-Loire)
- région de Château-Gontier (Mayenne)
- région de Sérent (Morbihan).

Les phtanites

Ce sont des cherts noirs interstratifiés dans les schistes du Briovérien inférieur ou remaniés à l'état de galets dans le Briovérien supérieur. Il s'agit de roches siliceuses, grises à noires, dures et homogènes, à cassure esquilleuse. Ces phtanites sont essentiellement constitués de quartz à structure microquartzitique, de matière charbonneuse, et sont parfois recoupés par des veinules de quartz secondaire. Les affleurements étudiés sont les suivants :

- Quibou (carrière de Pont-Mazet) et la Lande-des-Vardes (Manche)
- région de Lamballe (Côtes-du-Nord).

Les grauwackes

Dans la classification de Gilbert (1955) et Dott (1974), les grauwackes du Briovérien se placent dans le champ des wackes subfeldspathiques (Chantraine & al., 1982) et des wackes sublithiques (Le Corre, 1977). Ce sont des roches immatures (immaturité de texture et immaturité de composition), à matrice abondante, plutôt chloriteuse, et qui sont généralement de couleur sombre. Les grauwackes étudiées affleurent dans la presqu'île de Crozon (plages de Goullien et Porz-Naye) et en baie de Douarnenez (Finistère).

Les calcaires

Les sédiments carbonatés sont assez rares à l'affleurement. Ils apparaissent sous forme de lentilles au sein des schistes décrits précédemment et sont tous recristallisés. Dans la région de Vern (Ille-et-Vilaine), ils sont gris, finement lités et plus ou moins riches en quartz détritique.
Dans la carrière de la Meauffe (Manche), ce sont des calcaires dolomitiques, plus massifs, silicifiés, présumés oncolithiques (Juignet, 1962). On y observe un niveau conglomératique renfermant des galets de phtanite, mais sa position stratigraphique exacte n'est pas connue.

DEUXIEME PARTIE

METHODES D'ETUDE ET DESCRIPTION DES FORMES ARMORICAINES

ORIENTATION DU TRAVAIL ET METHODOLOGIE

Les recherches micropaléontologiques dans les sédiments protérozoïques de Bretagne ont d'abord été orientées vers une possible utilisation stratigraphique des formes fossiles, afin de compléter les données structurales, pétrographiques ou géochronologiques, acquises antérieurement. Devant la complexité des problèmes posés, l'orientation initiale des recherches a du être modifiée petit à petit.
Les formes énigmatiques des sédiments briovériens ont été tout d'abord systématiquement inventoriées et décrites, dans leur cadre géographique et géologique. On a ensuite tenté de définir leur nature et leurs éventuelles affinités avec des formes actuelles ; on a également essayé de procéder à un rapprochement avec des formes fossiles déjà reconnues. D'autre part, une attention particulière a été accordée aux problèmes des artefacts et des pyritosphères, susceptibles d'accompagner les microfossiles véritables.
Afin de tenter une approche de ces diverses questions dans le cadre du sujet, j'ai utilisé les méthodes d'étude micropaléontologique classiques, qui ont été éventuellement "aménagées" de façon à répondre à l'ensemble des données.

ECHANTILLONNAGE

Pour réaliser un échantillonnage dans le Massif Armoricain, au sein du Briovérien, comme au sein du Paléozoïque, on ne peut se limiter à quelques prélèvements ponctuels, pris au hasard. Il faut échantillonner les divers termes de la succession stratigraphique actuellement admise, tout en se rappelant que la corrélation des faciès, d'une région à l'autre, reste difficile, voire impossible à établir.
De plus, les sédiments protérozoïques armoricains, souvent altérés, sont affectés par plusieurs événements tectoniques et par un léger métamorphisme. Ceci implique une sélection des points de prélèvement, qui peut être facilitée par une bonne approche cartographique, et être guidée par les données des travaux antérieurs, dans le souci d'étudier les divers milieux de conservation. Hormis quelques rares cas, les prélèvements sont surtout réalisés dans des carrières et en falaises, là où le matériel visible à l'affleurement, a toutes les chances d'être le moins altéré. Enfin, de bons renseignements sur les faciès pétrographiques a priori favorables, conduisent à échantillonner, même si, contrairement aux macrofossiles, les microfossiles ne signalent pas leur présence. Pour la suite de l'étude, l'aspect macroscopique de la roche n'est que très peu abordé, on lui a préféré l'observation au microscope.

MICROSCOPIE OPTIQUE

Lames minces pétrographiques

Dans un premier temps, l'examen des lames minces a pour but de définir d'une façon générale les caractéristiques pétrographiques (minéralogie) des échantillons prélevés. On peut donc approcher les conditions de sédimentation, caractériser l'influence d'un éventuel métamorphisme et déceler la présence de phénomènes de déformation.
Si des fossiles sont présents dans la plaque mince, on est alors en mesure de décrire succintement leur milieu de conservation, et on entreprend une observation minutieuse de cette plaque (objectif à immersion (x 100) Microscope Leitz-Orthoplan pol.). Chaque forme suffisamment significative est décrite brièvement, photographiée (pellicule Ilford PAN F - 50 ASA), et repérée dans la plaque mince à l'aide d'un repéreur England.

Extraction

Cette méthode a été appliquée aux échantillons briovériens avec l'aide de A. Le Hérissé et F. Paris.

Préparation

- Broyage dans un mortier du coeur de l'échantillon jusqu'à l'obtention de particules d'environ 1 à 2 mm.
- Macération du granulat pendant une douzaine d'heures dans 200cc d'acide. Le choix de l'acide est guidé par la nature de l'échantillon :

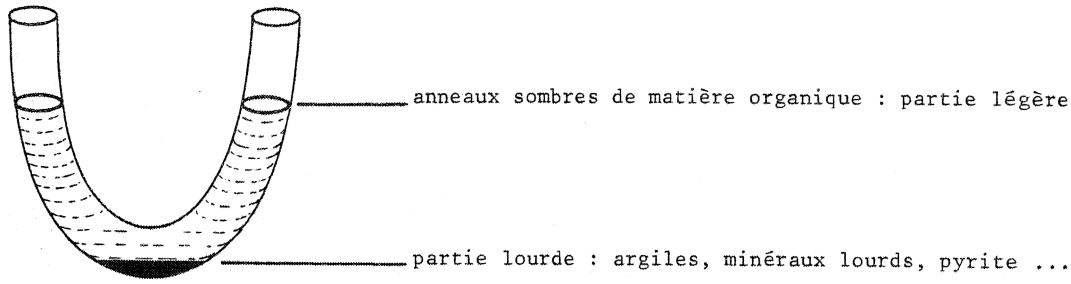
. roches siliceuses et argileuses : acide fluorhydrique,
. roches calcaires : acide chlorhydrique puis acide fluorhydrique.

- Lavages par centrifugations successives (2 000 t/mn, pendant 3 minutes) afin d'éliminer l'acide et la fraction argileuse très fine.
- Tamisage à 53 µ ; on conserve la fraction fine.

Pour plusieurs échantillons, la manipulation a été arrêtée à cette étape. Il suffit alors de monter une goutte du résidu final dans de la gélatine glycérinée, entre lame et lamelle.
Pour certains échantillons, on procède avant le montage, à une attaque par l'acide chlorhydrique à chaud, afin d'éliminer les fluorures ayant pu éventuellement se former lors du séjour dans l'acide fluorhydrique.
Pour les autres échantillons, on poursuit ainsi :

- Légère oxydation par un mélange HNO_3 + $HClO_3$, qui détruit une partie de la matière organique amorphe, mais surtout qui éclaircit les microfossiles et facilite leur observation dans les lames.
- Lavage par centrifugations successives (2 000 t/mn pendant 3 minutes) dans de l'alcool de plus en plus concentré (50 % puis 95 %) afin d'éliminer la fraction aqueuse.
- Mélange du résidu à du bromoforme-éthanol (densité 2,1) afin de séparer les différents constituants.
- L'ensemble est versé dans un tube souple que l'on plie en U.
- Centrifugation à 1 000 t/mn pendant 5 minutes.

Après centrifugation, on observe la répartition suivante :



- Récupération de la partie légère en pinçant le tube sous les anneaux. Il a rarement été tenu compte de la partie lourde.
- Lavage de la fraction retenue par centrifugations successives (2 000 t/mn pendant 3 minutes) dans l'alcool à 95 % puis à 50 % afin d'éliminer le bromoforme.
- Lavage à l'eau.
- Montage dans la gélatine glycérinée, entre lame et lamelle.

Intérêt et limite de la méthode

On procède avec le montage obtenu, comme avec une lame mince pétrographique : observation, description, repérage, figuration, photographies. La recherche des formes est facilitée par l'élimination des éléments minéraux et par la clarté des préparations. Les organismes eux-mêmes sont éclaircis et on peut distinguer aisément toute trace d'ornementation ou d'appendice. Par le biais de l'attaque acide, les artefacts ou pseudofossiles ont été supprimés et les microformes résiduelles ont toutes les chances d'être organiques.
Mais certains "édifices" peuvent avoir été détruits ou détériorés lors du traitement et l'observation des formes extraites par cette méthode doit être complétée par l'observation en lame pétrographique.

Biométrie

Les observations complémentaires, en lame mince et en préparation ne fournissent cependant que quelques critères morphologiques discriminants. Si de plus, comme le suppose Volkova (1974), la plupart des traces rencontrée ne représente en fait que des formes secondaires, acquises par les Acritarches lors de la fossilisation, oblitérant ainsi les caractères originels des fossiles, il y a un manque de données certain.
Pour pallier cet inconvénient, une partie des micropaléontologistes du Précambrien a adopté l'utilisation des données statistiques et de la biométrie (Schopf, 1976).
Les bases de la biométrie sont précisées ici, car elles sont inconstestablement un excellent moyen d'approche. Il faut toutefois signaler que leur application aux microfossiles armoricains est encore prématurée, car on ne dispose pas, pour le moment, de tous les critères paléoécologiques et biologiques allant de pair avec l'utilisation de la biométrie.

Histogrammes, courbes de fréquence

On représente classiquement la fréquence des individus en fonction de la mesure de leur diamètre (puisque c'est le seul critère mesurable), pour une population suffisamment représentative : ici, l'ensemble des individus fournis par un échantillon.

Le processus de mesure reste très fastidieux, mais l'obtention des données, moyenne, variance, écart type, etc, est facilitée par l'utilisation d'un mini-ordinateur.
Les interprétations sont les suivantes (Schopf, 1976) :

- Si la courbe obtenue est gaussienne (tendance unimodale),
- Si l'écart type σ est faible ou si $\frac{\sigma}{m}$ (où m est la moyenne) est faible, alors la population étudiée est considérée comme biologiquement simple et homogène, constituée d'un ou plusieurs taxons morphologiquement similaires.

Cette interprétation doit être complétée par d'autres donnnées statistiques.

Courbes des pourcentages cumulés

On porte en abscisse les diamètres mesurés, et en ordonnée, les pourcentages cumulés des individus correspondants.

- Si la courbe obtenue est proche d'une droite et ne présente aucun pallier, on peut estimer que la population est monospécifique.
- Si la courbe, tout en restant peu pentée, montre des palliers, on en déduit que la population est complexe. Normalement, ce caraçtère se retrouve sur l'histogramme de fréquence qui montre alors un tracé plurimodal.

Sur cette courbe, on peut également déterminer graphiquement le groupe modal : c'est la gamme de taille où se situent le plus fréquemment les individus de la population étudiée.

On complète l'interprétation par l'utilisation d'une autre donnée statistique, le Divisional Dispersion Index (Schopf, 1976).

Divisional Dispersion Index (D. D. I.)

C'est une notion arbitraire, dont le postulat est le suivant : si une population est homogène, on doit pouvoir trouver un nombre qui lie les individus étudiés entre eux ; ce nombre correspondrait à la quantité de divisions cellulaires subies par les individus. Ce nombre est le D.D.I., on le définit comme suit :

- Si V est le volume de la cellule-mère, avec D pour diamètre
- Si v est le volume d'une cellule-fille, avec d pour diamètre
- Si x est le nombre de divisions cellulaires :

$$\text{On a} \quad x = \frac{3 \text{ Log } \frac{D}{d}}{\text{Log } 2} = \text{D.D.I.}$$

Pour Schopf (1976), si D.D.I. < 7 ou 8, la population étudiée est relativement simple et composée au maximum de quelques taxons similaires. Si D.D.I. > 9 ou 10, on peut soupçonner une hétérogénéîté plus grande dans cette population, ou même une origine non biologique.

Limite de la méthode

Schopf (1976) applique ces trois modes de calcul à des populations d'Algues actuelles (Chlorella, Gloeocapsa), à des populations d'organismes précambriens bien connus (Bitter Springs Formation, Gunflint Iron Formation), et aussi à des éléments abiotiques organisés du météorite d'Orgueil.

Dans chaque type de calcul, il vérifie l'origine biologique ou non biologique, confirmant ainsi la fiabilité de la méthode.
Mais il reste prudent, tout comme l'est G. Vidal (communication personnelle) pour une application globale aux microorganismes fossiles : il peut y avoir, sur ce type de matériel, des influences combinées d'un dépôt sélectif, d'une préservation ou au contraire d'une altération diagénétique ; il peut y avoir préservation sélective des organismes à un certain stade de leur développement, tout comme il peut y avoir un "grano-classement" des microorganismes.
Ainsi que nous l'avons signalé, cette méthode doit donc être utilisée avec réserve.

MICROSCOPIE ELECTRONIQUE A BALAYAGE (M.E.B.)

Les manipulations ont été effectuées sur un microscope électronique à balayage JEOL JSM 35 au Centre Technique de Microscopie Electronique à Balayage de l'Université de Rennes I, avec le concours de J. Le Lannic.

Préparation

Les préparations ont été réalisées avec l'aide de A. Le Hérissé et F. Paris, selon la méthode de Paris (1978).
Sur une petite lame de verre circulaire, on dispose une série de fils de colle qui permettront le repérage lors de l'observation au microscope électronique à balayage.
On dépose sur la lamelle une goutte d'agent mouillant que l'on assèche. On prélève par micropipetage une fraction du résidu obtenu après le traitement décrit précédemment et on la place sur la lamelle. Les agrégats ayant pu se former se séparent alors. On laisse sécher.
La lamelle est ensuite placée sur une feuille d'aluminium carrée, dont on replie les coins, afin de fixer les deux parties ; la feuille support est elle-même collée sur un plot en laiton, de la dimension requise pour le M.E.B. Cette feuille n'est qu'un artifice permettant la récupération de la lamelle après passage au M.E.B. : une étude ultérieure de cette préparation au microscope optique peut en effet conduire à la comparaison judicieuse des deux méthodes. En outre, les types décrits lors du passage au M.E.B. peuvent être conservés.
On pratique enfin un ombrage à l'or, sous vide, avant l'observation.

Intérêt et limite de la méthode

Le premier avantage offert par le M.E.B., est une augmentation remarquable des grossissements qui peuvent dépasser x 30 000.
L'étude de détails, comme l'ornementation des membranes ou la morphologie des constituants s'en trouve facilitée.
D'autre part, l'appareil permet une observation tridimensionnelle, qui rend compte du volume réel des organismes et permet la distinction entre les microorganismes et des objets indéterminables en microscopie optique. Un cas d'observation favorable est la présence d'une "cassure" de la membrane du microfossile : il est alors possible d'observer autre chose que l'enveloppe externe de l'objet.

Le porte-objet théodolite du M.E.B. autorise en outre une rotation de l'individu, qui permet des observations plus poussées qu'en microscopie optique.
L'appareil est muni d'un appareil de prise de vues incorporé (film Ilford FP4, 125 ASA). La difficulté majeure pour l'utilisation du M.E.B. réside dans l'extrême petitesse des microfossiles briovériens. Il est possible de faire, auparavant, un plan de la préparation au microscope optique, en repérant les objets intéressants ; malgré celà, la recherche est longue et un balayage systématique serré, bien repéré par rapport aux fils de colle, est nécessaire.
Pour le balayage de routine, le grossissement utilisé est x 720, mais souvent, les formes fossiles sont "noyées" dans un fond de matière colloïdale indifférenciée qui les dissimule.
On a tenté récemment de surmonter ce handicap en utilisant la méthode suivante : le résidu de l'extraction est placé dans un verre de montre, sous loupe binoculaire ; à l'aide d'un microtube en plastique, on aspire les formes souhaitées et on les dépose sur la lamelle circulaire.
Déjà utilisée pour des microfossiles plus volumineux (Chitinozoaires), cette méthode (suggérée par G. Vidal) doit pouvoir être améliorée : en la conjugant à une technique d'extraction plus perfectionnée et plus sélective, on peut obtenir des conditions optimales d'observation.
Il doit être également possible d'éviter d'endommager les formes. Au lieu d'effectuer le séchage de la préparation à l'air, on pourrait tenter une lyophilisation (congélation à haute pression et séchage sous vide) ou un séchage au point critique (échantillon placé dans du gaz carbonique liquide), en aménageant bien sûr les préparations.

MICROSCOPIE ELECTRONIQUE A TRANSMISSION (M.E.T.)

Les coupes ont été réalisées au Laboratoire de Biologie cellulaire de l'Université de Rennes I par G. Boguais. Les manipulations ont été effectuées sur un appareil JEL JEM-100 CX, au laboratoire de Biologie cellulaire de l'Université de Rennes I, avec le concours de J.P. Roland.

Préparation

L'échantillon de roche est traité selon la méthode d'extraction décrite précédemment, en stoppant les manipulations après macération à l'acide fluorhydrique. La dernière centrifugation est prolongée pendant 30 minutes dans un tube cônique en matière plastique.
Le culot de centrifugation est ensuite soumis aux manipulations suivantes :

- déshydratation dans des alcools (70 %, 95 % puis 100 %),
- passage au propylène-oxyde,
- inclusion dans une résine du type épone.

Après durcissement :

- section de coupes de 900 Å avec un ultra-microtome LKB,
- passage d'un film de collodion,
- dépôt de la coupe obtenue sur une grille collodionée (grille en cuivre, 300 trous par mm^2).

Intérêt et limite de la méthode

L'utilisation de ce type d'appareil permet d'acquérir des données sur la structure interne des objets étudiés.

Le grossissement de routine, pour l'observation, est de x 8 300. Il est alors possible de distinguer ce qui, au M.E.B., semblait être une organisation superficielle, d'un contenu cellulaire réel. Etant donné les grossissements atteints (x 250 000) on obtient également des mesures précises de la taille des individus, de l'épaisseur de leur membrane, et une image de leurs ultrastructures.
Comme le M.E.B., le M.E.T. est muni d'un appareil photographique incorporé pour lequel on utilise des "films de haut contraste orthochromatique pour la prise de vue en microscopie électronique (Guilleminot, film technique EG)". L'utilisation du M.E.T. est peu répandue pour des échantillons anciens et la technique, longue et complexe des préparations n'a pas permis de réaliser des coupes systématiques dans tous les échantillons étudiés. Mais les résultats intéressants obtenus sur un petit nombre de coupes permettent de penser qu'il sera utile de multiplier et d'améliorer les manipulations au M.E.T.
Comme pour le M.E.B., le problème principal est dû à la petite taille des organismes : le pourcentage de chance de couper le résidu là où se situent les individus n'est pas très élevé. Il faut choisir un résidu particulièrement fossilifère, et tenter de l'enrichir par les diverses techniques disponibles.
Du point de vue technique, on peut se poser le problème des 30 minutes de centrifugation, qui jouent éventuellement un rôle dans la destruction des organismes. En multipliant ce type de travail et en variant les méthodes de préparation, on pourra peut-être obtenir des conditions moins perturbatrices.

MICROSONDE ELECTRONIQUE

La préparation des échantillons pour l'appareil Camebax (Microsonde - Ouest, installée au C.O.B. de Brest, Finistère) a été réalisée par D. Hermitte ; les manipulations ont été effectuées par M. Bohn et J.J. Chauvel ; le dépouillement des données a été fait en collaboration avec D. Hermitte et J.J. Chauvel.

Préparations

Elles sont de deux types :

- Lames minces polies : la finition de la lame s'effectue par polissage avec des pâtes diamantées (6 µm, 3 µm et 0,25 µm). On nettoie ensuite la lame aux ultra-sons, puis elle est métallisée au carbone.

- Echantillon poli : on inclue un fragment de roche dans de l'araldite et le bloc obtenu est poli comme précédemment, puis métallisé.

Intérêt et limite de la méthode

Les observations et les données obtenues par les méthodes pré-citées, ont montré qu'il était nécessaire d'aborder l'étude des microorganismes d'un point de vue plus analytique.
L'apport classique de la microsonde concerne la nature chimique des structures observées et permet de lever des incertitudes quant à la composition des objets.

Pour les microorganismes, la microsonde - Ouest a été utilisée avec son montage de routine, c'est-à-dire ombrage au carbone et une section du faisceau de 1 μm^2. La nature de la métallisation a donc interdit une étude quantitative de la teneur en carbone.
Il faut toutefois remarquer que même avec une métallisation différente (aluminium par exemple), la surface de section du faisceau ne permettrait pas une analyse quantitative des membranes des microorganismes dont l'épaisseur est toujours inférieure à 1 µm.
Malgré les difficultés d'utilisation, cette méthode permet toutefois la localisation précise du carbone.

LES MICROFORMES ARMORICAINES

INTRODUCTION

L'échantillonnage et les différentes techniques d'études décrites dans le paragraphe précédent de ce travail, m'ont permis d'observer dans les sédiments du Briovérien armoricain de nombreuses formes microscopiques. Mais, simultanément, pour la plupart des formes examinées, divers problèmes ont surgi, ce qui est un cas fréquent dans l'étude des microfossiles du Précambrien. Ces problèmes sont de plusieurs types :

- a-t-on la certitude de la nature organique des objets observés ou doit-on supposer que certains sont de nature inorganique ?
- s'il s'agit de microorganismes, les divers types appartiennent-ils à une même espèce, mais à des stades variés, ou représentent-ils des espèces ou des genres différents ? Quels liens peuvent-ils avoir avec des espèces déjà décrites ?
- quels rôles, dans le cas précis du Massif Armoricain, ont pu jouer la déformation, le métamorphisme ou l'altération, sur l'aspect, l'état de conservation des formes, donc sur les critères de détermination ?
- que peut-on dire de l'appartenance des microformes aux Procaryotes ou aux Eucaryotes ? La membrane qui semble de règle chez les individus observés présente-t-elle des caractères particuliers permettant des interprétations ?
- quelles sont les analogies avec les formes actuelles ?

L'originalité du sujet, sa nouveauté et les nombreux problèmes présentés m'ont donc conduite à adopter un plan de travail différent de celui qu'utilisent classiquement les paléontologistes, On trouvera donc :

- une partie purement descriptive des formes et de leurs caractéristiques,
- une étude des problèmes, communs à toutes les formes et pour laquelle l'ensemble des données descriptives est nécessaire.

DESCRIPTION DES MICROFORMES OBSERVEES

La classification des formes adoptée pour la partie descriptive qui suit, est basée sur les travaux de Chauvel et Mansuy (1981a) où les individus sont groupés par type morphologique.

Forme A

Localisation

Quel que soit le faciès pétrographique des sédiments, les échantillons étudiés ont livré des microsphères de type A ; il semble donc, malgré le nombre limité des sites de prélèvement, mais grâce à leur bonne répartition géographique, que cette microforme soit ubiquiste à l'échelle du Briovérien armoricain. Il faut cependant noter qu'elle est particulièrement abondante dans les cherts noirs de Normandie (carte 2, point 8) ou de Bretagne septentrionale (carte 2, point 1 et 3), et que sa présence dans les faciès carbonatés (carte 2, points 10 et 11) n'est que "sporadique".

Description

Il s'agit d'une forme sphérique, dépourvue de processus ou d'épines et sans ornementation caractéristique (pl. 1, fig. 1-4, 8). Elle est la plupart du temps solitaire, bien qu'on puisse occasionnellement trouver des groupements de ce type de microsphère (pl. 1, fig. 5, 9). Toutefois, Chauvel et Schopf (1978), puis Chauvel et Mansuy (1981a), signalent des groupements de nombreuses sphères A [voir Chauvel & Mansuy (1981a), fig. 5A]. La mesure de la taille des formes observées en plaque mince et de celles isolées après extraction (voir partie méthodologie), a permis de tracer des histogrammes de fréquence (fig. 2).

Les différents résultats numériques et graphiques, ainsi que le calcul du Divisional Dispersion Index (D.D.I.) sont regroupés dans le tableau 4.

Numéro d'échantillon	Q1	69-9	I 89
Nombre de mesures	734	413	985
Moyenne $\overline{m}$ (en µm)	6,28	5,41	6,05
Groupe modal	4-6	5-6	4-5
Ecart type σ	2,03	1,64	1,78
Coefficient de variation $\frac{\sigma}{\overline{m}}$ (en %)	32	30	29
Diamètre minimum mesuré (en µm)	2,88	1,9	2,85
Diamètre maximum mesuré (en µm)	15,84	12,35	10,45
D.D.I.	7,38	8,1	5,62

Tableau 4 : Données statistiques et graphiques pour les individus A. Echantillon Q1 (traité à l'acide) ; provenance:cherts de Quibou (Manche) : Briovérien inférieur, IGR 56216. Echantillon 69-9 (non traité à l'acide) ; provenance : schistes de Keralain (Côtes-du-Nord) ; Briovérien supérieur, IGR 56147. Echantillon I 89 (non traité à l'acide) ; provenance : grauwackes de la Baie de Douarnenez (Finistère) ; Briovérien s.l., IGR 56039.

Le tracé des courbes de pourcentages cumulatifs pour les trois échantillons étudiés, est reporté dans la figure 3.

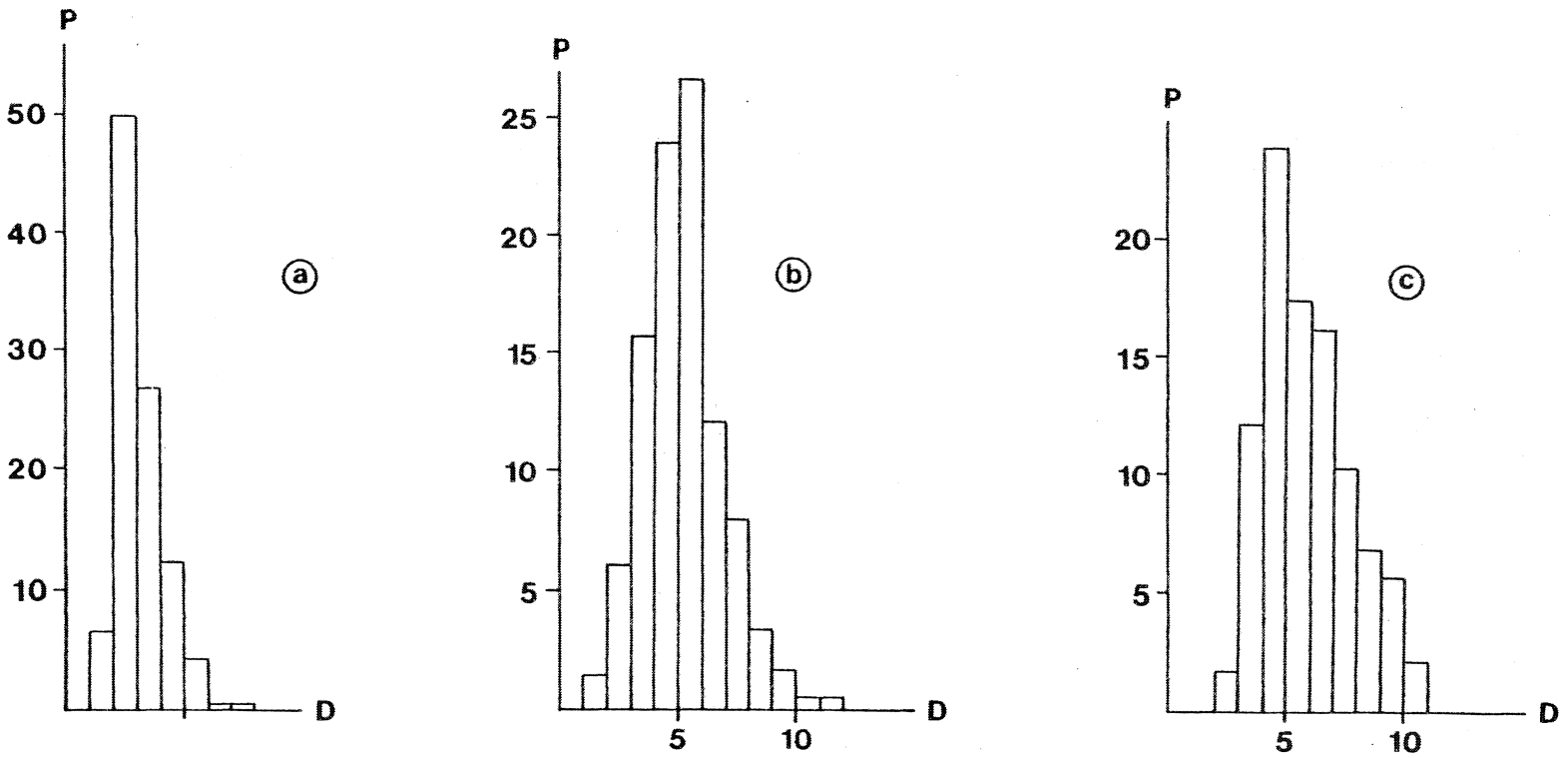


Figure 2 : Répartition des tailles pour la forme A. Sur chaque histogramme, D représente le diamètre des formes A, mesuré en micron et P est le pourcentage de formes correspondant aux diamètres mesurés.

a - Echantillon Q1, après extraction ; provenance : Quibou (Normandie) ; nature : phtanite (Briovérien inférieur) ; IGR 56216.
b - Echantillon 69-9, non traité ; provenance : Keralain (Trégor) ; nature : schiste (Briovérien supérieur) ; IGR 56147.
c - Echantillon I 89, après extraction ; provenance : Baie de Douarnenez ; nature : grauwacke (Briovérien s.l.) ; IGR 56039.

La tendance nettement unimodale des histogrammes (fig. 2), la valeur moyenne des D.D.I. (tabl. 4) et l'absence de paliers sur les courbes cumulatives (fig. 3), pour chaque affleurement aussi bien que pour l'ensemble du Massif Armoricain, évoquent un assemblage monospécifique et peut-être même biologique.

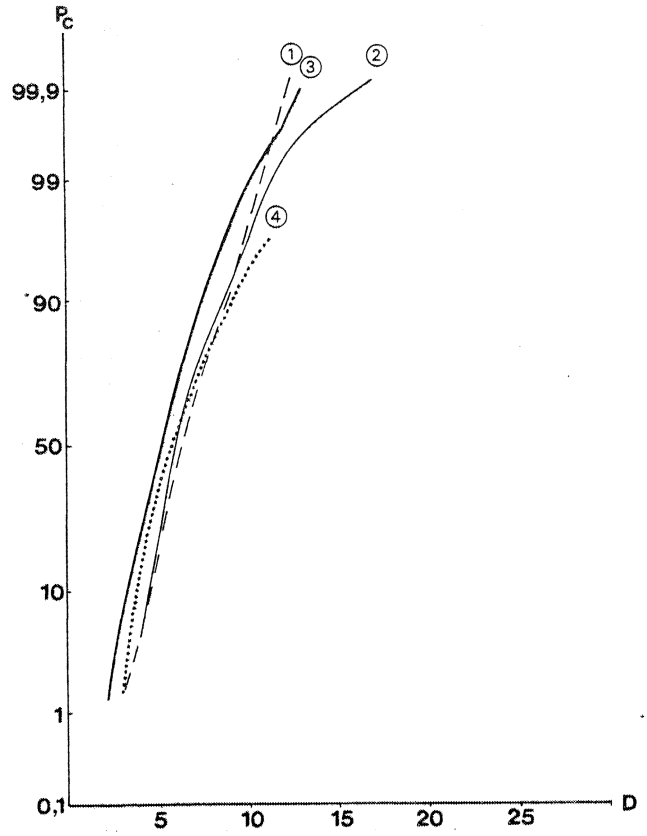


Figure 3 : Courbes des pourcentages cumulatifs pour les formes A.

D représente la valeur des diamètres mesurés, exprimée en micron ; Pc est le pourcentage cumulatif du nombre d'individus correspondants.

1 - Echantillon Q1, non traité - provenance : phtanites de Quibou (Briovérien inférieur) ; 2 - Echantillon Q1, après traitement (IGR 56216) - provenance : phtanites de Quibou (Briovérien inférieur) ; 3 - Echantillon 69-9, non traité (IGR 56147) - provenance : schistes de Keralain (Briovérien supérieur) ; 4 - Echantillon I 89, après traitement (IGR 56039) - provenance : grauwackes de la Baie de Douarnenez (Briovérien s.l.).

La membrane des formes A est très mince, sombre, parfois soulignée par des pointillés noirâtres (pl. 1, fig. 12). Le contour de la membrane, donnant parfois à l'individu une forme subellipsoïdale, la présence de légers plissements et de déformations (observations réalisées tant en lame mince qu'en préparation palynologique), permettent de penser que cette membrane n'est pas totalement rigide.

En lumière naturelle, les formes A, qui sont parfaitement opaques en lumière polarisée, montrent (en plaque mince comme en préparation palynologique) un globule de coloration jaunâtre au coeur de la microsphère, relié parfois à la membrane par de fines trabécules. Ces individus à globule jaune coexistent avec des formes où l'on devine un globule beaucoup plus sombre, portant quelquefois également, des trabécules qui semblent le lier à la membrane (pl. 1, fig. 5-7, 9). Les deux types à globule, comme le précédent, sont limités par une membrane d'aspect souple, éventuellement déformée dans la matrice.

Cette apparence souple des membranes et le fait qu'on ne trouve la plupart du temps, en microscopie optique, que des enveloppes grises vidées, explique sans doute pourquoi je n'ai observé au M.E.B. que quelques formes A : la vigueur du traitement n'a pas autorisé le maintien dans leur intégrité de ces sphères, et on peut supposer qu'elles ont éclaté ou qu'elles n'existent plus qu'à l'état de "galette".

Les individus de type A observés au M.E.B., sont souvent recouverts d'un voile de matière organique amorphe et il est parfois difficile de les distinguer d'un simple agrégat sphérique d'origine minérale. Les formes les mieux individualisées montrent une surface lisse, dépourvue d'ornementation, même discrète (pl. 1, fig. 13). Quelques individus semblent déprimés ou plissés (pl. 1, fig. 14), ce qui confirme la vacuité des sphères et leur capacité à enregistrer la déformation. D'autre part, quelques formes classées dans le type A, présentent une surface irrégulière où apparaissent de courtes proéminences (pl. 1, fig.15), dues sans doute à des tensions qui auraient déformé la membrane non rigide observée en microscopie optique.
Par contre, je n'ai retrouvé aucune de ces formes A lors de l'observation au M.E.T. Un examen plus détaillé a cependant montré que le culot résiduel dans lequel a été effectuée la coupe pour le M.E.T., est constitué en grande partie par des fragments de membranes (pl. 1, fig. 10). Il faut donc supposer que la longue centrifugation intervenant au cours de la préparation a fait éclater les microsphères.

Discussion

Les convergences de forme seront discutées, pour la forme A comme pour les autres formes décrites dans cette partie, au titre des problèmes (p. 40).

Contrairement aux autres formes armoricaines décrites dans cette partie, la forme A se caractérise par une membrane lisse, l'absence d'inclusions ou de sous-unités et la quasi inexistence de groupements de ce type. D'autre part, la membrane semble non rigide, et la couleur des individus est généralement grisâtre. On verra que ces critères sont communs à l'ensemble des formes. La forme A est ubiquiste à l'échelle des échantillons et du Massif Armoricain et, en opposition aux autres formes qui sont toujours en assemblage, elle peut fort bien être seule présente dans certains échantillons. C'est le cas des schistes de Lamballe (carte 2, point 1) ou des schistes du Trégor (carte 2, point 3).

Sans développer ce type de rapprochements, je signalerai quelques comparaisons significatives entre la forme A et des formes déjà décrites, dans le Massif Armoricain ou ailleurs dans le monde :

- *Palaeocryptidium cayeuxi* DEFLANDRE dans le Briovérien armoricain (Deflandre, 1955).
- Sporomorphes dans le Briovérien armoricain (Roblot, 1963).
- Microsphérules de Misengrain dans l'Ordovicien moyen armoricain (Le Corre, 1978).
- *Favososphaera sola* BURMANN dans le Précambrien supérieur de Saxe (Burmann, 1972).
- *Bohemipora praguensis* PACLTOVA dans l'Algonkien de Tchécoslovaquie (Pacltová, 1977).
- *Leiominuscula minuta* NAUMOVA dans le Riphéen supérieur d'U.R.S.S. (Pichová, 1967) et le Torridonien d'Ecosse (Naumová & Pavlovsky, 1961).
- certains stades de *Sphaerocongregus variabilis* MOORMAN dans le Protérozoïque supérieur d'Amérique du Nord (Moorman, 1974).
- microformes énigmatiques provenant de sédiments protérozoïques :
  . du Massif Central français,
  . de la péninsule ibérique,
  . de la Formation de Kongsfjörd (Norvège),
  . de la Formation de Mortensnes (Norvège).

Les formes et les taxons de cette liste sont représentés par des individus solitaires, sphériques, gris ou gris-vert, limités par une membrane lisse, d'aspect souple. Certains (*Palaeocryptidium, Sphaerocongregus*, formes de Norvège) montrent en outre parfois des globules sombres. Toutes les conséquences qui découlent de ces rapprochements seront développées dans la suite du travail.

Forme B

Les trois formes, initialement séparées (Mansuy, 1980 ; Chauvel & Mansuy, 1981 a et b), sont regroupées dans un même paragraphe. A la lumière des observations et grâce aux techniques utilisées (M.E.B. et M.E.T.), il semble que ces trois types puissent être éventuellement liés. Je les décrirai cependant tour à tour afin de mieux comparer et interpréter figures, tableaux ou photographies.

Forme B_1 (Forme B, Chauvel & Mansuy, 1981a)

* Localisation

Les formes de type B_1 sont assez fréquentes dans les cherts de Normandie (carte 2, point 8) où elles sont toujours associées avec les individus A. On les retrouve également dans les cherts de Bretagne septentrionale (carte 2, point 1), ainsi que dans les grauwackes de Bretagne occidentale (carte 2, point 9) et les schistes de Bretagne orientale et centrale (carte 2, points 5, 6 et 7). Cette forme est toutefois moins fréquente dans ces dernières localités que les individus A : on en compte une centaine par plaque dans les cas optimaux (Normandie, Baie de Douarnenes) et une dizaine, par plaque dans le cas général (Bretagne centrale et orientale).

* Description

Il s'agit d'une forme sphérique, différant de la forme A par l'existence de sous-unités, sphériques également (pl. 2, fig. 1-4, 6). On n'observe aucune ornementation, processus ou épine. Chauvel et Mansuy (1981a) signalent des associations de formes B_1 avec des formes A, mais lors d'observations plus récentes, je n'ai jamais rencontré de groupements de ce seul type de forme, ce qui, une nouvelle fois, marque la différence avec les microsphères A. Les mesures effectuées donnent un diamètre moyen équivalent à celui des formes A, d'environ 7 µm pour la sphère multiunitaire (tabl. 5).

Numéro d'échantillon	I 89
Nombre de mesures	524
Moyenne $\overline{m}$ (en µm)	7,48
Groupe modal	5-6
Ecart type σ	2,43
Coefficient de variation $\frac{\sigma}{\overline{m}}$ (en %)	32
Diamètre minimum mesuré (en µm)	2,85
Diamètre maximum mesuré (en µm)	14,2
D.D.I.	6,95

Tableau 5 : Données statistiques et graphiques pour les individus B_1.

Echantillon I 89 (traité à l'acide) ; provenance : grauwackes de la Baie de Douarnenez (Finistère) ; Briovérien s.l. IGR 56039.

Les éléments unitaires constitutifs sont toujours d'une taille inférieure à 1 µm, et, en général, on compte à peu près le même nombre de ces éléments (7 à 9) le long d'une ligne équatoriale de chaque forme B_1. Ces unités ne semblent pas disposées suivant un arrangement déterminé mais il est difficile d'en dire plus, uniquement d'après l'observation en microscopie optique.

Des mesures d'individus, en plaque mince, ou sur résidu, ont fourni des histogrammes de type unimodal, comme le montre la figure 4.

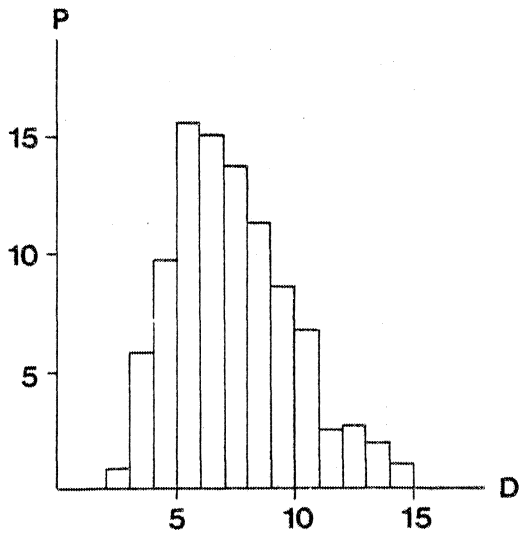


Figure 4 : Répartition des tailles pour la forme B_1.

Echantillon I 89, traité à l'acide ; provenance : grauwackes de la Baie de Douarnenez (Briovérien s.l.). IGR 56039. Sur cet histogramme, D représente le diamètre des formes B_1, mesuré en micron et P est le pourcentage des formes correspondant aux diamètres mesurés.

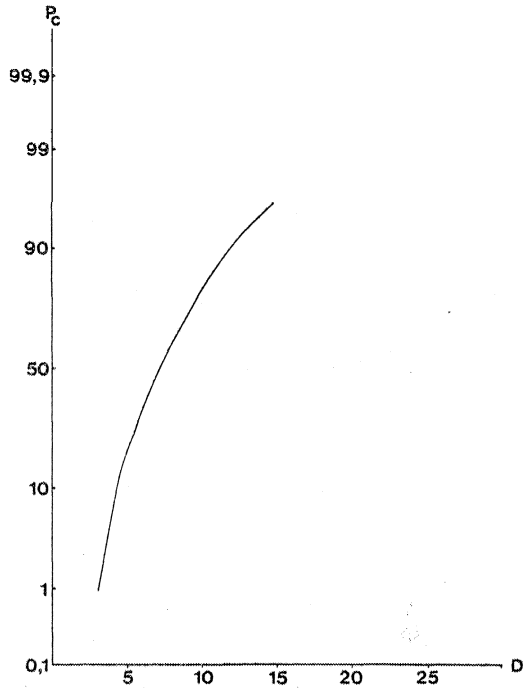


Figure 5 : Courbe des pourcentages cumulatifs pour la forme B_1. D représente la valeur des diamètres mesurés, exprimée en micron ; Pc est le pourcentage cumulatif du nombre d'individus correspondants.

Echantillon I 89, traité à l'acide ; provenance : grauwackes de la Baie de Douarnenez (Briovérien s.l.). IGR 56039.

La valeur moyenne du D.D.I. (tabl. 5) et le tracé régulier (sans palier) de la courbe des pourcentages cumulatifs (fig. 5) suggèrent la nature biologique et éventuellement monospécifique que montre l'histogramme (fig. 4).

