



**HAL**  
open science

**Les assemblages palynologiques continentaux du Crétacé  
inférieur de France (Tithonien–Cénomaniens) :  
paléoenvironnements, paléoclimats, stratigraphie, et  
taxonomie**  
France Polette

► **To cite this version:**

France Polette. Les assemblages palynologiques continentaux du Crétacé inférieur de France (Tithonien–Cénomaniens) : paléoenvironnements, paléoclimats, stratigraphie, et taxonomie. Paléontologie. Université de Rennes, 2019. Français. NNT : 2019REN1B051 . tel-02529241

**HAL Id: tel-02529241**

**<https://theses.hal.science/tel-02529241>**

Submitted on 2 Apr 2020

**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.

## THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE RENNES 1

COMUE UNIVERSITE BRETAGNE LOIRE

ECOLE DOCTORALE N° 600

*Ecole doctorale Ecologie, Géosciences, Agronomie et Alimentation*

Spécialité : « *Paléontologie* »

Par  
France POLETTE

# Les assemblages palynologiques continentaux du Crétacé Inférieur de France (Tithonien–Cénomanién): paléoenvironnements, paléoclimats, stratigraphie, et taxonomie

## Tome 1

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le 03-12-2019  
Unité de recherche : B.I.P.E (Géosciences, Rennes)

### Rapporteurs avant soutenance :

**Carles Martín-Closas** : Professeur, Université de Barcelone

**Johan Yans** : Professeur, Université de Namur

### Composition du Jury :

**Anaïs Boura** : Maître de conférences, Sorbonne Université

**Olivier Dauteuil** : Directeur de Recherche CNRS, Université de Rennes

**Laurent Londeix** : Maître de conférences, Université de Bordeaux

**Carles Martín-Closas** : Professeur, Université de Barcelone

**Didier Néraudeau** : Professeur, Université de Rennes

**Florence Quesnel** : Géologue, BRGM Orléans

**Cécile Robin**, Maître de conférences, Université de Rennes

**Johan Yans** : Professeur, Université de Namur

Directeur de thèse

**Didier Néraudeau** : Professeur, Université de Rennes

Co-directeur de thèse

**David J. Batten** † : Professeur émérite, Université d'Aberystwyth

Invitée

**Chantal Leroyer** : Ingénieure de recherche MCC, Université de Rennes





**Tome 1**

**Paléoenvironnements, paléoclimats,  
stratigraphie**



## Remerciements

A l'heure de placer le point final sur ce manuscrit, le temps est venu de remercier toutes les personnes qui m'ont épaulée durant ces trois années.

J'aimerais tout d'abord saluer mes deux directeurs de thèse, Didier Néraudeau et David Batten. Didier, par sa patience et son empathie, a toujours su prendre le temps de m'écouter, de me conseiller, et de me ré-aiguillier lorsque je me noyais sous les projets multiples, et c'est avec un plaisir certain que j'ai pu entreprendre ce doctorat, sous son œil vigilant et amusé. J'avais déjà eu l'occasion de travailler avec David pendant un an et demi, avant le début du doctorat, et une amitié est née de nos projets collaboratifs. Il m'a initiée à la paléopalynologie, et pour cela je lui en suis très reconnaissante. En dépit de son parcours brillant, très humble, il n'a jamais fait ressentir sa supériorité académique, et nos collaborations furent très agréables. Malgré sa maladie, qui a finalement eu raison de lui en février 2019, il a pris le temps de me conseiller jusqu'à la fin. C'était un excellent chercheur, qui sera regretté.

Je remercie également les membres de mon jury de thèse, J. Yans, C. Martín-Closas, A. Boura, L. Londeix, F. Quesnel, O. Dauteuil, C. Robin, et C. Leroyer, qui ont aimablement accepté de relire et de commenter ce travail. Les membres de mon comité de suivi individuel, L. Janneau, D. Marguerie, et V. Bernard, par leurs conseils avisés, sont aussi salués ici.

De nombreux collègues/chercheurs/techniciens/paléontologues amateurs/ingénieurs m'ont permis de mener à bien ce projet en mettant à ma disposition du matériel, en m'accompagnant sur le terrain, en me permettant d'effectuer dans les meilleures conditions mes sessions d'extractions palynologiques (équipe d'archéologie de Nantes/Rennes), en m'invitant à collaborer avec eux, en m'accueillant dans leur laboratoire de recherche, ou simplement en me conseillant sur divers sujets. Sans pouvoir tous les lister (ils sont cependant mentionnés au fil des chapitres), ils sont ici chaleureusement remerciés, ce manuscrit n'ayant pu voir le jour sans leur aide. J'exprime également ma reconnaissance envers les associations paléontologiques m'ayant permis de participer à plusieurs congrès grâce aux bourses qu'elles m'ont octroyées (GFC, IFPS, AASP-TPS).

L'encadrement de plusieurs étudiants lors de projets d'initiation à la palynologie s'est révélé être un réel plaisir, grandement dû à leur motivation et à leur curiosité, un grand merci à eux pour leur implication et leur aide. Le déroulement de ce projet n'aurait pu être aussi agréable sans la bonne humeur et les encouragements de mes compagnons de bureau, Matthieu, Yann, Cédric, et Valentine, qui sont salués ici.

Enfin, comment réussir à garder la tête hors de l'eau, si ce n'est grâce aux encouragements de mes amis, de mes parents et de mes frères et sœurs, à qui j'exprime toute ma tendresse et ma gratitude. Et puis il y a Rolf... que je ne saurai assez remercier pour m'avoir tant aidée et encouragée.



## Résumé

Afin d'améliorer les connaissances, jusqu'alors lacunaires en France, quant à l'évolution des paléoécosystèmes végétaux durant le Crétacé Inférieur, période fondamentale de leur histoire évolutive, il est ici proposé de dresser la première synthèse bibliographique, paléoenvironnementale, paléoclimatique, stratigraphique, et taxonomique des assemblages palynologiques continentaux du Crétacé Inférieur de France. Cette étude s'appuie sur l'analyse des palynoflores provenant de 20 sites français (principalement Charentes, nord du bassin de Paris, et massifs subalpins), et de quatre sites d'Angleterre, dont l'âge des dépôts, pour la plupart continentaux, s'échelonne entre le Tithonien et le Cénomaniens.

L'observation de 120 échantillons a permis l'identification de 446 espèces correspondant principalement à des spores et à des grains de pollen, mais également à quelques kystes d'algues et de dinoflagellés. L'analyse morpho-statistique de spores verruquées rapprochées de la famille des Lygodiaceae, très abondantes au Crétacé Inférieur, a permis de caractériser plus précisément les caractères taxonomiques discriminants, dont l'application pourra, à terme, améliorer la résolution stratigraphique et paléoenvironnementale de ces espèces.

L'évolution paléoenvironnementale et paléoclimatique inférée des observations palynologiques suggère l'existence de conditions arides à semi-arides durant la fin du Tithonien et le début du Berriasien (environnements de type sebkhas), suivies par un changement abrupt marqué par une phase humide prononcée au Berriasien supérieur et au Valanginien inférieur, puis par une diminution progressive de l'humidité du Valanginien moyen à l'Aptien (environnements de types plaines d'inondation, forêts humides). L'Albien et le Cénomaniens sont caractérisés par un retour à des conditions généralement humides, cependant moins marquées qu'à la fin du Berriasien (environnements de types mangroves). Plusieurs phases d'aridification ont été notées entre le Berriasien supérieur et l'Albien supérieur : à la fin du Valanginien inférieur, au Barrémien supérieur/Aptien inférieur (généralisée à l'Europe de l'Ouest, mais peu marquée dans le nord de la France), et à moindre échelle durant l'Albien moyen au nord du bassin de Paris.

Les palynomorphes continentaux du Crétacé Inférieur n'étant pour la plupart pas considérés comme des marqueurs stratigraphiques fiables, deux méthodes de datation complémentaires s'appuyant uniquement sur les assemblages continentaux ont été développées, afin de faciliter la datation des dépôts continentaux. Leur validité a été testée sur des assemblages de référence d'Angleterre, et elles ont ainsi permis de préciser l'âge des dépôts d'Angeac (Charente) et du pays de Bray (Normandie).

**Mots clés :** palynologie, spores verruquées, « purbeckien », « wealdien », Crétacé Inférieur, France.



## **Palynological continental assemblages from French Lower Cretaceous deposits (Tithonian-Cenomanian) : palaeoenvironments, paleoclimats, stratigraphy, and taxonomy**

### **Abstract**

In order to improve our knowledge regarding the evolution of Lower Cretaceous plant paleoecosystems, being a fundamental period of their evolutionary history, here is presented the first bibliographical, paleoclimatic, palaeoenvironmental, stratigraphic, and taxonomic synthesis of continental palynological assemblages from French Lower Cretaceous deposits. This study is based on the observation of palynofloras recovered from 20 French sites (mostly Charentes, north of the Paris basin, and subalpins massifs), and four sites from England, the age of deposits, mostly continental, ranging from Tithonian to Cenomanian.

446 palynological species were identified following the observation of 120 samples, mainly corresponding to spores and pollen grains, but algae and dinocysts were also recovered. A morpho-statistical analysis of Lower Cretaceous verrucate spores was carried out in order to determine precisely the diagnostic features of the morpho-species, and improve their stratigraphic and palaeoenvironmental resolution in the long run.

The palaeoenvironmental and paleoclimatic evolution inferred from palynological observations suggests the existence of arid to semi-arid climatic conditions between late Tithonian and mid-Berriasian (sebkhas-type environments), followed by an abrupt change marked by a pronounced humid phase during late Berriasian and earliest Valanginian, and by a progressive decrease of the humidity from the mid Valanginian to early Aptian (floodplains and humid forests-types environments). Albian and Cenomanian ages are characterized by generally humid conditions, thus less so than the humid phase associated with the late Berriasian (mangrove-type environments). Several aridification phases are noted between late Berriasian and late Albian : at the end of early Valanginian, between late Barremian and early Aptian (thus not very pronounced in northern France), and to a lesser extent during the mid Albian in northern France.

Lower Cretaceous continental palynomorphs are rarely considered as strong biostratigraphic markers. Thus, two complementary dating methods have been developed herein, in order to facilitate the dating process of continental deposits. Their validity was tested using Lower Cretaceous well-dated continental assemblages from Purbeck and Wealden strata of England, and they were used to determine precisely the age of deposition of strata from Angeac (Charente) and pays de Bray (Normandy).

**Keywords** : palynology, verrucate spores, Purbeck, Wealden, Lower Cretaceous, France.





# SOMMAIRE

## TOME 1

Remerciements

Résumé

Abstract

Sommaire

<b>I-INTRODUCTION.....</b>	<b>1</b>
1. Introduction générale.....	3
2. Synthèse des travaux paléobotaniques et palynologiques portant sur la végétation du Crétacé Inférieur en France .....	5
2.1. Macrorestes.....	5
2.2. Palynomorphes.....	9
3. La France au Crétacé Inférieur : contexte géologique et paléogéographique général.....	10
3.1. Formations continentales.....	11
3.2. Formations marines.....	15
<b>II-MATERIEL ET METHODES.....</b>	<b>19</b>
1. Choix du type d'échantillons à analyser.....	21
2. Acquisition du matériel .....	24
2.1. L'ouest de la France.....	24
2.2. Le nord du bassin de Paris.....	27
2.3. Autres .....	28
3. Méthode d'extraction en laboratoire.....	31
4. Observations, comptages, et identifications.....	33
4.1. Observations.....	33
4.2. Comptages .....	33
4.3. Identifications.....	38
5. Méthode de datation des assemblages continentaux.....	39
5.1. Statistiques appliquées à la morphologie des spores verruquées.....	40
5.2. Courbes de fréquence.....	40
5.3. Rapport entre la diversité des Anemiaceae et des Lygodiaceae.....	44
5.4. Observations d'assemblages palynologiques d'âges connus.....	45
5.5. Autres méthodes.....	46
<b>III-PALYNOFLORES DE REFERENCE.....</b>	<b>47</b>
1. Introduction.....	49
2. Composition des palynoflores.....	50
2.1. Palynoflore berriassienne.....	51

2.2. Palynoflores valanginiennes.....	53
2.3. Palynoflore hauterivienne.....	54
2.4. Palynoflore barrémienne.....	54
3. Biostratigraphie.....	55
3.1. Tendances notables et espèces d'intérêt.....	55
3.2. Test des modèles théoriques de datation d'assemblages continentaux.....	57
3.2.1. Courbes de fréquence.....	57
3.2.2. Comparaison de la diversité des spores verruquées et cicatricosées.....	60
4. Interprétations paléoenvironnementales.....	61
5. Conclusion.....	63
6. Article (Mendes et al., 2019).....	64
<b>IV-PALYNOFLORES PURBECKO-WEALDIENNES DES CHARENTES.....</b>	<b>79</b>
1. Introduction.....	81
2. Présentation des sites.....	84
2.1. Chassiron.....	84
2.2. Cherves-Richemont.....	87
2.3. L'Usine.....	90
2.4. Angeac-Charente.....	91
2.5. Soubise.....	92
3. Composition des palynoflores.....	95
3.1. Composition générale.....	95
3.2. Chassiron.....	96
3.3. Cherves-Richemont.....	99
3.4. Angeac-Charente.....	100
4. Biostratigraphie.....	101
4.1. Caractérisation de la limite Jurassique/Crétacé.....	101
4.2. Considérations sur l'âge des dépôts d'Angeac.....	105
5. Interprétations paléoenvironnementales.....	107
5.1. Les environnements charentais au Jurassique terminal/Crétacé basal.....	107
5.2. Evolution paléoenvironnementale du site d'Angeac.....	110
6. Comparaison avec les palynoflores purbeckiennes du sud-est de la France.....	111
7. Conclusion.....	114
8. Article (Polette et al., 2018).....	115
<b>V. PALYNOFLORES WEALDIENNES DU BASSIN DE PARIS.....</b>	<b>135</b>
1. Introduction.....	137
2. Présentation des sites.....	138
2.1. Le pays de Bray.....	138
2.1.1. Contexte géologique général et âge des couches d'intérêt.....	138

2.1.2. Cuy-Saint-Fiacre.....	140
2.1.3. Brémontier.....	142
2.1.4. Orsimont.....	144
2.1.5. La Croix des Cloutiers et Wambez.....	144
2.2. Le Boulonnais.....	146
2.2.1. Contexte géologique général.....	146
2.2.2. Longueville.....	147
2.2.3. Longfossé.....	149
3. Composition des palynoflores.....	150
3.1. Composition générale.....	150
3.2. Brémontier.....	151
3.3. Cuy-Saint-Fiacre.....	154
3.4. Orsimont.....	155
3.5. Longueville.....	156
4. Biostratigraphie.....	157
4.1. Age des dépôts sablo-argileux néocomiens du pays de Bray.....	157
4.2. Age des dépôts de Longueville.....	162
5. Interprétations paléoclimatiques et paléoenvironnementales.....	165
6. Comparaisons avec les palynoflores valangino-aptiennes du sud-est de la France.....	167
7. Conclusion.....	172
<b>VI-PALYNOFLORES ALBO-CENOMANIENNES DE L'OUEST DE LA FRANCE.....</b>	<b>175</b>
1. Introduction.....	177
2. Présentation des sites.....	180
2.1. Archingeay-Les Nouillers.....	180
2.2. Saint-Nadeau.....	183
2.3. La Buzinie, Jaunay-Clan, et Hucheloup.....	185
3. Composition des palynoflores.....	187
3.1. Composition générale.....	187
3.2. Archingeay.....	189
3.3. Saint-Nadeau.....	192
3.4. La Buzinie, Jaunay-Clan, et Hucheloup.....	193
4. Biostratigraphie.....	195
4.1. Considérations sur l'âge des dépôts d'Archingeay et de Saint-Nadeau : caractérisation palynologique de la limite Albien-Cénomalien.....	195
4.2. L'étonnant assemblage palynologique de Hucheloup.....	200
5. Interprétations paléoclimatiques et paléoenvironnementales.....	201
6. Relations botaniques entre macrofossiles végétaux et palynomorphes.....	204
7. Comparaisons avec les assemblages albo-cénomaniens du bassin de Paris : la palynoflore de Bully.....	206
7.1. Présentation du site de Bully.....	207

7.2. Composition de la palynoflore.....	209
7.3. Considérations stratigraphiques et paléoenvironnementales.....	213
8. Conclusion.....	215
9. Articles (Peyrot et al., 2019 ; Polette et al., 2019 ; Fleury et al., 2017).....	217

<b>VII-SYNTHESE ET CONCLUSION.....</b>	<b>281</b>
1. Climat et paléoenvironnements.....	283
2. Stratigraphie.....	287
3. Perspectives taxonomiques.....	290

<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</b>	<b>291</b>
---	------------

## ANNEXES

**Annexe 1A.** Liste spécifique des macrorestes végétaux identifiés au sein des couches du Crétacé Inférieur de France (ordre stratigraphique).

**Annexe 1B.1.** Publications, localités, départements et âges correspondant aux numéros des colonnes présentées dans l'Annexe 1B.2 (ordre stratigraphique).

**Annexe 1B.2.** Liste spécifique des palynomorphes continentaux précédemment observés au sein des couches du Crétacé Inférieur de France (par affinités botaniques).

**Annexe 2.** Listes des échantillons récoltés et/ ou analysés au cours de cette étude.

**Annexe 3.** Affinités botaniques présumées des genres de palynomorphes continentaux abordés dans cette étude, associées aux préférences écologiques de leurs plantes productrices (+ tableau récapitulatif).

**Annexe 4A.** Liste spécifique des palynomorphes rencontrés au sein des échantillons des 22 sites (fertiles) étudiés. Les auteurs des espèces sont renseignés dans le Tome 2 (planches, texte).

**Annexe 4B.** Liste spécifique des palynomorphes présents dans chaque échantillon non stérile des sites de Chassiron, de Cherves, et d'Angeac (Ch. IV), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.

**Annexe 4C.** Liste spécifique des palynomorphes présents dans chaque échantillon non stérile des sites du Pays de Bray et du Boulonnais (Ch. V), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.

**Annexe 4D.** Liste spécifique des palynomorphes présents dans chaque échantillon non stérile des sites de l'Albo-Céno. de l'Ouest de la France (Ch. VI), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.

**Annexe 4E.** Liste spécifique des palynomorphes présents dans chaque échantillon marin non stérile des sites de Bully et de Buissières/Vergons (Chs. V-VI), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.

**NB :** les numéros de pages associés aux cinq articles insérés dans ce tome ne correspondent pas aux numéros de pages du manuscrit.





# **CHAPITRE I**

## **INTRODUCTION**





## 1. Introduction générale

Le Crétacé correspond à une période critique de l'évolution des paléocosystèmes végétaux. Bien qu'elles soient possiblement apparues durant le Jurassique, voire au Trias, c'est en effet au Crétacé inférieur (Hauterivien-Barrémien) que les premières angiospermes avérées sont retrouvées dans le registre fossile (Zavada, 2007 ; Magallón, 2010 ; Smith et al., 2010 ; Cascales-Miñana et al., 2016). Leur diversification, dont les modalités n'ont cessé de diviser le monde académique depuis la célèbre élocution de Darwin à propos de cet « abominable mystère », s'amorce au Barrémien-Aptien et s'avère fulgurante. Représentant un élément mineur des assemblages fossiles de l'Aptien-Albien, le groupe domine ainsi les paysages végétaux dès le Crétacé supérieur (Heimhofer et Hochuli, 2010). L'intervalle correspondant au Crétacé Inférieur apparaît alors comme une fenêtre temporelle charnière pendant laquelle se succèdent divers environnements végétaux, généralement dominés par les lycophytes, les filicophytes, et les pinophytes, laissant peu à peu place aux angiospermes. Le caractère unique des flores du Crétacé Inférieur est renforcé par une combinaison de facteurs tectoniques et climatiques (Allen, 1998) permettant l'établissement de milieux favorables au développement de nombreuses espèces de fougères tropicales, comme celles appartenant aux Schizaeales. Elles se distinguent ainsi des paléoflores du Trias et du Jurassique, dominées par les gymnospermes (Mésophytique), et de celles rencontrées à partir du Crétacé Supérieur, dominées par les angiospermes (Cénophytique).

L'étude de ces paléocosystèmes végétaux est permise par l'observation de macrorestes, préservés sous formes d'empreintes, de compressions, de bois, de graines, ou de cônes, et/ou par l'analyse des palynomorphes continentaux, correspondant aux spores de bryophytes, de lycophytes, de filicophytes, et aux grains de pollen de spermatophytes (gymnospermes, angiospermes, et groupes éteints). Grâce à leurs capacités de dispersion et de préservation exceptionnelles, les palynomorphes fournissent un support privilégié pour l'appréhension de l'évolution des végétations passées. Les palynoflores continentales du Crétacé Inférieur ont ainsi fait l'objet de conséquentes synthèses taxonomiques et stratigraphiques, principalement au Canada (Singh, 1971 ; Burden et Hills, 1989), en Australie (Dettmann, 1963), en Angleterre (Couper, 1958 ; Norris, 1969, 1970 ; Kemp, 1970 ; Batten, 1973, 1975), en Pologne (Maczmar, 1986 ; Waksmundska, 1992), et en Allemagne-Pays Bas (Döring, 1964, 1965, 1966 ; Burger, 1966 ; Dörhöfer, 1977). En Europe, ces travaux synthétiques ont pu être effectués grâce à l'affleurement d'épaisses formations continentales, propices à la préservation d'assemblages palynologiques et végétaux para-autochtones. Elles correspondent

aux faciès sédimentaires purbeckiens et wealdiens, dont les caractéristiques lithologiques seront spécifiées dans la section 3 de ce chapitre. Ces faciès se rencontrent principalement en Angleterre, où ils ont été décrits, en Allemagne du nord, au Danemark, en Pologne, en Belgique, aux Pays-Bas, et également en France.

Cependant, les connaissances sur la végétation du Crétacé Inférieur de France sont très morcelées, ayant principalement fait l'objet de courts comptes rendus publiés entre les années 1880 et 1980. Cette lacune peut être expliquée, d'une part, par la rareté des affleurements continentaux, due à une émergence prolongée de l'ensemble des terres correspondant à la France durant le Crétacé Inférieur (section 3), et, d'autre part, par l'inaccessibilité, si ce n'est par sondage, d'une partie de ces dépôts continentaux, recouverts lors du processus de formation du bassin de Paris. De plus, historiquement, la paléopalynologie apparaît davantage associée à la géologie et à la stratigraphie qu'à la paléobotanique. Les dépôts propices à la préservation d'assemblages de macrorestes et de palynomorphes continentaux contenant rarement des marqueurs stratigraphiques forts, leur étude n'est que rarement considérée comme prioritaire.

Afin d'améliorer les connaissances, jusqu'alors lacunaires, quant à l'évolution des paléoécosystèmes végétaux durant cette période fondamentale de leur histoire, il est ici proposé de dresser la première synthèse paléoenvironnementale, paléoclimatique, stratigraphique, et taxonomique des assemblages palynologiques continentaux du Crétacé Inférieur de France. Cette synthèse s'appuie en partie sur les travaux effectués antérieurement, présentés ci-après, et dont certains résultats seront extraits et utilisés à titre comparatif dans les Chapitres IV–VI, mais se concentre principalement sur l'analyse de résultats inédits. Ces derniers ont été obtenus par l'observation d'assemblages palynologiques tithono–cénomaniens provenant de 20 sites de l'ouest de la France (principalement Charentes), du nord du bassin de Paris, et des massifs subalpins. Afin de réussir à répondre à la problématique principale énoncée précédemment, trois objectifs peuvent se dégager de l'analyse de ces assemblages :

- paléoenvironnements, paléoclimats : étudier l'évolution des assemblages palynologiques continentaux provenant de plusieurs zones géographiques de France, afin de proposer un modèle paléoenvironnemental et paléoclimatique, et de potentiellement vérifier l'existence de différences régionales (France) ou plus globales (Europe de l'Ouest) ;

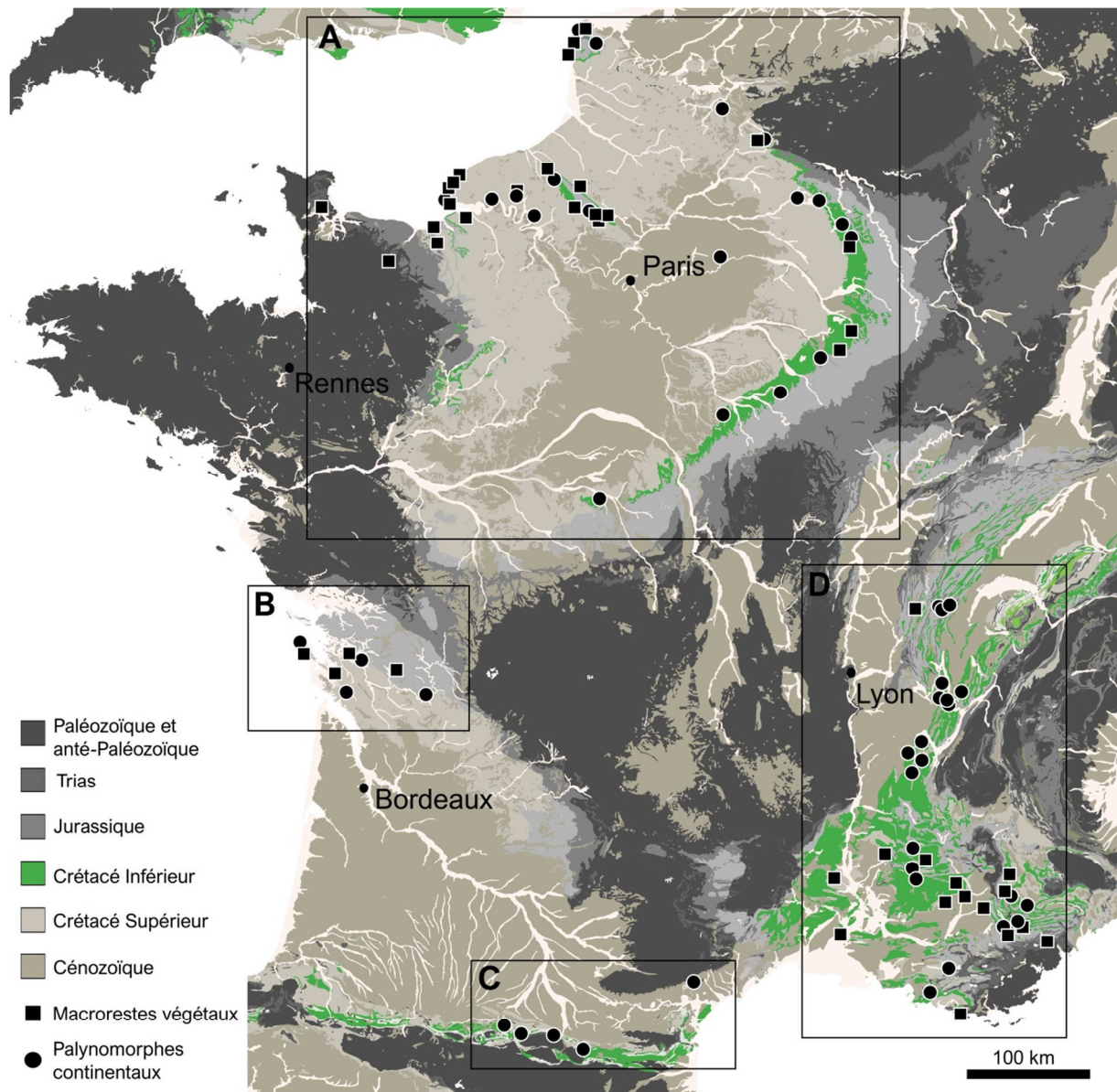
- stratigraphie : (1) tenter d'améliorer la résolution stratigraphique des assemblages palynologiques continentaux, en proposant des méthodes de datation complémentaires ; (2) discuter la caractérisation palynologique des limites Jurassique Supérieur/Crétacé Inférieur, et Crétacé Inférieur/Crétacé Supérieur ;
- taxonomie : proposer une section taxonomique claire, afin de faciliter l'identification d'une partie des palynomorphes continentaux observables au sein des dépôts du Crétacé Inférieur, et de standardiser l'utilisation de certaines espèces et de certains genres, afin d'uniformiser la taxonomie relative aux spores et aux grains de pollen du Crétacé Inférieur, inutilement confuse et trop abondante (Tome 2).

## **2. Synthèse des travaux paléobotaniques et palynologiques portant sur la végétation du Crétacé Inférieur en France**

### *2.1. Macrorestes*

L'existence de fossiles de restes végétaux dans les couches du Crétacé Inférieur français est reportée pour la première fois à la fin du 19<sup>ème</sup> siècle, avec les travaux de de Saporta (1880) et de Fliche (1896), qui décrivent de nombreux macrorestes provenant des couches argileuses albiennes affleurant en Normandie et en Argonne (Marne, Meuse, Ardennes ; Figure I ; Annexe 1A). La présence de troncs et de cônes, désormais considérés comme albiens (Riout, 1967 ; Alvarez-Ramis et al., 1981), a cependant été notée plus tôt en Seine-Maritime et dans le Calvados par Eudes-Deslongchamps (1828), Morière (1869) et de Saporta (1875), qui pensaient alors qu'ils appartenaient à des niveaux jurassiques.

Les macrorestes végétaux du Crétacé Inférieur de France ont principalement été retrouvés sous forme de bois de conifères, rencontrés au sein de couches allant du Tithono-Berriasien à l'Albien terminal. Les restes les plus anciens, peu nombreux, ont été récoltés dans les niveaux purbeckiens (Tithonien-Berriasien) de Charente-Maritime et du Boulonnais, et sont souvent rapportés au genre *Agathoxylon* (El Albani et al., 2004 ; Philippe et al., 2008 ; Néraudeau et al., 2012 ; Annexe 1A). La présence de quelques spécimens appartenant à d'autres genres a été notée par Fliche (in Philippe et al., 2008) et par Philippe et al. (2008) dans des couches hauteriviennes de Haute-Marne et de l'Ain, ainsi qu'au sein des couches « wealdiennes » de l'Avesnois (Lemoigne et Demarcq, 1967 ; Fisher et Watson, 1983). La majeure partie des bois fossiles a cependant été reportée dans des niveaux aptiens et albiens, principalement en Normandie (de Saporta, 1880 ; Lignier, 1910a, 1910b, 1913 ; Riout, 1967 ; Koeniguer, 1980 ;

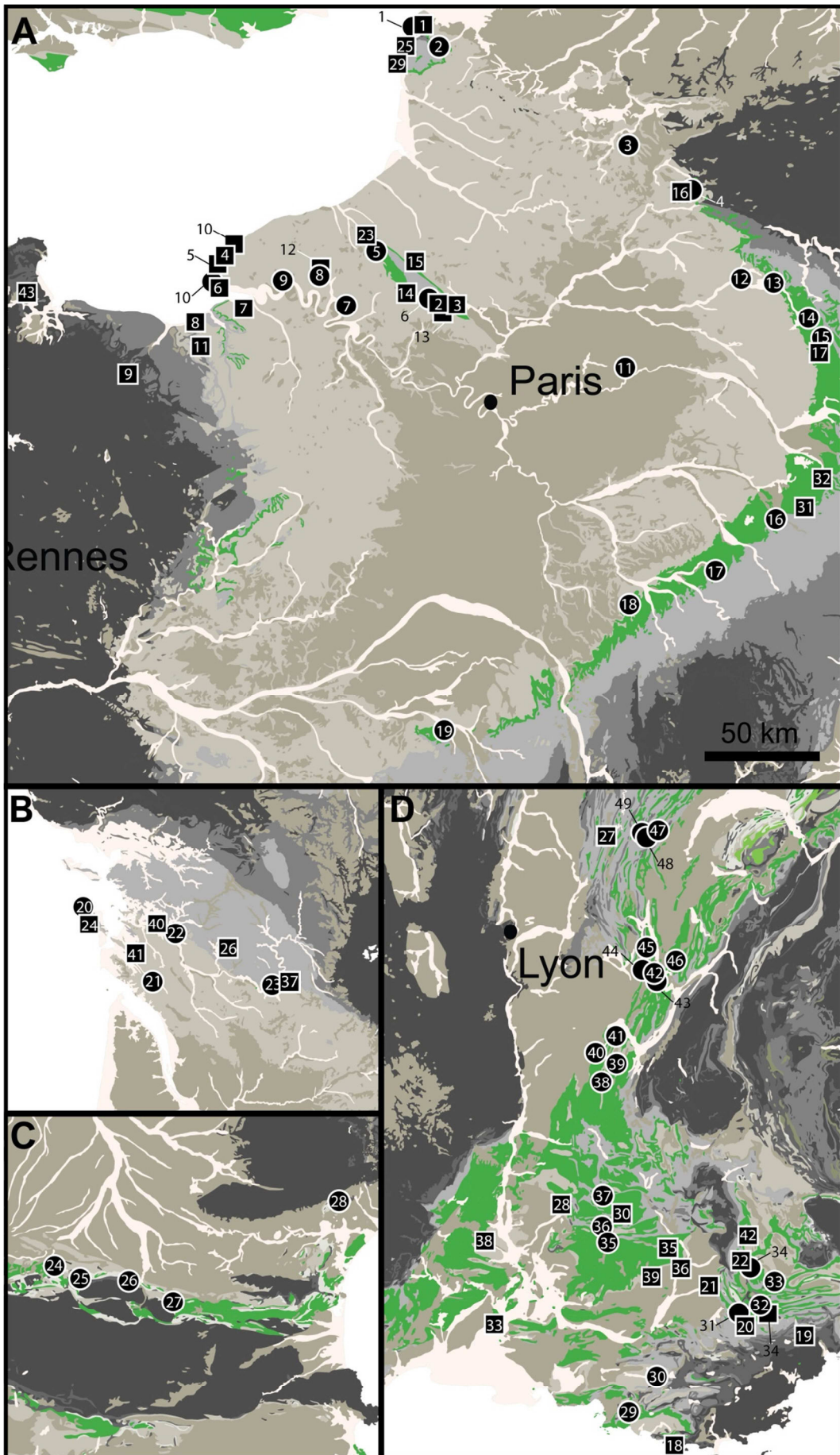


**Figure I.1A.** Carte géologique de France indiquant les dépôts du Crétacé Inférieur (en vert) ainsi que les lieux correspondant aux localités des études palynologiques (cercles) et paléobotaniques (carrés) antérieures. Les encadrés A, B, C et D correspondent aux zones d'études principales et sont développés dans la Figure I.1B

**Figure I.1B.** Portions de carte géologique de France correspondant aux zones principales dans lesquelles les études palynologiques (cercles) et paléobotaniques (carrés) ont été menées. Les numéros correspondent à la localité. Pour les auteurs des publications, âges, listes spécifiques, et départements correspondant à ces localités, se référer aux Annexes 1A et 1B.

**Carrés** (macrorestes végétaux) : 1-Wissant. 2-La Chapelle aux Pots. 3-Saint-Paul. 4-Falaise de Cauville. 5-Falaise de Bléville. 6-Cap de la Hève. 7-Saint-Samson. 8-Villers-sur-Mer/ Falaise des Vaches Noires/ Dives-sur-Mer/Criqueboeuf/Villerville/Hennequeville/Houlgate. 9-Tournay-sur Odon, Montigny. 10-Cap d'Antifer. 11-Saint-Jouin. 12-Pavilly. 13-Villers-Saint-Barthélémy. 14-Cuy-Saint-Fiacre. 15-Grusmenil. 16-Féron-Glageon. 17-fossiles de l'Argonne. 18-Sainte-Anne d'Evenos. 19-Escagnolles/Andon. 20-Blieux/Logis-du-Pin. 21-Charbières/Digne. 22-Hyèges. 23-Bully. 24-Oléron. 25-Wimereux. 26-Cherves. 27-Martignat. (suite pp. suivantes) →





← **Figure I.1B (suite)**. 28-Col de Vallouse. 29-Boulogne. 30-Rosans/Saint-André-de-Rosans. 31-Sauvage-Magny. 32-Louvemont. 33-Comps. 34-Vergons. 35-Bevons/Sisteron. 36-Château-Arnoux. 37-Angeac-Charente. 38-Salazac. 39-Revest-des-brousses. 40. Archingeay/Les Renardières. 41-Cadeuil. 42-Prads. 43-Fresville.

**Cercles** (spores et grains de pollen): 1-Wissant. 2-Longueville. 3-Vieux-Condé. 4-Féron-Glageon. 5-Brémontier. 6-Orsimont. 7-Rouen. 8-Pavilly. 9-Villequier. 10-Le Havre. 11-Germigny-sous-Coulombs. 12-Herbigny. 13-Saulces-Montclin. 14-Grandpré. 15-Chatel-Chéhéry. 16-Radonvilliers. 17-Bois du Perchois. 18-Neuilly. 19-Maisons-Neuves. 20-Ile d'Oléron. 21-Saint-Romain-de-Benêt. 22-Archeingeay-les Nouillers. 23-Angeac-Charente. 24-Soumet d'en Bas. 25-Lescalé. 26-Bacqué. 27-Pérelle. 28-Bédarieux. 29-Cassis-La Bédoule. 30-Pourrières. 31-Gorges du Verdon. 32-Castellane. 33-Angles. 34-Hyèges. 35-Morenas. 36-Vergol. 37-La Charce. 38-Pavillon. 39-Rimet Bas. 40-Gorges du Nant. 41-Font Renard. 42-Formation du Bourget. 43-Col de l'Épine. 44-La Pointière. 45-Molard de Vions. 46-Formation du Chéran. 47-Juracime. 48-Saint-Claude. 49-Bonlieu.

Alvarez-Ramis et al., 1981), et en Provence-Alpes-Côte d'Azur (Lemoigne, 1967 ; Cotillon et Lemoigne, 1967a, 1967b, 1971 ; Machhour et Pons, 1991 ; Figure I.1A-B ; Annexe 1A). De nombreux fragments de bois fossiles albiens ont également été récoltés dans le Pas-de-Calais, près de Wissant (Pons, 1973 ; Desplats, 1976, 1978, 1979 ; Alvarez-Ramis et al., 1981).

Contrairement aux localités du sud de la France, où seule la présence de bois de conifères et potentiellement d'angiospermes a été notée jusqu'à présent, les assemblages de Normandie, de Champagne, et de l'Avesnois, s'avèrent relativement diversifiés en termes de types de préservation (Annexe 1A). Les couches les plus anciennes ayant livré des macrorestes autres que des bois sont toutes considérées comme « wealdiennes », et situées dans la partie nord de la France. La flore fossile de Féron-Glageon (Nord) a fourni l'assemblage le plus diversifié décrit dans les couches du Crétacé Inférieur de France, incluant de nombreuses empreintes de filicophytes tropicales, de bois de conifères, et de strobiles divers (Carpentier, 1921a, 1921b, 1922, 1927 ; Lemoigne et Demarcq, 1967 ; Koeniguer, 1980 ; Fisher et Watson, 1983 ; Figure I.1A-B ; Annexe 1A). Carpentier (1929, 1933) dresse un inventaire des fragments végétaux retrouvés dans les couches néocomiennes du sud du pays de Bray, et décrit un assemblage semblable à celui de Féron-Glageon, bien que moins diversifié (Annexe I.1A). D'autres débris végétaux ont rarement été retrouvés dans diverses localités du pays de Bray, mais n'ont fait l'objet que d'une brève publication notant simplement leur présence (Koeniguer, 1980). Enfin, une flore abondante et diversifiée, préservée sous formes d'empreintes, de bois, de cônes, et de troncs silicifiés, a été décrite dans les couches albiennes de l'Argonne (Fliche, 1896 ; Boureau, 1948 ; Louvel, 1960 ; Alvarez-Ramis et al., 1981). Il paraît important de souligner que les descriptions taxonomiques et les interprétations stratigraphiques associées à

ces assemblages mériteraient une conséquente révision, les études mentionnées ci-dessus datant pour la plupart de la fin du 19<sup>ème</sup> et du début du 20<sup>ème</sup> siècle.

## 2.2. *Palynomorphes*

Les palynomorphes continentaux ont été retrouvés dans des niveaux s'échelonnant du « Purbeckien » à l'Albien terminal, et 535 espèces ont été répertoriées, consignées dans une trentaine de publications (Annexe 1B). L'assemblage le plus ancien a été présenté par Lantz (1958), qui décrit un assemblage purbeckien provenant des couches tithoniennes ou infra-berriasiennes de l'île d'Oléron (Charente-Maritime ; Figure I.1B). A l'exception d'une section présentant brièvement la palynoflore de Cherves-de-Cognac (Charente-Maritime ; El Albani et al., 2004), les assemblages berriasiens ont tous été décrits dans des niveaux correspondant à des milieux continentaux à peu profonds du sud et du sud-est de la France (Jura, Savoie, Var, Hérault). Ils correspondent à des palynoflores assez peu diversifiées et dominées par des grains de pollen de gymnospermes (Médus, 1971 ; Taugourdeau-Lantz et Donze, 1971 ; Combes et al., 1973 ; Médus et Mojon, 1991 ; Annexe 1B).

Les palynoflores valanginiennes ont très peu été étudiées, mais ont fait l'objet d'une importante synthèse paléoenvironnementale par Kujau et al. (2013), qui s'intéressent également aux milieux peu profonds du sud-est de la France. Malheureusement, les subtilités taxonomiques de ces assemblages ne sont pas connues, les palynomorphes n'ayant pas été identifiés au niveau spécifique (Kujau et al., 2013). Quelques échantillons livrant des assemblages rapportés imprécisément au « Wealdien » ont été récoltés dans les dépôts continentaux de Seine-Maritime (Giot et al, 1974 ; Kuntz et al., 1977), du Nord (Delcourt et Sprumont, 1957, 1959 ; Levet-Carette, 1966) et de Charente-Maritime (Deák et Combaz, 1967). Différant ainsi des assemblages des niveaux côtiers berriasiens-valanginiens, ceux-ci sont dominés par les spores de bryophytes, de lycophytes, et de filicophytes, mais les travaux correspondants s'avèrent trop introductifs pour permettre de fournir des interprétations paléoenvironnementales ou stratigraphiques fiables.

Les publications concernant les palynoflores continentales hauteriviennes-barrémiennes sont, elles aussi, succinctes et peu nombreuses. La plupart des assemblages proviennent ici encore du sud de la France (Médus, 1970 ; Arnaud-Vanneau et Médus, 1977 ; de Reneville et Raynaud, 1981) et restent peu diversifiés, contenant entre 10 et 30 espèces (Annexe 1B). D'autres assemblages ont été observés en Charente-Maritime (Néraudeau et al., 2012) et dans



le Pas-de-Calais (Herngreen, 1971). Ce dernier provient des niveaux argileux continentaux du Boulonnais, et a livré une flore barrémo-aptienne très riche et diversifiée.

Contrairement aux assemblages plus anciens, les palynoflores aptiennes et albiennes ont été abondamment étudiées. L’affleurement d’épaisses séries marines aptiennes dans le sud et dans le sud-est de la France a en effet motivé plusieurs études paléontologiques et palynologiques, de par l’intérêt stratigraphique des couches, ainsi que leur facilité de datation (Médus et Combes, 1963 ; Médus et Pons, 1967 ; Médus, 1970 ; Arnaud-Vanneau et Médus, 1977 ; Combes et al., 1989 ; Masure et al., 1998). Les assemblages albiens sont, quant à eux, principalement connus grâce aux travaux de thèse de Fauconnier sur les dinoflagellés albiens et cénomaniens du bassin de Paris (Fauconnier, 1979 ; Chateauneuf et Fauconnier *in* Rat et al., 1979). Celle-ci analyse plusieurs assemblages de palynomorphes continentaux, datés précisément à l’aide des dinokystes, provenant de huit sondages traversant les sables et argiles albiens de parts et autres du bassin de Paris (Figure I ; Annexe 1B). Là encore, ces assemblages sont relativement peu diversifiés, présentant une nette dominance des grains de pollen de gymnospermes. D’autres assemblages albiens ont été décrits dans les Alpes-de-Haute-Provence (Cotillon et Médus, 1971), en Ariège (Combes et al., 1989 ; Bardet et al., 1991), et en Charente-Maritime (Deák et Combaz, 1967 ; Dejax et Masure, 2005). Les assemblages aptiens-albiens sont caractérisés par la diversification des grains de pollen d’angiospermes, qui restent tout de même très peu nombreux (Annexe 1B). Le premier représentant du groupe est cependant reporté au sein des couches du Barrémien supérieur d’Isère (Arnaud-Vanneau et Médus, 1977).

La majorité de ces travaux palynologiques est représentée par de courtes études réalisées dans les années 1970-1980. Un travail d’uniformisation taxonomique et stratigraphique apparaît nécessaire pour la compréhension de l’évolution de la végétation en France au Crétacé Inférieur. Le premier aspect de ce travail est proposé dans l’Annexe 1B, et une réinterprétation de certaines de ces études est également présente dans les Chapitres IV–VI, dont les résultats seront réutilisés dans un but comparatif entre plusieurs palynoflores d’âges similaires.

### **3. La France au Crétacé Inférieur : contexte géologique et paléogéographique général**

Afin de définir les zones géographiques qui seront les plus propices à l’échantillonnage palynologique, et qui permettront de répondre le plus efficacement aux objectifs de cette

étude, une connaissance globale des caractéristiques géologiques et sédimentologiques des dépôts du Crétacé Inférieur français est nécessaire. Une courte et superficielle synthèse géologique et paléogéographique est proposée dans cette section.

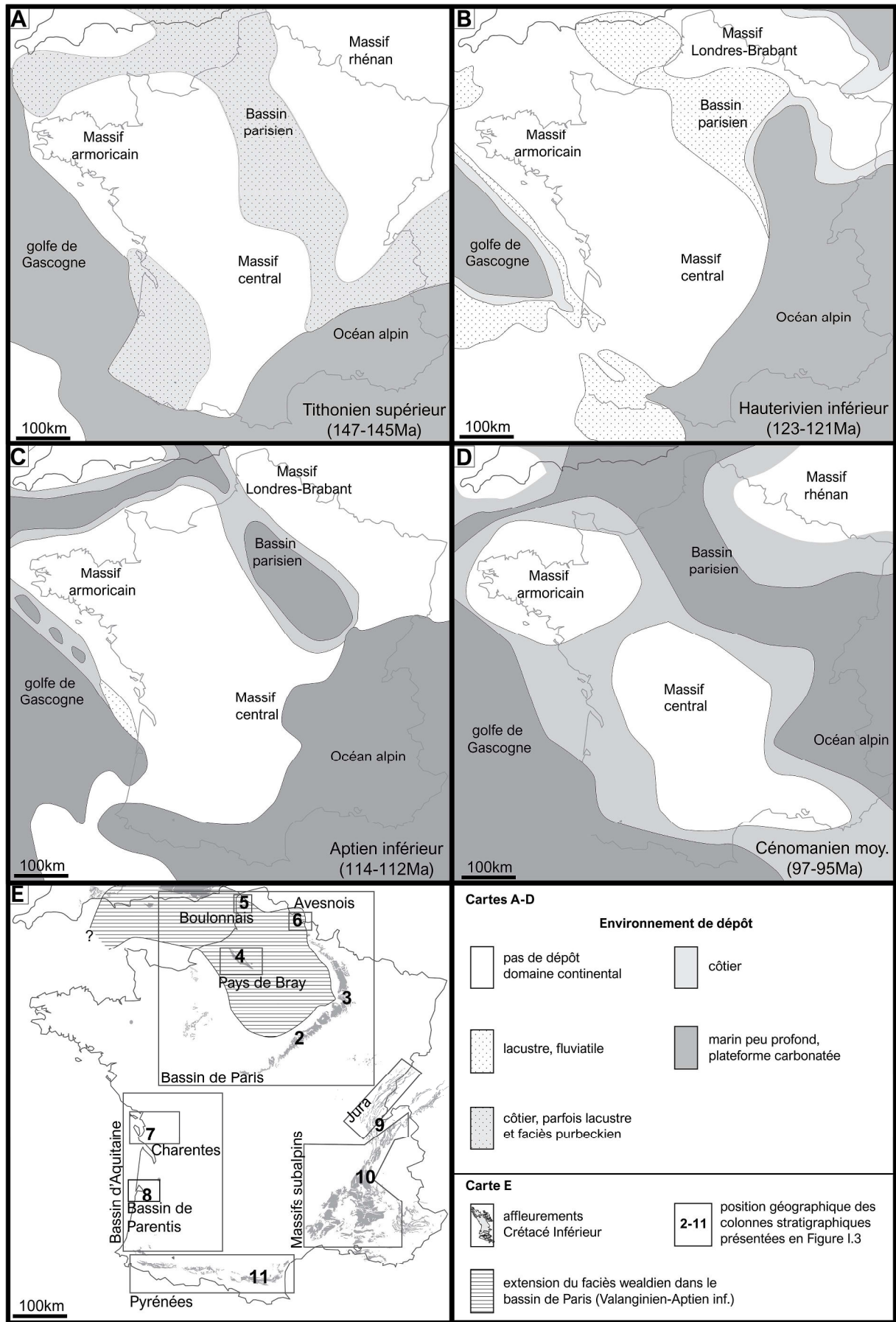
L'époque correspondant au Crétacé Inférieur est bornée par deux périodes de très haut niveau marin, le Jurassique Supérieur et le Crétacé Supérieur. A la fin du Jurassique s'amorce une régression marine généralisée qui entraîne l'émersion de la majeure partie des territoires correspondant à la France aujourd'hui. Au cours du Crétacé Inférieur, la couverture de l'Océan alpin, qui appartient à la portion la plus occidentale de la Téthys, progresse du sud-est vers le nord-ouest, et atteint l'extrémité sud du bassin de Paris à l'Hauterivien, qui se transforme en vaste détroit reliant l'Océan alpin à la Mer boréale, à partir de l'Aptien (Figure I.2). Dans certaines parties émergées de l'Europe de l'Ouest, de vastes plaines d'inondation se mettent en place entre la fin du Jurassique et la première moitié du Crétacé Inférieur. Ces plaines permettent alors l'accumulation de dépôts continentaux et paraliques, correspondant aux faciès purbeckiens et wealdiens.

### *3.1. Formations continentales*

#### Le faciès purbeckien (Tithonien-Berriasien inférieur)

Originellement décrit au niveau de l'île de Purbeck, au sud de l'Angleterre, le faciès purbeckien correspond à une succession sédimentaire principalement composée de calcaires, de marnes, d'argiles, et d'évaporites, présentant fréquemment des traces de karstification. Ce faciès régressif témoigne d'un environnement peu profond, lacustre ou paralique. Dans une partie du sud de l'Angleterre (Formation de Wessex), l'ensemble des faciès purbeckiens est considéré comme berriasien, débutant par les bancs gypsifères coiffant les « *Portland Beds* » (Allen et Wimbledon, 1991 ; Radley et Allen, 2012). La limite est moins claire pour les autres formations d'Europe de l'Ouest et d'Angleterre, une partie des faciès purbeckiens appartenant au Jurassique terminal (Schnyder, 2003 ; Radley et Allen, 2012).

En France, des dépôts correspondant au faciès purbeckien affleurent au niveau de l'extrémité nord du Boulonnais (La Pointes aux Oies ; Schnyder, 2003 ; Mansy et al., 2007), en Charentes (Chassiron, Cherves-Richemont ; Schnyder, 2003), et au niveau du Jura méridional (Gidon et al., 1970 ; Allen et Wimbledon, 1991 ; Médus et Mojon, 1991 ; Figure I.3). Leur présence est également notée dans le bassin de Parentis (bassin d'Aquitaine), uniquement en sondage (Platel et Dubreuilh, 1991).



← **Figure I.2. A–D.** Cartes paléogéographiques des territoires correspondant à la France montrant la répartition des domaines continentaux et marins durant le Tithonien supérieur (ca. 147-145Ma), l’Hauterivien (ca. 123-121Ma), l’Aptien (ca. 114-112Ma), et le Cénomaniens (ca. 97-95Ma). Cartes modifiées d’après Fourcade et al. (1991), et Dercourt et al. (1994, 2000, Eds.). **E.** Carte de la France indiquant les différents bassins et régions présentant des dépôts du Crétacé Inférieur (à l’affleurement ou en sondage), ainsi que l’extension du faciès wealdien dans le Bassin de Paris (Buissart, 1989). Les numéros 2–11 correspondent à la position géographique des colonnes stratigraphiques synthétiques présentées en Figure I.3. La position des affleurements du Crétacé Inférieur est indiquée, et est à corrélérer avec la Figure I.3. Il est ainsi visible qu’au Berriasien et au Valanginien, tous les dépôts affleurant du bassin de Paris étaient potentiellement continentaux, alors qu’à l’Albien, ils sont probablement tous marins.

### Le faciès wealdien (Berriasien supérieur-Aptien inférieur)

Le terme « wealdien » tire son origine du « Weald », une région naturelle du sud-est de l’Angleterre rassemblant les comtés de Sussex, du Surrey et du Kent, où affleurent d’épaisses formations continentales du Crétacé Inférieur. Le terme « *wealden* » est utilisé dès le début du 19<sup>ème</sup> siècle par Martin (1828) pour les terrains du sud de l’Angleterre, puis est généralisé aux dépôts similaires de France et d’Allemagne dans les années 1870 (de Lapparent, 1879 ; Struckmann, 1880). Le faciès wealdien typique débute avec la formation berriaso-valanginienne des « *Ashdown beds* » qui coiffe les derniers niveaux carbonatés des « *Purbeck beds* », et se termine à la transition entre la Formation barrémo-aptienne des « *Weald Clay* » et les sables verts aptiens (Allen et Wimbledon, 1991 ; Figure I.3). Le faciès wealdien correspond à une succession sablo-argileuse typique d’un environnement fluvial (*Hastings Beds*), devenant de plus en plus argileuse, et témoignant d’un environnement plus saumâtre (*Weald Clay*). Ce faciès a fréquemment été reconnu en Europe de l’Ouest, principalement en Angleterre, au nord de l’Allemagne, à l’est des Pays-Bas, en Belgique et en France.

En France, les dépôts wealdiens sont presque exclusivement cantonnés au bassin de Paris (Figure I.2). Datés du Valanginien à l’Aptien, ils sont globalement bordés par Orléans et Bernissart (Belgique) du sud-ouest au nord-est, et par Sens et Dieppe du sud-est au nord-ouest (Buissart, 1989). La majorité de ces dépôts n’est cependant pas accessible, recouverts par d’épaisses formations crayeuses du Crétacé Supérieur, et/ou par des sédiments éocènes lors du remplissage du bassin de Paris. Les dépôts affleurant sont visibles au niveau de l’anticlinal du pays de Bray, de celui du Boulonnais, en Avesnois, et dans les Charentes.

Au niveau du pays de Bray, les plus anciens dépôts wealdiens correspondent à des successions de sables et d’argiles, pauvres en fossiles, dont l’épaisseur augmente du nord-ouest vers le sud-ouest, et sont bordés par des argiles panachées rapportées au Barrémien



← **Figure I.3.** Colonnes stratigraphiques simplifiées et synthétiques des dépôts du Crétacé Inférieur au niveau du sud de l'Angleterre (1), de part et d'autres du bassin de Paris (2–6), en Charentes (7), dans le bassin de Parentis (non affleurant) (8), au sud du Jura méridional (9), dans les massifs subalpins (10), et à l'est des Pyrénées (11). La position géographique de ces colonnes est indiquée sur la Figure I.2E. Ces logs ont été élaborés en s'appuyant sur les travaux de Stchépinsky et Lemoine (1960), Mégnien et al. (1967), Delattre et al. (1970), Gidon et al. (1970), Platel et al. (1976), Blondeau et al. (1978), Billotte et al. (1988), Buissart (1989), Platel et Dubreuilh (1991), Allen et Wimbledon (1991), Dejax et Masure (2005), Néraudeau et al. (2012), Mansy et al. (2007), Radley et Allen (2012), Gidon (2019). NB : l'extension graphique des différents faciès n'est pas forcément représentative de leur extension temporelle réelle, d'autant plus si un seul faciès est renseigné pour l'ensemble d'un étage. Exemple : Les « grès verts et marnes noires » albiens du Vercors ne se forment pas forcément dès l'Albien basal jusqu'à l'Albien terminal, leur extension temporelle est juste renseignée comme « albienne ».

(Buissart, 1989 ; Figure I.3). Dans le Boulonnais, des dépôts sableux et argileux affleurent de manière discontinue ou sont enfouis dans des poches karstiques. Certaines argiles ont été datées du Barrémien supérieur ou de l'Aptien inférieur (Herengreen, 1971). Des dépôts wealdiens ont été reconnus en Avesnois près de Féron-Glageon (Carpentier, 1927 ; Delcourt et Sprumont, 1955), et localement tout au long de la bordure avec la Belgique sous forme d'épandages de remplissage de poches karstiques ou de puits naturels (Levet-Carette, 1966 ; Buissart, 1989).

Dans le sud du bassin de Paris, le faciès wealdien se limite à des dépôts sableux valanginiens non affleurants, rapportés aux Sables de Griselles (Buissart, 1989 ; Allen et Wimbledon, 1991 ; Figure I.3).

En Charentes, la présence de dépôts correspondant à des successions de sables blancs et d'argiles panachées (blanches, violettes, vertes, ou rouges) a été notée en sondage ou à l'affleurement dans la région de Cadeuil, et près d'Angeac-Charente (Deak et Combaz, 1967 ; Platel et al., 1976 ; Vullo et al., 2012 ; Néraudeau et al., 2012). Le faciès wealdien a également été reconnu en sondage plus au sud, au niveau du bassin de Parentis, et est caractérisé par des alternances d'argiles grises à gris-vert avec des passées minces de calcaire argilo-micritique (Platel et Dubreuilh, 1991 ; Figure I.3).

### *3.2. Formations marines*

#### Bassin de Paris

Dès le début de l'Hauterivien, l'Océan alpin atteint l'extrémité sud du bassin de Paris, entraînant la mise en place de strates carbonatées riches en échinides, les Calcaires à

Spatangues (Figure I.3). A l'Aptien et à l'Albien, l'ensemble du bassin de Paris se trouve en domaine marin (Figure I.2). Il en résulte l'accumulation d'épaisses séries sableuses et argileuses marines, souvent riches en glauconie, leur donnant leur teinte verdâtre reconnaissable. Les argiles albiennes du Gault correspondent à un faciès se rencontrant sur tout le bassin de Paris, jusqu'en Angleterre (*Upper Greensand*). Elles correspondent à une accumulation de marnes souvent grisâtres à noires, compactes, faiblement calcaires, renfermant de nombreuses ammonites pyriteuses ou nacrées (Giot et al., 1974).

### Bassin aquitain

Au niveau des Charentes, aucune formation marine n'a été enregistrée durant le Crétacé Inférieur. Les seuls dépôts post-wealdien correspondent à des séries ligniteuses paraliques rapportées à l'Albien terminal probable, près d'Archingeay-les Nouillers (Dejax et Masure, 2005).