Comme pour les individus de type A, la couleur des microfossiles en lame mince varie dans les teintes gris-vert à gris-brunâtre et, de ce fait, il est souvent délicat de distinguer parfaitement les sous-unités. Par contre, après traitement à l'acide, les microsphères prennent une couleur plus pâle qui permet de mieux discerner les unités (pl. 2, fig. 3-4). Ainsi qu'on l'a déjà constaté pour le type A, certaines formes montrent des couleurs variant dans les jaunes

de façon presque imperceptible au coeur des sous-unités. Je n'ai par contre pas observé de concentration sombre.
Contrairement aux individus de type A, les formes B_1 ne sont généralement pas limitées par une membrane, et c'est l'arrangement des sous-unités qui donne l'impression globalement sphérique. Chacune des sous-unités est entourée d'un liseré sombre, d'aspect souple sur lequel on peut éventuellement noter des déformations.
Les observations faites au M.E.B. précisent le caractère individuel et non rigide de la membrane des sous-unités constitutives (pl. 5, fig. 3) : la dépression possible de cette membrane implique une certaine vacuité des sphérules, confirmée sur les clichés (pl. 4, fig. 1-2) sur lesquels on observe, de plus, que la nature flexible de la membrane permet aux sous-unités juxtaposées de prendre des formes sub-polygonales par compaction mutuelle. D'autre part, la rétraction des membranes (pl. 2, fig. 8), pouvant aller jusqu'à l'éclatement visible sur certaines formes (pl. 4, fig. 4) est attribuable au traitement (centrifugation sans doute).
Certains individus B_1 montrent un aspect "poché" ou déprimé, indiquant que, dans quelques cas, les cellules unitaires peuvent être concentrées à la périphérie de la sphère, dont le centre est alors supposé creux (pl. 2, fig. 5). Quelques observations en microscopie optique (pl. 2, fig. 6-7) confirment d'ailleurs cette possible disposition, mais l'étude des formes B_1 au M.E.T. n'a pas permis de retrouver ce type apparemment creux. Par contre, j'ai retrouvé au M.E.T. plusieurs formes multiunitaires dont les coupes montrent un remplissage total par les sous-unités (pl. 3, fig. 1). Cette méthode, utilisant des grossissements importants, a confirmé l'hypothèse d'une membrane individuelle pour chaque sphérule unitaire (pl. 4, fig. 3). On retrouve également sur ces clichés, les contours polygonaux de certaines unités, dûs à la compression par juxtaposition (pl. 2, fig. 11). La multiplication des coupes dans des échantillons, a montré des formes B_1 multiunitaires, limitées elles-mêmes par une sorte de membrane (pl. 3, fig. 2-3) dont la structure rappelle celle des membranes des sous-unités. Une telle disposition évoque des individus découverts au M.E.B., qui laissent percevoir des sphérules sous un voile mince (pl. 2, fig. 9) ou qui présentent un aspect franchement mamelonné (pl. 3, fig. 5). Ces individus sont très peu nombreux.

Forme B_2 (Forme C, Chauvel & Mansuy, 1981a)

* Localisation

C'est une forme beaucoup plus rare que les précédentes, qu'elle accompagne cependant dans les mêmes gisements : cherts de Bretagne septentrionale (carte 2, point 1), schistes de Bretagne centrale et orientale (carte 2, points 7 et 5), grauwackes de Bretagne occidentale (carte 2, point 9). On compte généralement une dizaine d'individus B_2 par lame intéressante.

* Description

Il s'agit d'une forme sphérique, constituée de sous-unités, sphériques également. Que ce soit sur l'individu ou sur les sous-unités, on n'observe ni processus, ni appendice, ni ornementation, et cette forme est toujours solitaire (pl. 5, fig. 9). Les mesures de taille effectuées sur les individus B_2 fournissent un diamètre moyen d'environ 6 µm à 7 µm (Tabl. 6), c'est-à-dire une taille comparable à celle des formes B_1 (Tabl. 5).

Par contre, les sous-unités sont généralement plus grandes, leur diamètre dépassant 1 µm, et on en compte moins (3 à 5) le long d'un diamètre d'une forme B_2 que sur une ligne équatoriale de forme B_1.

Numéro d'échantillon	I 89
Nombre de mesures	953
Moyenne $\overline{m}$ (en µm)	5,89
Groupe modal	4-5
Ecart type σ	2,22
Coefficient de variation $\frac{\sigma}{\overline{m}}$ (en %)	37
Diamètre minimum mesuré (en µm)	2,85
Diamètre maximum mesuré (en µm)	18,05
D.D.I.	7,97

Tableau 6 : Données statistiques et graphiques pour les individus B_2.

Echantillon I 89 (non traité à l'acide) ; provenance : grauwackes de la Baie de Douarnenez (Finistère) ; Briovérien s.l. IGR 56038.

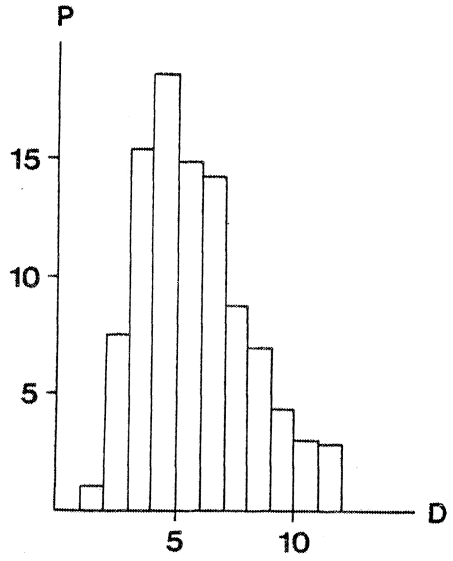


Figure 6 : Répartition de taille pour la forme B_2.

Echantillon I 89 non traité ; provenance : Baie de Douarnenez (Briovérien s.l.) IGR 56038. Sur cet histogramme, D représente le diamètre des formes B_2, mesuré en micron, et P est le pourcentage de formes correspondant aux diamètres mesurés.

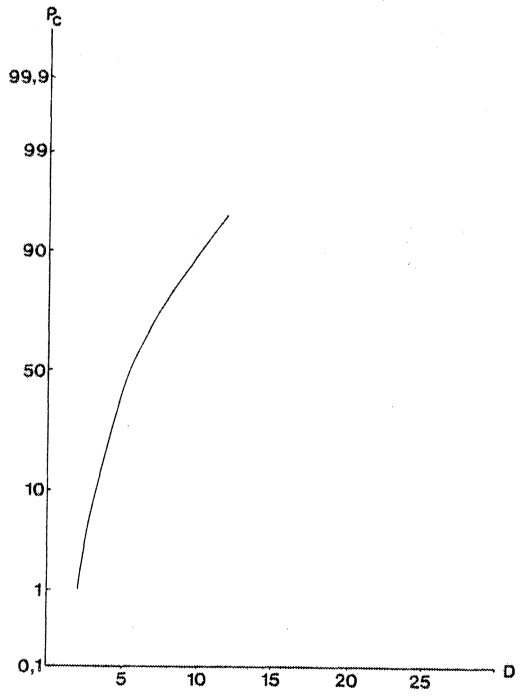


Figure 7 : Courbe des pourcentages cumulatifs pour la forme B_2. D représente la valeur des diamètres mesurés, exprimée en micron ; Pc est le pourcentage cumulatif du nombre d'individus correspondants.

Echantillon I 89, non traité ; provenance : Baie de Douarnenez (Finistère) ; Briovérien s.l. IGR 56038.

Les mesures effectuées sur des populations (représentées par une lame mince pétrographique ou une préparation palynologique), ont permis de tracer des histogrammes de type unimodal, dont la figure 6 montre un exemple, et qui, complétés par les calculs de D.D.I. (tabl. 6) et le tracé régulier de la courbe des pourcentages cumulés (fig. 7), argumentent en faveur d'un assemblage monospécifique d'origine biologique.
Ce type de forme est souvent difficile à observer en plaque mince où les sous-unités prennent des teintes marron-brun qui masquent le contour exact. Par contre, après traitement à l'acide, on ne retrouve que des formes très pâles où l'on distingue mieux les sous-unités (pl. 5, fig. 4, 7-8). L'utilisation complémentaire d'acide chlorhydrique pourrait également favoriser un éclaircissement des formes. C'est ainsi que l'on peut constater qu'aucune membrane ne semble limiter l'individu B_2, alors que les sous-unités sont entourées chacune d'un liseré sombre. L'examen au M.E.B. a montré le caractère souple de cette membrane qui apparaît parfois rétractée (pl. 5, fig. 5), évoquant donc la vacuité des sous-unités. Une forme un peu dégradée (pl. 5, fig. 6, 10) précise que les cellules unitaires sont creuses et que la membrane est mince. L'observation au M.E.T. a vérifié les résultats précédents (pl. 5, fig. 11) : les sous-unités sont creuses, de forme sub-sphérique ; la souplesse de la membrane explique l'allure plutôt polygonale de certaines sphères constitutives, qui sont comprimées par la juxtaposition. On distingue parfaitement les membranes entourant chaque sous-unité, et, comme cela a déjà été signalé pour les formes B_1, on peut parfois observer (pl. 5, fig. 11) une membrane externe, discontinue, entourant la forme B_2, dont l'aspect rappelle celui des membranes qui limitent les sous-unités. Cette membrane externe n'a cependant pas pu être retrouvée au M.E.B.

Forme B_3 (Forme G, Chauvel & Mansuy, 1981a)

* Localisation

Ce type de forme est très rare, tant à l'échelle du Massif Armoricain qu'à l'échelle des lames minces ou préparations palynologiques. Pour des lames intéressantes on ne comptera pas plus de 4 à 5 individus de type B_3. On la rencontrera dans les grauwackes de Bretagne occidentale (carte 2, point 9), et dans les sédiments carbonatés de Bretagne centrale (carte 2, point 10). Quelques individus ont également été observés dans les schistes de Bretagne centrale (carte 2, point 7).

* Description

Il s'agit d'un corps sphérique, solitaire et de grande taille, le diamètre atteignant 30 µm à 40 µm. La surface de cette forme apparaît constituée d'un réseau, à grande maille. On peut d'ailleurs se demander si il ne s'agit pas de véritables sous-unités (pl. 6, fig. 14), comme dans les types B_1 et B_2. Ces sous-unités atteignent 2 µm à 4 µm, et sont sub-sphériques, limitées chacune par un liseré sombre. On suppose que la juxtaposition mutuelle des cellules, entourées par une membrane d'aspect souple, leur donne cet aspect parfois sub-polygonal. Aucune membrane ne limite les spécimens du type B_3 observés dans le matériel armoricain.
La microscopie optique montre une teinte brun-vert à grisâtre pour les formes B_3, qui apparaissent isotropes en lumière polarisée. Les éventuelles concentrations jaunes ou noires observées pour les 3 types décrits précédemment (A, B_1 et B_2) n'ont pas été retrouvées ici, mais on peut

penser que le volume plus important des individus B_3 oblitère l'observation. On voit parfaitement sur le cliché pl. 6, fig. 14, que les sous-unités centrales sont assombries par la superposition dans le volume des autres sphérules constitutives.
Aucune observation en microscopie électronique n'a permis de préciser d'autres critères morphologiques. Le faible nombre d'individus B_3, mais aussi certains stades de la préparation (centrifugation) ont sans doute contribué à cette absence.
Remarque : le petit nombre d'individus B_3 a rendu inapplicables les méthodes statistiques.

Discussion

A la lumière de toutes ces observations, relatives aux types B_1, B_2 et B_3, on constate la grande similitude morphologique qui les lie :

- type multiunitaire, sphérique, non colonial,
- sous-unités sphériques, apparemment creuses, limitées par une membrane individuelle, de consistence souple,
- présence occasionnelle d'une membrane externe,
- histogrammes unimodaux, D.D.I. moyens, courbes cumulatives sans palier.

D'autre part, on trouve ces formes associées dans les mêmes gisements.
Par contre, tant pour le diamètre des sphères que pour celui des sous-unités, les tailles de ces formes ne se situent pas dans les mêmes gammes :
D'une moyenne de 7 µm à 8 µm pour les types B_1 et B_2, on passe à 30 µm pour le type B_3 ; les sous-unités du type B_1 n'atteignent pas 1 µm, contrairement à celles du type B_2 et surtout du type B_3, qui dépassent 2 µm.
Mais si on estime, en accord avec G. Vidal (comm. pers.), que les caractères morphologiques prédominent sur des différences de taille, il devient très possible de regrouper les trois formes B_1, B_2, B_3, au sein d'un même type que j'appellerai B.

Les convergences de formes constituent un problème fondamental dans l'interprétation et l'attribution des formes B, car elles présentent certaines caractéristiques qui les rapprochent de cristallisations particulières de la pyrite ou d'artefacts. Cette discussion sera abordée dans le chapitre suivant.

Je ne rappellerai pas tous les critères permettant la reconnaissance des formes B. Par rapport aux autres types décrits dans cette partie, elles se caractérisent par la présence de sous-unités sphériques et elles restent solitaires. Leur couleur varie dans le gris, vert ou marron, comme les autres formes.
La forme B est beaucoup moins fréquente que la forme A avec laquelle elle est toujours en association.

Je signalerai seulement les formes ou taxons déjà décrits, avec lesquels on peut envisager des rapprochements. L'étude plus précise en sera abordée dans le chapitre suivant.

- Microorganismes du Briovérien armoricain (Roblot, 1961).
- Microsphérules multiunitaires de Misengrain, dans l'Ordovicien moyen armoricain (Le Corre, 1978).
- *Pictonicopila polymorpha* DEFLANDRE & TERS, dans l'Ordovicien de Vendée (Deflandre & Ters, 1966).

- Inclusions sphériques dans le Paléozoïque bohémien (Paris, comm. pers.).
- Sphères enigmatiques dans le Dévonien armoricain (Le Hérissé, 1981).
- *Sphaerocongregus variabilis* MOORMAN, dans le Protérozoïque supérieur d'Amérique du Nord (Moorman, 1974).
- *Bavlinella faveolata* VIDAL, dans de nombreux terrains du Protérozoïque supérieur (Vidal, 1976a, 1979 a et b ; Knoll & al., 1981).
- *Microsphaera faveolata* SIN & LIU, dans le Sinien de Chine (Sin & Liu, 1973).
- *Favososphaera conglobata* BURMANN, dans le Précambrien supérieur de Saxe (Burmann, 1972).
- *Favososphaera aequabilis* BURMANN, dans le Précambrien supérieur de Saxe (Burmann, 1972).
- *Favososphaera grandifavosa* BURMANN, dans l'Ordovicien de Saxe (Burmann, 1972).
- *Nevidia multicellaria* VAVRDOVA, dans le Précambrien de Bohême (Vavrdová, 1966).
- *Chabiosphaera bohemica* DRABEK, dans le Précambrien de Bohême (Drábek, 1972).
- *Pyritosphaera barbaria* LOVE, dans du Carbonifère d'Ecosse (Love, 1957).
- Forme A, dans le Protérozoïque supérieur de Norvège (Manum, 1967).
- Microformes énigmatiques, multicellulaires.
  . dans la Formation de Kongsfjörd (Norvège). Protérozoïque supérieur.
  . dans la Formation de Mortensnes (Norvège). Protérozoïque supérieur.
  . dans la Formation de Balloon (Nouvelle Zélande). Cambrien inférieur.
  . dans le sondage de Bårstad, Östergötland (Suède). Cambrien inférieur.

Tous les taxons et toutes les formes proposés dans cette liste non exhaustive, sont multiunitaires, solitaires, de couleur variable, mais plutôt dans le gris-vert, marron.
L'étude des rapprochements et des convergences de forme, quelles qu'elles soient, sera développée dans la suite de ce travail.

Forme D

Localisation

Cette forme est peu fréquente à l'échelle du Massif Armoricain ; mais on peut préciser qu'elle est abondante dans les sédiments carbonatés de Bretagne centrale (carte 2, point 10) et dans les grauwackes de Bretagne occidentale (carte 2, point 9). Elle a été signalée (Chauvel & Mansuy, 1981a) dans les calcaires de Saint-Thurial, dont l'étude ne sera pas abordée ici. Quelques spécimens de ce type ont également été observés dans les schistes de Bretagne orientale (carte 2, point 6).

Description

Contrairement aux types précédemment décrits, la forme D se présente sous l'aspect de colonies de formes diverses, groupant des unités sphériques en nombre variable (pl. 6, fig. 12). On parlera, dans la suite du mémoire, de colonie de type D. Le nombre de sphères constituant l'ensemble pouvant varier sensiblement, il est difficile de donner une gamme de taille pour les colonies. Par contre, des mesures ont pu être faites sur les sphères, tant en plaque mince qu'après traitement à l'acide (tabl. 7).

Pour les calcaires de Vern, par exemple (carte 2, point 10), on a mesuré des sphères dont le diamètre varie entre 3 µm et 40 µm, alors que pour les grauwackes de Douarnenez (carte 2,

point 9), il ne varie qu'entre 2 µm et 14 µm. Les histogrammes correspondant à ces mesures (fig. 8 et 9) montrent une tendance polymodale qui suggère l'existence de plusieurs taxons, ou même une origine non biologique.

Numéro d'échantillon	75-58	X29-71
Nombre de mesures	219	191
Moyenne $\overline{m}$ (en µm)	12,75	7,92
Groupe modal	10-11	6-7
Ecart type σ	5,78	2,88
Coefficient de variation $\frac{\sigma}{\overline{m}}$ (en %)	45	36
Diamètre minimum mesuré (en µm)	3	2,85
Diamètre maximum mesuré (en µm)	36	19
D.D.I.	9,41	8,21

Tableau 7 : Données statistiques et graphiques pour les individus D.

Echantillon 75-58 (non traité) ; provenance : calcaires de Vern-sur-Seiche (Ille-et-Vilaine) ; Briovérien supérieur. Collection UCLA, Los Angeles.

Echantillon X29-71 (traité à l'acide) ; provenance : grauwackes de la Baie de Douarnenez (Finistère) ; Briovérien s.l. IGR 56045.

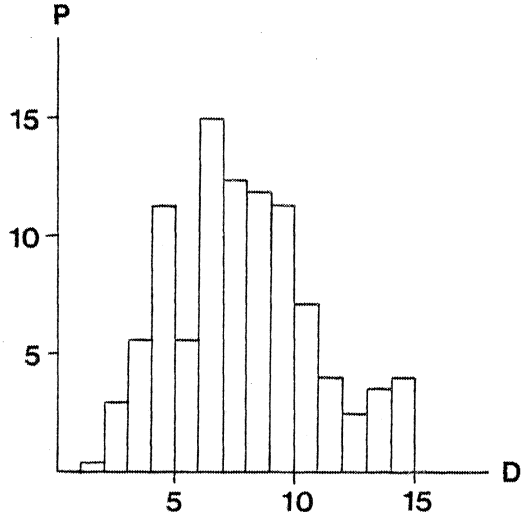


Figure 8 : Répartition des tailles pour la forme D.

Sur l'histogramme, D représente le diamètre des cellules constituant les colonies D, mesuré en micron et P est le pourcentage de cellules correspondant aux diamètres mesurés.

Echantillon X29-71, traité à l'acide ; provenance : Baie de Douarnenez (Briovérien s.l.) ; nature : grauwacke. IGR 56045.

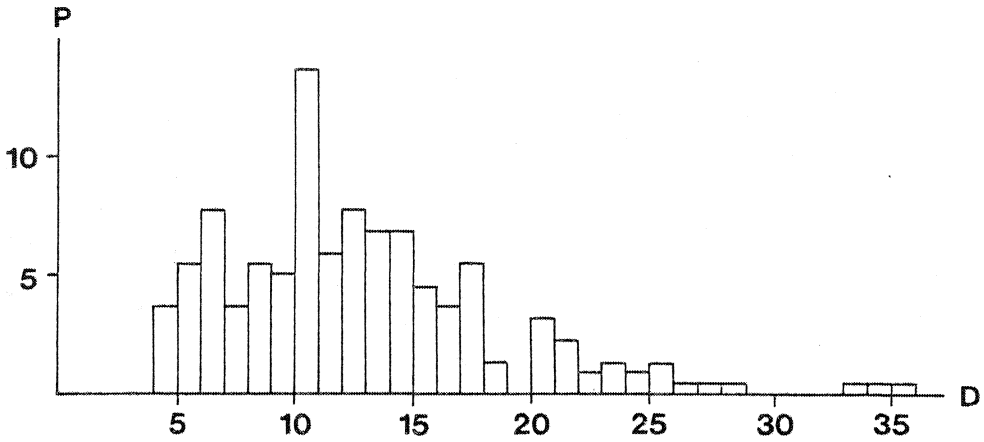


Figure 9 : Répartition des tailles pour la forme D.

Sur l'histogramme, D représente le diamètre des cellules constituant les colonies D, mesuré en micron et P est le pourcentage de cellules correspondant aux diamètres mesurés.

Echantillon 75-58, non traité ; provenance : calcaires de Vern-sur-Seiche (Briovérien supérieur). Collection UCLA, Los Angeles.

Les courbes de pourcentages cumulés pour ces mêmes échantillons sont portées dans la figure 10. Ces courbes montrent plusieurs paliers, confirmant ainsi l'existence possible de plusieurs taxons, ou une origine non biologique.

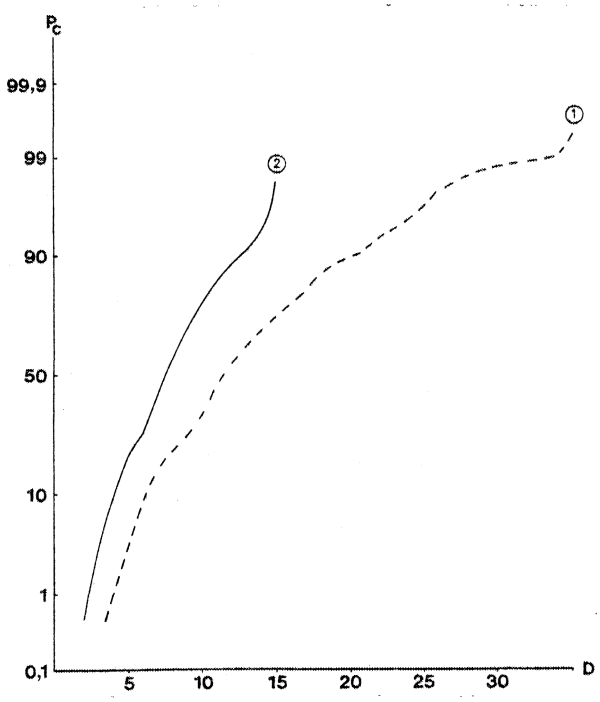


Figure 10 : Courbes des pourcentages cumulatifs pour les formes D.

D représente la valeur des diamètres mesurés, exprimée en micron ; Pc est le pourcentage cumulatif du nombre d'individus correspondants.

1 Echantillon 75-58, non traité ; provenance : calcaires de Vern-sur-Seiche, Briovérien supérieur. Collection UCLA, Los Angeles.

2 Echantillon X29-71, après traitement; provenance : grauwackes de la Baie de Douarnenez, Briovérien s.l. IGR 56045.

Aucune membrane n'a pu être mise en évidence autour des colonies de type D, que ce soit en plaque mince ou après extraction acide. Par contre, chaque sphère qui constitue la colonie semble limitée par un liseré sombre, visible surtout après traitement (pl. 6, fig. 6). Une fois de plus, l'allure sub-ellipsoïdale de certaines sphères conduit à attribuer à cette membrane une nature souple qui lui a permis d'enregistrer des déformations (tectoniques ou de juxtaposition mutuelle) (pl. 6, fig. 5).
De couleur brun foncé (accentuée par la superposition des cellules d'une colonie) (pl. 6, fig. 1), les formes D ne présentent aucune ornementation ou appendice en plaques minces. Après avoir été traités à l'acide, les échantillons fossilifères montrent des colonies de cellules, grises, verdâtres, apparemment vides (pl. 6, fig. 9) ; quelquefois (pl. 6, fig. 7), on peut trouver sur certaines sphères une ornementation réticulée (pl. 6, fig. 4) qui évoque les structures en nid d'abeilles ou parfois encore, le type d'organisation des sous-unités constituant certaines formes de type B.
J'ai pu observer des formes particulières de colonies de type D, déjà signalées par Chauvel et Mansuy (1981a), constituées d'une part de plusieurs sphères dont la taille est sensiblement équivalente, et d'autre part, d'une sphère beaucoup plus grande (atteignant 20 µm) (pl. 6, fig. 8). La couleur de l'ensemble reste dans les teintes définies précédemment, mais la grosse cellule apparaît assez sombre. Comme pour une colonie D classique, le nombre de sphères ne semble pas constant ou dépendant de leur taille ; seule, la grosse cellule, est toujours unique. Comme pour les formes précédemment décrites, j'ai observé des colorations jaunâtres dans le coeur de certaines sphères constituant une colonie D, d'autres prenant des teintes plus sombres. La superposition des cellules (en plaque mince comme en extraction) ne permet pas de pousser les investigations, à propos des couleurs et de l'arrangement des cellules dans la colonie.
Les observations de ce quatrième type de forme ont été limitées à la microscopie optique : je n'ai jamais observé de colonies D au M.E.B., alors que le choix des échantillons avait été fait dans ce sens (grauwackes de Douarnenez, par exemple, où abondent les colonies considérées). Une fois de plus, on peut mettre en cause le mode de traitement et la préparation des échantillons pour le passage au M.E.B. : l'utilisation de la technique du point critique, de préférence à la centrifugation serait ici tout à fait appropriée.
Les coupes observées au M.E.T. sont sujettes aux mêmes remarques : aucune colonie D n'a pu y être examinée.

Discussion

Le même type de convergences de forme se présente pour le type colonial D et l'ensemble sera évoqué globalement pour toutes les formes, avec une attention particulière pour les cristallisations particulières de la pyrite.

Contrairement à toutes les autres formes décrites ici, le type en question est colonial. D'autre part, il semble plus localisé dans certains affleurements (Baie de Douarnenez et calcaire de Vern) où il abonde, toujours accompagné des autres formes. La couleur des cellules constituant une colonie D se cantonne dans les teintes observées pour les autres formes, c'est-à-dire gris-vert, gris-marron.
On note la présence occasionnelle d'un réseau sur certaines de ces cellules unitaires et surtout

l'existence éventuelle d'une cellule plus grosse que celles constituant le reste de la colonie. Pour ces formes coloniales, je terminerai par deux remarques :

- un groupement de nombreuses formes A peut éventuellement être interprété comme une colonie D. L'histogramme polymodal fourni par les échantillons de Vern (fig. 9) ou Douarnenez (fig. 8) et les courbes cumulatives correspondantes (fig. 10) n'écartant pas l'hypothèse d'un assemblage plurispécifique.
- lors de l'étude, j'ai signalé la présence au sein de certaines colonies D, de sphères de grande taille (20 µm à 30 µm, parfois plus). La taille et la structure de cette grosse sphère ont incité Chauvel et Mansuy (1981a) à l'identifier aux formes B_3, ce qui n'est pas incompatible avec la tendance polymodale des histogrammes (fig. 8 et 9). Mais le regroupement des formes B_1, B_2 et B_3 au sein d'un seul type B n'autorise plus une telle interprétation.

Les rapprochements envisageables sont beaucoup moins nombreux que pour les formes B ou même les formes A. Je citerai :

- Sporomorphes du Briovérien armoricain (Roblot, 1963).
- Hyménophacoïdes du Briovérien armoricain (Roblot, 1967).
- Microsphères coloniales de l'Ordovicien armoricain (J. Durand, comm. pers.).
- *Sphaerocongregus variabilis* MOORMAN, dans le Précambrien d'Amérique du Nord (Moorman, 1974).
- *Favososphaera conglobata* BURMANN, dans le Précambrien de Saxe (Burmann, 1972).
- *Favososphaera aequabilis* BURMANN, dans le Précambrien de Saxe (Burmann, 1972).
- *Favososphaera grandifavosa* BURMANN, dans l'Ordovicien de Saxe (Burmann, 1972).
- *Chabiosphaera bohemica* DRABEK, dans le Précambrien de Bohême (Dràbek, 1972).
- Formes multi-composites de la Formation de Kongsfjörd (Norvège).

Ces quelques taxons et formes se présentent de manière groupée (Sporomorphes, Hyménophacoïdes) et avec une structure multiunitaire, mais dont les unités atteignent de grandes tailles (*F. conglobata*, *F. aequabilis*, *C. bohemica*).
On remarquera que certains figurent déjà lors de l'étude du type A, et surtout B. Les conséquences de cette coexistence seront évoquées ultérieurement.

Forme E

Localisation

Cette forme est très peu fréquente, tant à l'échelle du Massif Armoricain qu'à l'échelle des échantillons. De rares individus ont pu être observés dans les grauwackes du Briovérien occidental (carte 2, point 9), dont les gisements avaient déjà livré des formes D. Il en est de même pour les échantillons carbonatés de Bretagne centrale (carte 2, point 10) qui fournissent quelques individus E accompagnant les colonies de type D. Quelques spécimens (1 à 2 par lame) ont pu être observés dans les schistes de Bretagne centrale (carte 2, point 6).

Description

Il s'agit une nouvelle fois d'une forme solitaire, sphérique, dont la taille est supérieure à tous les types précédemment étudiés : son diamètre varie en effet de 20 à 30 µm. Le faible nombre de représentants de ce type dans une lame ou une préparation n'a pas autorisé l'utilisation de calculs statistiques, ni le tracé des figures correspondantes. Les formes E semblent

constituées par une série de sous-unités formant une sorte de réseau à la surface des individus. En réalité la maille de ce réseau étant très inférieure à 1 µm, il est parfois difficile, en plaque mince pétrographique, de faire la différence entre une structure multiunitaire et une ornementation de surface (pl. 6, fig. 13).
Les observations de ces individus après attaque à l'acide, montrent que la deuxième hypothèse est la plus plausible et que l'on peut caractériser cette forme E par la présence d'une surface réticulée. Mais l'observation en microscopie optique ne permet pas de dire si cette surface réticulée ne dissimule pas une série de sous-unités, d'autant que tous les individus E reconnus sont apparus très flous.
La finesse du réseau n'autorise pas la définition de la couleur précise d'une forme E : en général, la teinte varie entre le brun et le brun-verdâtre pour les formes observées en plaque mince, et reste brunâtre pour les formes isolées après traitement à l'acide. Par contre, en lumière polarisée, la forme est totalement éteinte. Toujours à cause de la finesse du réseau, on ne devine aucun globule, noir ou jaune, à l'intérieur des formes E.
Je n'ai pas retrouvé d'individus E lors de l'examen au M.E.B. ou au M.E.T. : on ne peut, cette fois, incriminer la taille des microorganismes, car leur diamètre, situé entre 20 µm et 30 µm ne les dissimule pas autant que les formes solitaires de type A et B. Cette absence est vraisemblablement due au faible nombre d'individus qui se trouvent initialement dans les échantillons et dans les lames. On peut également supposer que les formes E ne constituent pas une structure suffisamment compacte et ont été détruites lors des traitements nécessaires à la préparation des plots pour le M.E.B. et des coupes pour le M.E.T.

Discussion

Au sujet des convergences de formes, voir pages suivantes.

La forme E ne peut pas être rapprochée du type D, puisqu'il s'agit d'un type colonial. Par contre, la taille des individus E évoque les grosses formes B, multiunitaires. C'est alors la taille des mailles de la structure E qui permettra d'établir la différence avec les individus B pour lesquels les sous-unités avoisinent 4 µm.
Il est toutefois intéressant de remarquer que les formes B de grande taille coexistent toujours avec les formes E (grauwackes de Douarnenez, schistes de Bretagne centrale et calcaires de Vern).

Aucune comparaison évidente ne peut être établie entre les formes E et des taxons ou des formes décrits par d'autres auteurs, dans différents sédiments.
On peut toutefois signaler des ressemblances avec :

- *Favososphaera sola* ssp. *magna* BURMANN, dans le Précambrien de Saxe (Burmann, 1972).
- *Favososphaera grandifavosa* BURMANN, dans l'Ordovicien de Saxe (Burmann, 1972).

Une forme supplémentaire a été décrite par Chauvel et al. (1979) puis Chauvel et Mansuy (1981a) sous le nom de forme F ; il est donc nécessaire de signaler son existence. Mais elle se présente sous un aspect très dégradé et difficilement descriptible ; d'autre part elle n'a été retrouvée qu'en un seul point (Moulin de la Boissière, Côtes-du-Nord) où aucun échantillonnage plus récent n'a été effectué. Il n'en existe pas de figuration ici et il n'en sera pas tenu compte ultérieurement.

Résumé

Dans un but de simplification, j'ai résumé dans le tableau 8, les principaux critères permettant de répartir les formes briovériennes d'après les descriptions précédentes.

Caractères \ Types		A	B			D	E
			B_1	B_2	B_3		
Solitaire		•	•	•	•		•
Colonial		?				•	
Forme globalement sphérique		•	•	•	•	(1)	•
Taille (moyenne $\bar{m}$)		6 µm	7 µm	7 µm	30-40 µm	12,75µm (2)	20-30 µm
Multiunitaire			•	•	•		
Membrane lisse	autour de la forme	•	?	?	?		
	autour des unités		•	•	•	•	
Réseau sur la membrane							•
Unité ou réseau < 1 µm			•				•
Unité ou réseau > 1 µm				•	•		
Membrane non rigide		•	•	•	•	?	•
Présence	abondante	•					
	fréquente		•			•	
	peu commune			•			
	rare				•		•

Tableau 8 : Principaux caractères de chacun des types décrits.

(1) Les unités constituant une colonie de type D, sont sphériques.
(2) La répartition des tailles (voir fig. 8 et 9) des cellules d'une colonie D est polymodale ; la valeur fournie ici correspond à la taille moyenne mesurée pour les calcaires de Vern (fig.9).

D'autre part, j'ai regroupé dans le tableau 9, la localisation géographique pour chaque forme, ainsi que les types pétrographiques où elles apparaissent et un rappel des positions stratigraphiques (voir également carte 2).

Localisation	Type pétrographique				Position stratigraphique		Types					
							A	B			D	E
	Chert	Schiste	Grauwacke	Calcaire	Briovérien inférieur	Briovérien supérieur		B_1	B_2	B_3		
Lamballe	•				•		•	•	•			
Binic		•				•	•	•				
Lezardrieux		•				•	•	•				
Granville		•				•	•	•	•			
Quibou	•				•		•	•	•			
Douarnenez			•		x	x	•	•	•	•	•	•
Loyat		•			x	x	•	•	•	•		•
Vern				•		x	?	•	•	•	•	•
La Membrolle		•			x	x	•	•	•		•	
Château-Gontier		•			x	x	•	•			•	

Tableau 9 : Répartition géographique, pétrographique et stratigraphique des différents types décrits.

• : Briovérien inférieur s.s. ou Briovérien supérieur s.s. ; x : Briovérien s.l. (voir Cadre géologique).

PROBLEMES DE L'IDENDITE DES MICROFORMES

Compte tenu des caractères morphologiques très simples de ces microorganismes (p. 22 à p. 38), chacune des formes décrites pose de nombreux problèmes d'identité. J'ai volontairement regroupé dans un même chapitre les problèmes tels que convergence de forme, présence d'artefact, influence du métamorphisme sur l'état de conservation des objets microscopiques.

Convergences de forme

Les Pyritosphères

Certaines formes observées en microscopie optique présentent les caractéristiques des individus A, mais surtout B et D, excepté la couleur, très vive dans les teintes orange, et le relief qui est alors très fort (pl. 4, fig. 5). Cet aspect rappelle celui d'objets microscopiques étudiés par Lougheed et Mancuso (1973) et La Berge (1967) qui ont un rapport étroit avec les minerais de fer rubannés ; mais c'est surtout certaines cristallisations particulières de la pyrite qui semblent se rapprocher le plus de quelques types multiunitaires.
Je rappellerai donc, brièvement, les différentes étapes de l'étude de ces cristallisations.

* Les travaux de Love

Love (1957) isole un certain nombre de microfossiles à partir de sédiments carbonifères d'Ecosse, riches en sphères de pyrite auxquelles on donne (Rust, 1935) le nom de pyrite framboïdale, car leur allure générale est celle d'une framboise. Deux nouveaux taxons sont créés, dont *Pyritosphaera barbaria* gen. et sp. nov., pour lequel un rapprochement avec des formes actuelles est envisagé, sur des critères d'ordre morphologique et biométrique. Pour l'auteur, la pyrite framboïdale et les "Pyritosphaerae" sont deux choses bien distinctes qui coexistent dans un même sédiment.

Poursuivant ses travaux, Love (1962) infirme sa première hypothèse, constatant qu'il n'est plus possible de définir avec certitude la nature biologique des Pyritosphères ; la coexistence des sphères de nature pyriteuse (détermination optique) et des sphères rapprochées de "microorganismes", reste cependant une constatation inexpliquée.

Cette nature biologique des Pyritosphères est même réfutée (Love, 1964), sans pour autant éliminer la participation de la matière organique à de tels édifices : l'apparence non compressée des sphères (ex-Pyritosphaera) qui semblent ne pas faire partie intégrante de la matrice sédimentaire, argumente en faveur de cristallisation pyriteuse. Pour Love il n'y aurait donc plus de différence entre la pyrite framboïdale et les Pyritosphères.

Le travail sur les Pyritosphères est complété (Love & Amstutz, 1966) par une étude générale de deux gisements dévoniens : Rammelsberg (Allemagne) et Chattanooga (U.S.A.). On y trouve des histogrammes de taille qui sont (pour Rammelsberg surtout) unimodaux et très comparables à ceux concernant les formes de type B. Ces histogrammes sont reproduits dans la figure 11.

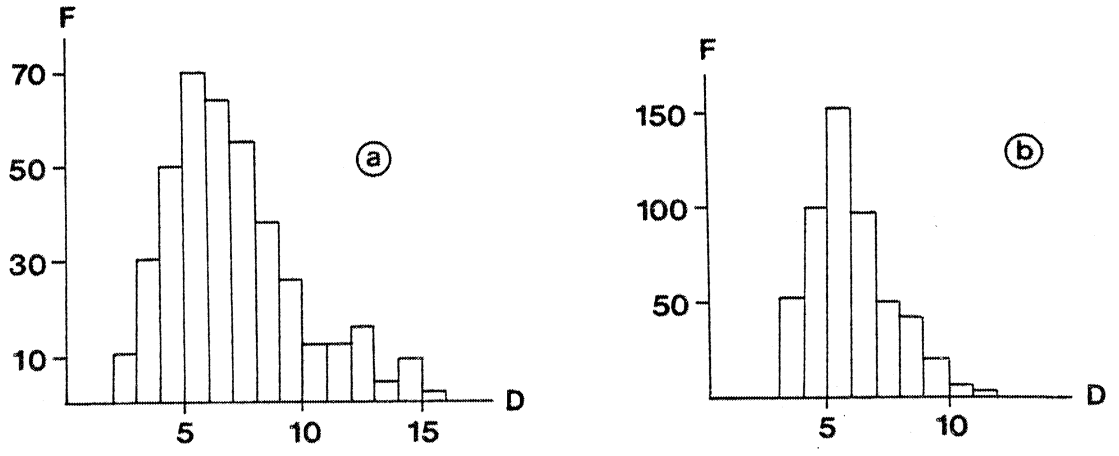


Figure 11 : Répartition de taille pour des Pyritosphères dévoniennes (d'après Love & Amstutz, 1966). a Chattanooga (U.S.A.) ; b Rammelsberg (Allemagne).

Sur les histogrammes, D représente la valeur des diamètres, mesurée en micron et F est la fréquence des individus pour les diamètres correspondants.

Les auteurs illustrent en outre leur travail par de nombreuses photographies qui montrent tous les aspects que peuvent prendre les framboïdes (Love & Amstutz, 1966 ; voir pl. 5, fig. 1-13).

* Les autres travaux

Pour Neves et Sullivan (1964), les framboïdes de pyrite (Pyritosphères) peuvent occasionnellement être rencontrés dans des cellules organiques, sous forme de structures secondaires, dues à une cristallisation de pyrite dans l'exine de certaines spores.
Un complément à ces travaux (Correia, 1967) montre que les cristaux de pyrite diagénétique feraient éclater la membrane des microfossiles en de multiples perforations quadrangulaires.
D'autre part, la présence de la pyrite, impliquant une éventuelle activité corrosive, est associée à la teneur en soufre de la roche, teneur qui doit être au moins égale à 0,10 %.
Dans une étude de sédiments récents à actuels, Papunen (1968) évoque la participation de l'eau lors de la formation des framboïdes : l'hydroxyde de fer est absorbé dans l'eau sous forme de complexe humique colloïdal, qui, en fonction des variations ultérieures de l'acidité de l'eau, peut former des coacervats.
Dans un milieu marin actuel, les bactéries produisent (Massaad, 1974) de l'hydrogène sulfuré qui se concentre autour de ces bactéries. Celles-ci se divisent, et, en peu de temps, forment une colonie qui deviendra globalement sphérique, dans un liquide, un colloïde ou un milieu isobar. On aura obtenu un framboïde.
Les travaux relatifs aux Pyritosphères se multiplient, plus particulièrement dans les terrains protérozoïques où abondent des sphères énigmatiques, qu'il est difficile de rapporter à l'une ou à l'autre des hypothèses envisagées (microfossile ou cristallisation framboïdale de pyrite).
On trouve alors deux points de vue opposés :

- les partisans d'un support organique, voire biologique, permettant la cristallisation framboïdale de la pyrite (Allison et Moorman, 1973 et 1974). G. Vidal (1979b) précise que la pyrite framboïdale peut croître tant à l'intérieur que sur les membranes externes. Sans discuter la genèse du phénomène, il différencie parfaitement certains microfossiles soumis à question (Muir, 1977) des cristallisations framboïdales de pyrite.
- les partisans de la nature purement minérale des framboïdes (Kalliokoski, 1974).

L'étude micropaléontologique de Volkova (1974) sur les sédiments protérozoïques de la plateforme russe est plus nuancée : la plupart des microformes reconnues et distinguées les unes des autres ne serait en fait qu'une seule et même espèce, ayant subi des "dommages" d'intensité variable (activité bactérienne, action de la pyrite). Les types d'ornementation observés sur les différentes espèces, comme la structure en nid d'abeilles, ne seraient que les traces régulières laissées, sur le microfossile, par la pyrite contenue dans l'organisme et dissoute lors des traitements palynologiques. Cet auteur, comme Love (1974) et Vidal G. (1979b) préconise la prudence dans l'attribution des microformes précambriennes au règne végétal ou au règne animal, mais affirme la nécessité d'un support organique (même biologique) pour l'apparition des framboïdes. Pour Křibek (1975) par contre, la pré-existence de structures organiques n'est pas nécessaire dans la genèse des Pyritosphères.
Muir (1977) se pose également le problème de l'origine des Pyritosphères mettant en doute certaines attributions taxonomiques ; en 1981, elle précise que la pyrite framboïdale peut se former sans origine biogénique, mais que des cristaux de pyrite peuvent aisément croître dans des microfossiles à paroi organique : ces microformes n'auraient donc pas de relation génétique avec la précipitation de la pyrite. L'abondance des microfossiles et par conséquent de la matière organique dans le sédiment protérozoïque étudié (Mont Isa, Australie) facilite les con-

ditions acides et hautement réductrices, durant le début de la diagenèse et avant la compaction : ceci conduit alors à la formation de pyrite finement granuleuse (et framboïdale).
Géologiquement et géographiquement plus proche de l'étude présentée ici, je citerai le travail de Safa (1980), relatif à l'amas sulfuré de Rouez (Briovérien de Bretagne orientale). L'auteur décrit des Pyritosphères dans certains niveaux du "chapeau de fer" et en fournit quelques clichés. Il n'aborde cependant pas la genèse de ce type particulier de cristallisation de la pyrite, et n'envisage d'ailleurs pas l'éventualité d'une origine biologique.
Arnold, en 1981, dans une étude globale de la pyrite, consacre un chapitre aux cristallisations framboïdales, en se référant à des expériences minéralogiques et cristallographiques. Il fournit les instruments de comparaison que sont les nombreuses photographies au M.E.B. Sans trancher, il résume les hypothèses et se range derrière Rickard (1970), en proposant les solutions susceptibles d'expliquer le phénomène ayant présidé à la cristallisation framboïdale de la pyrite :

- globules organiques immiscibles,
- substances organiques coacervatées,
- cellules de microorganismes,
- bulles gazeuses.

L'analyse de Postma (1982) porte sur des sédiments sub-actuels d'un delta du Danemark plus ou moins fermé par une barrière de sable. L'accumulation de bois et autres végétaux contribue à la formation d'un milieu de type sapropelique dans des conditions réductrices. On y trouve de nombreux spécimens de pyrite framboïdale et polyframboïdale (pl. 7, fig. 3) qu'aucun "sac" organique ne limite. Pour cet auteur, l'intervention de la matière organique est fondamentale dans la formation de la pyrite framboïdale.
Les expériences de Berner (1969b) sont confirmées par les travaux de Raiswell (1982) sur des sédiments modernes de Grande-Bretagne : le fer migre, et tend à former des concrétions framboïdales, lorsque le sédiment renferme de la matière organique dont la teneur dépend de l'existence d'une activité microbiologique.
Il semble donc, pour ces derniers auteurs que la plupart des hypothèses impliquent un support organique, peut-être même biologique, pour présider à la genèse des Pyritosphères.