Dans le bassin de Parentis, la formation du golfe de Gascogne, associée à l'ouverture de l'Atlantique Nord, induit un approfondissement généralisé à partir du Barrémien, qui s'accroît à l'Albien suite à une phase d'effondrement important. Ces milieux sont caractérisés par le dépôt d'épaisses séries carbonatées correspondant à des calcaires micritiques avec intercalations argileuses (Figure I.3). Le dépôt de grès dolomitiques et d'argiles bariolées durant l'Aptien inférieur suggère cependant l'existence d'un milieu moins profond (Platel et Dubreuilh, 1991). Aucun dépôt marin appartenant au Crétacé Inférieur n'est visible à l'affleurement.

### Sud-est de la France

La mise en place des dépôts crétacés inférieurs du Jura méridional, des massifs subalpins et des Pyrénées est associée à une histoire géologique et paléogéographique complexe, dont l'objectif ici n'est pas d'en définir précisément les modalités, mais de dresser une très courte synthèse dans le but d'exposer succinctement la nature globale de ces dépôts. Durant tout le Crétacé Inférieur, les territoires correspondant au sud-est de la France sont immergés suite à la progression de l'Océan alpin vers le nord, à l'exception de quelques zones jurassiennes associées à des niveaux émergifs du Berriasien, où des dépôts purbeckiens ont été enregistrés (Médus et Mojon, 1991 ; Figure I.3). Des variations de faciès importantes, dues à la fois à des oscillations périodiques du niveau marin et à des mouvements tectoniques marqués, se traduisent par des phénomènes de progradation et rétrogradation de faciès de plateformes, marqués respectivement par l'abondance des dépôts carbonatés ou marneux. Les faciès à

dominance carbonatée correspondent à des milieux en général assez peu profonds, alors que les faciès à composante plus marneuse correspondent à un approfondissement (Arnaud, 1981). Ces alternances marno-calcaires se rencontrent dès le Berriasien au niveau de la plateforme jurassienne, des massifs subalpins et des Pyrénées (Figure I.3).

Au Barrémien-Aptien, des faciès carbonatés peu profonds, composés de calcaires compacts, bioclastiques ou à rudistes, se mettent en place au niveau du Jura méridional, du Vercors et de la plateforme pyrénéo-provençale (Arnaud-Vanneau, 1980). Ils correspondent au faciès urgonien, qui peut être rencontré jusqu'à l'Albien moyen dans les Corbières (Figure I.3). La progradation carbonatée (notamment urgonienne) des plateformes jurassiennes et provençales induit un comblement progressif du massif subalpin. En conséquence, la zone profonde subalpine à sédimentation marno-calcaire se contracte peu à peu pour former un diverticule de l'Océan alpin. Cette zone, située entre la plateforme carbonatée du Vercors et la plateforme carbonatée provençale, correspond à la « fosse vocontienne » (ou domaine vocontien), et est associée à une sédimentation marine profonde jusqu'au Crétacé Supérieur (Ferry, 1979 ; Bulot et al., 2010).

A partir de l'Aptien supérieur et surtout de l'Albien, la sédimentation passe de carbonatée à silicoclastique, avec la formation d'épaisses séries gréseuses à intercalations marneuses (Figure I.3) sur l'ensemble des massifs subalpins et de la plateforme jurassienne.





# **CHAPITRE II**

## **MATERIEL ET METHODES**



### 1. Choix du type d'échantillons à analyser

Afin d'appréhender l'évolution de la végétation en France au Crétacé Inférieur par le biais d'observations palynologiques, l'acquisition de nouvelles données est nécessaire. Il est difficilement envisageable de récolter des échantillons ou de ré-observer des lames provenant de tous les dépôts pouvant potentiellement livrer des assemblages palynologiques, ceux-ci étant trop nombreux et épars (Figure I.1A, Annexe 1B). Il a donc fallu faire un choix concernant le type d'échantillons à récolter et à analyser. Il a finalement été décidé de s'intéresser principalement aux palynoflores provenant de dépôts d'origine continentale, et ce pour trois raisons :

a) le caractère inédit des palynoflores observées : les dépôts continentaux du Crétacé Inférieur présentent une résolution stratigraphique limitée, expliquée par l'absence de marqueurs biostratigraphiques forts tels que les ammonites, les dinokystes, les ostracodes, ou encore les grains de pollen d'angiospermes. Ainsi, ces dépôts n'ont fait l'objet que de rares et courtes études palynologiques, dont la plupart ont été menées dans les années 1950-1960 (Delcourt et Sprumont, 1957, 1959 ; Levet-Carette, 1966 ; Deák et Combaz, 1967). En comparaison avec les pays limitrophes de la France, les connaissances sur les palynoflores provenant de ces dépôts continentaux sont lacunaires, et leur étude paraît nécessaire à la compréhension de l'évolution de la flore à cette époque.

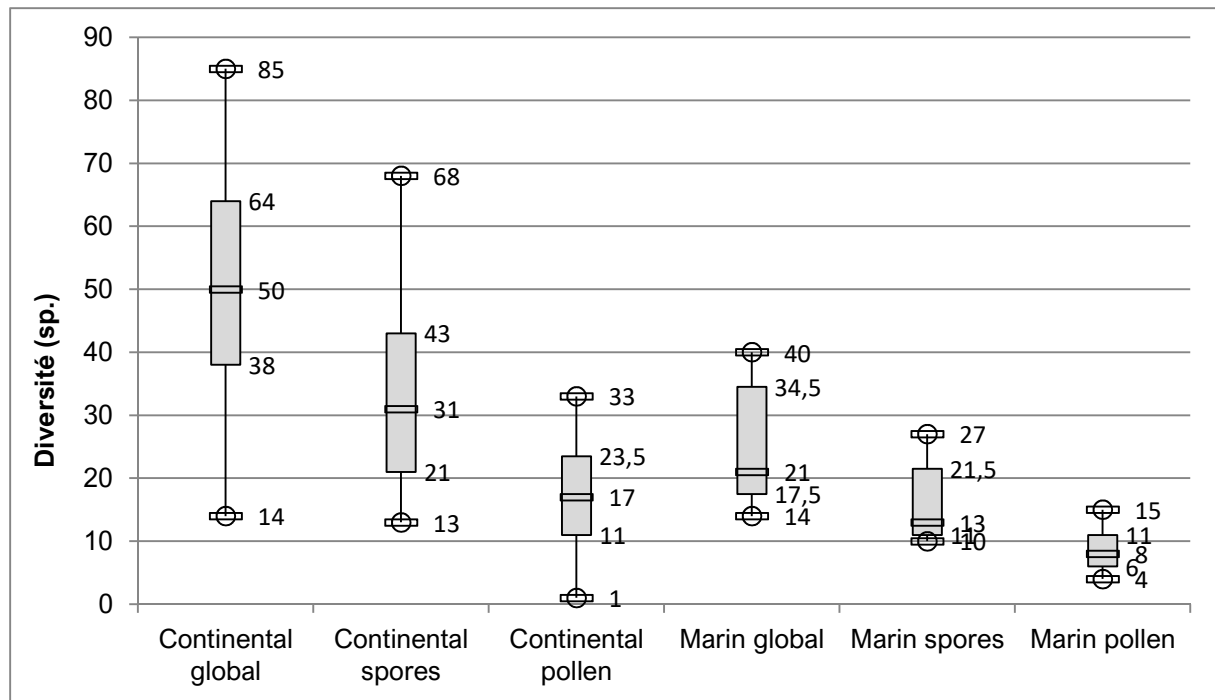
b) le degré de fidélité entre la palynoflore observée et la paléoflore correspondante : les assemblages déposés en milieu continental, proche du lieu de vie des plantes productrices de spores et de grains de pollen, reflètent plus fidèlement les variations de la végétation à échelle locale que leurs analogues en milieu marin. En effet, la plupart des spores, étant généralement plus lourdes que les grains de pollen, sont moins aisément transportées sur de longues distances, et se déposent préférentiellement dans une zone proche de leurs plantes productrices (Ferguson, 1995). Ainsi, les palynoflores provenant de dépôts marins présentent systématiquement une surreprésentation des palynomorphes à grande capacité de dispersion, tels que les grains de pollen bi-aillés, induisant un ratio pollen/spores anormalement élevé, et non représentatif de la végétation locale (Agwu et Beug, 1982). La comparaison des assemblages marins, côtiers, et continentaux déjà étudiés dans les dépôts du Crétacé Inférieur de France confirme cette tendance, les palynoflores côtières et marines provenant de dépôts

du sud-est de la France présentant souvent une surreprésentation des grains de pollen de gymnospermes par rapport aux spores (Annexe 1B).

L'observation de palynomorphes continentaux provenant de niveaux marins peut cependant se révéler utile pour appréhender l'évolution de la paléo-végétation, mais seulement 1) à échelle globale et non régionale, et 2) à partir du Crétacé Supérieur, époque où les angiospermes commencent à dominer les paysages végétaux. En effet, leurs grains de pollen, facilement transportables comme ceux des gymnospermes, peuvent aisément se retrouver dans les sédiments marins, dont l'étude palynologique permet alors une esquisse plus représentative de la végétation environnante.

Durant la majeure partie du Crétacé Inférieur, les grains de pollen d'angiospermes sont encore trop peu nombreux pour représenter des marqueurs biostratigraphiques et environnementaux fiables. Les spores de mousse et de fougères s'avèrent alors être les palynomorphes continentaux les plus adaptés pour les interprétations biostratigraphiques et environnementales. L'observation d'assemblages palynologiques dans lesquels celles-ci sont bien préservées, nombreuses et diversifiées, est ainsi préférable.

c) le rendement spécifique important des palynoflores continentales : faisant naturellement suite à l'observation précédente, il paraît logique de présumer que la diversité spécifique des assemblages provenant de milieux de dépôts continentaux sera généralement plus élevée que celle provenant de milieux marins. Pour vérifier cette hypothèse, la diversité spécifique des palynomorphes continentaux de 46 échantillons provenant de dépôts d'origines continentales et marines a été comparée (Figure II.1). Il est ainsi observé que 50% des échantillons présentent une diversité globale s'échelonnant entre 38 et 64 espèces pour les assemblages continentaux, et entre 17 et 34 espèces pour les assemblages marins. La diversité spécifique des spores et des grains de pollen pris à part est également plus importante pour les assemblages d'origine continentale. En effet, le maximum de diversité pouvant être atteint pour les assemblages continentaux s'avère deux (grains de pollen) à trois (spores) fois plus élevé que celui des assemblages marins. Il est cependant intéressant de noter que les assemblages les moins diversifiés présentent une diversité similaire pour les assemblages continentaux et marins.



**Figure II.1.** Boîtes à moustaches représentant la répartition de la diversité spécifique des palynomorphes continentaux (grains de pollen et spores) pour 46 échantillons provenant de dépôts continentaux (31 échantillons) et marins (15 échantillons ; voir Annexes 4A–4E, échantillons marqués d'une « \* »). Trois paramètres ont été mesurés : la diversité totale, la diversité des spores, et la diversité des grains de pollen.

Le choix de s'intéresser à des assemblages provenant principalement de couches continentales présente cependant des désavantages. Le premier est la difficulté de datation des couches considérées, induite par la quasi absence de marqueurs biostratigraphiques fiables, à l'exception notable des charophytes, comme indiqué précédemment. L'établissement d'une méthode de datation de ces couches devait donc être envisagé, et celle-ci sera exposée ci-après (section 5). Le second est la non-représentation de l'ensemble des étages géologiques appartenant au Crétacé Inférieur, les dépôts affleurants d'âges aptiens et albiens étant, pour la grande majorité, marins (voir Chapitre I.3). Ainsi, le corps de cette thèse ne sera pas dédié à l'analyse de palynoflores représentant l'intégralité du Crétacé Inférieur, mais se concentrera sur des périodes-clé, dont l'étude a été permise par l'analyse de dépôts continentaux (voir section 2). Dans un but de datation et de comparaison, certains assemblages provenant de couches marines hauteriviennes et albiennes ont cependant été analysés et seront présentés ici (voir sections 2, 5).

## 2. Acquisition du matériel

Les dépôts affleurants d'origine continentale ont été exposés dans le Chapitre I.3. Au cours de cette thèse, l'étude des palynoflores provenant d'une partie de ces dépôts continentaux a permis de se concentrer sur trois périodes clés représentatives du Crétacé Inférieur :

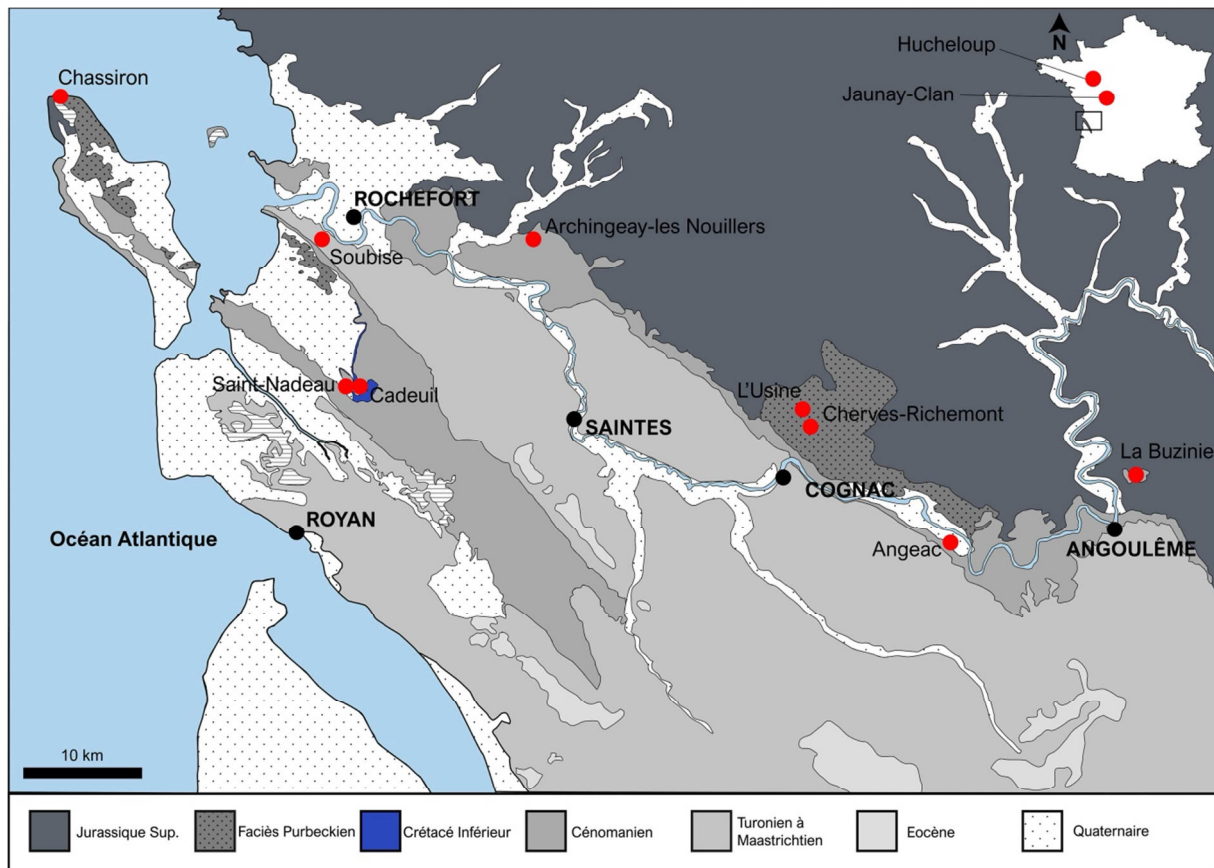
- la limite Jurassique-Crétacé et le Crétacé basal : étude de palynoflores provenant des dépôts purbecko-wealdiens des Charentes ;
- le « Wealdien » (ici Valanginien-Aptien inférieur) : étude de palynoflores provenant des dépôts wealdiens du nord du bassin de Paris (Figure I.3) ;
- la limite Crétacé Inférieur/Crétacé Supérieur : étude de palynoflores albo-cénomaniennes de l'ouest de la France.

Le matériel étudié a en grande partie été obtenu grâce à plusieurs campagnes de terrain effectuées par D. Néraudeau, D. Abit ou moi-même, entre 2010 et 2019. Elles ont permis la récolte de 125 échantillons, dont 58 ont été traités au laboratoire de Rennes, 16 au laboratoire d'Aberystwyth par D. Batten, et six au laboratoire de l'UPMC par E. Masure. Sur ces 80 échantillons traités, 69 ont été analysés au cours de cette thèse (Annexe 2). Cependant, suite au constat décevant concernant le nombre important d'affleurements disparus lors de la campagne de terrain de 2017 dans le nord de la France, il est apparu que le nombre d'échantillons fertiles récoltés n'était pas assez conséquent pour le travail envisagé ici. La réalisation de sondages profonds étant trop coûteuse pour nourrir uniquement l'ambition de la réalisation de cette thèse, il fut alors nécessaire d'obtenir des échantillons et/ou des lames par d'autres moyens. De nombreux échantillons déjà traités m'ont alors été fournis par plusieurs chercheurs (mentionnés ci-après) et par le BRGM en la personne de F. Quesnel. 51 d'entre eux ont été analysés ici.

Le détail concernant le matériel analysé (numéros d'échantillons, conditions d'acquisition, position stratigraphique) est précisé dans l'Annexe 2 et sera ré-exposé dans les sections de présentation des sites étudiés dans les Chapitres III, IV, V, et VI.

### 2.1. L'Ouest de la France

Le matériel palynologique récolté dans l'ouest de la France, principalement dans les Charentes, a permis d'étudier des palynoflores de la limite Jurassique/Crétacé (Chassiron, Cherves-Richemont, L'Usine), du Crétacé Inférieur (Angeac, Soubise), ainsi que des palynoflores albo-cénomaniennes (Saint-Nadeau, Cadeuil, Archingeay-Les Nouillers, Jaunay-



**Figure II.2.** Carte géologique de Charente-Maritime et de Charente, avec localisation des sites étudiés (en rouge). Le contenu palynologique de deux sites localisés dans le sud du bassin de Paris a également été étudié (Jaunay-Clan ; Hucheloup).

Clan, La Buzinie, Hucheloup). Il provient de onze sites (Figures II.2) dont l'extension stratigraphique des dépôts est exposée dans la figure de synthèse à la fin de cette section (Figure II.5).

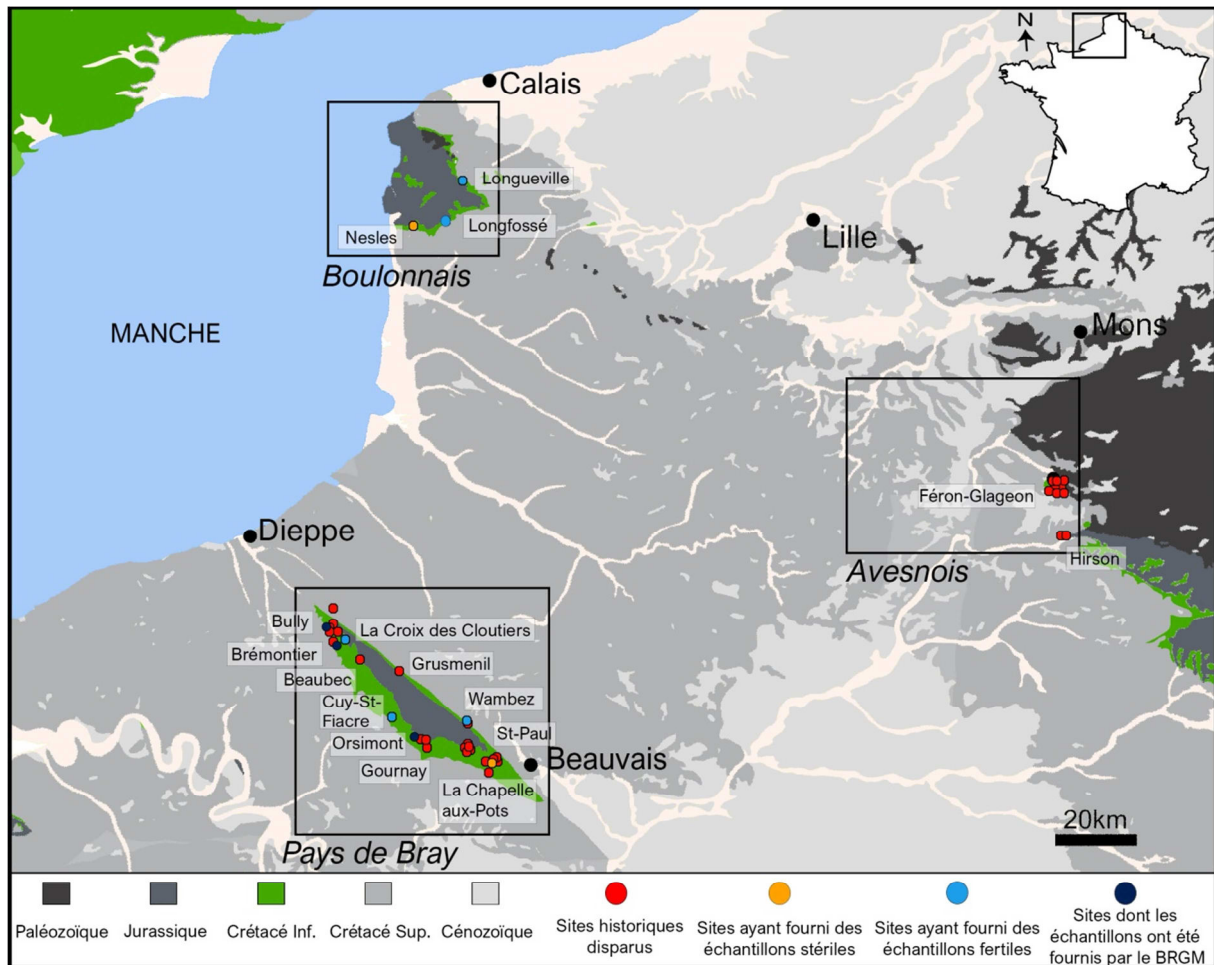
- Chassiron : quinze échantillons ont été récoltés en 2018 et en 2019 par D. Abit et moi-même, dont dix traités au laboratoire de Rennes. Ajoutés à cela, trois échantillons prêtés par J. Schnyder et deux échantillons prêtés par le BRGM ont été analysés.
- Cherves : dix échantillons, dont sept traités et analysés, ont été récoltés en 2018 par moi-même. 13 échantillons supplémentaires, prêtés par J. Schnyder ont été analysés
- Angeac : sept échantillons récoltés par D. Néraudeau, puis préparés par E. Masure et D. Batten ont été analysés (Polette et al., 2018). Treize échantillons supplémentaires ont été récoltés par D. Néraudeau et moi-même, mais leur contenu n'a pas été analysé.



- L'Usine : cinq échantillons ont été récoltés par D. Néraudeau. Trois d'entre eux ont été traités au laboratoire de Rennes, et deux par D. Batten. Trois ont été analysés.
- Soubise : sept échantillons fournis par D. Néraudeau ont été traités au laboratoire de Rennes. Un échantillon supplémentaire, déjà traité, a été prêté par D. Batten. Ils ont tous été analysés.
- Saint-Nadeau/Cadeuil : sept échantillons, dont six traités au laboratoire de Rennes ont été récoltés sur le terrain en 2018, par moi-même, dans la carrière de Saint-Nadeau. Huit échantillons ont été récoltés dans la carrière de Cadeuil lors de cette même campagne de terrain, mais n'ont pas été analysés suite au travail en collaboration avec Peyrot et al. (2019, voir chapitre VI).
- Archingeay-Les Nouillers : quatre échantillons ont été récoltés sur le terrain en 2018 par moi-même, et le contenu de deux a été analysé. Quatre autres échantillons récoltés par D. Néraudeau, ont été préparés par D. Batten. Quatre d'entre eux ont été analysés.
- Jaunay-Clan : onze échantillons récoltés par X. Valentin et D. Néraudeau ont été préparés par A. Cincotta (dix) et par D. Batten (un ; Polette et al., 2019). Ils ont tous été analysés.
- La Buzinie : un échantillon récolté par D. Néraudeau a été préparé par D. Batten, et analysé ici (Peyrot et al., 2019).
- Hucheloup : quatre échantillons récoltés par D. Néraudeau, et préparés par D. Batten, ont été analysés (Fleury et al., 2017).

### 2.2. Le nord du bassin de Paris

Le matériel étudié ici a principalement été récolté lors de plusieurs campagnes de terrain effectuées par F. Quesnel (pour le pays de Bray) et moi-même en 2017 dans le nord-ouest et le nord de la France, au niveau des terrains affleurants du Crétacé Inférieur du pays de Bray, du Boulonnais et de l'Avesnois (Figure II.3).



**Figure II.3.** Carte géologique simplifiée du nord de la France avec localisation des sites prospectés en 2017.

En utilisant les données bibliographiques à disposition sur ces différentes régions (voir Chapitre I.2), ainsi que les notices des cartes géologiques du BRGM au 1/50 000 indiquant la position d'anciennes carrières, je suis allée prospecter une première fois au niveau du pays de Bray avec l'aide de F. Quesnel en mars 2017 et une seconde fois au niveau du Boulonnais et de l'Avesnois en juillet 2017. Ces campagnes de terrain ont abouti à la visite de 27 sites et anciennes carrières dans le pays de Bray, de trois sites dans le Boulonnais, et de onze sites dans l'Avesnois. La plupart de ces anciennes carrières ont aujourd'hui disparu ou sont

inaccessibles, correspondant souvent à des zones ennoyées, végétalisées, ou complètement comblées (Figure II.4A–4F). Les anciennes sablières de Féron-Glageon, où la présence de macro- et microrestes végétaux avait été reportée par Carpentier (1927) et par Delcourt et Sprumont (1957, 1959), ont toutes disparu (Figure II.4E). Il en va de même pour les carrières du sud du pays de Bray, au niveau de la Chapelle-aux-Pots et de Saint-Paul, qui correspondent aujourd'hui à des parcelles de forêt ou à des terrains vagues (Figure II.4A–II.4C).

Quelques localités ont tout de même fourni des échantillons, dont certains se sont avérés stériles (Figure II.3), mais d'autres ont permis d'observer une palynoflore diversifiée et abondante. Ces localités correspondent aux carrières de Cuy-Saint-Fiacre (pays de Bray) et de Longueville (Boulonnais), dont les coupes géologiques seront présentées avec les résultats palynologiques. Les localités de La Croix des Cloutiers et de Wambez ont fourni des échantillons non stériles, mais néanmoins très pauvres, dont la composition sera abordée brièvement dans le Chapitre V. Les niveaux affleurants du Crétacé Inférieur de cette région s'échelonnent du « Néocomien » continental indifférencié à l'Albien supérieur marin. 32 échantillons ont été récoltés dans des niveaux néocomiens à aptiens, 21 d'entre eux ont été traités au laboratoire de Rennes, et 20 ont été analysés (Annexe 2). Ils proviennent des sites de Cuy-Saint-Fiacre, de Longueville, de Wambez, de la Croix des Cloutiers, et de Longfossé, dont les caractéristiques palynologiques et géologiques seront l'objet du Chapitre V (Figure II.3). Douze échantillons supplémentaires du pays de Bray, provenant des sables wealdiens d'Orsimont, de la carrière de Brémontier (Chapitre V), ainsi que des argiles albiennes de Bully ont été fournis par le BRGM (Chapitre VI ; Annexe 2).

### 2.3. *Autres*

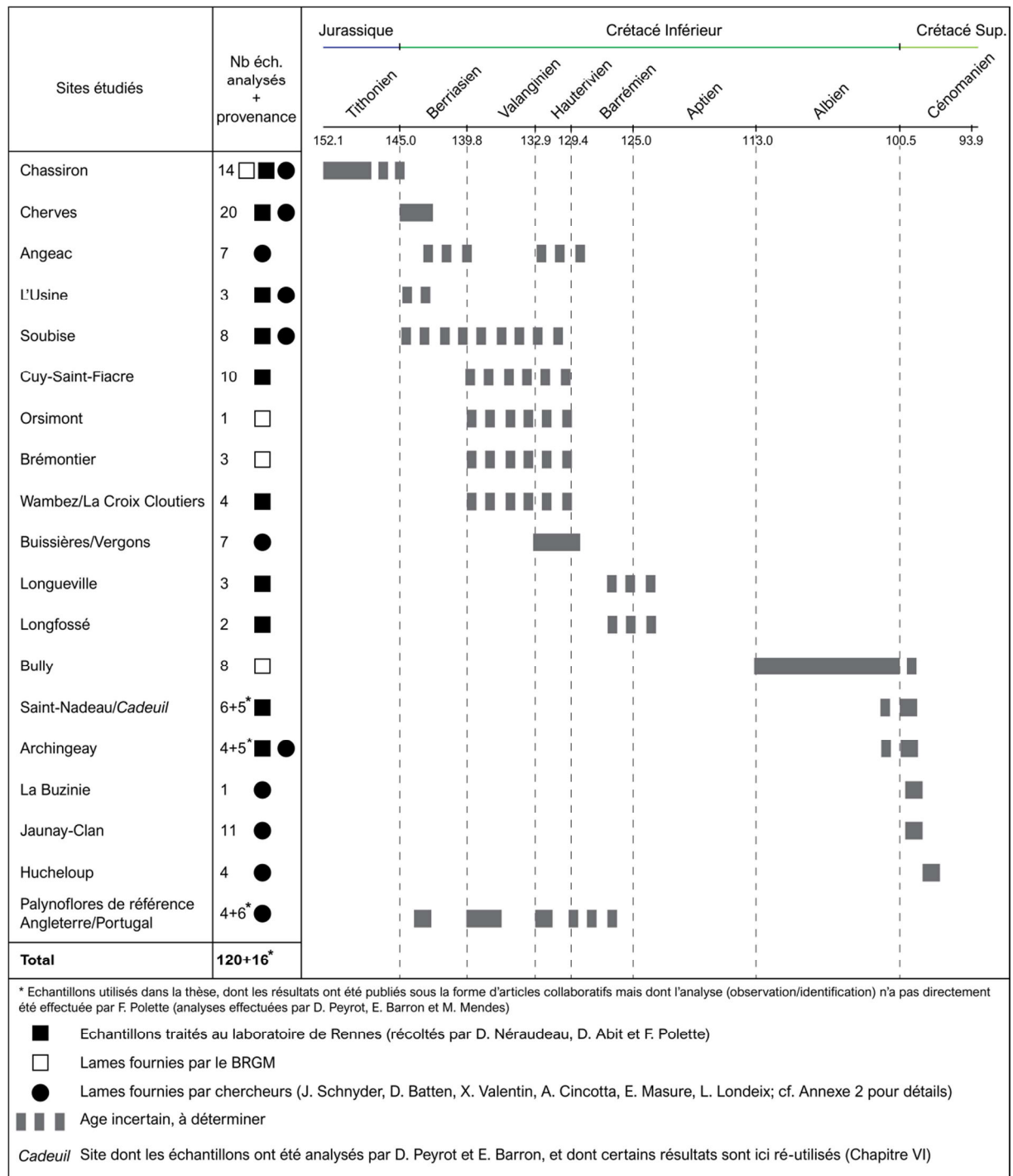
Enfin, onze échantillons provenant de niveaux continentaux d'Angleterre (fournis par D. Batten) et des niveaux marins du sud-est de la France (fournis par L. Londeix) ont été analysés dans le but de comparer différentes palynoflores, et d'établir une méthode de datation des assemblages palynologiques continentaux. Ils seront mentionnés dans la section 5 de ce chapitre.

Au total, le contenu palynologique de 120 échantillons, dont l'âge des dépôts correspondants s'échelonne entre le Tithonien et le Cénomaniens moyen, a été analysé au cours de cette thèse. Ils sont associés à 20 sites français, et à quatre sites du sud de l'Angleterre (Figure II.5 ; voir section 5).





**Figure II.4.** Photos de quelques anciennes carrières ayant exposé autrefois des dépôts du Crétacé Inférieur dans le nord de la France. **A-B.** Anciennes carrières de la Chapelle-aux-Pots, prospectées par Carpentier et Koeniguer, pays de Bray. **C.** Saint-Paul, pays de Bray. **D.** Ancienne carrière de Longfossé, transformée en étang peu profond, Boulonnais. **E.** Ancienne sablière de la Tape-Jean à Féron-Glageon, prospectée par Carpentier, désormais végétalisée et inaccessible, Avesnois. **F.** Bois de Hirson, avec vestiges de l'ancienne carrière indiquée sur la carte Hirson 1/50 000, Avesnois.



**Figure II.5.** Liste des sites étudiés. Chaque site est accompagné du nombre d'échantillons analysés, de la provenance de ces échantillons, et de la distribution stratigraphique potentielle des dépôts associés.

### 3. Méthode d'extraction palynologique en laboratoire

Comme précisé dans la section précédente, parmi les 125 échantillons récoltés lors des campagnes de terrain, 58 ont fait l'objet d'extraction palynologique au laboratoire de palynologie de l'Université de Rennes 1 (Annexe 2). Ce laboratoire, construit en 2016, était initialement prévu pour accueillir des palynologues spécialisés en archéologie, sa structure ayant donc été pensée en ce but. Les méthodes d'extractions palynologiques archéologiques étant sensiblement différentes de celles utilisées en paléontologie, il a donc fallu mettre en place un protocole adapté au matériel déjà présent. Avec l'aide et les conseils de C. Leroyer, D. Aoustin, D. Batten, L. Morrison, L. Londeix, L. Charrieau, et les exemples de protocoles proposés par Traverse (2007), une méthode d'extraction en sept étapes a été élaborée et est ici présentée en Figure II.6.

Afin de tester ce protocole, mais également dans le but d'être initiée aux méthodes de laboratoire et à la manipulation d'acides dangereux, une formation d'une semaine a été organisée en mars 2017 au laboratoire archéologique POLEN de l'Université de Nantes, sous la supervision du technicien de laboratoire L. Charrieau. L'extraction de seize échantillons (MPR 0001–MPR 0016 ; Annexe 2) a été entreprise lors de cette semaine, mais ces derniers n'étant pas restés suffisamment longtemps au contact de l'HF, les lames obtenues se sont avérées inexploitable.

De manière générale, l'utilisation d'HF à 40% s'est révélée problématique lors de l'extraction des palynomorphes, car les minéraux ont rarement été entièrement détruits. L'utilisation de chlorure de zinc peut dans ce cas être envisagée, mais le coût onéreux de ce produit en a réduit l'utilisation au strict minimum. L'achat d'HF de concentration supérieure n'était pas possible non plus, car désormais peu disponible sur le marché et/ou très coûteux. L'option consistant à chauffer les résidus baignés d'HF n'a pas été envisagée ici non plus, aujourd'hui interdite car considérée trop dangereuse. L'achat d'un agitateur orbital, permettant le brassage constant du résidu avec la solution, couplé à l'ajout fréquent d'HF ont donc été préférés ici, et ont permis d'obtenir des lames relativement pauvres en minéraux résiduels.

**Figure II.6.** Protocole d'extraction palynologique développé pour le traitement d'échantillons paléontologiques au laboratoire de l'Université de Rennes 1, avec photos correspondant aux sept étapes décrites. →



1. Préparation de l'échantillon
 

Broyer l'échantillon  
Argile: 5-10g  
Calcaire: 20g  
et le transférer dans un bûcher  
en polypropylène de 250mL
2. Décalcification
 

**10% HCl**, laisser jusqu'à la fin  
de la réaction  
Centrifuger (5 min, 3000 rpm)

Rincer et centrifuger (5 min, 3000 rpm)  
jusqu'à ce que la préparation  
soit neutre (3-4 fois)
3. Déminéralisation
 

**HF 40%**, laisser les échantillons plusieurs jours sur  
un agitateur orbital, et ajouter de l'HF frais si nécessaire

Transférer les résidus dans des tubes à centrifuger  
en polypropylène de 50mL  
Centrifuger (5 min, 3000 rpm)

Rincer en utilisant **37% HCl** pour le  
premier rinçage  
(afin d'éviter l'accumulation de gels  
de fluorosilicate)  
Centrifuger (5 min, 3000 rpm)

Rincer et centrifuger (5 min, 3000 rpm)  
jusqu'à ce que la préparation  
soit neutre (4-5 fois)

Préparer une lame test avant  
traitements ultérieurs (oxydation,  
cuve à ultrasons)
4. Oxydation
 

Si nécessaire (matériel sombre), traiter au **69% HNO<sub>3</sub>**  
en chauffant les échantillons avec l'HNO<sub>3</sub> au bain marie  
(de 15min à plusieurs heures)

Vérifier régulièrement l'apparence des résidus sur une lame

Rincer et centrifuger (5 min, 3000 rpm)  
jusqu'à ce que la préparation  
soit neutre (4-5 fois)
5. Dispersion de la  
matière organique
 

Passer les résidus à la cuve à ultrasons  
afin de disperser la matière organique  
(de 30 sec. à 2min)
6. Tamisage
 

Tamiser le résidu en utilisant des tamis  
à mailles de 10µm et 200µm,  
en gardant uniquement la fraction  
déposée dans le tamis 10µm
7. Préparation des lames
 

Centrifuger (5 min, 3000 rpm)  
puis transférer les résidus dans des tubes  
de transport 5mL (plusieurs centrifugations  
peuvent être nécessaires,  
5min, 2000 rpm)

Préparer les lames sur une  
plaque chauffante, avec 3 gouttes de  
résidu et 3 gouttes de gelée glycinée  
«Brunel Micro Ltd»



Les échantillons ont généralement été traités par sessions de six. Chaque session a duré environ une semaine, en incluant les jours de dissolution des minéraux par l'HF, où aucune présence au laboratoire n'était nécessaire.

#### **4. Observations, comptages et identifications**

##### *4.1. Observations*

La totalité des observations palynologiques s'est effectuée sur un microscope optique Leitz Orthoplan, et la prise de photo a été faite à l'aide d'une caméra Amscope MU1400. Quelques observations de mégaspores, montées et envoyées par D. Batten, ont été effectuées grâce à un microscope électronique à balayage de table PhenomXL.

##### *4.2. Comptages*

Plusieurs méthodes ont été tentées afin d'obtenir un comptage efficace des palynomorphes. 400 spécimens, représentant un nombre standard utilisé dans de nombreuses publications, ont été enregistrés lors de l'observation des premiers échantillons. Cependant, il a rapidement été constaté que ce nombre n'était pas suffisant pour appréhender la diversité d'un assemblage palynologique continental. Traverse (2007) faisait déjà état du problème associé au comptage minimal requis nécessaire à la détermination d'un assemblage sub-complet. En effet, selon l'assemblage considéré, la majorité (80-90%) de la diversité spécifique peut être atteinte à des quantités de spécimens enregistrés très diverses, allant d'une centaine à plus de 4000 individus. Ainsi, afin de définir une méthode cohérente et standardisée, il était nécessaire de définir le type d'informations souhaité et l'utilisation interprétative de ce comptage à l'issue de l'observation des lames.

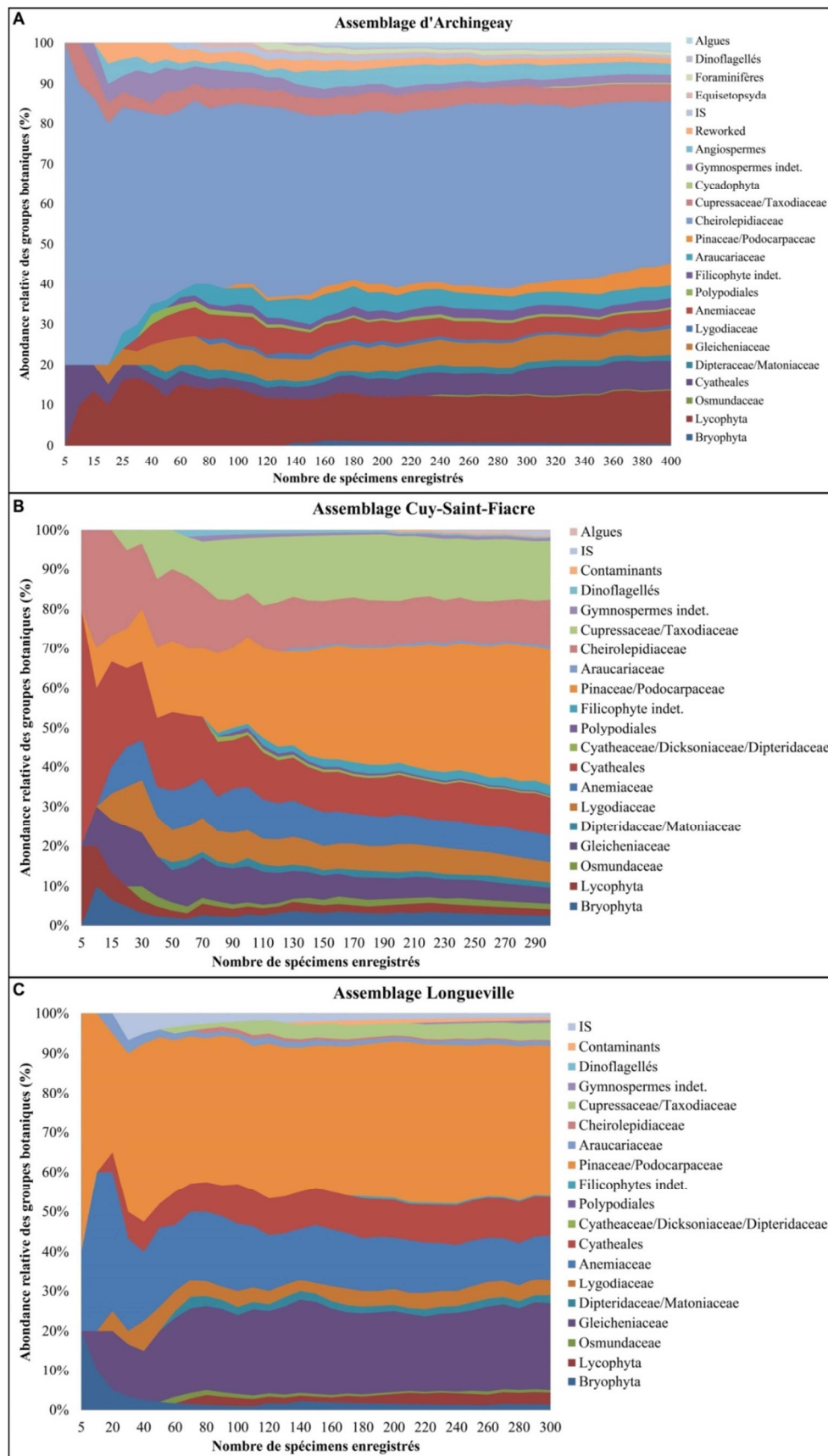
##### 1) Interprétations paléoenvironnementales : enregistrement et identification méthodiques d'un nombre donné de palynomorphes.

Le but premier d'un enregistrement et d'une identification méthodiques d'un nombre donné de palynomorphes est l'établissement de comparaisons en terme d'abondances relatives de différents groupes considérés (morphologiques, spécifiques, botaniques), afin de dresser des conclusions écologiques et paléoenvironnementales. En effet, si l'assemblage est observé à d'uniques fins stratigraphiques, les abondances relatives entre différents taxa sont d'une

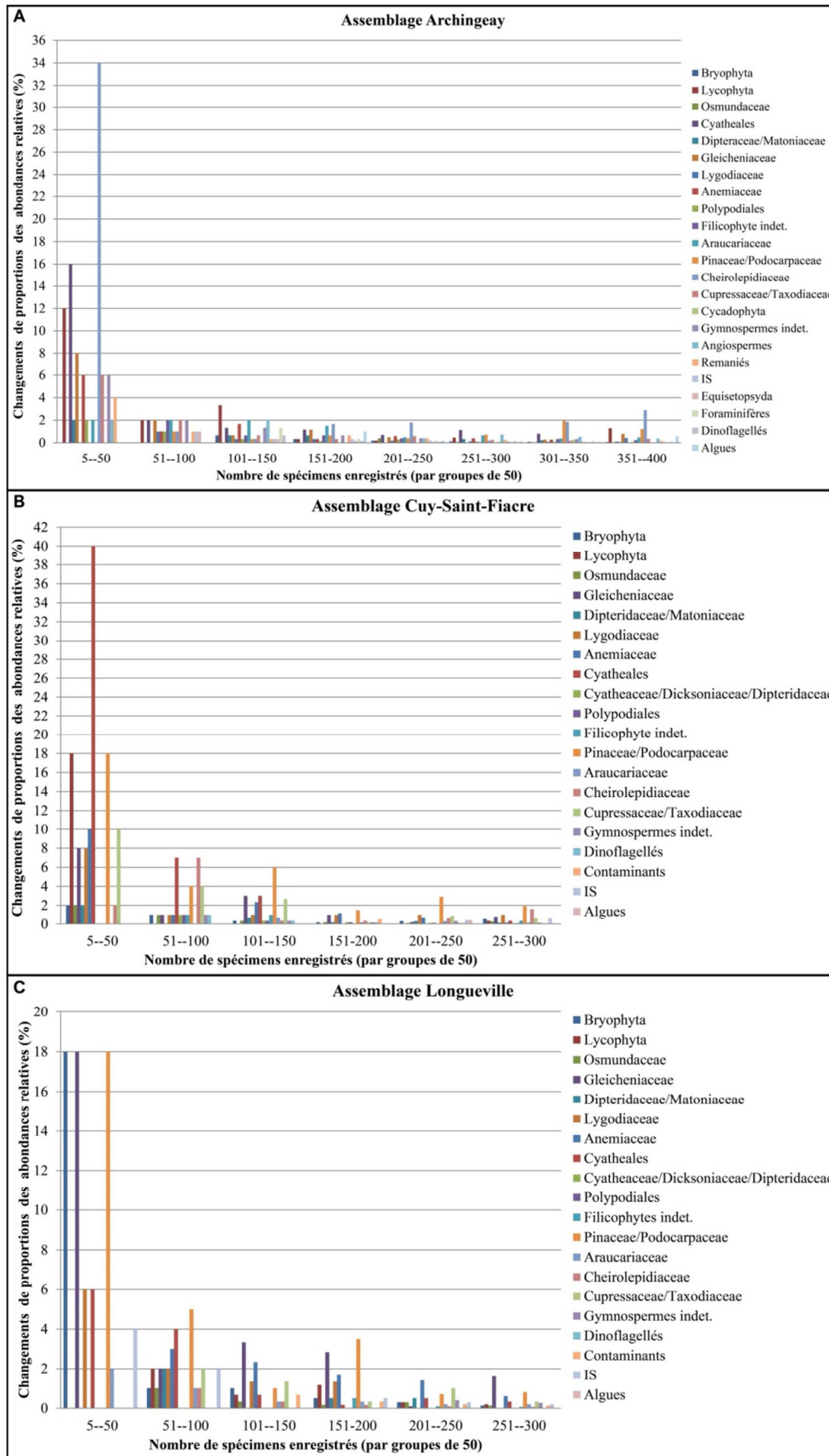


moindre importance, la diversité spécifique, avec notamment l'identification d'espèces à courte distribution temporelle, étant plus informative. Il n'est alors pas nécessaire d'enregistrer et de compter toutes les formes rencontrées, mais uniquement les espèces nouvelles. Le nombre minimum de spécimens enregistrés et identifiés sera donc celui qui permettra d'obtenir une interprétation paléoenvironnementale fiable. Pour ce faire, il faut déterminer la nature des groupes qui feront l'objet de comparaisons d'abondances relatives. En d'autres termes, est-il plus judicieux, d'un point de vue paléoenvironnemental, de comparer entre elles les abondances de toutes les espèces de palynomorphes (*Gleicheniidites senonicus*), des genres (*Gleicheniidites*), des groupes morphologiques (spores lisses), ou des familles/classes botaniques associées aux palynomorphes (Gleicheniaceae) ? Compte tenu des problèmes taxonomiques liés aux espèces de palynomorphes continentaux du Crétacé Inférieur, engendrés par l'imprécision de nombreuses diagnoses, il paraît plus prudent de considérer ici les familles ou classes botaniques associées aux spores et grains de pollen rencontrés. Ajoutée à cela, la comparaison des abondances de différentes familles botaniques, dont les spécificités écologiques sont connues, permet une reconstitution paléoenvironnementale plus claire que celle obtenue par la comparaison d'abondances d'espèces palynologiques ou de groupes morphologiques.

Afin de déterminer le nombre minimum de spécimens à prendre en compte pour obtenir des abondances relatives stables, le comptage et l'identification de plusieurs centaines de spécimens, ensuite associés à des familles/classes botaniques, ont été entrepris en s'appuyant sur trois assemblages continentaux très riches (Figures II.7, II.8). Il a été remarqué qu'à partir d'environ 150 spécimens enregistrés, les abondances relatives respectives des différentes familles/classes botaniques devenaient relativement stables avec quelques variations selon l'assemblage considéré (Figure II.7). Ces abondances relatives sont très instables entre 50 et 100 spécimens, mais se stabilisent à partir de 100–150 spécimens (Figure II.8). Les abondances relatives de l'assemblage d'Archingeay deviennent stables à partir de 100 spécimens, chaque groupe atteignant une variabilité inférieure à 2% pour 50 spécimens comptés. Pour les assemblages de Cuy-Saint-Fiacre et de Longueville, la variabilité des abondances devient inférieure à 2% entre 150–200 spécimens et 200–250 spécimens (Figure II.8). Ainsi, les variations des abondances relatives respectives de chaque groupe botanique présentent une période d'affinement entre 150 et 250 spécimens, au cours de laquelle elles diminuent progressivement, passant de 2–5% à <1–2%. En conséquence, afin d'obtenir l'interprétation paléoenvironnementale la plus fiable possible, **250 spécimens** ont été comptés et enregistrés méthodiquement pour chaque assemblage palynologique.



**Figure II.7.** Evolution de l'abondance relative des différents groupes botaniques en fonction du nombre de palynomorphes enregistrés. **A.** Assemblage d'Archangeay. **B.** Assemblage de Cuy-Saint-Fiacre. **C.** Assemblage de Longueville.

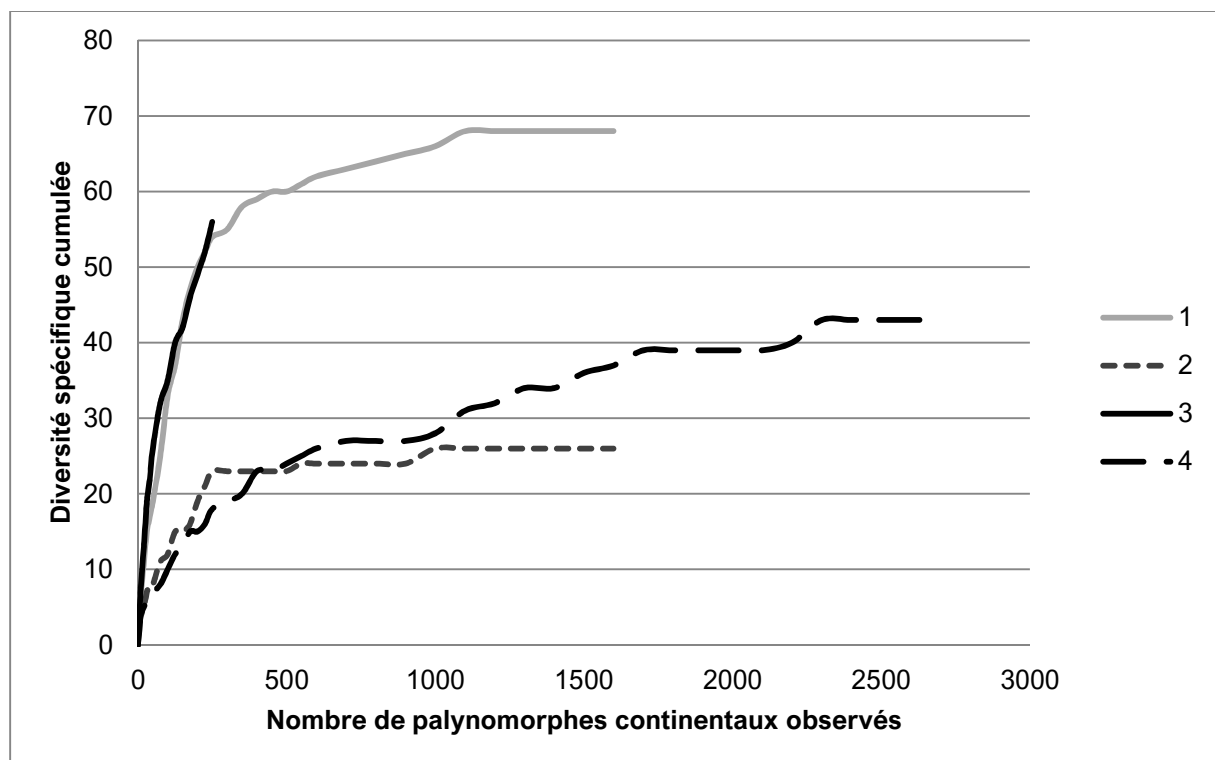


← **Figure II.8.** Evolution des variations de proportions des abondances relatives des différents groupes botaniques par groupes de 50 palynomorphes. **A.** Assemblage d'Archingeay. **B.** Assemblage de Cuy-Saint-Fiacre. **C.** Assemblage de Longueville. Ex : entre 5 et 50 spécimens enregistrés pour l'assemblage d'Archingeay, l'abondance relative des Cheirolepidiaceae varie de 34%. Entre 50 et 100 spécimens enregistrés, elle varie de 2%. Ainsi, entre 5 et 100 spécimens enregistrés, elle varie de 36%.

## 2) Interprétations paléoenvironnementales et stratigraphiques : identification du nombre maximum d'espèces palynologiques

Le comptage et l'identification de 250 spécimens ne sont certainement pas suffisants pour enregistrer la diversité spécifique exhaustive d'un assemblage palynologique continental, et il est souvent nécessaire d'observer plus de 1000 spécimens pour obtenir une diversité spécifique représentative de l'assemblage (Traverse, 2007).

Afin d'appréhender au plus juste cette diversité, des courbes de raréfaction ont été réalisées pour chaque assemblage palynologique (Figure II.9). Une courbe de raréfaction est le produit de la relation entre la diversité spécifique cumulée et le nombre de spécimens observés dans un assemblage donné.



← **Figure II.9.** Exemples de courbes de raréfaction pour quatre assemblages hypothétiques. **1.** Assemblage riche et diversifié, un plateau est atteint entre 1000 et 1500 spécimens observés. **2.** Assemblage peu diversifié comportant une espèce dominante : un plateau semble être atteint avant 500 spécimens, mais l'observation de plus de 1000 spécimens est nécessaire pour atteindre le maximum de diversité. **3.** Assemblage riche et diversifié, le plateau n'est cependant pas atteint car le matériel palynologique n'était pas assez suffisant (échantillon déjà traité, prêté par une source extérieure) et la composition de l'assemblage doit être considérée avec précaution en termes stratigraphique et paléoenvironnemental. **4.** Assemblage relativement riche et diversifié, dont le plateau tarde à s'établir.

Lorsqu'un plateau est atteint, il est considéré que la diversité d'un assemblage est correctement représentée. Ici, le plateau est considéré comme atteint lorsqu'aucune nouvelle espèce n'est identifiée pour environ 200 spécimens comptés. Pour les assemblages peu diversifiés, dont au moins 80% de l'abondance n'est représentée que par une seule espèce, il est cependant aisé d'atteindre très rapidement 200 spécimens sans rencontrer de nouvelle espèce. Il est alors conseillé de compter 100-300 spécimens de plus pour s'assurer que la diversité maximale de l'assemblage est atteinte. Il a été observé que la quasi-totalité de la diversité d'un assemblage était en général appréhendée autour de 1500 spécimens observés, même si l'observation de plus de 4000 spécimens a été nécessaire pour de rares assemblages.

### 3) Synthèse

La méthode de comptage suivante a donc été adoptée : pour chaque assemblage palynologique, 250 spécimens ont été comptés et identifiés afin d'obtenir un signal paléoenvironnemental fiable. A l'issue de ce comptage, un maximum de palynomorphes ont été observés, comptés, mais n'ont été identifiées que les formes/espèces nouvelles. Si l'assemblage s'avère très riche, l'observation s'arrête quand 1200–1500 spécimens sont comptés. L'identification de toutes les espèces est ensuite effectuée, et la courbe de raréfaction de l'assemblage réalisée. Si le plateau apparaît alors loin d'être atteint, des comptages supplémentaires sont effectués.

### 4.3. *Identifications*

Les identifications des espèces de spores et grains de pollen ont été effectuées à l'aide de plusieurs synthèses palynologiques portant sur des dépôts du Crétacé Inférieur et du Cénomaniens, à l'échelle mondiale. Parmi ces travaux, les plus importants sont ceux de Couper (1953, 1958), Delcourt et Sprumont (1955), Potonié (1956) Balme (1957), Cookson et

Dettmann (1958), Krutzsch (1959), Groot et Penny (1960), Pierce (1961), Bolchovitina (1961), Pocock (1962, 1964), Delcourt et al. (1963), Dettmann (1963), Brenner (1963), Deák (1963, 1964), Singh (1964, 1971, 1983) Döring (1965), Van Amerom (1965), Burger (1966), Hedlund (1966), Norris (1967, 1969, 1970), Dettmann et Playford (1968), Kemp (1970), Playford (1971), Dörhöfer (1977, 1979), Dörhöfer et Norris (1977), Doyle et Robbins (1977) Ames et Spackman (1981), Juhász (1983), Ward (1986), Fensome (1987), Burden et Hills (1989), Ravn (1995), et de Batten (1996).

L'appartenance des palynomorphes à des familles botaniques a été déterminée par la consultation de nombreux travaux. Un tableau de synthèse présentant les affinités botaniques des genres de palynomorphes, ainsi que les préférences écologiques des plantes productrices est fourni en Annexe 3.

## **5. Méthode de datation des assemblages continentaux**

Comme introduit précédemment, les assemblages palynologiques continentaux du Crétacé Inférieur sont difficiles à dater à cause de la quasi absence de marqueurs biostratigraphiques forts. Obtenir une datation fiable en utilisant uniquement un assemblage constitué de spores et de grains de pollen de gymnospermes n'est en effet pas chose aisée, car 1) la plupart des espèces présentent une distribution temporelle très étendue, et 2) l'établissement de diagnoses nombreuses et imprécises ont induit l'existence d'une multitude d'espèces morphologiques très semblables, présentant souvent des caractères spécifiques qui se recourent, et dont l'utilisation finit par engendrer des confusions taxonomiques et stratigraphiques. Ce dernier problème a été causé par la réalisation de conséquents traités taxonomiques, entre les années 1950 et 1980, qui auraient mérité par la suite d'importantes révisions synonymiques. En effet, si trois morpho-espèces très semblables sont décrites par des auteurs différents dans des couches d'âges divers, chacune de ces trois espèces, certainement synonymes, aura une distribution temporelle potentiellement erronée. Différentes propositions sont alors présentées dans ce manuscrit pour tenter de faire face à ces difficultés.