* Données fournies par les formes armoricaines

L'observation des microformes armoricaines m'a en outre permis de compléter toutes ces données bibliographiques.
La microscopie optique a montré quelques groupements de sphérules très orange, à relief très fort, dont les dimensions entrent dans les gammes de taille indiquées par les histogrammes établis à partir des formes B (fig. 4 et 6). Parmi ces individus, seules quelques microsphères ont pu être écartées avec certitude et être rapportées à des cristallisations de pyrite ; c'est ce que montre le cliché de la pl. 4, fig. 6 où l'on devine les cristaux dans une enveloppe sphérique. Pour pousser plus loin les investigations, on a pratiqué les traitements à l'acide nitrique qui détruisent une partie de la matière pyriteuse. Mais le doute subsiste encore pour de nombreuses formes qui ont pu garder (Volkova, 1974) l'empreinte des cristaux de pyrite et prendre ainsi l'aspect multiunitaire des formes B.
L'utilisation complémentaire du M.E.B. et du M.E.T. a permis de lever la plus grande partie des incertitudes d'identification et surtout, a montré le lien étroit existant entre les Pyritosphères

et les microfossiles. Il semble en effet qu'un support organique soit nécessaire à l'apparition des Pyritosphères ; mais la matière organique qui entre en jeu peut être amorphe ou organisée : un sédiment de type sapropèle est, par exemple, constitué de matière organique amorphe. L'hydrolyse et la compression de ce sédiment peuvent organiser la matière amorphe qui sert alors de support dans l'élaboration des sphères de pyrite. J'ai testé cette hypothèse pour des individus proches du type A, mais dont la couleur jaune à rouge évoque plus le résultat d'un processus extérieur que la coloration propre d'un organisme. Je les ai comparés avec du matériel récolté par G. Vidal dans des sédiments sapropéliques cambriens de Suède où l'existence de framboïdes est reconnue : ces sphères armoricaines sont tout à fait identiques aux cristallisations de pyrite.

L'observation de ces mêmes sédiments cambriens a montré, en outre, des formes tout à fait semblables au type B (pl. 5, fig. 1) ; elles semblent piquetées par une multitude de points noirs qui correspondent certainement à l'emplacement des cristaux de pyrite. Un examen au M.E.B. a confirmé cette supposition : j'ai trouvé des sphères à surface perforée de multiples orifices quadrangulaires (pl. 4, fig. 10), dans un échantillon provenant du Briovérien de Bretagne centrale (carte 2, point 7). On y observe parfaitement les sphères, noyées dans un fond dont les constituants ont le même aspect que les sphères, c'est-à-dire de la matière organique, amorphe dans le cas du ciment, organisée dans le cas des sphères. On peut également remarquer que les sphères ne semblent pas déformées, alors que les schistes de Bretagne centrale ont enregistré une certaine déformation (Le Corre, 1978). D'ailleurs, on observe même l'empreinte d'un framboïde dans la matière organique amorphe (pl. 4, fig. 8). On suppose donc que ce type de sphère, apte à impressionner un ciment, est particulièrement résistant du fait de sa nature pyriteuse et qu'aucune explication biologique n'est permise. L'autre hypothèse, moins plausible, serait une introduction tardive (post-déformation) des microsphères dans les pores du sédiment, par infiltration ou autre phénomène post-diagénétique.

L'observation de tels framboïdes à plus fort grossissement (x 10 000) montre une organisation en logettes vides, sub-polygonales, non jointives. On ne distingue pas de membrane autour de ces orifices, l'impression visuelle étant plutôt celle d'une surface perforée (pl. 4, fig. 12). L'examen du même échantillon (Bretagne centrale) au M.E.T. a prouvé l'existence de ces orifices dans l'ensemble du volume sphérique, précisé la disposition anarchique des perforations les unes par rapport aux autres et leur contour polygonal (pl. 4, fig. 11). Mais, contrairement aux observations en microscopie optique ou au M.E.B., il arrive qu'on devine autour de la forme en question un épaississement sombre dont le contour général est d'aspect arrondi ou globuleux. On pourrait imaginer que la croissance des cristaux de pyrite a repoussé la matière organique amorphe vers la périphérie, mais la structure fine de cet objet rappelle celle des membranes d'organismes entourant les individus de type B (pl. 3, fig. 2-3). C'est là l'illustration parfaite des liens étroits existants entre matière organique (organisée ou amorphe) et Pyritosphères : il existe un phénomène presque "symbiotique" entre la cristallisation de la pyrite de type framboïdal et le support organique. La pyrite qui avait cristallisé dans un objet organique (voire même biologique), a disparu au cours des temps géologiques ou, plus simplement, lors du traitement, mais elle a laissé ses empreintes.

Dans un but de comparaison, le cliché de la pl. 2, fig. 10, présente une microforme de type B, retrouvée au M.E.T., dans une coupe correspondant au même échantillon de Bretagne centrale. On

y voit parfaitement les cellules unitaires sub-sphériques, chacune étant limitée par une fine membrane souple. Leur disposition les unes par rapport aux autres qui n'est pas tangeante, mais en "point triple" (fig. 12), et l'ensemble, entouré par une membrane assez floue, localement interrompue, permettent, sans équivoque possible, de reconnaître un microfossile.

La coexistence de ces microorganismes "vrais" et des cristallisations de pyrite (Pyritosphères) argumente en faveur de la "symbiose" évoquée précédemment. Cette dualité a été également mise en évidence au M.E.B. où on retrouve, toujours dans l'échantillon de schiste de Bretagne centrale, des formes multiunitaires de type B dont certaines sous-unités sont ouvertes (pl. 3, fig. 4), et des formes sphériques de type Pyritosphères à surface perforée (pl.4, fig. 12).

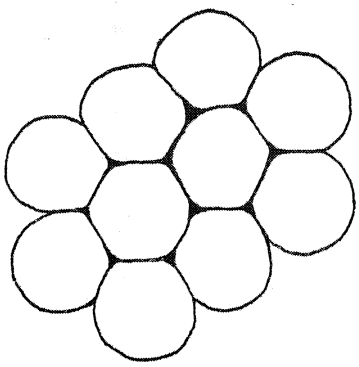


Figure 12 : Dessin schématisé montrant la disposition dite en point triple, qui caractérise les objets biologiques.

Le même genre de comparaison peut être fait avec des échantillons de grauwackes en provenance de Bretagne occidentale (carte 2, point 9) : j'ai trouvé, au M.E.B., des formes caractéristiques à sphérules creuses, souples, mises en contact par des points triples (pl. 4, fig. 2 et voir fig. 9), et des individus dont la forme générale est sphérique, restant dans les dimensions mesurées pour le type B, mais qui sont constitués par de nombreuses unités cubiques ou parallélépipédiques, disposées anarchiquement (pl. 4, fig. 7). Le microorganisme ne semble pas limité par une membrane alors qu'une sorte de voile entoure les unités géométriques qu'on peut identifier à des cristaux de pyrite. Ce voile peut être une fine membrane de type organisé entourant un organisme disparu et remplacé par les cristaux de pyrite (pl. 3, fig. 2-3). Mais il se peut également que ce soit un fragment de matière organique amorphe moulant un framboïde. Il faudrait, afin de déterminer la nature de ce voile, multiplier les coupes par le M.E.T. et tenter des analyses chimiques très fines. Quoiqu'il en soit, l'utilisation de la microscopie électronique est nécessaire dans un tel cas, puisque les objets étudiés ont une forme sphérique, une taille équivalente, et que les sous-unités semblent également être de même taille. L'apport de cette technique, que ce soit à balayage ou en transmission, permet, pour la plus grande partie des formes armoricaines, de distinguer d'une façon assez certaine les Pyritosphères des microorganismes réels.

Pour ce qui est du contenu microscopique du Briovérien, la prudence est cependant de règle. Il semble bien, en effet qu'il n'y ait pas que des framboïdes (Kalliokoski, 1973), ou que des microorganismes, mais qu'il existe une très étroite relation "symbiotique" entre les deux types : afin de croître dans le "système framboïdal", la pyrite a besoin d'un support organique qui est représenté, dans le cas du Briovérien par des microfossiles ou par de la matière organique amorphe du type sapropèle. D'autre part, des conditions réductrices sont nécessaires à l'apparition de la pyrite et c'est la matière organique (microfossiles ou sapropèle) qui contribue à l'élaboration d'un milieu réducteur, riche en soufre.

Il faut toutefois préciser que le terme de symbiose est abusif, puisque la pyrite est un minéral et que le microorganisme est nécessairement fossilisé (ou en cours de fossilisation) lorsque se développe la cristallisation de la pyrite.

J'insisterai enfin sur le fait que la présence de framboïdes n'implique pas nécessairement l'épigenie de microfossiles préexistants, un support organique quel qu'il soit suffisant à leur genèse. A ce propos, j'évoquerai la similitude entre les histogrammes tracés par Love et Amstutz (1966) sur des Pyritosphères (fig. 11) et ceux obtenus à partir des mesures de formes B (fig. 4 et fig. 6). Un tel tracé aurait pu être un argument en la faveur d'une origine biologique monospécifique des Pyritosphères de la figure 11. En fait, on peut obtenir le même type d'histogramme unimodal par exemple pour des mesures de cristallisations de sphène (Chauvel, comm. pers.). L'unimodalité ne doit donc être utilisée qu'en complément d'autres données statistiques, mais surtout après avoir déterminé par l'observation, la nature des objets étudiés.

* Application aux formes armoricaines et aux formes comparables

La confusion entre Pyritosphères et formes de type A semble peut probable, étant donné l'aspect lisse de la membrane qui limite les individus A. D'autre part, le critère de la couleur gris-jaune à verdâtre autorise une bonne différentiation avec les sphères de pyrite plutôt rouges ou orange.

Quant à la liste des taxons et des formes comparables au type A (voir p. 26), elle reste inchangée, si ce n'est le cas des microsphérules de Misengrain qui sera traité pour les formes de type B. Comme on peut le constater, c'est surtout les formes B qui se rapprochent le plus des cristallisations framboïdales de la pyrite. C'est donc une attention particulière qui a été accordée aux individus de ce type avec utilisation de toutes les techniques et applications de tous les critères énoncés dans le paragraphe précédent.

La liste de comparaison fournie (p. 32) doit être reprise en fonction de tous ces critères et pour le moment, il ne sera pas tenu compte des problèmes stratigraphiques.

Pictonicopila polymorpha DEFLANDRE & TERS tout d'abord, est à rejeter car il présente tout à fait l'aspect d'une Pyritosphère. L'individu est très rigide et apparaît très rouge-orangé dans les lames minces. Aucune autre observation n'a d'ailleurs pu être faite et je supprimerai donc cette forme de l'étude.

Microsphérules de Misengrain. Le Corre (1978) signale des microsphérules, dans un chapitre traitant de la dissolution des quartz (Le Corre, 1978, v. p. 302). La ressemblance morphologique entre ces figurations et les microformes décrites dans le Protérozoïque supérieur et terminal (de Bretagne, de Bohême, de Scandinavie, etc ...) est telle que j'ai jugé nécessaire d'observer les lames minces où Le Corre (1978) note leur présence.

Il s'agit de lames minces réalisées pour la Société des ardoisières d'Anjou dans la Formation des schistes d'Angers de la région angevine (Misengrain). Ce niveau, où abondent les microsphères et qui sert de repère aux carriers, est daté du Llanvirn et Llandeilo. L'étude des lames montre que les microsphérules se localisent préférentiellement dans des amandes de quartz, et peuvent atteindre des dimensions très variables selon les individus, comme le montre les figurations (pl. 7, fig. 4-5).

Les formes sphériques présentées sur ces clichés ont une morphologie très comparable aux formes B, mais aussi aux microsphères signalées par Knoll et al. (1981) dans la Formation de Mineral Fork (Utah, U.S.A.). La taille des individus de Misengrain varie de quelques microns à presque 60 µm.

J'ai traité un échantillon correspondant à ces lames minces selon les techniques d'attaque palynologique énoncées p. 16 : le résidu d'attaque fournit de très nombreuses sphères noires, absolument lisses, et de diamètre variable. D'autre part on rencontre de petites formes sphériques, grisâtres, entourées d'une fine membrane qui semble avoir subi des dégradations (plissements). La taille de ces deux types de sphères ne dépasse pas 10 µm et nulle part dans les préparations obtenues, on ne retrouve les grandes formes mises en évidence en lame mince.
Certaines de ces petites sphères montrent, en lumière polarisée, le phénomène de la croix noire. Il s'agit peut-être simplement d'interférences lumineuses dues soit au relief important des microformes, soit à la différence de réfringence entre le milieu de montage et l'objet observé. Deux interprétations sont alors possibles (toujours sans tenir compte des problèmes stratigraphiques suscités) :

1 - Les sphères observées en lame mince et en préparation palynologique sont des cristallisations framboïdales de pyrite. Il est vrai que les sédiments de cette localité sont connus pour leur haute teneur en fer et soufre (Gapais, comm. pers.). Lors de la déformation hercynienne, les sulfures ont migré dans des zones de moindre pression où ils ont formés, avec la silice ayant également migré, des hétérogénéîtés, plus dures que la matrice, initiant ainsi le phénomène des zones abritées. Par là même, ils ont préservé leur structure initiale, et on les retrouve, parfaitement sphériques, après la déformation.

2 - Les sphères observées sont des microorganismes, ce qui expliquerait la transparence en lame mince pétrographique, la couleur grisâtre et la présence d'une membrane en préparation palynologique. Mais on peut se demander comment des structures organiques ont pu survivre à l'intense déformation hercynienne qui affecte les schistes à Calymène, et surtout maintenir leur parfaite sphéricité. Il faut alors supposer que nous sommes en présence du phénomène de "symbiose" évoqué dans le paragraphe relatif aux Pyritosphères : la pyrite (qui a pu aisément apparaître étant donné les teneurs en fer et soufre) s'est préférentiellement localisée sur les microorganismes ou a cristallisé dans des microorganismes, leur attribuant ainsi un squelette parfaitement rigide.
Ils ont ainsi pu supporter les phénomènes de déformation, devenant eux-mêmes un objet dur, initiateur de zones abritées. Une deuxième schistosité (et la présence d'amandes de quartz perpendiculaires aux premières) existant dans les lames, on imagine que les sulfures ont pu migrer une seconde fois vers des zones de moindre pression, laissant toutefois intacts les microorganismes dans les premières zones abritées, protégés de surcroît par la silice ayant présidé à la formation des amandes de quartz initiales.
Il paraît difficile d'accorder plus de crédit à l'une ou l'autre des deux possibilités, mais je retiendrai que certaines formes observées dans les échantillons de Misengrain sont à classer, au titre des convergences de forme, parmi les Pyritosphères.

Inclusions sphériques. Des formes microscopiques sphériques sont signalées par Paris (comm. pers.) à l'intérieur d'un Chitinozoaire (pl. 7, fig. 1), ce qui pose ainsi le problème de leur présence au sein d'un autre microorganisme. Cette fois encore, plusieurs solutions se dessinent.

1 - Il s'agit de microorganismes, mais, bien évidemment, il est très improbable que les Chitinozoaires aient pu vivre en symbiose avec les microorganismes, d'autant que cette coexistence

n'est pas excessivement fréquente. Par contre, on peut fort bien imaginer l'existence, dans le même milieu, de Chitinozoaires et de microsphères de type B : le Chitinozoaire meurt, se fracture, et avant la fossilisation, est investi par des microorganismes qui, mourant à leur tour, sont fossilisés in situ.

2 - Il s'agit de cristallisations framboïdales de pyrite ayant été favorisées par la présence de matière organique dans les sédiments. Une photographie à gros grossissement (pl. 7, fig. 2) semble argumenter en faveur de cette hypothèse : on voit parfaitement la forme géométrique des unités, leur disposition anarchique, et leur lien avec la matière organique représentée par le Chitinozoaire.
Les deux mêmes solutions peuvent être proposées pour des microsphères de type multiunitaire découvertes par Le Hérissé (1981) dans des spores dévoniennes du Massif Armoricain. Pour ce cas également, l'hypothèse des Pyritosphères apparaît la plus plausible.
Ces deux exemples confirment les problèmes de rapprochements des individus de type B et les éventuelles convergences de forme qu'on peut envisager.

Pyritosphaera barbaria LOVE. Je terminerai en citant cette forme que j'ai déjà eu l'occasion d'évoquer puisqu'elle est, en quelque sorte, la source des travaux de Love (réf. citées) sur les Pyritosphères. Je ne reviendrai pas sur ces travaux, résumés dans le paragraphe précédent, ni sur les critères qui me font rejetter *Pyritosphaera barbaria* de la liste de comparaison de la page 33.

Pour les formes coloniales du type D, j'ai pu observer dans certaines lames des groupements particulièrement globuleux et compacts (pl. 6, fig. 3). Malgré la compaction, la sphéricité des unités constitutives est maintenue et leur couleur approche une teinte brun-rouge. On ne distingue pas de membrane limitant chaque sphère, mais plutôt un épaississement noirâtre, qui, localement semble même englober toutes les sphères et en accentuer le relief. Ces aggrégats ont les mêmes gammes de taille que les colonies D (fig. 8 et 9).
Il s'agit dans ce cas de pyrite polyframboïdale (voir fig. 3, pl. 7) dont la formation résulte (Postma, 1982) de l'amoncellement de framboïdes.
Ce sont essentiellement la couleur, le relief et l'aspect compact qui ont permis de reconnaître les polyframboïdes et de les éliminer.
Pour les formes de la liste de comparaison (p. 37), le manque d'observations de matériel différent ne permet aucune conclusion.
Certaines formes E peuvent être également rapprochées de cristallisation de la pyrite par comparaison avec du matériel récolté par G. Vidal dans du Cambrien de Suède, et où abondent les framboïdes (pl. 5, fig. 1). Le faible nombre d'observations et le manque de données en microscopie électronique n'autorisent aucune conclusion hâtive mais précisent la prudence qui sera de règle dans l'attribution des formes E et de celles citées dans la liste de comparaison.

Autres minéraux

J'ai déjà signalé l'aspect non rigide de la membrane des formes observées dans le Briovérien armoricain. La présence de microsphères "déformées" dans un sédiment ayant subi une déformation tectonique confirme cette "molesse" des membranes. On peut donc évoquer l'aspect anté- à syntectonique, et probablement organique de ces microsphères déformables, dans la mesure ou des

particules minérales, détritiques ou résultant de phénomènes diagénétiques, seraient plus résistantes à la déformation. C'est d'ailleurs le cas pour les microsphérules de Misengrain dont la rigidité est maintenue grâce à une ossature pyriteuse. Mais j'ai également remarqué des individus sphériques, solitaires ou en agrégat, montrant un très fort relief, un aspect parfaitement sphérique et apparemment rigide, tout en restant dans les gammes de taille précisées pour les microorganismes A, ou D (pl. 1, fig. 11). De telles formes n'apparaissent pas de la couleur classiquement grisâtre des microsphères, mais ont une teinte qui varie du rouge à l'orange. D'autre part, il semble que certaines d'entre-elles (pl. 6, fig. 2) se localisent plutôt dans des microfractures du sédiment. Une observation pétrographique plus approfondie a montré que ces sphères ne sont pas isotropes en lumière polarisée : il ne s'agit donc pas de sulfures (comme la pyrite). Les critères pétrographiques ont permis en effet de déceler la présence de leucoxène, minéral accessoire des roches argileuses, se localisant de préférence, lors de l'altération, entre les lits de minéraux préexistants et qui se trouve occasionnellement en groupements.
Il conviendra donc d'éliminer les formes de type solitaire A ou colonial D présentant des similitudes morphologiques et optiques avec le leucoxène.

Artefacts

L'observation au M.E.B. m'a permis de compléter les informations recueillies en microscopie optique et, dans certains cas, d'identifier des artefacts d'apparence imprécise en lame mince. J'ai ainsi pu mettre en évidence des formes globalement sphériques, lisses, et dont la surface est perforée par un grand nombre d'orifices de taille variable (pl. 5, fig. 2). Il s'agit (Karkhanis, 1977) de globules de sulfures qui sont apparus durant le traitement et qui ont été détériorés, lors de la macération par exemple. C'est avec les formes de type B ou E qu'il peut y avoir confusion, mais l'habitude de l'observation autorise une rapide élimination.
Il faut enfin noter l'apparition de globules de fluorures lors de la macération de l'échantillon dans l'acide fluorhydrique. Bien que ce type d'artefact soit aisément distingué, par sa couleur blanchâtre, il suffit de chauffer le liquide de macération dans l'acide chlorhydrique afin de les éliminer.
Je signalerai, à cet effet, les travaux de Wang et Luo (1982) qui recensent tous les types d'artefacts pouvant être occasionnés lors du traitement d'échantillons précambriens. L'étude d'Horodyski (1981) fournit d'autre part des critères de reconnaissance de vrais microfossiles précambriens, par rapport aux pseudofossiles.
Ces remarques sur les artefacts peuvent s'appliquer à tous les types de formes décrits précédemment, mais la résolution du problème est en outre simplifiée par l'absence d'une membrane individualisée dans les artefacts.
La présence enfin, d'inclusions fluides (Bridgwater & al., 1981) doit également être envisagée.

Conservation et aspect des microformes

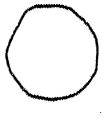
Les dégradations

Pour Knoll et Golubic (1979) les microfossiles peuvent subir différents types de modifications, internes ou externes, leur donnant, au stade final (observation des lames minces) des aspects morphologiques variés. On peut ainsi expliquer que des individus, en apparence diffé-

rents, aient pu antérieurement être décrits comme deux taxons distincts, alors qu'ils n'avaient pas subi le même type de modification morphologique.
C'est ainsi que j'ai tout d'abord séparé, dans les échantillons provenant de Bretagne occidentale (carte 2, point 9) des formes de type A et des sphères piquetées d'une multitude de points noirs. Bien que les histogrammes de taille soient identiques (et les calculs aussi), dans les échantillons du Trégor (carte 2, point 3), j'ai trouvé un assemblage constitué presque uniquement de ces sphères piquetées qu'il n'est pas possible de confondre avec une Pyritosphère. Une étude plus précise et les remarques de G. Vidal m'ont permis d'interpréter ces points noirs comme des particules de graphite ou de kérogène, finement disséminées et qui sont le résultat d'une très intense dégradation chimique ou biochimique. Sur un échantillon particulièrement riche en formes de ce type, provenant du Trégor, une analyse à la microsonde électronique a été tentée. La taille ténue des individus n'a pas autorisé l'analyse quantitative des membranes ; par contre la présence constante du Carbone a été aisément mise en évidence pour chaque forme analysée. D'autre part, l'analyse quantitative ayant montré une quantité négligeable (et parfois nulle) des éléments Fer et Soufre, l'hypothèse de granules pyriteux a été rejetée au profit des granules de graphite pour les individus concernés.
A plusieurs occasions, j'ai signalé (p.25 par exemple) l'existence de formes solitaires présentant un globule jaune ou noir, parfois relié à la membrane par de fines trabécules (pl. 1, fig. 5-7, 9).
Des individus à globule sombre ont été signalés par plusieurs auteurs chez certains microorganismes du Précambrien :

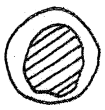
- pour Schopf (1968) et Licari (1971), le globule serait le reste d'organites cellulaires. Ces auteurs évoquent donc, pour les microfossiles en question, une appartenance au groupe évolué des Eucaryotes.
- Moorman (1974) réfute cette hypothèse : le "black patch" (globule noir) représenterait une concentration de matière pyriteuse ou carbonatée, ayant elle-même remplacé, par épigénie, le contenu cellulaire initial.
- le "dark spot" de Knoll et Golubic (1979) serait une concentration de la matière organique intracellulaire d'organismes Procaryotes.

Cette hypothèse semble la plus vraisemblable. D'une part la présence de trabécules dans les microformes armoricaines peut impliquer un lien génétique entre la membrane et le globule central qui n'existerait alors pas dans le cas d'une épigénie (hypothèse Moorman) ; la géométrie régulière du black patch est d'ailleurs très différente de l'aspect du globule noir ou jaune des formes armoricaines. D'autre part, il n'a jamais été possible d'identifier de manière certaine des organites, justifiant la place des microsphères précambriennes parmi les Eucaryotes, ce que proposent Schopf (1968), Licari (1971), Licari et Cloud (1968b), et que refusent Cloud et al. (1975) pour le même matériel. L'application de la dernière hypothèse (Knoll & Golubic, 1979) aux microformes armoricaines permet d'établir une relation entre les individus sans globule et les individus à globule jaune ou noir :



- Forme sans globule : la membrane subsiste, mais le contenu cellulaire a été expulsé par un processus du type "osmose", ou lors de fissuration (dont il ne reste que rarement des traces), par dégradation chimique ou biochimique (oxydation).

- Forme à globule sombre : la matière organique qui constituait le "contenu cytoplasmique" a été dégradée et concentrée. Localement, elle est encore liée à la membrane par des trabécules. Cette matière organique peut contenir des granules de pyrite disséminés.



- Forme à globule jaunâtre : la matière organique concentrée (type précédent) prend une teinte jaunâtre. Il s'agit d'une oxydation de la pyrite lors des événements diagénétiques ou post-diagénétiques (altération par exemple). C'est un cas fréquent pour les formes briovériennes.

Conjointement d'ailleurs, Knoll et Golubic (1979) étudient l'apparence (forme, couleur) du "dark spot", et la déformation des microformes (fig. 13).

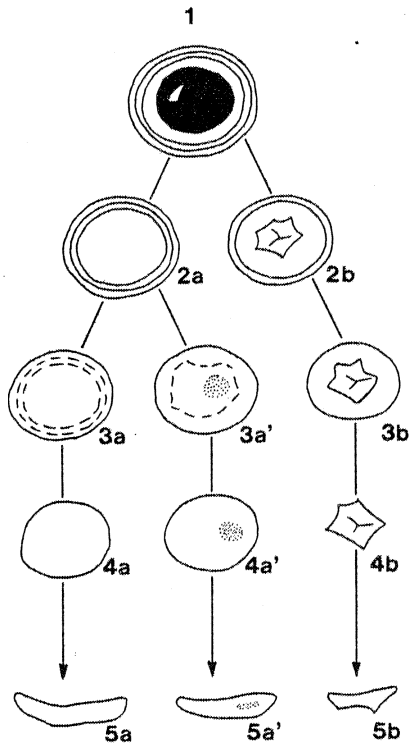


Figure 13 : Reconstruction schématique des différentes étapes de dégradations des microorganismes unicellulaires de Bitter Springs (Australie) ; d'après Knoll et Golubic (1979).

1 : la dégradation commence sur une cellule sphérique à enveloppes nombreuses.

2a, 3a, 4a, 5a : dégradation avec préservation préférentielle et compaction des enveloppes internes, parfois accompagnée par la préservation du résidu cellulaire condensé (2a', 3a', 4a', 5a').

2b : préservation préférentielle des membranes internes et des constituants qui sont déformés et plissés au cours de la dégradation (3b, 4b, 5b).

A la lumière de leurs observations et suite à l'examen des formes armoricaines, on comprend mieux les différents aspects présentés par ces dernières d'autant que le Massif Armoricain n'est pas resté à l'abri de nombreux phénomènes ayant pu occasionner dégradation et déformation. On imagine aussi combien les propriétés plastiques des membranes ont de l'importance : chacun des microorganismes décrits possède sa propre membrane, ou celle de ses sous-unités avec une nature non rigide, il enregistre donc tous les phénomènes de déformation et de dégradation ; on observe ainsi des microformes sub-ellipsoïdales, des plissements et des ondulations des membranes tant des formes que des sous-unités ou que des restes du contenu cellulaire.

L'influence du métamorphisme - couleur des microformes

Un autre processus auquel les sédiments briovériens n'ont pas échappé, est le métamorphisme. D'autre part, il semble que la couleur d'un microfossile témoigne de la préservation de l'individu, elle-même liée à la préservation du microenvironnement : pour Correia (1967), un milieu ayant subi l'influence du métamorphisme est caractérisé par une couleur sombre de la matière organique.

J'ai donc tenté de tester la sensibilité des microformes armoricaines et pour cela, des échantillons ont été prélevés en Baie de Douarnenez (Bretagne occidentale), où l'isograde de la biotite (≈ 400°) est bien déterminé, et où toutes les formes (A, B, D et E) ont été mises en évidences. En partie nord, où la biotite est absente, de nombreux individus de tous les types ont été observés dans les lames minces et dans les préparations palynologiques, alors qu'en partie sud, dès l'apparition de la biotite, aucune forme n'a été découverte.

Il en va de même pour des sphérules noirâtres, parfaitement opaques, où aucune ornementation ou membrane n'est visible, mais qui, de par leur taille, équivalente à celle des formes A surtout, suscitent des problèmes d'attribution. Ces sphérules, présentes dans l'ensemble des échantillons, disparaissent également dans la zone sud de la Baie de Douarnenez. S'il s'agit de microfossiles dégradés (voir § précédent), ce comportement est normal ; s'il s'agit de Pyritosphères, on voit ainsi qu'elles sont également sujettes à disparition dans le cas d'un métamorphisme dans la zone à biotite.

Signalons à ce propos les remarques de G. Vidal (1979b ; 1981c), relatives à l'influence du métamorphisme sur les microfossiles : cet auteur a découvert des formes tout à fait identifiables dans des roches plissées et métamorphisées vers des températures supérieures à 300°C (faciès prehnite-pumpellyite), alors que leur couleur, d'après l'échelle de Correia) indiquerait des températures plus basses (159°C à 180°), ce que confirment les travaux expérimentaux de Oehlert et al. (1974) sur des algues bleues. Comme les formes fossiles, les algues bleues actuelles s'assombrissent au fur et à mesure avec l'augmentation de la pression et de la température. Mais pour Vidal (comm. pers.), il faut avant toute affirmation, tenir compte de l'ensemble des facteurs ayant pu jouer : nature de la roche, déformation, répartition du métamorphisme dans l'espace et dans le temps.

Les observations de G. Vidal s'ajoutant à celles faites pour les échantillons armoricains, il semblerait d'autre part que les microformes les plus petites soient les plus pâles, voisinant avec des individus de grande taille et sombres. Du fait de leur taille, elles sont certainement moins aptes à être altérées par des événements extérieurs. Cette relation doit être utilisée avec prudence : Correia (1967) traite essentiellement des spores et Chitinozoaires à test plus épais. Les petites formes armoricaines n'ont cependant pas une membrane plus mince que les grosses, le type de membrane étant unique (voir p. 79).

De toute façon, il est certain que le métamorphisme modifie la couleur des microformes et même leur donne un aspect dégradé, d'autant plus que son intensité s'élève. C'est un indice dont il faut tenir compte lors de l'observation, et lors des interprétations (attributions, rapprochements).

Les données descriptives rassemblées dans ce chapitre ont montré la coexistence d'objets microscopiques dans les sédiments du Briovérien armoricain. Parmi ces objets, certains sont considérés comme faisant partie des artefacts ou des minéraux (pyrite, leucoxène), les autres, plus nombreux, peuvent être rapportés à des microorganismes. Ces derniers sont caractérisés par une morphologie stable, tant dans les lames minces pétrographiques que dans les préparations palynologiques. On les reconnaît essentiellement par la présence constante d'une membrane non rigide, par leur aptitude à enregistrer les phénomènes extérieurs (déformations, métamorphisme, diagenèse) dans les limites autorisées pour des organismes, et par la stabilité, pour les types décrits, des caractères morphologiques (cf. tabl. 8).

TROISIEME PARTIE

SYSTEMATIQUE ET REPARTITION STRATIGRAPHIQUE

Aux différents problèmes évoqués dans la partie précédente (voir p. 22) s'ajoutent les difficultés de détermination et la complexité de la synonymie relative aux microorganismes. Aussi, il a paru souhaitable pour l'étude systématique et stratigraphique, d'adopter le plan suivant :

- Rappel des diagnoses des genres et espèces déjà décrits par les auteurs et auxquels les formes armoricaines peuvent être attribuées.
- Synonymies proposées par les différents auteurs.
- Etude systématique des formes armoricaines, comparaisons, rapprochements.
- Répartition stratigraphique et corrélations.

DIAGNOSE DES PRINCIPAUX GENRES ET ESPECES

Palaeocryptidium cayeuxi DEFLANDRE 1955

Deflandre décrit (1955) ce taxon dans des phtanites (cherts noirs) du Briovérien de la région de Lamballe (Côtes-du-Nord), après l'étude des lames minces déjà décrites par Cayeux (1894). Le type correspond à un microorganisme sphérique ou ellipsoïdal qui peut parfois présenter un contour irrégulier apparemment lié à des plissements ou des ruptures, indiquant une certaine flexibilité de la membrane mince limitant l'organisme. Cette membrane ne présente ni appendices, ni orifices. Généralement solitaires, quelques formes peuvent être groupées par deux ou plus. La taille des paratypes varie entre 5 µm et 14 µm, l'holotype ayant un diamètre de 9 µm.

Gloeodiniopsis gregaria KNOLL & GOLUBIC 1979

Cette espèce est décrite par Knoll et Golubic (1979) dans des cherts précambriens de la Formation de Bitter Springs (Australie). Il s'agit de formes sphériques à ellipsoïdales d'apparence flexible et comportant des plissements ou des contractions. Ces formes sont groupées en grandes colonies, elles-mêmes comprimées et plissées. On note la présence d'inclusions (pâles ou sombres) à l'intérieur des sphères, correspondant à des résidus de contenu cellulaire. Le diamètre moyen des sphères varie entre 5,6 µm et 7,5 µm.

Sphaerocongregus variabilis MOORMAN 1974

Le genre a été décrit (Moorman,1974) dans des schistes noirs, siliceux et pyriteux, finement

laminés, de la Formation d'Hector (Alberta, Canada), rapportée au Protérozoïque supérieur. Le type correspond à trois subdivisions morphologiques distinctes : 1) cellules sphériques, solitaires dont le diamètre est compris entre 3 µm et 5 µm ; 2) cellules sphériques d'une taille plus large (5 µm à 16 µm), solitaires ou groupées en chaîne ; 3) masse globuleuse d'environ 5 µm à 20 µm, constituée de sous-unités sphériques de 0,1 à 2 µm.
On note dans 12 % de la population étudiée, la présence d'une concentration sombre dans les cellules. Les deux premiers types sont limités par une membrane de consistance souple, alors que le troisième type est entouré par une enveloppe d'épaisseur variable.

Bavlinella faveolatus SCHEPELEVA 1962

Schepeleva décrit (1962) cette forme dans des argilites micacées gris-vert ainsi que dans les grès à grain fin de la série bavlinienne supérieure de la plate-forme russe (région de Perm). Les taxons sont solitaires, rarement coloniaux, parfois groupés en chaînettes de 4 à 5 maillons. Ce sont des formes sphériques, parfois légèrement aplaties sur les côtés, de couleur jaune foncé à brun. L'ornementation de ces formes consiste en un fin nid d'abeilles, à contour ondulé. Le diamètre des paratypes varie entre 16,8 µm et 24 µm.

Favososphaera BURMANN 1972

Il s'agit d'espèces décrites par Burmann (1972) dans les grauwackes de la Formation de Lausitz (F. *conglobata*, F. *sola*, F. *aequabilis*) ou dans les schistes de Griffel (F. *grandifavosa*) en Allemagne de l'Est. On trouve des colonies de deux types : 1) colonies du premier ordre, avec des formes solitaires dont la membrane montre une structure en nid d'abeilles ; 2) colonies du second ordre constituées par un groupement de cellules appartenant au type précédent.

Colonies du premier ordre

Favososphaera sola est une espèce solitaire, sphérique, caractérisée par la présence d'une structure nid d'abeilles à petite maille, localisée à la périphérie de la forme. Le diamètre moyen des individus de cette espèce est de 16 µm, avec une maille de 1 µm. On n'observe pas de structure interne. On lui connaît une sous-espèce : *Favososphaera sola* ssp. *magna* dont le diamètre atteint 30 µm, avec une maille de 1 µm, et qui présente des structures du type nid d'abeilles.

Favososphaera grandifavosa BURMANN 1972, est une forme sphérique massive. Elle est formée par un empilement compact de cellules qui lui donne l'aspect d'une sphère à ornementation nid d'abeilles. Le diamètre moyen est de 77 µm, pour une maille atteignant 6 µm.

Colonies du deuxième ordre

Favososphaera aequabilis BURMANN 1972, est un agrégat sphérique constitué de petites mais nombreuses sphères (ornementation nid d'abeilles) empilées de façon compacte. La diamètre de ces sphères est relativement constant (8 µm) pour un diamètre général moyen de 50 µm.

Favososphaera conglobata est décrit par Burmann (1972) comme un agrégat globuleux constitué de formes sub-sphériques. Les sphères à structure nid d'abeilles sont réunies en groupes plus ou moins compacts et ont un diamètre variable. En position sub-centrale, on trouve la cellule ayant le réseau nid d'abeilles le plus large, cette cellule étant une des plus grosses de l'agrégat.

SYNONYMIES

Comme on peut le constater à la lecture des diagnoses, les organismes décrits précédemment ont tous une morphologie très simple et les caractères discriminants sont peu nombreux. Aussi les auteurs ont fréquemment fait des propositions de synonymies dont la liste peut être établie comme suit :

Palaeocryptidium cayeuxi

Pacltová (1977) : *Cayeuxistylus* GRAINDOR 1957
Cayeuxipora GRAINDOR 1957
Bohemipora praguensis PACLTOVA 1977
Chauvel et Mansuy (1981b) : genre d'organe de *Sphaerocongregus variabilis* MOORMAN 1974.

La synonymie proposée pour les taxons décrits par Graindor (1957) concerne deux genres de la famille des Cayeuxidae pour lesquels il est fait mention de cornes et d'appendices. Ces deux genres sont réunis à *Palaeocryptidium* par Pacltová (1977) qui crée la nouvelle espèce *Bohemipora praguensis*. D'une part la réunion des genres dont les diagnoses ne concordent pas, d'autre part l'application des règles de priorité en nomenclature, ont fait rejeter (Chauvel & Mansuy, 1981b) le genre *Bohemipora* au profit de *Palaeocryptidium*.
Quant à l'attribution de *Palaeocryptidium cayeuxi* à un genre d'organe de l'espèce *Sphaerocongregus variabilis*, elle est évoquée par Chauvel et Mansuy (1981a) puis proposée la même année par ces auteurs à la suite d'observations complémentaires (Chauvel & Mansuy, 1981b).

Bavlinella faveolatus

Burmann (1972) : *Favososphaera conglobata*
Vidal G. (1976a) : *Sphaerocongregus variabilis* MOORMAN

Partant de cette première mise en synonymie, G. Vidal estime que la diagnose de l'espèce Bavlinella faveolatus est insuffisante et la remplace par celle de Sphaerocongregus variabilis MOORMAN créant ainsi Bavlinella faveolata nom. correct. VIDAL 1976; les taxons synonymes de Bavlinella faveolata sont les suivants :

- *Microsphaera faveolata* SIN & LIU 1973
- Forme A, Manum (1967)
- Sporomorphes du Briovérien, Roblot (1961)
- *Favososphaera conglobata* BURMANN 1972, KONZALOVA (1974)
- *Favososphaera sola* BURMANN 1972, KONZALOVA (1974)
- *Bavlinella faveolatus* SCHEPELEVA, SCHEPELEVA (1962), TIMOFEEV (1969), VOLKOVA (1968).

Si on accepte ces diverses propositions, il apparaît que les genres *Bavlinella*, *Favososphaera*, *Sphaerocongregus* et par conséquent *Palaeocryptidium* doivent être considérés comme synonymes.

Pour établir ces synonymies, les auteurs se sont basés sur les critères de morphologie, certains (Vidal G., comm. pers.) considérant que les caractéristiques biométriques dépendent uniquement des conditions et du milieu de vie des organismes.
Compte tenu des diverses propositions faites jusqu'à ce jour, deux solutions peuvent être retenues,

- en accord avec G. Vidal, et en privilégiant les critères morphologiques, on accepte la liste ci-dessus, et on conserve le nom de *Bavlinella*, aux dépens des autres genres décrits. Dans ce cas *Palaeocryptidium* doit donc être défini comme un genre d'organe de *Bavlinella*.
- si on tient compte des critères de taille, des types d'arrangement et aussi de la morphologie, on peut alors maintenir momentanément les espèces suivantes :

. *Sphaerocongregus variabilis*
genre d'organes : *Palaeocryptidium cayeuxi* correspondant à un stade végétatif
Bavlinella faveolata correspondant à un stade sporulé.

. *Favososphaera conglobata* et *Favososphaera aequabilis* : espèces retenues pour désigner des formes coloniales à cellules de grande taille (diagnose dans Burmann, 1972).

. *Favososphaera grandifavosa* BURMANN 1972

. *Favososphaera sola* BURMANN 1972

Pour ces deux dernières espèces, on peut envisager une comparaison avec le genre *Bavlinella*. Actuellement, les gisements ayant fourni ces organismes sont peu nombreux et les détails de l'organisation de ces formes restent à étudier. Il paraît donc préférable de maintenir ces deux espèces pour le moment.

SYSTEMATIQUE DES FORMES ARMORICAINES

Forme A (voir tabl. 8 et 9)

Mansuy (1980), Chauvel et Mansuy (1981b) proposent de rattacher les formes A du Briovérien armoricain au taxon *Palaeocryptidium cayeuxi*. Dans le but de préciser cette attribution, j'ai entrepris l'étude du matériel de Cayeux où le genre a été décrit (Deflandre, 1955). Les lames minces de Cayeux, déposées au Muséum d'Histoire Naturelle à Paris, ont livré une abondante flore, constituée par un assemblage de formes diverses (pl. 7 , fig. 8). Les formes solitaires sphériques sont les plus nombreuses dans ces plaques pétrographiques : on observe d'une part des individus présentant une allure multiunitaire, d'autre part des individus lisses, limités par une membrane sombre. Ce sont ces dernières formes qui ont été comparées au type A et des mesures de taille ont pu être effectuées (tabl. 10).

L'histogramme obtenu (fig. 14) montre une tendance nettement unimodale avec un groupe modal de 7-8, et la courbe des pourcentages cumulatifs (fig. 15) a un tracé régulier, ne comportant aucun palier. Ces données correspondent à celles obtenues pour les formes A décrites dans la partie précédente (voir p. 23 et fig. 2 et 3).

Numéro d'échantillon	CV-51
Nombre de mesures	63
Moyenne $\overline{m}$ (en µm)	7,32
Groupe modal	6-7
Ecart type σ	1,545
Coefficient de variation $\frac{\sigma}{\overline{m}}$ (en %)	21
Diamètre minimum mesuré (en µm)	4
Diamètre maximum mesuré (en µm)	12,50
D.D.I.	4,93

Tableau 10 : Données statistiques et graphiques pour les individus comparés au type A. D'après la plaque mince n° CV-51, collection Deflandre, déposée au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

Provenance : phtanites de Lamballe, échantillonnés par L. Cayeux.

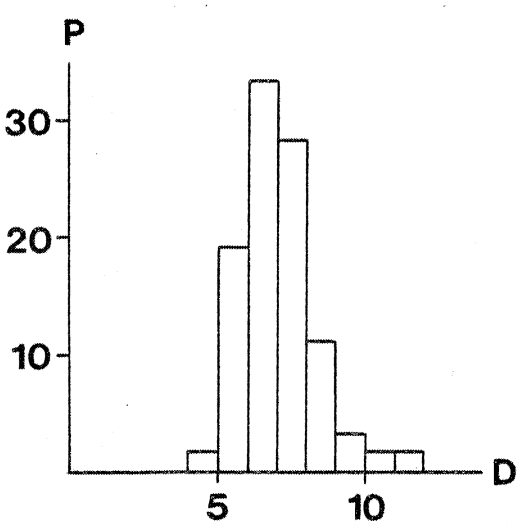


Figure 14 : Répartition des tailles pour les individus comparés à la forme A. (D'après la plaque mince n° CV-51, collection Deflandre, déposée au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris).

Provenance : phtanites de Lamballe, échantillonnés par L. Cayeux.

Sur l'histogramme D est la valeur des diamètres mesurés, exprimée en micron ; P est le pourcentage de formes correspondant aux diamètres mesurés.

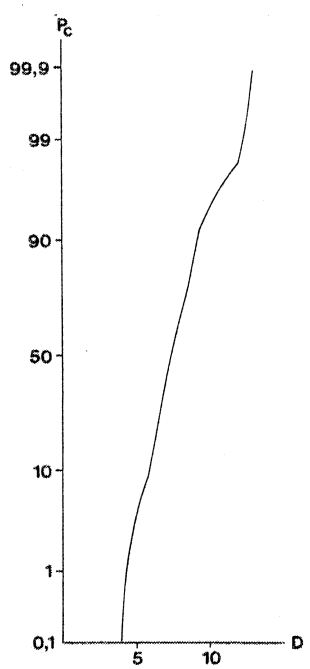


Figure 15 : Courbe des pourcentages cumulatifs pour les individus comparés à la forme A. (D'après la plaque mince n° CV-51, collection Deflandre, déposée au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris).

Provenance : phtanites de Lamballe, échantillonnés par L. Cayeux.

D représente la valeur des diamètres mesurés, exprimée en micron ; Pc est le pourcentage cumulatif du nombre d'individus correspondants.

D'autre part, j'ai retrouvé dans une des lames (CV-51, coordonnées England N21-022), l'holotype du taxon *Palaeocryptidium cayeuxi* décrit et figuré par Deflandre (1955), et j'y ai reconnu les paratypes de ce même taxon. Il a été possible de vérifier que les formes lisses de type A ont des caractères correspondant parfaitement à la diagnose donnée pour *Palaeocryptidium* (pl. 7, fig. 10). Cette comparaison est complétée par l'examen des histogrammes de répartition des tailles (fig. 14 et fig. 2) ainsi que par l'examen des courbes de pourcentages cumulatifs (fig. 15 et fig. 3).
J'ai également retrouvé dans le matériel de Cayeux, de nombreuses formes présentant un corps interne sombre (pl. 7 , fig. 9), montrant des relations avec la membrane. Il s'agit là d'une concentration de matière organique, phénomène déjà mis en évidence pour les formes de type A (voir p. 25 et p. 50 ; pl. 1, fig. 5-9).
L'attribution des formes armoricaines de type A à *Palaeocryptidium cayeuxi*, suggérée par Chauvel et Schopf (1978), Mansuy (1980), Chauvel et Mansuy (1981a), puis établie par Chauvel et Mansuy (1981b) est donc ainsi vérifiée et elle est étendue à l'ensemble de l'échantillonnage effectué dans le Massif Armoricain, quel que soit le type pétrographique des sédiments.
Afin de confirmer l'attribution de *Palaeocryptidium cayeuxi* à un genre d'organe de *Sphaerocongregus variabilis*, j'ai pu examiner et traiter du matériel provenant de la Formation d'Hector (Alberta, Canada), récolté par G. Vidal, et où est décrit l'holotype de *Sphaerocongregus variabilis*. Les individus se présentant au stade dit "végétatif" sont solitaires, sphériques, lisses et limités par une membrane sombre d'apparence flexible ; on y trouve parfois des globules plus sombres, qui présentent des concentrations de matière organique intracellulaire (voir p. 50).
Observant au M.E.B. ce matériel de comparaison, j'ai retrouvé (pl. 7 , fig. 15) quelques spécimens assimilables aux formes lisses de Moorman (1974) ; l'un d'eux présente même l'aspect "poché" suggérant sa vacuité.
Les analogies morphologiques entre *Palaeocryptidium* et le type végétatif de *Sphaerocongregus* sont frappantes et confirment le regroupement de ces deux formes.

Cas particulier : schistes de la série de la Roche-Derrien (Côtes-du-Nord)

Ce gisement, localisé en Bretagne septentrionale (carte 2, point 3) a paru particulièrement intéressant du fait de la concentration des formes A dans les nombreuses lames minces et préparations réalisées.
Les individus examinés (pl. 1, fig. 6, 12) sont tous sphériques à ellipsoïdaux, limités par une membrane sombre, soulignée de particules de graphite ; ils présentent en général un globule sub-central, parfois relié à la membrane par des trabécules fines.
Lorsque l'on examine les lames minces à faible grossissement, on s'aperçoit que le niveau fossilifère est constitué par la superposition de lamines légèrement discordantes les unes par rapport aux autres (pl. 8 , fig. 1), certaines de ces lamines montrant des crêtes et des ondulations. D'autre part, les lamines fossilifères peuvent localement être séparées par des lamines stériles.
Une telle configuration évoque les mats algaires précambriens décrits par de nombreux auteurs et étudiés en détail dans la Formation de Bitter Springs (Australie) par Knoll et Golubic (1979) qui y décrivent plusieurs types de microorganismes.

D'après Hoffmann (1969) ce type de mat algaire, à l'état vivant, est une communauté stratifiée verticalement et constituée, de haut en bas, par des Algues Bleues, mobiles ou non, des bactéries photosynthétiques pourpre-rose et des bactéries de décomposition. Cette construction active ne dépasse pas quelques millimètres et, tandis que les microorganismes de la surface construisent le mat en piégeant les sédiments, l'ensemble migre de façon à rester proche de la surface, pendant que le mat est détruit à sa base par l'action des bactéries de décomposition (Knoll & Golubic, 1979). Une telle définition est proche de celle d'Awramik (1977) qui décrit les stromatolithes comme étant des structures organo-sédimentaires produites par piégeage, agglomération et (ou) précipitation résultant de l'activité métabolique et du développement de microorganismes, en particulier les Algues Bleues. Par comparaison avec les descriptions et les illustrations (pl. 7, fig. 16) fournies par Knoll et Golubic (1979) pour les taxons constituant le mat algaire de Bitter Springs, j'ai envisagé un rapprochement des microsphères du Trégor avec l'espèce *Gloeodiniopsis gregaria* KNOLL & GOLUBIC 1979. Cette espèce accompagne des formes mieux connues comme *Eoentophysalis belcherensis* HOFFMANN 1976 dont elle avait été mal distinguée (Schopf et Blacic, 1971), sans doute à cause des convergences de formes occasionnées par les dégradations subies (Knoll & Golubic, 1979).
La diagnose de l'espèce *Gloeodiniopsis gregaria* est donnée précédemment (p. 55) ; elle précise que des enveloppes ténues limitent les formes. Elles n'ont pas été retrouvées pour les formes armoricaines, mais on peut très bien supposer que les différents processus (métamorphisme, déformation) ont détruit ces enveloppes. Mis à part ce fait, on peut comparer la diagnose des formes australiennes à celle des formes du Trégor et envisager de rattacher ces dernières à l'espèce *Gloeodiniopsis gregaria*.
En réalité, à Bitter Springs, *Gloeodiniopsis gregaria* fait partie d'un assemblage de diverses espèces, et on constate, dans les échantillons du Trégor, qu'une seule espèce est présente.
On doit donc supposer que le mat algaire armoricain, incomplet, a été partiellement détruit ou broyé par divers phénomènes d'ordre tectonique, métamorphique, et, éventuellement même par autodestruction due aux bactéries de décomposition. D'ailleurs, en observant les lames minces, on constate la dégradation très importante du matériel organique (présence de particules de graphite par exemple), la plupart des cellules étant préservée à l'état de kérogène.
Après attaque à l'acide, on peut remarquer que la plus grande partie des microsphères disparaît ; les préparations obtenues ne renferment que quelques sphaeromorphes gris ou verdâtres, à membrane de nature flexible. On peut trouver deux explications qui ne s'excluent pas mutuellement, en partant du fait que les sphaeromorphes constituant le mal algaire, déjà partiellement détruit, ne résistent pas à l'attaque acide :
- ceux que l'on observe sont des représentants de *Gloedinopsis gregaria* exceptionnellement préservés.
- ce sont en fait des individus proches de *Palaeocryptidium cayeuxi* qui cohabitent dans le même milieu que *Gloeodiniopsis*. On verra, lors des interprétations biologiques et écologiques que ces deux hypothèses ne sont pas incompatibles.

Les échantillons de la série de la Roche-Derrien posent donc le problème suivant : sur la base des seuls critères morphologiques, les formes fossiles qu'ils renferment peuvent être rapportés à *Palaeocryptidium cayeuxi* ; par contre, si on tient compte de la répartition des organismes dans le sédiment, on peut envisager un rapprochement avec *Gloeodiniopsis gregaria*.

Il faut donc, pour apporter des éléments de solution à ce problème, comparer les diagnoses des deux espèces ; il apparaît que seuls, deux caractères peuvent être discriminants : organisation en colonies et présence de traces de mucilage pour *Gloeodiniopsis gregaria*. Ces deux caractères pouvant aisément disparaître au cours de l'histoire et du traitement du sédiment, il semble donc très difficile de distinguer les deux formes.
Compte tenu des critères de concentration des formes dans la série de la Roche-Derrien, on peut envisager leur attribution à *Gloeodiniopsis gregaria*, tout en se souvenant que la distinction avec *Palaeocryptidium cayeuxi* est pratiquement impossible.

Forme B (voir tabl. 8 et 9)

Les préparations de Cayeux, qui ont livré l'holotype de *Palaeocryptidium cayeuxi*, renfermant également des types multiunitaires, il m'a paru indispensable de les étudier en détail afin de permettre une comparaison avec les formes B. Ces formes sont solitaires, sphériques et constituées de sous-unités nombreuses qui n'ont pas de limites précises, mais autour desquelles on distingue bien un liseré sombre (pl. 7 , fig. 7). Des concentrations sombres, en position polaire peuvent être observées dans ces individus qui, occasionnellement, se présentent accolés deux à deux (pl. 7 , fig. 6). Deflandre (1955) ne donne aucune précision sur ce type multiunitaire, mais Roblot (1961) retrouve et figure des formes similaires dans le Briovérien inférieur de Normandie, également en association avec *Palaeocryptidium cayeuxi*.
Ces formes multiunitaires, sur lesquelles des mesures de taille ont pu être effectuées (tabl.11) ont été rapprochées des formes B (Chauvel & Mansuy, 1981b).

Numéro d'échantillon	CV-51
Nombre de mesures	63
Moyenne $\overline{m}$ (en µm)	6,77
Groupe modal	7
Ecart type σ	1,248
Coefficient de variation $\frac{\sigma}{\overline{m}}$ (en %)	18
Diamètre minimum mesuré (en µm)	4,5
Diamètre maximum mesuré (en µm)	11
D.D.I.	3,86

Tableau 11 : Données statistiques et graphiques pour les individus comparés au type A. D'après la plaque mince n° CV-51, collection Deflandre, déposée au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Provenance : phtanites de Lamballe, échantillonnés par L. Cayeux.

L'histogramme obtenu d'après ces mesures (fig. 16) montre une tendance nettement unimodale, un diamètre moyen voisin de 7 µm, et la courbe des pourcentages cumulatifs (fig. 17) a un tracé régulier, ne comportant aucun palier. Ces données sont en accord avec celles obtenues pour les formes B décrites dans la partie précédente (voir p. 27 et fig. 4-5 en particulier).

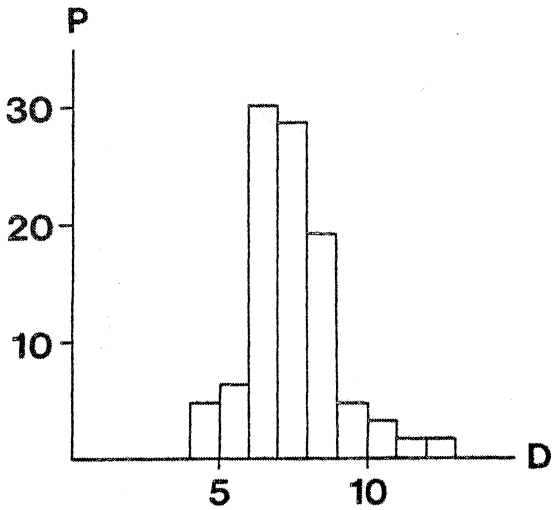


Figure 16 : Répartition des tailles pour les individus comparés à la forme B. (D'après la plaque mince n° CV-51, collection Deflandre, déposée au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris).

Provenance : phtanites de Lamballe, échantillonnés par L. Cayeux.

Sur l'histogramme D est la valeur des diamètres mesurés, exprimée en micron ; P est le pourcentage de formes correspondant aux diamètres mesurés.

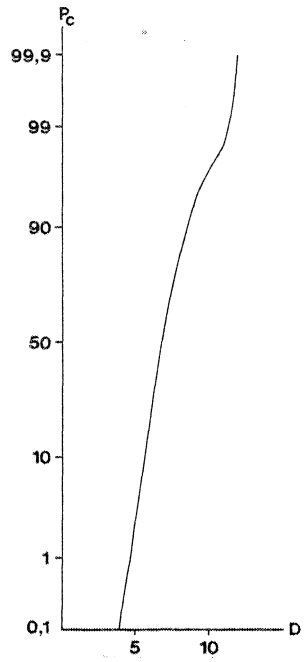


Figure 17 : Courbe des pourcentages cumulatifs pour les individus comparés à la forme B. (D'après la plaque mince n° CV-51, collection Deflandre, déposée au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris).

Provenance : phtanites de Lamballe, échantillonnés par L. Cayeux.

D représente la valeur des diamètres mesurés, exprimée en micron ; Pc est le pourcentage cumulatif du nombre d'individus correspondants.

Il apparaît donc que les formes multiunitaires des plaques de Cayeux puissent être rapprochées des formes B et que, comme ces dernières, elles se trouvent toujours dans le même sédiment que les formes lisses rapportées à *Palaeocryptidium cayeuxi*. Ceci a été vérifié par l'extension de l'échantillonnage à l'ensemble du Massif Armoricain, quel que soit le type pétrographique du sédiment.

Deux remarques s'imposent :

- on trouve toujours en assemblage, le genre *Palaeocryptidium* et les formes multiunitaires B,
- *Palaeocryptidium* a été décrit (voir § précédents) comme un genre d'organe de la forme multiunitaire *Sphaerocongregus variabilis*.

On constate donc que l'hypothèse de Chauvel et Schopf (1978), Mansuy (1980), Chauvel et Mansuy (1981a et b) est pleinement en accord avec les données et que l'on peut considérer les formes armoricaines B comme des cellules sporulées de *Sphaerocongregus variabilis* MOORMAN 1974.

L'ensemble des travaux relatifs à ce taxon (Allison & Moorman, 1973 ; Moorman, 1974 ; Cloud & al., 1975) qui comporte des études en microscopie électronique, a permis des comparaisons fructueuses avec les formes de type B pour lesquelles ont été effectuées de nombreuses observations

au M.E.B. ou au M.E.T. ; c'est par exemple le cas pour des clichés au M.E.T. fournis par Cloud et al. (pl. 7 , fig. 13) qui montrent de grandes analogies avec le matériel armoricain (pl. 3, fig. 1-2) : on retrouve la disposition en point triple des unités les unes par rapport aux autres (fig. 12), la vacuité de chaque unité et la membrane individuelle qui les limite. L'étude détaillée de la structure de la membrane du matériel armoricain (pl. 1, fig. 10) montre une organisation identique à celle que signalent Cloud et al. (1975) pour le matériel américain (voir Cloud & al., 1975, fig. 8).

D'autre part, j'ai pu examiner et traiter du matériel provenant de la Formation d'Hector, récolté par G. Vidal, où est décrit l'holotype du taxon *Sphaerocongregus variabilis* (Moorman, 1974) et où j'ai retrouvé *Palaeocryptidium* (voir paragraphe précédent).

Ce matériel de référence, observé au M.E.B., montre des formes multiunitaires, constituées de sous-unités sphériques, creuses et limitées chacune par une membrane d'aspect souple (pl. 7 , fig. 12), tout à fait comparables à celles attribuées au type B (pl. 2, fig. 8-9 ; pl. 3, fig. 4). J'ai également observé une forme d'allure générale sphérique, apparemment recouverte d'un voile fin sous lequel on distingue des renflements (pl. 7, fig. 14) : il s'agit d'une forme mamelonnée que j'ai signalée dans le Massif Armoricain (pl. 3, fig. 5) et qui, en microscopie à transmission (voir pl. 3, fig. 2 et pl. 5, fig. 11) montre que le voile périphérique présente la structure fine des membranes.

L'attribution des formes armoricaines de type B à l'espèce *Sphaerocongregus variabilis* étant évoquée, il convient d'accorder une certaine attention au taxon *Bavlinella faveolata*. En effet, ainsi que cela a été précisé p. 58, deux possibilités se dessinent : l'une (en accord avec G. Vidal) maintient valide le seul nom de *Bavlinella*, l'autre (tenant compte des critères biométriques et morphologiques) retient *Sphaerocongregus* avec deux genres d'organes, *Palaeocryptidium* et *Bavlinella*.

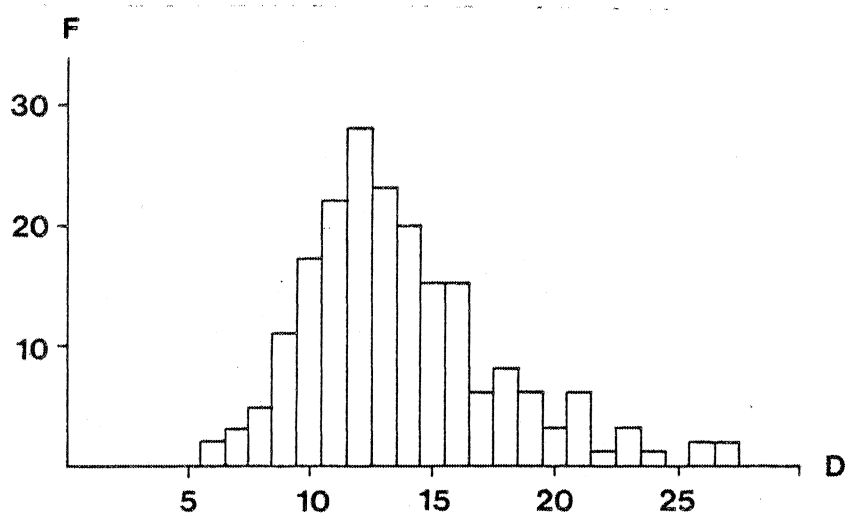


Figure 18 : Répartition des tailles de microorganismes.

Sur chaque histogramme, D représente le diamètre des individus, mesuré en micron et F est la fréquence d'individus pour les diamètres mesurés. *Bavlinella faveolata*, Formation de Mineral Fork ; d'après Knoll et al. (1981).

Je ne rappellerai pas la diagnose de *Bavlinella* sensu SCHEPELEVA ou de *Bavlinella* sensu VIDAL, mais il est bien évident que des liens morphologiques étroits unissent *Sphaerocongregus* à *Bavlinella* : forme multiunitaire, arrangement des sous-unités sphériques et creuses, présence d'une membrane autour de chacune d'entre-elles. Mais on remarquera que le diamètre des individus rapportés à *Bavlinella* varie dans une gamme de tailles plus élevée. A titre de comparaison, les figures 18 et 19 montrent des histogrammes réalisés, l'un d'après des mesures de *Bavlinella* (KNOLL & al., 1981), l'autre d'après *Sphaerocongregus* (MOORMAN, 1974).

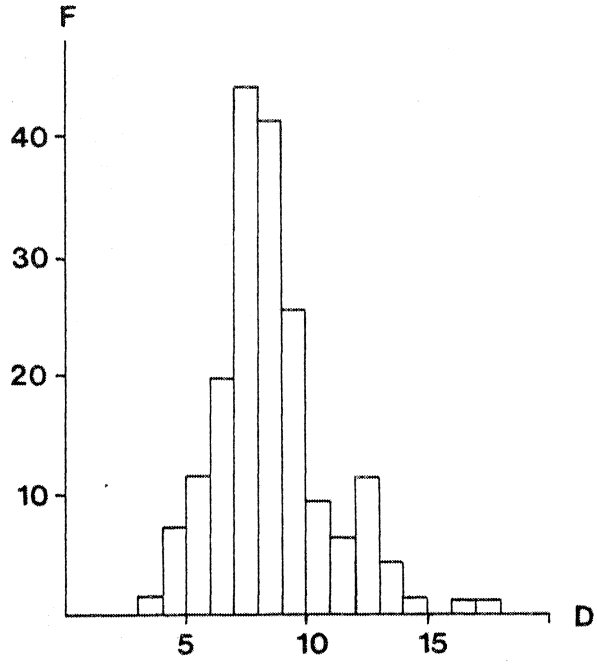


Figure 19 : Répartition des tailles de micro-organismes.

Sur chaque histogramme, D représente le diamètre des individus, mesuré en micron et F est la fréquence d'individus pour les diamètres mesurés. *Sphaerocongregus variabilis*, Formation d'Hector ; les diamètres mesurés sont ceux des sphères multiunitaires dont les sous-unités ont une taille comprise entre 0,5 µm et 1 µm ; d'après Moorman (1974).

On peut encore rapprocher les formes B les plus grandes, avec des sous-unités atteignant 4 µm (soit la forme B3), de l'espèce *Favososphaera grandifavosa* BURMANN dont la diagnose est donnée précédemment. Pour cette espèce, on envisage une comparaison avec le genre *Bavlinella* mais le manque d'observations complémentaires n'autorise ce rapprochement qu'avec précaution.
Dans l'état actuel des connaissances acquises grâce à l'étude du matériel armoricain, et par prudence, le genre *Sphaerocongregus* sera conservé, avec ses deux genres d'organe *Palaeocryptidium* et *Bavlinella*. Les formes armoricaines lisses sont rapportées à *Palaeocryptidium*, les formes multiunitaires à *Bavlinella*.

Forme D (voir tabl. 8 et 9)

Les plaques minces de Cayeux n'ont pas livré de colonies de type D, tout au plus y trouve-t-on des groupements de 3 à 4 cellules correspondant sans doute à des formes A. Il n'en sera donc pas tenu compte ici.
Par contre, les nombreuses formes coloniales observées dans les grauwackes de Douarnenez par exemple (carte 2, point 9), ont fourni des arguments d'étude. C'est particulièrement avec des

représentants du genre *Favososphaera* que la comparaison a été envisagée, d'après les propositions de Chauvel et Mansuy (1981a). Burmann (1972) décrit en effet des formes coloniales (voir diagnose p. 56) parmi lesquelles deux espèces semblent avoir les mêmes caractéristiques que les formes armoricaines de type D : il s'agit de *Favososphaera conglobata* et *Favososphaera aequabilis*. A titre de comparaison, des mesures ont été effectuées (tabl. 12), d'après les figurations de Burmann (1972), sur des individus rapportés à *Favososphaera conglobata*.

Nombre de mesures	113
Moyenne $\bar{m}$ (en µm)	13,02
Groupe modal	12,6
Ecart type σ	5,128
Coefficient de variation $\frac{\sigma}{\bar{m}}$ (en %)	39
Diamètre minimum mesuré (en µm)	3,5
Diamètre maximum mesuré (en µm)	28
D.D.I.	9

Tableau 12 : Données statistiques et graphiques pour *Favososphaera conglobata* BURMANN (d'après les figurations de Burmann, pl. I-VI, 1972).

J'ai également tracé l'histogramme de répartition des tailles (fig. 20) et la courbe des pourcentages cumulatifs (fig. 21) d'après les mesures obtenues.

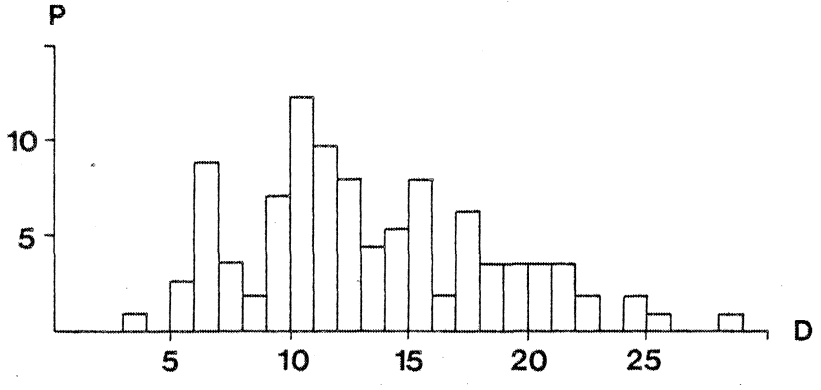


Figure 20 : Répartition des tailles pour *Favososphaera conglobata* (grauwackes de Lausitz) ; d'après les photographies de Burmann (1972).

Sur l'histogramme, D représente le diamètre, mesuré en micron, des cellules constituant le taxon étudié et P est le pourcentage d'individus par diamètre correspondant.

L'aspect de l'histogramme et celui de la courbe occasionnent quelques remarques : l'histogramme de répartition des tailles est très aplati et montre une tendance nettement polymodale : présence de plusieurs pics, les plus importants étant à 7 µm et à 11 µm.

Quant à la courbe des pourcentages cumulatifs de la figure 21, elle montre un tracé irrégulier, marqué par des paliers plus ou moins nets. D'autre part, les mesures elles-mêmes fournissent une valeur du coefficient de variation ($\frac{\sigma}{m}$ = 39 %) et du Divisional Dispersion Index (D.D.I. = 9) assez élevée. On retrouve donc pour *Favososphaera conglobata* les remarques biométriques essentielles faites au sujet des colonies de type D étudiées dans les sédiments armoricains (voir fig. 8-9).

Or, si on se réfère aux critères de Schopf (1976) sur l'utilisation de la biométrie, on constate que les individus répondant à ces caractéristiques (D.D.I. et $\frac{\sigma}{m}$ élevés, histogramme polymodal et courbe brisée) peuvent éventuellement représenter un assemblage plurispécifique, voire même avoir une origine non biologique.

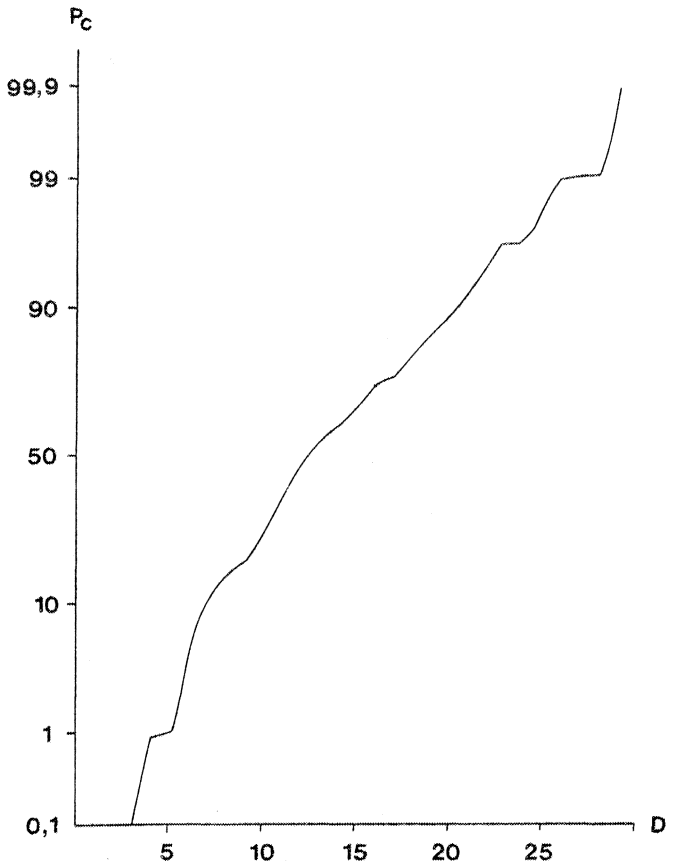


Figure 21 : Courbe des pourcentages cumulatifs pour *Favososphaera conglobata* (grauwackes de Lausitz) ; d'après les photographies de Burmann (1972).

D représente le diamètre, en micron, des individus mesurés ; Pc est le pourcentage cumulatif d'individus correspondants.

L'hypothèse d'un rapprochement possible avec les Pyritosphères, suggérée par Burmann (1972) a été déjà étudiée (p. 40-48), mais on peut également envisager l'éventualité d'un assemblage plurispécifique, les mesures effectuées tant sur les formes D armoricaines que d'après les figurations de *Favososphaera conglobata* montrant toutes des pics principaux, l'un voisin de 7 µm, l'autre voisin de 11 µm.

On voit que les mesures ne sont pas totalement anarchiques, et semblent correspondre à un mélange de deux espèces différentes, qui peuvent fort bien représenter les deux types coloniaux *Favososphaera conglobata* et *Favososphaera aequabilis* (cette dernière espèce montre d'ailleurs une tendance quasi-unimodale avec un pic à 7 µm, pas de figuration ici). L'étude des courbes de pourcentages cumulatifs peut confirmer cette éventuelle coexistence, et la valeur du D.D.I. élevée s'explique par le fait qu'on a mesuré les représentants d'un mélange, pour les *Favososphaera* de Burmann et pour les formes coloniales du Massif Armoricain.

On peut donc envisager une attribution des formes D armoricaines aux genres *Favososphaera conglobata* et *Favososphaera aequabilis*.
Cette attribution peut d'autre part être appuyée par un argument morphologique : Chauvel et Mansuy (1981a) signalent, dans les grauwackes de Douarnenez, la présence de colonies particulières que j'ai eu l'occasion de décrire dans les paragraphes précédents (p. 36). Il s'agit de colonies constituées par l'assemblage de sphères de petite taille (autour de 7 µm) et d'une grosse sphère (pl. 6, fig. 8) laissant parfois apparaître une fine ornementation réticulée, rappelant la diagnose de Burmann (1972) pour *Favososphaera conglobata* (voir p. 56) qui signale également l'existence d'une sphère plus grosse, en position sub-centrale et sur laquelle, d'après les photographies (voir pl. I, fig. 1, Burmann, 1972) on devine une fine ornementation réticulée.
La présence de cette cellule anormalement volumineuse peut d'ailleurs être un élément d'explication pour la tendance polymodale des histogrammes.
Quoi qu'il en soit, les colonies de type D du Massif Armoricain semblent présenter des caractères biométriques et morphologiques communs avec *Favososphaera conglobata* et on considèrera donc que ces colonies peuvent être attribuées à un mélange des espèces *Favososphaera conglobata* et *Favososphaera aequabilis*, ces deux noms étant momentanément maintenus (voir p. 58) par manque de données complémentaires et d'observations en microscopie électronique.

Forme E (voir tabl. 8 et 9)

Le petit nombre d'individus E retrouvés dans les lames minces ou dans les préparations palynologiques rend difficile l'attribution systématique de ce type, d'autant que la morphologie en est mal connue et qu'il n'en existe aucune figuration en microscopie électronique. On a vu qu'il était délicat de déterminer s'il s'agit d'une forme multiunitaire, d'une forme à surface ornementée ou même d'une forme qui aurait été profondément dégradée et dont on ne peut plus reconnaître les structures. Les quelques rares formes préservées ont toutefois été rapportées par Chauvel et Mansuy (1981a) à *Favososphaera sola* BURMANN 1972.
Si cette hypothèse est retenue, on doit considérer que la forme E est en réalité une forme lisse, solitaire, de très grande taille, et qui a enregistré les phénomènes de dégradation avec intensité. On explique ainsi la structure réticulée des individus E comme le résultat d'une dégradation, en vertu des critères proposés par Knoll et Golubic (1979) et résumés dans la figure 13.
Mais, comme on l'a vu p. 58 , *Favososphaera sola* peut être rapprochée de *Bavlinella* (Vidal 1976a).
Auquel cas on supposera que la dégradation a été intense au point de détruire l'organisation en sous-unités et ne laisser subsister qu'une surface réticulée.
La forme E sera donc rapprochée de *Favososphaera sola* BURMANN, dans l'attente d'observations et de résultats nouveaux qui autoriseront son rattachement supposé à *Bavlinella faveolata* VIDAL.

Conclusion

- Les formes A et B sont regroupées dans l'espèce *Sphaerocongregus variabilis* MOORMAN dont elles représentent deux genres d'organes différents :

A : stade végétatif attribué à l'espèce *Palaeocryptidium cayeuxi* DEFLANDRE,

B : stade sporulé attribué au genre *Bavlinella*. Momentanément, et en attendant des critères

supplémentaires, j'ai proposé (p. 58) de maintenir l'espèce *Favososphaera grandifavosa* considérée par G. Vidal comme une forme de *Bavlinella*. On rattachera donc plus précisément le type B3 à cette espèce.

- les formes E peuvent être attribuées à l'espèce *Favososphaera sola* pour laquelle un rapprochement avec *Bavlinella faveolata* a été envisagé (Vidal G., 1976a), mais qui demande confirmation.
- les formes D représentent un mélange de plusieurs espèces dont *Favososphaera conglobata* et *Favososphaera aequabilis*.

REPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GEOGRAPHIQUE

Répartition stratigraphique des microorganismes étudiés

Données bibliographiques

Sphaerocongregus variabilis : le genre *Sphaerocongregus* a été signalé dans plusieurs sites sédimentaires d'âge protérozoïque, en Amérique du Nord particulièrement. C'est Cloud et Licari (1968b) qui, les premiers, découvrent le gisement fossilifère à microorganismes du Groupe de Miette (Alberta, Canada), rapporté au Protérozoïque supérieur. Dans la Formation d'Hector (qui appartient au Groupe de Miette) pour laquelle on donne un âge de 700 M.A., Moorman (1974) décrit l'holotype de *Sphaerocongregus variabilis* qui est encore signalé (Allison & Moorman, 1973) dans le Groupe de Tindir en Alaska. Javor et Mountjoy (1976) poursuivent l'étude des microfossiles du Groupe de Miette en Colombie britannique, tandis que Cloud et al. (1975) identifient un assemblage de microfossiles comportant *Sphaerocongregus* dans le Protérozoïque des Monts Uinta (Utah). Pour les différents terrains étudiés, les âges fournis se situent dans le Protérozoïque supérieur et dans le Protérozoïque terminal (Crittenden & Peterman, 1975 ; Miller & al., 1973), c'est-à-dire Riphéen supérieur et Vendien (voir tabl. 1, p. 10).

Palaeocryptidium cayeuxi : c'est dans le Massif Armoricain que ce taxon est le mieux connu. Deflandre (1955) décrit l'holotype de *Palaeocryptidium cayeuxi* dans les phtanites du Briovérien inférieur et moyen de Bretagne septentrionale et de Normandie, où Roblot (1961) signale encore sa présence. Deunff (1975) étudie plusieurs gisements, dont ceux de Bretagne septentrionale, déjà étudiés par Cayeux (1894) et Deflandre (1955), et ceux de la région de Château-Gontier (Bretagne orientale) où affleure le Briovérien supérieur post-phtanitique et où il découvre des formes qu'il rapproche de *Palaeocryptidium*. Chauvel et Schopf (1978) notent une fois de plus la présence de cette forme dans le Briovérien phtanitique de Bretagne septentrionale (Lamballe) et de Normandie (Quibou). C'est dans le Briovérien post-phtanitique de Bretagne centrale, occidentale et orientale que Chauvel et Mansuy retrouvent des formes rapportées à *Palaeocryptidium cayeuxi*. Les précisions sur ces termes sont données dans la partie "cadre géologique" (p. 5) et seront discutées une nouvelle fois à la fin de ce chapitre.
D'autre part, *Palaeocryptidium cayeuxi* est signalé en Bohême. Vavrdová (1966) décrit dans des lydiennes (cherts noirs) du Protérozoïque supérieur, un assemblage de microorganismes, observés tant en plaque mince qu'en préparations palynologiques et où figure *Palaeocryptidium*. Pacltová (1972) et Konzalová (1974b, 1981), toujours dans les lydiennes, décrivent et figurent des formes qui sont attribuées au taxon armoricain. Je signalerai que c'est dans ces lydiennes que

Pacltová (1977) découvre *Bohemipora praguensis* qui a été rejeté au profit de *Palaeocryptidium cayeuxi* par Chauvel et Mansuy (1981b), mais aussi par Pacltová (1981) dans un essai de corrélation entre le Massif de Bohême et le Massif Armoricain.
En Bohême, *Palaeocryptidium cayeuxi* a donc été signalé essentiellement dans des lydiennes (et aussi dans des grauwackes) qui appartiennent au Groupe des Spilites d'une part et au Groupe post-spilitique d'autre part. Pour ces sédiments, la seule datation disponible est celle de Šmejkal (1964) qui donne un âge approximatif de 647 M.A. pour les spilites du Groupe des Spilites, soit un âge vendien (voir p. 11 et tabl. 2).

Bavlinella : le taxon *Bavlinella faveolatus* SCHEPELEVA est défini par Schepeleva (1962) dans la série bavlinienne de la plate-forme russe, à laquelle on attribue classiquement un âge protérozoïque terminal ou vendien (Keller, 1979).
Volkova (1968), puis Timofeev (1969) décrivent à leur tour *Bavlinella faveolatus* dans le Vendien de la plate-forme russe. Cet âge est confirmé par la présence fréquente avec *Bavlinella* d'un taxon très reconnaissable et parfaitement calé stratigraphiquement, *Chuaria circularis* WALCOTT 1899 (Ford & Breed, 1972 ; Vidal G., 1974).
Remarque : il convient de mentionner ici les travaux de Choubert et Faure-Muret (1980), puis Choubert et al. (1982) qui signalent *Bavlinella faveolatus* ? (*faveolata* ?) dans des terrains de Normandie dont la nature et l'âge ont été discutés dans ce mémoire (voir p. 4). Ces mêmes auteurs, en collaboration avec Anderson (Anderson & al., 1982a) signalent *Bavlinella* dans des sédiments de Terre-Neuve en accordant à ce taxon un âge riphéen supérieur à vendien. Puis ils rectifient leurs conclusions (1982b), tout en attribuant à Chauvel et Schopf (1978) une description de *Bavlinella* qui ne figure pas dans les travaux de ces auteurs. En accord avec G. Vidal (comm. pers.) et d'autant qu'aucune figuration n'accompagne les travaux de Anderson et al. (1982 a et b), il est nécessaire de rester prudent dans l'utilisation de ces résultats.
En 1976, G. Vidal transforme l'espèce *Bavlinella faveolatus* en *Bavlinella faveolata* et la décrit (1976a) dans les sédiments du Protérozoïque supérieur de Suède (couches de Visingsö). Il faut donc avoir à l'esprit la synonymie entre *Bavlinella* et *Sphaerocongregus* pour l'étude de la répartition stratigraphique qui suit.
En Amérique du Nord, Knoll (1979) signale la présence de *Bavlinella faveolata* dans le Groupe de Walden Creek (Tennessee), auquel on attribue un âge précambrien terminal. Toujours en Amérique du Nord, Knoll et al. (1981) découvrent dans l'Utah un gisement particulièrement riche en microfossiles du genre *Bavlinella* qui domine largement l'assemblage considéré. Il s'agit de la Formation de Mineral Fork dont l'âge, de 650 M.A. à 570 M.A. est typiquement vendien. Mais il faut déjà remarquer que Knoll et al. (1981) émettent quelques doutes sur la signification vendienne établie pour *Bavlinella faveolata*.
Au Groënland, dans le Groupe de la Tillite auquel on attribue un âge vendien, G. Vidal (1976b, 1979b) retrouve des taxons rapportés à *Bavlinella*. Dans un travail synthétique sur les corrélations du Protérozoïque supérieur et du Cambrien inférieur, G. Vidal (1979a) décrit d'autres gisements à *Bavlinella* en Scandinavie. Mais déjà (1979a et b), il signale la présence possible de *Bavlinella faveolata* dans des sédiments typiquement post-précambriens (zone à *Schmidtiellus mickwitzi* et *Holmia mobergi*) du Sud de la Norvège où on trouve aussi des Baltisphaeridés, classiquement connus comme d'âge post-précambrien. Pour des sédiments du Nord de la Norvège (Groupe

de Vestertana et Groupe du Tanafjord, par exemple), Vidal G. (1981a) montre la présence d'assemblages comprenant *Bavlinella faveolata* dans des terrains datés du Protérozoïque supérieur et terminal. Pour cet auteur, la présence de *Bavlinella* dans les sédiments du Cambrien inférieur [Atdabanien et Tommotien, selon Doré (1982) et Odin et al. (1982)], en assemblage avec des Baltisphaeridés, est confirmée lors d'études en Antarctique (Cooper & al., 1982) dans le Groupe de Robertson Bay et la Formation de Molar.
On peut donc considérer, à la lecture de tous ces travaux que *Bavlinella faveolata* apparaît au Riphéen supérieur (?), abonde au Vendien et dépasse la limite Précambrien-Cambrien.

Favososphaera : Burmann (1972) a défini trois espèces de *Favososphaera* dans la Formation des grauwackes de Lausitz à laquelle elle attribue par comparaison avec la Bohême un âge algonkien, soit sommet du Riphéen supérieur et Vendien. Ces trois espèces sont : *Favososphaera conglobata, Favososphaera aequabilis* et *Favososphaera sola*. Depuis ces travaux, *Favososphaera conglobata* et *Favososphaera sola* ont été décrits par Konzalová (1974a) dans des grauwackes de Bohême attribuées au Protérozoïque. Mais la présence, dans ce gisement, d'Hystrichosphères acanthomorphes laisse supposer à l'auteur que l'âge du sédiment renfermant *Favososphaera* correspond sans doute au Vendien et éventuellement au Cambrien basal.
D'autre part, Burmann (1972) décrit *Favososphaera grandifavosa* dans les schistes de Grieffel (Allemagne de l'Est), rapportés à l'Ordovicien, mais ne donne aucune autre précision. Cette forme n'est citée par aucun autre auteur.

Gloeodiniopsis gregaria : ce taxon est signalé par Knoll et Golubic (1979) dans la Formation de Bitter Springs (Australie). L'âge de cette formation est difficile à déterminer de manière précise mais les données radiométriques disponibles et l'étude des stromatolithes ont conduit les auteurs à situer la période de son dépôt entre 950 ± 50 M.A. et 740 ± 30 M.A. (Walter, 1972a ; Preiss, 1976 ; Knoll & Golubic, 1979). *Gloediniopsis gregaria* a été également signalé (Knoll, 1982) dans un assemblage du conglomérat de Draken (Spitzberg) auquel on attribue un âge de 800 M.A. à 700 M.A., soit Riphéen terminal.
A titre de récapitulatif, le tableau 13 présente l'ensemble de ces données bibliographiques.

Répartition stratigraphique et géographique des formes armoricaines (Consulter aussi la carte 2, les tableaux 8 et 9)

Les formes A, attribuées à *Palaeocryptidium cayeuxi*, genre d'organe de *Sphaerocongregus variabilis* ont été retrouvées en grand nombre dans les cherts noirs briovériens de Bretagne septentrionale (carte 2, point 1) et de Normandie (carte 2, point 8). D'après les résultats pétrographiques, stratigraphiques, structuraux et radiométriques (voir fig. 1), ces points de prélèvement (phtanites de Lamballe et de Quibou) sont localisés dans le Briovérien inférieur ou Briovérien phtanitique, rapporté au Protérozoïque supérieur. Les formes A sont également présentes dans le Briovérien supérieur ou Briovérien post-phtanitique, rapporté au Vendien (Protérozoïque terminal) : tous les sites échantillonnés ont livré des formes A, sauf peut-être les calcaires de Vern (carte 2, point 10) pour lesquels une extension de l'échantillonnage est nécessaire.
Les formes B, attribuées à *Bavlinella faveolata*, genre d'organe de *Sphaerocongregus variabilis* sont toujours présentes en assemblage avec les formes A, dans le Briovérien phtanitique et dans

occurence / colonne stratigraphique	MASSIF ARMORICAIN	BOHEME	ALLEMAGNE DE L'EST	URSS	SCANDINAVIE (+ Groenland et Spitzberg)	AMERIQUE DU NORD	ANTARCTIQUE
ORDOVICIEN			*F. grandifovosa*				
CAMBRIEN							
VENDIEN	*P. cayeuxi*	*F.conglobata* *F. sola* *P.cayeuxi*	*F. conglobata* *F. aequabilis* *F. sola*	*Bavlinella*	*Bavlinella* *G.gregaria*	*Bavlinella* *Sphaerocongregus* *G.gregaria*	*Bavlinella*
RIPHEEN SUPERIEUR							

Tableau 13 : Répartition stratigraphique et géographique des principaux microorganismes étudiés, d'après les données bibliographiques.

le Briovérien post-phtanitique. On doit quand même signaler que les formes B à sous-unités supérieures à 1 µm (B_2 et B_3), ainsi que les formes E (*Favososphaera sola* ?), ne se rencontrent généralement pas dans le Briovérien phtanitique.
Quant aux formes coloniales D, je n'en ai jamais observées dans des échantillons provenant du Briovérien phtanitique. Elles sont très abondantes dans les grauwackes de Bretagne occidentale, pour lesquelles l'âge briovérien s.l. généralement admis tend, à la lumière des données les plus récentes, à être restreint au Protérozoïque terminal exclusivement (Vendien).
Remarque : cas des schistes de la série de la Roche-Derrien.
La forte concentration en formes A m'a conduite, comme on l'a vu précédemment, à envisager pour ces formes une attribution à *Gloeodiniopsis gregaria*, c'est-à-dire qu'on n'y retrouve pas l'assemblage (A + B + D + E) classique. Or cette série est rapportée au Briovérien post-phtanitique (Vendien) et on devrait y reconnaître les différents types de l'assemblage. Un problème subsiste donc dans cette région, même si on considère que quelques-unes des formes A observées sont du genre *Palaeocryptidium* et qu'elles sont accompagnées d'exceptionnelles formes multiunitaires (trois individus sur l'ensemble des lames étudiées).