### *5.1. Utilisation de statistiques pour discuter la taxonomie des spores verruquées*

Les spores verruquées sont produites par des fougères tropicales appartenant probablement à la famille des Lygodiaceae (et potentiellement à celle des Cyatheaceae/Dicksoniaceae). Elles sont, à l'échelle mondiale, très abondantes dans les assemblages du Crétacé Inférieur, et la diversité des formes pourrait fournir une information stratigraphique précieuse. Cependant, de trop nombreux genres et espèces ont été érigés pour décrire ces formes. Il en résulte une littérature taxonomique inutilement confuse, qui impacte directement la fiabilité des interprétations stratigraphiques que ces palynomorphes pourraient fournir. Ces problèmes taxonomiques seront abordés au cours de cette thèse, et l'utilisation d'Analyses en Composantes Principales est proposée afin, d'une part, de réduire statistiquement le nombre de genres et donc d'espèces palynologiques, et d'autre part, de discuter l'application biologique derrière l'établissement d'espèces morphologiques en paléo-palynologie. Ces analyses correspondent plus à une discussion taxonomique qu'à une méthode de datation réellement applicable immédiatement. Elles seront présentées dans le Chapitre II du Tome 2.

### *5.2. Etablissement de courbes de fréquence d'apparition des espèces palynologiques dans la littérature*

Les espèces palynologiques du Crétacé Inférieur présentent souvent une distribution temporelle très étendue. Cependant, la valeur de ces distributions est souvent biaisée par la subjectivité de l'observateur et les identifications erronées dans de nombreuses publications. Là encore, ces erreurs d'identification sont souvent causées par une taxonomie inutilement fournie et confuse. Ainsi, tenant compte des publications qui notent la présence d'une espèce donnée dans des couches bien plus anciennes ou plus récentes que celles ayant livré l'holotype, la plupart des formes présentent une distribution temporelle potentiellement très longue. Il n'est alors pas rare d'observer un assemblage composé de plusieurs dizaines d'espèces, dont la distribution temporelle s'échelonne imprécisément du Jurassique Supérieur jusqu'au Crétacé Supérieur par exemple.

Pour pallier ce problème, il a été entrepris de noter la fréquence à laquelle les espèces les plus intéressantes biostratigraphiquement étaient rencontrées dans la littérature, pour une couche d'un âge donné. Si une espèce présente une distribution s'échelonnant de l'Hauterivien au Barrémien, qu'elle a été rencontrée très fréquemment dans des couches hauteriviennes, et très peu souvent dans des couches barrémiennes, il est difficile de conclure quant à l'âge

hauterivien ou barrémien du dépôt. Cependant, si trois autres espèces rencontrées dans l'assemblage présentent une distribution similaire, et qu'elles ont également été enregistrées plus fréquemment dans des niveaux hauteriviens, alors il devient plus probable que l'assemblage soit d'âge hauterivien.

Des courbes de fréquence (Figure II.10) ont alors été réalisées en enregistrant toutes les mentions d'une espèce dans la littérature portant sur la palynologie des dépôts correspondant à l'Hémisphère Nord au Crétacé (si celle-ci est en ma possession), avec l'âge correspondant, les auteurs, le pays, et les pages d'intérêt. Il est également noté si la mention est accompagnée d'une photo, et si oui, si l'identification paraît correcte. À terme, les courbes sont lissées en prenant en compte le nombre de publications traitant de dépôts d'un âge en particulier. En effet, si la présence d'une espèce est mentionnée deux fois dans des dépôts hauteriviens et quatre fois dans des dépôts barrémiens, l'importance de cette information sera fonction du nombre de publications mentionnant des dépôts hauteriviens et/ou barrémiens. La courbe de fréquence d'une espèce est établie en utilisant un Indice de Fréquence calculé pour chaque point correspondant à un âge donné. Cet Indice de Fréquence correspond au pourcentage de mention d'une espèce pour un âge donné dans la littérature, après lissage. Pour un point de la courbe, il se calcule comme suit :

$$IF_{\text{âge}} = \frac{\frac{A}{B+C_{\text{âge}}}}{\sum \frac{A}{B+C_{\text{âges}}}} \times 100$$

**A** = Nombre de mentions d'une espèce pour un âge donné

**B** = Nombre total de publications mentionnant l'espèce

**C** = Nombre de publications incluant l'âge donné faisant mention de l'espèce (> ou =A : attention, l'espèce mentionnée dans la publication présente peut-être une distribution temporelle qui n'inclut pas l'âge donné).

*Exemple* : Une espèce est mentionnée dans 100 publications. Parmi ces 100 publications, 80 incluent des dépôts d'âge hauterivien, et 40 des dépôts d'âge barrémien. L'espèce est, quant à elle, mentionnée 50 fois dans des dépôts hauteriviens et 40 fois dans des dépôts barrémiens. L'indice de fréquence sera :

$$IF \text{ part. (Hauterivien)} = 50/(100+80) = 0.28$$

$$IF \text{ part. (Barrémien)} = 40/(100+40) = 0.29$$





Cette méthode peut s'avérer pratique pour dater des assemblages comprenant principalement des espèces à distribution temporelle étendue, mais présente cependant de nombreux biais auxquels il faut essayer d'être vigilant :

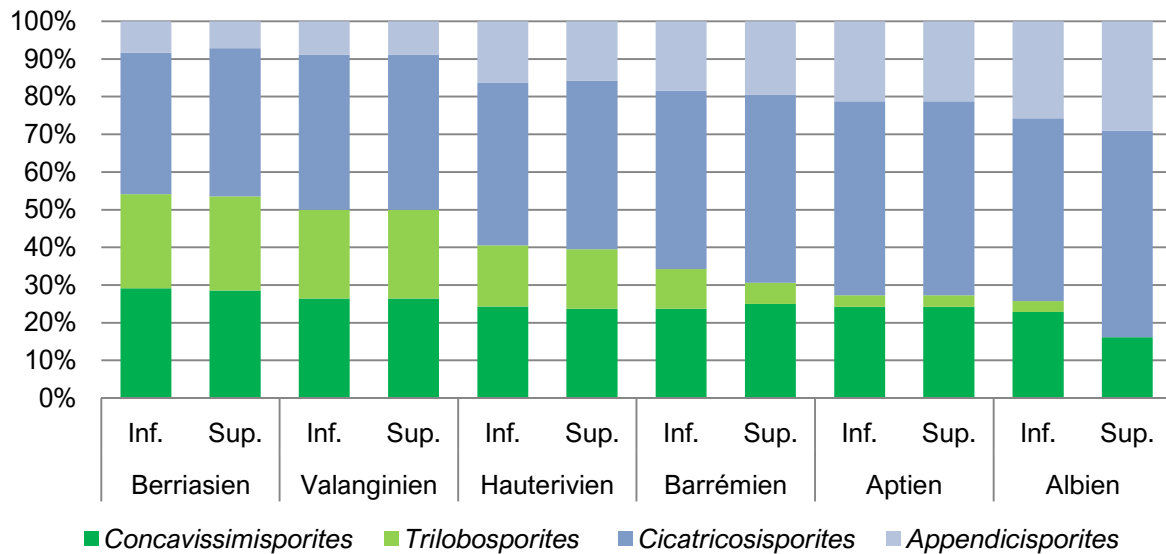
- l'exactitude de détermination des espèces par les différents auteurs ;
- l'absence de mention d'une espèce pour un âge donné dans la littérature, qui peut être interprétée comme une information stratigraphique, mais peut également résulter d'un hasard ou d'un oubli de consultation ;
- les méthodes utilisées par les auteurs pour dater leurs assemblages : si l'assemblage est daté par les palynomorphes continentaux, il peut en résulter la surreprésentation d'une espèce pour un âge donné si cette espèce est considérée comme un marqueur stratigraphique de l'âge donné et utilisée pour dater les couches ;
- le contexte de mention de l'espèce dans une couche d'un âge donné : certains auteurs peuvent ré-utiliser les données d'autres publications, créant un biais de surreprésentation d'une espèce pour un âge donné ;
- le nombre de mentions d'une espèce dans la littérature : j'ai évité de prendre en compte les espèces mentionnées dans moins d'une dizaine de publications, qui fourniraient une résolution stratigraphique potentiellement erronée. Ces espèces peuvent par exemple correspondre à des formes décrites dans des articles peu accessibles à la communauté scientifique durant une période donnée (*e.g.* articles russes des années 1970-1980, inaccessibles de par la langue et le contexte géopolitique).

Le site de références *Palynodata* a abondamment été utilisé pour trouver la littérature faisant mention d'une espèce donnée.

*Addendum* : Une méthode de datation quasi-équivalente se basant sur les palynomorphes marins a été développée par L. Londeix. Nous avons discuté informellement de ces méthodes en 2018, L. Londeix ayant commencé l'acquisition de ses données peu après la fin de sa thèse, et moi-même lors de l'écriture du manuscrit sur la palynoflore de Hucheloup (Fleury et al., 2017, fig. 13). La méthode de L. Londeix, déjà mentionnée dans un résumé de 2014 (Londeix, 2014) a été officiellement développée et publiée en 2018 (Londeix, 2018). J'ai malheureusement appris l'existence de cette publication post-soutenance, justifiant cet *addendum* nécessaire. Il y présente un indice très similaire à l'IF qu'il nomme ISA (*Index of Stratigraphical Abundance*), et dont la valeur « nSeq » correspond ici à « B+C ».

### 5.3. Observation du rapport entre le nombre d'espèces de spores cicatricosées et verruquées dans un assemblage

Comme pour les courbes de fréquence d'apparition d'une espèce dans la littérature, force est de constater qu'il est plus fiable de raisonner en terme d'assemblage plutôt qu'en terme d'espèce isolée quand il s'agit de dater des dépôts continentaux. Les spores verruquées (*Concavissimisporites*, *Trilobosporites*), appartenant aux Lygodiaceae, et les spores cicatricosées (*Cicatricosisporites*, *Appendicisporites*), appartenant aux Anemiaceae, sont très abondantes au sein des assemblages palynologiques du Crétacé Inférieur. Bien que la plupart présentent une distribution stratigraphique assez longue, il a tout de même été observé dans de nombreuses publications que les spores de Lygodiaceae sont plus diversifiées durant le Berriasien-Valanginien, alors que les spores cicatricosées, surtout *Appendicisporites*, commencent à se diversifier à partir du Valanginien-Hauterivien, jusqu'à l'Albien. Les problèmes liés à la littérature taxonomique confuse mentionnés précédemment ne font pas exception avec ces quatre genres, et il est parfois difficile de trouver un nom d'espèce fiable pour une forme observée. Par contre, les genres sont, quant à eux, très distinctifs et faciles à identifier. Il est alors possible d'établir un rapport entre la diversité de ces quatre genres au sein d'un assemblage, et ainsi d'obtenir une idée de l'intervalle stratigraphique dans lequel on se situe, indépendamment du nom donné aux espèces (Figure II.11). Ainsi, si l'assemblage contient une forte diversité de spores de *Trilobosporites* et quelques formes d'*Appendicisporites*, il est plus probable que la palynoflore se soit formée au Valanginien-Hauterivien, plutôt qu'au Barrémien (Figure II.11). Cette observation seule ne permet pas de déterminer l'âge d'un assemblage, mais permet d'apporter un argument stratigraphique supplémentaire si elle est couplée aux autres méthodes exposées dans cette partie.



**Figure II.11.** Evolution des proportions de la diversité spécifique des spores de Lygodiaceae et d'Anemiaceae durant le Crétacé Inférieur (basée sur les données synthétiques de Burden et Hills, 1989).

#### 5.4. Observation d'assemblages palynologiques d'âges connus

Quand il est question d'interprétations paléontologiques, régies par des connaissances si morcelées qu'elles en deviennent parfois subjectives, l'établissement de modèles théoriques comme ceux présentés ci-dessus peuvent s'avérer très utiles, mais atteignent rapidement leurs limites. Il est alors important de ne pas mettre de côté les connaissances empiriques, qui ont toujours su prouver leur fiabilité. La datation d'assemblages palynologiques continentaux ne peut être valide que si comparée à d'autres assemblages, dont l'exactitude de datation a déjà été vérifiée.

##### 1) Observation de palynoflores de dépôts continentaux des pays limitrophes

Quatre échantillons typiques des dépôts purbecko-wealdiens du sud-est de l'Angleterre ont été sélectionnés et envoyés par D. Batten pour observation et comparaison directe avec les assemblages français (Figure II.5). Ajouté à cela, un travail de collaboration effectué avec M. Mendes a permis l'étude de six échantillons provenant de dépôts continentaux du Portugal, d'âge Hauterivien inférieur (Figure II.5). L'analyse de ces assemblages est l'objet du Chapitre III de cette thèse, dont le but est d'établir une palynoflore de référence fiable, mais également de tester la validité des méthodes de datation théoriques exposées précédemment.

## 2) Observation de palynoflores de dépôts marins français

Dans le but de discuter les différences paléoenvironnementales entre les palynoflores de plusieurs zones géographiques françaises, mais aussi à des fins biostratigraphiques, les assemblages provenant de dépôts continentaux présentés ici ont été comparés à des assemblages provenant de dépôts marins du bassin de Paris et du sud-est de la France. Les données concernant ces assemblages marins ont le plus fréquemment été extraites d'études antérieures, brièvement exposées dans le Chapitre I, mais quelques données inédites sont également présentées. C'est le cas de l'assemblage marin albien (potentiellement cénomanien) de Bully (pays de Bray ; lames fournies par le BRGM), dont huit échantillons ont été analysés afin de les comparer aux assemblages albo-cénomaniens des Charentes (Figure II.5 ; Chapitre VI), et des assemblages hauterivien-barrémiens des coupes de Buissières et de Vergons (Bassin vocontien ; lames fournies par L. Londeix), dont sept échantillons ont été analysés pour comparaisons avec les assemblages wealdiens du bassin de Paris (Figure II.5 ; Chapitre V).

### 5.5. *Autres méthodes de datation d'assemblages palynologiques continentaux*

Les problèmes soulevés dans les sections précédentes avaient déjà été mentionnés par quelques palynologues, et d'autres méthodes de datation des dépôts continentaux du Crétacé Inférieur, en utilisant la palynologie, ont été proposées dans les années 1960 et 1970. La première, introduite par Hughes et Moody-Stuart (1969), consistait en l'utilisation de plusieurs formes appartenant au genre *Cicatricosisporites* pour corrélérer des niveaux récurrents des « Wealden Beds » dans le sud-est de l'Angleterre. Leur proposition d'abandonner le système de nomenclature linnéenne pour ce qu'ils appelaient des « *biorecords* » n'a cependant pas rencontré le succès qu'ils attendaient, et cette technique a rapidement été abandonnée. La seconde méthode a été proposée par Batten (1973), qui décrit 17 « Assemblages-Types » (« AT ») de palynomorphes continentaux, en prenant en compte leur état de préservation, leur diversité, la taille moyenne des spores trilètes, l'abondance de bois, et l'abondance de certains taxa. Ces assemblages étaient censés représenter tous les types rencontrés dans les dépôts de faciès wealdiens du sud-est de l'Angleterre, et l'identification d'un type d'assemblage permettait ainsi de le rapporter à une succession d'âge connu. Cette méthode s'appuyait sur l'observation de nombreux échantillons, et a occasionnellement été utilisée dans ce manuscrit à des fins de corrélations biostratigraphiques (Chapitre IV).

# **CHAPITRE III**

## **PALYNOFLORES DE REFERENCE**



## 1. Introduction

Afin de tester la validité des méthodes théoriques de datation des palynoflores continentales exposées dans le chapitre précédent, mais également dans le but d'effectuer des corrélations biostratigraphiques et des comparaisons paléoenvironnementales objectives avec les palynoflores continentales présentées dans les chapitres suivants, l'observation et l'analyse de palynoflores provenant de dépôts continentaux d'âges connus ont été entreprises au cours de cette étude, et sont l'objet de ce court chapitre. En Europe de l'Ouest, ces dépôts continentaux correspondent aux faciès purbeckiens et wealdiens introduits dans le Chapitre I.3, dont l'extension stratigraphique s'étend du Tithonien à l'Aptien inférieur (Allen et Wimbledon, 1991). Les échantillons étudiés couvrent en partie l'intervalle stratigraphique correspondant au Crétacé Inférieur (Berriasien–Aptien inférieur), et proviennent de niveaux berriasien, valanginiens, hauteriviens et barrémiens du sud-est de l'Angleterre et du Portugal.

Quatre échantillons ont été fournis par D. Batten. Il considérait les assemblages correspondants parmi les plus représentatifs des palynoflores purbecko-wealdiennes anglaises (Batten, 1973, comm. pers.), deux d'entre eux ayant été utilisés pour inférer les changements climatiques du sud-est de l'Angleterre au Jurassique terminal et au Crétacé Inférieur à partir de l'analyse de palynofaciès (Sladen et Batten, 1984) :

- MCP273.2, Fairlight Clay, upper Purbeck Beds, Berriasien (Sladen et Batten, 1984) ;
- MCP527.3, partie supérieure de la Formation d'Ashdown (cf. Figure I.3), Hastings, Valanginien inférieur ;
- MCP368.2, Wadhurst Clay (cf. Figure I.3), Valanginien moyen (Sladen et Batten, 1984) ;
- MC706.2, Upper Weald Clay Formation (cf. Figure I.3), Barrémien.

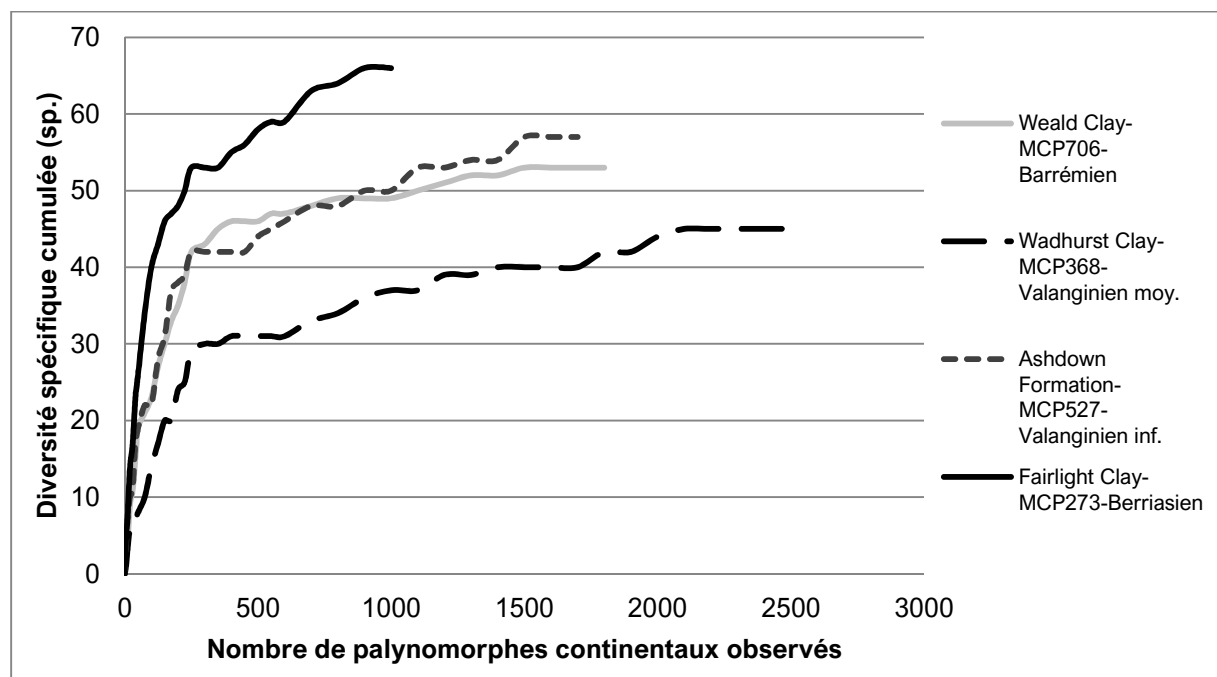
La position géographique exacte des sites de prélèvement des échantillons n'a pas été précisée.

Ajouté à cela, j'ai eu l'occasion de travailler en collaboration avec M. Mendes sur le contenu palynologique de six échantillons (fertiles, quatorze au total) prélevés dans les niveaux hauteriviens inférieurs du Bassin lusitanien (Portugal). Cette collaboration a abouti à la publication d'un article inséré à la fin de ce chapitre, dans lequel les caractéristiques géologiques et paléoenvironnementales de l'étude sont précisées (Mendes et al., 2019).



## 2. Composition des palynoflores

L'état de conservation des palynomorphes continentaux de l'ensemble des échantillons est en général très bon, à l'exception de quelques spores trop abimées pour permettre une identification fiable. Les six échantillons de l'Hauterivien inférieur du Portugal ont fourni une palynoflore composée de 40 espèces, dont la liste est disponible dans Mendes et al. (2019). L'observation des palynoflores du sud-est de l'Angleterre a permis l'identification de 132 espèces de spores, de grains de pollen de gymnospermes, et d'algues, la diversité de chaque assemblage s'échelonnant de 47 à 67 espèces (Figure III.1). Quelques dinoflagellés ont été observés dans l'assemblage berriasien, mais sont trop dégradés pour être identifiés. La liste des espèces est fournie en Annexe 4A. Aucun grain de pollen d'angiosperme n'a été observé. Les courbes de raréfaction des assemblages anglais indiquent une diminution du ratio entre le nombre de nouvelles espèces identifiées et le nombre de spécimens observés à partir de 300 individus comptés, bien que l'observation de 1000–2500 spécimens ait été nécessaire pour l'établissement définitif d'un plateau (Figure III.1). Ce plateau suggère que la diversité quasi-maximum des assemblages a pu être atteinte, et qu'ils peuvent alors être objectivement comparés les uns aux autres. La courbe de raréfaction de l'assemblage hauterivien n'a pas pu être générée, M. Mendes ayant effectué seul les observations et les comptages.



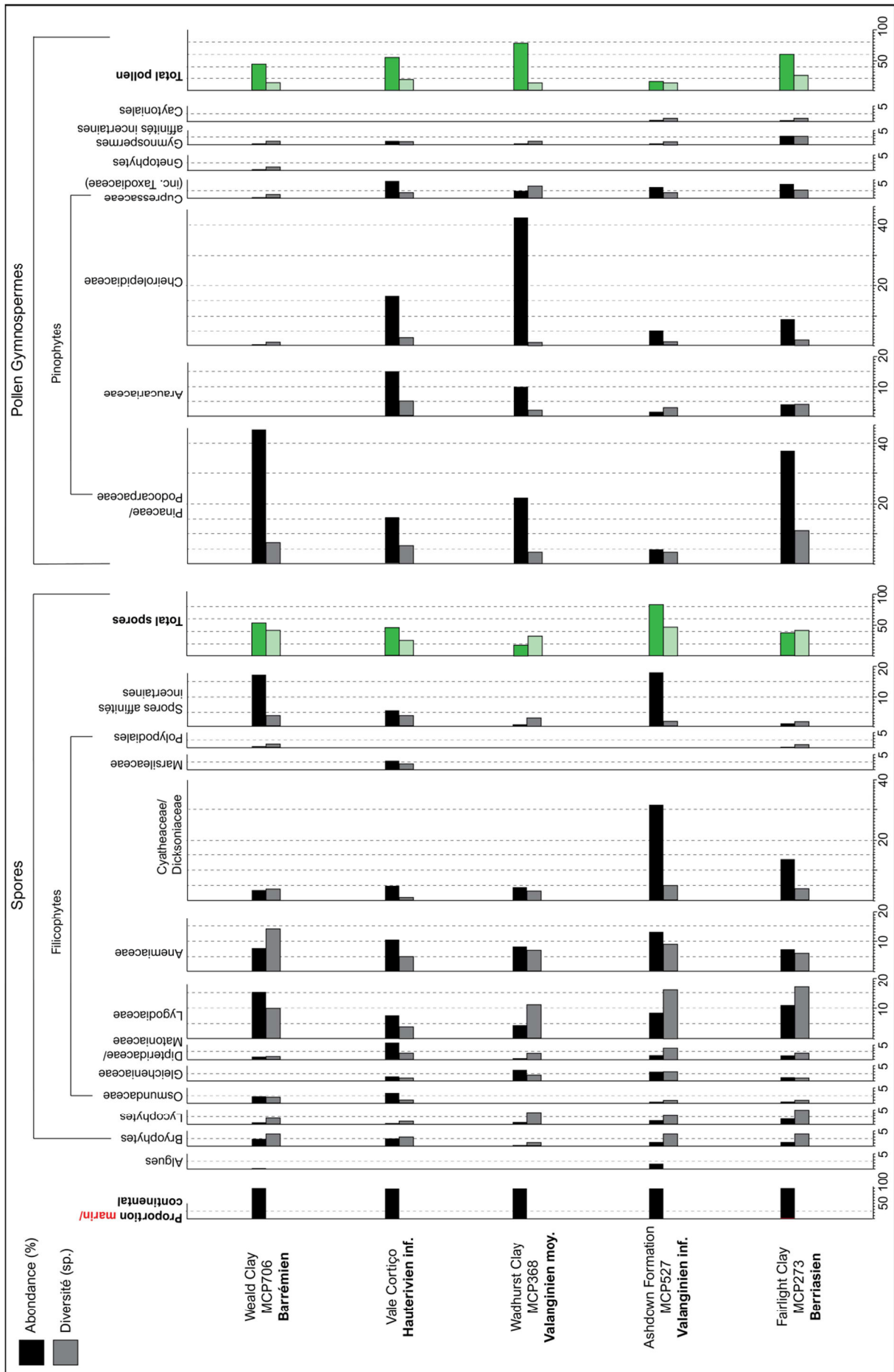
**Figure III.1.** Courbes de raréfaction des assemblages palynologiques continentaux MCP273, MCP527, MCP368, et MCP706.

### 2.1. Palynoflore berriasiennne

L'assemblage MCP273 est de loin le plus diversifié, avec 67 espèces identifiées, incluant 43 espèces de spores de bryophytes, lycophytes et filicophytes, et 24 espèces de grains de pollen de gymnospermes (Figure III.2 ; Annexe 4A). Bien que plus diversifiées, les spores sont cependant moins abondantes que les grains de pollen de gymnospermes, représentant 38% de l'assemblage (Figure III.2).

Celles-ci sont taxonomiquement et numériquement dominées par les spores de Lygodiaceae (11%), de Cyatheaceae/Dicksoniaceae (13%), et d'Anemiaceae (7%). Les Lygodiaceae sont particulièrement diversifiées, avec 17 espèces appartenant aux genres *Concavissimisporites* et *Trilobosporites*, dont les plus abondantes sont *C. montuosus*, *C. informis*, *C. apiverrucatus*, *C. variverrucatus*, et *T. aequiverrucosus*. Les spores d'Anemiaceae sont uniquement représentées par six espèces de *Cicatricosisporites*, dont les fréquentes *C. mohrioides* et *C. abacus*, aucune spore appartenant à *Appendicisporites* n'ayant été reconnue dans l'assemblage (Annexes 3, 4A). Les Cyatheaceae/Dicksoniaceae sont représentées par des formes trilètes lisses, appartenant aux genres *Cyathidites*, *Cibotiumspora*, et *Deltoidospora* (Annexe 4A). Les autres spores, représentant moins de 10% de l'assemblage, appartiennent aux bryophytes (genres *Aequitriradites* et *Triporoletes*), aux lycophytes (genres *Coronatispora*, *Densoisporites*, *Sestrosporites*, *Staplinisporites*, et *Tigrisporites*), aux Osmundaceae (genre *Biretisporites*) aux Gleicheniaceae (genre *Gleicheniidites*), aux Dipteridaceae/Matoniaceae (genre *Dictyophyllidites*), aux Polypodiaceae (genre *Laevigatosporites*), et à des groupes botaniques aux affinités incertaines (genres *Pilosporites* et *Rugulatisporites*).

Les grains de pollen de gymnospermes, plus abondants, sont principalement représentés par les grains de Pinaceae/Podocarpaceae (38%), incluant de nombreuses formes bi-aillées (genres *Cedripites*, *Parvisaccites*, *Piceapollenites*, *Pinuspollenites*, *Podocarpidites*, et *Pristinuspollenites*) ainsi que *Cerebropollenites mesozoicus* (Figure III.2 ; Annexe 4A). Les Cheirolepidiaceae, illustrées par l'espèce *Classopollis torosus* (Annexe 3), sont assez peu abondantes, ne représentant que 9% de l'assemblage. Les autres grains de pollen de gymnospermes représentent un peu plus de 10% de l'assemblage, et appartiennent aux Araucariaceae (genres *Araucariacites* et *Callialasporites*), aux Cupressaceae (genres *Inaperturopollenites*, *Perinopollenites*, et *Taxodiaceapollenites*), et aux gymnospermes à affinités botaniques incertaines (genre *Alisporites*). Une espèce apparentée aux Caytoniales (ptéridospermes), identifiée comme *Vitreisporites pallidus*, a été reconnue.



← **Figure III.2.** Evolution de l'abondance relative et de la diversité des assemblages palynologiques du Crétacé Inférieur d'Angleterre et du Portugal, en fonction des groupes botaniques associés aux palynomorphes (Annexe 3). La liste des espèces de chaque assemblage est fournie en Annexe 4A.

## 2.2. *Palynoflores valanginiennes*

L'observation globale de quelque 4000 spécimens pour les assemblages du Valanginien inférieur et moyen a respectivement permis d'identifier 60 et 47 espèces (Figure III.1 ; Annexe 4A). Bien qu'étant d'âges et de milieux de dépôt similaires, ces deux assemblages présentent des compositions très différentes.

L'assemblage MCP527 est largement dominé par les spores, qui comptent 47 espèces sur 60, et représentent plus de 80% des palynomorphes. Les formes les plus abondantes appartiennent aux Cyatheaceae/Dicksoniaceae (genres *Cibotiumspora*, *Cyathidites*, et *Deltoidospora*), qui représentent à elles seules plus de 30% de la palynoflore (Figure III.2). Comme l'assemblage berriasien, les spores les plus diversifiées restent néanmoins les Lygodiaceae, avec 16 espèces de *Concavissimisporites* et *Trilobosporites*. Les spores de *Trilobosporites* sont particulièrement diversifiées, avec sept espèces identifiées (cinq pour l'assemblage berriasien), dont *T. domitus* et *T. aornatus*, absents du précédent assemblage. Il est également intéressant de noter l'apparition de *Concavissimisporites verrucosus*. Les Anemiaceae sont plus abondantes (13%) et plus diversifiées que celles de l'assemblage berriasien, représentées par neuf espèces appartenant exclusivement à *Cicatricosisporites*. Parmi les spores les plus abondantes, celles de *Pilososporites*, aux affinités botaniques incertaines, représentent plus de 15% de l'assemblage (Figure III.2). Les grains de pollen, minoritaires (18%), comptent treize espèces, et sont principalement représentés par des grains de Pinaceae/Podocarpaceae, Cheirolepidiaceae, et Cupressaceae.

Contrairement à l'assemblage du Valanginien inférieur, MCP368 est, quant à lui, composé à 80% de grains de pollen de gymnospermes. Les spores sont cependant toujours taxonomiquement majoritaires, avec 33 espèces sur les 47 qui composent l'assemblage. Elles sont numériquement dominées par les Anemiaceae (8%), caractérisées par l'apparition de deux espèces d'*Appendicisporites*, et par la disparition de *Cicatricosisporites abacus* et de *C. purbeckensis* (Annexe 4A). Les Lygodiaceae sont toujours le groupe le plus diversifié, avec de nombreuses formes appartenant à *Concavissimisporites verrucosus* et *Ischyosporites*. Les spores de *Trilobosporites* sont cependant moins abondantes et moins diversifiées que celles des assemblages précédents. L'abondance des spores de Cyatheaceae/Dicksoniaceae chute,

passant de plus de 30% à moins de 5%. Les grains de pollen sont ici largement dominés par *Classopollis torosus*, représentant plus de 40% des palynomorphes (Figure III.2). Les grains bi-aillés sont également abondants (22%), mais beaucoup moins diversifiés que ceux de l'assemblage berriasien, comptant uniquement trois espèces appartenant à *Parvisaccites*, *Piceapollenites*, et *Podocarpidites* (Annexe 4A). Les grains de Cupressaceae sont légèrement moins abondants que dans les autres assemblages, au profit des Araucariaceae dont l'abondance augmente substantiellement (10%).

### 2.3. Palynoflore hauterivienne

Le détail de la composition de la palynoflore de Vale Cortiço (Portugal) est précisé dans l'article en collaboration avec M. Mendes (2019, voir fin du chapitre). Comme la palynoflore du Valanginien moyen des Whadhurst Clay, celle-ci est majoritairement composée de grains de pollen de gymnospermes (54%), dont la répartition est plus équilibrée entre les Pinaceae/Podocarpaceae (16%), Araucariaceae (15%), et Cheirolepidiaceae (17% ; Figure III.2). Les spores sont toujours taxonomiquement majoritaires, avec 24 espèces identifiées sur 40, et toujours dominées par les Lygodiaceae (7% ; considérées comme Cyatheaceae/Dicksoniaceae dans Mendes et al., 2019), et les Anemiaceae (8%). Une seule espèce appartenant à *Trilobosporites* et à *Appendicisporites* a été identifiée, *T. marylandensis* et *A. erdtmanii*, apparaissant toutes deux à l'Hauterivien. Une augmentation de l'abondance des spores de bryophytes (genre *Aequitriradites*), d'Osmundaceae (genre *Osmundacidites*) et de Dipteridaceae/Matoniaceae (genres *Dictyophyllidites* et *Matonisporites*) est également à noter en comparaison avec les palynoflores plus anciennes (Figure III.2).

### 2.4. Palynoflore barrémienne

L'assemblage MCP706 a fourni une palynoflore composée de 55 espèces, dont 42 espèces de spores, 11 espèces de grains de pollen, et deux espèces d'algues. Celle-ci est relativement équilibrée entre les spores (55%) et les grains de gymnospermes (44%). Les spores sont toujours dominées par les Lygodiaceae (15%), les Anemiaceae (7%), et similairement à l'assemblage MCP527, par les spores attribuées à *Pilosisporites* (17% ; Figure III.2). Cependant, contrairement aux assemblages plus anciens, ce sont les spores d'Anemiaceae qui arborent ici la diversité la plus importante, avec une nette augmentation des espèces appartenant à *Appendicisporites*, qui passent de deux à sept (Figure III.2 ; Annexe 4A). La

présence d'*A. sellinii* mérite d'être mentionnée, cette espèce étant plus caractéristique des palynoflores apto-albiennes (Burden et Hills, 1989). La composition des spores de Lygodiaceae change notablement. Elle est caractérisée par la disparition totale des espèces de *Trilobosporites* abondamment rencontrées au sein des assemblages berriasiens-valanginiens, comme *T. aequiverrucosus* et *T. canadensis*, et par l'apparition de nombreux spécimens de *T. hannonicus*. Les spores de *Concavissimisporites* rencontrées correspondent très souvent à des formes massives et fortement concaves, attribuées à *C. verrucosus*, déjà présentes au sein des assemblages valanginiens. Comme l'assemblage hauterivien du Portugal, les spores de bryophytes et d'Osmundaceae sont plus abondantes que dans les assemblages plus anciens, avec notamment l'apparition de *Triporoletes reticulatus* et de *Todisporites minor* (Annexe 4A). Les spores de lycophytes sont peu nombreuses, peu diversifiées, et leur composition diffère de celle des assemblages berriaso-valanginiens, avec uniquement deux espèces identifiées : *Stoverisporites lunaris* et *Taurucosporites segmentatus*.

Les grains de pollen sont presque exclusivement composés de grains bi-aillés appartenant aux Pinaceae/Podocarpaceae, qui représentent plus de 40% de l'assemblage. De rares algues, attribuées aux genres *Schizosporis* et *Ovoidites*, ont été rencontrées.

### 3. Biostratigraphie

#### 3.1. Tendances notables et espèces d'intérêt

Parmi les palynomorphes continentaux du Crétacé Inférieur, de rares espèces appartenant aux bryophytes et aux lycophytes peuvent s'avérer être de bons marqueurs stratigraphiques. C'est le cas de *Stoverisporites lunaris*, identifiée dans l'assemblage MCP706, apparaissant au Barrémien inférieur en Amérique du Nord (Burden et Hills, 1989 ; Lister et Batten, 1995 ; Tome 2), ou de *Triporoletes reticulatus*, présente du Berriasien au Turonien (Pocock, 1962 ; Shane, 1984), mais rencontrée essentiellement au sein de palynoflores barrémo-albiennes (Doubinger et Mas, 1981 ; Berthou et al., 1981 ; Burden, 1984 ; Tome 2). Cependant, les espèces présentant un intérêt stratigraphique notable appartiennent essentiellement aux spores de Lygodiaceae et d'Anemiaceae, puis aux rares grains de pollen d'angiospermes à partir de l'Hauterivien-Barrémien.

Les palynoflores du sud-est de l'Angleterre observées ici sont caractérisées par la diminution progressive de la diversité des spores de Lygodiaceae, d'abord représentées par de nombreuses formes verruquées massives et triangulaires comme *Concavissimisporites*

*montuosus* et *C. informis*, puis par des formes plus concaves et finement ornementées, comme *C. verrucosus*. Cette tendance avait déjà été observée par Dörhöfer et Norris (1977) pour les palynoflores d'Angleterre et d'Allemagne, qui utilisaient l'accentuation de la concavité des spores de *Concavissimisporites* comme marqueur du passage d'assemblages berriasiens aux assemblages valanginiens. Les espèces rencontrées très fréquemment dans les dépôts berriasiens peuvent cependant encore être observées dans les assemblages plus jeunes et présentent en général des distributions temporelles très étendues, limitant leur intérêt stratigraphique. Néanmoins, le ratio entre celles-ci et les spores comme *C. verrucosus* diminue progressivement.

La morphologie des *Trilobosporites* change également. Dominés par *T. canadensis* et *T. aequiverrucosus* dans les assemblages berriasiens et valanginiens inférieurs, elles font progressivement place à des formes moins verruquées telles que *T. hannonicus*, qui n'apparaît pas en Europe avant le Valanginien supérieur (Burden et Hills, 1989 ; Batten, 1996). Les spores de *Trilobosporites* sont de meilleurs marqueurs stratigraphiques que celles de *Concavissimisporites*, présentant des extensions stratigraphiques généralement moins étendues. Ainsi, *T. canadensis* et *T. aequiverrucosus* sont supposées disparaître à l'Hauterivien-Barrémien inférieur (Burden et Hills, 1989), bien que certains auteurs aient noté la présence de *T. canadensis* dans des sédiments plus jeunes, cependant sans les illustrer (Antonescu, 1973 ; Burden, 1984). D'autres formes, comme *T. aornatus*, *T. domitus*, et *T. granulatus*, présentes ici dans les assemblages berriasiens et valanginiens inférieurs, sont plus caractéristiques des palynoflores purbeckiennes, leur forte abondance au sein d'un assemblage ayant le plus souvent été observée dans les assemblages tithono-berriasiens (Döring, 1965 ; Norris, 1969 ; Dörhöfer, 1979 ; Mohr, 1989).

L'évolution des spores d'Anemiaceae montre l'apparition progressive des spores attribuées à *Appendicisporites*, qui se diversifient et deviennent plus nombreuses dans les assemblages plus récents. La présence d'*Appendicisporites erdtmanii* dans les assemblages hauteriviens et barrémiens confirme l'importance stratigraphique de cette espèce, supposée apparaître à l'Hauterivien inférieur (Burden et Hills, 1989). Elle est tout de même mentionnée dans des sédiments valanginiens–aptiens de République tchèque par Vavrdová (1981). L'identification d'*Appendicisporites selligii* dans l'assemblage MCP706 est intéressante, puisqu'à l'exception de Vavrdová (1981), cette spore n'a jamais été auparavant mentionnée dans des dépôts plus anciens que l'Aptien supérieur (Pocock, 1964 ; Burden et Hills, 1989). La présence de *Cicatricosisporites abacus* et de *C. purbeckensis* n'est plus notée ici dans les

assemblages post-Valanginien inférieur, bien que leur distribution stratigraphique s'étende au moins jusqu'à l'Hauterivien (Burden et Hills, 1989).

### *3.2. Test des modèles théoriques de datation d'assemblages continentaux*

#### *3.2.1. Courbes de fréquence*

Bien que l'observation de tendances quant à l'abondance d'une espèce ou d'un groupe morphologique, associée à la présence de quelques espèces stratigraphiquement intéressantes, puissent permettre d'inférer l'âge approximatif d'un assemblage, force est de constater qu'il est souvent difficile d'émettre des conclusions catégoriques. Ainsi, en prenant l'exemple des palynoflores du Berriasien et du Barrémien du sud-est de l'Angleterre, la distribution temporelle des quelques espèces présentant potentiellement un intérêt stratigraphique indique une extension allant :

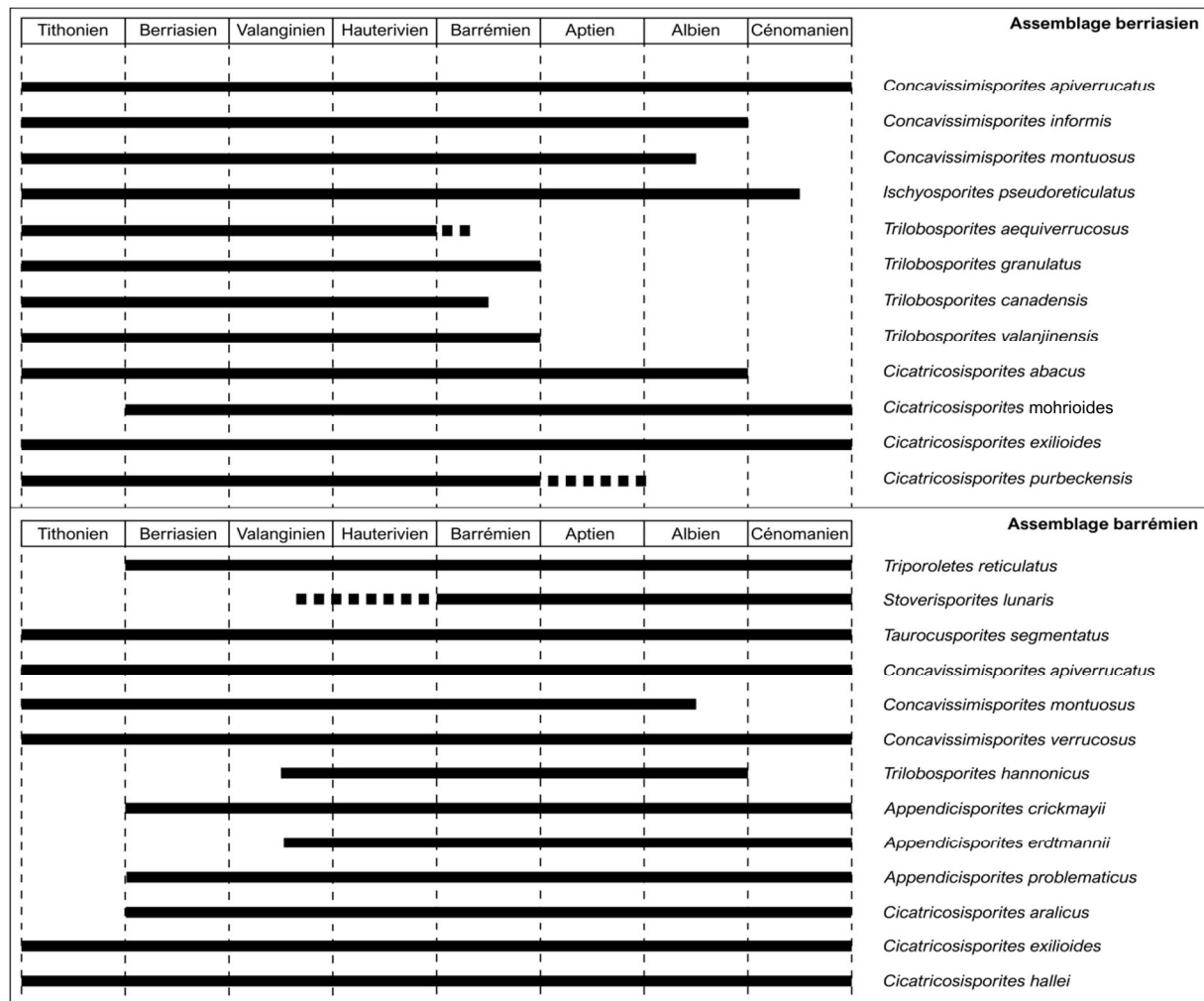
- du Berriasien jusqu'au Barrémien inférieur pour l'assemblage berriasien ;
- du Valanginien supérieur (ou Barrémien) jusqu'à l'Albien inférieur pour l'assemblage barrémien (Figure III.3).

En considérant les mêmes espèces, la méthode consistant à établir des courbes de fréquence d'apparition des espèces palynologiques dans la littérature a été testée sur ces deux assemblages (Chapitre II.5.2 ; Figure III.4). Par multiplication des pourcentages de fréquence d'apparition des douze espèces considérées, l'assemblage MCP273 (Berriasien) indique une probabilité de plus de 93% en faveur d'un âge Berriasien, 5% en faveur d'un âge Valanginien inférieur et moins de 2% en faveur d'un âge Valanginien moyen–Barrémien. La probabilité que la palynoflore soit d'âge Berriasien supérieur est particulièrement élevée, affichant une valeur supérieure à 60% (Figure III.4).

Le graphe correspondant à l'interprétation des courbes de fréquence des espèces de l'assemblage MCP706 (Barrémien) suggère, quant à lui, une probabilité d'un peu moins de 30% en faveur d'un âge Barrémien, et de plus de 60% en faveur d'un âge Aptien, les quelque 10% restant couvrant l'intervalle Valanginien supérieur–Hauterivien et Albien inférieur. L'intervalle le plus probable suggéré ici est Barrémien supérieur–Aptien inférieur (66%).

Ainsi, cette méthode s'avère particulièrement efficace pour l'assemblage berriasien, réduisant l'intervalle Berriasien–Barrémien quasiment au Berriasien, mais montre ses limites avec l'assemblage barrémien, favorisant un âge de formation aptien inférieur plutôt que barrémien. Elle réduit cependant l'intervalle stratigraphique de l'assemblage sélectionné, passant de





**Figure III.3.** Distribution temporelle de quelques espèces de spores des assemblages MCP273 et MCP706, basée sur leur occurrence respective dans la littérature.

Valanginien–Albien inférieur à Barrémien–Aptien probable.

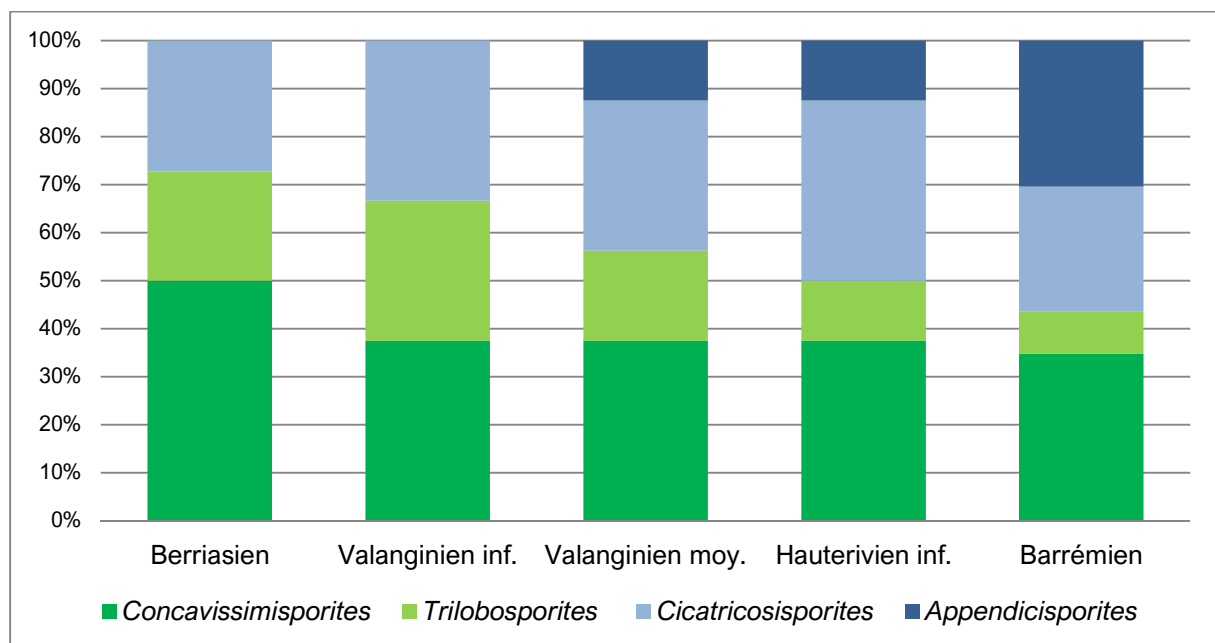
Une des raisons pouvant expliquer cette différence de précision stratigraphique tient au nombre d'espèces représentatives de l'intervalle de temps considéré. Ainsi, l'abondance et la diversité de nombreuses espèces de *Concavissimisporites* et de *Trilobosporites* atteignent leur maximum durant le Berriasien-Valanginien, puis décroissent rapidement. Les spores caractéristiques du Barrémien, tant sur la diversité que sur l'abondance, sont moins nombreuses, et l'analyse de leur fréquence d'apparition dans la littérature peut naturellement aboutir à une résolution stratigraphique moins précise.

**Figure III.4.** Courbes de fréquence lissées de douze et treize espèces sélectionnées, présentes dans les assemblages MCP273 (Berriasien) et MCP706 (Barrémien), associées à leurs graphes indiquant l'âge probable de l'assemblage (en pourcentage de probabilité), obtenus par multiplication des valeurs utilisées pour les courbes de fréquence. →



### 3.2.2. Comparaison de la diversité des spores verruquées et cicatricosées

Le rapport relatif de la diversité des spores verruquées appartenant aux Lygodiaceae (*Concavissimisporites*, *Trilobosporites*) et des spores cicatricosées appartenant aux Anemiaceae (*Appendicisporites*, *Cicatricosisporites*) a été testé pour tous les assemblages analysés ici (Chapitre II.5.3. ; Figure III.5). Les graphes obtenus suggèrent une diminution relative et progressive des espèces de Lygodiaceae par rapport aux espèces d'Anemiaceae. Représentant près de 70% dans les assemblages berriasien et valanginien inférieur, la diversité relative des espèces de Lygodiaceae passe à environ 50% pour les assemblages valanginien-moyen et hauterivien, puis à moins de 45% pour l'assemblage barrémien. Cette chute est associée à la diversité des spores appartenant à *Trilobosporites*, qui diminue considérablement, la diversité de *Concavissimisporites* restant relativement constante. Parallèlement à la diminution relative de la diversité de *Trilobosporites*, les spores d'*Appendicisporites* deviennent relativement plus diversifiées à partir du Valanginien moyen, absentes des assemblages plus anciens. La diversité relative globale des spores appartenant à *Cicatricosisporites* est assez fluctuante, et ne doit pas être prise en compte pour dater un assemblage. Le modèle testé ici correspond assez fidèlement au modèle théorique créé à partir de données bibliographiques (Chapitre II.5.3), bien que des spores appartenant à *Appendicisporites* auraient pu être rencontrées dès le Berriasien.



**Figure III.5.** Evolution des proportions de la diversité spécifique des spores de Lygodiaceae et d'Anemiaceae des assemblages palynologiques berriasiens–barrémiens du sud-est de l'Angleterre et du Portugal.

#### 4. Interprétations paléoenvironnementales

L'analyse d'assemblages palynologiques peut s'avérer être un précieux indicateur paléoenvironnemental. Elle peut fournir des informations de plusieurs natures sur l'environnement de dépôt, comme sa proximité par rapport à la côte, les conditions climatiques générales, et la composition de la végétation avoisinante. Il paraît raisonnable de présumer que, mis à part les palynomorphes à très forte capacité de dispersion, la majorité des palynomorphes continentaux bien préservés composant un assemblage se sont déposés dans un milieu proche de leurs producteurs, et de ce fait, reflètent assez fidèlement la végétation locale (Ferguson, 1995). La capacité de production de spores ou de grains de pollen diffère cependant fortement d'une espèce végétale à l'autre. Il est alors nécessaire d'être vigilant, et de ne pas considérer l'abondance d'un groupe de palynomorphes au sein d'un assemblage comme reflétant de manière équivalente celle de son/ses producteurs.

Tous les assemblages palynologiques présentés ici sont issus d'échantillons provenant de couches déposées en contexte continental (Allen et Wimbledon, 1991 ; Mendes et al., 2019). Les milieux de dépôt correspondant sont donc associés à des environnements internes, comme le suggère l'absence de palynomorphes d'origine marine dans les assemblages, à l'exception de MCP273. Une interprétation paléoenvironnementale détaillée associée à l'assemblage hauterivien est fournie dans Mendes et al. (2019).

La forte abondance des spores de Cyatheaceae/Dicksoniaceae, d'Anemiaceae, et de Lygodiaceae dans les assemblages du sud-est de l'Angleterre suggère la présence d'une végétation soumise à des conditions climatiques tropicales à subtropicales (Dettmann et Clifford, 1991; Van Konijnenburg-Van Cittert, 2002 ; Kujau et al., 2013 ; Annexe 3). Les représentants mésozoïques des spores d'Anemiaceae sont généralement associés à des environnements relativement humides, tels que des abords de rivière ou des sous-bois (Annexe 3), bien que certaines formes auraient également pu être adaptées à des conditions plus arides (Fukarek et al., 1992 ; Schrank, 2010 ; Annexe 3).

L'importante capacité de dispersion des grains de pollen de Pinaceae/Podocarpaceae ne permet pas d'inférer des interprétations fiables concernant la composition de la végétation locale. Leur forte abondance dans la plupart des assemblages pourrait cependant indiquer la présence d'une forêt de conifères de région montagneuse, située en amont de la zone de dépôt (Schrank, 2010 ; Kujau et al., 2013 ; Annexe 3). Parmi les grains de pollen, *Classopollis*, appartenant à la famille éteinte des Cheirolepidiaceae, s'avère être un indicateur important. En effet, les macrorestes associés à cette famille présentent pour la plupart des adaptations

morphologiques liées à des conditions xériques ou salines (Alvin, 1982 ; Mendes et al., 2019). La forte abondance de *Classopollis* est alors à corrélérer avec des conditions environnementales arides à semi-arides, dans des zones de faible altitude, parfois côtières, sous un climat tropical à subtropical (Schrank, 2010). Contrairement à la palynoflore du Valanginien inférieur (MCP527), largement dominée par les spores, l'assemblage MCP368, daté au Valanginien moyen, est composé à plus de 40% de grains de *Classopollis* (Figure III.2). L'absence de dinokystes, couplée à la nature des dépôts, suggère que le milieu de dépôt n'était pas soumis à une influence marine, mais plutôt à des conditions arides. L'assemblage MCP368 présente également une plus forte abondance d'Araucariaceae, principalement représentées par les genres *Araucariacites* et *Callialasporites*. La fluctuation de l'abondance de ces deux genres a été analysée par Schrank (2010), qui associe leur augmentation à une aridification du milieu, corroborant l'hypothèse émise ici. Ajouté à cela, les spores de Gleicheniaceae présentent l'abondance la plus forte pour MCP368 comparativement aux autres assemblages, bien que minoritaires au sein de la palynoflore. Les Gleicheniaceae sont considérées comme des plantes pionnières, colonisant la plupart du temps des habitats instables (Coiffard et al., 2007 ; Kujau et al., 2013), et leur abondance relativement plus élevée est en accord avec la mise en place de conditions plus arides.

Le brusque changement paléoenvironnemental suggéré par la composition des assemblages MCP527 et MCP368 peut être en partie expliqué par la variation des taux de précipitations (pluie) au sud-est de l'Angleterre durant le Valanginien, dont les modalités ont été présentées par Sladen et Batten (1984). Leur analyse de la minéralogie des argiles suggère en effet un fort taux de précipitations lors du dépôt des sédiments qui formeraient plus tard la formation d'Ashdown (MCP527), taux qui diminue drastiquement lors des dépôts des Whadhurst Clay (MCP368 ; Sladen et Batten, 1984).

Ainsi, pour les assemblages berriasien, valanginien inférieur, et barrémien, la diversité et l'abondance importante des spores de bryophytes, lycophytes, et filicophytes, couplée à une palynoflore gymnospermienne principalement représentée par des grains de Pinaceae/Podocarpaceae, suggère l'existence d'environnements au sein desquels une communauté diversifiée de fougères a pu se développer sous un climat subtropical. Ces environnements correspondent probablement à des milieux relativement humides comme des sous-bois, des plaines d'inondation, ou des abords de rivière (Abbink et al., 2004 ; Mendes et al., 2019). Certains représentants des Osmundaceae, dont les spores associées (*Todisporites*) sont rencontrées fréquemment dans l'assemblage barrémien, indiqueraient l'existence de

milieux constamment humides, tels que des abords de rivières ou des marais d'eau douce (Abbink et al., 2004 ; Annexe 3).

L'assemblage du Valanginien moyen est représentatif de conditions climatiques plus arides, favorisant l'installation d'une végétation relativement xérique, composée de Cheirolepidiaceae et d'Araucariaceae, mais suggère tout de même l'existence de milieux relativement humides favorables au développement d'une communauté de fougères diversifiée. Celle-ci apparaît cependant moins hygrophile que celles associées aux autres assemblages, comme le soulignent l'augmentation de l'abondance des Gleicheniaceae, et l'absence des Osmundaceae (Figure III.2).

## 5. Conclusion

L'analyse de ces quelques palynoflores européennes du Crétacé Inférieur offre une vision morcelée, mais somme toute assez représentative, des assemblages palynologiques continentaux du Berriasien–Barrémien (Batten, 1973). Le fait d'étudier des échantillons provenant de dépôts d'âges connus a permis de tester la validité des méthodes de datation exposées dans le Chapitre II. Malgré une marge d'erreur notable pour l'assemblage barrémien, la méthode des courbes de fréquence offre des résultats prometteurs, et propose une résolution stratigraphique plus précise que l'intervalle de datation suggéré par les distributions temporelles respectives des espèces considérées. La méthode du rapport de diversité entre spores de Lygodiaceae/Anemiaceae fonctionne également pour les assemblages observés ici, et corrobore les résultats du modèle théorique (Chapitre II). Il faut cependant être prudent, et ne pas considérer l'abondance de représentants d'un groupe botanique pour dater les palynoflores, comme illustré par l'assemblage barrémien, au sein duquel les spores de Lygodiaceae sont relativement plus abondantes que dans l'assemblage berriasien (Figure III.2). Ainsi, ces deux méthodes se révèlent être des outils intéressants pour aider à la datation des palynoflores continentales du Crétacé Inférieur, si leur utilisation est associée à d'autres arguments stratigraphiques.