La répartition stratigraphique et géographique des organismes du Briovérien armoricain est schématisée par le tableau 14.

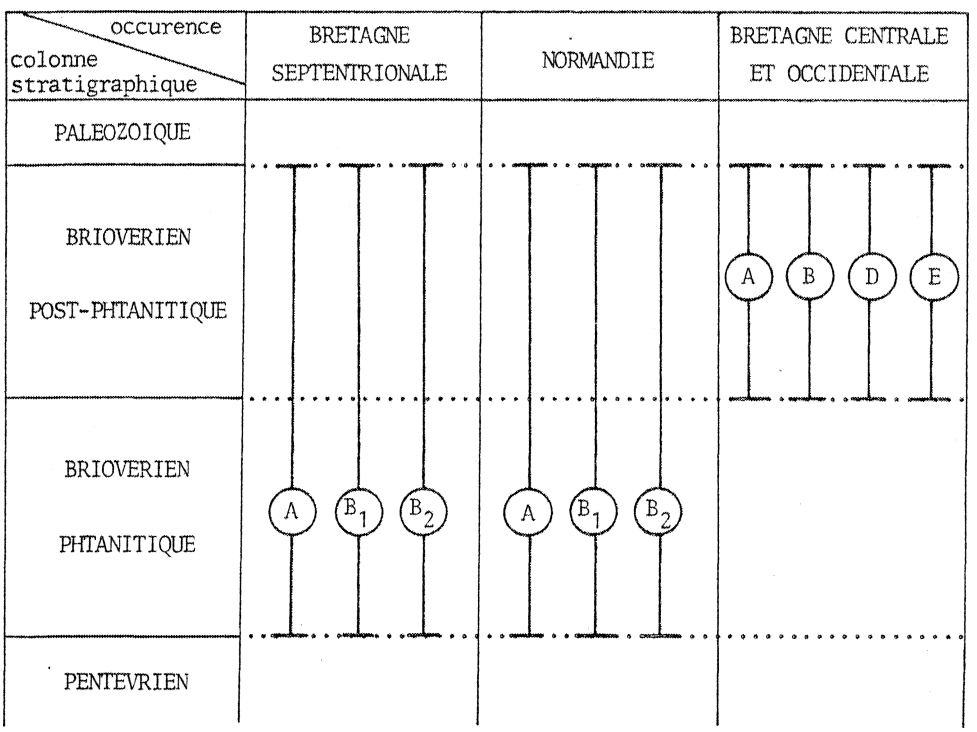


Tableau 14 : Répartition stratigraphique schématique des microorganismes du Briovérien armoricain.

Je terminerai par quelques remarques relatives aux milieux calcaires.
Les calcaires de la Meauffe, Normandie, (carte 2, point 11) avaient été échantillonnés par Roblot (1964) et avaient alors livré une abondante microflore (observée uniquement après traitement à l'acide), constituée, d'après l'auteur, d'individus comparables à ceux des phtanites de Lamballe. Aucune figuration n'étant donnée, plusieurs échantillonnages ont été effectués récemment dans la carrière de la Meauffe : l'ensemble des observations s'est révélé infructueux et il a été impossible de vérifier l'hypothèse de Roblot (1961), ou de préciser la position stratigraphique de ces calcaires. L'existence d'un niveau renfermant des galets de phtanite pourrait argumenter en faveur d'une mise en place post-phtanitique, mais en l'absence de précisions sur ce niveau particulier et d'observations micropaléontologiques, on laissera donc ouverte la discussion à leur sujet.
Les calcaires de Vern (carte 2, point 10) ont par contre livré de nombreuses microformes multiunitaires, à grosses sous-unités, et coloniales , les formes lisses étant quasi-inexistantes. Cet assemblage, qui semble caractéristique du Briovérien post-phtanitique, confirme la différence entre les passées carbonatées du Briovérien supérieur détritique (grès à ciment calcareux de Vern) et les lentilles kilométriques partiellement bréchiques (calcaire de Saint-Thurial) dont l'âge et le mode de mise en place sont mal connus.

Répartition stratigraphique des formes voisines

Quelques taxons peuvent être rapprochés de *Palaeocryptidium cayeuxi*, et j'ai retenu particulièrement les genres *Leiosphaeridia* EISENACK et *Granomarginata* NAUMOVA, signalés par Konzalová (1974b) dans les lydiennes du Protérozoïque supérieur de Bohême (Groupe des spilites et Groupe post-spilitique) ; je citerai également les petites formes solitaires et lisses du genre *Leiominuscula* NAUMOVA, décrites dans le Riphéen d'U.R.S.S. et retrouvées (Naumová & Pavlosky, 1961) dans le Torridonien d'Ecosse (Riphéen supérieur et Vendien).
En 1966, Vavrdová a signalé dans les lydiennes de Bohême (Protérozoïque terminal) et en assemblage avec *Palaeocryptidium* une forme multiunitaire décrite sous le nom de *Nevidia multicellaria* et qui peut être considérée comme très proche de *Bavlinella*.
En Norvège, dans les galets phosphatés du conglomérat de Biskopås et dans les schistes calcareux de Biri, Manum (1967) décrit un assemblage de formes sphériques comprenant un type multicellulaire, appelé forme A et qui atteint 15 µm à 24 µm. Cette forme A, a été mise en synonymie avec *Bavlinella faveolata* par Vidal G. (1976a). Les conglomérats et les schistes de la Formation de Biri appartiennent au Groupe de Hedmark, et on leur attribue un âge protérozoïque terminal. Dans la Formation de Hsiamaling (Chine), rapportée au Sinien, c'est-à-dire au Protérozoïque terminal, Sin et Liu (1973) signalent *Microsphaera faveolata*, petite forme multiunitaire qui apparaît dans la liste de synonymie de *Bavlinella* établie par Vidal G. (1976a). Mais, de ce taxon n'existe aucune diagnose et c'est uniquement d'après le cliché publié que l'on peut estimer qu'il est voisin de *Bavlinella*.
C'est en Bohême que sont signalées deux formes coloniales voisines de *Favososphaera conglobata* : il s'agit de *Chabiosphaera bohemica* DRABEK (Drábek, 1972) et de *Nevidia sphaerocellaria* VAVRDOVA (Vavrdová, 1966). Ces deux taxons, découverts dans les lydiennes du Groupe des Spilites et du Groupe post-spilitique sont comparés à *Favososphaera conglobata* par Konzalová (1974b).

Données complémentaires

Ces données, basées sur des observations comparatives, ont été obtenues d'une part au laboratoire de micropaléontologie de l'Université de Lund (Suède), sur du matériel récolté par G. Vidal, d'autre part d'après l'étude d'échantillons armoricains d'âge post-précambrien.
J'ai en effet eu la possibilité d'examiner de nombreuses lames minces et préparations palynologiques de provenances très diverses, permettant de compléter les données acquises sur le Briovérien du Massif Armoricain.
La principale comparaison a été faite avec du matériel norvégien de la Formation de Kongsfjörd (Groupe de Barents Sea) dont l'âge Rb/Sr est compris entre 800 M.A. et 670 M.A. Ce sédiment, légèrement métamorphisé, a livré de nombreux sphaeromorphes Incertae sedis, généralement assombris par le métamorphisme. J'ai retrouvé, d'une part des formes lisses, limitées par une membrane sombre d'aspect souple, atteignant 10 µm, d'autre part des formes multiunitaires, dont les sous-unités sphériques sont limitées par une fine membrane sombre. Ces formes ont respectivement été rapprochées des formes A et B armoricaines. Il faut remarquer que quelques colonies compactes de cellules (diamètre voisin de 5 µm) ont été mises en évidence dans cette formation. Ces deux formes lisses et multiunitaires ont été retrouvées en association dans du matériel provenant de la péninsule de Varanger (Nord de la Norvège). Il s'agit cette fois de la Formation de la Tillite supérieure, ou Tillite de Mortensnes, que l'on rapporte au Vendien, selon les données radiométriques (653 ± 7 M.A.) de Sturt et al. (1975), confirmées par les résultats micropaléontologiques de Vidal G. (1981a).
J'ai eu également l'occasion d'examiner quelques lames provenant du Protérozoïque supérieur de la Péninsule Ibérique (Espagne et Portugal) où la présence de sphères lisses, proches des formes A, et de sphères multiunitaires, proches des formes B, a laissé entrevoir l'intérêt de poursuivre cette étude dans le but d'étendre les corrélations au niveau de l'arc ibéro-armoricain.
Dans des greywackes de la Formation de Balloon (Nouvelle-Zélande), rapportée au Cambrien inférieur, où le matériel est très graphitisé, j'ai retrouvé les formes lisses et les formes multiunitaires comparables aux types armoricains. Cette observation étend au Cambrien inférieur la zone d'extension possible des formes A et B.
Outre ces échantillons, qui m'ont permis d'examiner des formes attribuables à *Palaeocryptidium* et à *Bavlinella*, j'ai pu étudier du matériel permettant la comparaison avec des formes qui n'apparaissent pas dans l'échantillonnage armoricain et qui présentent un intérêt d'ordre stratigraphique dans l'établissement de corrélations au sein du Protérozoïque supérieur et du Paléozoïque inférieur : il s'agit de *Chuaria*, *Trachysphaeridium*, *Kildinella*, *Platysolenites*, etc. Le matériel provient de localités réputées comme : la Formation de Gunflint, la Formation d'Hector, le Groupe de Chuar, les Couches de Visingsö, la Formation de Biri.
En France, j'ai complété l'acquisition des données par des observations diverses, concernant soit des sédiments dont l'âge est mal connu, soit des sédiments postérieurs au Protérozoïque. Tout d'abord, je dois signaler la présence de sphaeromorphes lisses, assez sombres, de petite taille (5 µm à 15 µm), dans des sédiments légèrement métamorphisés du Massif Central français, sédiments dont l'âge protérozoïque supérieur est très controversé. Ces spécimens (Echantillons : Guillot ; préparations palynologiques : Rauscher), n'ont malheureusement été observés qu'en miscroscopie optique (avec la collaboration de P. Guillot), et nécessitent une étude plus approfondie.

Compte tenu du fait que *Bavlinella* est signalé (Vidal, 1981a ; Cooper & al., 1982) dans des sédiments post-précambriens, et des observations réalisées dans des échantillons d'âge cambrien (Formation de Balloon par exemple), j'ai prélevé du matériel dans des terrains armoricains rapportés au Cambrien (Doré, 1969), et plus précisément à l'Atdabanien et au Tommotien (Choubert & al., 1974 ; Doré, 1982), par comparaison avec le Cambrien inférieur de Sibérie. Jusqu'à ce jour, les échantillons prélevés dans la série des schistes et grès du Rozel (Normandie) se sont révélés stériles et je n'ai pas pu y retrouver les formes signalées (mais non figurées) par Timofeev et al. (1980).
Certains sédiments post-précambriens armoricains ont cependant livré des microsphères. Les microsphères présentes dans des spores dévoniennes (Le Hérissé, 1981), identiques à celles renfermées dans un Chitinozoaire silurien de Bohême (Paris, comm. pers.), doivent sans doute, dans l'attente des résultats nouveaux, être rattachées aux Pyritosphères.
Dans des sédiments (échantillons J. Durand) de la région de Benioc (Ille-et-Vilaine), rapportés au sommet de l'Arenig ou à l'extrême base du Llanvirn, j'ai pu observer des microsphères se présentant sous forme coloniale. Ces colonies sont de deux types :

- les unes sont très pâles, plutôt étirées, constituées de cellules grisâtres, limitées chacune par une membrane individuelle plus sombre (pl. 8 , fig. 2). Elles rappellent des colonies de type D découvertes dans les schistes du Briovérien de Bretagne orientale (voir pl. 6, fig. 7) et dans les calcaires du Sud de Rennes (voir pl. 6, fig. 5). Leur aspect évoque plutôt les formes de Burmann rapportées à *Favososphaera aequabilis*.
- les autres sont très globuleuses, compactes, et constituées de cellules grises ou marron ; une sorte de membrane semble limiter l'ensemble (pl. 8 , fig. 3). Par comparaison, ce type est à rapprocher de *Favososphaera conglobata* BURMANN, 1972.

Dans l'attente de résultats complémentaires (observation au M.E.B. et au M.E.T.), on doit donc envisager la présence de *Favososphaera aequabilis* et de *Favososphaera conglobata* dans l'Ordovicien inférieur armoricain.
La Formation des schistes d'Angers, rapportée au Llanvirn et au Llandeilo, a également livré (Le Corre, 1978) des microsphérules qui ont fait l'objet d'une étude détaillée (voir p. 46), et je ne retiendrai ici que les formes considérées comme des microorganismes. Ces individus lisses, de petite taille, qui existent dans les lames minces et dans les préparations palynologiques correspondantes, montrent toutes les caractéristiques des formes A, rapportées à *Palaeocryptidium*. Quant aux formes multiunitaires, elles présentent des points communs avec *Favososphaera grandifavosa*, taxon décrit par Burmann (1972) dans l'Ordovicien d'Allemagne de l'Est, et pour lequel on a envisagé un rapprochement éventuel avec *Bavlinella* (voir p. 58). Les résultats acquis par Burmann sont donc confirmés par la présence possible de *Favososphaera grandifavosa* dans l'Ordovicien armoricain.

Les données stratigraphiques fournies par l'étude des formes voisines et par les travaux de comparaison, s'ajoutent aux résultats proposés pour les formes armoricaines ; l'ensemble est regroupé dans un tableau synthétique (tabl. 15) où sont figurés les formes et taxons utilisés.

Signification stratigraphique des microorganismes

A la lecture des données et des résultats exposés dans le paragraphe précédent, de nombreuses remarques s'imposent.

occurence / Colonne stratigraphique	MASSIF ARMORICAIN (+ péninsule ibérique)	BOHEME - SAXE	URSS	SCANDINAVIE (+ Groenland et Spitzberg)	AMERIQUE DU NORD	CHINE	OCEANIE
ORDOVICIEN supérieur	*F. grandifavosa*	*F. grandifavosa*					
ORDOVICIEN moyen							
ORDOVICIEN inférieur	*F. conglobata* *F. aequabilis*						
CAMBRIEN supérieur							
CAMBRIEN moyen							
Tommotien Atdabanien inférieur			*Leiosphaeridia* *Granomarginata*				A B
VENDIEN	*P. cayeuxi* A B D F	*F. conglobata* *F. sola* *Nevidia* *Chabiosphaera* *P. cayeuxi*	*Bavlinella*	*Bavlinella* A B D *A, Manum*	*Bavlinella* *Sphaerocongregus* *G. gregaria*	*Microsphaera*	*Bavlinella*
RIPHEEN supérieur			*Leiominuscula*				

Tableau 15 : Répartition stratigraphique et géographique des principaux microorganismes étudiés et des formes proches.

Tout d'abord on doit constater que la réunion des taxons *Sphaerocongregus variabilis* et *Bavlinella faveolata* (Vidal, 1976a) ne bouleverse pas l'ensemble des corrélations stratigraphiques, puisque *Bavlinella* sensu Vidal, *Bavlinella* sensu Schepeleva et *Sphaerocongregus* apparaissent dans des sédiments d'âge équivalent.
Les données récentes tendent à confirmer que certains microorganismes, par exemple *Bavlinella*, considérés comme caractéristiques du Protérozoïque, ont une extension verticale beaucoup plus grande qu'on ne l'avait supposé et sont encore présents dans le Paléozoïque. Ceci paraît particulièrement net pour les formes armoricaines telles que *Bavlinella* et *Palaeocryptidium*. Ce fait, déjà signalé pour *Bavlinella* (Vidal, 1979 a et b ; Cooper & al., 1982) et pour *Favososphaera* (Konzalová, 1974b), doit donc être étendu à *Sphaerocongregus*.
Il semble que les exemples de ce type s'accumulent au fur et à mesure des nouveaux échantillonnages.
Plusieurs raisons peuvent expliquer ce phénomène : les microfossiles simples sont longtemps restés méconnus, et le Briovérien qui a été durant de longues années considéré comme azoïque est une preuve de ce désintérêt que l'on peut appliquer à l'ensemble des terrains précambriens.
D'un point de vue technique, la recherche des microfossiles sans l'apport de la microscopie électronique n'était pas attrayante et les résultats obtenus, faussés par un tamisage par trop sélectif (élimination des formes de diamètre inférieur à 10 µm) ont été longtemps soumis à caution. Quant aux investigations de ce type dans les terrains post-précambriens, elles ont été freinées par l'existence, dans ces sédiments, de macrofossiles ou même de microfossiles plus évolués (et d'une taille dépassant 10 µm) qui attirent plus l'intérêt.
Toutefois, depuis ces dernières années, la micropaléontologie dans les terrains précambriens s'est développée d'une façon croissante, pour constituer, dans certains cas, une discipline fournissant des outils supplémentaires à l'établissement d'une stratigraphie, à l'échelle globale, des temps protérozoïques.
Il semble que cet outil soit difficilement utilisable dans le cas du Massif Armoricain, les taxons présents étant peu nombreux et correspondant à des types peu évolués morphologiquement. Leur extension verticale semble d'autre part très étendue et ils ne sont donc pas considérés comme de bons fossiles stratigraphiques.
Mais si l'intérêt stratigraphique paraît limité, par contre, l'étude comparative avec des formes actuelles permet de compléter les informations sur le développement des microorganismes au Précambrien et sur les milieux de dépôt.

QUATRIEME PARTIE

AFFINITES BIOLOGIQUES ET ECOLOGIE

INTRODUCTION

Les différents résultats rassemblés dans les chapitres précédents ne constituent pas uniquement un inventaire et un classement des objets microscopiques observés dans le Briovérien sédimentaire du Massif Armoricain. En effet, grâce aux techniques utilisées lors de cette étude, il a été possible d'envisager une comparaison avec les formes actuelles dont la morphologie est voisine. Ce travail a été effectué principalement dans les laboratoires de G. Vidal et de G. Cronberg (Université de Lund, Suède) et grâce aux conseils du Professeur P. Bourrelly (Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris) d'une part, et de J.P. Gourret, R. Le Cohu et A. Bocquenet (Université de Rennes) d'autre part.

Les deux objectifs ont été les suivants :

- confirmation de l'origine biologique des formes briovériennes,
- comparaison avec les formes actuelles et position systématique.

J'ai pu constater la présence des microformes étudiées, tant dans les plaques minces pétrographiques que dans les lames préparées après traitement à l'acide, leur couleur prenant alors des teintes plus claires, mais leur morphologie ne variant pas. Ces microformes sont par ailleurs retrouvées lors de l'examen au M.E.B. ou au M.E.T., conservant la même structure. Les micropaléontologistes, du Précambrien en particulier, accordent une très grande importance d'une part à la présence permanente des microformes, d'autre part à la constance de la morphologie, ces deux critères autorisant la reconnaissance des artefacts et des structures non organiques, permettant ainsi leur élimination. D'autre part, l'utilisation de la microsonde électronique sur quelques individus microscopiques a révélé la présence de carbone, et la quasi inexistence d'éléments tels que fer ou soufre qui auraient laissé supposer des origines différentes. La nature organique des microsphères briovériennes a pu être ainsi mise en évidence dans la plupart des cas.

D'autre part, le caractère souple de la membrane des microformes, suggéré par l'allure parfois sub-ellipsoïdale observée en lame mince, est confirmé par les nombreux examens d'individus au M.E.B. ou au M.E.T. Au coeur des sphères se trouve quelquefois un globule noir ou jaune (voir p. 50) qui est parfois relié à la membrane par de fines trabécules (pl. 1, fig. 6, 12). Cette configuration a été interprétée comme une concentration de matière organique (plus ou moins transformée par la présence de pyrite disséminée), qui représenterait des résidus d'un contenu cellulaire plasmolysé. Les mêmes examens ont montré l'existence d'une membrane autour des formes lisses, mais aussi autour des sous-unités constituant les formes multiunitaires. La membrane est fine et montre une structure multilamellaire, de règle chez tous les individus : on

observe (pl. 1, fig. 10) un empilement de trois feuillets, d'épaisseur équivalente, deux feuillets sombres entourant un feuillet clair. L'épaisseur de cette membrane varie de 150 Å à 200 Å, comme la membrane des organismes actuels rattachés à l'Embranchement des Schizophytes ou Procaryotes (Bourrelly, 1970 ; Gourret, 1980). A titre de comparaison, la membrane des Pleurocapsales figurées par Waterbury et Stanier (1978) qui a une épaisseur de 180 Å et les mesures que j'ai pu effectuer sur les membranes de divers Procaryotes, ont donné des résultats qui permettent de préciser qu'il s'agit de représentants de la Classe des Cyanophycées ou Algues Bleues. L'absence de cils et d'appendices, qui est une caractéristique morphologique des Algues Bleues, a été démontrée pour les microorganismes briovériens, confirmant ainsi leur appartenance à la Classe des Cyanophycées. De nombreux auteurs (réf. dans le texte) ont évoqué cette attribution qui intéresse aussi bien les géologues que les botanistes et les biologistes. C'est pourquoi, la suite de ce chapitre sera divisée en deux parties successives. La première regroupe les données permettant de comparer les formes fossiles et actuelles ; la seconde s'intéresse aux problèmes écologiques soulevés par l'existence de microfossiles dans les sédiments briovériens, avec une tentative d'utilisation des microorganismes pour l'évolution.

AFFINITES BIOLOGIQUES DES FORMES ETUDIEES

L'hypothèse de Moorman (1974)

Application à *Sphaerocongregus variabilis*

On a vu dans le chapitre précédent que le taxon *Sphaerocongregus* regroupe différents aspects morphologiques : formes solitaires lisses (*Palaeocryptidium*), formes solitaires multiunitaires (*Bavlinella*), et formes coloniales (*Favososphaera* ?). C'est en particulier dans la Formation d'Hector (Canada), que Moorman (1974) retrouve ces trois types au sein d'un même assemblage. Cette coexistence incite l'auteur à imaginer un cycle d'accroissement où chacun des types représenterait un stade bien précis ; cet auteur pense en effet avoir observé tous les stades, malgré les phénomènes de dégradation ou de préservation sélective ayant pu favoriser la prédominance de certains types par rapport à d'autres. L'auteur établit une comparaison précise avec un représentant actuel du Groupe des Algues Bleues, sans pour autant, bien sûr, affirmer que la forme actuelle et la forme fossile sont systématiquement identiques.
D'après Bourrelly (1970), la position systématique de cette algue actuelle est la suivante :

Embranchement : SCHIZOPHYTES (= PROCARYOTES)
Sous-embranchement : CYANOSCHIZOPHYTINEES
Classe : Cyanophycées
Sous-classe : Coccogonophycidés
Ordre : Pleurocapsales
Famille : Hyellacées
Genre : *Pleurocapsa*

C'est plus exactement des espèces caractéristiques de *Pleurocapsa fuliginosa* HAUCK, redécrite récemment par Beck (1963) que Moorman (1974) s'inspire pour étayer l'hypothèse d'un cycle de

développement. *Pleurocapsa fuliginosa* est en effet utilisé comme modèle de comparaison pour les deux raisons suivantes :

- cette espèce montre des aspects différents selon le stade de développement auquel on l'observe, des variations de taille significatives accompagnant les types respectifs.
- elle présente deux modes de reproduction n'étant pas exclusifs l'un de l'autre.

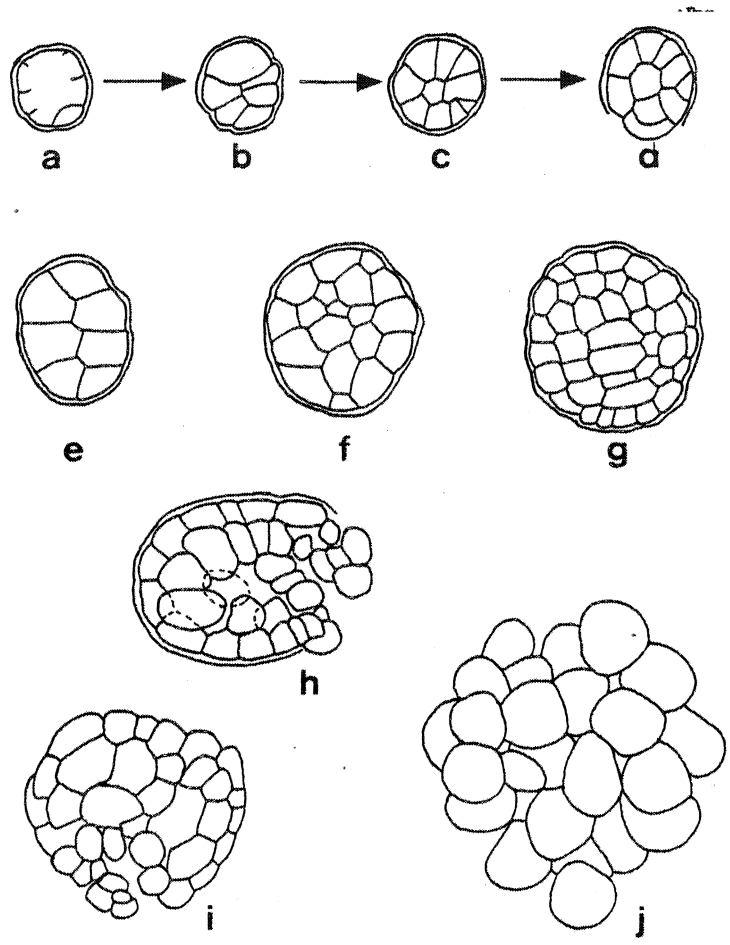


Figure 22 : Cycle d'accroissement de *Pleurocapsa fuliginosa* d'après Beck (1963).
a-d : formation de spores ; e-j : formation d'une colonie pseudo-parenchymateuse. La membrane se détériore et les cellules s'arrondissent progressivement.

La figure 22 schématise le premier processus, qui correspond à la formation de spores par division d'une cellule végétative, s'effectuant de façon très irrégulière. On obtient progressivement des agrégats informes, limités par une membrane qui se détériore jusqu'à libérer les cellules qui s'arrondissent et forment une sorte de colonie.
La figure 23 montre le développement d'un filament ramifié, à partir de la division régulière d'une cellule initiale. Avec le temps, on peut constater que la cellule initiale forme des endospores, imitée en cela par celle qui lui est proche. Dans des conditions défavorables, la cellu-

le initiale se détériore presque totalement, tandis que les cellules du filament forment chacune des spores (au nombre de 4) plus ou moins polygonales.

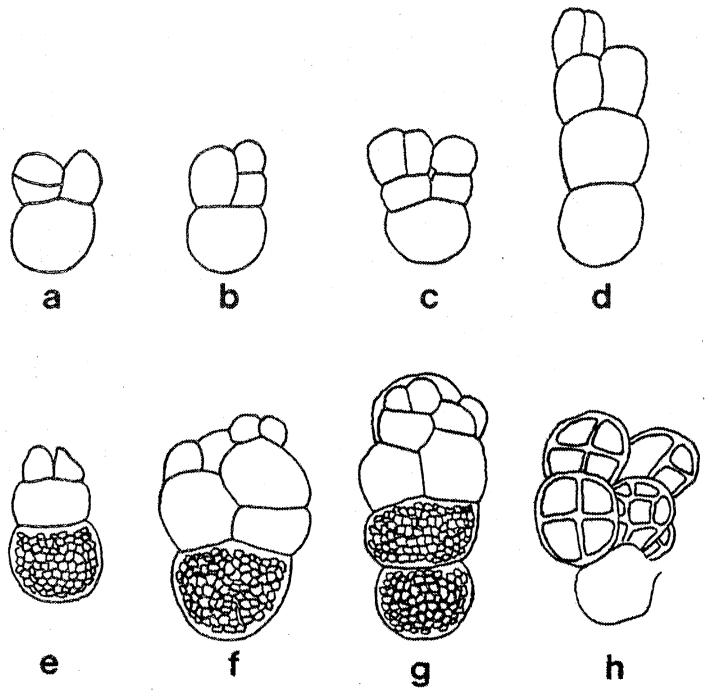


Figure 23 : Cycle d'accroissement de *Pleurocapsa fuliginosa* d'après Beck (1963).
a-d : développement d'un filament ramifié ; e-g : la cellule initiale forme des endospores ; h : détérioration de la cellule la plus vieille et formation de spores (au nombre de quatre) dans les autres cellules (conditions défavorables).

Je signalerai que, plus récemment, une nouvelle étude des Pleurocapsales, par Waterbury et Stanier (1978) est venue confirmer les travaux de Beck (1963). Pour ces deux auteurs, le genre *Pleurocapsa* est caractérisé par son aptitude à se reproduire de deux façons :

- par division multiple : on n'observe aucune augmentation particulière du volume de la cellule végétative initiale et, en conséquence, les cellules-filles obtenues auront un volume inférieur à celui de la cellule-mère.
- par division binaire : on constate un élargissement de la taille de la cellule-mère, suivi par la division en cellules-filles selon des plans très irréguliers. On obtient alors des agrégats d'aspects variés et dont la taille est variable.

Ces données étant complémentaires, on peut donc accepter l'hypothèse de Moorman (1974) qui place tous les types observés de la Formation d'Hector au sein d'une même espèce, *Sphaerocongregus variabilis*, dont ils représentent différents stades du cycle d'accroissement (fig. 24) : les formes solitaires lisses constituent un stade végétatif, se multipliant par division végétative (boucle III) et donnant les types coloniaux, ou bien par formation d'endospores (boucle I) pour donner les types multiunitaires. L'auteur y ajoute une hypothèse supplémentaire (boucle II) qui correspond à la formation de nannocystes qui constituent une sorte de colonie (ou clone) dont le devenir est incertain.

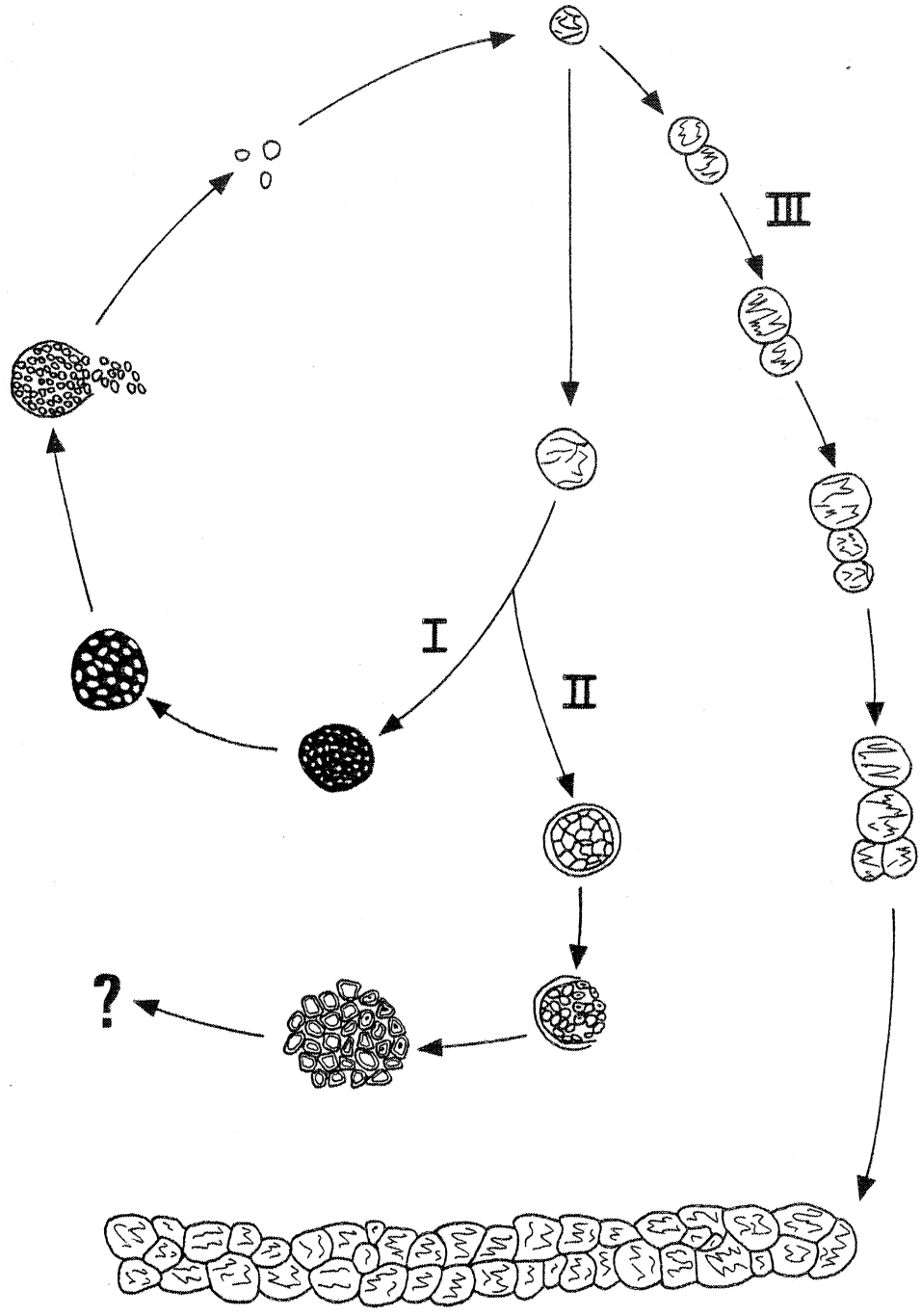


Figure 24 : Cycle d'accroissement hypothétique de *Sphaerocongregus variabilis* d'après Moorman (1974).
I : formation d'endospores à partir d'une cellule végétative ; II : formation de "nannocytes" qui deviennent un "clone" ; III : développement d'une chaîne de cellules par division végétative.

Application aux formes armoricaines

Ayant décrit précédemment dans le Massif Armoricain le taxon *Sphaerocongregus variabilis* et deux genres d'organe *Palaeocryptidium* et *Bavlinella*, je tenterai donc d'appliquer le schéma de

Moorman aux formes armoricaines. Il ne s'agit en aucun cas d'une affirmation de l'identité de *Sphaerocongregus* et de *Pleurocapsa* : c'est une discussion comparative concernant deux organismes séparés par environ 600 millions d'années.
Les types solitaires et lisses ont déjà été décrits (Chauvel & Schopf, 1978 ; Chauvel & Mansuy, 1981b) comme des formes végétatives d'une espèce comportant plusieurs stades. On peut parfaitement bien les intégrer dans le cycle proposé (fig. 24) où ils constitueraient les cellules végétatives initiales (c'est-à-dire, le stade a de la fig. 22). A partir de cet état, les cellules, appelées *Palaeocryptidium cayeuxi*, peuvent suivre plusieurs voies : par exemple, soit la boucle III du schéma de Moorman (fig. 24). J'ai précisé à plusieurs reprises que l'on trouvait occasionnellement des groupements de formes lisses et solitaires, n'excédant pas 5 à 6 individus. D'autre part, j'ai pu observer quelques cas de division (pl. 8, fig. 4) qui constituent donc le maillon entre les formes solitaires et les groupements d'individus. Par contre, je n'ai jamais observé de colonies allongées en forme de chaîne comparables à celles de la Formation d'Hector. Plusieurs hypothèses peuvent être évoquées :

- le stade à 4 ou 5 individus est le maximum du développement atteint, pour des raisons d'ordre écologique vraisemblablement.
- les chaînes ont existé mais ont été détruites, par des phénomènes géologiques comme le métamorphisme ou la tectonique.
- les chaînes allongées ne sont pas détruites, mais au contraire se mettent en agrégat et constituent les colonies plus ou moins globuleuses observées dans le Briovérien.

Cette dernière possibilité peut trouver un renfort dans la présence de certaines colonies particulières qui présentent une cellule beaucoup plus large que celles qui constituent le reste de la colonie (pl. 6, fig. 8). En effet, si on se réfère au cycle d'accroissement de *Pleurocapsa fuliginosa* décrit par Beck (1963), on peut placer ces colonies spéciales au stade où la cellule initiale s'élargit et développe des endospores (fig. 23, e-g). On peut éventuellement avancer l'hypothèse que cette cellule initiale finira par se détacher de la colonie et deviendra une forme multiunitaire, solitaire, indépendante de tout groupement. Cette éventualité n'a pas été décrite chez les formes modernes, mais on peut tout à fait la proposer pour les formes fossiles qui subissent tous les phénomènes extérieurs propres à les dégrader.
Considérons maintenant la boucle I du cycle de Moorman (fig. 24) qui est l'équivalent du cycle de Beck schématisé par la fig. 22 : une cellule végétative se divise et produit des spores de petite taille, mais de taille équivalente. On part, une fois de plus d'une forme solitaire et lisse, du type *Palaeocryptidium* et on obtient une forme multiunitaire, correspondant exactement à la description de *Sphaerocongregus*.
Plusieurs remarques s'imposent :

- je n'ai jamais trouvé de stades intermédiaires (fig. 22, a ou b). On peut imaginer, comme c'est le cas pour les formes actuelles, que ce type de division s'effectue très rapidement et que les formes briovériennes n'ont donc pas pu être fossilisées à ce stade précis.
- la membrane qui limite les spores n'est pas de règle chez les formes armoricaines. Mais c'est ici que l'on peut placer les formes dites "mamelonnées" observées en microscopie électronique à balayage (pl. 2, fig. 9 ; pl. 3, fig. 5) et celles apparemment limitées par une membrane, observées en transmission (pl. 3, fig. 2-3). L'accroissement des spores dans un volume qui ne varie guère repousse cette membrane (pl. 3, fig. 5) qui finit par céder (pl. 2, fig. 9) et

montrer des formes multiunitaires très cohérentes (pl. 4, fig. 1-2, 9). Notons qu'on ne retrouve pas les figures intermédiaires de rupture de la membrane et de libération des sous-unités. Sans doute sont-elles éphémères et peu stables.

- la rupture de la membrane s'effectue certainement à n'importe quel instant de la vie de l'algue, ce qui explique la présence de sphères à petites sous-unités et de sphères à sous-unités plus grosses.

- c'est sans doute l'extrême petitesse des spores libérées qui n'a pas autorisé leur observation dans le matériel armoricain, et on passe immédiatement aux formes atteignant 3 µm à 5 µm qui peuvent être considérées comme représentants du genre lisse de *Sphaerocongregus*.

Il reste maintenant la boucle II du cycle d'accroissement proposé par Moorman (fig. 24), qui semble d'ailleurs très incertaine à l'auteur. De nombreuses réserves sont à émettre vis-à-vis de cette dernière boucle. En effet, comment peut-on distinguer les formes à membrane épaisse, qui masque donc le contenu de la sphère, des individus lisses du début de cycle ? Dans son étude, Moorman (1974) se pose d'ailleurs cette question, bien qu'ayant eu la chance de retrouver le type à membrane épaisse dans les lames minces. D'autre part, elle ne fournit aucune hypothèse quant au devenir des formes coloniales (ou clone) qui en résultent.

Après avoir pu replacer dans le cycle d'accroissement de Moorman (1974), imaginé pour des individus rapportés à *Sphaerocongregus variabilis*, presque toutes les formes observées dans le Massif Armoricain, on doit constater que les colonies (cellules atteignant 8 µm à 9 µm) ne trouvent pas de place précise. Il y a l'éventualité d'un resserrement globuleux des chaînes obtenues par division d'une cellule végétative (boucle III) ; je rappellerai aussi que, pour Waterbury et Stanier (1978), la division dite binaire chez l'équivalent moderne du genre étudié, produit des cellules-filles selon des plans irréguliers et que l'on obtient un agrégat informe et de taille variable. C'est sans doute dans ces deux possibilités que l'on doit placer le stade colonial, plutôt que dans les "clones" évoqués par Moorman (fig. 24) dont les cellules semblent polygonales et limitées par une membrane très épaisse (voir Moorman, 1974, pl. 2, fig. 4).

Il semble donc que les microformes armoricaines rapportées à *Sphaerocongregus variabilis* présentent de grandes affinités avec une algue cyanophycée actuelle de l'espèce *Pleurocapsa fuliginosa*.

Affinités possibles avec d'autres Algues Bleues

Ordre des Pleurocapsales

L'analyse des travaux de Waterbury et Stanier (1978) montre qu'il n'est pas absolument rigoureux de rapprocher les formes armoricaines de *Pleurocapsa fuliginosa* uniquement. Ces auteurs décrivent en effet six genres appartenant à l'Ordre des Pleurocapsales, parmi lesquels se trouvent des spécimens dont on peut remarquer la similitude avec les microformes fossiles. Ces individus, signalés par Chauvel et Mansuy (1981b), Knoll et al. (1981), appartiennent aux genres *Xenococcus* et *Dermocarpa*. Je rappellerai que *Xenococcus* THURET, a été confondu avec *Dermocarpa* CROUAN dans le même genre, par Bourrelly (1970), confirmant ainsi les étroites relations existant entre eux. Pour Waterbury et Stanier (1978), il existe cependant une différence au niveau de la membrane fibreuse externe, ce qui les incite à séparer les deux genres. Il est bien évident que cette distinction ne peut pas être mise en évidence chez les formes fossiles, aussi, seul sera conservé le genre *Dermocarpa*. Pour Bourrelly (1970), la différence entre *Pleurocapsa*

(Famille des Hyellacées) et *Dermocarpa* (Famille des Hyellacées) est due à l'absence apparente de thalle filamenteux chez *Dermocarpa*.
Dermocarpa violacea présente des divisions par endospores et des divisions végétatives, ce qui autorise le rapprochement de cette espèce avec les taxons du genre *Sphaerocongregus*.
Mais, ainsi que le proposent Moorman (1974), puis Chauvel et Mansuy (1981b), on peut également envisager un rapprochement des microorganismes armoricains avec des genres appartenant aux Chroococcidiacées, qui constituent la deuxième famille de l'Ordre des Pleurocapsales. Après comparaison, et en accord avec P. Bourrelly (comm. pers.), je pense que le rapprochement est particulièrement net avec *Chroococcopsis* GEITLER [= *Chroococcidiopsis*, Waterbury et Stanier (1978)](voir Bourrelly, 1970, pl. 87, fig. 1). Ce genre montre des colonies de cellules dont la morphologie est voisine de celle des colonies armoricaines ; chaque cellule donne de nombreuses petites spores et rappelle ainsi l'aspect des formes multiunitaires rapportées à *Bavlinella*.

Ordre des Chroococcales

Le rapprochement avec *Chroococcopsis* me conduit à évoquer l'Ordre des Chroococcales, voisin de l'Ordre des Pleurocapsales : le genre *Chroococcopsis* présente en effet des caractères morphologiques très proches de ceux des représentants de l'Ordre des Chroococcales. La différence essentielle entre ces deux ordres est l'existence d'endospores chez les Pleurocapsales et de nannocystes chez les Chroococcales, les nannocystes étant le résultat de la division végétative d'une cellule-mère, sans augmentation de taille des cellules-filles formées.
Plusieurs rapprochements peuvent être envisagés avec des représentants de l'Ordre des Chroococcales.