La bonne connaissance des paléoenvironnements et des climats du Crétacé Inférieur dans le sud-est de l'Angleterre permet d'interpréter plus justement l'évolution de l'abondance de certains groupes de palynomorphes, interprétations qui pourront se révéler utiles pour la caractérisation des paléoenvironnements associés aux palynoflores étudiées dans les chapitres suivants.

## 6. Article

Participation : comme indiqué précédemment, j'ai été invitée par M. Mendes à collaborer sur l'élaboration d'un article portant sur la description d'une palynoflore hauterivienne du Portugal. Je n'ai pas fait les observations, les comptages, ni les figures (à l'exception de la figure 4), mais j'ai participé aux discussions sur l'identification des palynomorphes, ainsi qu'à la rédaction de l'article, particulièrement les sections Introduction, Résultats, et Discussion.

Résumé en français :

**Description d'une palynoflore hauterivienne du Vale Cortiço (Portugal) et ses implications écologiques pour la péninsule ibérique occidentale.**

Les assemblages palynologiques représentent une source d'informations importante quant aux interactions entre les plantes fossiles et leur environnement. Nous décrivons ici une nouvelle palynoflore du Crétacé Inférieur provenant du Bassin lusitanien, dans la région d'Estremadura, au Portugal. L'extraction de 14 échantillons argileux provenant du Vale Cortiço (proche du village d'Ameal) a permis l'analyse d'un assemblage palynologique composé de 28 genres et de 40 espèces. Les dépôts ayant fourni les échantillons correspondent aux argiles sombres appartenant au membre inférieur de la Formation de Santa Susana, considéré ici comme hauterivien inférieur. La palynoflore est dominée par des spores de fougères et des grains de pollen de gymnospermes. Des spores de bryophytes et de lycophytes sont également présentes, mais minoritaires. Aucun grain de pollen d'angiosperme ou dinoflagellé n'a été observé dans les assemblages étudiés. L'écosystème végétal associé à l'assemblage palynologique est ici considéré comme une forêt mixte de conifères, dont les sous-bois auraient été dominés par des fougères de filicophytes (principalement Lygodiaceae et Anemiaceae). L'environnement associé pourrait correspondre à une zone riparienne, adjacente à une zone boisée ouverte.

# A new Hauterivian palynoflora from the Vale Cortiço site (central Portugal), and its palaeoecological implications for western Iberia

MÁRIO MIGUEL MENDES<sup>1\*</sup>, FRANCE POLETTE<sup>2</sup>, PEDRO P. CUNHA<sup>1</sup>, PEDRO DINIS<sup>1</sup>  
 and DAVID J. BATTEN<sup>†3</sup>

<sup>1</sup>MARE – Marine and Environmental Sciences Centre, Department of Earth Sciences, University of Coimbra, Rua Sílvio Lima, 3030-790 Coimbra, Portugal; e-mails: mmmendes@mail.telepac.pt, pcunha@dct.uc.pt, pdinis@dct.uc.pt

<sup>2</sup>UMR CNRS 6118 Géosciences, Université Rennes 1, avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes cedex, France; e-mail: fe.polette@gmail.com

<sup>3</sup>School of Earth, Atmospheric and Environmental Sciences, University of Manchester, UK and Institute of Geography and Earth Sciences, Aberystwyth University, Wales, UK

Received 15 April 2019; accepted for publication 16 July 2019

**ABSTRACT.** Palynofloral assemblages are an invaluable source of information about the interactions between fossil plants and their environments. Here we describe a new Early Cretaceous palynoflora from the Lusitanian Basin in the Estremadura region of central western Portugal. A palynological assemblage of 28 genera and 40 species was extracted from 14 samples collected in the Vale Cortiço clay pit complex near the small village of Ameal (Torres Vedras Municipality). The source is a dark grey mudstone layer belonging to the lower part of the Santa Susana Formation, which is considered to be of early Hauterivian age. The palynoflora is dominated by fern spores and gymnosperm pollen. Bryophyte and lycophyte palynomorphs are also present but subordinate. Angiosperm pollen and algal or dinoflagellate cysts were not recognised in the studied samples. The palynological assemblage represents mixed conifer forest with the ground cover and understorey vegetation dominated by ferns, with patchy occurrences of bryophytes and lycophytes. A riverine environment with surrounding vegetation of open woodland and ground cover primarily of ferns is strongly indicated for the region.

**KEYWORDS:** Palynomorphs, conifers, ferns, Santa Susana Formation, lower Hauterivian, Portugal

## INTRODUCTION

One of the most dramatic changes during the later part of Earth's history was the rise of the angiosperms to ecological dominance during the Cretaceous, from about 130 to 66 million years ago. The first unequivocal record of angiosperms is from Lower Cretaceous strata, and data from the fossil record convincingly document the first major radiation of angiosperms during the Barremian–Albian (Friis et al. 2010, 2011). As a result of it, several other plant groups that characterized earlier Cretaceous vegetation

decreased in abundance, and some went extinct later as modern ecosystems evolved.

The western Portuguese Margin has an extensive sequence of Lower to Upper Cretaceous rocks containing abundant and well-preserved plant fossils, and is well suited for sequential studies of environmental changes during the Cretaceous. The terrestrial sediments are rich in angiosperm fossils as well as remains of other plant groups, first described by Saporta (1894). Later works concerning Portuguese Cretaceous plants include studies of fossil leaves (e.g. Teixeira 1946, 1947, 1948, 1950), plant microfossils (e.g. Groot & Groot

\* Corresponding author

† Deceased



1962, Hasenboehler 1981, Pais & Reyre 1981, Berthou & Leereveld 1990, Trincão 1990, Heimhofer et al. 2005, 2007, Horikx et al. 2016, 2017) and plant mesofossils (e.g. Friis et al. 1999, 2006, 2010, 2011, 2015, 2018, 2019).

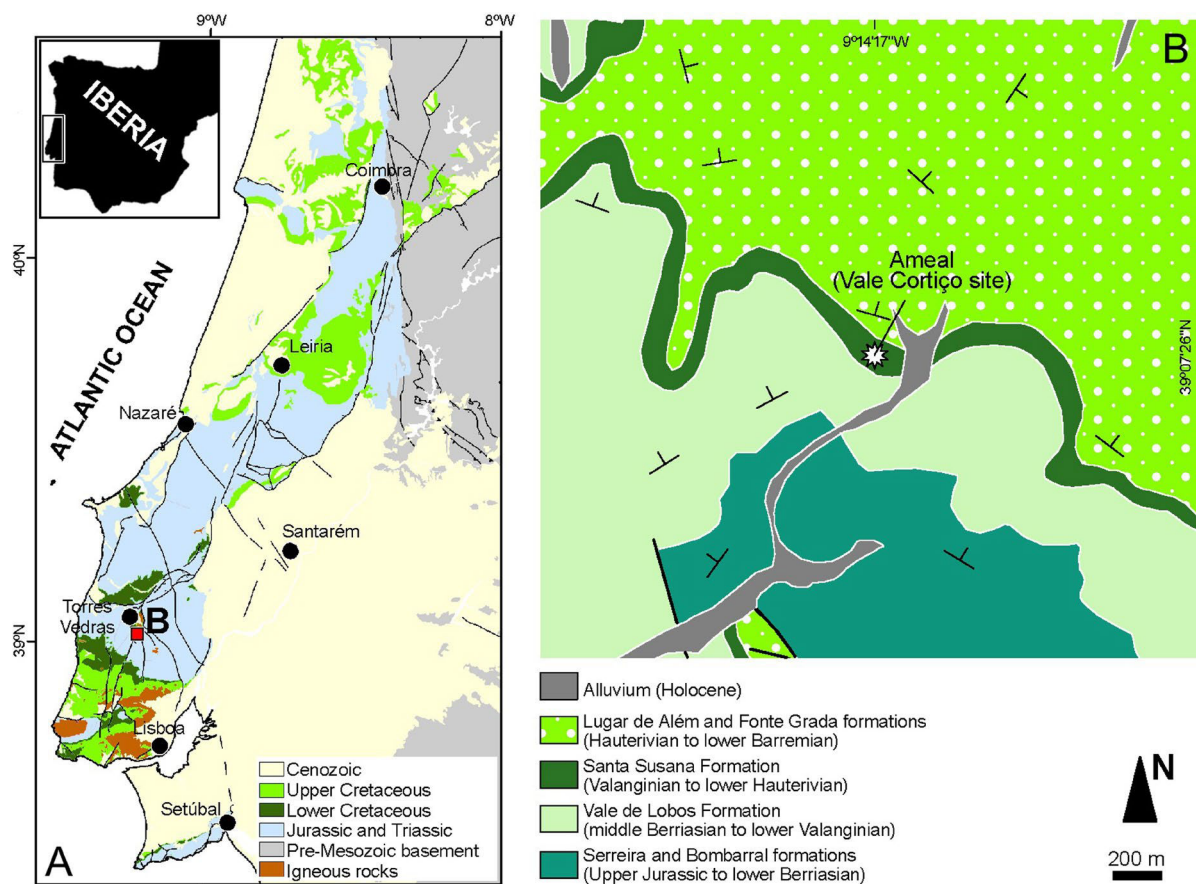
While dispersed palynomorphs are an invaluable source of information on the diversification, distribution and extinction of different plant groups through time, palynological investigations have to a large extent been devoted to some stratigraphic features, and only for scattered intervals. Palynofloral assemblages can provide important data to complement interpretations from macroflora and mesoflora studies related to vegetational changes (e.g. Schrank 2010, Mendes et al. 2011, 2014, 2017, 2018, Mendes & Friis 2018, Tanrikulu et al. 2018).

To shed more light on pre-Barremian environmental and climatic conditions during the Early Cretaceous deposition of the Santa Susana Formation, here we describe a new palynoflora from Vale Cortiço near the Ameal locality, Torres Vedras Municipality (Lusitanian Basin, western Portugal), considered to be of early Hauterivian age.

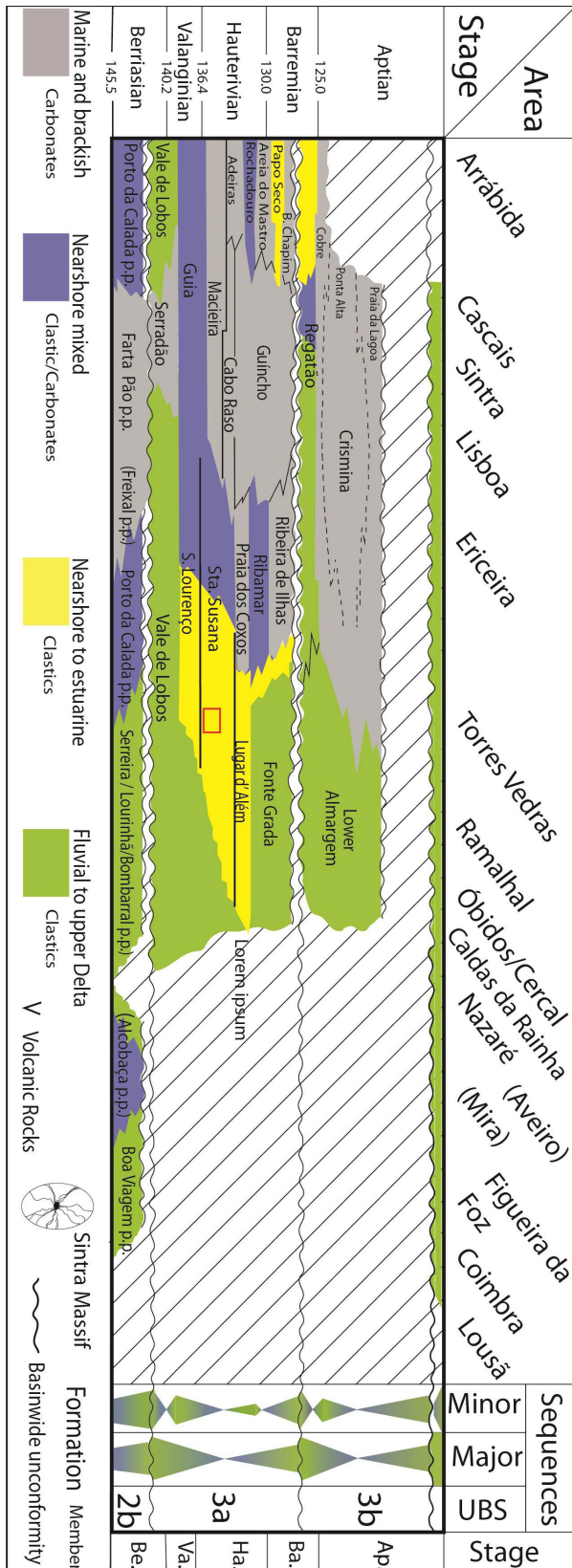
## GEOLOGICAL SETTING

On the 1:50 000 geological map of the Portuguese Geological Survey (Carta Geológica de Portugal, Folha 30-B, Bombarral; Zbyszewski et al. 1966), the Lower Cretaceous of the Torres Vedras area (central western mainland Portugal, westernmost Iberia) was previously referred to as the *Grés com vegetais fósseis de Torres Vedras e Cercal* (“Sandstones with fossil plants of Torres Vedras and Cercal”) lithostratigraphic unit. This geological map has been revised, and the updated version follows the lithostratigraphic units defined by Rey (1993). From the outcrops in the area, we selected an opencast clay pit (located at 39°07′26″N; 09°14′17″W) near the small village of Ameal (Torres Vedras Municipality) for study in detail. The nearest topographic site on the 1:25 000 map (Carta Militar de Portugal, Folha 362-Ramalhal, 1971 edition) is Vale Cortiço (Fig. 1).

In the study area, allostratigraphic unit UBS3 of the Lusitanian Basin, recording the upper Berriasian to middle Aptian (Wilson



**Fig. 1.** Geological setting of the investigated site. **A.** Sketch map of the Lusitanian Basin in central west Iberia. **B.** Detailed geological map showing the approximate position of the Vale Cortiço opencast clay pit complex, where the specimens were collected. Asterisk indicates the location of the examined section



**Fig. 2.** Synthetic stratigraphic chart of the Lower Cretaceous of the Lusitanian Basin (adapted from Dinis et al. 2008). Informal lithostratigraphic units are within parentheses. Triangles: blue – transgressive phase; green – regressive phase. UBS: unconformity-bounded sequences after Cunha and Pena dos Reis (1995). Red square indicates the sedimentary record studied in this work, corresponding to the succession exposed at the Vale Cortiço site

et al. 1989, Cunha 1992, Dinis et al. 2008) (Fig. 2), is dominated by coarse sandstone and comprises the following sedimentary environments and lithostratigraphic units (Rey 1993): (i) fluvial to upper delta siliciclastics – Vale de Lobos Formation; (ii) upper delta, estuarine to nearshore siliciclastics – São Lourenço, Santa Susana and Lugar d’Além formations; and (iii) upper delta to fluvial siliciclastics – Fonte Grada and lower Almargem formations.

The lutitic and marly beds of the Santa Susana Formation include moulds of arenaceous foraminifera and bivalves (Ferreira 1958, Rey 1972). Based on stratigraphic studies of foraminifera assemblages (Rey 1972, 1993), the deposition of the formation is considered to have occurred between the latest Valanginian and early Hauterivian. The overall sedimentological and palaeontological data point to a tidal flat to estuarine environment (Rey 1993, 2006). Further information on the geological context is given in Mendes et al. (2010).

The Vale Cortiço site exposes four of the above-mentioned Lower Cretaceous formations: Vale de Lobos, São Lourenço, Santa Susana and Lugar d’Além. The grey mudstone layer sampled in the present study is located between the lower and middle parts of the Santa Susana Formation, so this stratigraphic level is more likely to be of early Hauterivian rather than late Valanginian age.

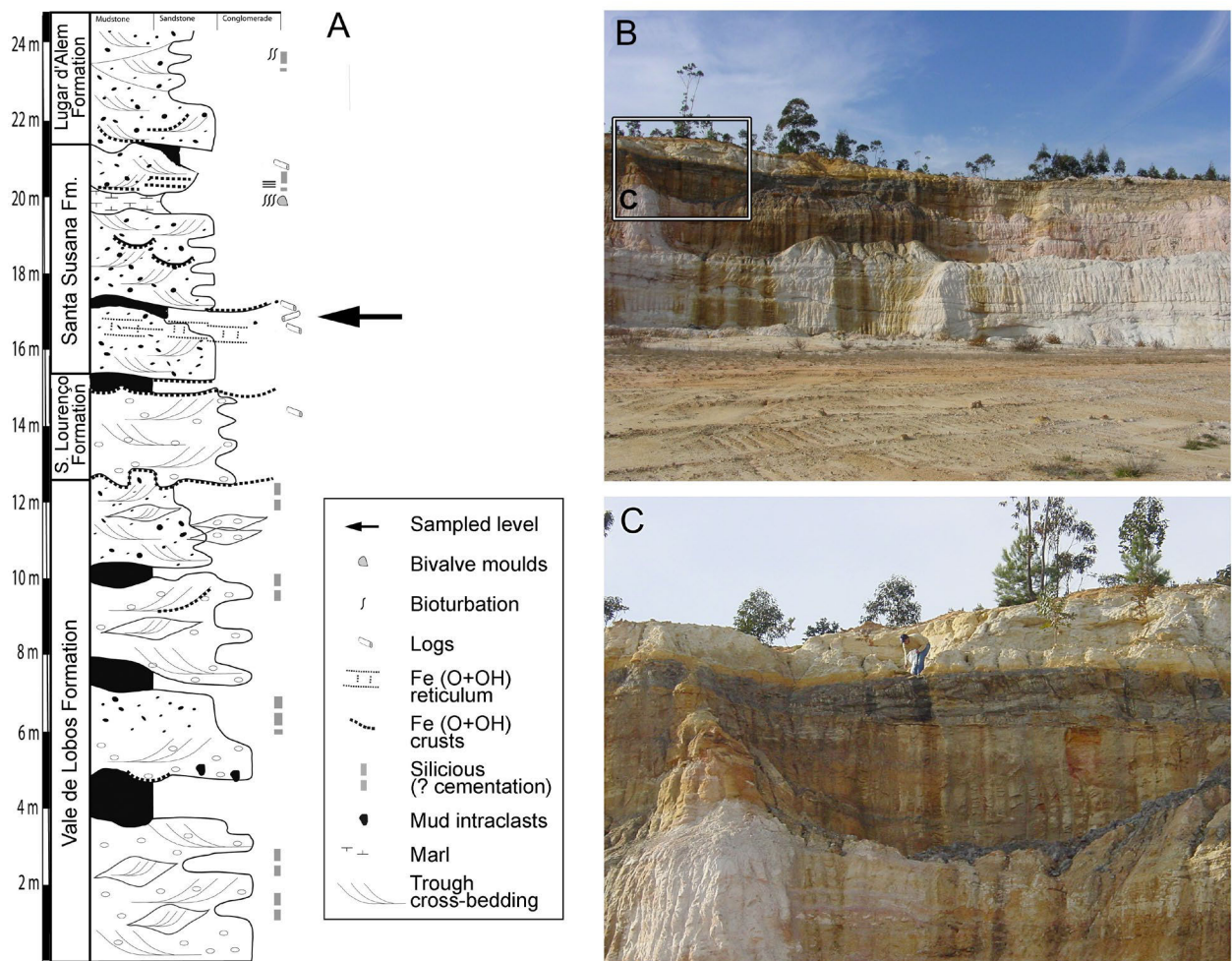
## MATERIAL AND METHODS

The Vale Cortiço opencast clay pit complex exposes the Vale de Lobos, São Lourenço, Santa Susana and Lugar d’Além formations. Only one layer in the lower part of the Santa Susana Formation, considered to be of early Hauterivian age, yielded productive palynological samples (Fig. 3A). At the Vale Cortiço site, the Santa Susana Formation is ~6 m thick and consists mainly of cross-stratified yellowish sandstone, showing locally intense iron oxide-hydroxide cementation, and massive or laminated bluish siltstone and mudstone, with characteristic reticulated limonitic laminations (Fig. 3C, 3D). Fossil tree trunks occur, most of them covered with a Fe-oxidized coat or pyrite.

Fourteen rock samples were recovered from the lower part of the Santa Susana Formation in the Vale Cortiço opencast clay pit complex; they were processed following standard methods (Traverse 2007) but only six yielded palynomorphs (142, 143, 144, 145, 146 and 147). All the palynologically productive samples were collected from the same stratigraphic layer.

Processing involved initial treatment of ~50 g sediment per sample with hydrochloric acid (10% HCl) and hydrofluoric acid (40% HF) for 48 h to remove





**Fig. 3.** Torres Vedras Group at the studied site. **A.** Stratigraphic sequence. **B.** General view of the Vale do Cortiço opencast clay pit complex. **C.** Sampled bed in the Vale do Cortiço opencast clay pit complex

carbonates and to digest silicates, respectively. The organic residue was then oxidized with nitric acid (65%  $\text{HNO}_3$ ), with neutralization in distilled water between the acid treatments. The remaining residue was washed repeatedly using nylon sieves (125  $\mu\text{m}$  mesh) in order to remove small coal fragments. All the material passing through the nylon sieves was concentrated by centrifuging and then transferred to small glass vials for preservation in distilled water with a drop of  $\text{HCl}$ .

For light microscopy (LM), five glycerine jelly slides containing the recovered organic matter were prepared for each sample and sealed with nail varnish. Palynomorphs were observed, counted and photographed under a Nikon Eclipse E600 microscope with 60 $\times$  and 100 $\times$  objectives, fitted with a Nikon Coolpix 5400 digital camera. The position of the specimens on the slides was recorded using an England Finder.

All the material used for this study is housed in the Geological Museum of Lisbon.

## RESULTS

The palynomorphs recovered from the Vale Cortiço palynoflora are generally well-preserved. Only a few specimens were too

distorted for reliable identification. A total of 1302 spores and pollen grains were identified and placed in 28 genera and 40 species (Tab. 1, Pl. 1–3; see Tab. 1 for authorities of species documented here). The Vale Cortiço palynoflora includes spores of bryophytes, lycophytes and pteridophytes, and gymnosperm pollen grains (Tab. 1; Fig. 4). The palynoflora is quantitatively dominated by gymnosperm pollen, comprising ~54.6% of the total recovered from the productive samples. Pteridophytes spores accounted for 42.5%, bryophyte spores 2.4%, and lycophyte spores only ~0.5% of the whole assemblage.

However, the pteridophyte and bryophyte spores showed high diversity (Pl. 1, 2) similar to that of the gymnosperm pollen grains (Fig. 4). Among the pteridophyte spores, representatives of the families Cyatheaceae/Dicksoniaceae (11%) and Anemiaceae (11%) predominate in the Vale Cortiço palynoflora. Cyatheaceae/Dicksoniaceae are represented by verrucate spores ascribed to the genus *Concavissimisporites*

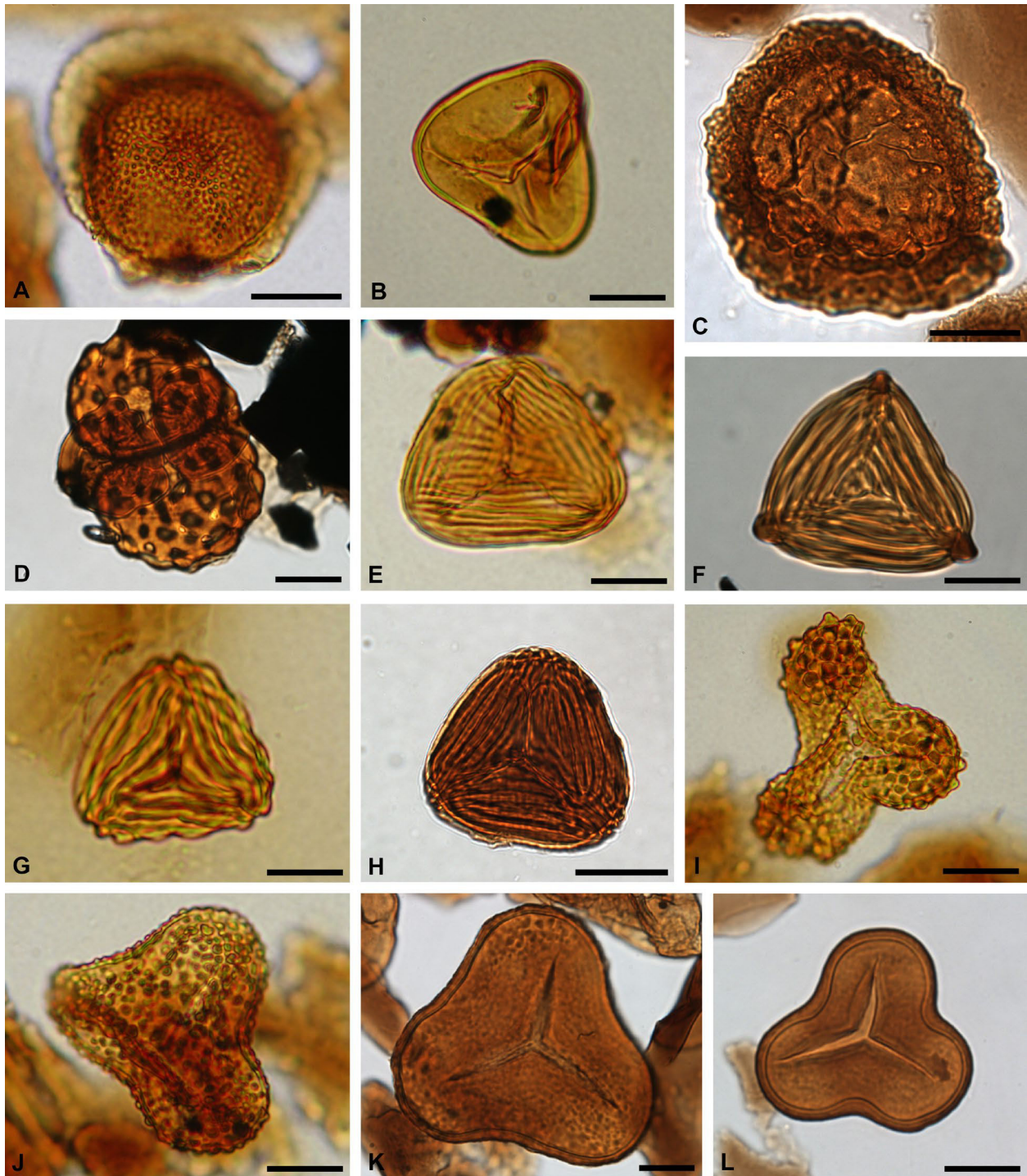
**Table 1.** Spore and pollen taxa identified in the Vale Cortiço palynoflora, listed in alphabetically within the genera

Taxon	Botanical affinity
Spores	
<i>Aequitriradites spinulosus</i> (Cookson & Dettmann 1958) Cookson & Dettmann 1961	Bryophyta (Hepaticae)
<i>Appendicisporites tricornitatus</i> Weyland & Greifeld 1953	Pteridophyta (Anemiaceae)
<i>Ceratospores masculus</i> Norris 1968	Lycophyta (Selaginellaceae)
<i>Cicatricosisporites australiensis</i> Potonié 1956	Pteridophyta (Anemiaceae)
<i>Cicatricosisporites hallei</i> Delcourt & Sprumont 1955	Pteridophyta (Anemiaceae)
<i>Cicatricosisporites sprumontii</i> Döring 1965	Pteridophyta (Anemiaceae)
<i>Cicatricosisporites</i> spp.	Pteridophyta (Anemiaceae)
<i>Concavissimisporites apiverrucatus</i> Döring 1965	Pteridophyta (Cyatheaceae/Dicksoniaceae)
<i>Concavissimisporites verrucosus</i> Delcourt & Sprumont 1955	Pteridophyta (Cyatheaceae/Dicksoniaceae)
<i>Concavissimisporites punctatus</i> (Delcourt & Sprumont 1955) Brenner 1963	Pteridophyta (Cyatheaceae/Dicksoniaceae)
<i>Cooksonites</i> sp.	Bryophyta (Hepaticae)
<i>Crybelosporites striatus</i> (Cookson & Dettmann 1958) Dettmann 1963	Pteridophyta (Marsileaceae)
<i>Crybelosporites</i> sp.	Pteridophyta (Marsileaceae)
<i>Cyathidites australis</i> Couper 1953	Pteridophyta (Cyatheaceae/Dicksoniaceae)
<i>Dictyophyllidites harrisii</i> Couper 1958	Pteridophyta (Matoniaceae)
<i>Gleicheniidites circinidites</i> Dettmann 1963	Pteridophyta (Gleicheniaceae)
<i>Impardecispora texensis</i> Srivastava 1975	Pteridophyta (Schizaeaceae)
<i>Matonisporites</i> sp.	Pteridophyta (Matoniaceae)
<i>Osmundacidites wellmanii</i> Couper 1953	Pteridophyta (Osmundaceae)
<i>Patellasporites tavadensis</i> Groot & Groot 1962	Pteridophyta
<i>Pilosisorites trichopapillosus</i> (Thiergart 1949) Delcourt & Sprumont 1955	Pteridophyta (incertae sedis)
<i>Pilosisorites</i> sp.	Pteridophyta (incertae sedis)
<i>Stereisorites</i> sp.	Bryophyta (Hepaticae)
<i>Verrucosisporites rarus</i> Burger 1966	Pteridophyta
Pollen grains (Gymnosperms)	
<i>Alisporites</i> sp.	Bisaccate pollen (?Pteridospermales)
<i>Araucariacites australis</i> Cookson 1947	Coniferophyta (Araucariaceae)
<i>Balmeiopsis limbata</i> (Balme 1957) Archangelsky 1979	Coniferophyta (Araucariaceae)
<i>Callialasporites dampieri</i> (Balme 1957) Dev 1961 emend. Norris 1969	Coniferophyta (Araucariaceae)
<i>Callialasporites trilobatus</i> (Balme 1957) Dev 1961	Coniferophyta (Araucariaceae)
<i>Callialasporites</i> sp.	Coniferophyta (Araucariaceae)
<i>Cedripites canadensis</i> Pocock 1962	Coniferophyta (Pinaceae)
<i>Cedripites</i> sp.	Coniferophyta (Pinaceae)
<i>Cerebropollenites mesozoicus</i> (Couper 1958) Nilsson 1958	Coniferophyta (?Taxodiaceae/Pinaceae)
<i>Classopollis noeli</i> Reyre 1970	Coniferophyta (Cheirolepidiaceae)
<i>Classopollis torosus</i> Burger 1965	Coniferophyta (Cheirolepidiaceae)
<i>Classopollis</i> spp.	Coniferophyta (Cheirolepidiaceae)
<i>Inaperturopollenites dubius</i> (Potonie & Venitz 1934) Thomson & Pflug 1953	Coniferophyta (Taxodiaceae/Cupressaceae)
<i>Parvisaccites radiatus</i> Couper 1958	unknown Coniferophyta
<i>Podocarpidites</i> sp.	Coniferophyta (Podocarpaceae)
<i>Spheripollenites psilatus</i> Couper 1958	Coniferophyta (Cupressaceae)
Undetermined bisaccate pollen grains	unknown Coniferophyta

(Pl. 1, figs J, K, L), together with psilate spores of *Cyathidites australis* (Pl. 2, fig. A), and the family Anemiaceae is represented by trilete spores with coarse, compact ridges assigned to the genera *Cicatricosisporites* (Pl. 1, figs E, G, H) and *Appendicisporites* (Pl. 1, fig. F). The fern spores *Cicatricosisporites hallei*, *Cicatricosisporites australiensis*, *Concavissimisporites apiverrucatus* and especially *Cyathidites australis* are the most abundant species from the Vale Cortiço palynoflora (Tab. 1). Among the other

pteridophytic spores of high relative abundance are numerous smooth-walled forms belonging to the Matoniaceae, such as *Matonisporites* (Pl. 2, fig. B) and *Dictyophyllidites* (Pl. 2, fig. D). Osmundaceae specimens ascribed to the species *Osmundacidites wellmanii* are also common (Pl. 2, fig. H). On the other hand, only a few specimens of the smooth-walled gleicheniaceae form *Gleicheniidites circinidites* (Pl. 2, fig. C) were recorded here, representing 3% of the spore assemblage and 2% of the whole



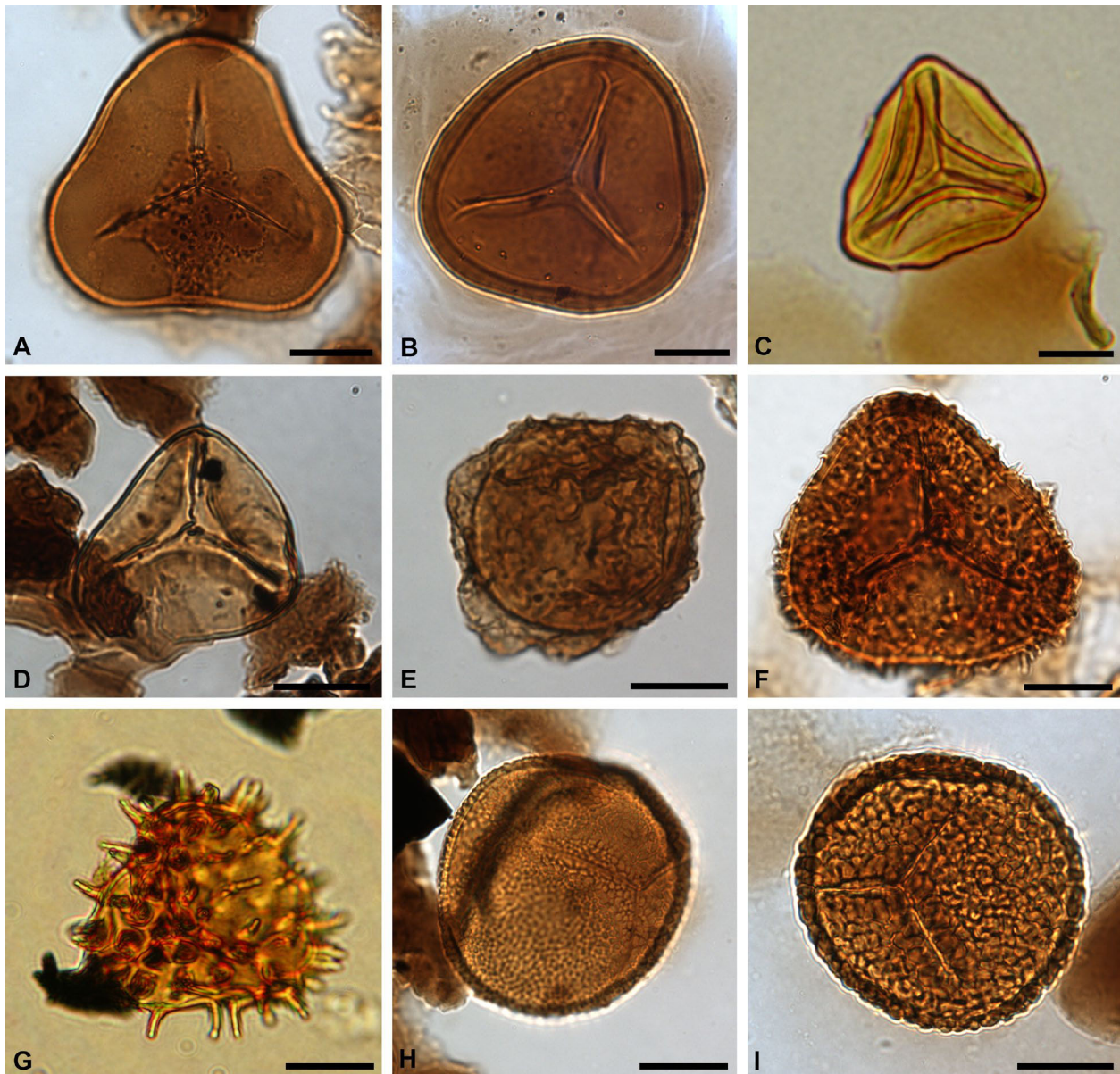


**Plate 1.** Transmitted light photomicrographs of some spore types recovered from the Vale Cortiço section. Letters and numbers after each entry are slide references. **A.** *Aequitriradites spinulosus* (Cookson & Dettmann 1958) Cookson & Dettmann 1961 (MS.4 VAL-C 147; sample Vale Cortiço 147). **B.** *Stereisporites* sp. (MS.1 VAL-C 142; sample Vale Cortiço 142). **C.** *Cooksonites* sp. (MS.1 VAL-C 142; sample Vale Cortiço 142). **D.** Tetrad of *Patellasporites tavadensis* Groot & Groot 1962 (MS.3 VAL-C 145; sample Vale Cortiço 145). **E.** *Cicatricosporites hallei* Delcourt & Sprumont 1955 (MS.1 VAL-C 144; sample Vale Cortiço 144). **F.** *Appendicisporites tricornitatus* Weyland & Greifeld 1953 (MS.2 VAL-C 145; sample Vale Cortiço 145). **G.** *Cicatricosporites sprumonti* Döring 1965 (MS.2 VAL-C 146; sample Vale Cortiço 146). **H.** *Cicatricosporites australiensis* Potonié 1956 (MS.4 VAL-C 144; sample Vale Cortiço 144). **I.** *Impardecispora texensis* Srivastava 1975 (MS.2 VAL-C 147; sample Vale Cortiço 147). **J.** *Concavissimisporites verrucosus* Delcourt & Sprumont 1955 (MS.1 VAL-C 143; sample Vale Cortiço 143). **K.** *Concavissimisporites apiverrucatus* Döring 1965 (MS.5 VAL-C 143; sample Vale Cortiço 143). **L.** *Concavissimisporites punctatus* (Delcourt & Sprumont 1955) Brenner 1963 (MS.1 VAL-C 142; sample Vale Cortiço 142). Scale bars: 20 µm for all specimens

palynofloral assemblage (Tab. 1; Fig. 4). Relatively abundant and diverse ornamented spores include marsileaceous *Crybelosporites striatus*

(Pl. 2, fig. E) and specimens of uncertain botanical affinity identified as *Pilosisporites* (Pl. 2, fig. F) and *Patellasporites* (Pl. 1, fig. D).





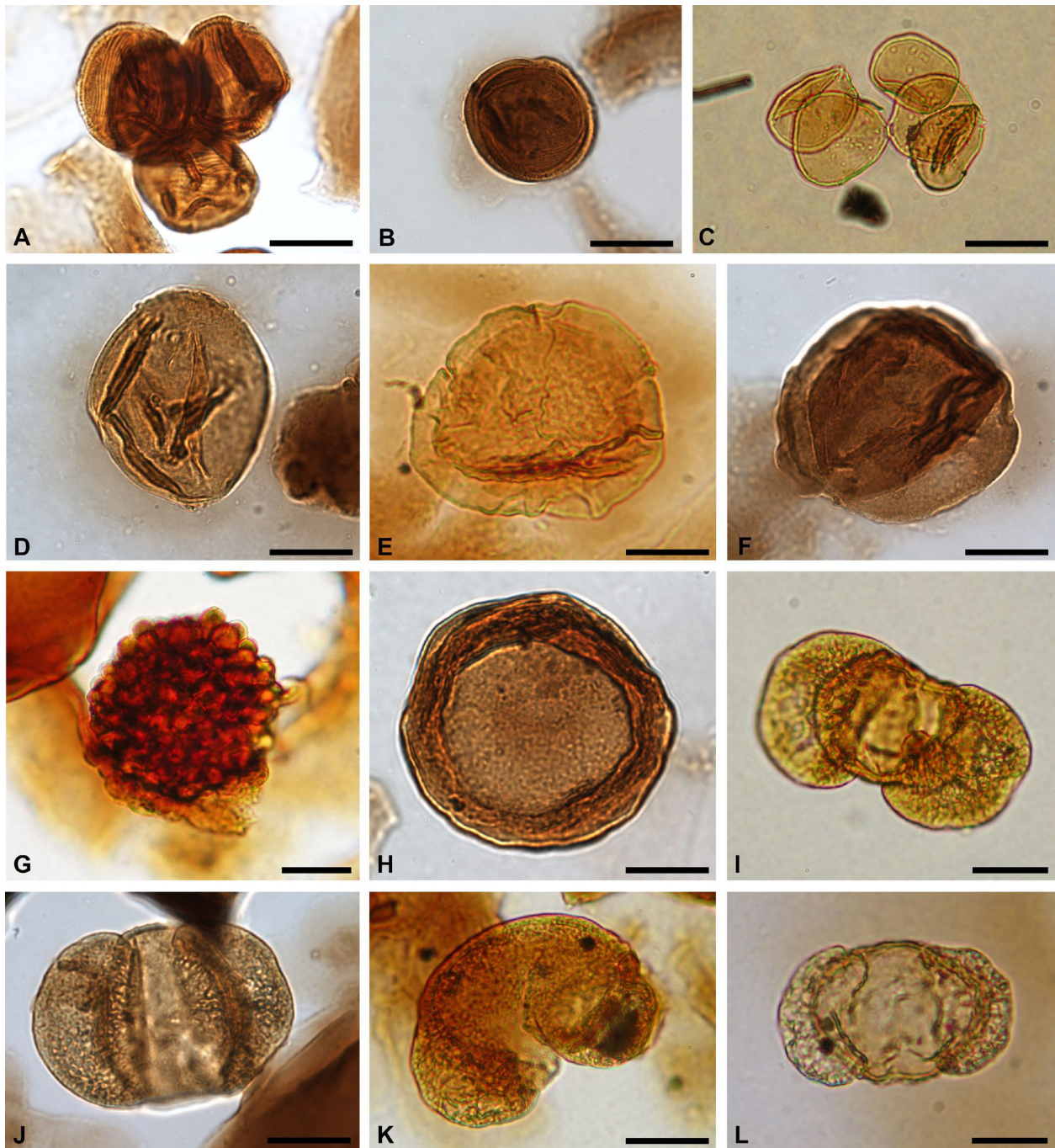
**Plate 2.** Transmitted light photomicrographs of some spore types recovered from the Vale Cortiço section. Letters and numbers after each entry are slide references. **A.** *Cyathidites australis* Couper 1953 (MS.2 VAL-C 143; sample Vale Cortiço 143). **B.** *Matonisporites* sp. (MS.5 VAL-C 143; sample Vale Cortiço 143). **C.** *Gleichenioidites circinidites* Dettmann 1963 (MS.4 VAL-C 144; sample Vale Cortiço 144). **D.** *Dictyophyllidites harrisii* Couper 1958 (MS.3 VAL-C 142; sample Vale Cortiço 142). **E.** *Crybelosporites striatus* (Cookson & Dettmann 1958) Dettmann 1963 (MS.4 VAL-C 144; sample Vale Cortiço 144). **F.** *Pilosporites trichopapillosus* (Thiergart 1949) Delcourt & Sprumont 1955 (MS.1 VAL-C 146; sample Vale Cortiço 146). **G.** *Ceratosporites masculus* Norris 1968 (MS.2 VAL-C 146; sample Vale Cortiço 146). **H.** *Osmundacidites wellmanii* Couper 1953 (MS.3 VAL-C 145; sample Vale Cortiço 145). **I.** *Verrucosporites rarus* Burger 1966 (MS.1 VAL-C 147; sample Vale Cortiço 147). Scale bars: 20  $\mu\text{m}$  for all specimens

Lycophyte spores are neither abundant nor diverse. Specimens belonging to the genus *Ceratosporites* (Pl. 2, fig. G) represent only 1% of the spore assemblage (Fig. 4). Bryophyte spores of the genera *Aequitriradites* (Pl. 1, fig. A), *Stereisporites* (Pl. 1, fig. B) and *Cooksonites* (Pl. 1, fig. C) are fairly abundant.

Gymnosperms are very well represented in the Vale Cortiço palynoflora. Their abundance is balanced between grains belonging to the circumsulcate *Classopollis* (Cheirolepidiaceae)

(Pl. 3, figs A, B), *Araucariacites australis* (Araucariaceae) (Pl. 3, fig. D), *Callialasporites* (Araucariaceae) (Pl. 3, figs E, F) and *Balmeiopsis* (Araucariaceae) (Pl. 3, fig. H), accounting for ~32% of all palynomorphs. Bisaccate pollen grains are also prominent and morphologically diverse in the Vale Cortiço palynoflora, represented by species of *Alisporites* (probably related to Pteridospermales) (Pl. 3, fig. I), *Parvisaccites* (Taxodiaceae/Cupressaceae) (Pl. 3, fig. J), *Cedripites* (Pinaceae) (Pl. 3, fig. K) and



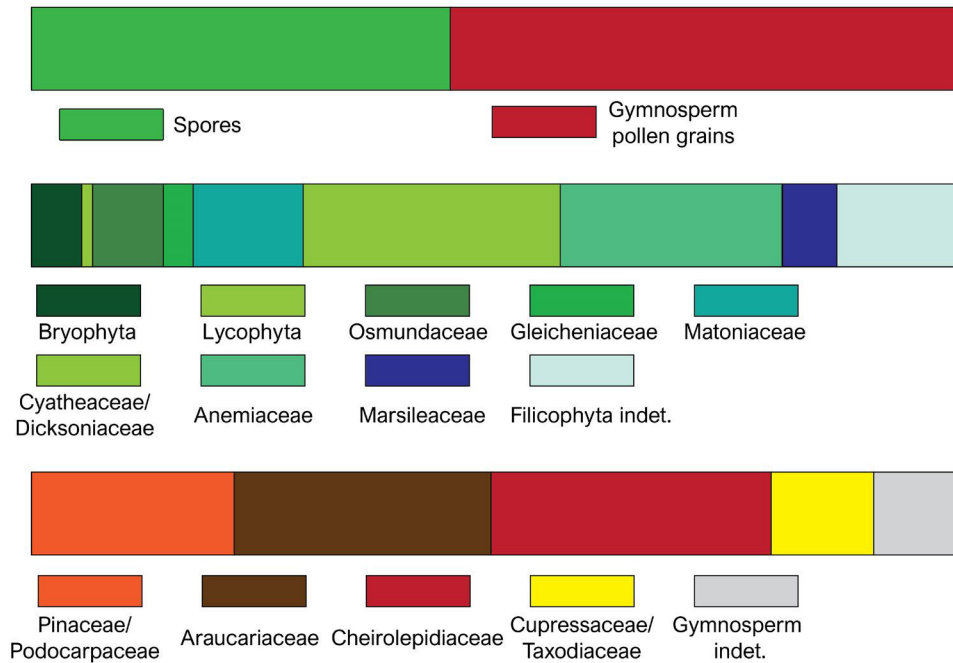


**Plate 3.** Transmitted light photomicrographs of some pollen types recovered from the Vale Cortiço section. Letters and numbers after each entry are slide references. **A.** Tetrad of *Classopollis torosus* Burger 1965 (MS.4 VAL-C 147; sample Vale Cortiço 147). **B.** *Classopollis* sp. (MS.2 VAL-C 142; sample Vale Cortiço 142). **C.** *Spheripollenites psilatus* Couper 1958 (MS.5 VAL-C 145; sample Vale Cortiço 145). **D.** *Araucariacites australis* Cookson 1947 (MS.3 VAL-C 146; sample Vale Cortiço 146). **E.** *Callialasporites dampieri* (Balme 1957) Dev 1961 emend. Norris 1969 (MS.3 VAL-C 143; sample Vale Cortiço 143). **F.** *Callialasporites trilobatus* (Balme 1957) Dev 1961 (MS.1 VAL-C 142; sample Vale Cortiço 142). **G.** *Cerebropollenites mesozoicus* (Couper 1958) Nilsson 1958 (MS.3 VAL-C 147; sample Vale Cortiço 147). **H.** *Balmeiopsis limbata* (Balme 1957) Archangelsky 1979 (MS.4 VAL-C 143; sample Vale Cortiço 143). **I.** *Alisporites* sp. (MS.1 VAL-C 142; sample Vale Cortiço 142). **J.** *Parvisaccites radiatus* Couper 1958 (MS.4 VAL-C 144; sample Vale Cortiço 144). **K.** *Cedripites canadensis* Pocock 1962 (MS.1 VAL-C 143; sample Vale Cortiço 143). **L.** *Podocarpidites* sp. (MS.4 VAL-C 145; sample Vale Cortiço 145). Scale bars: 20  $\mu$ m for all specimens

*Podocarpidites* (Podocarpaceae) (Pl. 3, fig. L), reaching relative abundance of ~16% of the palynomorphs (including undetermined bisaccate pollen grains).

Other less abundant gymnosperm pollen grains are ascribed to the species *Ina-*

*perturopollenites dubius* (Taxodiaceae/Cupressaceae), *Cerebropollenites mesozoicus* (probably related to Taxodiaceae or Pinaceae) (Pl. 3, fig. G) and *Spheripollenites psilatus* (Cupressaceae) (Pl. 3, fig. C), accounting for ~2% of the palynofloral assemblage.



**Fig. 4.** Plots of relative abundance of the Vale Cortiço palynological assemblage, based on the botanical affinities of the various spore and pollen morphotypes

No dinoflagellate or algae spores or angiosperm pollen grains were recognised in the studied samples.

## DISCUSSION

### AGE DETERMINATION OF THE VALE CORTIÇO PALYNOFLORA

The age of the strata we analysed has been established as late Valanginian to early Hauterivian, based on sedimentological evidence and foraminifera biostratigraphy (Rey 1972, 1993). However, no palynological evidence has so far supported this age determination. The Vale Cortiço palynoflora lacks typical strong stratigraphic markers such as dinoflagellates. Dating Lower Cretaceous deposits using continental palynomorphs can be challenging, the encountered forms often being long-ranging. In the Vale Cortiço palynoflora, no species typically indicative of late Valanginian or early Hauterivian age has been identified. Indeed, species such as *Aequitriradites spinulosus*, *Cyathidites australis*, *Pilosporites trichopapillosus*, *Gleicheniidites circinidites*, *Dictyophyllidites harrisii* and all the species of gymnosperm pollen grains we recovered are very common forms whose temporal distribution extended through the Early Cretaceous in Western Europe. While

they can often be fairly precise stratigraphic markers, all the species of *Cicatricosisporites*, *Concavissimisporites* and *Appendicisporites* we identified are also long-ranging. However, regardless of the species names, the comparative species diversity of some genera assigned to Anemiaceae (*Cicatricosisporites*, *Appendicisporites*) and Cyatheaceae/Dicksoniaceae (*Concavissimisporites*, *Trilobosporites*) can be useful in making stratigraphic determinations. It has been observed that cyatheaceous/dicksoniaceaceous spores are more diverse during the earliest part of the Cretaceous (Berriasian–mid-Hauterivian), while anemiaceous spores, mainly *Appendicisporites*, become more diverse than cyatheaceous/dicksoniaceaceous spores from the mid-Hauterivian onward (Burden & Hills 1989). *Cicatricosisporites* species are quite diversified throughout the Early Cretaceous. In the Vale Cortiço palynoflora only one *Appendicisporites* species was recorded, and three species assigned to both *Cicatricosisporites* and *Concavissimisporites* were identified. Diversity is therefore quite balanced between anemiaceous and cyatheaceous/dicksoniaceaceous species, as is typical of Hauterivian assemblages, the latter often comprising comparatively more species assigned to Cyatheaceae/Dicksoniaceae. Furthermore, the absence of earliest-Cretaceous forms, such as *Trilobosporites canadensis* or *Concavissimisporites montuosus*, coupled



with the presence of large, concave, finely verrucate forms identified as *Concavissimisporites verrucosus*, also corroborate a Hauterivian age of deposition. *Concavissimisporites verrucosus* has been found commonly in lower Valanginian to Barremian strata in Western Europe (Delcourt & Sprumont 1955, Delcourt et al. 1963, Herngreen 1971, Dörhöfer & Norris 1977, Dejoux et al. 2007a) but is more likely to be associated with *Trilobosporites canadensis* and *Concavissimisporites montuosus* in Valanginian assemblages.

Finally, the specimen identified as *Appendicisporites tricornitatus* (Pl. 1, fig. F) shows great similarity to specimens illustrated and described by Couper (1958) as *Appendicisporites tricornitatus*, and by Pocock (1964) as *Appendicisporites erdtmanii*. Possibly a portion of the morphological space characteristic of *Appendicisporites tricornitatus* overlaps with a part of the *Appendicisporites erdtmanii* form. *Appendicisporites tricornitatus* has been widely encountered throughout the Early Cretaceous and therefore cannot be used for detailed dating.

*Appendicisporites erdtmanii* has been recorded mostly within Barremian to lower Cenomanian deposits of North America (Pocock 1964, Singh 1971, Wingate 1974, Allen 1977) and Europe (Van Amerom 1965, Habib 1979, Berthou et al. 1981, Juhász 1983). Burden & Hills (1989) indicated a stratigraphic distribution ranging from early Hauterivian to Albian–Cenomanian. The presence of such a similar form in the Vale Cortiço palynological assemblage suggests that the palynoflora should not be older than early Hauterivian. Thus, the general composition of the Vale Cortiço palynological assemblage suggests an age of deposition corresponding to early Hauterivian rather than late Valanginian age.

#### VEGETATION COMPOSITION AND PALAEOENVIRONMENTAL IMPLICATIONS

Dispersed palynomorphs can provide invaluable information about the taxonomic composition of past vegetation, useful for palaeoecological and palaeoclimatic interpretations. The palynoflora of the Vale Cortiço samples is dominated by fern spores. Based on the spore data, the Anemiaceae and Cyatheaceae/Dicksoniaceae were prominent elements of the ground cover under humid conditions and were

represented by several species. Fern spores ascribed to extant Anemiaceae, Osmundaceae and Cyatheaceae/Dicksoniaceae can be found in a wide range of environments, including watersides. However, the sporangia of many Early Cretaceous taxa attributed to Dicksoniaceae (*Onychiopsis* Yokoyama) and Matoniaceae (*Weichselia* Stiehler) are protected in capsule-like structures, and their coriaceous fronds may indicate adaptation to stressful environments and xeromorphic conditions (Friis & Pedersen 1990, Watson & Alvin 1996, van Konijnenburg-van Cittert 2002). The relative abundance of Anemiaceae, Cyatheaceae/Dicksoniaceae, Osmundaceae and Marsileaceae in the Vale Cortiço palynoflora points to the occurrence of a diverse and at least partly riparian community of ferns. Ferns attributed to Matoniaceae preferred drier and warm conditions (Abbink 1998). The presence of bryophytic forms may indicate that enriched soil permitted the establishment of a diversified plant community.

The Vale Cortiço palynoflora is quantitatively dominated by xerophilous taxa assigned to the gymnosperms. Almost 20% of that assemblage is composed of forms attributed to the genus *Classopollis* (Tab. 1), produced by the extinct conifer family Cheirolepidiaceae. Furthermore, the mesofossil flora recovered from the same stratigraphic layer as the new palynoflora described here is dominated by cheirolepidiaceous conifer shoot/leaf remains assigned to *Frenelopsis teixeirae* (Alvin & Pais) emend. Mendes, Dinis, Gomez & Pais; and the frenelopsid fragments show strongly xeromorphic traits (Mendes et al. 2010). The cheirolepidiaceous conifers were xerophytic plants, and are believed to have grown in dry or saline environments under arid conditions (Jardiné et al. 1974, Alvin 1982). In other palynological assemblages the association of *Classopollis* and marine dinoflagellate cysts has been linked to coastal deposition (Srivastava 1976) in a warm and arid climate (Vakhrameev 1981). However, the absence of dinoflagellate cysts in the Vale Cortiço palynoflora suggests that deposition occurred in a terrestrial situation not exposed to marine inputs, and the presence of Cheirolepidiaceae representatives could then be linked to dry rather than saline conditions.

Pollen grains assigned to the genera *Araucariacites* and *Calliasporites*, thought to represent Araucariaceae (Schrank & Mahmoud

1998), are well represented in the Vale Cortiço palynoflora. They are indicative of xeromorphic conditions (Batten & Uwins 1985) or warm-temperate and relatively humid environments in a seasonal climate (Oliveira et al. 2015). Among the less abundant gymnosperm pollen grains are forms assigned to Pinaceae, Taxodiaceae/Cupressaceae and Podocarpaceae, which are interpreted to be derived from woodland plants growing on well-drained soil under mesic conditions (Batten & Uwins 1985). However, some extant species of modern cupressaceous conifers, such as the bald cypress as well as members of the Podocarpaceae, have a high water requirement and grow in swamp environments and on saturated soil and wetlands subject to periodic flooding. The abundant shoot/leaf remains of *Frenelopsis teixeirae* in the Vale Cortiço mesofossil flora suggest that cheirolepidiaceus conifers grew close to the depositional basin.

Overall, the composition of the Vale Cortiço palynoflora suggests that the depositional environment was not subject to marine inputs and that the vegetation grew in a dry and generally warm climate, probably with seasonal wet periods and humid conditions. The depositional environment was then likely to have been a riverine situation, with surrounding vegetation of open woodland and ground cover primarily of ferns.

#### COMPARISON WITH HAUTERIVIAN PALYNOLOGICAL ASSEMBLAGES FROM NEIGHBOURING AREAS

There are few palynological studies of the Hauterivian strata of Western Europe, owing to the paucity of Lower Cretaceous outcropping continental deposits and to the relatively short duration of the Hauterivian period as compared to other Early Cretaceous stages. Solé de Porta & Salas (1994) described an Early Cretaceous palynoflora of Hauterivian age from the Maestrazgo successions in northeastern Spain. The Maestrazgo and Vale Cortiço palynofloras are very similar in general composition. In both the Maestrazgo and Vale Cortiço palynofloras, fern spores and conifer pollen grains dominate the palynological assemblages. However, dinoflagellates were not recognised in the Vale Cortiço palynoflora. In France, Médus (1970) briefly introduced the palynological content of the Hauterivian portion of the marine succession from Angles (southeastern France) but recorded

only six species, all very common within Lower Cretaceous deposits and not age-diagnostic. Néraudeau et al. (2012) described a rich continental palynoflora from the Angeac–Charente bone beds dated initially as Hauterivian–Barremian, but this age has been questioned and is now considered to be Berriasian–Valanginian (Polette et al. 2018). The Vale Cortiço palynoflora is relatively similar to the assemblage recovered from Wealden-type facies deposits in northern France (Delcourt & Sprumont 1955, 1959), in that they both yielded numerous very large concave spores identified as *Concavissimisorites verrucosus*, and several species assigned to the genus *Cicatricosisporites*. However, the Vale Cortiço palynoflora differs in the absence of specimens ascribed to the genus *Trilobosporites*. In Belgium only younger continental palynofloras have been described within the Mons Basin (Dejax et al. 2007a, b). They differ quite substantially owing to the presence of pollen grains with angiospermous affinities, and numerous *Trilobosporites* spores. Surprisingly, few studies of Hauterivian continental palynofloras of southern England have been carried out. This may be explained by the fact that continental Hauterivian and Barremian successions have been grouped within the “Wealden Clay” Formation (Allen & Wimbledon 1991). Nevertheless, Hughes et al. (1991) documented angiosperm-like pollen grains within strata of supposedly Hauterivian age. These pollen grains were associated with a palynological assemblage composed of 98% fern spores, mainly assigned to the genera *Pilosisorites* and *Concavissimisorites*, and to the smooth-walled spores, but quite different from the ones recognised in the Vale Cortiço palynoflora.

#### CONCLUSIONS

Here we reported, for the first time, a palynoflora recovered from Lower Cretaceous rocks of the Santa Susana Formation in the Vale Cortiço clay pit complex near the small village of Ameal in the western Portuguese Basin. The pollen-spore assemblage described herein yielded information about the systematic composition of the plant community, useful for inferring palaeoecological and palaeoclimatic conditions. The Vale Cortiço palynoflora is dominated by fern spores assigned to the families Anemiaceae, Cyatheaceae, Dicksoniaceae

and Osmundaceae, suggesting derivation from a local pteridophyte wetland vegetation. The presence of bryophyte and lycophyte spores indicates moist, humid conditions. The gymnosperm pollen grains are quantitatively dominated by Araucariaceae and Cheirolepidiaceae pollen produced by xerophytic plants; this is consistent with the macrofloral record from the same site. Their presence is indicative of a warm climate and clearly reflects a conifer-dominated vegetation. A riverine situation is clearly indicated, with surrounding vegetation of open woodland and ground cover primarily of ferns, growing in a generally warm and dry climate, probably with seasonal wet periods creating humid conditions.

#### ACKNOWLEDGMENTS

This paper is dedicated to the memory of Professor David J. Batten, who recently passed away. Many thanks are due to Jean Dejax (National Museum of Natural History, Paris, France) and Kaj Raunsgaard Pedersen (Aarhus University, Aarhus, Denmark) for valuable suggestions on palynomorph taxonomy. We also thank Mary Dettmann (Queensland Museum, Brisbane, Australia) and two anonymous reviewers for constructive comments on the manuscript. This research was supported by grants from the Millennium BCP Foundation, and by the Portuguese Science Foundation (FCT) through project UID/MAR/04292/2019 to MARE.

#### REFERENCES

- ABBINK O.A. 1998. Palynological investigations in the Jurassic of the North Sea region. LPP Contribution, Series 8. PhD Thesis, Utrecht University, Utrecht, The Netherlands.
- ALLEN R.P. 1977. Palynology of the Lower Cretaceous Naskapi Shale, Scotian Shelf. Geological Survey of Canada, Internal Report, 1–78.
- ALLEN P. & WIMBLEDON W.A. 1991. Correlation of NW European Purbeck–Wealden (nonmarine Lower Cretaceous) as seen from the English type-areas. *Cretac. Res.*, 12: 511–526.
- ALVIN K.L. 1982. Cheirolepidiaceae: Biology, structure and paleoecology. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 37: 71–98.
- BATTEN D.J. & UWINS P.J.R. 1985. Early Cretaceous–Late Cretaceous (Aptian–Cenomanian) palynomorphs. In: Thusu B. & Owens B. (eds), *Palynology of northeast Libya*. *J. Micropaleontol.*, 4: 131–150.
- BERTHOU P.Y. & LEEREVELD H. 1990. Stratigraphic implications of palynological studies on Berriasian to Albian deposits from western and southern Portugal. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 66: 314–344.
- BERTHOU P.Y., HASENBOEHLER B. & MORON J.M. 1981. Apports de la palynologie à la stratigraphie du Crétacé Moyen et Supérieur du Bassin Occidental Portugais. *Memórias e notícias – Publicações do Museu e Laboratório Mineralógico e Geológico da Universidade de Coimbra*, 91: 183–221.
- BURDEN E.T. & HILLS L.V. 1989. Illustrated key to genera of Lower Cretaceous terrestrial palynomorphs (excluding megaspores) of western Canada. *AASP Contributions Series*, 21: 1–146.
- COUPER R.A. 1958. *British Mesozoic Microspores and Pollen grains: a Systematic and Stratigraphic Study*. *Palaeontographica*, B, 103: 75–179.
- CUNHA P.P. 1992. *Estratigrafia e sedimentologia dos depósitos do Cretácico Superior e Terciário de Portugal Central, a leste de Coimbra*. PhD Thesis, Universidade de Coimbra, Portugal.
- CUNHA P.P. & PENA DOS REIS R. 1995. Cretaceous sedimentary and tectonic evolution of the northern sector of the Lusitanian Basin. *Cretac. Res.*, 16: 155–170.
- DEJAX J., PONS D. & YANS J. 2007a. Palynology of the dinosaur-bearing Wealden facies in the natural pit of Bernissart (Belgium). *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 144: 25–38.
- DEJAX J., DUMAX É., DAMBLON F. & YANS J. 2007b. Palynology of Baudour Clays Formation (Mons Basin, Belgium): correlation within the “stratotypic” Wealden. In: Steemans P. & Javaux E. (eds), *Recent Advances in Palynology*. *Carnets de Géologie*, 16–28.
- DELCOURT A. & SPRUMONT G. 1955. Les spores et grains de pollen du Wealdien du Hainaut. *Mémoires de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d’Hydrologie, nouvelle série*, 4(5): 1–73.
- DELCOURT A. & SPRUMONT G. 1959. Spores, grains de pollen, Hystriosphères et Péridiniens dans le Wealdien de Féron-Glageon. *Annales de la société géologique du Nord*, 79: 29–64.
- DELCOURT A., DETTMANN M.E. & HUGHES N.F. 1963. Revision of some Lower Cretaceous microspores from Belgium. *Palaeontology*, 6: 282–292.
- DINIS J., REY J., CUNHA P.P., CALLAPEZ P. & PENA DOS REIS R. 2008. Stratigraphy and allo-genic controls of the western Portugal Cretaceous: an updated synthesis. *Cretac. Res.*, 29: 772–780.
- DÖRHÖFER G. & NORRIS G. 1977. Discrimination and Correlation of Highest Jurassic and Lowest Cretaceous Terrestrial Palynofloras in North-West Europe. *Palynology*, 1: 79–93.
- FERREIRA G.C. 1958. Subsídios para o conhecimento do Cretácico inferior da região a Norte de Torres Vedras. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 42: 151–161.
- FRIIS E.M. & PEDERSEN K.R. 1990. Structure of the Lower Cretaceous fern *Onychiopsis pilotoides*

- from Bornholm, Denmark. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 66: 47–63.
- FRIIS E.M., CRANE P.R. & PEDERSEN K.R. 2011. Early flowers and angiosperm evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- FRIIS E.M., CRANE P.R. & PEDERSEN K.R. 2019. Extinct diversity among Early Cretaceous angiosperms: mesofossil evidence of early Magnoliales from Portugal. *Int. J. Plant Sci.*, 180: 93–127.
- FRIIS E.M., MENDES M.M. & PEDERSEN K.R. 2018. *Paisia*, an Early Cretaceous eudicot angiosperm flower with pantoporate pollen from Portugal. *Grana*, 57: 1–15.
- FRIIS E.M., PEDERSEN K.R. & CRANE P.R. 1999. Early angiosperm diversification: the diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in Early Cretaceous floras from Portugal. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86: 259–296.
- FRIIS E.M., PEDERSEN K.R. & CRANE P.R. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 232: 251–293.
- FRIIS E.M., PEDERSEN K.R. & CRANE P.R. 2010. Cretaceous diversification of angiosperms in the western part of the Iberian Peninsula. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 162: 341–361.
- FRIIS E.M., GRIMM G.W., MENDES M.M. & PEDERSEN K.R. 2015. *Canrightiopsis*, a new Early Cretaceous fossil with *Clavatipollenites*-type pollen bridge the gap between extinct *Canrightia* and extant Chloranthaceae. *Grana*, 54: 184–212.
- GROOT J.G. & GROOT C.R. 1962. Plant microfossils from Aptian, Albian and Cenomanian deposits of Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, Tomo XLVI: 133–176.
- HABIB D. 1979. Sedimentology of palynomorphs and palynodebris in Cretaceous Carbonaceous Faces South of Vigo Seamount. Deep Sea Drilling Project, Washington, Initial Reports, 47: 451–467.
- HASENBOEHLER B. 1981. Étude Paléobotanique et palynologique de l'Albien et du Cénomaniens du "Bassin Occidental Portugais" au sud de l'accident de Nazaré (Province d'Estremadura, Portugal). These du Diplôme du Docteur, Université Pierre et Marie Curie (Paris), France.
- HEIMHOFER U., HOCHULI P.A., BURLA S. & WEISERT H. 2007. New records of Early Cretaceous angiosperm pollen from Portuguese coastal deposits: Implications for the timing of the early angiosperm radiation. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 144: 39–76.
- HEIMHOFER U., HOCHULI P.A., BURLA S., DINIS J. & WEISERT H. 2005. Timing of Early Cretaceous angiosperm diversification and possible links to major paleoenvironmental change. *Geology*, 33: 141–144.
- HERNGREEN G.F.W. 1971. Palynology of a Wealden section (Lower Cretaceous) in the "Carrière de Longueville", the Boulonnais (France). *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 12: 271–302.
- HORIKX M., HOCHULI P.A., FEIST-BURKHARDT S. & HEIMHOFER U. 2016. Albian angiosperm pollen from shallow marine strata in the Lusitanian Basin, Portugal. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 228: 67–92.
- HORIKX M., HUCK S., ADATTE T. & HEIMHOFER U. 2017. Vegetation dynamics, angiosperm radiation and climatic changes in the Lusitanian Basin (Portugal) during Albian times. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecology*, 465: 30–41.
- HUGHES N.F., MCDUGALL A.B. & CHAPMAN J.L. 1991. Exceptional new record of Cretaceous Hauterivian Angiospermid Pollen from Southern England. *J. Micropalaeontol.*, 10: 75–82.
- JARDINÉ S., COMBAZ A., MAGLOIRE L., PENIGUEL G. & VACHEY G. 1974. Distribution stratigraphique des acritarches dans le paleozoïque du sahara algérien. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 18: 99–129.
- JUHÁSZ M. 1983. Palynostratigraphic zonation of the Transdanubian middle Cretaceous. *Acta Geologica Hungarica*, 26: 41–68.
- MÉDUS J. 1970. Première contribution à l'étude palynologique de quelques gisements classiques du Crétacé inférieur de Haute Provence. *Annales de la Faculté des Sciences de Marseille*, 44: 137–142.
- MENDES M.M. & FRIIS E.M. 2018. The Nossa Senhora da Luz flora from the Early Cretaceous (early Aptian–late Albian) of Juncal in the western Portuguese Basin. *Acta Palaeobot.*, 58: 159–174.
- MENDES M.M., BARRÓN E., BATTEN D.J. & PAIS J. 2017. A new species of the spore genus *Costatoperforosporites* from Early Cretaceous deposits in Portugal and its taxonomic and palaeoenvironmental significance. *Grana*, 56: 401–409.
- MENDES M.M., DINIS J.L., GOMEZ B. & PAIS J. 2010. Reassessment of the cheirolepidiaceae conifer *Frenelopsis teixeirae* Alvin et Pais from the Early Cretaceous (Hauterivian) of Portugal and palaeoenvironmental considerations. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 161: 30–42.
- MENDES M.M., DINIS J., PAIS J. & FRIIS E.M. 2011. Early Cretaceous flora from Vale Painho (Lusitanian Basin, western Portugal): an integrated palynological and mesofossil study. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 166: 152–162.
- MENDES M.M., DINIS J., PAIS J. & FRIIS E.M. 2014. Vegetational composition of the Early Cretaceous Chicalhão flora (Lusitanian Basin, western Portugal) based on palynological and mesofossil assemblages. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 200: 65–81.
- MENDES M.M., BARRÓN E., DINIS P., REY J. & BATTEN J.D. 2018. A new palynoflora from upper Barremian-lower Aptian rocks at Casal do Borracho, Torres Vedras, western Portugal, and its palaeoecological significance. *Cretac. Res.*, 90: 363–374.
- NÉRAUDEAU D., ALLAIN R., BALLÈVRE M., BATTEN D.J., BUFFETAUT E., COLIN J.P., DABARD M.P., DAVIERO-GOMEZ V., EL ALBANI A., GOMEZ B., GROSHENY D., LE LÉUFF J., LEPINCE A., MARTÍN-CLOSAS C., MASURE E., MAZIN J.-M., PHILIPPEM., POUÉCH J., TONGH.,

- TOURNEPICHE J.F. & VULLO R. 2012. The Hauterivian–Barremian lignitic bone bed of Angeac (Charente, south-west France): stratigraphical, palaeobiological and palaeogeographical implications. *Cretac. Res.*, 37: 1–14.
- OLIVERA D.E, ZAVATTIERI A.M. & QUATTROCCIO M.E. 2015. The palynology of the Cañadón Asfalto Formation (Jurassic), Cerro Cóndor deponentre, Cañadón Asfalto Basin, Patagonia, Argentina: palaeoecology and palaeoclimate based on ecogroup analysis. *Palynology*, 39: 362–386.
- PAIS J. & REYRE Y. 1981. Problèmes posés par la population sporopollinique d'un niveau à plantes de la série de Buarcos (Portugal). *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, 22: 35–40.
- POCOCK S.A.J. 1964. Pollen and Spores of the Chlamydospermidae and Schizaeaceae from Upper Mannville Strata of the Saskatoon Area of Saskatchewan. *Grana Palynologica*, 5: 129–209.
- POLETTE F., BATTEN D.J. & NÉRAUDEAU D. 2018. Re-examination of the palynological content of the Lower Cretaceous deposits of Angeac, Charente, south-west France: Age, palaeoenvironment and taxonomic determinations. *Cretac. Res.*, 90: 204–221.
- REY J. 1972. Recherches géologiques sur le Crétacé inférieur de l'Estremadura (Portugal). *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, 21 (N.S): 1–477.
- REY J. 1993. Les unités lithostratigraphiques du Groupe de Torres Vedras (Estremadura, Portugal). *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, 79: 75–85.
- REY J. 2006. Stratigraphie séquentielle et séquences de dépôt dans le Crétacé inférieur du Bassin Lusitanien. *Ciências da Terra, Volume Especial*, 6: 1–120.
- SAPORTA G. 1894. Flore fossile du Portugal. Nouvelles contributions à la flore Mésozoïque, accompagnées d'une notice stratigraphique. *Direction des Travaux Géologiques du Portugal*, Lisboa, Portugal.
- SCHRANK E. 2010. Pollen and spores from the Tendaguru Beds, Upper Jurassic and Lower Cretaceous of southeast Tanzania: palynostratigraphical and paleoecological implications. *Palynology*, 34: 3–42.
- SCHRANK E. & MAHMOUD M.S. 1998. Palynology (pollen, spores and dinoflagellates) and Cretaceous stratigraphy of the Dakhla Oasis, Central Egypt. *J. African Earth Sci.*, 26: 167–193.
- SINGH C. 1971. Lower Cretaceous Microfloras of the Peace River area, Northwestern Alberta. *Bulletin of the Research Council of Alberta*, 28: 1–542.
- SOLÉ DE PORTA N. & SALAS R. 1994. Conjuntos microflorísticos del Cretácico Inferior de la Cuenca del Maestrazgo. Cordillera Ibérica Oriental (NE de España). *Cuadernos de Geología Ibérica*, 18: 355–368.
- SRIVASTAVA S.K. 1976. The Fossil Genus *Classopollis*. *Lethaia*, 9: 437–457.
- TANRIKULU S., DOYLE J.A. & DELUSINA I. 2018. Early Cretaceous (Albian) spores and pollen from the Glen Rose Formation of Texas and their significance for correlation of the Potomac Group. *Palynology*, 42: 438–456.
- TEIXEIRA C. 1946. Flora cretácica de Esgueira (Aveiro). *Portugaliae Acta Biologica*, 1: 235–242.
- TEIXEIRA C. 1947. Nouvelles recherches et révision de la flore de Cercal. *Broteria – Série de Ciências Naturais*, 16(43): 5–14.
- TEIXEIRA C. 1948. Flora Mesozóica Portuguesa, Parte I. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, Portugal.
- TEIXEIRA C. 1950. Flora Mesozóica Portuguesa, Parte II. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, Portugal.
- TRAVERSE A. 2007. *Paleopalynology*. Springer, Dordrecht.
- TRINCÃO P. 1990. Esporos e pólenes do Cretácico Inferior (Berriasiano–Aptiano) de Portugal: Paleontologia e Biostratigrafia. Ph.D. Thesis, Universidade Nova de Lisboa, Portugal.
- VAN AMEROM H.W.J. 1965. Upper Cretaceous pollen and spores assemblages from the so-called “Wealden” of the province of Leon (Northern Spain). *Pollen et Spores*, 7: 93–133.
- VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT J.H.A. 2002. Ecology of some Jurassic ferns in Eurasia. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 199: 113–124.
- VAKHRAMEEV V.A. 1981. Pollen *Classopollis*: indicator of Jurassic and Cretaceous climates. *The Palaeobotanist*, 28–29: 301–307.
- WATSON J. & ALVIN K.L. 1996. An English Wealden floral list, with comments on the possible environmental indicators. *Cretac. Res.*, 17: 5–26.
- WILSON R.C.L., HISCOTT R.N., WILLIS M.G. & GRADSTEIN F.M. 1989. The Lusitanian Basin of West-Central Portugal: Mesozoic and Tertiary tectonic, stratigraphic and subsidence history. *Am. Assoc. Petrol. Geol. Mem.*, 46: 341–362.
- WINGATE F. 1974. Palynology of the Denton Shale (Lower Cretaceous) of south-eastern Oklahoma. Ph.D. Thesis, University of Oklahoma, United States of America.
- ZBYSZEWSKI G., FERREIRA O.V., MANUPPELLA G. & TORRE DE ASSUNÇÃO C. 1966. Carta Geológica de Portugal na escala 1:50 000. Notícia explicativa da folha 30-B (Bombarral). *Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, Portugal.

## **CHAPITRE IV**

# **PALYNOFLORES PURBECKO- WEALDIENNES DES CHARENTES**



## 1. Introduction

Comparativement aux autres bassins sédimentaires européens, très peu de données paléontologiques et biostratigraphiques ont été acquises sur les dépôts purbecko-wealdiens du nord du Bassin aquitain. Cette lacune de connaissances peut être expliquée par la rareté des dépôts affleurants, qui de plus, ne sont pas toujours fossilifères. En effet, suite à la régression généralisée fini-jurassique, prédominée par une sédimentation de type évaporitique (faciès purbeckien), la zone nord-aquitaine se retrouve émergée durant la quasi-totalité du Crétacé Inférieur, et une importante phase d'érosion en modèle le substratum, sur lequel uniquement de rares dépôts continentaux se forment (faciès wealdien ; Platel, 1980).

Dans les Charentes, les dépôts correspondant aux faciès purbeckiens et wealdiens affleurent au nord et à l'est de Cognac, à la lisière du marais de Brouage, et dans la partie nord de l'île d'Oléron (Figure IV.1). Le faciès purbeckien s'illustre par de puissantes formations gypsifères marno-carbonatées, bien visibles à la pointe nord de l'île d'Oléron (Chassiron) et au niveau de la carrière de Cherves-Richemont (Platel, 1980 ; Schnyder, 2003 ; Colin et al., 2004 ; Schnyder et al., 2012 ; Figure IV.2). Les dépôts caractéristiques du faciès wealdien correspondent à des séries argilo-sableuses dont l'épaisseur varie significativement d'une zone à l'autre (Figure IV.2). Les zones d'affleurement sont très sporadiques, et ont uniquement été documentées dans les environs de Cadeuil (Platel et al., 1976), de Saint-Agnant/Soubise (Vullo et al., 2012), et d'Angeac-Charente (Néraudeau et al., 2012). La présence de ces dépôts a cependant été signalée en sondages à Saint-André-de-Lidon (Ternet et Berger, 1968), à Soubran (Kromm et al., 1970), et à Saint-Romain-de-Benêt (Deák et Combaz, 1967).

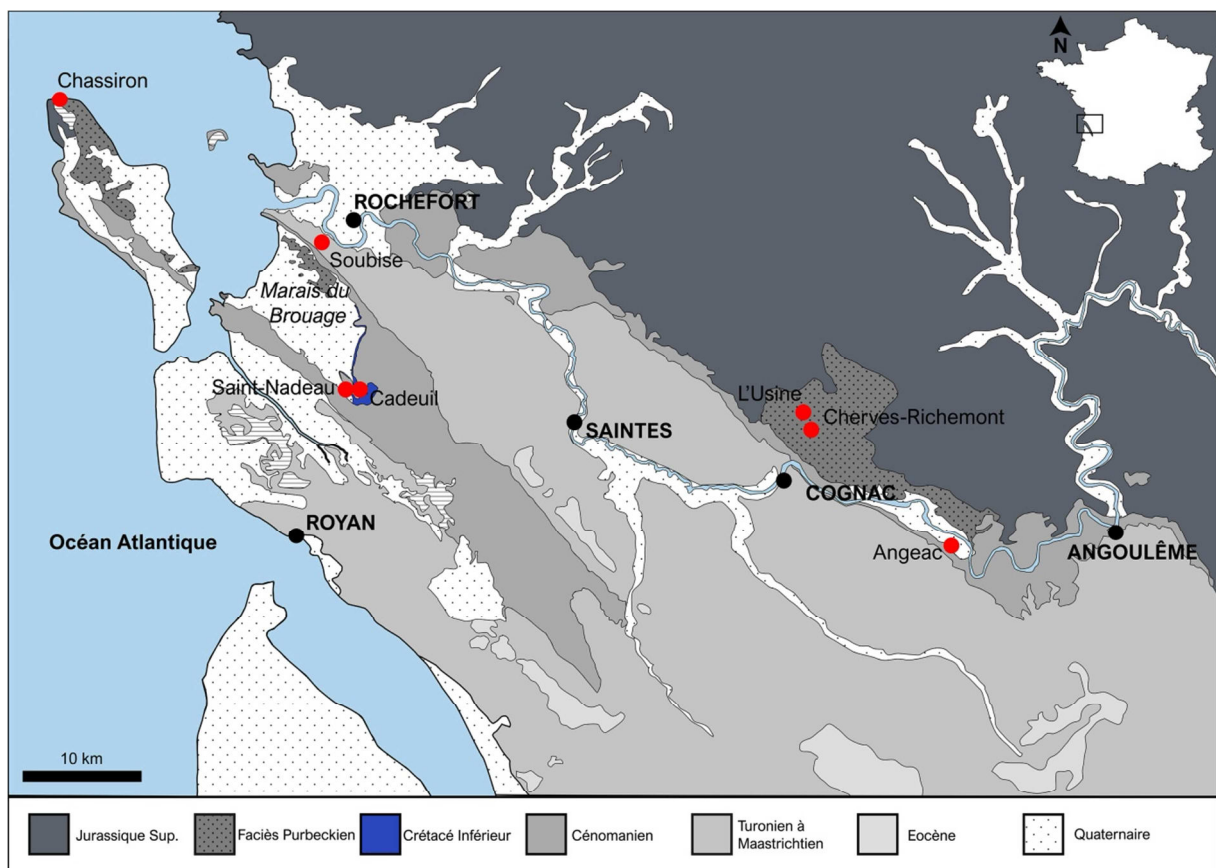
Ces dépôts continentaux présentent un intérêt paléontologique marqué, de nombreuses couches purbeckiennes et wealdiennes ayant livré des restes de vertébrés et/ou des traces de théropodes en abondance, qui présentent généralement une qualité de préservation exceptionnelle. C'est par exemple le cas des sites de Chassiron (Moreau et al., 2017a), de Cherves-Richemont (Colin et al., 2004 ; Pouech et al., 2015), de Saint-Agnant/Soubise (Vullo et al., 2012), et d'Angeac-Charente (Néraudeau et al., 2012 ; Allain et al., 2014). Cependant, les assemblages palynologiques associés à ces couches sont encore très peu connus, et ont souvent été présentés superficiellement, à des fins essentiellement biostratigraphiques, et comme élément secondaire d'une étude plus globale (Schnyder, 2003 ; El Albani et al., 2004 ; Schnyder et al., 2012 ; Néraudeau et al., 2012). Quelques courtes études dédiées entièrement à



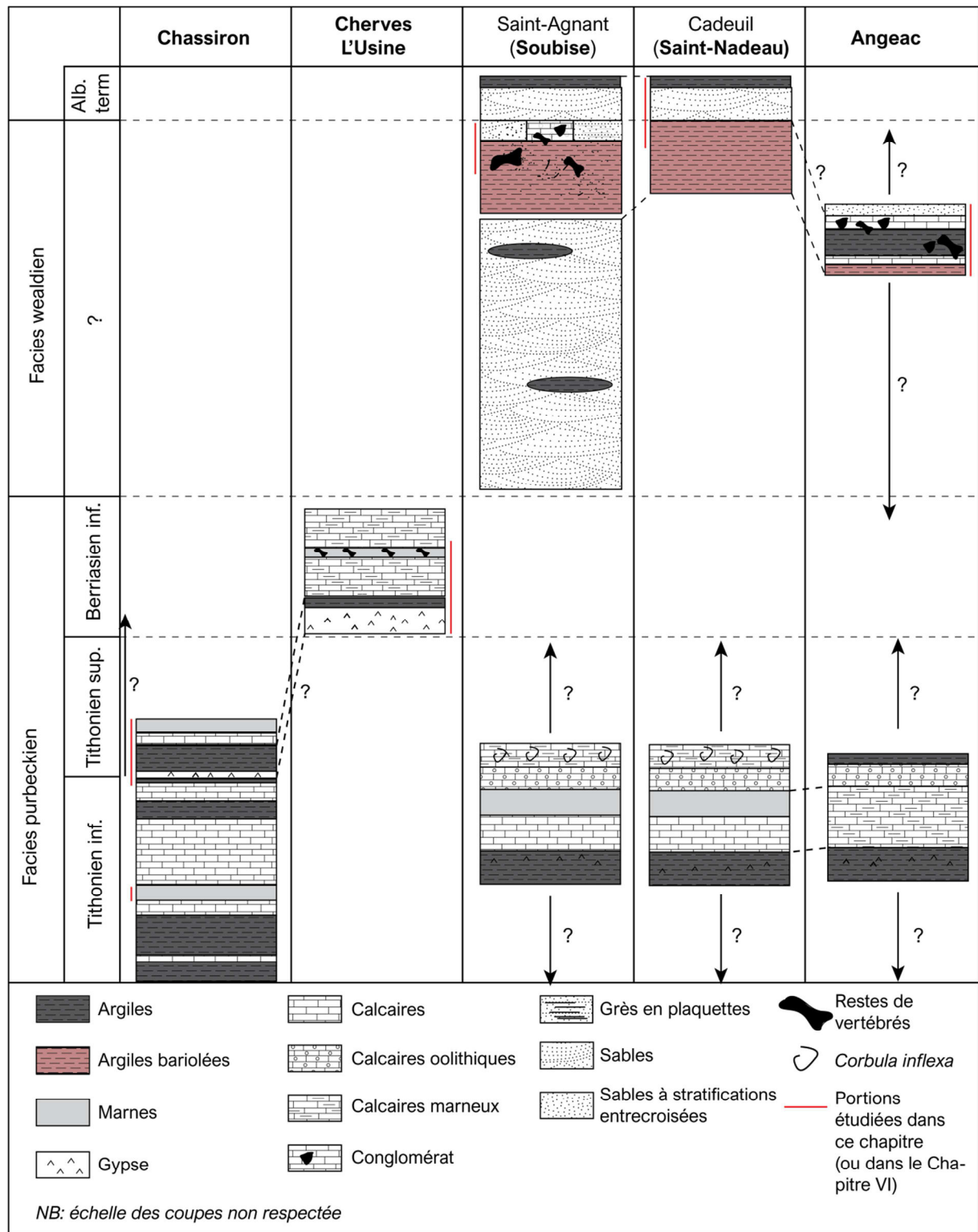
la palynologie ont tout de même été menées sur les dépôts des faciès purbeckiens et wealdiens de l'île d'Oléron (Lantz, 1958) et de Saint-Romain-de-Benêt (Deák et Combaz, 1967), mais mériteraient révision et discussion.

L'observation et l'analyse des palynoflores continentales de cinq sites (Chassiron, Cherves-Richemont, l'Usine, Soubise, Angeac) sont alors proposées dans ce chapitre, dans le but de :

- caractériser les paléoenvironnements végétaux de la fin du Jurassique et du début du Crétacé en Charentes (tous les sites), et en France en général (comparaisons avec des palynoflores du sud-est de la France) ;
- discuter la caractérisation palynologique de la limite Jurassique/Crétacé (sites de Chassiron et de Cherves) ;
- discuter l'âge des dépôts du site d'Angeac-Charente ;
- acquérir des données palynologiques inédites sur des sites encore peu étudiés (sites de Soubise et de l'Usine).



**Figure IV.1.** Carte géologique des Charentes, indiquant la position géographique des sites étudiés dans ce chapitre. Les sites de Saint-Nadeau et de Cadeuil sont mentionnés ici, car ils présentent des dépôts affleurant correspondant au faciès wealdien, mais leur contenu palynologique sera analysé dans le Chapitre VI.



**Figure IV.2.** Aperçu du cadre stratigraphique correspondant aux dépôts du Jurassique terminal et du Crétacé Inférieur dans les Charentes. Les sites de Saint-Nadeau et de Cadeuil sont mentionnés ici, car ils présentent des dépôts affleurant correspondant au faciès wealdien, mais leur contenu palynologique sera analysé dans le Chapitre VI (inspiré de Benoit et al., 2017).

## 2. Présentation des sites

### 2.1. Chassiron

Au niveau de l'extrémité nord de l'île d'Oléron (Charente-Maritime), une épaisse succession de dépôts calcaires, marneux et argileux a depuis plus d'un siècle permis d'appréhender les modalités sédimentologiques, lithologiques et paléontologiques de la régression fini-jurassique généralisée à l'ouest de la France. Des travaux stratigraphiques concernant les couches se situant de part et d'autres du phare de Chassiron sont amorcés dès la deuxième moitié du 19<sup>ème</sup> siècle, avec les travaux précurseurs de Manès (1850), Coquand (1858) et Boisselier (1886), et sont plus tard repris par Bourgeuil et al. (1976) pour l'élaboration de la carte géologique au 1/50 000 de l'île d'Oléron. Suivent ensuite de conséquentes synthèses sédimentologiques, stratigraphiques et paléontologiques consignées dans les thèses de Bousquet (1967) et de Schnyder (2003). Ce dernier y dresse une coupe de quelque 80 mètres d'épaisseur, dans laquelle se distinguent deux faciès. Le premier, marin, correspond aux plates-formes carbonatées du Kimméridgien supérieur et du Tithonien basal, datées grâce aux ammonites qui y ont été retrouvées. Le second, plus continental, correspond aux faciès purbeckiens datés du Tithonien inférieur au Tithonien/ ?Berriasien inférieur (« *Purbeck Beds* »).

La datation des dépôts correspondant aux faciès purbeckiens s'avère plus délicate que celle des dépôts kimméridgiens, notamment à cause de l'absence de marqueurs biostratigraphiques forts, comme les ammonites. En s'appuyant à la fois sur la distribution stratigraphique de nombreux kystes de dinoflagellés et de nanofossiles calcaires, et sur l'acquisition de données magnétostratigraphiques, Schnyder et al. (2012) réussissent à affiner l'âge de dépôt de la majeure partie des « *Purbeck Beds* », qu'ils considèrent alors comme Tithonien inférieur. Cependant, l'âge des quinze derniers mètres de la succession demeure incertain, n'excluant pas la possibilité que la portion sommitale de la coupe appartienne au Berriasien. Lantz (1958) avait déjà noté la présence de palynomorphes continentaux qu'il considérait comme typiques du Crétacé Inférieur, mais n'avait cependant pas indiqué précisément la provenance de ses échantillons. Dans le cadre de cette thèse, plusieurs échantillons provenant des niveaux marneux tithoniens avérés et des niveaux sommitaux de la coupe du phare de Chassiron ont été analysés, afin de vérifier la présence d'une palynoflore continentale fini-tithonienne ou berriasienne, d'en analyser la composition, et de potentiellement la comparer aux palynoflores de la fin du Jurassique.

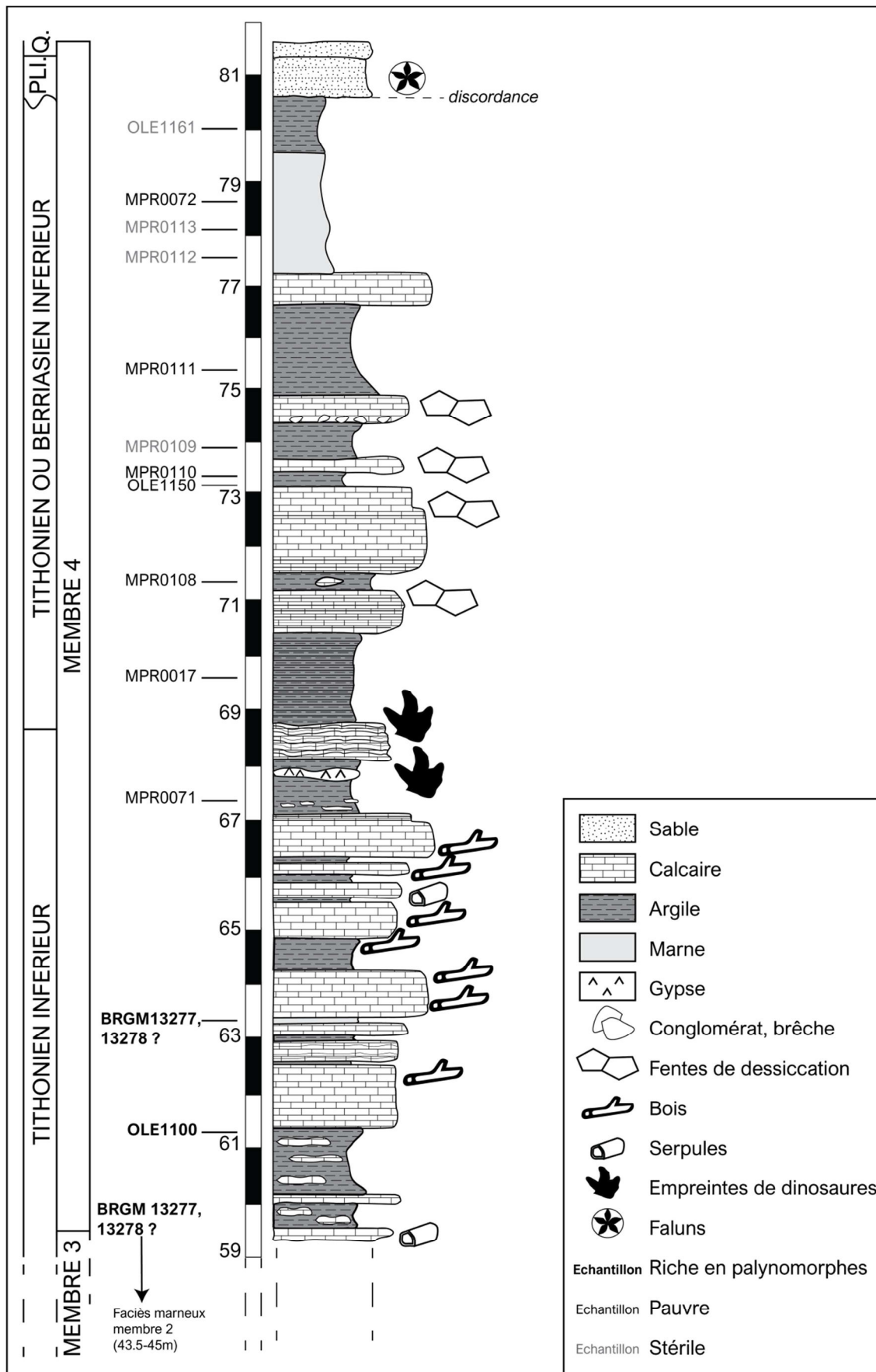
### Description lithologique et provenance des échantillons

La coupe du Phare de Chassiron a été divisée en quatre membres par Schnyder (2003). Le premier membre correspond aux faciès marins kimméridgiens et tithoniens basaux. Les second et troisième membres correspondent aux premiers dépôts des « *Purbeck Beds* », d'abord dominés par des assises argilo-marneuses et calcaires micritiques, puis par des bancs carbonatés plus ou moins argileux. Enfin, le membre 4 correspond à la partie sommitale des « *Purbeck Beds* » (59–80m), et est dominé par des argiles laminées, dans lesquelles sont intercalés des bancs calcaires en plaquette, des niveaux gypsifères, et des bancs marneux. De nombreux morceaux de bois flotté rapportés à *Agathoxylon* ont été retrouvés en falaise dans les niveaux inférieurs du membre 4 (Figure IV.3 ; Annexe 1A). Récemment, plusieurs pistes d'empreintes de dinosaures ont été décrites au niveau des bancs évaporitiques (Moreau et al., 2017a ; Figure IV.3). Le sommet du membre 4 est coiffé par environ un mètre de faluns pliocènes, eux-mêmes surmontés par une couche de sables roux quaternaires.

Neuf échantillons (MPR0017, MPR0071, MPR0072, MPR0108, MPR0109, MPR0110, MPR0111, MPR0112, et MPR0113) provenant de quelques niveaux marneux et argileux du membre 4 ont été récoltés sur l'estran et en falaises par D. Abit et moi-même lors de courtes campagnes de terrain en 2017 et en 2019. Nous avons tenté de reporter leur position stratigraphique sur la coupe levée en falaises par Schnyder (2003 ; Figure IV.3).

Quatre échantillons avaient été récoltés par le BRGM lors de l'élaboration de la carte géologique de l'île d'Oléron par Bourgeuil et al. (1976), et analysés par D. Fauconnier (Fauconnier, 1977, BRGM données inédites). Ces échantillons, dont deux d'entre eux s'avèrent très riches (BRGM13277, BRGM13278 ; Annexe 2) et deux stériles, avaient alors été succinctement examinés pour l'écriture de la notice BRGM accompagnant la carte, et ont été empruntés ici pour une analyse plus détaillée.

Cependant, la position stratigraphique de ces échantillons n'est ni précisée dans les documents manuscrits du BRGM fournis avec les lames, ni dans la notice de la carte géologique de l'île d'Oléron. La notice précise uniquement que : « Certains niveaux marneux [correspondant au faciès purbeckien] sont riches en pollen [...] ainsi que plusieurs genres de spores (milieu continental) » (Bourgeuil et al., 1976, pp. 3–4). L'information sur le milieu suggère que ces échantillons proviennent des niveaux marneux appartenant au membre 2 ou au membre 4 (voir Schnyder et al., 2012, fig. 4). La richesse des assemblages palynologiques observés indique que les échantillons correspondants proviendraient probablement des niveaux tithoniens avérés des membres 2 et 4, donc des couches marneuses situées sous 69m (Figure



← **Figure IV.3.** Coupe lithologique partielle et simplifiée du phare de Chassiron, indiquant seulement les niveaux correspondant au membre 4 (pour les niveaux inférieurs, voir Schnyder, 2003). La position des échantillons récoltés sur le terrain (MPR) et prêtés par J. Schnyder (OLE), ainsi que la position potentielle des échantillons fournis par le BRGM, sont indiquées. PLI. = Pliocène ; Q. = Quaternaire (modifié d'après Schnyder, 2003 ; Schnyder et al., 2012 ; Moreau et al., 2017a).

IV.3). Ces couches présentent une extension verticale assez réduite, et se situent entre 43.5 et 45m (membre 2, voir Schnyder, 2003), et entre 63.3 et 63.4m (membre 4 ; Figure IV.3).

Enfin, trois échantillons (OLE1100, OLE1150, OLE1161) prêtés par J. Schnyder ont été analysés. Le premier provient d'une couche argileuse tithonienne située quelque six mètres sous les premiers bancs gypseux, et les deux autres proviennent des couches argileuses sommitales de la coupe (membre 4 ; Figure IV.3). Ces échantillons avaient été récoltés et analysés par R. Jan Du Chêne et J. Schnyder pour l'élaboration de la thèse de ce dernier (Schnyder, 2003). Une liste synthétique des espèces de palynomorphes continentaux et marins présents à Chassiron est fournie dans les annexes de cette thèse, mais le détail par échantillon et l'abondance des groupes ne sont pas mentionnés. Les dinoflagellés présents dans les échantillons de Chassiron ne seront pas étudiés ici (si besoin, cf. Schnyder, 2003, annexe 1).

Quatorze échantillons ont donc été analysés, dont plusieurs se sont avérés très pauvres ou stériles (Figure IV.3 ; Annexe 2). Certains ont tout de même fourni une palynoflore continentale riche et diversifiée, dont la composition sera exposée dans la section suivante.

## 2.2. *Cherves-Richemont*

Le site de Cherves de Cognac (Champblanc), situé à 7km au nord de Cognac, au niveau de la commune de Cherves-Richemont, correspond à une carrière active, utilisée pour l'exploitation du gypse depuis plusieurs dizaines d'années par l'entreprise Garandeau. Remarquée depuis le 19<sup>ème</sup> siècle pour son contenu fossilifère (Coquand, 1858), c'est à partir des années 2000 que la carrière de Cherves gagne sa notoriété, à la suite de nombreuses découvertes de restes de vertébrés au sein de plusieurs couches argilo-marneuses sommitales (El Albani et al., 2004 ; Colin et al., 2004 ; Mazin et al., 2006 ; Pouech et al., 2015). Longtemps attribués à un âge Tithonien (Moreau, 1980), les dépôts gypsifères de Cherves sont désormais considérés comme Berriasien inférieur à moyen, suite aux analyses biostratigraphiques effectuées sur des assemblages d'ostracodes, de charophytes, et de dinoflagellés (Colin et al., 2004 ; El Albani et al., 2004 ; Benoit et al., 2017). Outre les dinoflagellés, qui sont brièvement mentionnés dans

les travaux de Schnyder (2003) et d'El Albani et al. (2004), l'évolution des assemblages palynologiques continentaux n'a que superficiellement été étudiée. La présence de palynomorphes continentaux au sein de l'unité 1, à environ 10m (équivalent C40 ; Figure IV.4), est mentionnée par El Albani et al. (2004), qui décrivent une palynoflore dominée par *Classopollis*, mais selon eux, aucun autre niveau n'a été productif. Comme pour Chassiron, une liste d'espèces de dinoflagellés et de palynomorphes continentaux présents dans les échantillons étudiés par J. Schnyder et J. Du Chêne est fournie en annexes de la thèse de J. Schnyder (Schnyder, 2003 ; annexes 4, 5), le détail par échantillon et l'abondance des groupes n'étant pas mentionnés. Ainsi, le contenu de plusieurs échantillons a ici été analysé afin de caractériser les palynoflores continentales du Crétacé basal des Charentes, et potentiellement discuter la limite Jurassique/Crétacé, en corrélation avec les assemblages de Chassiron.

#### Description lithologique et provenance des échantillons

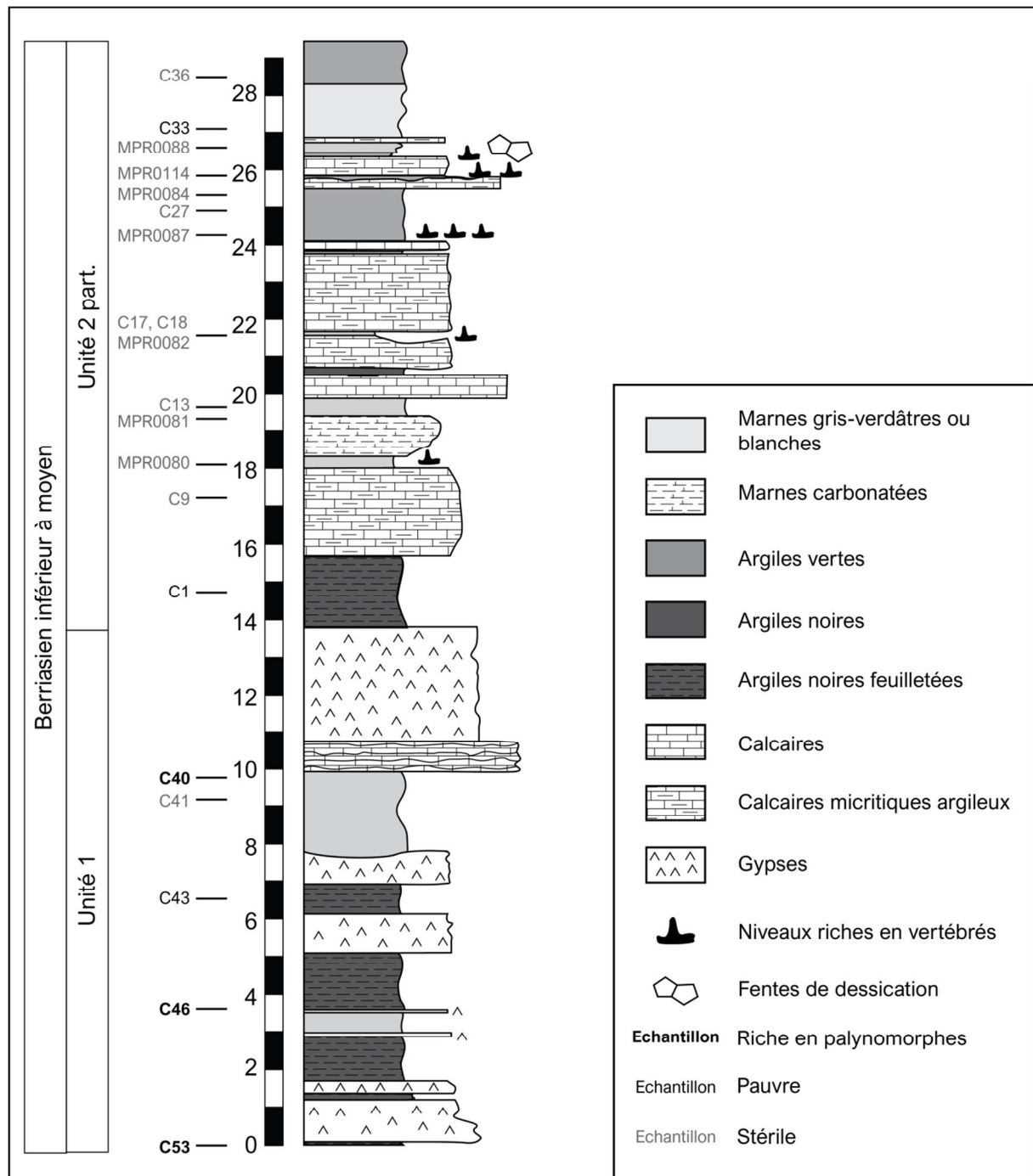
Le site de Cherves offre un affleurement d'une trentaine de mètres, dont la coupe initialement décrite par Schnyder (2003) a été formellement séparée en deux unités lithologiques (U1 et U2) par Colin et al. (2004) :

L'unité 1 s'étend sur les quatorze premiers mètres, et est constituée d'une alternance entre des couches décimétriques à métriques de gypse fibreux et des niveaux d'argiles noires feuilletées. Les niveaux d'argiles ont fourni quelques macrorestes végétaux identifiés comme *Agathoxylon* (Philippe et al., 2008 ; Annexe 1A). L'unité 2, d'épaisseur équivalente à l'unité 1, correspond à une succession de niveaux décimétriques à métriques de calcaires micritiques, très argileux, avec des intercalations massives de marnes carbonatées, et d'argiles vertes et noires (Figure IV.4). Ce sont dans les niveaux sommitaux de cette unité qu'une riche faune constituée par des ostracodes et des vertébrés (dont de nombreuses écailles de *Lepidotes*) a été retrouvée (Figure IV.4). Ces dépôts berriasiens reposent directement sur un socle carbonaté tithonien (El Albani et al., 2004).

Sept échantillons prélevés sur le terrain en 2018 ont été analysés (MPR0080, MPR0081, MPR0082, MPR0084, MPR0087, MPR0088, MPR0114 ; Annexe 2). Ils proviennent des niveaux argileux et marneux de l'unité 2, les dépôts correspondant à l'unité 1 n'ayant pas été accessibles à la prospection. Ils se sont tous avérés stériles (Figure IV.4).

Treize échantillons supplémentaires, prêtés par J. Schnyder, ont donc également été analysés (C53, C46, C43, C41, C40, C1, C9, C13, C17, C18, C27, C33, C36). Ils proviennent tous de niveaux argileux et marneux, cette fois récoltés sur l'ensemble de l'affleurement (Figure IV.4). Similairement aux échantillons MPR, nombre d'entre eux se sont également révélés

stériles, mais les échantillons les plus basaux ont fourni une palynoflore relativement diversifiée (Figure IV.4).



**Figure IV.4.** Coupe lithologique de Cherves-de-Cognac. La position des échantillons récoltés sur le terrain (MPR) et prêtés par J. Schnyder (C) est indiquée. L'Unité 2 est considérée comme partiellement représentée car cette coupe est inspirée du travail de Schnyder (2003), dont les niveaux sommitaux de la coupe, marneux, ne semblent pas correspondre avec les niveaux sommitaux figurés par Colin et al. (2004), plus carbonatés. L'épaisseur des deux coupes apparaît cependant équivalente.



### 2.3. L'Usine

Le lieu-dit de l'Usine, situé à quelques kilomètres de la carrière de Cherves, a récemment attiré l'attention des paléontologues, suite à la découverte de troncs massifs pétrifiés dans les couches superficielles d'une vigne (Figures IV.1 ; IV.5). Ces bois présentent une minéralisation originale « carbonatisée », et sont associés à des blocs de conglomérat à graviers calcaire, ligniteux. Des portions de troncs et de branches de plus d'un mètre ont également été retrouvées à 30-40cm de profondeur, dans une marne grise-olivâtre. La localisation du site suggère l'appartenance de ces macrorestes à des niveaux d'âge équivalent aux dépôts de Cherves (Néraudeau et al., in prep.).

Afin de confirmer l'âge des bois et de caractériser le milieu de dépôt, le contenu palynologique de trois échantillons a été analysé. Deux d'entre eux ont été récoltés par D. Néraudeau, préparés par D. Batten, et proviennent des argiles grises (QPR3668) et de portions argileuses prélevées directement en contact avec les troncs calcaires (QPR4001 ; Annexe 2). Le troisième échantillon (MPR0106) a été récolté par D. Néraudeau sur une portion ligniteuse de conglomérat calcaire. Les trois échantillons se sont avérés stériles, à l'exception de l'observation d'un seul spécimen attribué à *Classopollis* dans l'échantillon MPR0106. De nombreux contaminants modernes sont présents dans les échantillons, qui sont aussi très riches en matière organique, particulièrement en débris de cuticules et de bois. Le contenu de ces échantillons ne sera donc plus abordé par la suite.



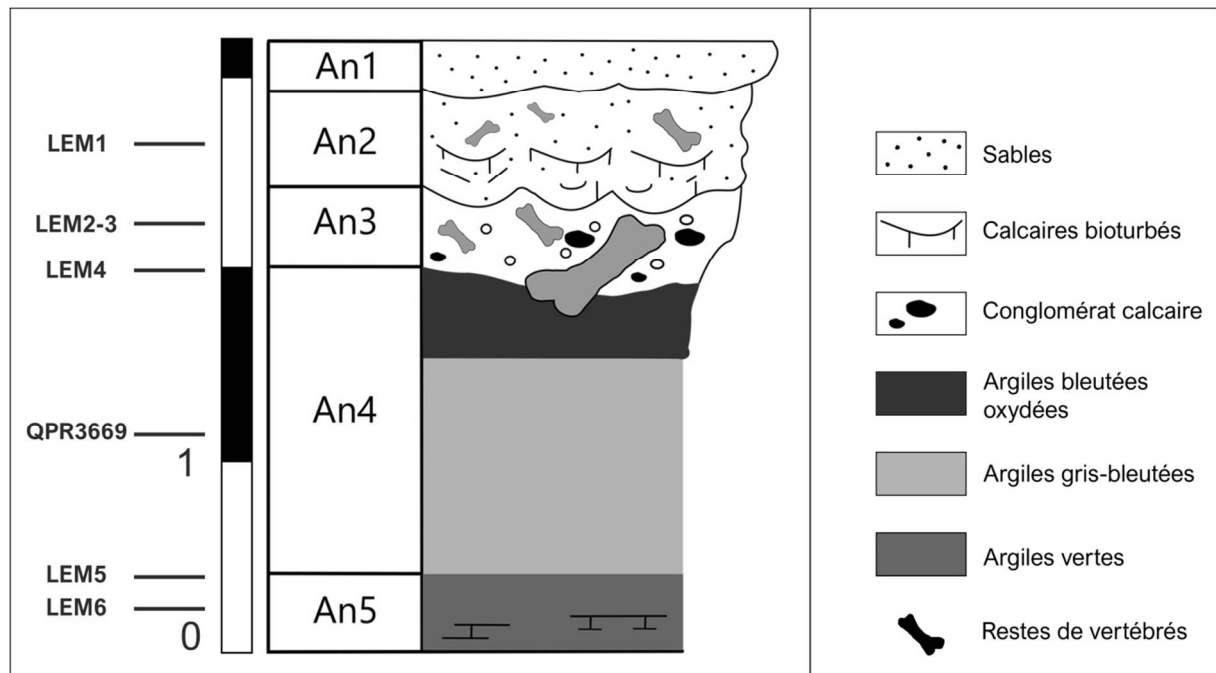
**Figure IV.5.** A. Site de l'Usine lors de la campagne de fouilles organisée par J. Drochon en 2013. B. Tronc pétrifié, retrouvé dans des couches argileuses grises. C. Section transversale d'une portion de tronc pétrifié. (Photos : J. Drochon).

#### 2.4. Angeac-Charente

Le site fossilifère d'Angeac est situé à 700m au nord du village d'Angeac-Charente, entre Cognac et Angoulême (Figure IV.1). Exploités depuis 2008, les dépôts argilo-carbonatés de ce site ont fourni des restes exceptionnels de vertébrés, incluant de nombreux fossiles de sauropodes pouvant parfois atteindre plus de 2m de longueur, dont la composition générale n'est pas sans rappeler les faunes de vertébrés retrouvées dans les dépôts de type wealdien du sud-est de l'Angleterre et d'Espagne (Néraudeau et al., 2012 ; Allain et al., 2014). Le contenu palynologique des dépôts fossilifères d'Angeac avait brièvement été introduit par D. Batten et E. Masure dans la synthèse paléontologique du site présentée par Néraudeau et al. (2012). Suite à l'identification du dinoflagellé *Odontochitina imparilis* (Duxbury) Jain et Khowaja-Ateequzaman, un âge Hauterivien-Barrémien avait été attribué à la succession. Cependant, de récentes données biostratigraphiques, basées sur l'analyse des charophytes présents à Angeac, ont abouti à une re-calibration de l'âge des dépôts, considéré comme Berriasien (Benoit et al., 2017). Le contenu palynologique de plusieurs échantillons a donc été examiné ici, dans le but de discuter l'âge des dépôts, et d'apporter des précisions quant au contexte paléoenvironnemental dans lequel s'est formé ce rare écosystème. Cette étude a abouti à la publication d'un article qui sera inséré à la fin de ce chapitre (Polette et al., 2018).

##### Description lithologique et provenance des échantillons

Les dépôts d'Angeac sont constitués de sept unités lithologiques dont les caractéristiques sont précisées dans Polette et al. (2018, voir fin de chapitre). Quatre de ces sept unités (An2–An5) sont encore visibles sur le site, et ont fourni les échantillons permettant l'analyse palynologique réalisée ici (Figure IV.6). Six échantillons (LEM1–LEM6), récoltés par D. Néraudeau, ont été préparés par E. Masure pour l'étude de Néraudeau et al. (2012), et envoyés à D. Batten, qui me les a ensuite prêtés pour ré-examen. Un échantillon supplémentaire provenant de l'unité An4 (QPR3669) a été récolté par D. Néraudeau, puis traité par D. Batten, qui me l'a également fait parvenir. Ces sept échantillons ont permis d'observer une palynoflore très riche et relativement diversifiée, dont la composition sera présentée et analysée dans les sections suivantes, ainsi que dans l'article mis à disposition à la fin de ce chapitre.



**Figure IV.6.** Coupe lithologique du site d'Angeac-Charente. La position des échantillons prêtés par D. Batten et E. Masure est indiquée (modifié d'après Néraudeau et al., 2012).

### 2.5. Soubise

Les sites de Saint-Agnant et de Soubise, situés à l'est du marais de Brouage (Figure IV.1), sont connus depuis le 19<sup>ème</sup> siècle, suite à la découverte de restes de sauroïdes au sein de dépôts continentaux correspondant aux argiles bariolées de faciès wealdien (Boisselier, 1881 ; Figure IV.2). Une partie de ces macrorestes a été ré-étudiée plus d'un siècle plus tard par Vullo et al. (2012), qui discutent l'âge de dépôt des sédiments correspondants, qu'ils considèrent comme post-Purbeckien-anté Albo-Cénomaniens (Platel et al., 1976 ; Vullo et al., 2012). Ainsi, dans le but de préciser l'âge de la formation, mais également d'en tirer des conclusions paléoenvironnementales, le contenu palynologique de plusieurs échantillons provenant du site de Soubise a été examiné.