* Les Chroococcacées

Cette famille regroupe des formes unicellulaires, solitaires ou groupées en colonies gélatineuses. On n'observe jamais d'organisation filamenteuse, ni d'endospores, mais des nannocystes. Les comparaisons qui suivent sont en accord avec la classification de Bourrelly (1970 et comm. pers.), et réalisées en utilisant la clef des genres de cet auteur.

Gloeocapsa KÜTZING : cellules sphériques en colonie gélatineuse et globuleuse ; une gaine ample et vésiculeuse entoure chaque cellule. Multiplication éventuelle par nannocystes, mais surtout par division, suivant trois plans de l'espace.

Chroococcus NÄGELI : ce genre est parfois délicat à séparer du précédent ; les colonies regroupent cependant moins d'individus, qui sont de plus grande taille. La multiplication se fait par division suivant trois plans, mais aucune formation de nannocystes n'est signalée. C'est surtout à partir des caractères morphologiques de ces deux genres qu'on peut faire une analogie avec les formes armoricaines (Mansuy, 1980). Toutefois, et particulièrement chez *Chroococcus*, l'arrangement des cellules est beaucoup plus régulier que chez *Bavlinella*.

Microcystis KÜTZING : d'après Bourrelly (1970), ce genre diffère des précédents par le seul fait qu'aucune gaine ne limite les cellules, c'est-à-dire que ces dernières sont plus lâches et désordonnées, dans une colonie de forme globalement sphérique. On observe une multiplication par division végétative, mais aussi par formation de nannocystes. Les formes rapportées à *Sphaerocongregus* et à *Bavlinella* sont comparées à *Microcystis* (Mansuy & Vidal, 1983) surtout à cause de la variété des formes de colonies et des caractères biométriques. C'est en particulier de

l'espèce *Microcystis aeruginosa* que l'on rapproche les formes multiunitaires armoricaines, pour des critères morphologiques, mais aussi écologiques (Mansuy & Vidal, 1983). Cet aspect sera développé dans le chapitre suivant.

Gomphosphaeria KÜTZING et *Coelosphaerium* NÄGELI : ces deux genres sont morphologiquement très proches. Ils sont caractérisés par des cellules sphériques disposées à la périphérie d'une colonie globuleuse dont la partie centrale est occupée par un mucilage. La taille des cellules de *Coelosphaerium* est inférieure à celle des cellules de *Gomphosphaeria* chez qui on note la présence de tractus reliant les cellules entre-elles (pl. 8, fig. 7). Ces tractus n'existent en général pas chez *Coelosphaerium*, toutefois, l'espèce *Coelosphaerium naegelianum* montre des tractus très fins, et peut être mise en synonymie (G. Cronberg, comm. pers.) avec *Gomphosphaeria naegeliana* [mais aussi avec *Coelosphaerium wichurae*, *Woronichina naegeliana* et *Coelosphaerium minutissimum* (Mansuy & Vidal, 1983)].
J'ai pu observer ces représentants actuels de Chroococcacées à l'Institut de Limnologie de l'Université de Lund (Laboratoire de G. Cronberg), et faire des comparaisons avec des photographies de matériel récolté par G. Cronberg au Canada : *Gomphosphaeria naegeliana* (pl. 8, fig. 6) est globalement sphérique, constitué de sous-unités ; un détail de cette colonie (pl. 8, fig. 11) précise l'arrangement des cellules qui rappelle celui des microformes armoricaines (comparer avec pl. 2, fig. 8).
Lorsqu'elles sont dégradées, les colonies de *Gomphosphaeria* perdent leurs cellules, et on observe alors le "squelette" (pl. 8, fig. 9), constitué par les tractus, donnant à l'ensemble une allure d'éponge qui évoque certains corps énigmatiques mis en évidence dans des échantillons du Briovérien. Un détail de cette forme dégradée montre les cellules, dégradées également (fig. 8, pl. 10), qui apparaissent plissées et tout à fait comparables aux unités constitutives de formes armoricaines (comparer avec pl. 5, fig. 5-6).
Remarques : il faut noter l'existence d'un individu très particulier dans un échantillon provenant du Briovérien inférieur de Normandie (carte 2, point 4), et observé au M.E.B. (pl. 8, fig. 8) : il s'agit d'une forme sphérique, atteignant 10 µm, qui semble se scinder en deux parties, ou s'ouvrir ; elle est flanquée d'une cellule plus petite, paraissant, elle aussi, se fendre. La présence d'une sorte de voile sur cet ensemble n'autorise aucune observation de l'ouverture ou des parties internes ; de plus, je n'ai observé aucune autre forme de ce type dans les préparations. Par comparaison avec des spécimens actuels, on peut penser qu'il s'agit d'un stade de division, comme celui que présentent les cellules de *Gomphosphaeria* (pl. 8, fig. 7), et mener de nouvelles observations afin de préciser cette supposition.
Il faut encore signaler un aspect très particulier de certaines Cyanophycées Chroococcales, décrit par Cronberg et Weibull (1981), relatif à *Cyanodictyon imperfectum*, mais qui peut être étendu à *Gomphosphaeria* : les cellules montrent l'aptitude à précipiter de l'oxyde de fer qui forme alors un anneau central ou périphérique. On pourrait trouver dans ce fait une autre explication possible à la présence de globules noirâtres (black patch de Moorman) au sein des microformes observées.
Ces deux remarques argumentent en faveur d'un rapprochement des organismes armoricains avec *Gomphosphaeria* (ou ses synonymes), mais c'est surtout l'existence, dans les sédiments briovériens, de formes apparemment constituées de sous-unités en périphérie (pl. 2, fig. 5) qui m'a incitée à envisager cette analogie.

D'autre part, les formes "mamelonnées" des échantillons armoricains (pl. 2, fig. 9 et pl. 3, fig. 5) pourraient être considérées comme des colonies de Chroococcacées ayant conservé des reliques de la gangue mucilagineuse (G. Cronberg, comm. pers.).

* Les Entophysalidacées

Cette famille se distingue de celle des Chroococcacées par l'orientation ordonnée des cellules qui sont groupées en thalle fixé (ou très rarement libre) et disposées en séries longitudinales. La multiplication se fait par division cellulaire et par production de nannocystes.
La comparaison avec les représentants de cette famille m'a été suggérée par la coexistence, dans la Formation de Bitter Springs (Australie), de formes fossiles proches du genre actuel *Entophysalis* et de la forme *Gloeodiniopsis gregaria* (Knoll & Golubic, 1979) dont la présence possible vient d'être signalée dans le Massif Armoricain. Par analogie avec *Entophysalis* KÜTZING, les microorganismes correspondants de Bitter Springs ont d'ailleurs pris le nom de *Eoentophysalis* HOFFMAN 1976.
Quant à *Gloeodiniopsis gregaria*, le mauvais état du matériel ne permet pas de distinguer les relations mutuelles entre les différentes cellules ; mais d'après Knoll (1982), il s'agit plutôt d'une colonie planctonique, non fixée. Même si aucune précision de genre n'est possible, il semble toutefois logique de rechercher des équivalents actuels de *Gloeodiniopsis gregaria* parmi les représentants de la Famille des Entophysalidacées.

	FORMES FOSSILES	
	Gloeodiniopsis gregaria	*Sphaerocongregus variabilis* et ses genres d'organe
Embranchement des SCHIZOPHYTES		
Classe des CYANOPHYCEES		
Sous-classe des Coccogonophycidées		
Ordre des Chroococcales		
Famille des Chroococcacées		
Gomphosphaeria		
Coelosphaerium		
Gloeocapsa		
Chroococcus		
Microcystis		
Famille des Entophysalidacées		
Entophysalis		
Ordre des Pleurocapsales		
Famille des Chroococcidiacées		
Chroococcopsis		
Famille des Hyellacées		
Dermocarpa		
Pleurocapsa		

Tableau 16 : Représentation schématique des affinités possibles des formes armoricaines avec les formes actuelles.

Les organismes multiunitaires briovériens peuvent être rapprochés de diverses formes actuelles, les unes pleines, les autres creuses. Les organismes lisses ont également été rapprochés de représentants actuels de la Classe des Cyanophycées. On doit donc imaginer pour les microfossiles certaines convergences de forme entre différents taxons.
Les formes armoricaines coloniales rapportées à Favososphaera ne paraissent pas, à la lumière des données, s'intégrer dans les comparaisons avec les formes actuelles. On peut avancer le manque de données d'observations, mais aussi, plus simplement, l'extinction de ce genre au cours des temps géologiques.
En résumé, et sans tenir compte des conditions de milieux et de vie, on peut schématiser les affinités des formes armoricaines selon le tableau 16.

ECOLOGIE ET PALEOENVIRONNEMENT

Généralités sur les Cyanophycées

D'après Bourrelly (1970), les Cyanophycées montrent une extrême plasticité écologique et se rencontrent en tout lieu, en tout pays : excepté quelques espèces, confinées aux régions chaudes du globe, la majorité des Algues Bleues peut être considérée comme ubiquiste.
Les conditions et milieux de vie sont donc très variés : on trouve des espèces dans l'eau de mer, dans l'eau douce, mais aussi dans les eaux thermales et les geysers. Elles peuvent être planctoniques, épiphytes, épilithes ou endolithes. Elles croissent encore sur les rochers de haute montagne, dans les champs de neige ou sur les glaciers, supportant donc des conditions de froid intense. On peut également trouver des espèces dans les sables des déserts les plus arides, ainsi que dans les eaux polluées, les vases riches en hydrogène sulfuré, les eaux pures des torrents ou les tourbières. Certaines espèces perforent les rochers et les coquilles, alors que d'autres sont lithogènes.
Je signalerai aussi des Cyanophycées unicellulaires, connues sous le nom de Cyanelles, qui vivent en symbiose avec d'autres algues, ou qui les parasitent.
D'après Bourrelly (1970), enfin, les Cyanophycées représentent sans doute les organismes géologiquement les plus anciens. La connaissance des conditions et milieux de vie des formes actuelles est donc indispensable pour l'étude des Cyanophycées fossiles.

Ordre des Pleurocapsales

Les Pleurocapsales ont une distribution naturelle très étendue : milieu terrestre, eau douce, et environnement marin où elles abondent plus précisément dans les zones intertidales. Elles sont sessiles et croissent sur d'autres algues (caractère épiphyte) ou sur des rochers (caractère épilithe) ; elles perforent parfois les substrats calcaires (caractère endolithe). Waterbury et Stanier (1978) signalent même un genre de Pleurocapsale qui se développe près d'une source thermale. L'espèce type *Pleurocapsa fuliginosa* HAUCK 1885, que Moorman (1974) met en analogie avec *Sphaerocongregus variabilis* est classiquement marine.
Les individus du genre *Dermocarpa* sont essentiellement marins, mais on trouve quelques spécimens d'eau douce. Par contre, les espèces appartenant au genre *Chroococcopsis* sont d'origine terrestre et plutôt d'eau douce.

Ordre des Chroococcales

Le genre *Chroococcus* regroupe des espèces dulçaquicoles des espèces sub-aériennes, mais aussi des espèces se développant dans les eaux thermales. C'est un genre la plupart du temps planctonique, de répartition mondiale.
Les individus appartenant au genre *Gloeocapsa* sont généralement sub-aériens et croissent sur des rochers secs ou humides ; on en trouve aussi qui poussent en milieu strictement aquatique. Comme le genre précédent, *Gloeocapsa* montre une répartition mondiale.
Gomphosphaeria et *Coelosphaerium* sont deux genres typiquement planctoniques, ayant une répartition mondiale, dans les eaux douces, mais aussi en eaux saumâtres. Quant au genre *Microcystis*, il regroupe des espèces sub-aériennes, des espèces planctoniques (dont *Microcystis aeruginosa*), des espèces endolithes, epiphytes et même des espèces croissant en eaux thermales. Ces espèces sont représentées mondialement.
Les genres de la Famille des Entophysalidacées sont généralement fixés sur un substrat, vivent en eau douce ou sont sub-aériens. Mais l'espèce type *Entophysalis granulosa* est marine, croissant sur les rochers à la limite des marées.

Applications aux formes fossiles

Comme le montre le paragraphe précédent, la répartition actuelle des Cyanophycées ne semble pas pouvoir fournir d'éléments précis quant à l'écologie des formes briovériennes. Les Algues Bleues ont représenté et représentent toujours un groupe particulièrement florissant, ce qui interdit, pour la plupart des formes, des corrélations stratigraphiques fines et ne permet pas de reconstitutions paléogéographiques ou paléoécologiques détaillées. Quelques points méritent toutefois d'être signalés.
Les Algues Bleues semblent avoir montré, au cours des temps géologiques, une certaine variation dans leurs propriétés d'adaptation, et, comme l'indique le schéma de Heckel (1974), elles ont successivement occupé différentes niches écologiques (fig. 25).

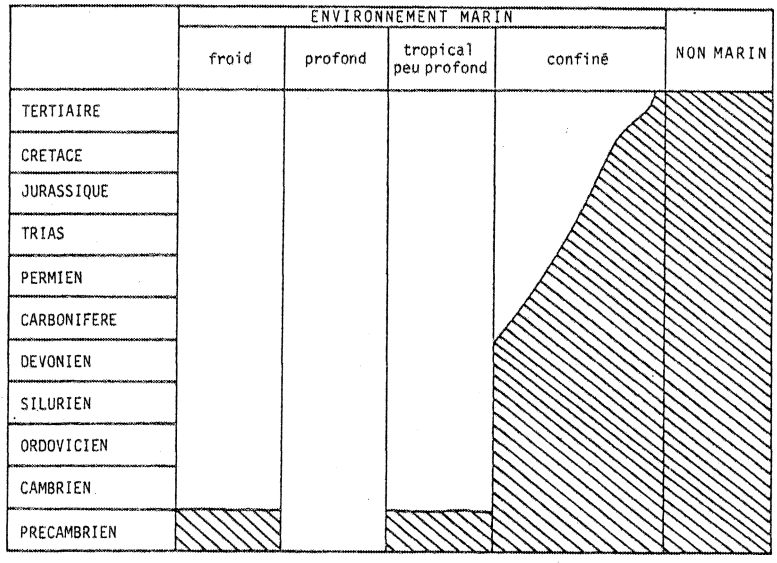


Figure 25 : Possibilité de distribution écologique (partie en hâchures) des Algues Bleues (Stromatolithes) en milieu carbonaté au cours des temps géologiques (adapté d'après Heckel, 1974).

Ce schéma simplifié montre que les Cyanophycées occupaient tous les milieux (excepté les grandes profondeurs) lors des temps précambriens et qu'elles ont connu une brutale régression à la limite Précambrien-Cambrien, se restreignant ensuite de plus en plus aux milieux confinés et non marins, comme si elles étaient repoussées au fur et à mesure par l'apparition de nouvelles espèces d'animaux et de végétaux essentiellement marins.
Il apparaît donc légitime de tenir compte des formes actuelles dulçaquicoles et sub-aériennes dans les comparaisons morphologiques entre Cyanophycées fossiles et Cyanophycées actuelles, bien que le Briovérien soit connu comme une série marine.
Les microorganismes sont divisés en deux grands ensembles, l'un regroupant les espèces ou genres planctoniques, l'autre représentant les individus benthiques. Mais on peut occasionnellement trouver un mélange des deux dans les zones de transition : les formes benthiques (ou fixées) sont localisées préférentiellement sur le plateau continental, et les formes planctoniques, qui n'atteignent jamais les zones profondes, peuvent par contre passer la barrière récifale et venir se mêler à l'assemblage benthique du lagon. C'est la raison pour laquelle on les retrouve dans divers types de sédiments, y compris les turbidites (Mansuy & Vidal, 1983).
On peut remarquer encore que certains taxons actuels (*Pleurocapsa, Chroococcus*) montrent une aptitude à se développer dans des eaux de source thermale. Castenholz (1973) et Brock (1973) confirment la possibilité d'un développement de Cyanophycées près de geysers, et définissent une température léthale maximale de 72°c à 73°c (exemple du geyser de Yellowstone, U.S.A.). La proximité d'un milieu chaud a été également évoquée pour les formes fossiles : Walter (1972b) propose un environnement de geysers lors de la mise en place du minerai de fer précambrien de Gunflint (Ontario, Canada) où abondent justement stromatolithes et microorganismes. Cet environnement avait déjà été soupçonné par Barghoorn et Tyler (1965), lors de la découverte du gisement. D'autre part, les études ayant trait à *Entophysalis* et résumées par Knoll et Golubic (1979), montrent qu'un milieu chaud, hypersalin, calme, d'eau peu profonde avec accès limité à l'océan, est plus favorable au développement de ce taxon.
Ces conditions sont compatibles avec les données acquises dans le Massif Armoricain pour le gisement de Bretagne septentrionale où a été décrit *Gloeodiniopsis gregaria*, espèce rapprochée des Entophysalidacées qui, à Bitter Springs, est associée à *Eoentophysalis*, et que Knoll (1982) signale également, dans la même association, au Spitzberg.
Dans le Trégor, en effet, Lefort (1975), Auvray et Maillet (1977), puis Auvray (1979), signalent les témoins d'une subduction anté-cambrienne, accompagnée d'un volcanisme d'arc insulaire qui a pu créer dans les bassins d'arrière-arc, des conditions d'environnement favorables au développement des Algues Bleues (température, richesse en sels minéraux). Le soufre libéré lors des manifestations volcaniques, s'incorporant aux eaux riches en matière organique, serait à l'origine de la pyritisation de certains microorganismes et de la formation de Pyritosphères.
D'une manière plus générale, en se basant sur les travaux de Shapiro (1973) et de Cronberg et al. (1975), Mansuy et Vidal (1983) pensent que les microorganismes fossiles peuvent être comparés aux Cyanophycées tant par la morphologie que par les conditions de vie : Sphapiro (1973) crée expérimentalement de nouveaux milieux de vie par apport de sels nutritifs, de CO_2 et variation de pH, tandis que Cronberg et al. (1975) s'intéressent à l'évolution de l'assemblage planctonique dans des lacs en cours de restauration. Les données obtenues précisent qu'un apport de sels nutritifs organiques ou inorganiques, dissous dans l'eau, favorise le développement et même la prolifération des Algues Bleues, tout en réduisant la variété des espèces.

Knoll (1981) vérifie cette hypothèse pour des assemblages comme ceux de Bitter Springs, du conglomérat de Draken (Spitzberg). Pour Mansuy et Vidal (1983) ce phénomène d'enrichissement en sels nutritifs (eutrophisation), est sans doute responsable de l'épanouissement des Cyanophycées au Protérozoïque terminal, tout comme il l'est dans certains lacs actuels (G. Cronberg, comm. pers.). On sait d'autre part que l'espèce *Microcystis aeruginosa*, comparée à certaines formes briovériennes, constitue une partie du plancton qui se développe en abondance par eutrophisation des eaux, en hiver et au début du printemps. On doit enfin signaler que d'autres espèces planctoniques comme *Gomphosphaeria naegeliana* et *Coelosphaerium minutissimum* semblent aptes à retenir très vite les sels nutritifs et donc à se développer en abondance (Whitton, 1973 ; Shapiro, 1973 ; G. Cronberg, comm. pers.). Pour l'ensemble du plancton d'origine algaire, mais aussi pour les Cyanophycées benthiques, les auteurs s'accordent (Walter, 1972b ; Brock, 1973 ; Shapiro, 1973) à penser que des variations de pH ont une influence considérable sur les assemblages et sur les types d'assemblages observés : des valeurs de pH voisines de 5 ou 6 permettent aux Cyanophycées de survivre en attendant des conditions plus favorables, alors que, pour des valeurs élevées, elles s'épanouissent pleinement, et que, pour les pH faibles (inférieurs à 4), elles disparaissent (Brock, 1973). Ces données sont à joindre au tableau récapitulatif que donne Schopf (1974) sur les environnements limites où survivent (et se reproduisent) les Algues Bleues, tableau dans lequel on remarquera que les Cyanophycées sont également sensibles aux différences de profondeur et qu'elles ne semblent pas se développer beaucoup au-delà du talus continental. Cette observation, confirmée par l'étude des sédiments précambriens à microorganismes (Vidal, 1981c), a été vérifiée pour la Formation de Bitter Springs (Knoll & Golubic, 1979) et pour le conglomérat de Draken (Knoll, 1982), où a été décrit *Glocodiniopsis gregaria* : ces deux localités montrent les caractéristiques d'un environnement de lagon. Il en est de même, pour la Formation d'Hector où est décrit l'holotype de *Sphaerocongregus variabilis* (Moorman, 1974) et qui présente les caractères d'un bassin modérément profond, ainsi que pour les couches de Visingsö (Suède), où G. Vidal (1976a) signale *Bavlinella faveolata*, et qui sont caractérisées par des figures sédimentaires spécifiques d'eaux peu profondes. *Bavlinella* est également signalé par Knoll et al. (1981) dans la Formation de Mineral Fork qui correspond à un dépôt marin, de milieu peu profond et confiné, mis en place à proximité d'un glacier ou durant le recul des glaciers. L'étude détaillée du mode de dépôt et de l'assemblage fossilifère de Mineral Fork conduit les auteurs à faire quelques remarques : ils constatent la faible diversité des espèces couplée à la dominance du taxon *Bavlinella*, et supposent l'existence d'un milieu confiné particulier, dans lequel abondent les représentants d'un taxon unique, l'eutrophisation de ce milieu occasionnée par la fonte des glaciers étant la cause essentielle de ce type particulier d'assemblage.

Quant au Briovérien, les travaux de Le Corre (1977, 1978) en Bretagne centrale et de Chantraine et al. (1982) en Normandie, Bretagne centrale et orientale précisent qu'il s'agit d'un milieu épicontinental où la sédimentation a été rapide et instable. Localement, certaines figures sédimentaires suggèrent un environnement avec émersions temporaires (faciès de plages) évoquant une sédimentation littorale. D'autres critères peuvent conduire à une interprétation de turbidites distales, et, en Bretagne occidentale, Darboux (1973) met en évidence des faciès de type flysch. En Bretagne septentrionale, Auvray (1979) place le dépôt des sédiments briovériens en bordure d'une zone continentale, Rabu et al. (1983) imaginant un bassin d'arrière-arc.

Ces résultats, bien que variables selon les auteurs et les régions, confirment tous que le Protérozoïque supérieur et terminal armoricain correspond à des séries déposées en milieu marin de

plate-forme, à salinité normale et, localement (Trégor) à un environnement plus isolé ayant une communication limitée avec l'océan.
Les Cyanophycées conservées dans les sédiments briovériens de plate-forme sont planctoniques, donc allochtones, et ne peuvent pas être utilisées pour préciser les caractéristiques du milieu de dépôt.
Par contre, la comparaison avec les assemblages des différents gisements fossilifères précambriens, permet de préciser certains points. D'après les données actuelles (voir par exemple : Vidal G., 1981c ; Knoll, 1981 ; Vidal G. & Knoll, 1982), il semble que le Protérozoïque terminal soit caractérisé dans beaucoup de régions par la glaciation de Varanger, qui donne aux sédiments un cachet glacio-marin indiscutable. D'autre part, on note, dans les assemblages des sédiments concernés, la présence fréquente de formes algaires filamenteuses (Cyanophycées Hormogonophycidées) et d'une grande forme sphérique décrite sous le nom de *Chuaria circularis* WALCOTT. On remarque aussi que de nombreux organismes eucaryotes sont représentés dans différentes paléocommunautés précambriennes. Ces deux caractéristiques générales du Protérozoïque supérieur ne semblent pas pouvoir être mises en évidence dans les sédiments briovériens. En effet, dans le Massif Armoricain, on ne trouve aucun témoin indiscutable de phase glaciaire : le cas de la Tillite de Granville a déjà été évoqué (voir la partie "cadre géologique") et les données relatives au conglomérat de Gourin n'ont conduit qu'à l'hypothèse d'une mise en place en milieu froid (Philippot & Chauvel, 1957).
D'autre part, je n'ai jamais pu mettre en évidence d'organismes pouvant être rapportés à des Cyanophycées filamenteuses, ou à *Chuaria circularis*, ou à des représentants de l'Embranchement des Eucaryotes.
Il est intéressant d'étudier plus en détail les conditions d'environnement à partir de ces remarques.
Ainsi que le proposent Mansuy et Vidal (1983), il est indubitable que les microorganismes du Briovérien peuvent être utilisés comme leurs analogues actuels. La faible variété d'espèces reconnues et la prédominance de quelques taxons dont certains ont été rapprochés de *Microcystis aeruginosa* précisent que le milieu a subi le phénomène d'eutrophisation des eaux, ayant conduit à la prolifération sélective de certains genres d'Algues Bleues. Il faut toutefois imaginer un phénomène d'eutrophisation un peu différent de celui admis pour les autres milieux puisque le Briovérien ne montre pas d'influence glaciaire directe et que l'assemblage armoricain est dépourvu de certains taxons.
Shapiro (1973) apporte peut-être un élément de réponse en montrant que, lors de ses expériences sur des Algues actuelles, il a observé le développement plus important des Algues Bleues filamenteuses pour une élévation de pH supérieure à celle qui conduit à la prolifération des Cyanophycées Coccogonophycidées. L'environnement briovérien pourrait alors correspondre à un milieu où une eutrophisation limitée n'aurait favorisé le développement que de quelques formes. On peut penser que ces conditions sélectives, plus contraignantes que dans la plupart des autres régions du monde, ont également limité le développement d'organismes plus complexes comme les Eucaryotes.
Le développement des microorganismes, consécutif aux phénomènes d'eutrophisation, est encore lié à l'augmentation de la teneur en éléments dissous assimilables, et en particulier, à l'augmentation de la teneur en phosphore. L'examen des teneurs moyennes en phosphore dans les sédiments briovériens et paléozoïques en Bretagne (tabl. 17) semble en accord avec une relative eutrophisation des eaux pendant les périodes froides.

Sédiment / Teneur	BRIOVERIEN				PALEOZOIQUE			
	région de Binic	Bretagne centrale	Normandie	région de Lamballe	sédiment arénigiens	sédiments caradociens	sédiments asghilliens	sédiments siluriens
$\frac{100\ P_2O_5}{Al_2O_3}$	1,07	0,80	0,68	0,56	0,27	0,27	0,73	0,44

Tableau 17 : Variations du rapport $\frac{100\ P_2O_5}{Al_2O_3}$ dans les sédiments briovériens et paléozoïques du Massif Armoricain. D'après Chantraine et al. (1982) et M.P. Dabard (non publié).

Le rapport $\frac{100\ P_2O_5}{Al_2O_3}$ qui reste inférieur à 0,45 dans les sédiments paléozoïques, varie entre 0,56 et 1,07 pour les sédiments briovériens ; il atteint d'autre part 0,73 pour les sédiments asghilliens contemporains de la glaciation ordovicienne (J.J. Chauvel, comm. pers.)
On peut supposer que, sans être franchement influencé par les glaciers, le Massif Armoricain se trouvait alors dans une position paléogéographique telle qu'il enregistrait, de façon atténuée, les phénomènes glaciaires du Protérozoïque terminal.
Pour Vidal et Knoll (1982), la diversité du plancton (Eucaryotes et Procaryotes) a subi à la période varangienne une brutale régression d'environ 70 % occasionnée par la glaciation de Varanger. On peut également relier les conditions de milieu, non à la position paléogéographique des bassins briovériens, mais à la position stratigraphique des sédiments par rapport à la glaciation de Varanger, Vidal et Knoll (1982) ayant montré que les assemblages des séries glaciaires et interglaciaires étaient très différents de ceux fournis par les sédiments immédiatement plus anciens ou plus récents.

ASPECT EVOLUTIF

Quoiqu'il en soit, la présence, dans les sédiments briovériens, de microorganismes présentant des affinités avec les Cyanophycées est indiscutable. Par son manque de diversité, l'assemblage armoricain montre une certaine originalité qui suscite quelques remarques sur les conditions de milieu au Protérozoïque supérieur et terminal. De plus, les microorganismes du Briovérien représentent un jalon important dans la connaissance de la répartition et du développement de l'Embranchement des Procaryotes dont l'apparition sur la Terre peut être résumée, d'après Cloud (1976), comme suit :

- origine de la Vie microscopique aux environs de 3 800 M.A. (Cloud, 1976) ou 3 100 M.A. (Schopf, 1975).
- mise en place des premières structures stromatolithiques dès 3 000 M.A., dans le Groupe de Bulawayan, en Rhodésie (MacGregor, 1941).
- apparition des premiers Procaryotes aux environs de 2 000 M.A., à Gunflint (Canada), et dans des formations équivalentes (Tyler & Barghoorn, 1954) sous des conditions anaérobies. La constitution de la biosphère, à cette époque, a des implications biogéochimiques importantes

puisque se déposent les formations de minerai de fer rubanné et que la couche d'ozone qui se forme, détermine la composition de l'atmosphère.

- apparition des premières formes attribuables à l'Embranchement des Eucaryotes (Horodyski, 1980), en milieu aérobie, dans le Super Groupe de Belt (Montana, U.S.A.) dont l'âge est d'environ 1 400 M.A.

A partir de cette époque qui correspond au début du Riphéen, se diversifient les organismes, jusqu'à l'apparition des Métazoaires à la limite Précambrien-Cambrien, puis des formes plus évoluées, au Cambrien.

Les microorganismes du Briovérien ne constituent bien sûr qu'une petite partie des formes ayant peuplé les temps précambriens, mais leur présence, et leur affinité avec les Algues Bleues, dont les biologistes font les ancêtres de toute vie, prouvent que le Massif Armoricain, au Protérozoïque supérieur, représentait un maillon de la conquête de la Vie sur Terre.

Depuis quelques décennies, et suite au développement des moyens d'investigation, les microfossiles précambriens ont fourni une information stratigraphique de première importance. De nombreux sédiments considérés comme azoïques se sont ainsi révélés fossilifères ; c'est le cas des sédiments briovériens du Massif Armoricain qui ont livré une microflore relativement abondante. Dans les sédiments briovériens, la mise en oeuvre des diverses méthodes d'études disponibles a permis, dans un premier temps, de distinguer les microorganismes des artefacts et des cristallisations minérales (Pyritosphères) avec lesquels ils présentent de fortes convergences de forme. L'examen détaillé des divers microorganismes et leur étude microstructurale ont autorisé leur attribution à la Classe des Cyanophycées ou Algues Bleues, et la description de plusieurs taxons: *Sphaerocongregus, Palaeocryptidium, Bavlinella, Favososphaera, Gloeodiniopsis*.
La simplicité morphologique de ces formes, jointe au fait que les Cyanophycées semblent avoir subi une évolution très lente, ne permet pas de les utiliser à des fins stratigraphiques : c'est ainsi que leur présence possible a été mise en évidence jusque dans l'Ordovicien du Massif Armoricain et que des comparaisons très précises ont pu être établies avec des Cyanophycées actuelles. C'est au niveau de la reconstitution des milieux de dépôt que la présence des Algues Bleues peut apporter le plus d'éléments à la connaissance des périodes précambriennes, tant sur le plan des conditions paléogéographiques que sur le plan des conditions climatiques.
Pour ce qui est du Briovérien armoricain, les caractères de la microflore permettent ainsi de compléter les données fournies par les études pétrographiques, sédimentologiques et géochimiques, et semblent cohérents avec les résultats obtenus pour le Protérozoïque supérieur d'Europe du Nord.

Algues brunes ou rouges,
Dessous la vague bougent
Les goëmons .....

Les goëmons (S. Gainsbourg)

UNIVERSITE DE RENNES BIBLIOTHEQUE INSTITUT DE GEOLOGIE

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADAMS C.D.J., 1967. - A geochronological and related isotopic study of rocks from North Western France and the Channel Islands (United Kingdom). *Thesis* OXFORD.

ALLISON C.W. & MOORMAN M.A., 1973. - Microbiota from the late Proterozoïc Tindir Group, Alaska. *Geology* 1 : 65-68.

ALLISON C.W. & MOORMAN M.A., 1974. - Pyritised microfossils and Pyrite framboïds : Reply. *Geology* 2,4 : 202.

ANDERSON M., CHOUBERT G., FAURE-MURET A. & TIMOFEIEV B.V., 1982a. - Découverte du Vendien à Newfoundland. *9ème Réun. Ann. Sci. Terre*, Paris : p. 10.

ANDERSON M., CHOUBERT G., FAURE-MURET A. & TIMOFEIEV B.V., 1982b. - Les couches à *Bavlinella* de part et d'autre de l'Atlantique. *Bull. Soc. Geol.*, France, XXIV, 2 : 389-393.

ARNOLD M., 1981. - Cristallogenèse et géochimie isotopique de la pyrite. Apports à la métallogenèse des amas sulfurés associés à un volcanisme sous-marin. *Thèse* Nancy. Mémoire n°40.

AUTRAN A., CHANTRAINE J. & RABU D., 1979. - Lithostratigraphie et déformation du Briovérien de la Baie de Lannion. Implications sur les relations entre les cycles cadomiens et hercyniens. *Bull.* BRGM (2), 1,4 : 277-292.

AUVRAY B., 1975. - Relation entre plutonisme et volcanisme ignimbritique : exemple des manifestations magmatiques cambriennes du Nord de la Bretagne. *Pétrologie*, 1 : 125-138.

AUVRAY B., 1979. - Genèse et évolution de la croûte continentale dans le Nord du Massif Armoricain. *Thèse* Rennes, 1-681.

AUVRAY B. & MAILLET P., 1977. - Volcanisme et subduction au Protérozoïque supérieur dans le Massif Armoricain (France). *Bull. Soc. Geol. France*, 7, XIX, 5 : 953-957.

AUVRAY B., VIDAL P. & CHARLOT R., 1980a. - Données nouvelles sur le Protérozoïque inférieur du domaine nord-armoricain (France). Age et signification. *Can. J. Earth Sci.*, 17 : 532-538.

AWRAMIK S.M., 1981. - The Pre-Phanerozoïc biosphère- three billion years of crises and opportunities. *In* Biotic crises in ecological and evolutionary time. M.H. Nitecki symposium : 83-102.

BARROIS C., 1892. - Sur la présence de fossiles dans le terrain azoïque de Bretagne. *C.R. Acad. Sci.* 115 : 326-328.

BARROIS C., 1895. - Le calcaire de Saint-Thurial (Ille-et-Vilaine). *Ann. Soc. Geol. Nord* XXIII : 44.

BARGHOORN E.S. & SCHOPF J.W., 1965. - Microorganisms from the late Precambrian of central Australia. *Science* 150 : 337-339.

BARGHOORN E.S. & TYLER S.A., 1965. - Microorganisms from the Gunflint chert. *Science*, 147 : 563-577.

BECK S., 1963. - Licht- und elektronmikroskopische Untersuchungen an einer sporenbildenden Cyanophycee aus dem Formenkreis von *Pleurocapra fuliginosa* Hauck. *Flora*, 153 : 194-216.

BERNER R.A., 1969b. - Migration of iron and sulfur within anaerobic sediments during early diagenesis. *Am. Jour. Sci.*, 267 : 19-42.

BOURRELLY P., 1970. - Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique T. III : Algues Bleues et Rouges. Paris, Boubée et Cie édit., 512p.

BOYER C., ROBLOT M.M. & GRAINDOR M.J., 1972. - Les ignimbrites du post-Briovérien de Saint-Germain-le-Gaillard (Manche). *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 274 : 21-23.

BRIDGWATER D., ALLAART J.H., SCHOPF J.W., KLEIN C., WALTER M.R., BARGHOORN E.S., STROTHER P., KNOLL A.H. & GORMAN B.E., 1981. - Microfossil-like objects from the Archaean of Greenland : a cautionary note. *Nature*, 289 : 51-53.

BROCK T.D., 1973. - Evolutionary and ecological aspects of the Cyanophytes. *In* : The biology of blue green Algae (ed. N.G. Carr et B.A. Whitton) : 487-500.

BURMANN G., 1972. - Problematika aus der Lausitzer Grauwackenformation. *Jb. Geol.* 4 : 387-423.

CALVEZ J.Y., 1976. - Comportement des systèmes uranium-plomb et rubidium-strontium dans les orthogneiss d'Icart et de Moëlan. *Thèse 3ème cycle*, Rennes : 1-74.

CALVEZ J.Y. & VIDAL P., 1978. - Two billion year old relicts in the Hercynian belt of western Europe. *Contrib. Mineral. Petrol.*, 65 : 395-399.

CAYEUX L., 1894. - Les preuves de l'existence d'organismes dans le terrain précambrien. *Bull. Soc. Geol. France*, 3, 22 : 197-228.

CASTENHOLZ R.W., 1973. - Ecology of blue-green Algue in hot springs. *In* The biology of blue green Algue (ed. : N.G. Carr et B.A. Whitton) : 379-414.

CHANTRAINE J., CHAUVEL J.J., DUPRET L., GATINOT F., ICART J.C., LE CORRE C., RABU D., SAUVAN P. & VILLEY M., 1982. - Inventaire lithologique et structural du Briovérien (Protérozoïque supérieur) de la Bretagne centrale et du Bocage normand. *Bull. B.R.G.M.* (2) I, 1 et 2 : 3-18.

CHAUVEL J.J., 1981. - A propos d'une nouvelle interprétation du Massif armoricain. *Terra cognita*, special issue Strasbourg, p. 112.

CHAUVEL J.J. & SCHOPF J.W., 1978. - Late Precambrian microfossils from Brioverian cherts and limestones of Brittany and Normandy, France. *Nature*, 275, 5681 : 640-642.

CHAUVEL J.J., DARBOUX J.R. & HIRBEC Y., 1979. - Microflore du Protérozoïque dans le Massif armoricain. *7ème réun. ann. Sci. Terre*, Lyon. Soc. Geol. France : p. 110.

CHAUVEL J.J. & ROBARDET M., 1979. - Massif armoricain. *Bull. Soc. Geol. mineral. Bretagne*, C, XI, 1.2 : 1-48.

CHAUVEL J.J. & MANSUY C., 1981a. - Micropaléontologie du Protérozoïque du Massif armoricain (France). *Precambrian Res.* 15 : 25-42.

CHAUVEL J.J. & MANSUY C., 1981b. - *Palaeocryptidium cayeuxi*, une Cyanophycée du Précambrien du Massif armoricain. *Bull. Soc. géol. France*, 7, XXIII, 5 : 449-458.

CHOUBERT G., DORE F. & FAURE-MURET A., 1974. - Essai de comparaison du Précambrien terminal. Cambrien inférieur de Sibérie et de Normandie (Carteret). *2ème Réun. Ann. Sci. Terre* Nancy : P.111

CHOUBERT G. & FAURE-MURET A., 1980. - *Earth Sci. Rev.* 16 : 85-219.

CHOUBERT G., FAURE-MURET A. & TIMOFEEV B.V., 1982. - L'âge des tillites (tillitoïdes) de Granville (Normandie). *9ème Réun. Ann. Sci. Terre*, Paris : p. 139.

CHUMAKOV N.M. & SEMIKHATOV M.A., 1981. - Riphean and Vendian of the U.S.S.R. *Precambrian Res.*, 15 : 229-253.

CLOUD P.E., 1976. - Beginnings of biopheric evolution and their biochemical consequences. *Paleobiology*, 2,4 : 351-387.

CLOUD P.E. & LICARI G.R., 1968. - Morphological criteria for biochemical processes. Abstr. *Geol. Soc. Am. Ann. Meet.*, Mexico city : p. 57.

CLOUD P., MOORMAN M.A. & PIERCE D. 1975. - Sporulation and ultrastructure in a Late Proterozoïc cyanophyte : some implications for taxonomy and plant phylogeny. *Quart. Rev. Biology*, 50, 2 : 131-150.

COGNE J., 1972. - Le Briovérien et le cycle orogénique cadomien dans le cadre des orogènes fini-précambriens. *Notes Mém. Serv. Geol.* Maroc, 236 : 193-218.

COGNE J. & WRIGHT A.E., 1980. - L'orogène cadomien : vers un essai d'interprétation paléogéodynamique unitaire des phénomènes orogéniques fini-précambriens d'Europe moyenne et occidentale, et leur signification à l'origine de la croûte et du mobilisme varisque puis alpin. *26ème C.G.I., Colloque C6, Geologie de l'Europe*, : 29-55.

COOPER R.A., JAGO J.B., McKINNON D.I., SHERGOLD J.H. & VIDAL G., 1982. - Late Precambrian and Cambrian Fossils from Northern Victoria Land and their Stratigraphic Implications. *In* Antartic Geoscience, Craddock C. (édit.) The University of Wisconsin Press : 629-633.

CORREIA M., 1967. - Relations possibles entre l'état de conservation des éléments figurés de la matière organique (microfossiles palyno-planctologiques) et l'existence de gisements d'hydrocarbures. *Rev. Inst. Fr. Pétrole* 22 : 1285-1306.

CRITTENDEN M.D. & PETERMAN Z.E., 1975. - Provisional Rb/Sr age of Precambrian Uinta Mountain Group, northeastern Utah. *Utah Geology*, 2 : 75-77.

CRONBERG G., GELIN C. & LARSSON K., 1975. - Lake Trummen restoration projekt II. Bacteria, phytoplankton and phytoplankton productivity. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19 : 1088-1096.

CRONBERG G. & WEIBULL C., 1981. - *Cyanodictyon imperfectum*, a new chroococcal blue-green alga from lake Trummen, Sweden. *Arch. Hydrob. Suupl.* 60,2, Algol. Studies 27 : 101-110.

CROXFORD N.J.W., JANECEK J., MUIR M.D. & PLUMB K.A., 1973. - Microorganisms of Carpentarian (Precambrian) age from the Amelia Dolomite MacArthur Group, Northern Territory, Australia. *Nature* 245 : 28-30.

DARBOUX J.R., 1973. - Le Briovérien de la baie de Douarnenez (Massif armoricain). Etude pétrographique et structurale *Thèse de 3ème cycle*, Brest 1-170.

DEFLANDRE G., 1949. - Les soi-disant Radiolaires du Précambrien de Bretagne et la question de l'existence des Radiolaires embryonnaires fossiles. *Bull. Soc. zool.* France, 6, 74 : 351-352.

DEFLANDRE G., 1955. - *Palaeocryptidium* n.g. *cayeuxi* n. sp. microorganisme Incertae sedis des phtanites briovériens bretons. C.R. *Somm. Soc. Geol.* France, 9, 10 : 182-185.

DEFLANDRE G., 1960. - Microorganismes du Précambrien : une mise au point. *C.R. Soc. Geol. Fr.*, 5 : 119-120.

DEFLANDRE G., 1968. - Sur l'existence, dès le Précambrien, d'Acritarches du types Acanthomorphitae : *Eomicrhystridium* nov. gen. Typification du genre *Palaeocryptidium* Defl. 1955. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 266 : 2385-2389.

DEFLANDRE G. & TERS M., 1966. - Sur la présence d'Acritarches ordoviciens dans les schistes subardoisiers de la région de la Mothe-Achard (Vendée). Extension du Silurien (grès armoricain et schistes d'Angers) en Vendée littorale. *C.R. Acad. Sc.* 262 : 237-240.

DEUNFF J., 1975. - Datation des formations briovériennes et paléozoïques de Bretagne par le microplancton. *Geobios*, 8,6 : 435-444.

DOTT R.H. Jr., 1974. - Wackes, graywacke and matrix - what approach to immature sandstone classification ?. *Journ. Sedim. Petr.*, 34 : 625-632.

DORE F., 1969. - Les Formations cambriennes de Normandie. *Thèse* Caen : 1-790.

DORE F., 1982. - The Precambrian - Cambrian boundary. *In* Numerical dating in Stratigraphy. G.S. Odin ed., Wiley and Sons Publ. 1003p. : 637-639.

DRABEK K., 1972. - *Chabiosphaera bohemica* n.g. n.sp. (Acritarche) from the Precambrian of Central Bohemia. *Vestn. Ustred. Ustavu Geol.*, 47 : 161-163.

DUPRET L., 1982. - Sur la polystructuration cadomienne du Briovérien de Normandie (Massif Armoricain). *9ème R.A.S.T.*, Paris, 1982 : p. 222.

DUPRET L., 1983. - Le Proterozoïque du Nord-Est du Massif Armoricain. *In* Precambrian in Younger fold belts ; Vol. I : Precambrian in the European Variscan belt. Ed· Zoubeck. (à paraître).

EVITT W.R., 1963. - A discussion and proposals concerning fossil Dinoflagellates, Hystrichosphères, and Acritarchs I et II *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 49, 2 et 3 : 158-164 et 298-302.

FORD T.D. & BREED W.J., 1972. - The problematical fossil *Chuaria*. Int. Geol. Congress XXIV, Section 1, : 11-18.

GILBERT C.M., 1955. - *In* Williams H.G., Turner F.J. and Gilbert C.M. *Petrography*, San Francisco, 406p.

GOURRET J.P., 1980. - Cytologie des Procaryotes en microscopie électronique. imprimé par INRAP, 13p.

GRAINDOR M.J., 1956. - Note préliminaire sur les microorganismes du Briovérien. *C.R. Somm. Soc. Geol. Fr.*, : 207-210.

GRAINDOR M.J., 1957a. - *Cayeuxidae* nov. fam., organismes à squelette du Briovérien. *C.R. Acad. Sci.* 244 : 2075-2077.

GRAINDOR M.J., 1957b. - Le Briovérien dans le Nord-Est du Massif Armoricain. *Mem. Expl. Carte Geol. de Fr.*, : 1-211.

GRAINDOR M.J., 1965. - Plissements assyntiens, baïkaliens, cadomiens. *Bull. Soc. Geol. Fr.*, 7 : 93-101.

HECKEL P.H., 1974. - Carbonate buildups in the geological record : a review. *In* Reefs in Time and Space (L.F. Laporte ed.), Spec. Publ. Soc. econ. Paleont. Miner, Tulsa, 18 : 90-154.

HIRBEC Y., 1979. - Le complexe basique de Belle-Isle-en-Terre : sa place dans l'évolution géodynamique du Nord du Massif armoricain. *Thèse 3ème cycle*, Rennes : 1-149.

HOFMANN H.J., 1969. - Attributes of stromatolites. *Geol. Surv. Can.*, Pap. 69, 39 : 1-77.

HOFMANN H.J., 1976. - Precambrian microflora, Belcher Islands, Canada : significance and systematics. *J. Paleontol.* 50 : 1040-1073.

HOFMANN H.J. et JACKSON G.D., 1969. - Precambrian (Aphebian) microfossils from Belcher Islands, Hudson Bay. *Can. J. Earth. Sci.*, 6 : 1137-1144.

HORODYSKI R.J., 1980. - Middle Proterozoïc shale-facies microbiota from the lower Belt Supergroup, Little Belt Mountains, Montana. *J. Paleontol.* 54, 4 : 649-664.

HORODYSKI R.J., 1981. - Pseudomicrofossils and altered microfossils from a Middle Proterozoïc shale, Belt supergroup, Montana. *Precambrian Res.*, 16, 1.2 : 143-154.

JAVOR B.J. & MOUNTJOY E.W., 1976. - Late Proterozoïc microbiota of the Miette Group, southern British Columbia. *Geology* 4,2 : 111-119.

JEANNETTE D. & COGNE J., 1968. - Une discordance majeure au sein du Briovérien au flanc ouest de la Baie de Saint-Brieuc. *C.R. Acad. Sci.*, 266 : 2211-2214.

JONIN M., 1981. - Un batholite fini-précambrien : le batholite mancellien (Massif armoricain, France) : Etude pétrographique et géochimique. *Thèse* Brest, : 1-319.

JONIN M. & VIDAL P., 1975. - Etude géochronologique des granitoïdes de la Mancellia, Massif Armoricain, France. *Can. S. Earth Sci.*, 12 : 920-927.

JUIGNET P., 1962. - Géologie de la région de Pont-Hébert-Airel (Manche). Le Briovérien et les calcaires de la Meauffe. *Mem. Soc. Nat. Sc. Nat. Math.* Cherbourg 5,10 : 123-199.

KALLIOKOSKI J., 1974. - Pyrite framboïd : Animal, Vegetable or Mineral ?. *Geology* 2 : 26-27.

KARKHANIS S.N., 1977. - Artifacts produced by chemical processing of samples for micropaleontology and organic geochemistry - a note of caution. *Precambrian Res.*, 4 : 229-236.

KELLER B.M., 1979. - Precambrian stratigraphic scale of the U.S.S.R. *Geol. Mag.* 116,6 : 419-429.

KNOLL A.H., 1979. - Late Precambrian microfossils from the Walden Creek Group, Ocoee Supergroup, Tennessee. *Geol. Soc. America*, Abstr. with Programs, VII, 4 : 185.

KNOLL A.H., 1981. - Paleoecology of late Precambrian microbial assemblages. *In* Paleobotany, Paleoecology and Evolution Vol. 1 (Niklas ed.) : 17-54.

KNOLL A.H., 1982. - Microfossils from the late Precambrian Draken conglomerate, Ny Friesland, Svalbard. *J. Paleontol.* 56,3 : 755-790.

KNOLL A.H. & GOLUBIC S., 1979. - Anatomy and taphonomy of a Precambrian algal stromatolite. *Precambrian Res.*, 10 : 115-151.

KNOLL A.H., BLICK N. & AWRAMIK S.M., 1981. - Stratigraphic and ecologic implications of Late Precambrian microfossils from Utah. *Am. Jour. of Sc.* 281 : 247-263.

KONZALOVA M., 1972. - Some new microorganismes from the Bohemian Precambrian (Upper Proterozoic). Casopis pro mineralogii a geologii, 17, 3 : 267-279.

KONZALOVA M., 1974a. - The signification of micro-organisms for the stratigraphy of the Precambrian (Bohemian massif). *In* : P.I.C.G. Précambrien des zones mobiles de l'Europe. Conf. de Liblice (1972) : 297-299.

KONZALOVA M., 1974b. - Acritarchs from the Bohemian Precambrian (Upper Proterozoic) and Lower-Middle Cambrian. *Rev. of Palaeobot. and Palynol.* 18 : 41-56.

KONZALOVA M., 1974c. - New paleontological research in the Proterozoic of Bohemia. La chaine varisque d'Europe moyenne et occidentale. *Coll. intern. C.N.R.S.*, Rennes, 243 : 33-37.

KONZALOVA M., 1981. - Some Late Precambrian microfossils from the Bohemian massif and their correlation. *Precambrian Res.*, 15,2 : 43-62.

KRIBEK B., 1975. - The origin of framboïdal pyrite as a surface effect of sulphur grain. *Mineral. Deposita* (Berlin) 10 : 389-396.

LABERGE G.L., 1967. - Microfossils and Precambrian Iron-Formation. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 78 : 331-342.

LE CORRE C., 1977. - Le Briovérien de Bretagne centrale : essai de synthèse lithologique et structurale. *Bull. B.R.G.M.* (2), 1,3 : 219-254.

LE CORRE C., 1978. - Approche quantitative des processus synchisteux. L'exemple du segment hercynien de Bretagne centrale. *Thèse* Rennes, : 1-381.

LEFORT J.P., 1975. - Le socle péri-armoricain : étude géologique et géophysique du socle submergé à l'Ouest de la France. *Thèse*, Rennes : 1-217.

LE HERISSE A., 1981. - Les spores du Dévonien inférieur du Synclinorium de Laval. Massif Armoricain. (Systématique - Biostratigraphie - Relation microplancton et paléoenvironnement). *Thèse 3ème cyle*, Rennes : 1-148.

LEUTWEIN F., CHAURIS L., SONNET J. & ZIMMERMANN J.L., 1969. - Principaux résultats de mesures géochronologiques dans le Nord-Ouest de la Bretagne. *C.R. Acad. Sci.*, 268 : 2552-2555.

LEUTWEIN F., POWER G., ROACH R. & SONET J., 1973. - Quelques résultats géochronologiques obtenus sur des roches d'âge précambrien du Cotentin. *C.R. Acad. Sci.*, 276 : 2121-2124.

LICARI G.R., 1971. - Paleontology and paleoecology of the Proterozoic Beck Spring Dolomite of eastern California. *Ph. D. Thesis*, Los Angeles.

LICARI G.R. & CLOUD P., 1968b. - Eucaryotic nannofossils in kerogens from the pre-Paleozoic Windermere Series of Alberta. *In* Abstracts 1968 Annual Metting of the Geol. Soc. of Am., : 174-175. Geol. Soc. of Am., Mexico City.

LOUGHEED M.S., & MANCUSCO J.J., 1974. - Hematite framboids in the Negaunee Iron Formation, Michigan : Evidence for their biogenic Origin. *Economic geology*, 68 : 202-209.

LOVE L.G., 1957. - Microorganisms and the presence of syngenetic pyrite. *Quart. J. Geol. Soc.* London 113 : 429-440.

LOVE L.G., 1962. - Further studies on microorganisms and the presence of syngenetic pyrite. *Paleontology*, 5 : 444-459.

LOVE L.G., 1964. - Early diagenetic pyrite in fine-grained sediments and the genesis of sulphide ores. *In* Sedimentology and Ore Genesis G.C. Amstutz , Elsevier : 11-17.

LOVE L.G. & AMSTUTZ G.C., 1966. - Review of microscopic pyrite. *Fortsch. Mineral* 43, 2 : 273-309.

MACGREGOR A.M., 1941. - A pre-cambrian algal limestone in southern Rhodesia. *Trans. geol. Soc. S. Afr.* 43, : 9-16.

MANSUY C., 1980. - Le Proterozoïque armoricain. Etude micropaleontologique. *DEA* Rennes : 38p.

MANSUY C., 1981. - Microorganism and Pyritospheres in the Precambrian formations of the Armorican massif. *Terra cognita, spec. Iss. First.*, Strasbourg : p. 112.

MANSUY C. & VIDAL G., 1983. - Late Proterozoic Brioverian microfossils from France : taxonomic affinity and implications of plankton productivity in late Proterozoic times. *Nature 302* : 606-607.

MANUM S., 1967. - Microfossils from Late Precambrian sediments around Lake Mjøsa, southern Norway. *Nor. Geol. Unders.* 251 : 45-57.

MASSAAD M., 1974. - Framboïdal Pyrite in concretions. *Mineral. Deposita.* 9 : 87-89.

MILLER F.K., McKEE E.H. & YATES R.G., 1973. - Age and correlation of the Windermere Group in northeastern Washington. *Geol. Soc. America Bull.*, 84 : 3723-3730.

MILON Y., 1928. - Recherches sur les calcaires paléozoïques et le Briovérien de Bretagne. *Thèse Rennes* : 1-151.

MOORMAN M.A., 1974. - Microbiota of the late Proterozoic Hector Formation, south-western Alberta, Canada. *J. Paleontol.*, 48 : 524-539.

MUIR M.D., 1977. - Essay review. Late Precambrian microfossils. *Geol. Mag.* 114 : 395-397.

MUIR M.D., 1981. - The microfossils from the Proterozoic Urquhart Shale, Mount Isa, Queensland, and their significance in relation to the depositional environment, diagenesis and mineralisation. *Mineral. Deposita* 16 : 51-58.

NAUMOVA S.N., 1960. - Zonal assemblages of Precambrian and lower Cambrian plant microfossils of Eurasia and their stratigraphic importance. *Prob. 9 23rd int. Geol. Congr.* : 30-39.

NAUMOVA S.N. & PAVLOVSKY YE. V., 1961. - Discovery of plant remains (spores) in the torridonian slates of Scotland. *Dokl; Akad. Nauk. SSSR.*, 141 (Transl.) : 1134-1136.

NEVES R. & SULLIVAN H.J., 1964. - Modification of fossil spore exine associated with the presence of pyrite crystals. *Micropaleontology* 10,4 : 443-452.

ODIN G.S., AUVRAY B., BIELSKI M., GALE N.H., LANCELOT J.R. & PASTEELS P., 1982. - La base du Phanerozoïque est âgée de 520 à 540 MA. *C.R. Acad. Sci.* 294 : 1009-1012.

OEHLER J.H., AIZENSHTAT Z. & SCHOPF J.W., 1974. - Thermal alteration of Blue-Green Algae and Blue-Green Algal Chlorophyll. *Bull. Am . Assoc. Petr. Geol.*, 58 : 124-132.

PACLTOVA B., 1972. - *Palaeocryptidium* Deflandre from the Proterozoic of Bohemia. *Čas. Mineral. Geol.*, 17, 4 : 357-363.

PACLTOVA B., 1977. - The colonial rock-forming microfossils of the Bohemian Upper Paleozoic (Czechoslovakia) *"Bohemipora praguensis"* n.g. n.sp. *Origins Life*, 8 : 155-168.

PACLTOVA B., 1981. - Microfossils of the Upper Proterozoic of Bohemian Massif and their significance for the correlation with French Brioverian. Prague, abstract non publié.

PAPUNEN H., 1968. - On the sulfides in the sediments of the Botnian sea. *Bull. Geol. Soc.* Finland 40 : 51-57.

PARIS F., 1978. - Apport du microscope électronique dans l'étude des Chitinozoaires opaques. *Ann. Mines Belgique* 2 : 193-202.

PARIS F., 1981. - Les Chitinozoaires dans le Paleozoïque du Sud Ouest de l'Europe (Cadre géologique - Etude systématique - Biostratigraphie). *Mem. Soc. Geol. mineral Bret.* n°26 : 1-412.

PHILIPPOT A. & CHAUVEL J.J., 1957. - Relations entre les niveaux de la base du Paléozoïque et les assises inférieures dans les synclinaux du Sud de Rennes. *Bull. Soc. Geol. mineral. Bret.*, 2 : 15-34.

PICHOVA N.G., 1967. - Microfossiles of the Lower Cambrian and Precambrian deposits in eastern Siberia. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 5 : 31-38.

POSTMA D., 1982. - Pyrite and siderite formation in brackish and freshwater swamp sediments. *Am. Jour. Sci.*, 282, 8 : 1151-1183.

PREISS W., 1976. - Intercontinental correlations. *In* : M.R. Walter (Editor), Stromatolites. Elsevier, Amsterdam : 359-370.

QUETE Y., 1975. - L'évolution géodynamique du domaine centre armoricain au Paléozoïque inférieur : l'éllipse de Réminiac. *Thèse*, Rennes : 1-107.

RABU D., CHAUVEL J.J. & CHANTRAINE J., 1983. - Nouvelles propositions pour la lithostratigraphie du Briovérien (Protérozoïque supérieur) et pour l'évolution géodynamique cadomienne en baie de Saint-Brieuc (Massif Armoricain). *Bull. Soc. Geol. France* : sous presse.

RAISWELL R., 1982. - Pyrite texture, isotopic composition and the availability of iron. *Am. Jour. Sci.*, 282, 8 : 1244-1263.

READ H.H. & WATSON J., 1975. - Introduction to Geology. Volume 2. *Earth history*, part. I.

RICKARD D.T., 1970. - The origin of framboids. *Lithos* 3 : 269-293.

ROBLOT M.M., 1961. - L'étage à niveaux charbonneux du Briovérien normand (X2a). *Bull. Soc. Geol.*, France (7) 3, 1 : 27-32.

ROBLOT M.M., 1963. - Découverte de Sporomorphes dans des sédiments antérieurs à 550Ma. (Briovérien). *C.R. Acad. Sci.* Paris 256 : 1557-1559.

ROBLOT M.M., 1964. - Sur l'extension des "sporomorphes"dans les roches charbonneuses du Précambrien. *C.R. Somm. Soc. Geol.* France 2 : p. 70.

ROBLOT M.M., 1964. - Valeur stratigraphique des sporomorphes du Précambrien armoricain. *C.R. Acad. Sci.*, 259 : 4090-4091.

ROBLOT M.M., 1964. - Sporomorphes du Précambrien armoricain. *Ann. Paleont.* L,2 : 105-110.

ROBLOT M.M., 1967. - Nouveaux Acritarches du Précambrien normand. Leur étude à la microsonde électronique. *C.R. Acad. Sci.*, 264 : 1263-1265.

ROBLOT M.M., 1968. - Les roches silico-carbonées du Précambrien armoricain. *Thèse*, Paris, : 609P.

ROBLOT M.M. & CHAIGNEAU M., 1963. - Les Sporomorphes antécambriens sont d'origine végétale. *C.R. Acad. Sci.* 256 : 4944-4946.

ROBLOT M.M., CHAIGNEAU M. & MAJZOUB M., 1964. - Détermination du rapport des isotopes stables du carbone dans des phtanites précambriens. *C.R. Acad. Sci.*, 258 : 253-255.

RUST G.W., 1935. - Colloidal primary copper ores at Cornwall Mines, Southeastern Missouri. *J. Geol.* 43 : 398-426.

SAFA P., 1980. - L'amas sulfuré de Rouez (Sarthe). *Thèse 3ème cycle*, Paris : 1-246.

SCHEPELEVA E.D., 1962. - Rastitielnié ? ostatki neizviestnoï systematitcheskoï prinadlejnosti iz otlojeni bavlinskoï seri Volgo- Urakskoï neftenossnoï provintsi. *Dokl. Akad. Nauk S.S.S.R.* 142, 2 : 456-457.

SCHERMERHORN L.J.G., 1975. - Tectonic framework of Late Precambrian supposed glacials. *In* Wright A.E. et Moseley F. (editor), Ice âges : Ancient and Modern. *Geological journal*, special issue 6 : 241-274.

SCHOPF J.W., 1968. - Microflora of the Bitter Springs Formation, Late Precambrian, central Australia. *J. Paleontol.*, 42, 3 : 651-688.

SCHOPF J.W., 1974. - The development and diversification of Precambrian life. *Origins of Life*, 5 : 119-135.

SCHOPF J.W., 1975a. - Precambrian paleobiology : problems and perspectives. *Ann. Rev. Earth a Planetary Sci.* 3 : 213-249.

SCHOPF J.W., 1975b. - The age of microscopie life. *Endeavour*, XXXIV, 122 : 51-58.

SCHOPF J.W., 1976. - Are the holdest "fossils", fossils ?. *Origins of Life* 7 : 19-36.

SCHOPF J.W. & BLACIC J.M., 1971. - New microorganisms from the Bitter Springs Formation (Late Precambrian) of North-central Amadeus Basin, Australia. *J. Paleontol.*, 45 : 925-960.

SHAPIRO J., 1973. - Blue-Green Algae : Why they become Dominant. *Science* 179 : 382-384.

SIN YU-SHENG & LIU KUI-ZHIN, 1973. - On sinian microflora in Yenliao region of China and its geological significance. *Acta geol. sinica*, 1 : 1-64.

SMEJKAL V., 1964. - Absolutni stari nekterych vy vřelych a metamorfovanych hornin Ceskeho masivu stanovene kalium-argonovou metodou (II. cast.). *Sbornik geologickych věd* 4 : 121-134.

STURT B.A., PRINGLE I.R. & ROBERTS D., 1975. - Caledonian nappe sequence of Finnmark, northern Norway, and the timing of orogenic deformation and metamorphism. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 86 : 710-718.

TIMOFEEV B.V., 1959. - Drevne Ichaia flora pribaltiki i ieī stratigrafitcheskoié znatchenié. *Trudy V.N.I.G.R.I.* 129 Leningrad.

TIMOFEEV B.V., 1969. - Sphaeromorfidi Proterozoia. *Acad. Nauk SSSR, institut geologii i geochronologii dokembria "Nauka"*. Leningrad.

TIMOFEEV B.V., CHOUBERT G. & FAURE-MURET A., 1980. - Acritarchs of the Precambrian in Mobile zones. *Earth-Science Reviews* 16 : 249-255.

TYLER S. & BARGHOORN E.S., 1954. - Occurence of structurally preserved plants in pre-Cambrian rocks of the Canadian Shield. *Science 119* : 606-608.

VAVRDOVA M., 1966. - Microorganisms (Acritarcha) from Proterozoic lydites of Bohemia. *Čas. Nár. Muz.*, 135, 2 : 93-96.

VIDAL G., 1974. - Late Precambrian microfossils from the basal sandstone unit of the Visingsö Beds, South Sweden. *Geol. Paläont.*, 8 : 1-14.

VIDAL G., 1976a. - Late Precambrian microfossils from the Visingsö Beds in southern Sweden. *Fossils and Stata*, 9 : 57p.

VIDAL G., 1976b. - Late Precambrian acritarchs from the Eleonore Bay Group and Tillite Group in East Greenland. *Grønland Geol. Unders.*, 78 : 1-19.

VIDAL G., 1979a. - Acritarchs and the correlation of the Upper Proterozoic. *Publ. of the Univ. of Lund.*, n°219 : 21p.

VIDAL G., 1979b. - Acritarchs from the Upper Proterozoīc and Lower Cambrian of East Greenland. *Grønlands geol. Unders.*, 134 : 55p.

VIDAL G., 1981a. - Micropalaeontology and biostratigraphy of the Upper Proterozoic and Lower Cambrian sequence in East Finnmark, northern Norway. *Nor. Geol. Unders.*, 362 : 1-53.

VIDAL G., 1981c. - Aspects of problematic acid-resistant, organic-walled microfossils (Acritarchs) in the Upper Proterozoic of the North Atlantic region. *Precambrian Res.*, 15 : 9-23.

VIDAL G. & KNOLL A.H. - 1982. - Radiations and extinctions of plankton in the late Proterozoic and early Cambrian. *Nature*, 297, 5861 : 57-60.

VIDAL P., 1976. - L'évolution polyorogénique du Massif Armoricain. Apport de la géochronologie et de la géochimie isotopique du strontium. *Thèse* Rennes, et *Mem. Soc. Geol. Bretagne*, 21 : 162p.

VIDAL P., AUVRAY B., CHAUVET J.F. & COGNE J., 1972. - L'âge radiométrique de la diortie de Saint-Quay-Portrieux (Côtes-du-Nord). *C.R. Acad. Sci.*, 272 : 132-135.

VIDAL P., DEUTSH S., MARTINEAU F. & COGNE J., 1974. - Nouvelles données radiométriques en Baie de Saint-Brieuc. Le problème d'un socle ante-cadomien Nord-Armoricain. *C.R. Acad., Sci.*, 279 : 631-634.

VOLKOVA N.A., 1968. - Acritarcha of Precambrian and Lower Cambrian deposits of Estonia. *In* Problematics of Riphean and Cambrian layers of the Russian Platform, Urals and Kazakhstan. *Acad. Nauk U.S.S.R., Geol., Inst.* 188 : 8-36.

VOLKOVA N.A., 1974. - Type of damage to the body of Precambrian and Cambrian acritarch. *Paleont. Journ.*, 4 : 530-536.

WALCOTT C.D., 1899. - Precambrian fossiliferous formations. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 10 : 199-224.

WALTER M.R., 1972a. - Stromatolites and the biostratigraphy of the Australian Precambrian and Cambrian. *Palaeontol. Assoc. Lond., Spec. Pap.*, 11 : 190p.

WALTER M.R., 1972b. - A hot spring analog for the depositional environment of Precambrian Iron Formation of the Lake Superior region. *Economic Geology* 67 : 965-980.

WANG F. & LUO Q., 1982. - Precambrian acritarcha : a cautionary note. *Precambrian Res.*, 16 : 291-302.

WATERBURY J.B. & STANIER R.Y., 1978. - Patterns of growth and development in Pleurocapsalean cyanobacteria. *Microbiological Rev.*, 42, 1 : 2-44.

WEGMANN E., DANGEARD L. & GRAINDOR M.J., 1950. - Sur quelques caractères remarquables de la formation précambrienne connue sous le nom de poudingue de Granville. *C.R. Acad. Sci.*, 230 : 979-980.

WHITTON B.A., 1973. - Freschwater plankton. *In* the biology of blue-green Algae (ed. : N.G. Carr et B.A. Whitton) : 353-367.

WINTERER E.L., 1964. - Late Precambrian pebbly mudstone in Normandy, France : tillite or tilloid ? *In* Nairn A.E.M. (editor), Problems in paleoclimatology. Interscience, London : 159-178 ; 186-187.

PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

UNIVERSITE DE RENNES
BIBLIOTHÈQUE

PLANCHE 1

Fig. 1. Forme A. La Membrolle (Maine-et-Loire). [Carte 2, point 5]. Briovérien sensu lato. IGR 56193 (78.13-ss6), (x 2 000), (pas de localisation). Individu solitaire montrant une membrane fine et sombre.

Fig. 2. Forme A. Pointe du Thar, Saint-Pair (Manche). [Carte 2, point 4]. Briovérien inférieur. IGR 56066 (CM 80.33a-ss2), (x 2 000), (L40.1). Individu solitaire, sphérique, caractérisé par une membrane fine et sombre.

Fig. 3, 6, 12. Forme A. Keralain, Lezardrieux (Côtes-du-Nord). [Carte 2, point 3]. Briovérien supérieur.
3 - IGR 56129 (CM 81.23-ss1a), (x 2 000), (U47.1). Forme solitaire, sphérique, limitée par une membrane fine, localement interrompue.
6 - IGR 56147 (BA 69.9), (x 2 000), (pas de localisation). Forme solitaire, sphérique, présentant un noyau sombre relié à la membrane par de fines trabécules.
12 - IGR 56147 (BA 69.9), (x 1 000), (pas de localisation). Plusieurs formes A à membrane graphitisée (points noirs).(M.E.B.)

Fig. 4, 10, 15. Forme A. Carrière de Pont-Mazet, Quibou (Manche). [Carte 2, point 8]. Briovérien inférieur. Echantillon Q1, collection UCLA, Los Angeles.
4 - IGR 56222 (Q1-ss8), (x 2 000), coordonnées du microscope Leitz UCLA (46,4x111,4). Forme sphérique, solitaire, la membrane est localement épaissie.
10 - (x 78 000). Membranes de microorganismes. On voit parfaitement la structure en feuillets alternés sombres et clairs. (M.E.T.)
15 - (x 10 000). Forme solitaire montrant de courtes proéminences.

Fig. 5, 7, 9. Forme A. Plage de Porz Naye, Camaret (Finistère Sud). [Carte 2, point 9]. Briovérien sensu lato. IGR 56031 (CM 80.24).
5 - (x 2 000), (H 30.4). Deux formes sphériques montrant une concentration de matière organique. La membrane de la plus grosse forme est localement interrompue.
7 - (x 2 000), (pas de localisation). Forme solitaire à noyau de matière organique concentrée.
9 - (x 2 000), (pas de localisation). Deux formes sphériques à noyau de matière organique concentrée. On voit parfaitement la fine membrane sombre.

Fig. 8. Forme A. Plage de la Banche, Binic (Côtes-du-Nord). [Carte 2, point 2]. Briovérien supérieur. IGR 56076 (CM 80.35), (x 2 000), (T12). Forme solitaire, sphérique, assombrie par l'épaisseur de la lame mince.

Fig. 11. Forme minérale. Carrière de Pentrez (Finistère Sud). [Carte 2, point 9]. Briovérien sensu lato. IGR 56018 (CM 80.13), (x 2 000), (G 16.2). Deux globules de leucoxène détériorés.

Fig. 13. Forme A. Pen Ar Vir, Telgruc-sur-mer (Finistère Sud). [Carte 2, point 9]. Briovérien sensu lato. IGR 56013 (CM 80.9), (x 10 000). Forme lisse à membrane non ornementée.(M.E.B.).

Fig. 14. Forme A. Loyat (Morbihan). [Carte 2, point 7]. Coupe B.R.G.M. "Sérent". Briovérien sensu lato. IGR 56149 (S 75.1), (x 10 000). Forme lisse présentant des invaginations de la membrane. (M.E.B.).

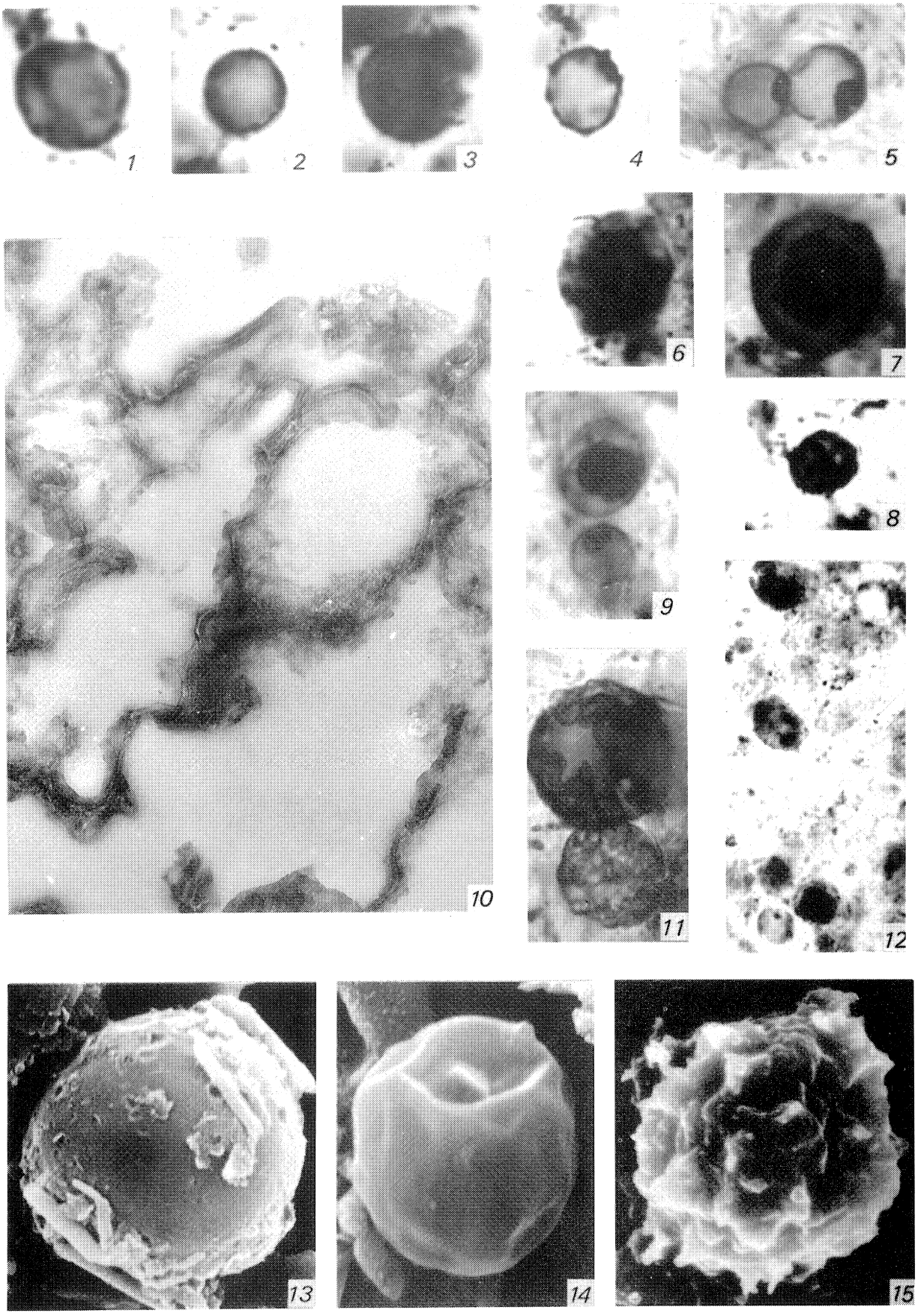

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15

PLANCHE 2

Fig. 1. Forme B1. Moulin de la Boissière, Callac (Côtes-du-Nord). [Carte 2, Sud du point 3]. Briovérien inférieur. IGR 56243 (Y.H. 78.20), (x 2 000), (pas de localisation). Individu observé en lame mince. Les sous-unités sont parfaitement visibles.

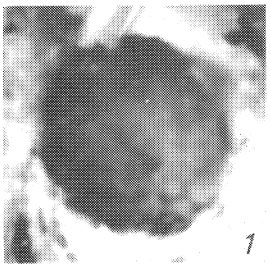
Fig. 2, 8. Forme B1. Pointe du Thar, Saint-Pair (Manche). [Carte 2, point 4]. Briovérien inférieur.
2 - IGR 56076 (CM 80.33-e1), (x 2 000), (U29). Individu sphérique montrant les nombreuses sous-unités.
8 - IGR 56064 (CM 80.33), (x 15 000). Détail des sous-unités : certaines sont intactes et parfaitement sphériques ; d'autres présentent une dépression de leur membrane. (M.E.B.).

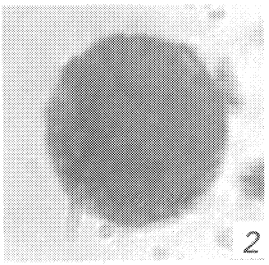
Fig. 3, 4, 9. Forme B1. Pen Ar Vir, Telgruc-sur-mer (Finistère Sud). [Carte 2, point 9]. Briovérien sensu lato.
3 - IGR 56014 (CM 80.9-ss1), (x 2 000), (T 17.2). Individu solitaire, sphérique où l'on observe les sous-unités, disposées régulièrement.
4 - IGR 56014 (CM 80.9-ss1), (x 2 000), (N 42.3). Mêmes caractéristiques que fig. 3.
9 - IGR 56013 (CM 80.9), (x 10 000). Sous un voile mince, on observe les sous-unités constitutives. (M.E.B.).

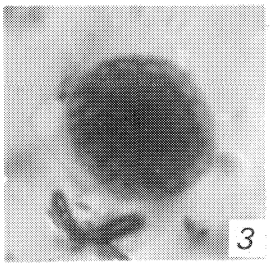
Fig. 5. Forme B1. Keralain, Lezardrieux (Côtes-du-Nord). [Carte 2, point 3]. Briovérien supérieur. IGR 56178 (CM 81.23-GV), (x 10 000). Cet individu, constitué de sous-unités sphériques, est déprimé, suggérant ainsi la vacuité de certaines formes B1. (M.E.B.).

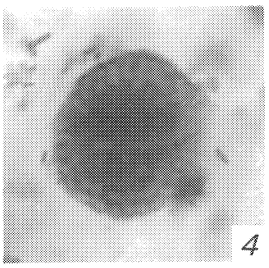
Fig. 6-7. Forme B1. La Membrolle (Maine-et-Loire). [Carte 2, point 5]. Briovérien sensu lato. IGR 56188 (78.13-ss1), (x 1 000), coordonnées du microscope Leitz UCLA (25,3x129,8).
6 - Vue polaire d'un individu, on devine les sous-unités.
7 - Vue équatoriale du même individu, le centre est creux.

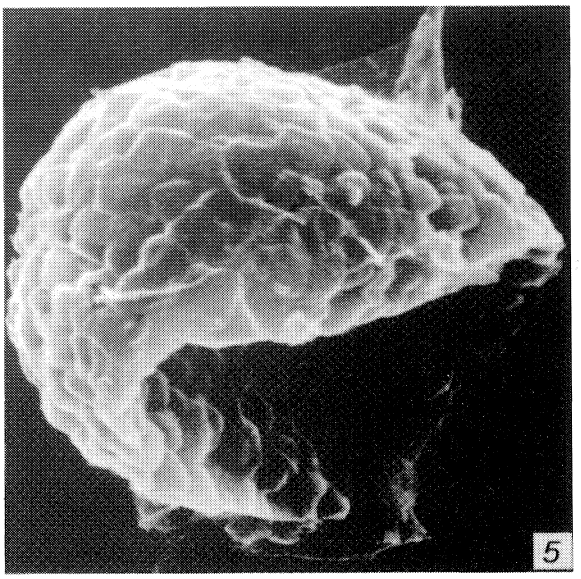
Fig. 10-11. Forme B1. Loyat (Morbihan). [Carte 2, point 7]. Coupe B.R.G.M. "Sérent". Briovérien sensu lato. IGR 56149 (S 75.1).
10 - (x 26 000). Empilement sphérique compact des sous-unités sub-sphériques. La forme B1 semble elle même limitée par une membrane. (M.E.T.)
11 - (x 13 200). Disposition sub-sphérique des sous-unités disposées en point triple les unes par rapport aux autres. La juxtaposition des sous-unités peut leur donner un contour polygonal. (M.E.T.).

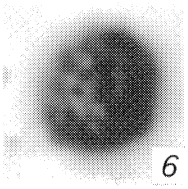

1

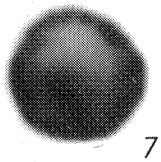

2

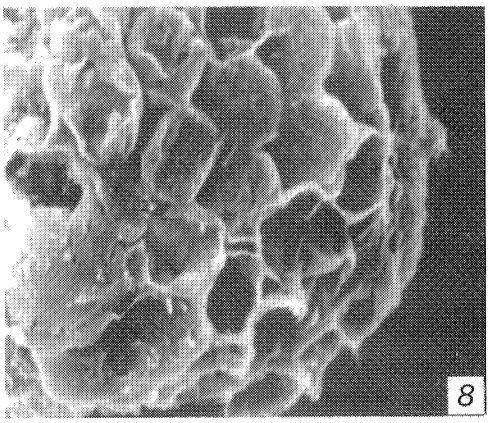

3

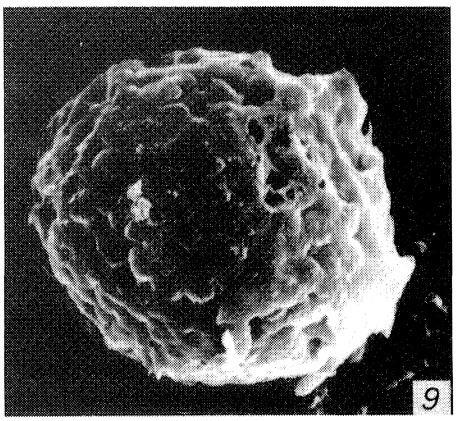

4

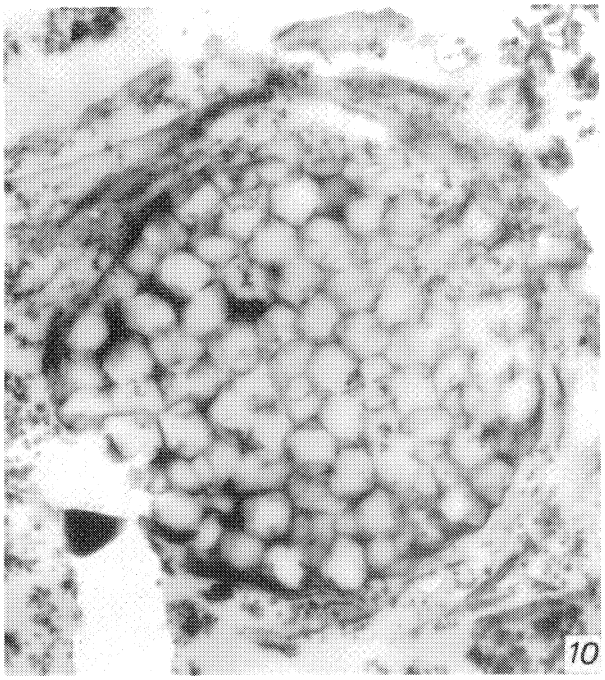

5


6


7


8


9


10

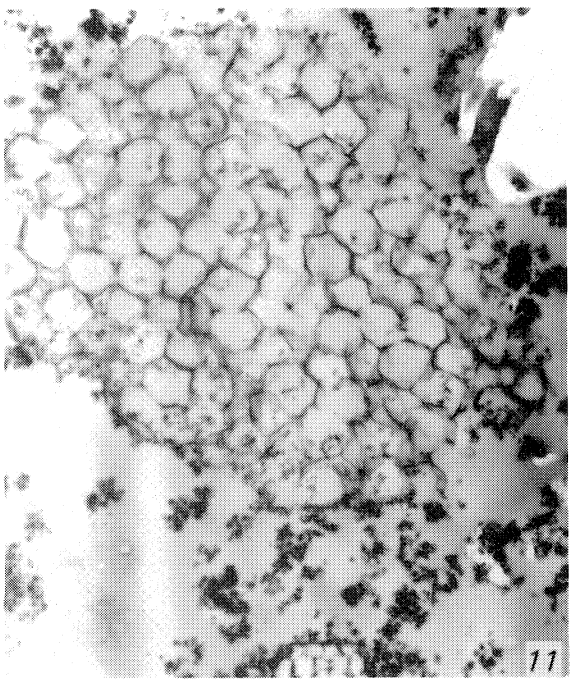
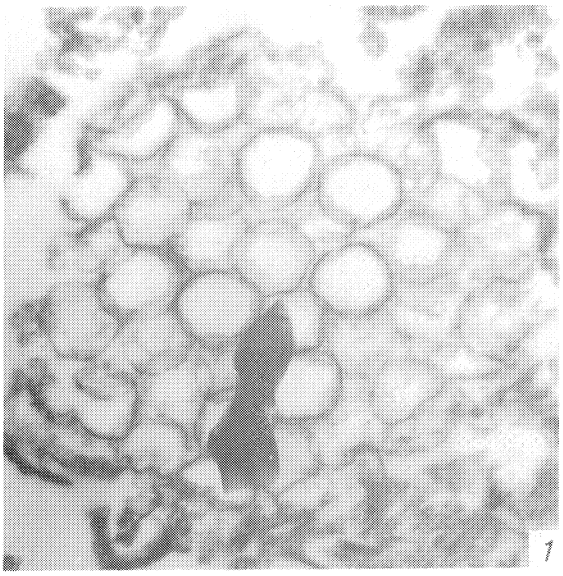
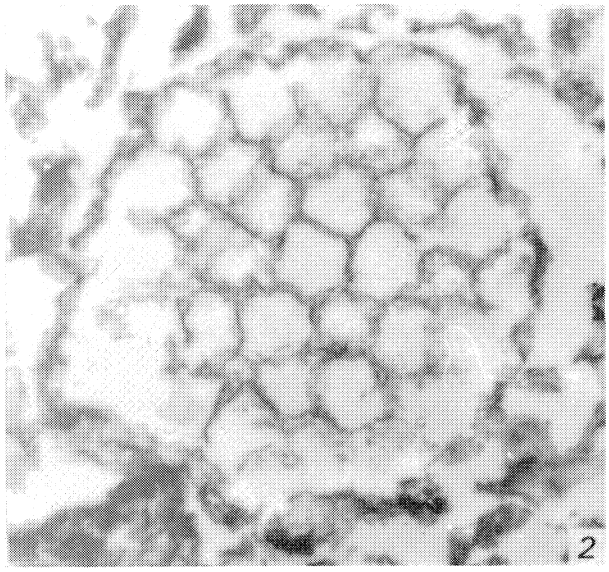

11

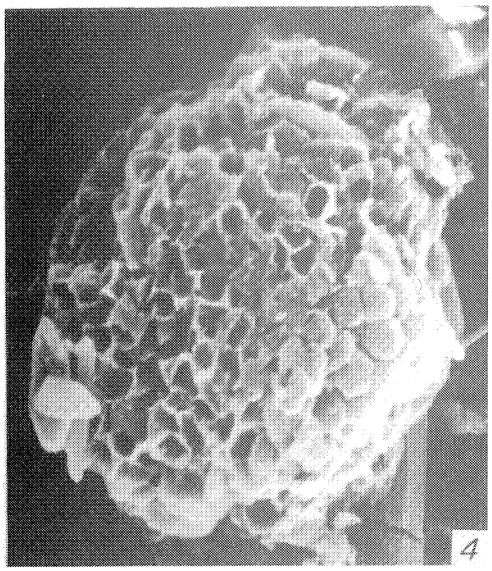
PLANCHE 3

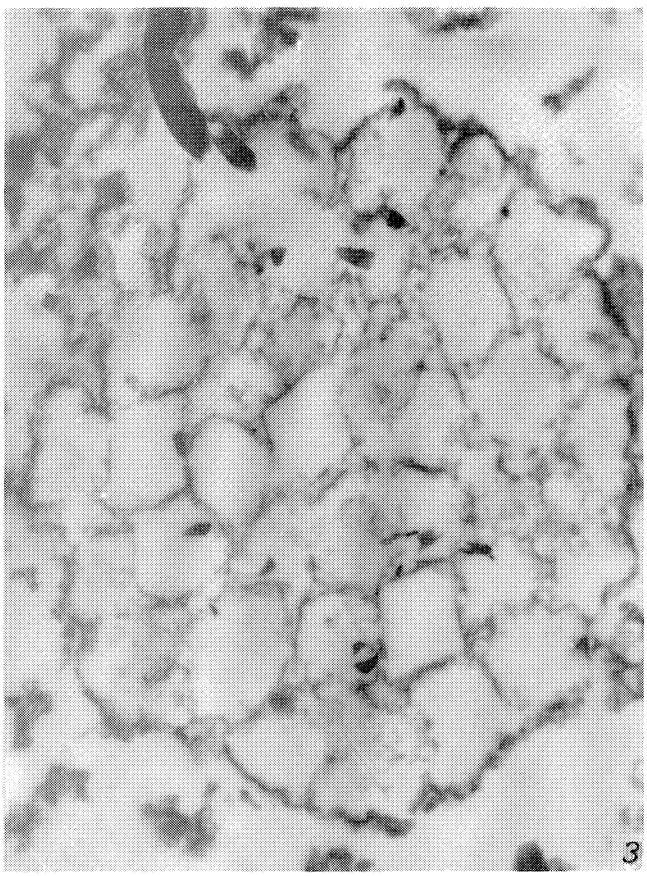
Fig. 1-3, 5. Forme B1. Carrière de Pont-Mazet, Quibou (Manche). [Carte 2, point 8]. Briovérien inférieur. Culots pour le M.E.B. et le M.E.T. préparés à partir de l'échantillon Q1, collection UCLA, Los Angeles.
1 - (x 12 450). Les sous-unités constitutives sont sphériques et limités chacune par une membrane individuelle ; juxtaposition des sous-unités par des points triples. (M.E.T.).
2 - (x 24 900). Sous-unités limitées par une membrane. La forme B1 est elle aussi limitée par une membrane. (M.E.T.).
3 - (x 24 900). Forme irrégulière des sous-unités, limitées par une membrane dont les contours dessinent des points triples. Présence d'une membrane autour de l'ensemble.
5 - (x 10 000). Allure mamelonnée, donnée par la présence d'un voile qui masque les sous-unités (cf. fig. 3). (M.E.B.).