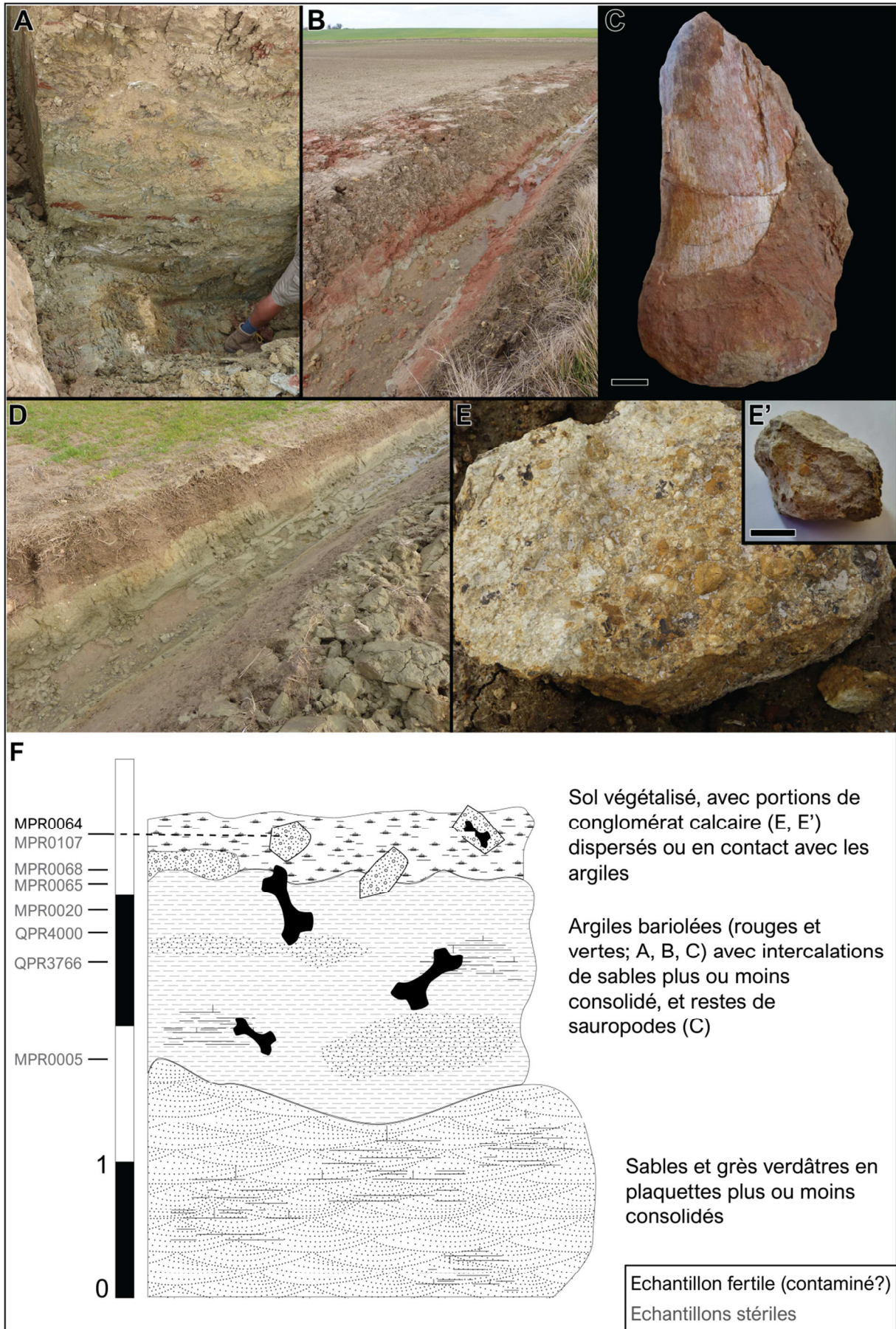
#### Description lithologique et provenance des échantillons

Les dépôts continentaux de la région de Saint-Agnant correspondant au faciès wealdien ont été décrits par Platel et al. (1976) et par Vullo et al. (2012). Ils observent une succession composée d'une épaisse série sableuse (uniquement observée par Platel), suivie par des niveaux métriques d'argiles bariolées rouges, vertes, et blanches, avec des intercalations ponctuelles d'argiles grises et de sables, coiffés par plusieurs mètres de sables à stratifications

entrecroisées. A Soubise, les excavations organisées par D. Néraudeau en 2015 et en 2016, ont permis d'observer une succession composée de couches de sables verts consolidés et de grès en plaquettes, surmontés par quelques mètres d'argiles bariolées vertes et rouges, elles-mêmes surmontées de manière discontinue par un conglomérat oolithique à graviers calcaires (Figure IV.7. A, B, D–F). Les restes de sauroïdes (Figure IV.7.C) ont été retrouvés au sein des argiles bariolées et de certaines portions de conglomérat. Dix échantillons provenant des niveaux argileux ont été prélevés par D. Néraudeau, et le contenu palynologique de six d'entre eux a été analysé ici, traités au laboratoire de Rennes (MPR0005, MPR0020, MPR0065, MPR0068), ou par D. Batten (QPR3766, QPR4000 ; Annexe 2). Ils se sont tous avérés stériles. Deux échantillons supplémentaires ont été prélevés dans des portions de conglomérat calcaire (MPR0064, MPR0107). L'un d'entre eux (MPR0064) a fourni une palynoflore continentale riche et diversifiée, dont la composition, très similaire aux palynoflores wealdiennes du nord de la France, nous avait permis de dater cet assemblage au Valanginien supérieur-Hauterivien inférieur. Cependant, après réexamen en laboratoire du même échantillon, dans le but d'obtenir un assemblage plus substantiel, celui-ci s'est révélé complètement stérile. D'autres tests ont été effectués sur d'autres portions de conglomérats, stériles également. L'explication la plus plausible serait la contamination accidentelle de l'échantillon MPR0064 par des échantillons argileux provenant de dépôts continentaux correspondant aux faciès wealdiens du nord de la France, que j'ai traités en même temps. La contamination a pu s'effectuer lors du tamisage des résidus en utilisant le tamis 10 $\mu$ m, dans les mailles duquel quelques palynomorphes ont pu se coincer. En effet, cette série étant la première que j'effectuais en laboratoire, je ne nettoçais pas encore systématiquement le tamis à la cuve à ultrasons après chaque passage, habitude rapidement corrigée après cet incident. Ainsi, bien qu'il existe une faible possibilité que l'échantillon MPR0064 ait pu contenir un fragment ligniteux riche en palynomorphes, il est fort probable que tous les échantillons de Soubise soient stériles, et le site ne sera pas ré-abordé dans les sections suivantes.

**Figure IV.7. A, B, D.** Tranchée creusée dans le champ correspondant au site de Soubise, montrant une portion de la succession d'argiles bariolées. **C.** Fémur partiel de sauroïde retrouvé dans les argiles rouges (collection R. Dromer). **E, E'.** Conglomérat calcaire. **F.** Coupe lithologique du site de Soubise, avec localisation des échantillons analysés. Echelles = 2cm. (Photos D. Néraudeau). →



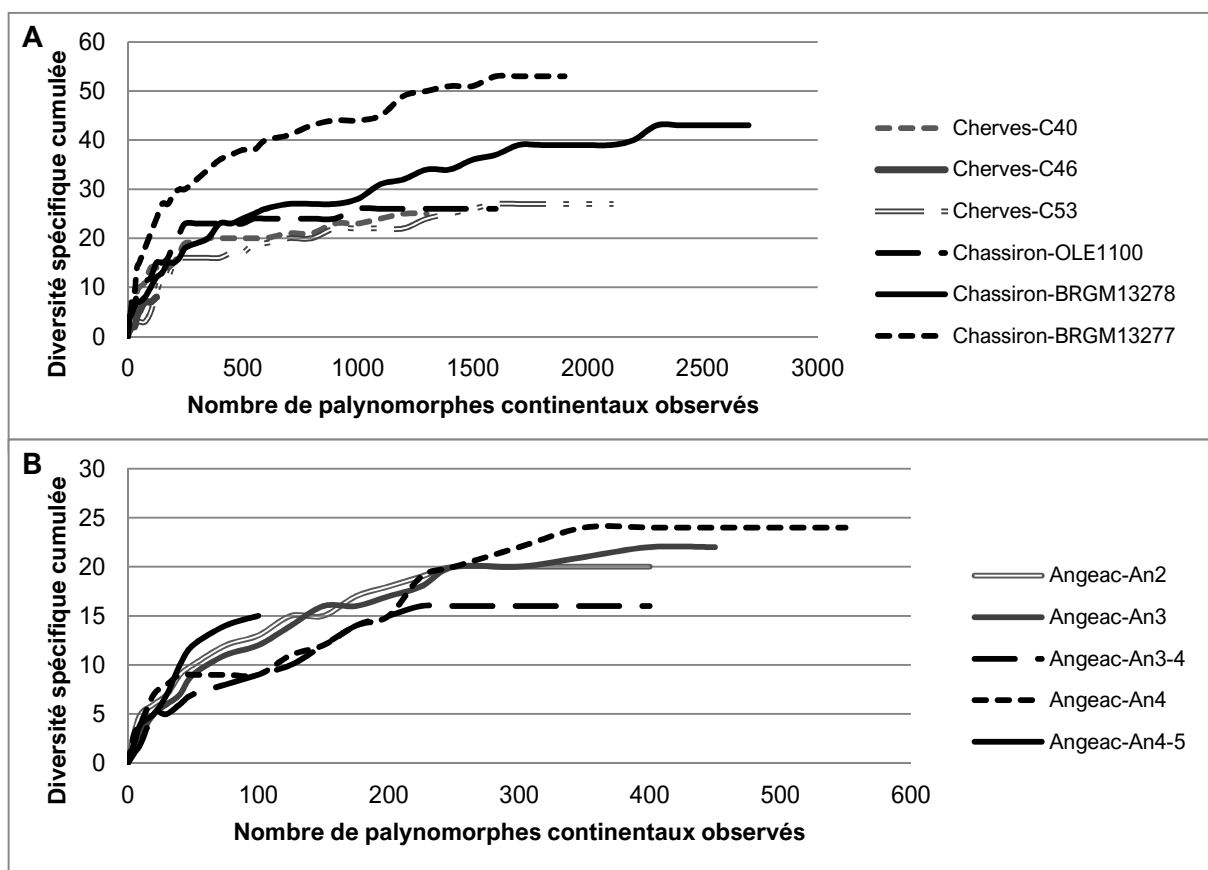


### 3. Composition des palynoflores

#### 3.1. Composition générale

Parmi les échantillons analysés provenant des dépôts de Chassiron, de Cherves, et d'Angeac, onze ont fourni une palynoflore riche et relativement diversifiée, entre 16 et 53 espèces ayant été identifiées pour chaque assemblage, et 122 espèces de spores, grains de pollen et algues identifiées en tout (Figure IV.8 ; Annexes 4A, 4B). Sept échantillons supplémentaires ont permis l'observation d'un assemblage assez pauvre, dont la composition sera brièvement abordée dans les parties dédiées à chaque palynoflore, et dont la liste spécifique est fournie en Annexe 4B. Les palynomorphes sont en général bien préservés, à l'exception des assemblages de Cherves, dans lesquels de nombreuses formes étaient trop abimées pour permettre une identification fiable.

Les courbes de raréfaction des assemblages les plus riches indiquent que la diversité quasi-maximale des échantillons est en général atteinte entre 1000 et 1500 spécimens observés pour Chassiron et pour Cherves, et entre 200 et 500 spécimens observés pour Angeac, moins diversifié (Figure IV.8). Deux échantillons (C46 et An4-5) n'ont cependant pas fourni assez de palynomorphes pour atteindre un plateau (Figure IV.8).



← **Figure IV.8.** Courbes de raréfaction des assemblages palynologiques les plus riches des sites de Chassiron et de Cherves (A) et du site d'Angeac (B).

### 3.2. Chassiron

Parmi les quatorze échantillons analysés, quatre d'entre eux se sont révélés complètement stériles (MPR0109, MPR0112, MPR0113, OLE1161 ; Figure IV.3). Les sept échantillons non stériles de la partie supérieure du membre 4 (MPR0071, MPR0017, MPR0108, OLE1150, MPR0110, MPR0111, MPR0072), d'âge incertain, se sont avérés très pauvres, une cinquantaine de palynomorphes ayant été observés sur la totalité des assemblages. Ces derniers ont livré une palynoflore continentale composée de douze espèces, et représentée à 80% par des individus attribuables à *Classopollis torosus* (Cheirolepidiaceae). La présence de quelques autres grains de pollen de gymnospermes est notée, composés par *Cedripites cretaceus* (Pinaceae), *Piceapollenites* sp. (Pinaceae), *Araucariacites australis* (Araucariaceae), *Exesipollenites tumulus* (Cupressaceae), et *Alisporites bilateralis* (Gymnosperme indet.). Quelques spores ont été également enregistrées, principalement dans les assemblages MPR0071 et MPR0017, et sont représentées par les espèces *Foveosporites subtriangularis* (lycophytes), *Gleicheniidites senonicus* (Gleicheniaceae), *Concavissimisporites* sp. (Lygodiaceae), *Ischyosporites* sp. cf. *I. disjunctus* (Lygodiaceae), *Cyathidites australis* (Cyatheaceae/Dicksoniaceae), et *Deltoidospora* sp. (Cyatheaceae/Dicksoniaceae ; Annexe 4B ; Tome 2). Aucun kyste d'algue ou de dinoflagellé n'a été rencontré. A partir de MPR0110, les échantillons deviennent quasi stériles, et n'ont fourni que de rares spécimens attribués à *Classopollis* ou à *Gleicheniidites* (Annexe 4B).

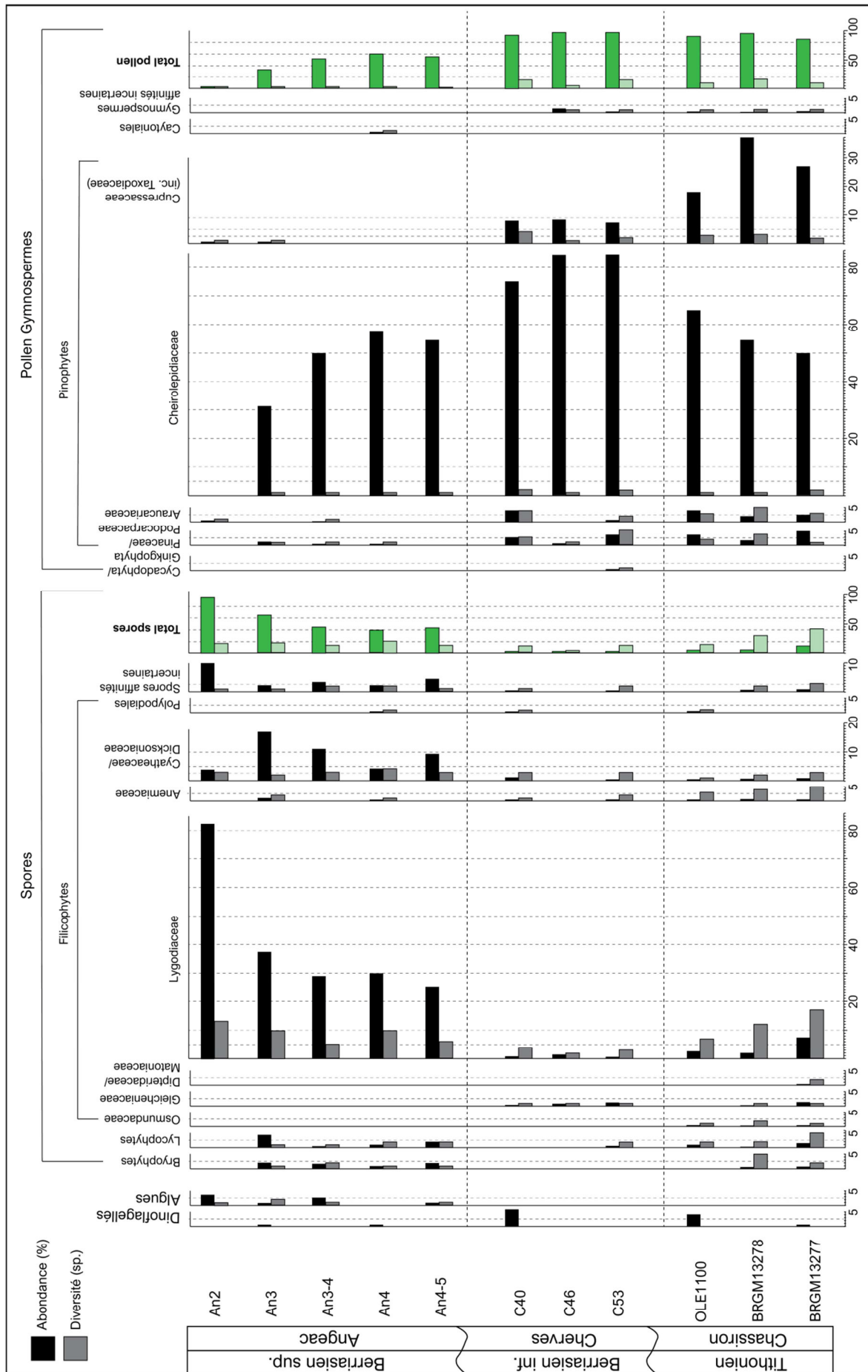
Les trois échantillons du Tithonien inférieur avéré (BRGM13277, BRGM13278, et OLE1100) ont, au contraire, livré une palynoflore riche, dont la diversité diminue progressivement, les assemblages étant respectivement composés de 53, 47, et 27 espèces, livrant au total 85 espèces (Figures IV.3, IV.8 ; Annexe 4B). En termes d'abondance relative, les trois assemblages sont très largement dominés par les grains de pollen de gymnosperme, qui composent entre 90 et 95% de la palynoflore (Figure IV.9), et sont principalement représentés par les genres *Classopollis* et *Exesipollenites*, respectivement associés aux Cheirolepidiaceae et aux Cupressaceae/Taxodiaceae. L'abondance des grains de pollen de *Classopollis* augmente progressivement, passant de 50 à 75% entre les assemblages 13277 et OLE1100. Les grains de pollen de Pinaceae/Podocarpaceae et d'Araucariaceae représentent toujours moins de 5% de l'abondance générale, bien qu'ils soient plus diversifiés que les

Cheirolepidiaceae et que les Cupressaceae/Taxodiaceae, avec des formes apparentées aux genres *Araucariacites*, *Callialasporites*, *Uesuguipollenites*, *Cedripites*, *Cerebropollenites* et à de nombreux *Podocarpidites*. Bien que moins abondants, les grains de pollen de Cupressaceae/Taxodiaceae sont eux aussi plus diversifiés que les grains de Cheirolepidiaceae, avec trois espèces rencontrées fréquemment : *Inaperturopollenites dubius*, *Exesipollenites tumulus*, et *Taxodiaceapollenites hiatus*.

Bien que les spores soient bien moins abondantes (5–10%) que les grains de pollen de gymnospermes, elles sont largement plus diversifiées, avec 67 espèces identifiées sur 85 au total. Leurs spectres d'abondance et de diversité sont dominés par des formes associées aux Lygodiaceae (2–7%), représentées par douze espèces de *Concavissimisporites*, six espèces de *Trilobosporites* et une espèce d'*Ischyosporites* (Figure IV.9 ; Annexe 4B). Notons que la diversité des spores de Lygodiaceae diminue progressivement, passant de 17 à sept espèces (Figure IV.9). Les spores d'Anemiaceae sont assez diversifiées, mais très peu nombreuses (<1%), représentées par cinq espèces de *Cicatricosporites*, et deux espèces de *Contignisporites*. Aucune forme associée à *Appendicisporites* n'a été observée. L'abondance des spores de Gleicheniaceae, uniquement représentées par l'espèce *Gleicheniidites senonicus*, diminue progressivement des assemblages 13277 à OLE1100, dans lequel elles sont complètement absentes. Les spores de bryophytes, quant à elles, sont à la fois plus diversifiées et légèrement plus abondantes dans l'assemblage 13278 que dans les deux autres. Ces dernières sont représentées par les genres *Aequitriradites*, *Cooksonites*, *Cingutritetes*, *Foraminisporis*, *Stereisporites*, et *Triporoletes*. Les spores de lycophytes sont également assez diversifiées, avec onze espèces appartenant à sept genres, et sont ici plus abondantes (2%) et plus diversifiées dans l'assemblage 13277. Les autres spores, associées aux groupes botaniques des Cyatheaceae/Dicksoniaceae, Osmundaceae, Dipteridaceae/Matoniaceae, ainsi qu'à des filicophytes aux affinités botaniques incertaines, représentent moins de 1% de l'assemblage. Elles sont associées à des formes communes des genres *Todisporites*, *Osmundacidites*, *Dictyophyllidites*, *Cyathidites* et *Deltoidospora*. Quelques espèces moins fréquemment rencontrées ont cependant été identifiées ici, comme *Patellasporites distaverrucosus*, *Pilosisporites* sp. cf. *P. grandis*, et *Undulatisporites fossulatus*.

Les dinoflagellés représentent environ 4% de l'abondance de l'assemblage OLE1100, et sont associés à des formes variées dont la liste est disponible dans les annexes de Schnyder (2003). Dans l'assemblage 13277, seulement quelques spécimens identifiés comme *Apteodinium grande* ont été observés, et aucun spécimen n'a été rencontré dans l'assemblage 13278. Aucun kyste d'algue n'a été observé dans ces trois assemblages.





← **Figure IV.9.** Evolution de l'abondance relative et de la diversité des assemblages palynologiques les plus riches de Chassiron, de Cherves, et d'Angeac, en fonction des groupes botaniques associés aux palynomorphes (Annexe 3). La liste des espèces de chaque assemblage est fournie en Annexes 4A, 4B.

### 3.3. Cherves

Les échantillons de la carrière de Cherves se sont révélés particulièrement peu productifs, quatorze d'entre eux étant stériles sur les 20 analysés (Figure IV.4). Parmi les six restants, trois ont fourni une palynoflore très pauvre, composée d'une quarantaine de grains de pollen de gymnospermes et de quelques spores (C43, C1, C33). Les échantillons C43 et C33 ont uniquement livré de rares spécimens associés au genre *Classopollis* et à des formes bi-ailées. L'échantillon C1 a livré une trentaine de spécimens, et est composé presque exclusivement de grains de pollen rattachés aux genres communs *Classopollis*, *Inaperturopollenites*, *Exesipollenites*, *Alisporites*, *Araucariacites*, et *Podocarpidites*. Une seule espèce de spore, *Gleicheniidites senonicus* (Gleicheniaceae), a été rencontrée (Annexe 4B).

Les échantillons C53, C46, et C40, prélevés dans la partie inférieure de l'unité 1 (Figure IV.4), ont néanmoins fourni une palynoflore assez riche, ayant permis l'observation d'environ 3500 palynomorphes continentaux, bien que seulement 146 spécimens n'aient pu être observés pour l'échantillon C46 (Figure IV.8). La diversité spécifique globale est moins importante que celle des assemblages de Chassiron, additionnant 37 espèces identifiées sur l'ensemble des trois échantillons, qui comprennent chacun entre huit et 27 espèces.

Encore plus abondants qu'au sein de la palynoflore de Chassiron, les grains de pollen de gymnospermes représentent ici toujours plus de 90% des trois assemblages palynologiques (91–97% ; Figure IV.9). Ils sont cette fois largement dominés par les grains de *Classopollis* (75–85%), les formes associées aux Cupressaceae étant moins abondantes que pour la palynoflore tithonienne (<10%). Similairement à Chassiron, les grains de pollen d'Araucariaceae et de Pinaceae/Podocarpaceae sont relativement peu abondants, chacun représentant environ 5% des assemblages. Ils sont associés aux mêmes genres qu'énoncés précédemment, et présentent une diversité spécifique équivalente à celle de Chassiron (Annexe 4B).

La diversité des spores est ici assez équilibrée avec celle des grains de pollen de gymnospermes, comptabilisant 18 espèces sur 37. Elles sont cependant bien moins abondantes, ne représentant toujours qu'entre 2 et 3% de la palynoflore (Figure IV.9). Bien que moins abondantes et diversifiées qu'au sein des assemblages précédents, les formes

apparentées aux Lygodiaceae dominant toujours le spectre des spores. Elles se composent de cinq espèces de *Concavissimisporites*, et d'*Ischyosporites pseudoreticulatus*, aucun spécimen attribué à *Trilobosporites* n'ayant été rencontré à Cherves (Annexe 4B). Une seule espèce d'Anemiaceae, *Cicatricosisporites brevilaesuratus*, a été identifiée. Les autres spores de filicophytes et de lycophytes représentent moins de 0,5% de l'assemblage et sont associées à des espèces communes (Annexe 4B).

Aucun dinoflagellé n'a été observé au sein des assemblages C53 et C46. Ils représentent cependant 6% de l'assemblage C40, la liste spécifique étant disponible dans Schnyder (2003). Aucun kyste d'algue n'a été observé.

### 3.4. Angeac

Mis à part l'échantillon provenant de l'unité An5, dans lequel uniquement quelques spécimens de *Classopollis* ont été identifiés, tous les niveaux argilo-carbonatés d'Angeac ont fourni des assemblages palynologiques riches et assez diversifiés. La palynoflore se compose de 37 espèces de spores, de grains de pollen de gymnospermes, et de kystes d'algues, oscillant entre 16 et 24 espèces pour chaque échantillon. Les spores s'avèrent être bien plus diversifiées que les grains de pollen, ces derniers ne comprenant que sept espèces. La palynoflore d'Angeac diffère substantiellement des palynoflores de Chassiron et de Cherves, par la nette diminution de l'abondance des grains de pollen de Cheirolepidiaceae, associée à une augmentation marquée de celle des spores (Figure IV.9).

Les trois assemblages les plus anciens sont dominés par *Classopollis* (ca. 50%), dont l'abondance diminue progressivement de l'assemblage An4-5 à An2, passant de 55% à 0% (Figure IV.9). Cette évolution semble être corrélée négativement avec l'augmentation progressive de l'abondance et de la diversité des spores de Lygodiaceae, qui composent environ 20% de l'assemblage An4-5, puis plus de 80% de l'assemblage An2 (Figure IV.9). Elles sont représentées par de nombreuses espèces de *Concavissimisporites* et de *Trilobosporites*, dont *T. aequiverrucosus*, *T. canadensis*, et *T. aornatus*. Ces dernières sont particulièrement abondantes au sein d'An2. C'est également le cas de *Pilososporites trichopapillosus*, aux affinités botaniques incertaines, dont l'abondance double dans l'assemblage le plus jeune (Figure IV.9). A l'inverse, *Aequitriradites verrucosus* (bryophytes) est une forme commune des quatre assemblages les plus anciens, mais n'a pas été rencontrée dans l'échantillon An2. Les deux seules espèces associées aux Anemiaceae, appartenant à *Cicatricosisporites*, ont uniquement été identifiées dans l'assemblage An3, qui compte

également la plus forte abondance de spores de lycophytes, représentées par *Densoisporites microrugulatus* et *Retitriletes austroclavatidites*. Les spores de Cyatheaceae/Dicksoniaceae, comprenant des formes associées à *Cyathidites* et *Deltoidospora*, sont assez abondantes (5–15%), et sont particulièrement bien représentées dans les assemblages An3-4 et An3 (Figure IV.9). Les autres spores et grains de pollen sont minoritaires, et appartiennent à des espèces communes déjà mentionnées précédemment (Annexe 4B).

Les kystes d'algue sont relativement abondants (1–4%), et des formes associées à *Ovoidites* ont été retrouvées au sein de tous les assemblages, à l'exception d'An4. Deux dinoflagellés ont été observés au sein des échantillons An3 et An4, mais leur état de conservation n'a pas permis de les identifier. Aucun des deux ne correspond cependant à une forme attribuable au genre *Odontochitina*.

#### 4. Biostratigraphie

##### 4.1. Caractérisation de la limite Jurassique/Crétacé

La composition des échantillons MPR0071, MPR0017, MPR0108, OLE1150, MPR0110, MPR0111, et MPR0072 ne permet pas de déterminer avec précision l'âge de dépôt de la partie supérieure du membre 4 de la coupe de Chassiron. En effet, les espèces à affinités gymnospermiennes peuvent toutes être rencontrées dans des couches jurassiques et crétacées. Les quelques espèces de spores rencontrées ont également une distribution temporelle assez longue, et peuvent être rencontrées dès l'Oxfordien-Kimméridgien jusqu'au Crétacé Inférieur ou Supérieur (Dörhöfer, 1979 ; Fensome, 1987 ; Burden et Hills, 1989 ; voir Tome 2).

Il est également difficile de confirmer l'âge Berriasien des couches gypsifères de Cherves en s'appuyant sur la palynoflore continentale décrite ici. En effet, sur les 37 espèces identifiées, la totalité des formes gymnospermiennes, ainsi que la plupart des spores appartiennent à des espèces présentant une extension stratigraphique couvrant au moins l'intervalle Tithonien-Berriasien (Pocock, 1962 ; Buden et Hills, 1989). La présence de *Cicatricosisporites brevilaesuratus* pourrait suggérer un âge de dépôt Berriasien. Sur les 132 mentions de cette espèce dans la littérature, plus de 95% des publications lui attribuent un âge s'échelonnant entre le Berriasien et le Santonien. De plus, sa description originelle, provenant d'une synthèse sur les palynomorphes continentaux du Jurassique et du Crétacé Inférieur, mentionne une distribution temporelle bornée entre le début du Crétacé Inférieur et l'Aptien (Couper, 1958, p. 136). Cependant, de rares publications indiquent sa présence au sein d'assemblages



*Trilobosporites domitus*, *T. obsitus*, *T. domitus*, *T. bernissartensis*, définissait les assemblages du Crétacé basal. Les assemblages BRGM13277 et BRGM13278 contiennent plusieurs de ces espèces, et sont très similaires à la palynoflore typique de la suite C. Des corrélations faites entre les assemblages des faciès purbeckiens du sud de l'Angleterre et ceux du nord-ouest de l'Allemagne associent la palynosuite C aux « Palynohills »1, 2, et 3, dont l'âge est alors considéré comme Berriasien supérieur (Dörhöfer et Norris, 1977), puis comme Berriasien supérieur-Valanginien inférieur, contemporaines aux biozones à *Hectoroceras kochi-Thurmanniceras spertansiens* (Norris, 1985).

Cependant, l'âge de première apparition de ces formes ornementées a plusieurs fois été remis en question. Herngreen et Wong (1989) indiquent ainsi la présence de spécimens attribuables à *Trilobosporites bernissartensis*, associés à d'autres espèces de *Trilobosporites*, dans des dépôts néerlandais datés du Kimméridgien supérieur. Courtinat (1989) observe également quelques spécimens identifiés comme *Trilobosporites obsitus*, ainsi que plusieurs formes attribuables à *Concavissimisporites* dès l'Oxfordien, dans des dépôts jurassiques du Jura méridional. Batten (1996) note que la diversification observée et décrite par Norris entre les palynosuites A et C a été confirmée par de nombreux travaux ultérieurs, mais considère que celle-ci s'amorce plus tôt que ce que Norris laissait entendre. En effet, des assemblages de miospores similaires à la palynosuite C auraient été rencontrés quelque neuf mètres sous les « Cinder beds » (Li Wenben in Batten, 1996). Ces derniers sont situés sous la biozone de *Hectoroceras kochi*, mais sont tout de même considérés comme appartenant au Crétacé Inférieur (Norris, 1985 ; Allen et Wimbledon, 1991). La palynosuite C correspond alors certainement à des assemblages plus anciens que précédemment établis.

Jusqu'à aujourd'hui, *Trilobosporites domitus* avait uniquement été enregistré dans des sédiments du Crétacé Inférieur, en considérant les 27 publications qui en font la mention, et est considéré apparaitre en Amérique du Nord à partir du Berriasien supérieur (Burden et Hills, 1989). Jan du Chêne mentionne néanmoins la présence de *T. domitus* à Chassiron, mais la position stratigraphique de l'échantillon ayant fourni cette espèce n'est pas précisée (Schnyder, 2003).

L'occurrence de *Concavissimisporites pulcher* et de *Triporoletes incertus* a été rarement notée dans les travaux des cinquante dernières années, mais jusqu'alors, ces espèces proviennent toujours de couches du Crétacé Inférieur. Cependant, l'extension stratigraphique effective de *C. pulcher* n'a jamais été étudiée, et n'a été renseignée que par Dörhöfer (1979 ; Figure IV.10).

D'après Burden et Hills (1989), *Trilobosporites obsitus* apparaît durant le Berriasien supérieur, et est utilisé comme un marqueur stratigraphique indicatif d'un âge Berriasien pour les dépôts purbeckiens du sud de l'Angleterre (Wimbledon et Hunt, 1983). Néanmoins, comme indiqué précédemment, des spécimens identifiés comme *T. obsitus* ont été enregistrés dans des dépôts oxfordiens par Courtinat (1989), et dans des dépôts du Tithonien supérieur-Berriasien inférieur par Hunt (1985).

Ainsi, la présence de *Trilobosporites domitus*, *Concavissimisporites pulcher*, *Triporoletes incertus*, jusqu'à une certaine mesure *T. obsitus*, ainsi que la ressemblance globale de l'assemblage avec la « palynosuite C » et la « palynohill 1 », suggérerait que la palynoflore des échantillons BRGM13277 et BRGM13278 serait plutôt d'affinité berriasienne. Néanmoins, bien que leur position stratigraphique soit imprécise, ces échantillons ne peuvent pas provenir de la portion potentiellement berriasienne de la coupe, et ce pour deux raisons :

- les faciès marneux de la portion sommitale de la coupe de Chassiron ont été ici abondamment échantillonnés, et n'ont livré que des assemblages très pauvres ou stériles. La richesse de BRGM13277 et de BRGM13278 dénote assez nettement avec ces assemblages ;
- il paraît illogique de présumer que, lors de la campagne de terrain effectuée par le BRGM pour l'élaboration de la carte géologique de l'île d'Oléron, les seuls niveaux échantillonnés auraient seulement correspondu aux dix derniers mètres d'une coupe de plus de 80m.

Ces quatre espèces, qu'elles aient été parfois considérées comme des potentiels marqueurs du Berriasien, ou uniquement rencontrées dans des dépôts crétacés jusqu'à maintenant, présentent une extension stratigraphique dont la limite inférieure correspond donc au moins au Tithonien inférieur, et leur présence ne peut plus être utilisée comme argument biostratigraphique fiable en faveur d'un âge Berriasien. Il n'est d'ailleurs pas impossible que certaines espèces précédemment observées uniquement dans des couches du Crétacé Inférieur aient également été observées dans des strates jurassiques et identifiées comme « *Cicatricosisporites* spp. » ou « *Trilobosporites bernissartensis-complex* », sans être illustrées (e.g. Herngreen et Wong, 1989). Les comparaisons avec les « palynosuites » et les « palynohills », établies par Dörhöfer et Norris (1977 ; Norris, 1969), doivent aussi être utilisées avec précaution, certains de ces assemblages types étant plus anciens qu'initialement établis par ces auteurs, certainement tithoniens.

L'un des seuls palynomorphes continentaux pouvant servir d'argument biostratigraphique fiable pour établir la limite Jurassique/Crétacé serait sans doute *Aequitriradites spinulosus*. En

effet, sur plus de 400 mentions de cette espèce depuis 1961, aucune publication traitant de dépôts européens n'indique sa présence dans des sédiments antérieurs au Crétacé. Elle est cependant mentionnée dès le Tithonien dans des dépôts australiens (Sarjeant et al., 1992), les auteurs émettant tout de même une réserve quant à la détermination spécifique de leurs spécimens (Sarjeant et al., 1992, tableau 13, p. 275), et dès l'Oxfordien supérieur dans des dépôts au large du Canada (Bujak et Williams, 1977), mais aucune illustration n'est fournie. Herngreen et Wong (1989) établissent une distribution stratigraphique de l'espèce allant de l'extrême fin du Tithonien terminal jusqu'au Crétacé. La présence de cette espèce n'a pas été notée dans les assemblages de Chassiron et de Cherves, mais de nombreux spécimens appartenant à une forme très similaire, *A. verrucosus*, ont été identifiés à Angeac.

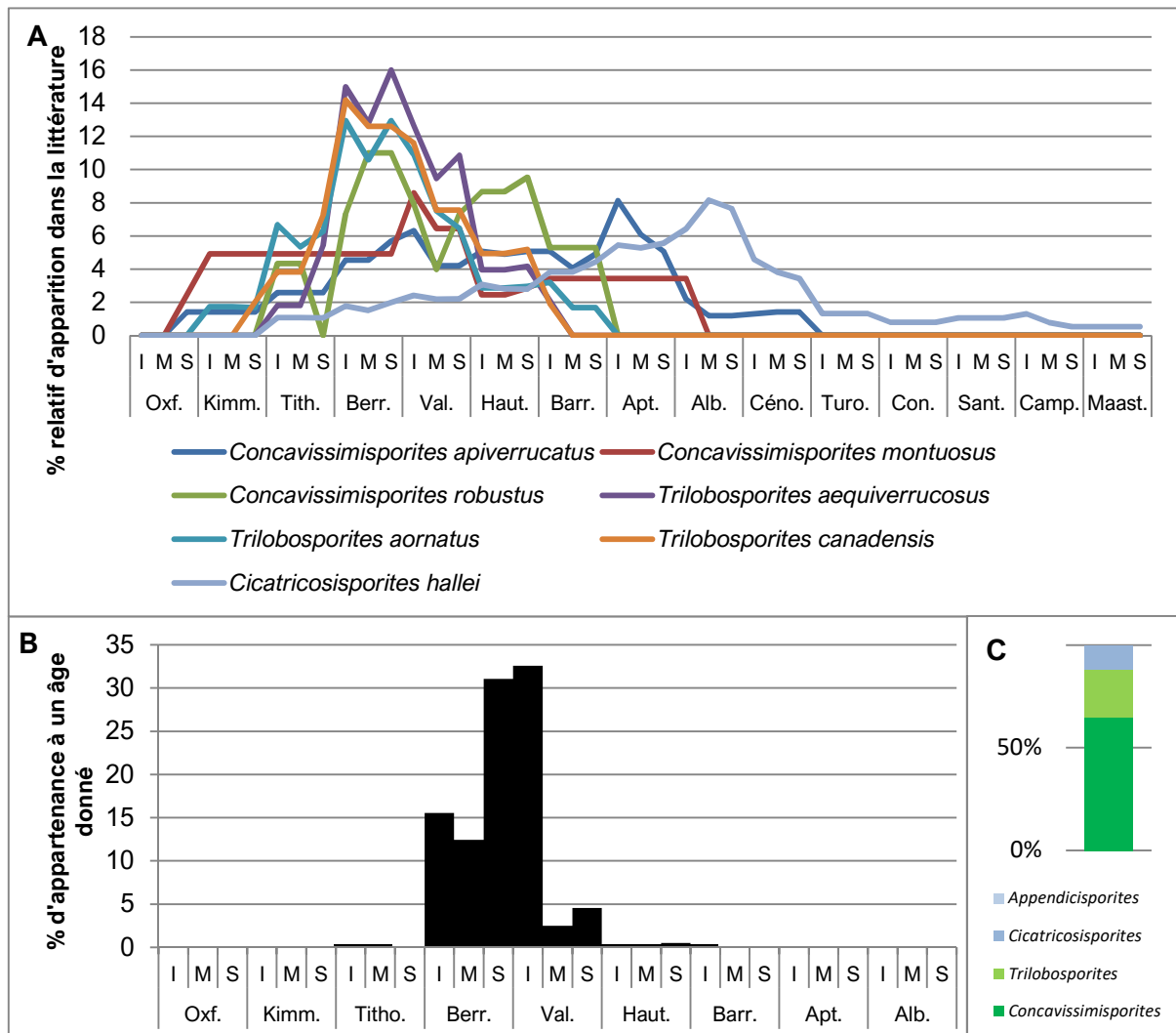
#### 4.2. Considérations sur l'âge des dépôts d'Angeac

Comme introduit précédemment, les dépôts fossilifères d'Angeac avaient initialement été considérés comme hauterivien-barrémiens, suite à l'observation d'un dinoflagellé identifié comme *Odontochitina imparilis* (Néraudeau et al., 2012). Ce spécimen, illustré dans l'article correspondant (Figure 3A), ne présente cependant pas un état de conservation optimal, et une identification alternative est proposée par Polette et al. (2018, cf. fin de chapitre).

La palynoflore continentale d'Angeac est dominée taxonomiquement et numériquement par les spores de Lygodiaceae, incluant de nombreuses espèces de *Concavissimisporites* correspondant à des formes triangulaires aux verrues massives, comme *C. montuosus*, *C. ferniensis*, ou *C. robustus*, ainsi que d'abondants spécimens identifiés comme *Trilobosporites canadensis*, et *T. aequiverrucosus*. Ajouté à cela, les spores d'Anemiaceae sont peu nombreuses et peu diversifiées, et aucun spécimen d'*Appendicisporites* n'a été observé. Dans le chapitre précédent traitant des palynoflores de référence, il a été observé que ces particularités étaient typiques des palynoflores du Crétacé basal, correspondant au Berriasien et au Valanginien inférieur. Les palynoflores continentales de l'Hauterivien-Barrémien sont caractérisées par la présence d'espèces comme *Trilobosporites hannonicus*, *Appendicisporites erdtmannii*, ou de grandes formes finement verruquées et concaves appartenant à *Concavissimisporites* (Herngreen, 1971 ; Batten, 1973 ; Dejax et al., 2007 ; Mendes et al., 2019). Ces formes sont toutes absentes des assemblages d'Angeac. Ces derniers sont plus similaires aux assemblages du Crétacé basal décrits en Angleterre, en Allemagne, et au Canada par Dörhöfer et Norris (1977) et par Fensome (1987), qui sont caractérisés par la prédominance des formes verruquées (Lygodiaceae). De plus, la comparaison de la



palynoflore d'Angeac avec les « assemblages-types » des dépôts wealdiens du sud de l'Angleterre montre que celle-ci présente le plus de similarités avec l'assemblage type n°15 (AT15), dont les échantillons correspondants ont tous été prélevés au sein des « *Hastings Beds* », formés entre le Berriasien moyen et le Valanginien supérieur (Batten, 1973 ; voir Polette et al., 2018 pour explications supplémentaires). Ainsi, la composition de la palynoflore continentale d'Angeac suggérerait un âge Berriasien-Valanginien plutôt que Hauterivien-Barrémien, corroborant les arguments biostratigraphiques avancés par Benoit et al. (2017). Pour vérifier cette affirmation, les deux méthodes de datation théoriques exposées et testées dans les chapitres précédents ont été utilisées ici sur sept espèces de spores de Lygodiaceae et d'Anemiaceae identifiées au sein de la palynoflore d'Angeac (Figure IV.11).



**Figure IV.11.** Courbes de fréquence lissées de sept espèces sélectionnées présentes dans les assemblages d'Angeac (A), associées à leurs graphes indiquant l'âge probable de l'assemblage (en pourcentage de probabilité), obtenu par multiplication des valeurs utilisées pour les courbes de fréquence (B). C. Proportions de la diversité spécifique des spores de Lygodiaceae et d'Anemiaceae de la palynoflore d'Angeac.

Le graphe correspondant à l'interprétation des courbes de fréquence de ces sept espèces indique un intervalle stratigraphique s'échelonnant du Tithonien au Barrémien inférieur, au sein duquel les âges les plus probables correspondent au Berriasien (ca. 60%) et au Valanginien (ca. 38–40%). L'intervalle le plus probable s'avère ici être le Berriasien supérieur-Valanginien inférieur (>60%). La probabilité que la palynoflore soit d'âge Tithonien ou Hauterivien-Barrémien est inférieure à 1%. La distribution de la diversité des spores de Lygodiaceae et d'Anemiaceae correspond également à celles des palynoflores du Berriasien et du Valanginien inférieur, comme le suggère l'absence d'*Appendicisporites*, et la forte représentation des Lygodiaceae, représentant ici 80% de la diversité (Figures II.11, III.5, IV.11). Ainsi, les résultats obtenus par ces deux méthodes confirment l'affirmation avancée précédemment, et permettent d'appuyer la valeur de l'argumentation en faveur d'un âge de dépôt correspondant au Berriasien supérieur-Valanginien inférieur (Polette et al., 2018).

## 5. Interprétations paléoenvironnementales

### 5.1. Les environnements charentais au Jurassique terminal/Crétacé basal

La reconstruction paléoenvironnementale associée aux faciès purbeckiens de Chassiron et de Cherves a déjà fait l'objet de nombreuses interprétations, basées à la fois sur les macro et microrestes fossiles, ainsi que sur des données géochimiques (El Albani et al., 2004 ; Schnyder et al., 2012 ; Pouech et al., 2015).

Les « *Purbeck Beds* » de Chassiron affichent globalement une tendance régressive, bien que des fluctuations du niveau marin aient été observées au sein des membres décrits par Schnyder (2003). Les dépôts associés au membre 2, au sein desquels a certainement été récolté l'un (ou les deux) des échantillons du BRGM, correspondraient à des sédiments accumulés en zone estuarienne (Schnyder et al., 2012). Cette hypothèse est appuyée à la fois par la présence d'organismes marins (restes d'*Hybodus*), estuariens (abondants restes de tortues et de crocodiliens à la base du membre), et continentaux (charophytes, bois, traces de dinosaures théropodes), et par les valeurs obtenues après avoir testé l'abondance du strontium dans quelques échantillons (Schnyder et al., 2012 ; Moreau et al., 2017a). Les dépôts du membre 3, au sein desquels aucun échantillon n'a été prélevé, indiquent, quant à eux, une tendance légèrement transgressive, suggérée à la fois par la présence de nombreux organismes marins (brachiopodes, échinodermes, foraminifères benthiques, ostracodes marins) et par la nature des dépôts, plus carbonatés (Bousquet, 1967 ; Schnyder et al., 2012). Ils

représenteraient un environnement marin ouvert ou une lagune (Schnyder et al., 2012). Le membre 4, au sein duquel l'ensemble des échantillons palynologiques présentés ici ont été prélevés, correspond au plus bas niveau marin enregistré à Chassiron. Les sédiments sont considérés s'être déposés dans un environnement calme (nombreuses fentes de dessiccation, évaporites), correspondant à une zone d'estuaire interne (intertidale) ou marécageuse (supratidale), soumise à des épisodes d'émersion épisodiques, et alimenté par des apports d'eau douce venues du continent (Schnyder et al., 2012). Les valeurs faibles de strontium enregistrées dans ces dépôts appuient cette hypothèse (Schnyder et al., 2012). L'épisode évaporitique suggère de plus l'existence d'un environnement de type sebkha, soumis à des conditions climatiques relativement arides (Schnyder, 2003 ; Schnyder et al., 2012).

Les assemblages palynologiques étudiés ici corroborent cette tendance, présentant une augmentation progressive de l'abondance de *Classopollis*, à corrélérer avec une aridification du milieu, ou à une influence marine (Sladen et Batten, 1984 ; Schrank, 2010 ; Annexe 3). L'assemblage le plus ancien, provenant certainement du membre 2, affiche la diversité la plus grande et la meilleure représentation des spores, suggérant l'existence d'un milieu dans lequel une communauté plus diversifiée de fougères a pu se développer. C'est le cas d'un environnement lagunaire en comparaison à une sebkha, dont la végétation associée est principalement caractérisée par quelques espèces pionnières halophytes (Tremblin, 2000). De plus, une légère augmentation de l'abondance des grains de pollen d'Araucariaceae, associée à une diminution de leur diversité, est à noter dans l'assemblage OLE1100, reflétant ici aussi l'établissement de conditions plus arides (Schrank, 2010 ; Chapitre III ; Annexe 3). L'abondance des dinoflagellés dans ce même assemblage indique cependant un apport d'eau salée au sein du milieu de dépôt, suggérant l'existence d'une connexion au moins épisodique entre la sebkha et le milieu marin, comme il a été observé au sein de certaines sebkhas côtières. Cet apport périodique d'eau salée, suivi par des épisodes de fortes évaporations dues à l'aridité du milieu, explique la mise en place des épaisses couches évaporitiques observables à partir de 68m. L'absence de spores de Gleicheniaceae dans l'assemblage OLE1100 est cependant étonnante, leurs plantes productrices étant considérées comme généralement pionnières, et associées à des habitats instables (Coiffard et al., 2007 ; Annexe 3). La présence de *Gleicheniidites* est cependant notée dans les assemblages très pauvres des niveaux les plus sommitaux de la succession.

Les reconstructions paléoenvironnementales associées aux dépôts de la carrière de Cherves ont principalement été effectuées grâce à des analyses géochimiques et paléontologiques

(Colin et al., 2004 ; El Albani et al., 2004 ; Pouech et al., 2015). Similairement à la partie sommitale de la coupe de Chassiron, les dépôts gypsifères de l'unité 1 de Cherves suggèrent l'existence d'un environnement hypersalin de plateforme interne de type lagune ou sebkha, associé à une faune marine ou euryhaline pauvre, principalement composée d'ostracodes et d'actinoptérygiens (Colin et al., 2004 ; El Albani et al., 2004 ; Pouech et al., 2015). Les marnes dolomitiques sont associées à la présence de chenaux lenticulaires, reflétant l'existence d'une influence tidale, pouvant expliquer l'abondance des dinoflagellés dans l'échantillon C40. El Albani et al. (2004) associent les dépôts d'argiles/marnes noires à des incursions marines périodiques, en se basant sur l'abondance des dinoflagellés dans l'échantillon correspondant à ce niveau. Cependant, Schnyder (2003) dresse une coupe légèrement différente de celle d'El Albani et al. (2004), présentant de plus nombreuses couches d'argiles noires, au niveau desquelles il observe des fentes de dessiccation. Ces niveaux, dans lesquels ont été récoltés les échantillons C53 et C46, seraient alors plus probablement associés à des milieux peu profonds, sujets à émergence.

Les assemblages palynologiques étudiés ici corroborent une fois de plus les interprétations paléoenvironnementales énoncées précédemment, la nette dominance de *Classopollis* soulignant l'aridité, au moins saisonnière, du milieu. Le caractère aride du climat semble encore plus accentué qu'à Chassiron, l'abondance des *Classopollis* s'avérant substantiellement plus élevée (Figure IV.9). Les Gleicheniaceae sont ici présentes dans tous les assemblages, bien que minoritaires, et les grains de pollen d'Araucariaceae présentent des abondances relativement similaires à celles de Chassiron.

Les dépôts de l'unité 2 indiquent le passage progressif d'un environnement saumâtre à un environnement plus continental, au sein duquel l'apport d'eau douce devient de plus en plus important (El Albani et al., 2004). Ce changement est illustré par la formation d'épaisses couches de marnes carbonatées, puis de calcaires bioclastiques. La faune devient de plus en plus abondante et diversifiée, particulièrement dans les niveaux sommitaux, dans lesquels de nombreux restes de poissons, dinosaures, crocodiliens, ou encore mammifères, associés à un riche assemblage de charophytes et d'ostracodes, ont été identifiés (El Albani et al., 2004 ; Colin et al., 2004 ; Mazin et al., 2006 ; Pouech et al., 2015). Étrangement, seulement quelques palynomorphes ont été observés au sein de l'unité 2. La composition de l'assemblage correspondant est très similaire à celles des assemblages de l'unité 1, mais la pauvreté de la palynoflore ne permet pas d'inférer des conclusions environnementales fiables.

Les processus taphonomiques permettant d'expliquer l'absence presque totale de palynomorphes dans une couche donnée, comme les niveaux sommitaux de la coupe de Chassiron et de Cherves, ont été peu étudiés. L'explication la plus commune quant à la préservation, ou non, d'un palynomorphe, est la proportion de sporopollénine au sein de la couche d'exine, et l'épaisseur de l'exine elle-même (Traverse, 2007). Plus la quantité de sporopollénine sera élevée, plus le palynomorphe a de probabilités d'être préservé. Cette différence explique la préservation préférentielle de certains types de palynomorphes par rapport à d'autres, mais ne renseigne pas sur leur absence totale au sein d'une couche. Traverse (2007) indiquait que les milieux alcalins, dont font partie les sebkhas, étaient moins favorables à la préservation des palynomorphes que les milieux plus acides. Gastaldo (2012) produit une analyse portant sur la préservation préférentielle d'assemblages palynologiques dans plusieurs types d'environnements deltaïques. Il conclut que les environnements internes, soumis à des régimes microtidaux, sont en général moins propices au dépôt et à la préservation des palynomorphes au sein des sédiments que les environnements soumis à des régimes macrotidaux. Il émettait alors l'hypothèse que cette accumulation préférentielle aurait pu être due à une différence de processus de floculation des argiles, ce dernier étant lié à la salinité. Il est alors possible que la floculation des argiles dans un environnement de type sebkha ne soit pas compatible avec le piégeage de palynomorphes dans les sédiments.

Ces deux hypothèses pourraient en partie expliquer la diminution de l'abondance et de la diversité des palynomorphes pour l'échantillon OLE1100 par rapport aux assemblages plus anciens, ainsi que la quasi absence de palynomorphes dans les niveaux sommitaux de la coupe de Chassiron. Cependant, les résultats obtenus à Cherves vont à l'encontre de ces observations, les seuls échantillons productifs ayant été récoltés au sein de la série gypsifère, et étant absents des niveaux carbonatés les plus fossilifères.

### *5.2. Evolution paléoenvironnementale du site d'Angeac*

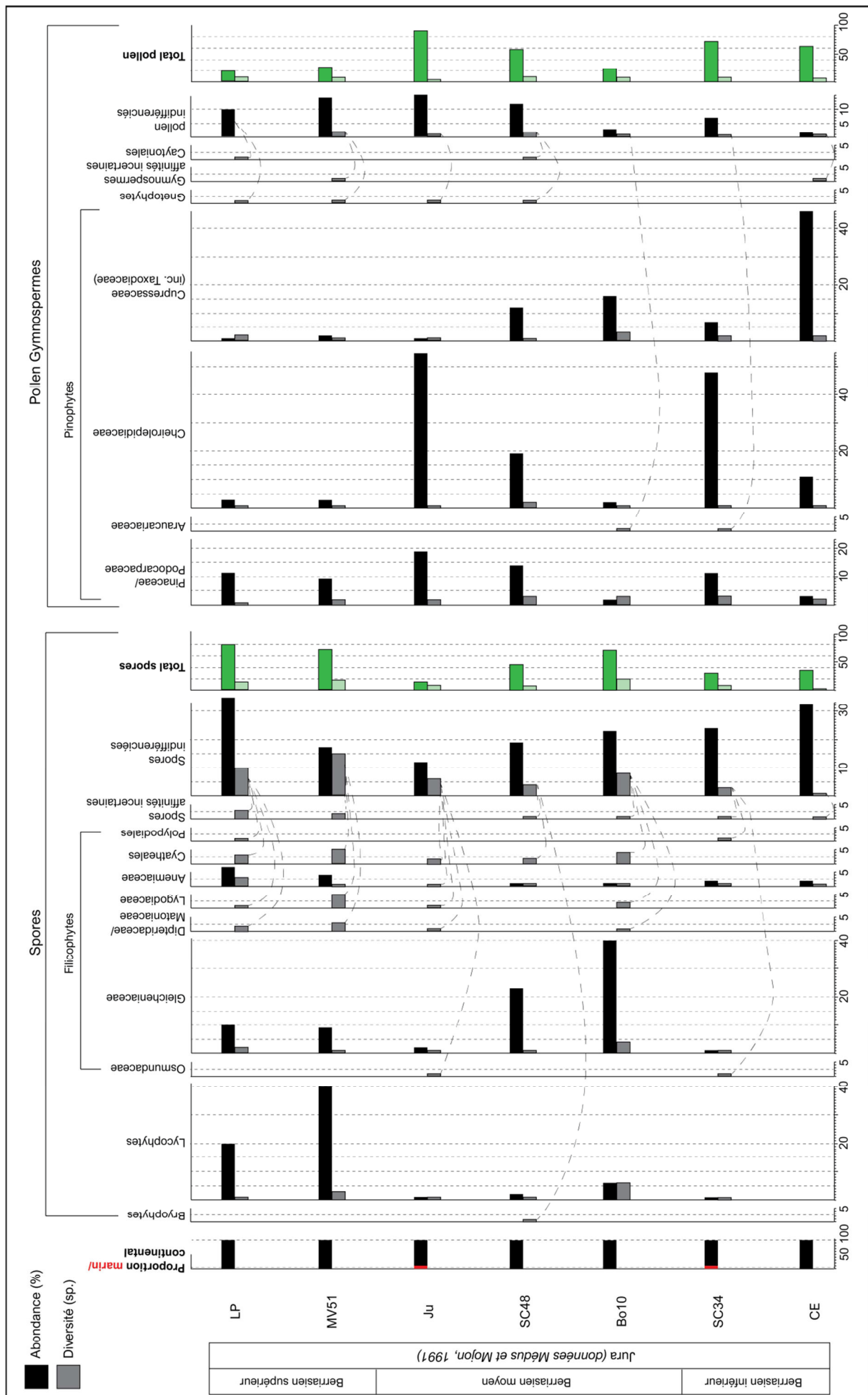
Les dépôts fossilifères d'Angeac avaient déjà fait l'objet d'interprétations paléoenvironnementales par Néraudeau et al. (2012), qui les considéraient comme le reflet d'un environnement de dépôt de type marécage, bordé par une végétation dominée par des Cheirolepidiaceae et des fougères diverses, et occasionnellement soumis à des afflux marins. Cette hypothèse était basée sur la présence de nombreuses espèces d'eau douce bien préservées, telles que des bivalves unionoïdes, associées à une faune saumâtre ou marine très pauvre. La palynoflore étudiée ici corrobore cette hypothèse, étant principalement composée

de spores de Lygodiaceae, de grains de pollen de Cheirolepidiaceae, et n'ayant livré que quelques dinoflagellés.

Les changements lithologiques et palynologiques entre les unités An5 et An1 suggèrent cependant un changement paléoenvironnemental, qui n'a jamais été discuté. D'un point de vue sédimentologique, le passage d'argiles vertes (An5), argiles noires (An4), conglomérat calcaire (An3), calcaire argileux (An2), à des sables (An1), indique deux séquences successives correspondant à une augmentation de l'énergie dans l'environnement de dépôt (An5–An3/ An2–An1). Ces séquences pourraient suggérer l'envoie progressif du marécage par une rivière proche (dont la connexion précédemment occasionnelle avec le marécage permet d'expliquer la présence de quelques éléments marins), résultant en l'établissement d'une plaine d'inondation. L'évolution des assemblages palynologiques appuient cette hypothèse, la corrélation négative entre l'abondance de *Classopollis* et des spores de Lygodiaceae suggérant une augmentation progressive et marquée du taux d'humidité (Polette et al., 2018). La composition de la palynoflore d'Angeac est ainsi le reflet de l'établissement de conditions bien plus humides à la fin du Berriasien dans les Charentes, en comparaison avec les conditions semi-arides suggérées par la composition des assemblages du Tithonien et du Berriasien inférieur de Chassiron et de Cherves.

## 6. Comparaison avec les palynoflores purbeckiennes du sud-est de la France

Les seules autres palynoflores purbeckiennes à avoir été étudiées en France proviennent des niveaux émergents berriasien du Jura. Médus et Mojon (1991) décrivent et listent le contenu de six assemblages datés du Berriasien inférieur à supérieur des sites du Col de l'Épine, de Saint-Claude (SC), de Bonlieu (Bo), de Juracime (Ju), du Molard de Vions (MV), et de la Pointière (pour localisation, voir Figure I.1B, numéros 43–49). Médus et Mojon (1991) précisent que le but de leur étude est de caractériser les variations du niveau marin de la Téthys, dont les modalités sont régies à la fois par l'eustatisme et par une tectonique synsédimentaire distensive locale de type « blocs basculés ». Afin d'effectuer des comparaisons claires avec les assemblages charentais, j'ai tenté de reporter les valeurs indiquées dans leur étude sur un graphe standard, comme présenté pour les palynoflores précédemment décrites (Figure IV.12).



← **Figure IV.12.** Evolution de l'abondance relative et de la diversité des assemblages palynologiques purbeckiens du Jura, en fonction des groupes botaniques associés aux palynomorphes (Annexe 3). La liste des espèces de chaque assemblage est fournie en Annexe 1. Ce graphe a été construit d'après les valeurs indiquées dans Médus et Mojon, 1991. Les proportions relatives de tous les groupes botaniques ne sont pas indiquées dans l'article, même si une espèce appartenant à ce groupe botanique est listée à la fin de leur étude.