Fig. 4. Forme B1. Loyat (Morbihan). [Carte 2, point 7]. Coupe B.R.G.M. "Sérent". Briovérien sensu lato. Culot pour le M.E.B. préparé à partir de l'échantillon S 75.1, collection IGR 56149, (x 10 000). Type étiré où certaines sous-unités sont endommagées et montrent leur vacuité. (M.E.B.).


1


2


4


3

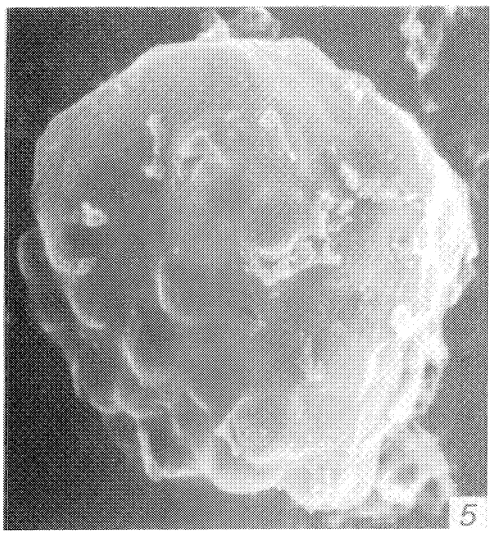

5

PLANCHE 4

Fig. 1-2, 7. Microforme. Plage de Porz Naye, Camaret (Finistère Sud). [Carte 2, point 9]. Briovérien sensu lato. IGR 56031 (CM 80.24).
1 - (x 10 000). Forme B1 illustrant la disposition globalement sphérique des sous-unités. (M.E.B.).
2 - (x 25 000). Détail de la figure précédente. Certaines sous-unités sont déprimées. (M.E.B.).
7 - (x 10 000). Pyritosphère où l'on distingue la géométrie cubique des sous-unités et leur disposition anarchique. (M.E.B.).

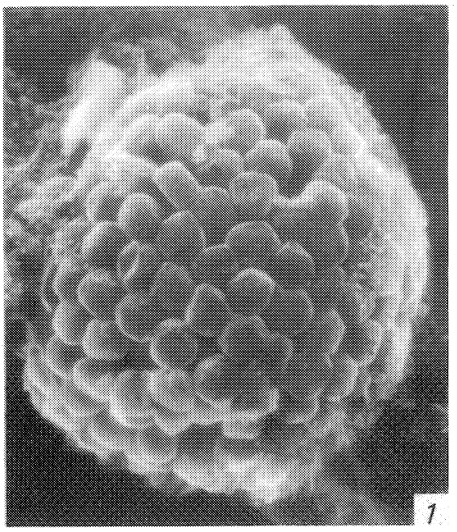
Fig. 3, 9. Forme B1. Carrière de Pont-Mazet, Quibou (Manche). [Carte 2, point 8]. Briovérien inférieur. Echantillon Q1, collection UCLA, Los Angeles.
3 - (x 24 000). Sous-unités sphériques, limitées par une membrane individuelle. (M.E.T.).
9 - (x 12 450). cf. pl. 2, fig. 1. Comparer avec fig. 1-2. Différence nette avec l'organisation de la fig. 11. (M.E.T.).

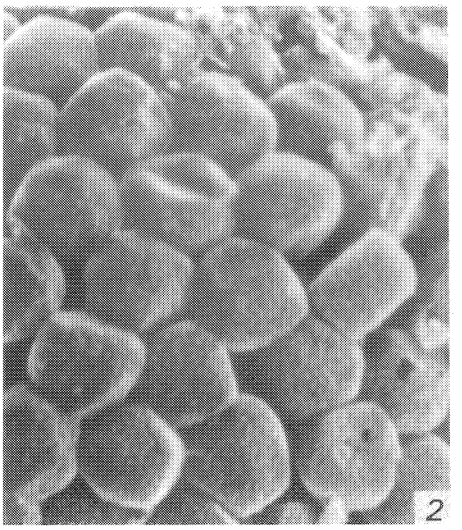
Fig. 4. Forme B1. Pen Ar Vir, Telgruc-sur-mer (Finistère Sud). [Carte 2, point 9]. Briovérien sensu lato. IGR 56013 (CM 80.9), (x 10 000). Eclatement des sous-unités. (M.E.B.).

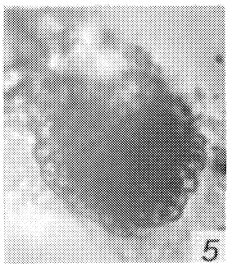
Fig. 5. Pyritosphère. Östergötland (Suède). Cambrien inférieur. IGR 56182 (Ög 81.07), (x 1 000), (pas de localisation). Juxtaposition très compacte de sous-unités oranges, à relief très élevé.

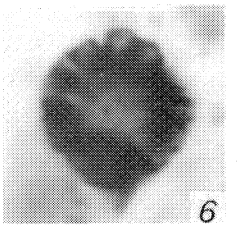
Fig. 6. Pyritosphère. Plage de Donville (Manche). [Carte 2, point 4]. Briovérien supérieur. IGR 56060 (CM 80.32a-ss1), (x 2 000), (T 31.4/T 32.3). Des cristaux de pyrite semblent avoir traversé et perforé une forme sphérique.

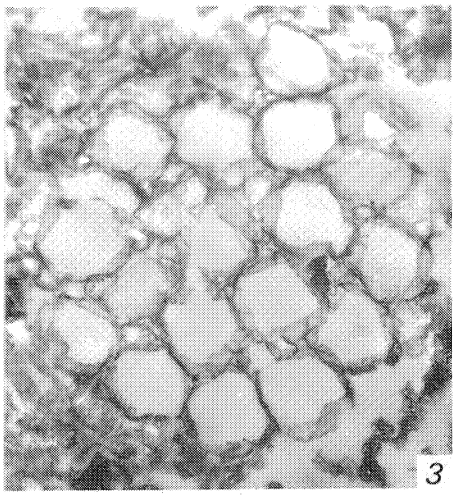
Fig. 8, 10-12. Pyritosphères. Loyat (Morbihan). [Carte 2, point 7]. Coupe B.R.G.M. "Sérent". Briovérien sensu lato. IGR 56149 (S 75.1).
8 - (x 1 500). Dans un sédiment de type sapropel, on observe un framboïde (à gauche) et une empreinte de framboïde (à droite). (M.E.B.).
10 - (x 1 500). Nombreux framboïdes dans un sédiment sapropelique. (M.E.B.).
11 - (x 7 500). Pyrite framboïdale dont la forme générale semble arrondie. On observe parfaitement la forme cubique à losangique des sous-unités. Localement, présence d'un voile sombre autour de ce framboïde. (M.E.T.).
12 - (x 10 000). Surface d'un framboïde, perforée par des orifices quadrangulaires. (M.E.B.).

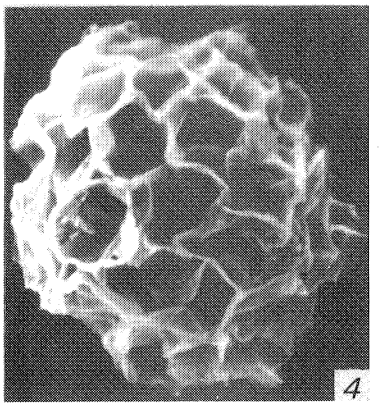

1

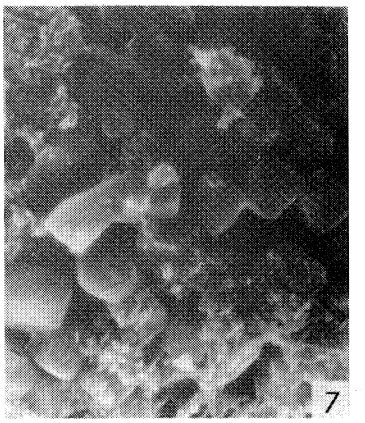

2

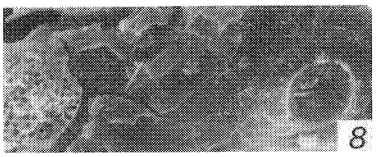

5

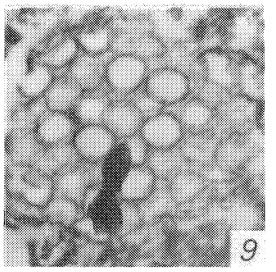

6

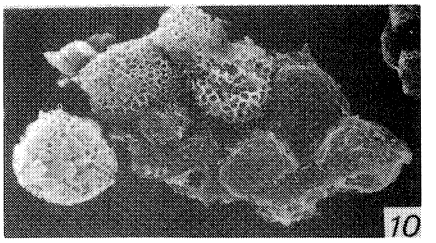

3

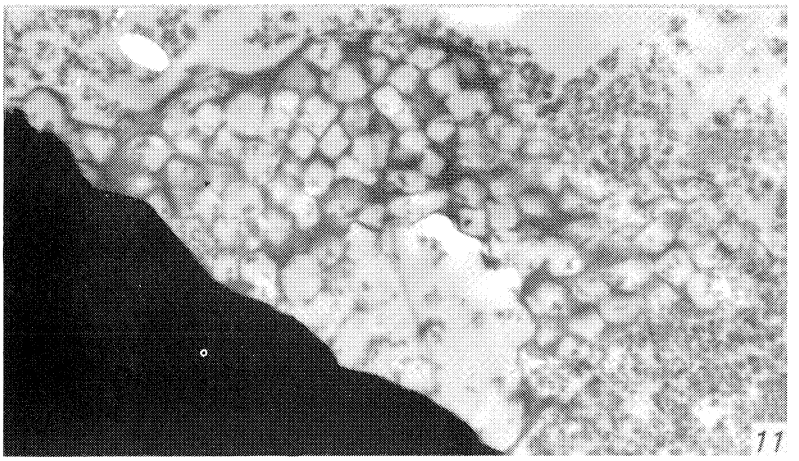

4


7


8


9


10


11

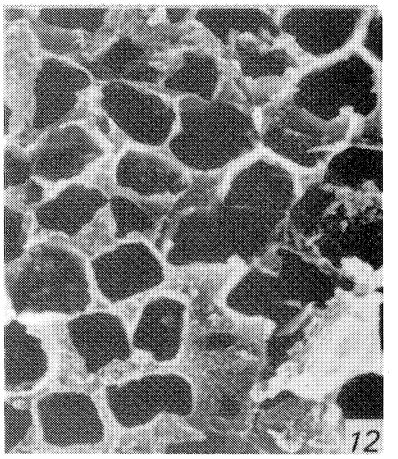

12

PLANCHE 5

Fig. 1. Pyritosphères. Östergötland (Suède). Cambrien inférieur. IGR 56182 (Ög 81.07), (x 1 000), (pas de localisation). Plusieurs aspects des Pyritosphères en microscopie optique.

Fig. 2. Artefact. Loyat (Morbihan). [Carte 2, point 7]. Coupe B.R.G.M. "Sérent". Briovérien sensu lato. IGR 56149 (S 75.1). Globule de sulfure perforé lors du traitement à l'acide. (M.E.B.).

Fig. 3. Forme B. Keralain, Lezardrieux (Côtes-du-Nord). [Carte 2, point 3]. Briovérien sensu lato. IGR 56128 (CM 81.23a), (x 15 000). Détail de sous-unités déprimées ou endommagées, caractérisant l'existence d'une membrane individuelle. (M.E.B.).

Fig. 4. Forme B2. Carrière de Pentrez (Finistère Sud). [Carte 2, point 9]. Briovérien sensu lato. IGR 56042 (X 29.71-1), (x 2 000), (pas de localisation). Nombreuses sous-unités sphériques constituant une forme de type B2. Le diamètre de ces sous-unités est plus grand que celui des formes B (cf. pl. 2, fig. 1-4).

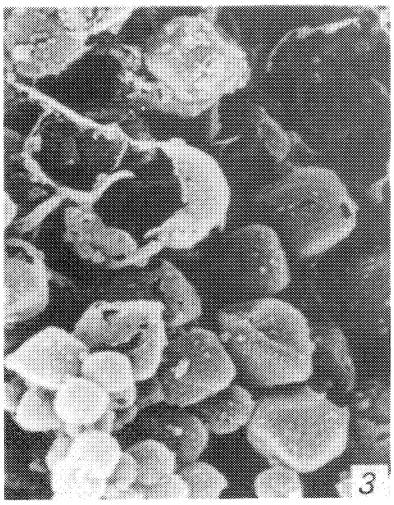
Fig. 5-6. Forme B2. La Membrolle (Maine-et-Loire). [Carte 2, point 5]. Briovérien sensu lato. IGR 56188 (78.13).
5 - (x 15 000). Détail des sous-unités, paraissant creuses et non rigides. (M.E.B.).
6 - (x 15 000). Détail des sous-unités, limitées chacune par une membrane mince. (M.E.B.).

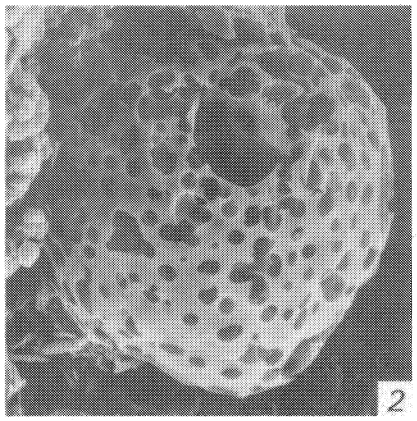
Fig. 7. Forme B2. Plage de Donville (Manche). [Carte 2, point 4]. Briovérien supérieur. IGR 56060 (CM 80.32a-ss1), (x 2 000), (V 42/V 42.2). On observe parfaitement les sous-unités sphériques, limitées par une membrane sombre.

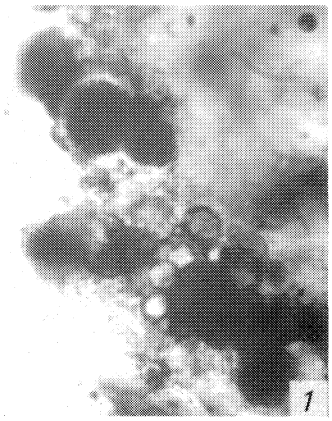
Fig. 8. Forme B2. Plage de Porz-Naye, Camaret (Finistère Sud). [Carte 2, point 9]. Briovérien sensu lato. IGR 56032 (CM 80.24-ss1), (x 2 000), (V 15). Mêmes caractéristiques.

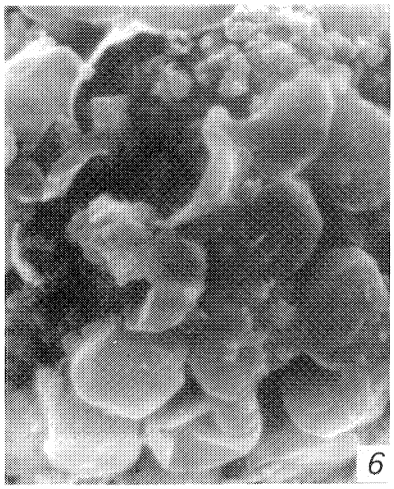
Fig. 9. Forme B2. Vern-sur-Seiche (Ille-et-Vilaine). [Carte 2, point 10]. Briovérien sensu lato. IGR 56207 (75.58-ss1), (x 1 000), (pas de localisation). Individu de grande taille, présentant des sous-unités sphériques.

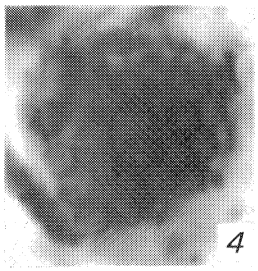
Fig. 10-11. Forme B2. Carrière de Pont-Mazet, Quibou (Manche). [Carte 2, point 8]. Briovérien inférieur. Echantillon Q1, collection UCLA, Los Angeles.
10 - (x 10 000). Individu endommagé : les sous-unités sont creuses et limitées chacune par une membrane individuelle. (M.E.B.).
11 - (x 13 200). Individu caractéristique. Il est, de plus, limité par une membrane localement interrompue. (M.E.T.).

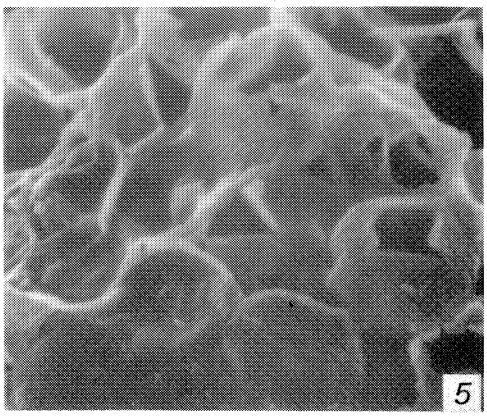

3

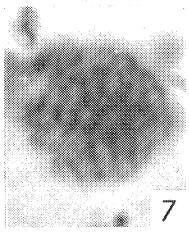

2

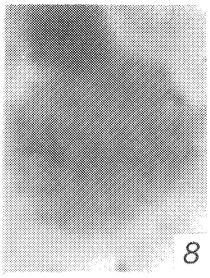

1

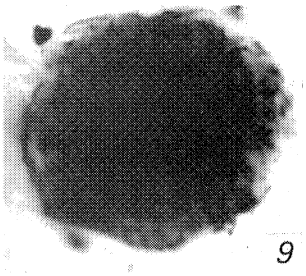

6

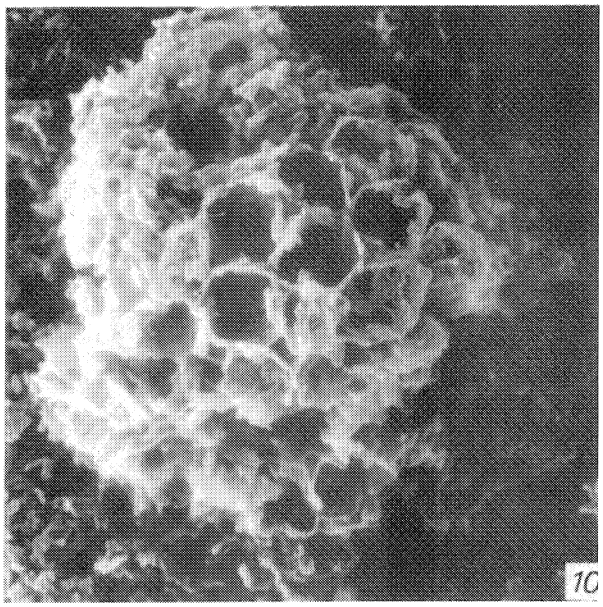

4


5


7


8


9


10

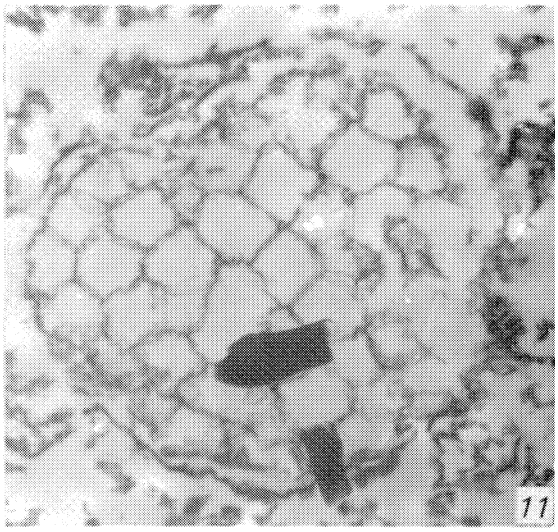

11

PLANCHE 6

Fig. 1-4, 6, 9-10, 12. Forme D. Pen Ar Vir, Telgruc-sur-mer (Finistère Sud). [Carte 2, point 9]. Briovérien sensu lato.
1 - IGR 56041 (X 24.71), (x 1 000), (pas de localisation). Colonie de cellules sphériques.
2 - IGR 56041 (X 24.71), (x 500), (L14). Colonie massive de cellules sphériques.
3 - IGR 56013 (CM 80.9), (x 1 000), (S 23.4). Groupement globuleux à fort relief, suggérant la présence de Pyritosphères.
4 - IGR 56042 (X 24.71-1), (x 1 000), (Y 28.1). Colonie de cellules d'apparence non rigide, montrant une ornementation discrète.
6 - IGR 56014 (CM 80.9-ss1), (x 1 000), (V 21.4). Chaque cellule semble limitée par une membrane fine et sombre.
9 - IGR 56180 (CM 80.9-GV), (x 1 000), (U33). Mêmes caractéristiques, membrane fine.
10 - IGR 56013 (CM 80.9), (x 1 000), (L21). Présence de leucoxène en groupements (cf. pl. 1, fig. 11).
12 - IGR 56041 (X 24.71), (x 1 000), E32. Colonie D caractéristique.

Fig. 5. Forme D. Vern-sur-Seiche (Ille-et-Vilaine). [Carte 2, point 10]. Briovérien sensu lato. Echantillon 75.58, collection UCLA, Los Angeles, (x 1 000), coordonnées du microscope Leitz UCLA (33,3x125). Colonie étirée de cellules sub-sphériques.

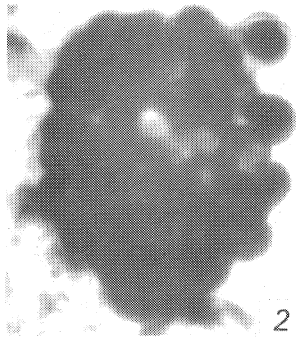
Fig. 7. Forme D. Château-Gontier (Mayenne). [Carte 2, point 6]. Coupe B.R.G.M. "Mayenne". Briovérien sensu lato. IGR 56173 (Mn 71.1b), (x 1 000), (Q41). Colonie de petites cellules sphériques.

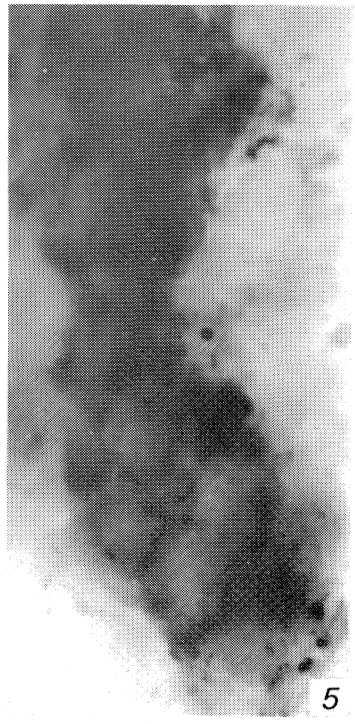
Fig. 8. Forme D. Pointe du Bellec, Telgruc-sur-mer (Finistère Sud). [Carte 2, point 9]. Briovérien sensu lato. IGR 56009 (CM 80.6), (x 500), (J 36.3). Noter la présence d'une cellule à diamètre plus grand que la moyenne.

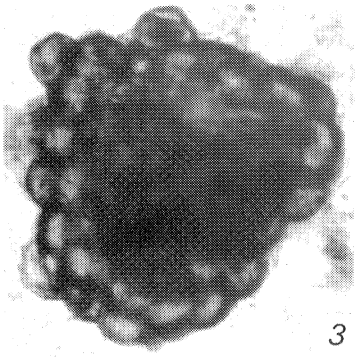
Fig. 11. Pyritosphère. Carrière de Pentrez (Finistère Sud). [Carte 2, point 9]. Briovérien sensu lato. IGR 56044 (X 29.71), (x 1 000), (X 15.3). Colonie suggérant la présence de Pyritosphères ou de leucoxène (voir fig. 10).

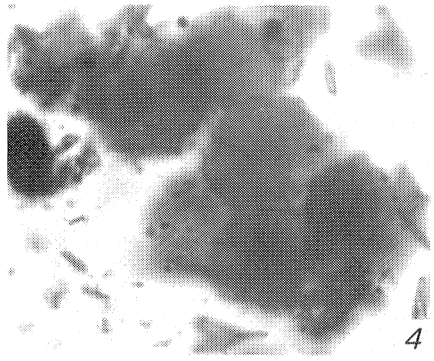
Fig. 13-14. Microformes. Vern-sur-Seiche (Ille-et-Vilaine). [Carte 2, point 10]. Briovérien sensu lato.
13 - 7558/A, collection UCLA, Los Angeles, (x 1 000), coordonnées du microscope Leitz UCLA (43x123,7). Forme E, montrant une surface discrètement ornementée.
14 - 7558/C, collection UCLA, Los Angeles, (x 1 000), (pas de localisation). Forme B3, constituée par de nombreuses sous-unités de grande taille.

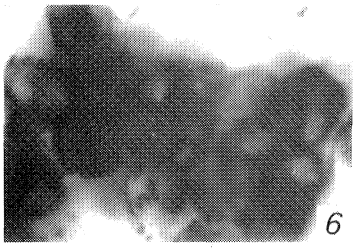
1

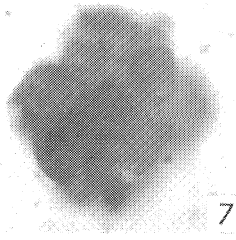

2

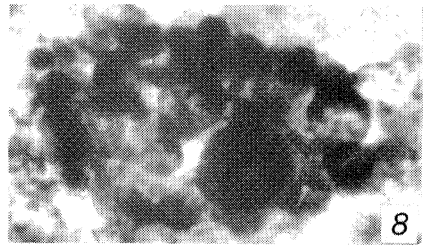

5

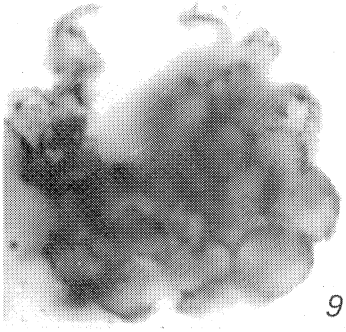

3

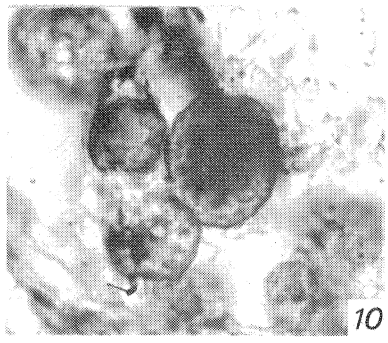

4


6

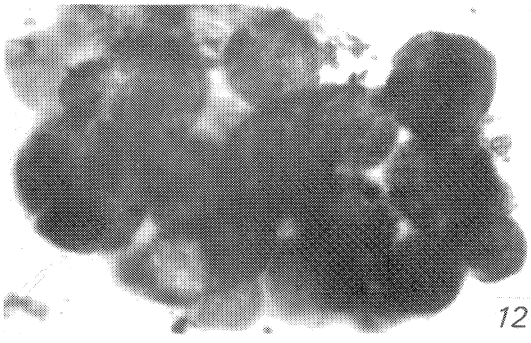

7

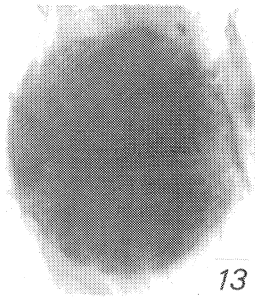

8


9


10

11


12


13

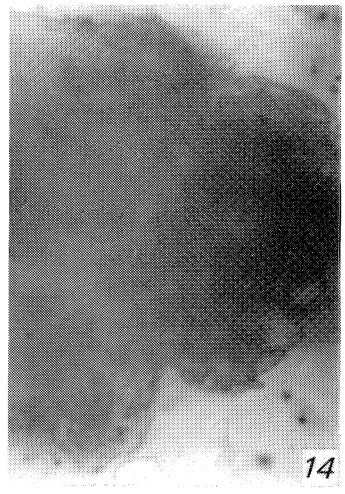

14

PLANCHE 7

Fig. 1-2. Pyritosphères. Négatifs M.E.B. de F. Paris : Kolednik 13, sommet, Silurien.
1 - (x 500). Dans un Chitinozoaire se développent de nombreuses sphères multiunitaires.
2 - (x 5 000). Ces inclusions sphériques sont des Pyritosphères ; le détail montre la géométrie polygonale de chacune des sous-unités.

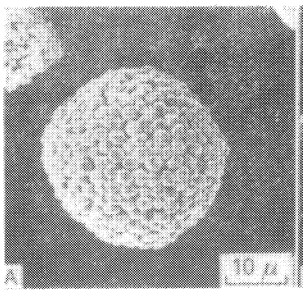
Fig. 3. Pyritosphères. D'après Postma, 1982 ; p. 1156, pl. 2 : photographie au M.E.B. de framboïdes (A) et polyframboïdes (B), montrant l'arrangement des sous-unités polygonales pour former des sphères et des groupements de sphères. L'échelle est figurée sur chacune des photographies.

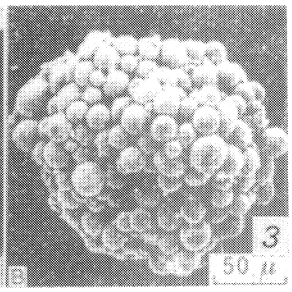
Fig. 4-5. Microsphères de Misengrain. Misengrain (Maine-et-Loire). Formation des schistes d'Angers (Llanvirn, Llandeilo). Echantillon C. Le Corre, sondage MIS 31-61.
4 - (x 1 000), (H.22) : plusieurs formes sphériques, dont certaines sont groupées ; l'ensemble est observé dans une amande de quartz.
5 - (x 600), (pas de localisation) : nombreuses formes sphériques dont la plus grosse atteint 60 µm.

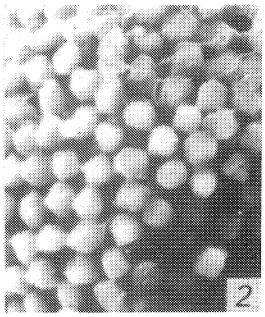
Fig. 6-10. Photographies réalisées d'après les lames minces de L. Cayeux, déposées au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (numéro CV51 : fig. 6-7, 9-10 ; numéro CB1 : fig. 8). Provenance du matériel : "schistes et phtanites" de Lamballe (Côtes-du-Nord), Briovérien inférieur.
6 - (x 2 000) : deux formes sphériques juxtaposées. Noter l'ornementation locale et la fine membrane sombre.
7 - (x 2 000) : quelques formes multiunitaires.
8 - (x 1 000) : vue générale des individus microscopiques de Lamballe.
9 - (x 2 000) : le contenu sombre de l'organisme semble relié à la membrane.
10 - (x 2 000), (N21-022) : holotype de *Palaeocryptidium cayeuxi* DEFLANDRE, 1955.

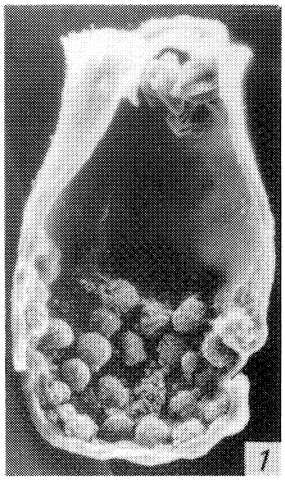
Fig. 11-15. *Sphaerocongregus variabilis* MOORMAN 1974. Formation d'Hector (Canada), Protérozoïque terminal [matériel de référence récolté par G. Vidal : fig. 11-12, 14-15 ; d'après Cloud et al., 1975 (p. 14, fig. 16) : fig. 13].
11 - (x 5 000) : stade végétatif, individu creux ayant été déprimé. (M.E.B.).
12 - (x 10 000) : stade sporulé ; sur cet individu dégradé, on remarque que les sous-unités sont creuses et limitées chacune par une membrane individuelle. (M.E.B.).
13 - D'après une photographie M.E.T. montrant une coupe de *Sphaerocongregus variabilis* au stade sporulé : les sous-unités remplissent le volume de l'organisme et sont limitées chacune par une membrane individuelle. L'échelle linéaire équivaut à 5 µm.
14 - (x 5 000) : stade sporulé ; sous un voile mince (membrane ?), on devine les sous-unités. (M.E.B.).
15 - (x 2 000) : deux individus au stade végétatif, qui sont juxtaposés. (M.E.B.).

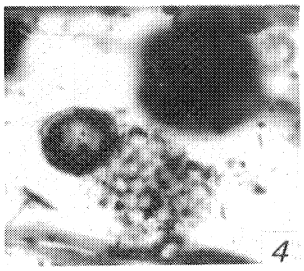
Fig. 16. *Gloeodiniopsis gregaria* KNOLL et GOLUBIC 1979. Formation de Bitter Springs (Australie), Protérozoïque supérieur. Photographie d'après Knoll et Golubic (1979), p. 143, fig. 10. On observe également les types de dégradation enregistrés par les microorganismes. L'échelle linéaire équivaut à 10 µm.

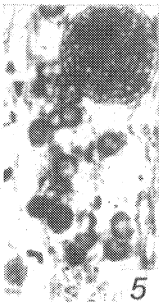

A
10 μ

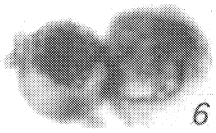

B
50 μ
3

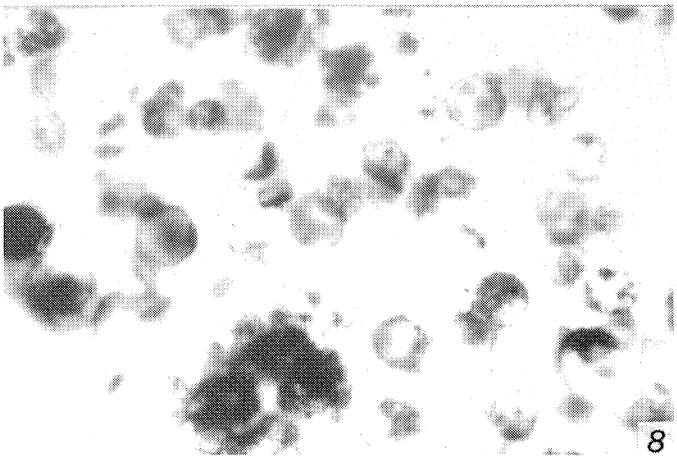

2

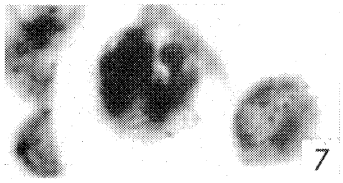

1

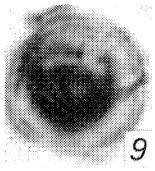

4

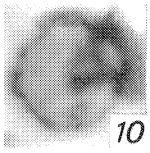

5

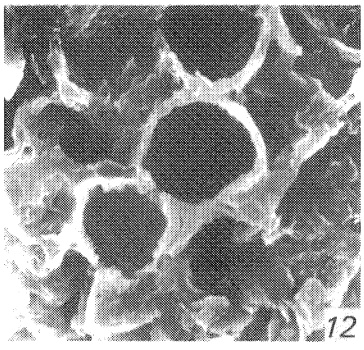

6

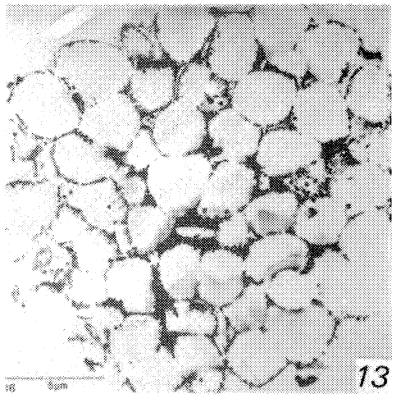

8

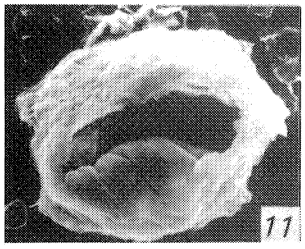

7

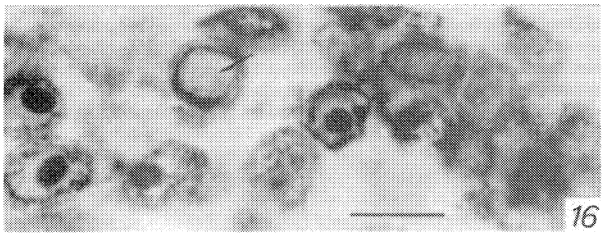

9

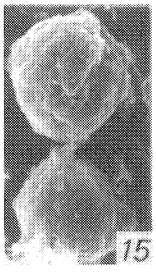

10


12


13


11


16


15

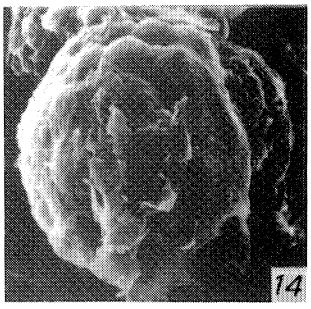

14

PLANCHE 8

Fig. 1. Schistes de la Roche-Derrien. Keralain, Lezardrieux (Côtes-du-Nord). [Carte 2, point 3]. Briovérien supérieur. IGR 56128 (CM 81.23a), (x 30).
Dans cette lame mince, on devine les lamines successives dont les limites sont irrégulières (crêtes).

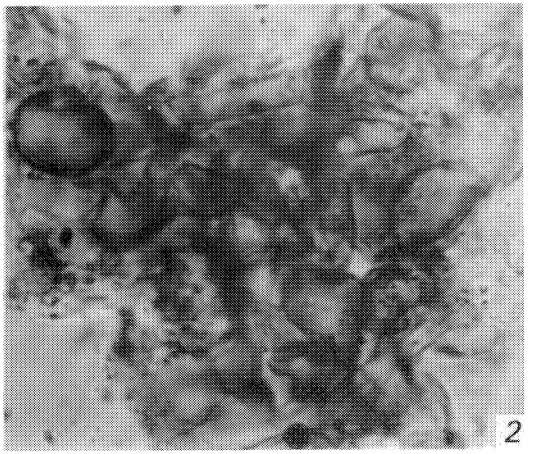
Fig. 2-3. Forme coloniale. Benioc (Ille-et-Vilaine). Base du Llanvirn (Ordovicien). Echantillon J. Durand : Be 3.
2 - (x 1 450), colonie de cellules claires, limitées par une membrane non rigide.
3 - (x 230), colonie globuleuse de sphères nombreuses et assemblées de façon compacte.

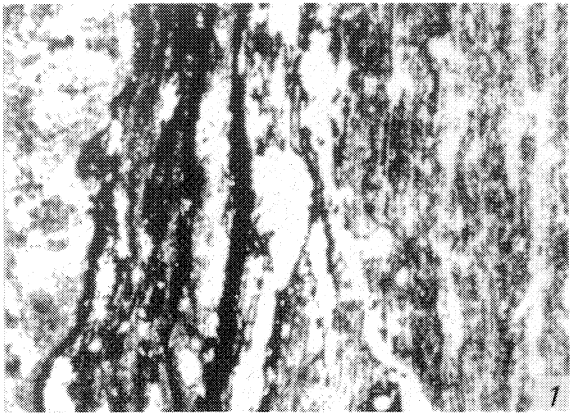
Fig. 4. Groupement de cellules. Vern-sur-Seiche (Ille-et-Vilaine). [Carte 2, point 10]. Briovérien sensu lato. 75.58-B, collection UCLA, Los Angeles, (x 1 000), pas de localisation. On peut observer la division d'une cellule : la membrane est commune aux deux individus obtenus.

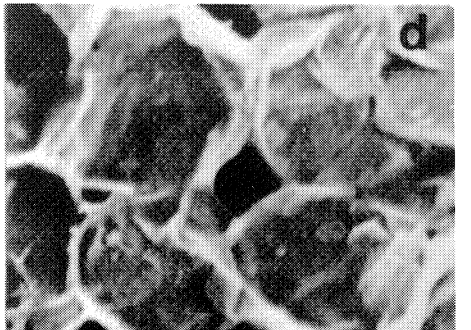
Fig. 5. *Bavlinella faveolata* VIDAL 1976. Groupe de la Tillite, Groënland, Protérozoïque supérieur et terminal. Photographie d'après Vidal G. (1979a), pl. 3, fig. d. (M.E.B.). Détail montrant les relations entre les sous-unités, limitées chacune par une membrane. L'échelle linéaire équivaut à 2 µm.

Fig. 6-7, 9-11. *Gomphosphaeria naegeliana*. Lac de Monte, Colombie britannique. Documents de référence, photographies de G. Cronberg. (M.E.B.).
6 - (x 230), quelques individus constitués par de nombreuses sous-unités sphériques.
7 - (x 1 330), sur ce détail on aperçoit les cellules, en division, reliées entre-elles par un tractus.
9 - (x 460), individu dégradé montrant l'aspect spongieux des tractus et quelques cellules préservées.
10 - (x 1 750), ce détail précise l'aspect ridé et poché des cellules préservées.
11 - (x 1 800), ce détail d'un individu non dégradé montre les relations des sous-unités.

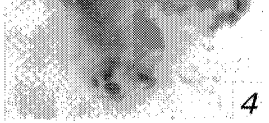
Fig. 8. Forme énigmatique. Pointe du Thar, Saint-Pair (Manche). [Carte 2, point 4]. Briovérien inférieur. IGR 56064 (CM 80.33), (x 2 000). Sous un voile de matière organique indifférenciée, on devine "l'ouverture" d'une forme sphérique. Présence d'une fente médiane. (M.E.B.).


2

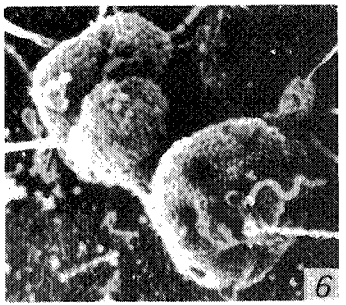

1

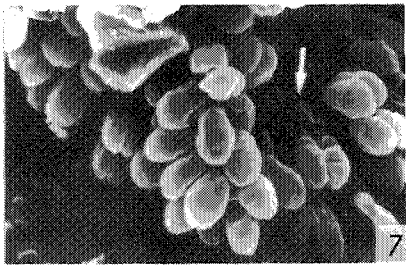

d

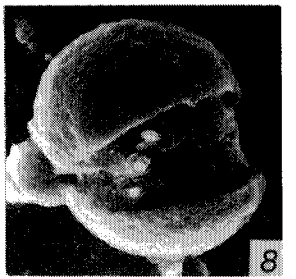
3

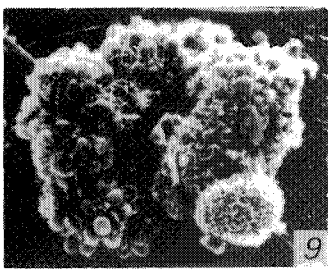

4

5

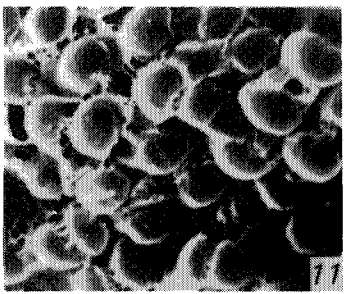

6


7


8


9

10


11

ES
UE
STITUT DE GÉOLOGIE