Le contenu des assemblages suggère une élévation du niveau marin à la fin du Berriasien inférieur et moyen (SC34, Ju), qui se traduit par une nette augmentation de l'abondance des dinoflagellés et de *Classopollis* (Figure IV.12 ; Médus et Mojon, 1991). L'abondance globale de *Classopollis* est cependant moins importante que celle des palynoflores charentaises. Sa présence serait liée ici à un afflux marin plus qu'à une aridification du milieu (bien que les deux puissent être liés). La palynoflore continentale du Berriasien basal (CE) est dominée par les grains de pollen de gymnospermes, qui sont cependant moins abondants qu'à Chassiron et qu'à Cherves, et qui sont ici dominés par *Exesipollenites* (Cupressaceae), dont la fréquence diminue au cours du temps. Une forte représentation de ces formes est associée à des conditions relativement arides (Schrank, 2010). Les spores les plus abondantes n'ont malheureusement pas été identifiées, mais aucune espèce appartenant aux Lygodiaceae n'a été enregistrée dans cet assemblage (Médus et Mojon, 1991). Les autres palynoflores continentales (Bo10, SC48, MV51, LP) sont en général dominées par les spores, dont la composition change substantiellement au cours du temps (Figure IV.12). Ainsi, les palynoflores continentales du Berriasien moyen sont nettement dominées par les spores de *Gleicheniidites* (Gleicheniaceae), qui voient leur abondance diminuer au profit des spores appartenant à *Densoisporites* (Lycophytes), dont les plantes productrices sont considérées comme intolérantes aux conditions arides (Hedlund, 1966 ; Kujau et al., 2013). Les spores d'Anemiaceae deviennent également bien plus abondantes au Berriasien supérieur, parallèlement à l'augmentation de leur diversité, et de celle des Lygodiaceae (Figure IV.12). Les grains de pollen de Pinaceae/Podocarpaceae deviennent, quant à eux, légèrement plus abondants à partir du SC48.

Ces changements palynologiques suggèrent l'existence de milieux relativement arides au Berriasien inférieur et au début du Berriasien moyen, caractérisés par une communauté de fougères très peu diversifiée au Berriasien basal, puis principalement représentée par des Gleicheniaceae durant le Berriasien inférieur et le début du Berriasien moyen. La population gymnospermienne est dominée par les Cheirolepidiaceae et les Cupressaceae. A partir de la moitié du Berriasien moyen, les palynoflores reflètent l'établissement de milieux plus



humides (dont le spectre gymnospermien est ici dominé par les représentants de Pinaceae/Podocarpaceae), propices à l'installation d'une communauté plus diversifiée de fougères et de lycophytes au Berriasien supérieur. Ces changements paléoenvironnementaux sont ponctués par deux épisodes transgressifs, illustrés par les assemblages SC34 et Ju.

Les palynoflores purbeckiennes du sud-est de la France reflètent donc globalement les mêmes tendances climatiques que celles des Charentes, bien qu'elles traduisent un milieu globalement plus humide durant le Berriasien inférieur. L'évolution de l'abondance des différents groupes botaniques s'avère plus fluctuante que celle des Charentes, en partie à cause des changements paléoenvironnementaux induits par la progression de la Téthys. Même s'ils reflètent des changements globaux similaires, les groupes botaniques les plus abondants sont différents de ceux des palynoflores charentaises. Ainsi, les spores les plus abondantes et les plus diversifiées correspondent ici aux Anemiaceae et aux lycophytes, et non aux Lygodiaceae.

## 7. Conclusion

Les palynoflores de Chassiron, de Cherves, et d'Angeac ont fourni une palynoflore riche et diversifiée, reflétant l'évolution des paléoenvironnements végétaux des Charentes durant le Tithonien–Berriasien (et potentiellement Valanginien inférieur). La composition générale des assemblages corrobore les interprétations paléoclimatiques émises par West (1975), Sladen et Batten (1984), Allen (1998) et El Albani et al. (2004), qui considéraient le climat du Bassin d'Aquitaine comme semi-aride, de type méditerranéen durant le Tithonien et le Berriasien inférieur, devenant plus humide vers la fin du Berriasien. Ces tendances se vérifient également au sud-est de la France. Similairement aux palynoflores du sud de l'Angleterre, les assemblages charentais sont dominés par les spores de Lygodiaceae, et par les grains de pollen de *Classopollis* (Batten, 1973 ; Chapitre III). Les spores d'Anemiaceae sont cependant peu représentées par rapport aux assemblages berriasiens d'Allemagne, de Hollande, et d'Angleterre (Couper, 1958 ; Burger, 1966 ; Batten, 1973 ; Dörhöfer et Norris, 1977).

L'observation des assemblages de Chassiron n'a pas permis de conclure quant à l'existence de dépôts d'âge Berriasien dans les niveaux sommitaux, mais a nourri une discussion traitant de la fiabilité stratigraphique de certaines espèces considérées jusqu'alors comme berriasiennes, et retrouvées dans les couches tithoniennes de la succession. La palynoflore d'Angeac affiche des affinités clairement berriasiennes, et infirme la précédente datation hauterivienne-

barrémienne des dépôts. Ajouté à cela, l'existence de dépôts post-berriasiens, correspondant potentiellement aux épaisses séries d'argiles bariolées retrouvées ponctuellement dans les Charentes, n'a pas pu être vérifiée par l'analyse des échantillons de Soubise, tous stériles.

La seule palynoflore post-berriasienne et anté-albienne observée dans les Charentes correspond à celle décrite par Deák et Combaz (1967) dans les niveaux d'argiles bariolées provenant d'un sondage à Saint-Romain-de-Benêt. Ils attribuent un âge « Valanginien-Hauterivien » à leur assemblage, mais leur conclusion doit être considérée avec réserves, et ce pour plusieurs raisons :

- le spécimen qu'ils identifient comme *Trilobosporites hannonicus* (apparaissant au Valanginien supérieur en Europe) correspond en fait à un variant morphologique de *T. aequiverrucosus* (présent dès le Tithonien) ;
- leur graphe de répartition stratigraphique est faux, la plupart des espèces présentant une distribution temporelle plus longue qu'indiquée (p. 71) ;
- leur affirmation quant à la présence ou non de grains d'angiospermes dans l'assemblage n'est pas claire : ils n'observent « pratiquement pas de pollens d'angiospermes » (p. 72), et n'en listent aucun ;
- la composition générale de leur palynoflore, dominée par *Classopollis* et *Trilobosporites*, et dans laquelle aucun spécimen attribuable à *Appendicisporites* n'a été rencontré, rappelle plus les palynoflores berriasiennes précédemment décrites que des palynoflores plus jeunes.

Ainsi, l'existence de dépôts d'âges Valanginien–Albien dans les Charentes reste encore à vérifier.

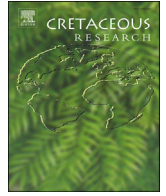
## 8. Article

Note : l'article présenté ci-après reprend la plupart des données déjà exposées sur la composition des assemblages palynologiques d'Angeac, fournissant cependant des informations supplémentaires quant au contexte géologique et à la taxonomie. Une partie importante de l'article est dédiée à la discussion de la taxonomie de plusieurs espèces de spores de Lygodiaceae. Cette section n'a pas été abordée dans ce chapitre, et sera traitée dans le Tome 2 de ce manuscrit (Chapitre II).

Résumé en français :**Ré-examen du contenu palynologique des dépôts du Crétacé Inférieur d'Angeac, Charente, SO France : âge, paléoenvironnement, et déterminations taxonomiques**

Suite à la publication de Néraudeau et al., le contenu palynologique provenant du bone-bed d'Angeac Charente (SO France) a été ré-examiné, dans le but de discuter l'âge des dépôts, dont l'attribution à l'Hauterivien-Barrémien a été récemment remise en question. Les échantillons ont été récoltés au sein des unités lithologiques An2–An5, et ont fourni une palynoflore composée de 34 espèces (*37 maintenant*), taxonomiquement dominées par les spores verruquées appartenant aux Lygodiaceae, comprenant huit espèces attribuables au genre *Concavissimisporites*, et trois espèces au genre *Trilobosporites*. Quelques grains bi-ailés, dont *Vitreisporites pallidus*, ont été identifiés, bien que le spectre gymnospermien soit clairement dominé par *Classopollis*, son abondance diminuant cependant progressivement de An4 à An2. La forte abondance et diversité des formes verruquées, associées à la présence d'autres spores typiques du Crétacé Inférieur, comme *Aequitriradites verrucosus*, et la rareté des spécimens de *Cicatricosisporites*, suggèrent de fortes ressemblances entre cet assemblage et ceux des « *Hastings Beds* » du sud de l'Angleterre, et de la formation de Bückeberg, en Allemagne. L'âge des dépôts est donc ici considéré comme Berriasien-Valanginien, infirmant la précédente détermination. L'assemblage assez pauvre de mégaspores associé est en accord avec un âge Berriasien.

A l'exception de *Concavissimisporites* et de *Trilobosporites*, l'utilisation de plusieurs genres communément associés aux spores verruquées mésozoïques, tels que *Converrucosisporites* ou *Impardecispora*, n'est pas considérée comme nécessaire. Pour vérifier cette affirmation, une ACP incluant 120 spécimens verruqués a été effectuée, en prenant en compte dix variables morphologiques. Les résultats indiquent que les spécimens identifiés comme *Trilobosporites* peuvent bien être séparés du groupe principal, qui correspond à *Concavissimisporites*, soulignant la futilité d'utiliser plus de deux genres pour nommer ces formes.



# Re-examination of the palynological content of the Lower Cretaceous deposits of Angeac, Charente, south-west France: Age, palaeoenvironment and taxonomic determinations



France Polette <sup>a,\*</sup>, David J. Batten <sup>b,c</sup>, Didier Néraudeau <sup>a</sup>

<sup>a</sup> UMR CNRS 6118 Géosciences, Université Rennes 1, avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes cedex, France

<sup>b</sup> School of Earth, Atmospheric and Environmental Sciences, University of Manchester, Oxford Road, Manchester M13 9PL, UK

<sup>c</sup> Department of Geography and Earth Sciences, Aberystwyth University, Penglais, Aberystwyth SY23 3DB, Wales, UK

## ARTICLE INFO

### Article history:

Received 12 January 2018

Received in revised form

17 April 2018

Accepted in revised form 22 April 2018

Available online 24 April 2018

### Keywords:

Verrucate spores

Lygodiaceae

Schizaeaceae

Megaspores

Wealden facies

Berriasian

Valanginian

Charentes

## ABSTRACT

Further to the work published by Néraudeau et al. six years ago, palynological matter recovered from the lignitic bone bed of Angeac in Charente (south-west France) has been re-examined in order to provide more evidence of its age, the previous Hauterivian–Barremian interpretation being regarded as controversial. The samples come from four sedimentological units, An2–An5, which together yielded an assemblage of 34 species, taxonomically dominated by palaeoecologically significant lygodiaceous verrucate spores, including eight species attributable to the genus *Concavissimisporites* and three species of *Trilobosporites*. A few bisaccate pollen grains, including *Vitreisporites pallidus*, have been recovered, but the gymnospermous pollen spectrum is clearly dominated by the cheirolepidiaceous genus *Classopollis*, its abundance diminishing progressively upwards from units An4 to An2. The great abundance and diversity of verrucate forms, along with the presence of other spores typical of Lower Cretaceous deposits, such as *Aequitriradites verrucosus*, and the scarcity of specimens referable to *Cicatricosisporites*, render this assemblage most similar to those of the Hastings Group of southern England and the Bückeberg Formation in north-western Germany. The time of deposition is, therefore, more likely to have been Berriasian–Valanginian rather than Hauterivian–Barremian, as previously stated. The associated small assemblage of megaspores is consistent with this determination. Except for *Trilobosporites* and *Concavissimisporites*, the use of several other genera commonly applied to Mesozoic verrucate spores, such as *Convrrucosisporites* and *Impardecispora*, is considered unnecessary. To support this assertion, a Principal Components Analysis has been carried out on 120 verrucate spores from sedimentological units An2–4, taking into account ten morphological variables. The results show that specimens attributable to *Trilobosporites* are well separated from the main cluster, which corresponds to *Concavissimisporites*, underlining the futility of using more than two genera for the species concerned.

© 2018 Elsevier Ltd. All rights reserved.

## 1. Introduction

Comparatively little is known about the palaeontological content of French Lower Cretaceous continental deposits, mainly because of the scarcity of outcrop. In this connection, the lignitic bone-bed of Angeac in south-west France is remarkable in providing a rare glimpse of the terrestrial palaeoenvironment in

this part of the world. The flora and fauna were described by Néraudeau et al. (2012). Since the discovery of the site in 2008, hundreds of ornithomimosaur bones have been found (Allain et al., 2014), along with other vertebrate remains, reminiscent of the fossil record from the Wealden succession of southern England and Wealden-type facies in Spain.

Apart from the deposits of Angeac (Néraudeau et al., 2012), Cadeuil (Platel et al., 1976) and Saint-Agnant (Vullo et al., 2012), no other outcrops of Wealden-type facies have been described from south-western France. They have, however, been encountered in boreholes at Saint-André de Lidon (Ternet and Berger, 1968), Soubran (Kromm et al., 1970), and Saint-Romain-de-Benet (Deák and

\* Corresponding author.

E-mail addresses: [france.polette@univ-rennes1.fr](mailto:france.polette@univ-rennes1.fr) (F. Polette), [david.batten@manchester.ac.uk](mailto:david.batten@manchester.ac.uk) (D.J. Batten), [didier.neraudeau@univ-rennes1.fr](mailto:didier.neraudeau@univ-rennes1.fr) (D. Néraudeau).

Combaz, 1967). The last of these yielded a rich palynological assemblage that was considered by Deák and Combaz (1967) to be Valanginian–Hauterivian in age. A few lowest Cretaceous outcrops, corresponding to “Purbeck facies”, have also been reported from the island of Oléron (Lantz, 1958) and from Cherves-Richemont (Bourgueil et al., 1986; Colin et al., 2004; Benoit et al., 2017) (Fig. 1A).

Until recently, the time of deposition of the Angeac sediments was considered to be Hauterivian–Barremian. Although it was noted in Néraudeau et al. (2012, p. 5) that verrucate spores tend to be especially common in deposits of Berriasian–Valanginian age, this younger determination was based on the basis of the recovery of a dinoflagellate cyst (dinocyst) identified as *Odontochitina imparilis* (Duxbury) Jain et Khowaja-Ateequzaman. However, this age was questioned by Benoit et al. (2017), who dated the deposits as Berriasian owing to the recovery of the charophyte *Clavator grovesii* var. *grovesii* (Harris) Martín-Closas. The aim of our paper is, therefore, to re-assess the composition of the continental palynological assemblage recovered from Angeac in the light of this recent development. We also discuss the taxonomy of Early Cretaceous verrucate spores.

## 2. Geological setting

The Angeac site (45° 37′ 59.08″ N–0° 5′ 7.27″ W) is situated 700 m north of the village of Angeac-Charente, between Angoulême and Cognac (Fig. 1A). The lignitic beds of “Wealden-facies” underlie Pleistocene alluvium laid down by the Charente River. Seven sedimentological units, An1–An7, were described by Néraudeau et al. (2012) from the top to the base respectively. An1 is composed of 0.10–0.20 m of fine white sand, with abundant fish micro-remains: it was mainly exposed during the first excavation campaigns of 2010 and 2011. An2 comprises 0.20–0.40 m of yellow and grey calcareous and marl deposits, with numerous dinosaur bones, other vertebrate remains, ostracods, charophytes, and pieces of wood (Fig. 1B). The stratification of this bed is difficult to determine because it has been affected by the trampling of dinosaurs (dinoturbation). An3 is a calcareous conglomerate 0.20–40 m thick, with abundant vertebrate remains, ostracods,

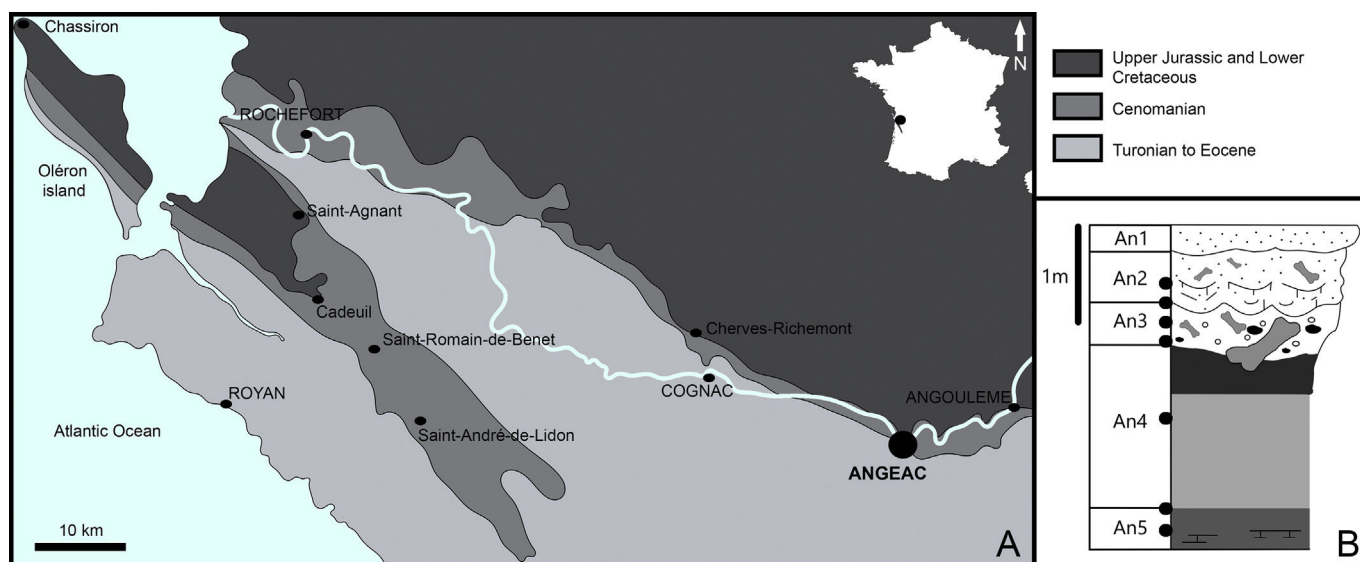
charophytes, insect coprolites, pieces of wood and other plant debris (Colin et al., 2011; Néraudeau et al., 2012; Benoit et al., 2017). An4 is about 0.5–1.20 m thick. It is composed of blue-grey lignitic clay, oxidized at the top, and has yielded numerous plant and well-preserved vertebrate remains. The base of An5 is not visible. It is more than 0.7 m thick and composed of green clay that is devoid of macrofossils, and includes sub-angular limestone blocks that are likely to have been reworked into this deposit (Néraudeau et al., 2012). An6 and An7 consist of grey limestone and red clay respectively, but they were only seen in 2010, after the initial trench was extended laterally. They did not yield any fossils.

## 3. Material and methods

### 3.1. Material and laboratory processing methods

Six samples were processed by E. Masure in order to provide the palynological results presented in Néraudeau et al. (2012). Duplicates of these preparations (LEM1–LEM6) were sent to one of us (DJB) in 2011 and these have now been (re)-examined for this paper. LEM1 comes from the An2 unit (Fig. 1B). LEM2 and LEM3 are from the An3 unit. LEM2 corresponds to the organic fraction in which the size of the particles ranges between 10 and 63 µm, whereas LEM3 includes particles ranging in size from 10 to 100 µm. LEM4 comes from the boundary between units An3 and An4. LEM5 is from the boundary between An4 and An5, and LEM6 comes from within the An5 unit. There was no palynological preparation from the An4 unit. However, a sample from this unit was processed in 2010 by DJB at Aberystwyth University, Wales (preparation QPR 3669: QPR is an Aberystwyth University palynological preparation identifier), using a standard procedure involving immersion of the sample in 10% HCl followed by digestion in 58–62% HF and brief oxidation of the organic residue in fuming HNO<sub>3</sub>, washing after each stage until the residue was neutral (for further information, see Batten, 1999).

Four samples were also processed in Aberystwyth for their mesofossil content: preparations MFP422 from the boundary between An3 and An4, and MFP415, MFP423 and MFP512 from unit An4. All yielded very small assemblages of megaspores. Their



**Fig. 1.** A. Map showing the geographical and geological location of Angeac, along with other outcrop localities and boreholes in which “Purbeck” and Wealden-type facies are preserved. Soubran is mentioned in the introduction (Section 1), but is located about 50 km south-east of Royan, and is not, therefore, indicated on the map. GPS coordinates of the site: latitude: 45° 37′ 59.08″ N; longitude: 0° 5′ 7.27″ W. B. Synthetic stratigraphic section of Angeac sedimentological units. The solid circles indicate parts of the section from which the palynological samples were taken (modified after Néraudeau et al., 2012, fig. 1).

extraction involved initial soaking of 100 g of rock in warm water on a hot plate followed by immersion of the sample in a solution of  $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$  in order to disaggregate it as much as possible before sieving over a 70  $\mu\text{m}$  mesh to reduce its bulk prior to standard palynological processing using HCl and HF. The megaspores were picked out of the aqueous residues under a stereomicroscope and housed dry in micropalaeontological slides. Some of the specimens recovered were mounted on scanning electron microscope (SEM) stubs to which carbon tabs had been fixed, coated with platinum–palladium, and examined under a Hitachi S47-100 SEM in the Institute of Biological, Environmental and Rural Sciences (IBERS), Aberystwyth University.

### 3.2. Specimen counts

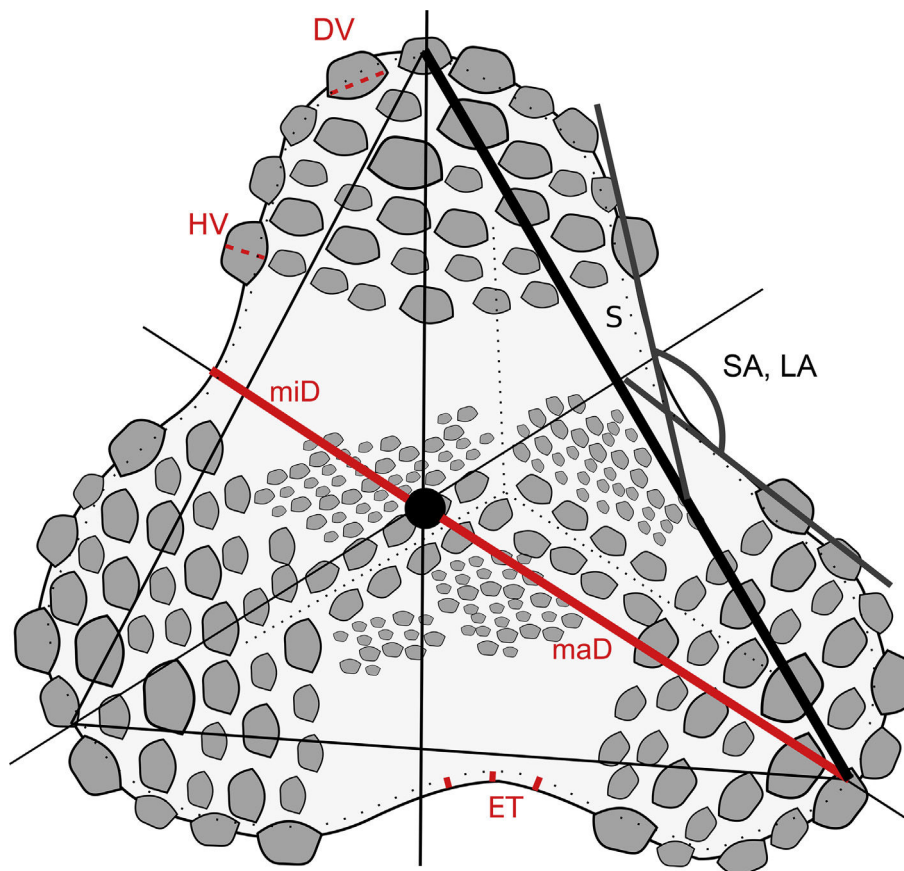
For palynological preparations LEM1–LEM4, and QPR 3669, 250 specimens were counted from the slides under a light microscope. LEM5 yielded just 94 specimens, and only a few examples of *Classopollis* were recovered from LEM6.

### 3.3. Analysis of verrucate spores

Owing to their morphological resemblance to the products of the extant fern *Lygodium*, Cretaceous verrucate spores are considered to belong to the Schizaeales (Bolchovitina, 1961; Ivanova in Samoilovitch and Mtchedlishvili, 1961; Fensome, 1987: see Discussion, Section 5). From the 1950s to the late 1980s, tens of species of eight genera (*Concavissimisporites*, *Convruccosporites*,

*Impardecispora*, *Maculatisporites*, *Rubinella*, *Trilobosporites*, *Tuberositriteles* and *Varirugosisporites*) were erected to accommodate upper Mesozoic verrucate spores, principally on the basis of the outline of their amb, and the size and arrangement of the verrucae on a specimen. This led to considerable overlap between generic and specific diagnoses (Potonié and Kremp, 1954; Delcourt and Sprumont, 1955; Döring, 1964; Venkatachala et al., 1969; Dörhöfer, 1977), as previously underlined and discussed by Batten (1986).

The history of classification of these spores is well summarized by Fensome (1987, pp. 19, 20), who broadened the diagnosis of *Concavissimisporites*, and considered *Tuberositriteles* and *Impardecispora* to be junior synonyms. *Tuberositriteles* was erected by Döring (1964) to accommodate Mesozoic forms similar to *Convruccosporites* Potonié et Kremp, 1954, because he considered the Carboniferous holotype of the type species of the latter to be an atypical developmental stage. Venkatachala et al. (1969) designated *Impardecispora apiverrucata* (Couper, 1958) as the type of *Impardecispora*. This species had previously been accommodated in *Trilobosporites*, a genus that is distinguishable from *Concavissimisporites* by the fact that it possesses one or several valvae at each apex, and/or displays a more or less complete network of muri in the apical region (Fensome, 1987). Srivastava (1977) considered *Maculatisporites* Döring, 1964 to be a junior synonym of *Concavissimisporites*, but Fensome (1987, p. 19) noted that the morphological features of the type species, *M. undulatus* Döring, 1964 do not clearly demonstrate this. The genera *Rubinella* and *Varirugosisporites* were erected by Maljavkina (1949, emended by



**Fig. 2.** Schematic representation of a verrucate spore showing seven out of ten variables measured to run a PCA. S: maximum diameter; SA, LA: smallest and largest value of the reflex, acute or obtuse angle formed by the two tangents of the starting and arrival points of the arc or curve formed by the outline of the interradial region of a spore; miD: minimum distance from the centre to the edge of the spore (excluding the verrucae); maD: maximum distance from the centre to the edge of the spore (excluding the verrucae); DV: diameter of verrucae on one spore; HV: height of verrucae on one spore; ET: exine thickness.



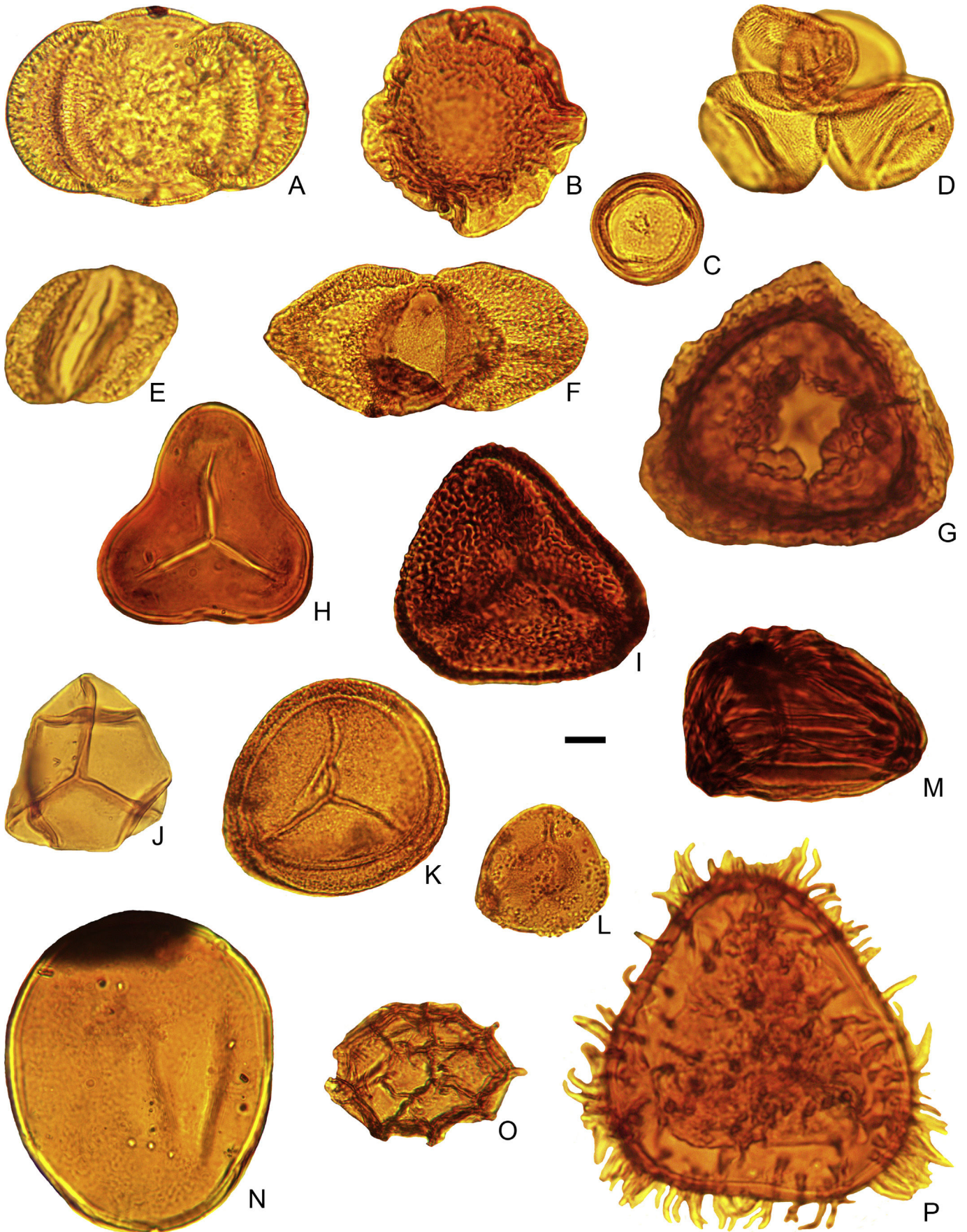
Potonié, 1960) and Döring (1965) respectively to accommodate Jurassic verrucate forms, but have rarely been used by other authors. The diagnoses of both are very broad and can easily be accommodated within Fensome's (1987) emended diagnosis of *Concavissimisporites*.

A few years later, Waksmundzka (1992) adopted an even more reductive approach and placed *Converrucosisporites*, *Concavissimisporites*, *Converrucitriletes*, *Gemmatriletes*, *Tuberositriletes*,

*Maculatisporites*, *Rubinella* and *Varirugosisporites* in synonymy with *Verrucosisporites*. She considered the basis for separation of these genera was insufficient, this being mainly the general outline of the spores. However, *Verrucosisporites* was established by Ibrahim (1933), and emended later by Potonié and Kremp (1954) and Krutzsch (1959), among others, to accommodate Palaeozoic spores covered with warts or small verrucae, which more closely resemble those produced by the Osmundaceae than the Lygodiaceae. Also,

	An2	An3	An3/4	An4	An4/5	An5
<i>Abietineaepollenites</i> sp.		°				
<i>Aequitriradites verrucosus</i>		°	°	°	°	
<i>Araucariacites australis</i>	°					
<i>Callialasporites dampieri</i>			°			
<i>Cerebropollenites mesozoicus</i>				°		
<i>Cicatricosisporites hallei</i> (sensu Burger, 1966)		°				
<i>Cicatricosisporites</i> sp. cf. <i>C. sternum</i> (sensu Burger, 1966)		°		°		
<i>Classopollis torosus</i>		°	°	°	°	°
<i>Concavissimisporites apiverrucatus</i>	°		°	°	°	
<i>Concavissimisporites exquisitus</i>	°	°	°	°	°	
<i>Concavissimisporites ferniensis</i>	°	°	°	°		
<i>Concavissimisporites montuosus</i>	°	°	°	°	°	
<i>Concavissimisporites robustus</i>	°	°				
<i>Concavissimisporites</i> sp. cf. <i>C. crassatus</i>	°					
<i>Concavissimisporites</i> sp. cf. <i>C. exquisitus</i>	°	°		°		
<i>Concavissimisporites</i> sp. cf. <i>C. montuosus</i>	°	°				
<i>Concavissimisporites</i> sp. cf. <i>C. robustus</i>	°					
<i>Concavissimisporites uralensis</i>	°			°		
<i>Concavissimisporites verrucosus</i>		°		°	°	
<i>Cyathidites australis</i>			°	°		
<i>Cyathidites</i> sp.	°	°	°	°	°	
<i>Deltoidospora</i> sp.	°	°	°	°	°	
<i>Densoisporites microrugulatus</i>			°	°	°	
cf. <i>Foraminisporis wonthaggiensis</i>			°			
<i>Gleicheniidites apilobatus</i>	°			°	°	
<i>Microreticulatisporites</i> sp. cf. <i>M. diatretus</i>			°			
<i>Ovoidites spriggi</i>		°				
<i>Ovoidites</i> sp.	°	°			°	
<i>Pilosisporites trichopapillosus</i>	°	°	°	°	°	
<i>Podocarpidites ellipticus</i>			°			
<i>Retitriletes austroclavatidites</i>		°			°	
<i>Retitriletes</i> sp.				°		
<i>Trilobosporites aequiverrucosus</i>				°		
<i>Trilobosporites aornatus</i>	°	°		°	°	
<i>Trilobosporites canadensis</i>	°	°	°	°	°	
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. aornatus</i>	°					
<i>Vitreisporites pallidus</i>				°		

Fig. 3. Species list of palynomorphs recovered from sedimentological units An2–An4 at Angeac.





placing in synonymy too many taxa can defeat the purpose of achieving a sensible, stratigraphically and biologically relevant taxonomy. Indeed, Waksmundzka (1992, p. 47) noted that the spores belonging to her emended version of *Verrucosporites* are imprecisely related to the Pteridophyta. Hence, we do not accept her solution to the problem of too many genera for verrucate miospores. We prefer to base our identifications on Fensome's major revision (1987) which, despite his synthesis and practical approach, has never been discussed, most of the genera noted above still being encountered in the literature (e.g., Burden and Hills, 1989; Song et al., 2000; Dejax et al., 2007). This not only renders comparisons between assemblages challenging, but also diminishes the stratigraphic significance of the species, because too many names are available for the same morphotype and closely similar forms.

As a result, it was decided to carry out a Principal Components Analysis (PCA) of the verrucate spores in the Angeac palynomorph assemblages, one of the purposes being to determine whether *Concavissimiporites* can truly be regarded as encompassing a morphological group that is well separated from *Trilobosporites* (see Section 4.3). Indeed, since numerous verrucate spores were recovered from the samples corresponding to sedimentological units An2–4, we decided to identify them *a priori* following Fensome's emended diagnoses as species of either *Concavissimiporites* or *Trilobosporites*. The PCA was then carried out using 120 specimens from the three units (50, 20, and 50 for An2, An3 and An4, respectively). The purposes of this statistical analysis were to see whether it is possible to (1) obtain several morphological groups that would cluster according to the diagnoses of already established species, (2) determine those groups that can be divided into two or more genera, and (3) ascertain whether there are any significant morphological differences between the specimens recovered from the different lithological units.

Ten variables were taken into account (Fig. 2):

S: size of specimen (=maximum diameter).  
 SA: smallest value of the reflex, acute or obtuse angle formed by the two tangents of the starting and arrival points of the arc or curve formed by the outline of the interrarial region of a spore.  
 LA: largest value of the reflex, acute or obtuse angle formed by the two tangents of the starting and arrival points of the arc or curve formed by the outline of the interrarial region of a spore.  
 MiD/MaD: ratio between the minimum and maximum distances from the centre to the edge of the spore (excluding the verrucae).  
 mDV: mean diameter of verrucae on one spore; 32 verrucae were counted on each specimen, when possible. Most of the means have been calculated based on approximately 20 values.  
 mHV: mean height of verrucae on one spore.  
 STDV: standard deviation of the diameter of verrucae on one spore.  
 STHV: standard deviation of the height of verrucae on one spore.  
 ET: exine thickness.  
 PC: per cent cover of the verrucae on the proximal face of a spore. 0.15: 0–30%; 0.45: 31–60%; 0.75: 61–94%; 0.95: 95–100%.

All of the values have been divided by the size of the specimen, and scaled. They were measured on clear images of the specimens under a light microscope. The angles were measured using the free

java application *OnScreenProtractor*. The various lengths and diameters were measured using the software *Inkscape*. The PCA was carried out using the software *Past*.

### 3.4. Repository

All of the palynological preparations and the megaspores illustrated are housed in the Geological Institute of the University of Rennes 1, under collection numbers IGR-PAL-5735–IGR-PAL-5753 for the palynological slides, and IGR-PAL-5780–IGR-PAL-5784 for the megaspores illustrated.

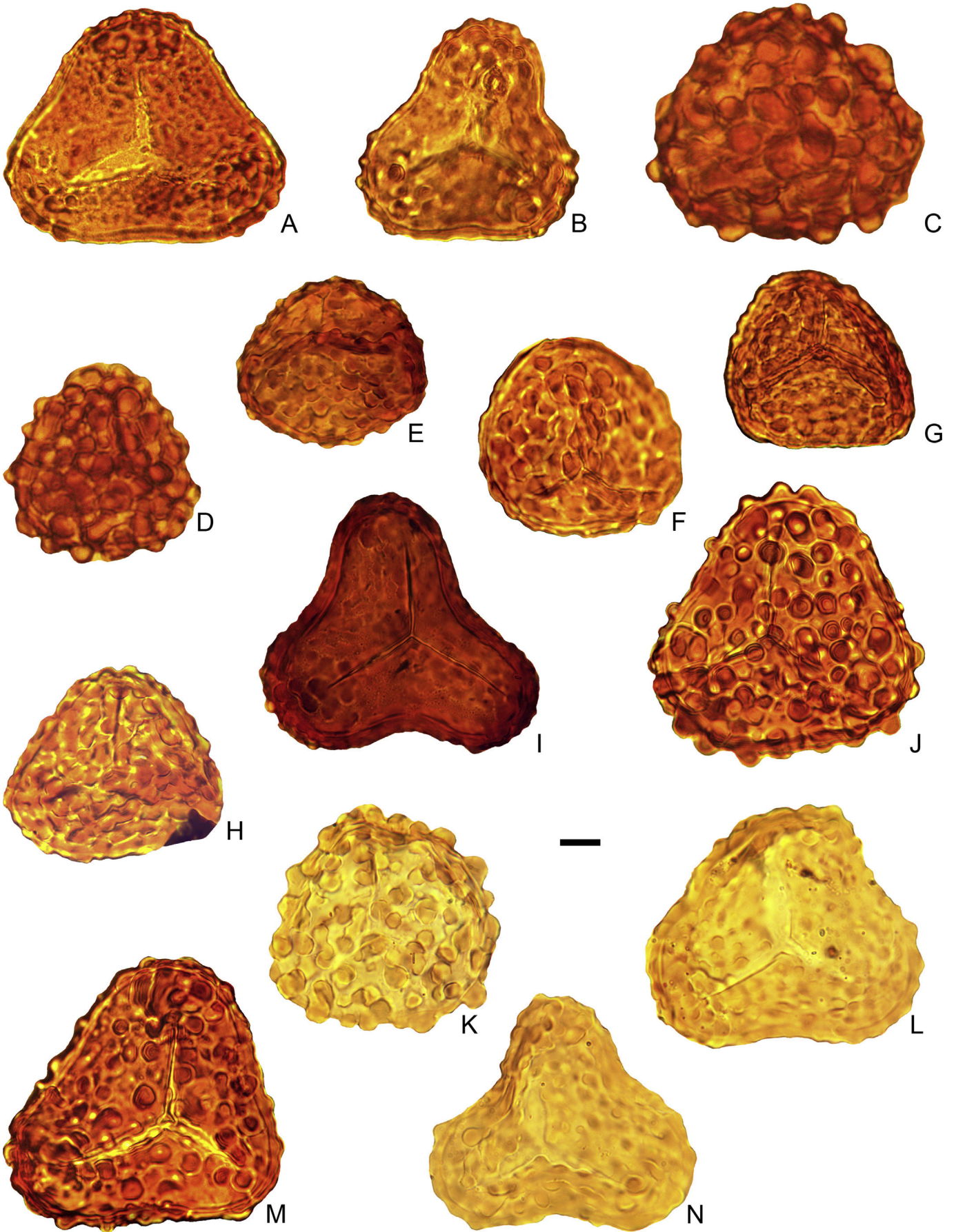
## 4. Results

### 4.1. Palynological assemblages

Altogether 34 taxa (excluding those placed in comparison apart from *Concavissimiporites* sp. cf. *C. crassatus*) have been identified at genus or species level in the seven samples examined (Fig. 3). The most common of these are the cheirolepidiaceous pollen grain *Classopollis* (Fig. 4C, D), verrucate spores such as *Concavissimiporites montuosus* (Döring) Fensome (Fig. 5J, K, M), *Concavissimiporites apiverrucatus* (Couper) Döring (Fig. 5A, B), *Concavissimiporites exquisitus* (Singh) Fensome (Fig. 5C, D) and *Trilobosporites canadensis* Pocock (Fig. 6H), the papillate spore *Pilosiporites trichopapillosus* (Thiergart) Delcourt et Sprumont (Fig. 4P), the hilate spore *Aequitriradites verrucosus* (Cookson et Dettmann) Cookson et Dettmann (Fig. 4G), and various smooth walled spores belonging to the genera *Cyathidites*, *Deltoidospora*, and *Gleicheniidites* (Fig. 4H, J). Freshwater algae such as *Ovoidites spriggi* (Cookson et Dettmann) Zippi (Fig. 4N) are relatively common, but no more dinoflagellate cysts were encountered during the re-examination.

An2 yielded an assemblage of 16 species (Fig. 3), numerically and taxonomically dominated by verrucate spores (Fig. 7). It is the only assemblage in which there are no *Classopollis* pollen, the gymnosperm component being represented by only two inaperturate pollen grains referable to *Araucariacites australis* Cookson. Eighteen species were recovered from the An3 unit. Verrucate spores are less diverse than in the An2 unit with eight species, but the gymnosperms are better represented, with numerous specimens referable to *Classopollis torosus* (Reissinger) Couper, and bisaccates such as *Abietinaepollenites* sp. (Fig. 4A). This is the only assemblage in which a specimen of *Cicatricosisporites hallei* Delcourt et Sprumont was found (Fig. 4M). The sample taken from the boundary between An3 and An4 yielded 16 species, five of which are exclusive to this sample: *Callialasporites dampieri* (Balme) Dev (Fig. 4B), *Densoisporites microrugulatus* Brenner (Fig. 4K), cf. *Foraminisporis wonthaggiensis* (Cookson et Dettmann) Dettmann (Fig. 4L), *Microreticulatisporites* sp. cf. *M. diatretus* Norris (Fig. 4I), and *Podocarpidites ellipticus* Cookson (Fig. 4F). The assemblage from the lignitic clays of An4 is the most diverse, having yielded 21 species, three of which were recorded only from this level: *Retitriletes* sp. (Fig. 4O), *Cerebropollenites mesozoicus* Couper, and *Vitreisporites pallidus* (Reissinger) Nilsson (Fig. 4E). This sample yielded proportionally the greatest abundance of *Classopollis* (Fig. 7), but also, and in common with An2, the most diverse

**Fig. 4.** Palynomorphs recovered from Angeac sedimentological units An2–An4. Accompanying data are palynological preparation and slide numbers followed by England Finder coordinates. Authors of taxa not otherwise cited in the text are not listed in the references. Scale bar represents 10  $\mu$ m. **A.** *Abietinaepollenites* sp.; LEM4-1, E23.4. **B.** *Callialasporites dampieri* (Balme, 1957) Dev, 1961; LEM4-2, R53.0. **C, D.** *Classopollis torosus* (Reissinger, 1950) Couper, 1958; QPR3669-2; V20.4, K47.3. **E.** *Vitreisporites pallidus* (Reissinger) Nilsson, 1958; QPR3669-3, S35.3. **F.** *Podocarpidites ellipticus* Cookson, 1947; LEM4-2, U31.0. **G.** *Aequitriradites verrucosus* (Cookson et Dettmann, 1958) Cookson et Dettmann, 1961; QPR3669-3, W38.1. **H.** *Cyathidites australis* Couper, 1953; LEM4-1, G52.2. **I.** *Microreticulatisporites* sp. cf. *M. diatretus* Norris, 1969; LEM4-1, X45.0. **J.** *Gleicheniidites apilobatus* Brenner, 1963; QPR3669-4, Q20.2. **K.** *Densoisporites microrugulatus* Brenner, 1963; LEM4-1, H30.4. **L.** cf. *Foraminisporis wonthaggiensis* (Cookson et Dettmann, 1958) Dettmann, 1963; LEM4-1, E30.2. **M.** *Cicatricosisporites hallei* Delcourt et Sprumont, 1955 sensu Burger, 1966; LEM3-2, G39.4. **N.** *Ovoidites spriggi* (Cookson et Dettmann, 1959) Zippi, 1998; LEM3-2, L34.4. **O.** *Retitriletes* sp.; LEM3-2, D33.2. **P.** *Pilosiporites trichopapillosus* (Thiergart, 1949) Delcourt et Sprumont, 1955; QPR3669-3, V31.2.





verrucate spore assemblage (nine species). The An4/An5 sample yielded a moderately diverse, albeit small assemblage of 15 species, including six verrucate taxa. Overall, the relative abundance of *Classopollis* tends to decrease upwards in the succession from An4/An5 to An2, whereas the abundance of the verrucate and smooth walled spores increases greatly in this direction.

Also, significant in this context is the fact that specimens identified as *Trilobosporites* are more abundant in the palynomorph assemblage recovered from An2 than in the older deposits, and that overall, verrucate spores in the An2 assemblage are generally larger and more sparsely sculptured than those recovered from the other units (see PCA plots, Figs. 8 and 9).

#### 4.2. Megaspores

The four samples processed for their mesofossil content yielded only a few megaspores and fragments thereof, most of which are referable to the genus *Erlansonisporites* (Figs. 10 and 11A, B), and faecal pellets, probably attributable to the activities of termites (Colin et al., 2011). The sample from the boundary between An3 and An4 (preparation MFP422) also proved to contain a few specimens of a form tentatively recorded here as *Minerisporites* sp. (Fig. 11C–F). Apart from a couple specimens that are currently unidentifiable without recourse to examination under a SEM, all other megaspore remains are too damaged or fragmentary to be positively identified: among these are possible representatives of *Paxillitrites*. Associated with the megaspores in MFP422 are isolated, comparatively large specimens of the freshwater algae *Schizosporis reticulatus* Cookson et Dettmann emend Pierce and *Ovoidites spriggii* (Cookson et Dettmann) Zippi.

Most of the specimens of *Erlansonisporites* (Figs. 10E, F and 11A, B) are closely similar to *Erlansonisporites* sp. sensu Batten, 1975, pl. 13, fig. 6, a selaginellalean megaspore from the upper Berriasian–Valanginian Ashdown Formation in Sussex, south-east England (e.g., Batten, 2011): this is consistent with the suggested revised age determination of the Angeac deposits herein. Numerous microspores, all exhibiting the same morphology, are lodged within the muri of its reticulate sculpture, especially on the proximal surface close to the triradiate flange. In the dispersed state, these are probably attributable to the small spore genus *Patellasporites*, or perhaps *Uvaesporites*.

The specimens of *Minerisporites* sp. are atypical for this genus in that, although zonate, they have a virtually smooth surface and a triradiate flange that is of uneven elevation, indeed it can be partly spinose (Fig. 11C). The outer edge of the zona is also uneven to weakly spinose, features that might equally suggest a representative of *Henrisporites*, albeit again atypical. More specimens are required before this form can be satisfactorily identified.

#### 4.3. Systematic palaeontology of the verrucate spores

The PCA2 plot (Fig. 9) supports Fensome's (1987) taxonomic approach to the identification of verrucate spores, the specimens from Angeac only being attributable to two genera, *Concavissimisporites* and *Trilobosporites*. They are morphologically well separated, principally on the account of their size, the relative size of their verrucae, and the variation in the dimensions of verrucae

on a specimen. Three species of *Trilobosporites*, and eight species of *Concavissimisporites* have been identified, along with several intermediate forms. Except for *Concavissimisporites apiverrucatus*, specimens assigned to a particular species are clustered together, although the boundaries between the clusters are not always clearly defined. It was thought that the semi-quantitative variable corresponding to the per cent cover of verrucae (PC) might be biasing the results of the PCA in assuming too much importance compared to the other variables. Thus, another PCA was run without the per cent cover variable, but the results were very similar, indicating that this did not significantly affect the plot.

Genus *Concavissimisporites* Delcourt et Sprumont, 1955, emend. Fensome, 1987.

Type species: *Concavissimisporites verrucosus* Delcourt et Sprumont, 1955 emend. Delcourt et al., 1963.

***Concavissimisporites apiverrucatus*** (Couper, 1958) Döring, 1965 (Fig. 5A, B)

*Material.* Angeac units An2, An3/4, An4, An4/5: 11 specimens, 57 (72) 105 µm in diameter.

*Remarks.* *Concavissimisporites apiverrucatus* is differentiated from the other species of this genus in that the sculpture of the apices is slightly to distinctly coarser than over the poles and in interradial regions. In the case of the Angeac specimens, the polar and interradial regions are almost smooth (Fig. 5B), granulate (Fig. 5A), or sculptured with verrucae. Specimens attributed to this species are the only ones that do not form a united cluster on PCA2 (Fig. 9), principally because the main diagnostic characters mentioned above have not been considered as a variable, these being very difficult to calculate.

*Occurrence.* This species occurs widely in rocks ranging in age from latest Jurassic to Albian (e.g., Fensome, 1987; Burden and Hills, 1989). In France, it has been recorded, as *Trilobosporites apiverrucatus* Couper, from “Wealden” (Delcourt and Sprumont, 1959), lower Valanginian (Vakhrameev and Kotova, 1980), upper Barremian–lower Aptian (Herrgreen, 1971) and upper Albian (Bardet et al., 1991) deposits.

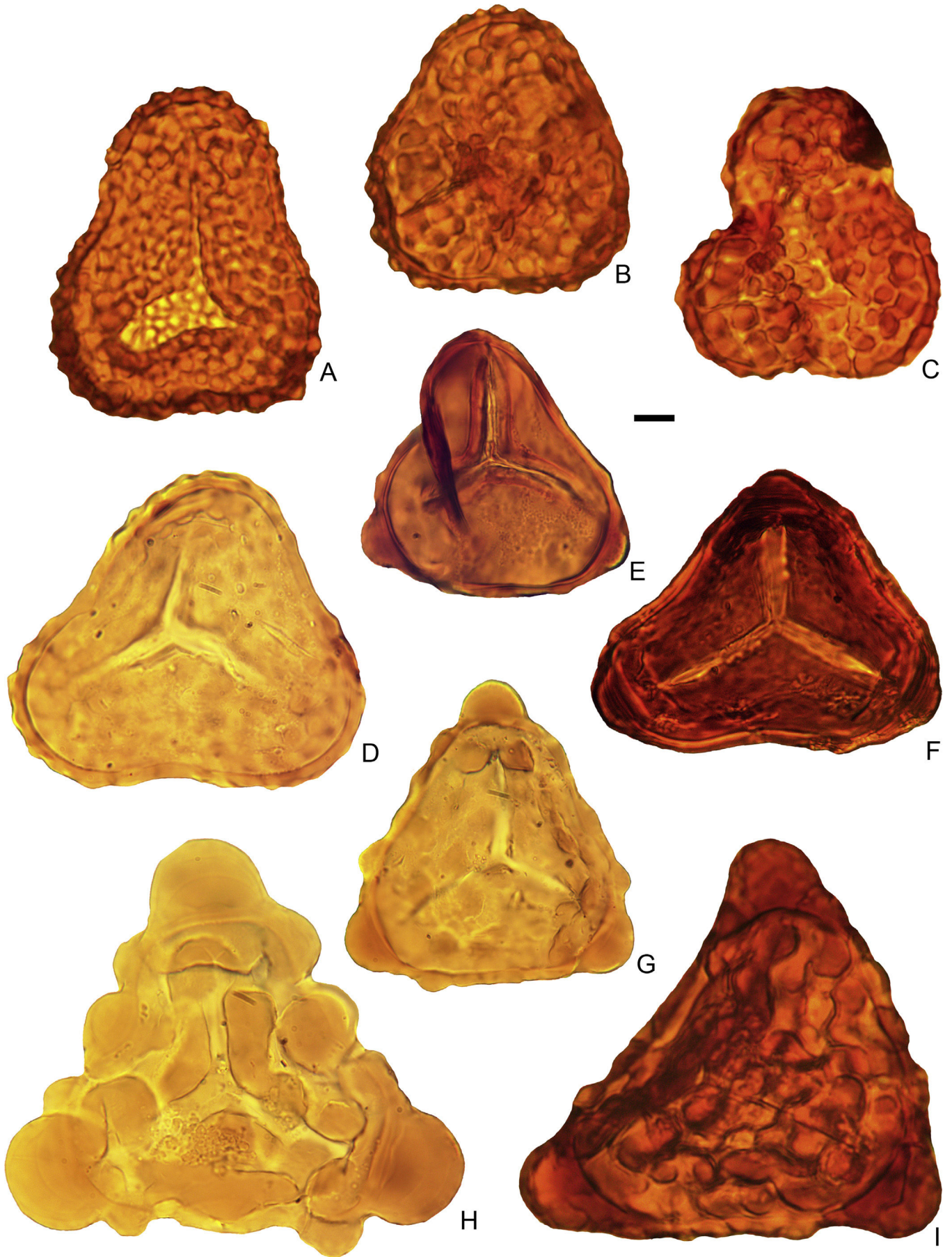
***Concavissimisporites* sp. cf. *C. crassatus*** (Delcourt et Sprumont, 1955) Delcourt et al., 1963 (Fig. 5L, N)

*Material.* Angeac unit An2: three specimens 61 (63) 67 µm in diameter.

*Remarks.* Specimens Q35.4 and B28.4 (Fig. 5L, N) fit the description given by Delcourt et al. (1963, p. 285), bearing in mind the changes made by Fensome to the generic diagnosis (1987, p. 19). No formal size range is given by Delcourt et al., but their illustrated specimen is 78 µm in diameter. Delcourt and Sprumont (1955, p. 26) stated that the “radius” of their form *crassatus* is 40–55 µm. As a result, we only compare our specimens to this species because they are smaller.

On the PCA2 (Fig. 9), the squares pertaining to *C. sp. cf. crassatus* are situated at the edge of the cluster that corresponds to *C. montuosus*. It could be argued that these specimens are also identifiable as *C. sp. cf. C. montuosus*, the limiting character being the small size of the verrucae.

**Fig. 5.** Species of *Concavissimisporites* recovered from Angeac sedimentological units An2–An4. Accompanying data are palynological preparation and slide numbers followed by England Finder coordinates. Authors of taxa not otherwise cited in the text are not listed in the references. Scale bar represents 10 µm. **A, B.** *Concavissimisporites apiverrucatus* (Couper, 1958) Döring, 1965; LEM4-1, D33.1; QPR3669-2, E24.1. **C, D.** *Concavissimisporites exquisitus* Singh, 1971; QPR3669-3, Q27.4, G36.3. **E.** *Concavissimisporites* sp. cf. *C. exquisitus* Singh, 1971; LEM2-1, R40.2. **F–H.** *Concavissimisporites fermiensis* (Pocock, 1970) Fensome, 1987; QPR3669-2, M53.4, N20.4; LEM2-3, C33.0. **I.** *Concavissimisporites robustus* Dörhöfer, 1977; LEM2-3, R34.0. **J, K, M.** *Concavissimisporites montuosus* (Döring, 1964) Fensome, 1987; QPR3669-2, W31.0; LEM1-1, Q49.0; QPR3669-2, T28.1. **L, N.** *Concavissimisporites* sp. cf. *C. crassatus* (Delcourt et Sprumont, 1955) Delcourt, Dettmann et Hughes, 1963; LEM1-1, Q35.4, B28.4.





**Occurrence.** *Concavissimisorites crassatus* was originally described from Wealden-type strata in Belgium (Delcourt and Sprumont, 1955; Delcourt et al., 1963). It has not been encountered previously in France, but has been found in Albian strata of the Bay of Biscay (Batten, 1979), Berriasian–mid-Valanginian strata in the Netherlands (Burger, 1966), upper Berriasian, and upper Barremian–lower Aptian rocks in Germany (Dörhöfer, 1977; Lister and Batten, 1995), and within Cenomanian deposits of Spain (Solé de Porta, 1978). It was also recorded by Fensome (1987) from Upper Jurassic to lower Valanginian strata in western Canada.

***Concavissimisorites exquisitus* (Singh, 1971) Fensome, 1987 (Fig. 5C, D)**

**Material.** Angeac units An2, An3, An3/4, An4, An4/5: 19 specimens, 47 (59) 75 µm in diameter.

**Remarks.** This species is defined by its triangular to convex outline, coupled with bulbous verrucae 6–10 µm wide. In his original diagnosis, Singh (1971, p. 116) stated that the verrucae are spaced 1–4 µm apart. The verrucae on the specimens from Angeac are more closely spaced overall, being separated by no more than 1 µm. The size-range given by Singh is 68 (71) 84 µm, but this is based on only four specimens, and the only specimen of this species recovered by Fensome is 59 µm in diameter (1987, pl. 4, fig. 11). Some relatively small, rounded specimens, such as R40.2 (Fig. 5E), are referred to *Concavissimisorites* sp. cf. *C. exquisitus* because they show proportionally smaller verrucae. They are more similar to *Verrucosisorites major* (Couper) Burden et Hills, a form that occurs widely in Jurassic and Cretaceous strata.

The cluster corresponding to this species on the PCA2 plot is very close to that representing *Concavissimisorites ferniensis* (Fig. 9), which is, however, distinguished from *C. exquisitus* in having significantly lower verrucae separated by narrow canals that form a more or less distinct negative reticulum.

**Occurrence.** This species was originally recovered from Albian strata in Alberta, Canada (Singh, 1971), but Fensome (1987) found it in upper Jurassic deposits. It has not been encountered previously in France, but Mohr (1989) mentioned its presence in upper Tithonian–lower Berriasian strata in Portugal.

***Concavissimisorites ferniensis* (Pocock, 1970) Fensome, 1987 (Fig. 5F–H)**

**Material.** Angeac units An2, An3, An3/4, An4: seven specimens 45 (56) 78 µm in diameter.

**Remarks.** For differences between *Concavissimisorites ferniensis* and *C. exquisitus*, see remarks above under the latter species. In common with *C. exquisitus*, the specimens assigned to *C. ferniensis* are very similar to *Verrucosisorites major*, which however differs in usually being smaller and in lacking a negative reticulum (see Couper, 1958).

**Occurrence.** This species has only been recovered from Jurassic sedimentary rocks in western Canada (Fensome, 1987), but very similar forms, identified as *Leptolepidites major* Couper, have been found in various French Jurassic, Albian and Cenomanian strata (Fauconner, 1979; Fechner and Dargel, 1989; Bignot et al., 1994).

***Concavissimisorites montuosus* (Döring, 1964) Fensome, 1987 (Fig. 5J, K, M)**

**Material.** Angeac units An2, An3, An3/4, An4, An4/5: 26 specimens 52 (72) 105 µm in diameter.

**Remarks.** This species is characterized by being sculptured with typically well-spaced verrucae 2–5 µm in diameter. It is the most common verrucate spore in the Angeac succession. A few specimens have been referred to *Concavissimisorites* sp. cf. *C. montuosus* (e.g., N26.1, not illustrated), because they have more closely spaced and smaller verrucae.

**Occurrence.** The stratigraphic range of *Concavissimisorites montuosus* extends from upper Oxfordian to Albian. It is a distinctive element in many Volgian–Valanginian palynofloras (Fensome, 1987). It has not been found in France previously, but has been recovered, as *Converrucosisorites montuosus* Döring, from lowest Cretaceous strata in north-western Germany (Dörhöfer and Norris, 1977). According to these authors, an abundance of this form is characteristic of their upper Berriasian palynofloral suite “Hils 1”.

***Concavissimisorites robustus* Dörhöfer, 1977 (Fig. 5I)**

**Material.** Angeac units An2, An3: two specimens 59 and 66 µm in diameter.

**Remarks.** *Concavissimisorites robustus* differs from the other species encountered in having a more or less uniformly thick exine coupled with poorly delineated verrucae that are either sparsely or densely distributed. The two specimens recovered from Angeac are weakly sculptured. The PCA2 plot shows that they cluster closest to the specimens identified as *C. uralensis*, mainly because of the scarcity of the verrucae on the proximal face.

**Occurrence.** This species was originally described from the upper Berriasian palynofloral suites “Hils 1” and “Hils 2” in north-western Germany (Dörhöfer, 1977). It has also been recorded from uppermost Jurassic strata in western Canada (Fensome, 1987) and middle Berriasian deposits in eastern Maryland, USA (Doyle, 1983).

***Concavissimisorites uralensis* (Bolchovitina, 1961) Fensome, 1987 (Fig. 6D)**

**Material.** Angeac units An2, An4: three specimens 56 (68) 90 µm in diameter.

**Remarks.** This species can appear very similar to the specimens identified here as *Concavissimisorites apiverrucatus*: they differ in being more sparsely sculptured. They also differ from specimens of *C. robustus* in having a thinner exine. It could be argued that they are intermediate between *C. apiverrucatus* and *C. robustus*. However, the PCA clustered all three specimens together, quite far away from the other clusters, which is why we decided to regard them as belonging to a distinct species (see Section 5.2 for the biological relevance of this decision).

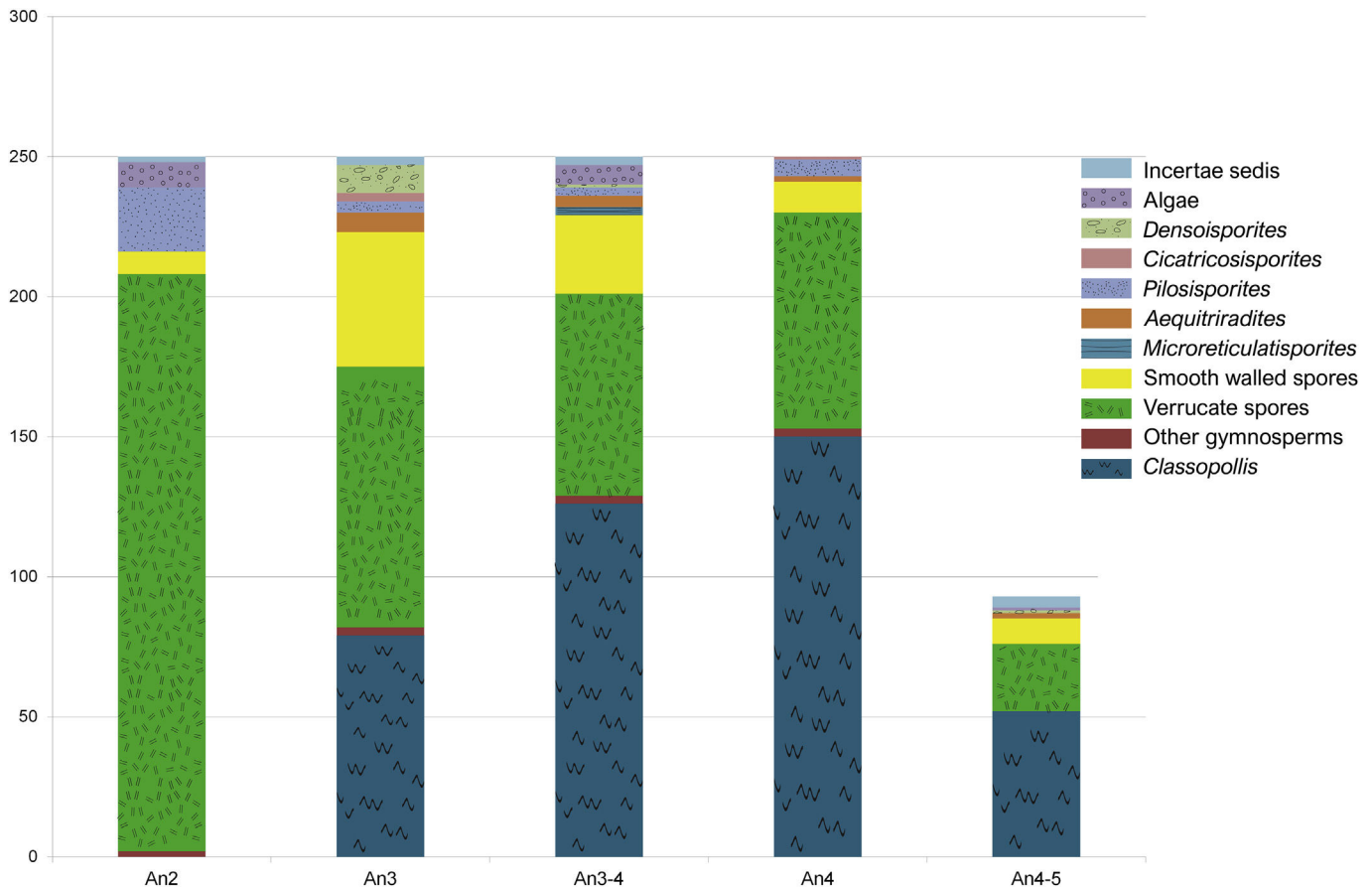
**Occurrence.** *Concavissimisorites uralensis* was originally described from Barremian–Aptian strata in western Kazakhstan (Bolchovitina, 1961). It has also been recorded from Ryazanian (lowest Berriasian) strata in western Canada (Fensome, 1987).

***Concavissimisorites verrucosus* Delcourt et Sprumont, 1955 emend. Delcourt et al., 1963 (Fig. 6A, B)**

**Material.** Angeac units An3, An4, An4/5: six specimens 73 (81) 100 µm in diameter.

**Remarks.** This species differs from the other verrucate spores from Angeac by its large size, and in having relatively small, closely spaced verrucae. The specimen D20.4 (Fig. 6C) is considered to be an

**Fig. 6.** Species of *Concavissimisorites* and *Trilobosporites* recovered from Angeac sedimentological units An2–An4. Accompanying data are palynological preparation and slide numbers followed by England Finder coordinates. Authors of taxa not otherwise cited in the text are not listed in the references. Scale bar represents 10 µm. **A, B.** *Concavissimisorites verrucosus* (Delcourt et Sprumont, 1955) Delcourt, Dettmann et Hughes, 1963; QPR3669-3, E20.1, V23.0. **C.** *Concavissimisorites* sp. cf. *C. verrucosus* (Delcourt et Sprumont, 1955) Delcourt, Dettmann et Hughes, 1963; QPR3669-3, D20.4. **D.** *Concavissimisorites uralensis* (Bolchovitina, 1961) Fensome, 1987; LEM1-1, Y42.3. **E–G.** *Trilobosporites aornatus* Döring, 1965; LEM2-1, S32.1; LEM3-2, B32.0; LEM1-1, K28.3. **H.** *Trilobosporites canadensis* Pocock, 1962; LEM1-1, A28.2. **I.** *Trilobosporites aequiverrucosus* Dörhöfer, 1977; QPR3669-3, S30.0.



**Fig. 7.** Palynological composition of Lower Cretaceous sedimentological units An2–An4 at Angeac: 250 specimens were counted for each sample except for that from the boundary between An4 and An5, which yielded only 94 specimens.

intermediate form between *C. verrucosus* and *C. montuosus*, because it is sculptured with relatively large, closely spaced verrucae.

**Occurrence.** The stratigraphic range of *C. verrucosus* extends from Middle Jurassic to Lower Cretaceous. In western Europe, it occurs principally within lowest Cretaceous and “Wealden”-type strata (Burger, 1966; Bolchovitina, 1971; Dörhöfer and Norris, 1977).

Genus *Trilobosporites* Pant, 1954 ex Potonié, 1956 emend. Fensome, 1987

Type species: *Trilobosporites hannonicus* (Delcourt et Sprumont, 1955) Potonié, 1956

#### ***Trilobosporites aequiverrucosus* Dörhöfer, 1977 (Fig. 6I)**

**Material.** Angeac unit An4: one specimen, 100 µm in diameter.

**Remarks.** This species differs from *Trilobosporites canadensis* in having proportionally smaller unfused, closely spaced verrucae in polar and interradial regions. As stated by Dörhöfer (1977, pp. 53, 54), this species is considered to include many specimens previously attributed to *Trilobosporites bernissartensis* (Delcourt et Sprumont) Potonié, for which the type and size of the sculptural elements were not specified. The re-illustrations of the holotype and paratypes in Delcourt et al. (1963, pl. 43, figs. 11–14) are considered inadequate, because several morphotypes are displayed. As a result, Dörhöfer considered that a precise interpretation of *T. bernissartensis* is not possible.

**Occurrence.** The species was originally described from upper Berriasian–lower Valanginian beds in western Germany (Dörhöfer, 1977). As *Trilobosporites bernissartensis*, it has been found in Wealden-type strata in Belgium (Delcourt and Sprumont, 1955; Delcourt et al., 1963), and in Purbeck and Wealden beds in

southern England and stratigraphically equivalent deposits in western France (Couper, 1958; Lantz, 1958; Deák and Combaz, 1967). It has also been reported from lowest Aptian strata in south-eastern France (de Reneville and Raynaud, 1981), and within upper Barremian–lower Aptian strata in northern France (Herngreen, 1971). However, the specimen illustrated by Herngreen (1971, pl. 3, fig. 1) is in fact attributable to *Trilobosporites hannonicus* (Delcourt et Sprumont) Potonié, so we do not accept this record of occurrence.

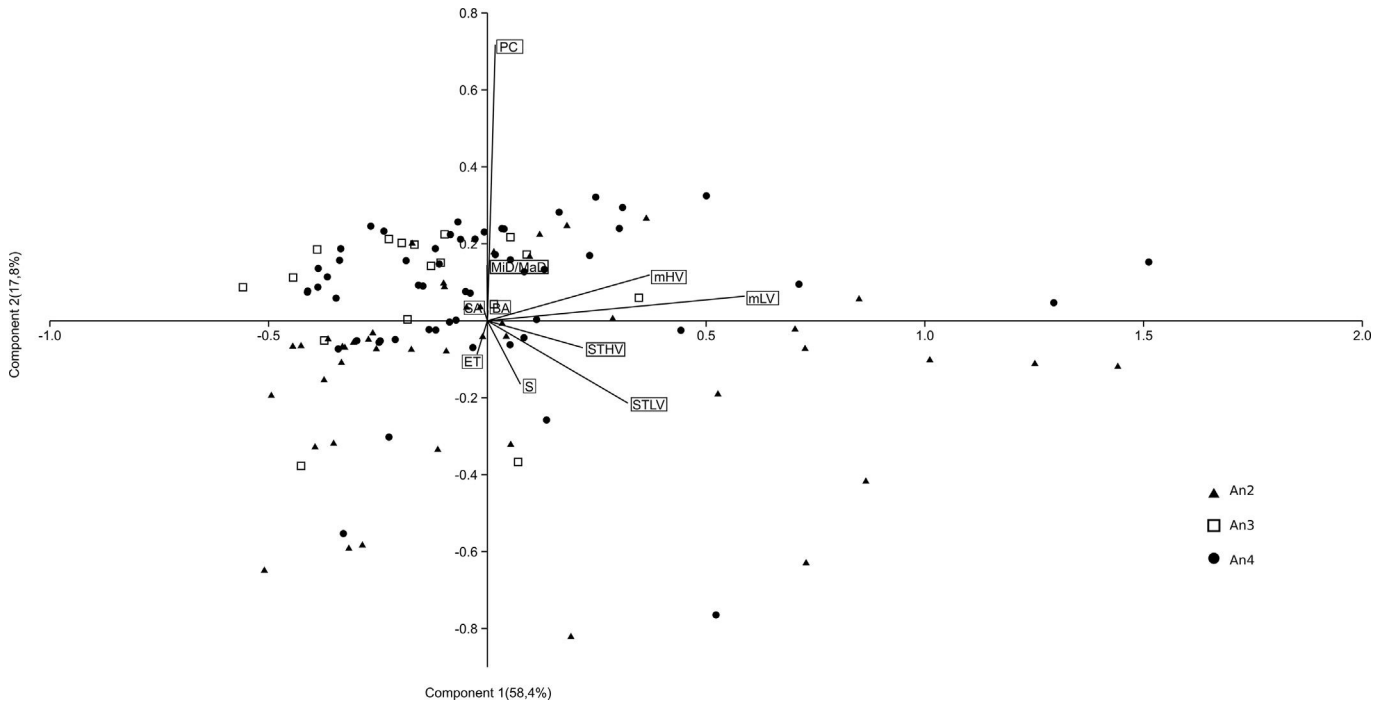
#### ***Trilobosporites aornatus* Döring, 1965 (Fig. 6E, F)**

**Material.** Angeac units An2, An3, An4: three specimens 68 (78) 96 µm in diameter.

**Remarks.** The morphology of the specimens recorded as *Trilobosporites aornatus* have a maculate sculpture and a large verruca or rounded valva in equatorial radial regions. K28.3 (Fig. 6G) is referred to *Trilobosporites* sp. cf. *T. aornatus*, because of the presence of a few verrucae close to each of the angles, in common with the specimen illustrated by Norris as *Trilobosporites obsitus* Norris (1969, pl. 106, fig. 7) (see Section 5.2. for the biological relevance of this species). **Occurrence.** Döring (1965) described this species from Upper Jurassic–lowermost Cretaceous strata in eastern Germany. In southern England, it is typical of the upper Berriasian–lower Valanginian palynofloral suite C of Norris (1969), and as discussed by Dörhöfer and Norris (1977). In North America, it ranges into the lower Barremian (Burden and Hills, 1989).

#### ***Trilobosporites canadensis* Pocock, 1962 (Fig. 6H)**

**Material.** Angeac units An2, An3, An3/4, An4, An4/5: 11 specimens 69 (88) 105 µm in diameter.

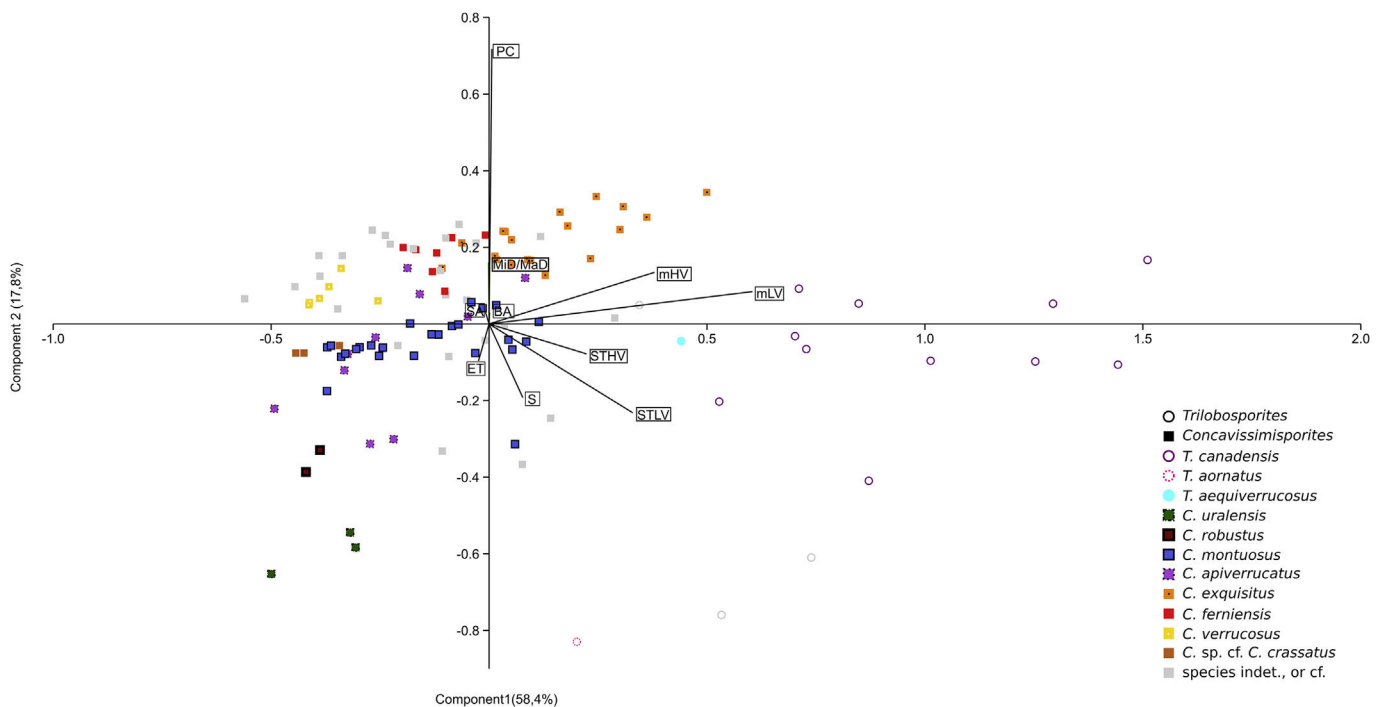


**Fig. 8.** PCA1 plot of PC1 vs. PC2, with 76.2% of the total variance extracted, showing the distribution of specimens according to their occurrence in the sedimentological units. For explanation of abbreviations, see caption to Fig. 2.

**Remarks.** *Trilobosporites canadensis* is characterized by its coarse interradial and polar verrucae, which sometimes merge to form elongate elements, along with one or two large, pronounced, strongly projecting verrucae or valvae in equatorial radial regions. This is the most common form of *Trilobosporites* at Angeac, especially in the An2 unit.

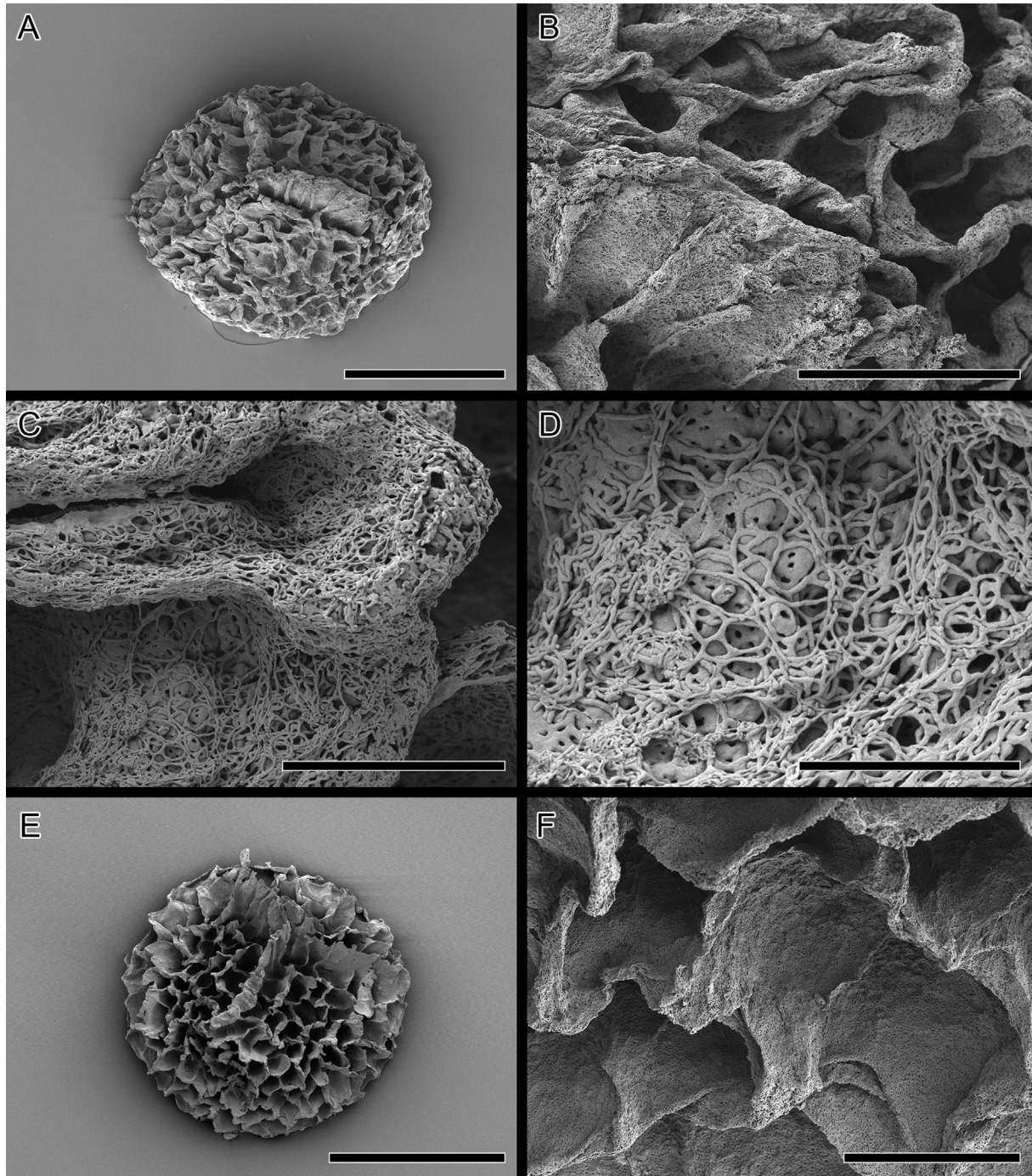
**Occurrence.** This species was originally described from “Neocomian” deposits in western Canada (Pocock, 1962). In Western

Europe, it has been reported from upper Berriasian–lower Valanginian beds in western Germany (Dörhöfer, 1977), probable Berriasian Purbeck beds in southern England (as *T. cf. canadensis*; Hunt, 1985), Tithonian–Berriasian deposits in Portugal (Mohr, 1989) and within upper Barremian–lower Aptian strata in northern France (Herngreen, 1971). However, the morphology of the specimens illustrated in Herngreen’s paper (pl. 3, figs. 2–4) is closer to that of *Concavissimisporites montuosus* than to *T. canadensis*.



**Fig. 9.** PCA2 plot of PC1 vs. PC2, with 76.2% of the total variance extracted, showing clusters corresponding to species of *Concavissimisporites* and *Trilobosporites*. For explanation of abbreviations, see caption to Fig. 2.





**Fig. 10.** Megaspores from Angeac. **A–D.** *Erlansonisporites* sp. from unit An4, mesofossil preparation MFP512, SEM stub DJB2014/18, specimen 23, IGR-PAL-5780. **A.** Whole specimen. **B.** Close-up of part of triradiate flange and adjacent reticulate wall. **C.** Detail of part of reticulate sculpture showing the structure of the outermost part of the protective wall: the surface consists of a network of sporopollenin threads, beneath which is an irregular, perforated layer. **D.** The same at higher magnification. **E, F.** *Erlansonisporites* sp., cf. *Erlansonisporites* sp. in Batten (1975, pl. 13, fig. 6). Mesofossil preparation MFP422, from the boundary between An3 and An4, SEM stub DJB2014/20, specimen 1, IGR-PAL-5781. **E.** whole specimen. **F.** Close-up of reticulate sculpture. Scale bars: A, E: 200 µm; B: 50 µm; C: 10 µm; D: 5 µm; F: 20 µm.

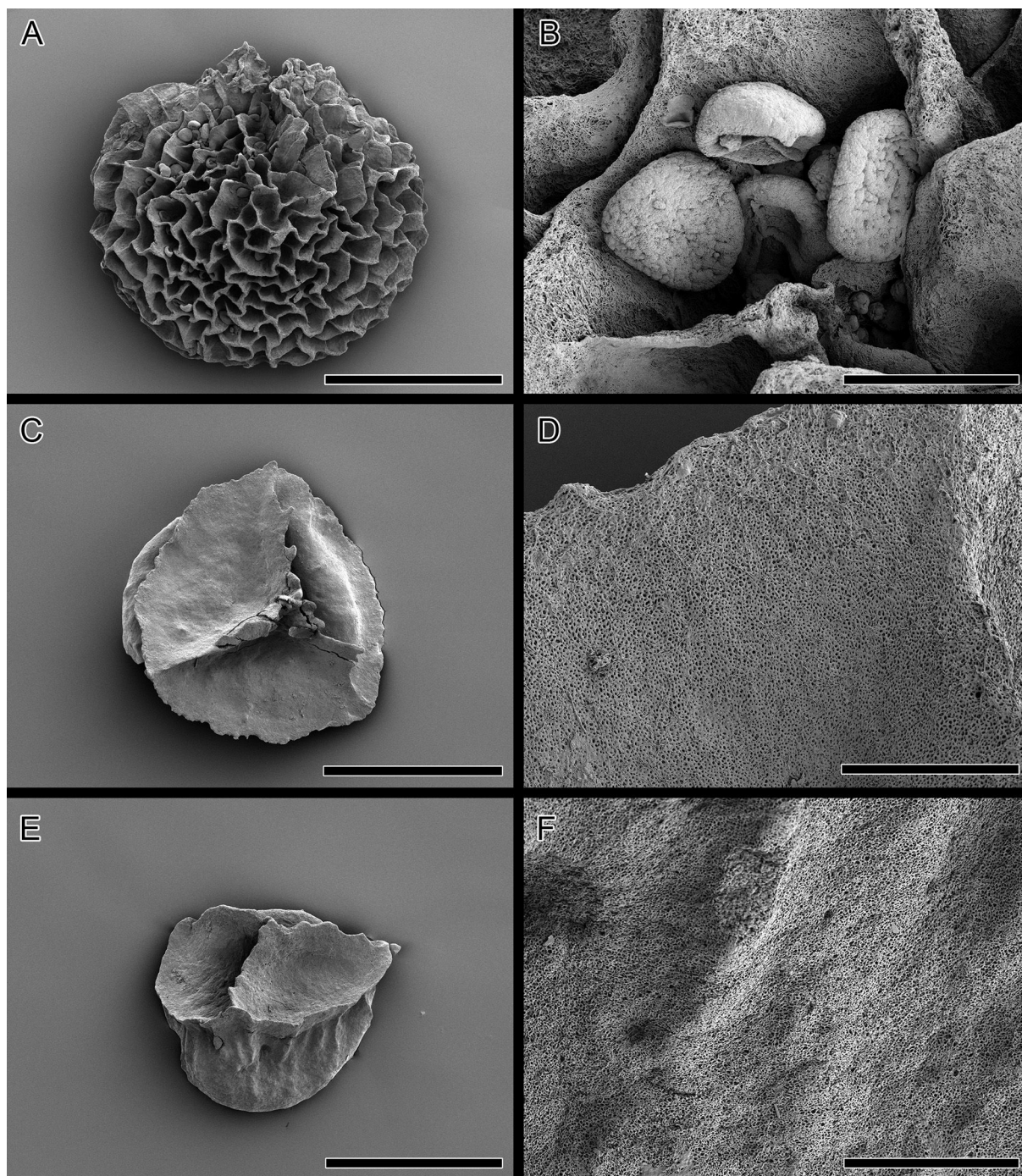
## 5. Discussion

### 5.1. Age determination and comparisons

We discuss the previous identification in [Néraudeau et al. \(2012\)](#) of the dinoflagellate cyst *Odontochitina imparilis* (Duxbury) Jain et Khowaja-Ateequzaman in the Angeac assemblage. In his description of *Muderongia imparilis*, [Duxbury \(1980, p. 128\)](#) indicated the presence of three well-developed horns as a diagnostic feature,

with the lateral horn being greatly reduced. A lateral horn seems to be present on the Angeac specimen, but it is folded behind the periblast. There are two antapical horns, one shorter than the other. The longer of the two is very corroded. A vestigial apical horn is present. The original description also states that the endoblast and periblast are joined together in the epicystal region, which does not seem to be the case of the Angeac specimen, the endoblast being proportionally much smaller than the periblast.





**Fig. 11.** Megaspores from Angeac, all from mesofossil preparation MFP422, from the boundary between An3 and An4, SEM stub DJB2014/20, specimens 4 (IGR-PAL-5784), 2 (IGR-PAL-5782) and 3 (IGR-PAL-5783), respectively. **A, B.** *Erlansonisporites* sp., cf. *Erlansonisporites* sp. in Batten (1975, pl. 13, fig. 6). **A.** Whole specimen in lateral view. **B.** Close-up of a small part of the reticulate sculpture showing microspheres lodged within the muri of the reticulum. **C, D.** Specimen tentatively identified as *Minerisporites* sp., an atypical representative of this genus (see discussion in text). **C.** Whole specimen in polar view. **D.** Close-up of perforated surface. **E, F.** Another example. **E.** Specimen in lateral view. **F.** Close-up of undulating distal surface just below equatorial flange (zona). Scale bars: A, C, E: 200  $\mu\text{m}$ ; B, D, F: 20  $\mu\text{m}$ .

The species has usually been found within Hauterivian–Barremian deposits (Duxbury, 1980; Jain and Khawaja-Ateequzaman, 1984; Leereveld, 1997), hence the previous attribution of a Hauterivian–Barremian age to the Angeac deposits. However, the species has also been recorded from upper Valanginian strata (Burger, 1996). Although the poor preservation of the Angeac specimen renders the identification questionable, the short range of the species may well be related to the general scarcity of this form and linked to specific environmental

conditions (Masure, pers. comm. 2017), so a find of *O. imparilis* in older deposits is not impossible.

The Angeac specimen is also similar to *Muderongia simplex* Alberti, which has one apical, two lateral, and two antapical horns. The holotype of this species is 151  $\mu\text{m}$  long, which is almost the same as the Angeac specimen at 152  $\mu\text{m}$ . However, they differ in that the latter possesses a proportionally small endoblast, and does not display a second lateral horn, although it is possible that has been destroyed or is obscured by folding. The stratigraphic range of



*Muderongia simplex* extends from upper Tithonian to upper Valanginian (Riding et al., 2000).

Dating Lower Cretaceous deposits using miospores can be challenging, the forms encountered often being long ranging. For instance, *Aequitriradites verrucosus* and *Pilososporites trichopapillosus* are present through all of the Lower Cretaceous in western Europe. In France, *A. verrucosus* has only been reported recently within Cenomanian deposits (Fleury et al., 2017). Batten (1979) recorded it from Aptian–Albian strata in the Bay of Biscay. It occurs rarely elsewhere in Europe but has nonetheless been documented from Aptian and Wealden deposits in England (Ruffell and Batten, 1994 and Batten unpublished, respectively) and in Wealden-type facies in Germany (Döring, 1964).

*Pilososporites trichopapillosus* ranges from uppermost Jurassic (Couper and Hughes, 1963) to Upper Cretaceous (Robaszynski et al., 1985), but is more frequently recovered from Lower Cretaceous deposits (Bolchovitina, 1971; Dörhöfer, 1977; Batten, 1979; Doubinger and Mas, 1981; Batten and Li, 1987). In France, it has only been documented from Tithonian strata (Couper and Hughes, 1963).

Nevertheless, dating can be more precise if the composition of entire assemblages is taken into account. A few attempts at stratigraphic correlations using Lower Cretaceous miospore assemblages were made during the late 1960s and early 1970s. A method introduced by Hughes and Moody-Stuart (1969) consisted of using several types of *Cicatricosisporites* to correlate between different beds in a Wealden borehole and an outcrop in south-east England. Their abandonment of Linnaean nomenclature in favour of bio-records (Hughes and Moody-Stuart, 1969; Hughes, 1970) meant that their method did not gain widespread support among palynologists (Batten, 1986). Regardless, we could not apply a similar approach to the Angeac assemblages using species of *Cicatricosisporites* because only a few specimens of this taxon were recovered.

Another method involved the use of palynological assemblage-types for correlating Wealden deposits in southern England (Batten, 1973). Seventeen assemblages were described, taking into account preservation state, diversity of miospores, average size of trilete spores, abundance of brown wood, and the abundance of certain taxa. The total Angeac assemblage (i.e. the overall composition of the assemblages recovered from An2–5) is very similar to Batten's Assemblage Type 15 (AT 15). This was characterized by the common presence of *Concavissimisporites*, coupled with a "Trilete spore content dominated by average-sized or large forms; miospore diversity average or large; general state of preservation of miospores good or fair; brown wood and cuticle P, C or F [present, common, or frequent]; *Pilososporites* P or C [present or common], *Cicatricosisporites* C or V [common or very common] .... *Trilobosporites* occurs in more than 70% of the assemblages referable to this AT" (Batten, 1973, pp. 13, 14). The only difference from this description is the scarcity of *Cicatricosisporites*. Following the same study, and using current stratigraphic terminology (e.g., Batten, 2011), this assemblage-type has mostly been recovered from the Ashdown Formation, including the Fairlight Clays facies, and the Grinstead Clay Formation, all of which are part of the Hastings Group, which was deposited between the mid Berriasian and the late Valanginian.

The Angeac assemblage overall is also very similar to those recovered from the Bückeberg Formation, especially the upper Berriasian palynofloral suites "Hils 1" and "Hils 2", which are characterized by abundant *Concavissimisporites montuosus*, large *Trilobosporites*, and the relative scarcity of *Cicatricosisporites* (Dörhöfer, 1977; Dörhöfer and Norris, 1977). In France, Berriasian palynological assemblages have been recovered from Jura (eastern France) and potentially Oléron island (Fig. 1). The Angeac

assemblage is somewhat similar to that recovered by Médus and Mojon (1991) from upper Berriasian strata of southern Jura in that the latter is characterized by an abundance of *Densoisporites microrugulatus* and *Trilobosporites*. It was compared to palynofloral suite "Hils 4" (Médus and Mojon, 1991, p. 57), but only a few illustrations were provided to support the identifications, and *D. microrugulatus* is not abundant in the Angeac assemblage. The uppermost Berriasian assemblage from Jura recovered earlier by Taugourdeau-Lantz and Donze (1971) is less similar, with few verrucate spores and several dinoflagellate cyst species in association. The palynoflora recovered from the "Purbeck beds" of Oléron island (Lantz, 1958) includes similar forms of *Trilobosporites*, but the types of *Concavissimisporites* are less diverse, and the specimens illustrated seem comparatively small.

The Angeac assemblage is, however, less clearly correlated with younger palynofloras, such as that recovered from the Wealden facies, dinosaur-bearing pit of Bernissart (Belgium, Dejax et al., 2007), considered to be Hauterivian in age. The samples from this pit yielded specimens of *Trilobosporites* that are similar to the species *T. hannonicus* (Delcourt et Sprumont) Potonié, which has not been recorded from Angeac, more species of *Cicatricosisporites*, and angiosperm pollen grains. Correlations with the assemblage recovered from Saint-Romain-de-Benet, regarded as Valanginian–Hauterivian in age, are quite difficult to make because of a lack of precision in the description of the assemblage as indicated by such statements as .... "on n'observe pratiquement pas de pollens d'Angiospermes" in Deák and Combaz (1967, p. 72), meaning that they "almost did not observe any angiosperm pollen grains". Their stratigraphic range chart (p. 71) is rather inaccurate because most of the species they note as restricted to the Valanginian–Hauterivian have, in fact, wider ranges. In any case, they do not seem to have encountered many verrucate spores, and their species of *Trilobosporites* are quite different from those recovered from Angeac.

Although most of the palynomorphs identified herein indicate a stratigraphic distribution that is not confined to the lowest Cretaceous, previous observations in Néraudeau et al. (2012, p. 5) and our new data suggest that the Angeac assemblage is more likely to have been deposited during the Berriasian–early Valanginian rather than in the Hauterivian–Barremian, as previously stated.

## 5.2. Biological relevance of the verrucate spores

The family Schizaeaceae originally included five extant genera: *Schizaea* Sm., *Actinostachys* Wall., *Mohria* Sw., *Anemia* Sw., and *Lygodium* Sw., which are widely distributed in predominantly tropical or southern warm-temperate parts of the world (Tryon and Lugardon, 1991). However, Smith et al. (2006) considered that these genera in fact belong to three families of the order Schizaeales: Schizaeaceae (for *Schizaea* and *Actinostachys*), Anemiaceae (for *Anemia*, including *Mohria*), and Lygodiaceae (for *Lygodium*).

Unequivocal members of this order first appeared in the Early or Middle Jurassic, but they did not become widespread until the Early Cretaceous, as indicated by occurrences of their spores in numerous deposits throughout Eurasia (Bolchovitina, 1971; Van Konijnenburg-Van Cittert, 2002). The Schizaeaceae produce monolete, bean-shaped spores, with diverse ornamentation. The Anemiaceae have trilete spores with coarse, compact ridges. These have abundant Lower Cretaceous analogues, such as *Cicatricosisporites*, and specimens found *in situ* within fertile plant organs associated with the ferns *Ruffordia*, *Pelletieria*, and *Schizaeopsis* (e.g., Hughes and Moody-Stuart, 1966). *Lygodium* spores are trilete, and can be tuberculate, verrucate or reticulate (Tryon and Lugardon, 1991). Thus, Early Cretaceous verrucate spores have often been compared to the genus *Lygodium* (e.g., in Delcourt and Sprumont, 1955;

Bolchovitina, 1961; Ivanova in Samoïlovitch and Mtchedlishvili, 1961; Fensome, 1987).

Mesozoic spores comparable to *Lygodium* have only been found *in situ* in Jurassic rocks in northern England (Van Konijnenburg-Van Cittert, 1981), but they have a reticulate sculpture. They have been encountered in sorophores from Turonian deposits in New Jersey, USA (Gandolfo et al., 2000), and compared to the extant species *Lygodium palmatum* (Bernh.) Sw. on account of their trilete, psilate spores, among other characters. Dispersed spores are much more abundant. Bolchovitina (1961) produced a comprehensive monograph on fossil and extant spores of the former family Schizaeaceae (now Schizaeales), in which she listed 62 species of extant *Lygodium* (Smith et al., 2006 considered that the Lygodiaceae comprise only about 25 species), remarked on and illustrated 27 of these, and listed, commented, described or re-described, and illustrated 46 species of dispersed fossil spores referable to *Lygodium*.

The spores of the extant species are usually described according to their shape, thickness of exine, colour and sculpture. The last of these may vary within a species, such as in *L. flexuosum* (L.) Sw. and *L. japonicum* (Thunb.) Sw., which produce smooth to slightly tuberculate spores. However, when a species also displays a coarser sculpture, several authors (e.g., Couper, 1958; Dettmann and Clifford, 1991) have considered associated smooth spores to be immature forms. Spore polymorphism has been recognized in a few anemiaceous species (Dettmann and Clifford, 1991), but it would seem that in general mature spores of extant species of *Lygodium* can be well separated on the basis of their sculpture (Bolchovitina, 1961; Tryon and Lugardon, 1991; see also SEM micrographs of *Lygodium* spores in the Cornell University website).

Hence, most of the morphological clusters of the verrucate spore species displayed by PCA2 (Fig. 9) could well also have biological significance. Specimens assigned to *Concavissimisporites uralensis*, which are defined by their weak sculpture, could in fact be immature forms of other species of *Concavissimisporites*. The same applies to *Trilobosporites aornatus*, which could comprise immature specimens of *T. aequiverrucosus* or *T. canadensis*. Intermediate forms such as specimen K28.3 (Fig. 6G) would support this suggestion. The most abundant verrucate spore in the Angeac palynomorph assemblages, *Concavissimisporites montuosus*, is similar to the spores of the extant species *Lygodium circinatum* (Burm. f.) Sw., in that both display quite well spaced, massive verrucae. Specimens assignable to the genus *Trilobosporites* are somewhat similar to the spores of *Lygodium merrillii* Copel., which display coarse distal muri that appear as a thickening of the exine in apical regions on the proximal face. However, no spores of extant species of *Lygodium* seem to develop valvae, which is all the more reason to maintain *Trilobosporites* as a separate genus for fossil spores with this character. Some species of *Concavissimisporites*, such as *Concavissimisporites exquisitus*, also do not seem to have any modern analogues.

### 5.3. Palaeoenvironmental implications

The great abundance of verrucate spores in the assemblages suggests the presence of ferns showing a strong affinity with species of the extant genus *Lygodium*, a pantropical climbing schizaealean, concentrated especially in Malaysia and Central America (Kramer in Kramer and Green, 1990). These ferns are typical of warm, humid environments. Their fossil analogues may well have grown along riverbanks or in understories of forests (Van Konijnenburg-Van Cittert, 2002). The composition of the Angeac palynological assemblages is consistent with the previous interpretation of the depositional environment at this site as a swamp, but the absence of marine dinoflagellate cysts apart from the single specimen identified as *Odontochitina imparilis*, suggests very limited connection to the sea (Néraudeau et al., 2012).

Nevertheless, this is attested by the relative abundance in unit An2 of brackish ostracods such as *Fabanella boloniensis* (Schudack and Schudack, 2011) and the presence at different levels (An3–4, An1) of a few benthic foraminifers (*Ammocycloloculina* sp., *Trocholina odukpaniensis*) and echinoid or bryozoan debris (Néraudeau et al., 2012, and unpublished data).

No palaeoenvironmental variation has previously been noted for the period of deposition of the sediments comprising units An5–An2. However, the relative composition of Angeac palynological assemblages changes from An4/5 up to An2, the abundance of verrucate spores clearly increasing at the expense of *Classopollis*, which diminishes greatly (Fig. 7). The verrucate spores recovered from unit An2 appear to be generally larger than the specimens recovered from the older units An3 and An4 (Fig. 8).

From a sedimentological perspective, the succession of green clay (An5), dark blue-grey clay (An4) and calcareous conglomerate (An3), and then of silty limestone (An2) and fine sand (An1) implies two successive sequences of increasing energy in the depositional environment, which suggests progressive flooding of the swamp by a river nearby, ending with the establishment of a floodplain. This environmental change could explain the increase of the abundance of verrucate spores up-section, ferns being generally more abundant than gymnosperms in a floodplain (Coiffard et al., 2006, 2007).

## 6. Conclusion

Our taxonomic study of the Angeac palynological assemblages provides a rare insight into French palynofloras of Berriasian–Valanginian age. They have previously only been documented from deposits in the Jura mountains, the Vocontian Basin, and on Oléron island (Lantz, 1958; Taugourdeau-Lantz and Donze, 1971; Médus and Mojon, 1991; Kujau et al., 2013), but the Angeac assemblages seem more continental not only because of the abundance of verrucate spores but also owing to the scarcity of marine indicators in the preparations.

All of the verrucate spores are attributable to either *Concavissimisporites* or *Trilobosporites*, which in turn are believed to have been produced by ferns showing strong affinities with extant *Lygodium*, a fern genus that typically inhabits warm, humid environments. These ferns could well have grown on the margins of the swamp envisaged by Néraudeau et al. (2012) and been widely dispersed on the developing floodplain.

Despite the important work of Bolchovitina (1961, 1971), in the light of recent research on modern representatives of the Lygodiaceae a taxonomic revision of Lower Cretaceous lygodiaceous spores in the Northern Hemisphere is now needed in which both their biological affinities and stratigraphic distribution are taken into account.

## Acknowledgements

We are very grateful to E. Masure for making available the palynological preparations for analysis and for her useful insight concerning dinoflagellate identification. We also thank L. Londeix, who processed an additional sample from Angeac unit An2 at Bordeaux University. We are grateful to the Audoin Society for access to the quarry, to R. Allain, who took time to show the Angeac excavation site to FP and discuss the latest discoveries there, and to the referees for their helpful comments on the manuscript.

## References

- Allain, R., Vullo, R., Le Loeuff, J., Tournepiche, J.-F., 2014. European ornithomimosaurs (Dinosauria, Theropoda): an undetected record. *Geologica Acta* 12, 127–135.

- Bardet, N., Mazin, J.-M., Azéma, C., Bégouen, V., Masure, E., 1991. "L'ichthyosaure de Bédouille" (Ariège, France): examen palynologique de la gangue et mise au point stratigraphique. *Bulletin de la Société Géologique de France* 162, 897–903.
- Batten, D.J., 1973. Use of palynologic assemblage-types in Wealden correlation. *Palaeontology* 16, 1–40.
- Batten, D.J., 1975. Wealden palaeoecology from the distribution of plant fossils. *Proceedings of the Geologists' Association* 85 (for 1974), 433–458, 1 pl.
- Batten, D.J., 1979. Miospores and other acid-resistant microfossils from the Aptian/Albian of holes 400A and 402A, DSDP-IPOD LEG 48, Bay of Biscay. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project* 48, pp. 579–587.
- Batten, D.J., 1986. Systematics of pre-Quaternary palynomorphs. In: Thomas, B.A., Spicer, R.A. (Eds.), *Systematic and Taxonomic Approaches in Palaeobotany*. Systematics Association, Special Vol. 31, pp. 253–262.
- Batten, D.J., 1999. Extraction techniques: small palynomorphs. In: Jones, T.P., Rowe, N.P. (Eds.), *Fossil Plants and Spores: Modern Techniques*. The Geological Society, London, pp. 15–19.
- Batten, D.J. (Ed.), 2011. *English Wealden fossils*. Palaeontological Association, London. *Field Guides to Fossils* 14, ix + 769 pp.
- Batten, D.J., Li, Wenben, 1987. Aspects of palynomorph distribution, floral provinces and climate during the Cretaceous. *Geologisches Jahrbuch Reihe A* 96, 219–237.
- Benoit, R.-A., Néraudeau, D., Martín-Closas, C., 2017. A review of the Upper Jurassic–Lower Cretaceous charophytes from the northern Aquitaine Basin in south-west France. *Cretaceous Research* 79, 199–213.
- Bignot, G., Barbin, V., Bellier, J.-P., Blondeau, A., Breton, G., Damotte, R., Ferre, B., Foucher, J.-C., Guernet, C., Guillaume, M.-C., Guyader, J., Janin, M.C., Juignet, P., Laurain, M., Magniez Jannin, F., Masure, E., Mathieu, R., Monciardini, C., Poignant, A., Pomerol, B., Pomerol, C., Rioult, M., Samsou, Y., 1994. Le Cénomaniens stratotypique. 1. Les Marnes de Ballon à *Orbitolina concava*. 22ème Colloque Européen de Micropaléontologie, Bassin de Paris. *Revue de Micropaléontologie* 36, 144–149.
- Bolchovitina, N.A., 1961. Fossil and contemporaneous spores of the Family Schizaeaceae. *Akademiya Nauk SSSR, Publishing House (Moscow)*, *Transactions of the Geological Institute* 40, 1–176, 41 pls. (In Russian).
- Bolchovitina, N.A., 1971. Distribution of Schizaeaceae spores in Jurassic and Lower Cretaceous deposits of Eurasia. *Journal of Palynology* 7, 9–15.
- Bourgueil, B., Hantzpergue, P., Moreau, P., 1986. In: BRGM (Ed.), *Matha. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000*. Orléans, carte, 684, 25 pp.
- Burden, E.T., Hills, L.V., 1989. Illustrated key to genera of Lower Cretaceous terrestrial palynomorphs (excluding megaspores) of western Canada. *AASP Contributions Series* 21, 146 pp., 20 pls.
- Burger, D., 1966. Palynology of uppermost Jurassic and lowermost Cretaceous strata in the eastern Netherlands. *Leidse Geologische Medelingen* 35, 209–276, 39 pls.
- Burger, D., 1996. Mesozoic palynomorphs from the North West Shelf, offshore Western Australia. *Palynology* 20, 49–103.
- Coiffard, C., Gomez, B., Kvaček, J., Thévenard, F., 2006. Early angiosperm ecology: evidence from the Albian–Cenomanian of Europe. *Annals of Botany* 98, 495–502.
- Coiffard, C., Gomez, B., Thévenard, F., 2007. Early Cretaceous angiosperm invasion of Western Europe and major environmental changes. *Annals of Botany* 100, 545–553.
- Colin, J.-P., El Albani, A., Fursich, F.T., Martín-Closas, C., Mazin, J.-M., Billon-Bruyat, J.-P., 2004. Le gisement « Purbeckien » de vertébrés de Cherves-de-Cognac, Charente (SW France) : nouvelles données biostratigraphiques. *Comptes Rendus Palevol* 3, 9–16.
- Colin, J.-P., Néraudeau, D., Nel, A., Perrichot, V., 2011. Termite coprolites (Insecta: Isoptera) from the Cretaceous of western France: a palaeoecological insight. *Revue de Micropaléontologie* 54, 129–139.
- Couper, R.A., 1958. British Mesozoic microspores and pollen grains: a systematic and stratigraphic study. *Palaeontographica Abteilung B* 103, 75–179, 17 pls.
- Couper, R.A., Hughes, N.F., 1963. Jurassic and Lower Cretaceous palynology of the Netherlands and adjacent areas. *Verhandelingen van het Geologisch-Mijnbouwkundig Genootschap voor Nederland en Kolonien, Geologische Serie* 2, 105–108.
- de Reneville, P., Raynaud, J.F., 1981. Palynologie du stratotype du Barrémien. *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine* 5, 1–29.
- Deák, M.H., Combaz, A., 1967. "Microfossiles organiques" du Wealdien et du Cénomaniens dans un sondage de Charente-Maritime. *Revue de Micropaléontologie* 10, 69–96.
- Dejax, J., Pons, D., Yans, J., 2007. Palynology of the dinosaur-bearing Wealden facies in the natural pit of Bernissart (Belgium). *Review of Palaeobotany and Palynology* 144, 25–38.
- Delcourt, A., Sprumont, G., 1955. Les spores et grains de pollen du Wealdien du Hainaut. *Mémoires de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie, Nouvelle Série* 4 (5), 1–73, 4 pls.
- Delcourt, A., Sprumont, G., 1959. Spores, grains de pollen, Hystrichosphères et Pérudinien dans le Wealdien de Féron-Glagon. *Annales de la Société Géologique du Nord* 79, 29–64, 5 pls.
- Delcourt, A., Dettmann, M.E., Hughes, N.F., 1963. Revision of some Lower Cretaceous microspores from Belgium. *Palaeontology* 6, 282–292.
- Dettmann, M.E., Clifford, H.T., 1991. Spore morphology of *Anemia*, *Mohria*, and *Ceratopteris* (Filicales). *American Journal of Botany* 78, 303–325.
- Dörhöfer, G., 1977. Palynologie und Stratigraphie der Bückeberg-Formation (Berriasium-Valanginium) in der Hilsmulde (NW-Deutschland). *Geologisches Jahrbuch Reihe A* 42, 122 pp.
- Dörhöfer, G., Norris, G., 1977. Discrimination and correlation of highest Jurassic and lowest Cretaceous terrestrial palynofloras in North-West Europe. *Palynology* 1, 79–93.
- Döring, H., 1964. Trilete Sporen aus dem Oberen Jura und dem Wealden Norddeutschlands. *Geologie* 13, 1099–1130.
- Döring, H., 1965. Die sporenpaläontologische Gliederung des Wealden im Westmecklenburg (Struktur Werle). *Geologie* 14, 1–117.
- Doubinger, J., Mas, J.R., 1981. Une microflore du Barrémien dans la Province de Valencia, Espagne. *Cretaceous Research* 2, 51–64.
- Doyle, J.A., 1983. Palynological evidence for Berriasian age of basal Potomac Group sediments, Crisfield Well, eastern Maryland. *Pollen et Spores* 25, 499–530.
- Duxbury, S., 1980. Barremian phytoplankton from Speeton, East Yorkshire. *Palaeontographica Abteilung B* 173, 107–146.
- Fauconnier, D., 1979. Les dinoflagellés de l'Albien et du Cénomaniens inférieur du Bassin de Paris. Répartition stratigraphique et relations avec la nature du dépôt. *Documents du Bureau des Recherches Géologiques et Minières* 5, 1–150, 16 pls.
- Fechner, G.G., Dargel, C., 1989. Die Cenoman-Ablagerungen Nördlich von Simeyrols (Dept. Dordogne, SW-Frankreich): Sedimentologie, Paläontologie, Palynologie. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Paläontologie* 106, 73–97.
- Fensome, R.A., 1987. Taxonomy and biostratigraphy of schizaealean spores from the Jurassic-Cretaceous boundary beds of the Aklavik Range, District of Mackenzie. *Palaeontographica Canadiana* 4, 1–49.
- Fleury, R., Polette, F., Batten, D.J., Durand, M., Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Struller-Derien, C., Redois, F., 2017. Palaeobotanical investigation of a Cenomanian clay lens in Hucheloup Quarry, Maine-et-Loire, NW France: taxonomic, stratigraphic and palaeoenvironmental implications. *Annales de Paléontologie* 103, 235–250.
- Gandolfo, M.A., Nixon, K.C., Crepet, W.L., Ratcliffe, G.E., 2000. Sorophores of *Lygodium* Sw. (Schizaeaceae) from the Late Cretaceous of New Jersey. *Plant Systematics and Evolution* 221, 113–123.
- Hergreen, G.F.W., 1971. Palynology of a Wealden section (Lower Cretaceous) in the "Carrière de Longueville", the Boulonnais (France). *Review of Palaeobotany and Palynology* 12, 271–302.
- Hunt, C.O., 1985. Miospores from the Portland Stone Formation and the lower part of the Purbeck Formation (Upper Jurassic/Lower Cretaceous) from Dorset, England. *Pollen et Spores* 27, 419–451.
- Hughes, N.F., 1970. The need for agreed standards of recording in palaeopalynology and palaeobotany. *Paläontologische Abhandlungen* 3B, 357–364.
- Hughes, N.F., Moody-Stuart, J.C., 1966. Descriptions of schizaeacean spores taken from Early Cretaceous macrofossils. *Palaeontology* 9, 274–289, 5 pls.
- Hughes, N.F., Moody-Stuart, J.C., 1969. A method of stratigraphic correlation using Early Cretaceous miospores. *Palaeontology* 12, 84–111, 11 pls.
- Ibrahim, A., 1933. *Sporenformen des Aegirhorizonts des Ruhr-Reviers*. Dissertation. Druck K. Tritsch, Würzburg, 48 pp.
- Jain, K.P., Khowaja-Ateequzaman, 1984. Reappraisal of the genus *Muderongia* Cookson & Eisenack, 1958. *Journal of the Palaeontological Society of India* 29, 34–42.
- Kramer, K.U., Green, P.S., 1990. *The Families and Genera of Vascular Plants. I. Pteridophytes and Gymnosperms*. Springer-Verlag, Berlin, 404 pp.
- Kromm, M.F., Lavigne, J., Marionnaud, J.M., 1970. In: BRGM (Ed.), *Montendre. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000*. Orléans, carte 755, 20 pp.
- Krutzsch, W., 1959. Mikropaläontologische (sporenpaläontologische) Untersuchungen in der Braunkohle des Geiseltales. *Geologie* 8 (21–22), 425 pp.
- Kujau, A., Heimhofer, U., Hochuli, P.A., Pauly, S., Morales, C., Adatte, T., Föllmi, K., Ploch, I., Mutterlose, J., 2013. Reconstructing Valanginian (Early Cretaceous) mid-latitude vegetation and climate dynamics based on spore-pollen assemblages. *Review of Palaeobotany and Palynology* 197, 50–69.
- Lantz, J., 1958. Etude des spores et pollens d'un échantillon purbeckien de l'île d'Oléron. *Revue de Micropaléontologie* 1, 33–37.
- Leereveld, H., 1997. Hauterivian–Barremian (Lower Cretaceous) dinoflagellate cyst stratigraphy of the western Mediterranean. *Cretaceous Research* 18, 421–456.
- Lister, J.K., Batten, D.J., 1995. Palynostratigraphy of the Barremian–Aptian succession in the Wiechendorf 1/86 and Hoheneggelsen KB 9 Boreholes in the Lower Saxony Basin, North Germany. *Geologische Jahrbuch Reihe A* 141, 367–395.
- Maljalkina, V.S., 1949. Determination key of Jurassic and Cretaceous spores and pollen. *Trudy VNIGRI* 33, 139 pp., 51 pls. (in Russian).
- Médus, J., Mojon, P.O., 1991. Palynologie des niveaux émergés du Berriasien du Jura. Comparaison avec des spectres de Sardaigne et des Pyrénées. *Review of Palaeobotany and Palynology* 68, 49–63.
- Mohr, B.A.R., 1989. New palynological information on the age and environment of Late Jurassic and Early Cretaceous vertebrate localities of the Iberian Peninsula (eastern Spain and Portugal). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Paläontologie* 106, 291–301.
- Néraudeau, D., Allain, R., Ballèvre, M., Batten, D.J., Buffetaut, E., Colin, J.P., Dabard, M.P., Daviero-Gomez, V., El Albani, A., Gomez, B., Grosheny, D., Le Lœuff, J., Leprince, A., Martín-Closas, C., Masure, E., Mazin, J.-M., Philippe, M., Pouech, J., Tong, H., Tournepeche, J.F., Vullo, R., 2012. The Hauterivian–Barremian lignitic bone bed of Angeac (Charente, south-west France): stratigraphical, palaeobiological and palaeogeographical implications. *Cretaceous Research* 37, 1–14.
- Norris, G., 1969. Miospores from the Purbeck Beds and marine Upper Jurassic of southern England. *Palaeontology* 12, 574–620, 12 pls.

- Platel, J.-P., Moreau, P., Vouvé, J., Debenath, A., Colmont, G.R., Gabet, C., 1976. In: BRGM (Ed.), St-Agnant. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000. Orléans, carte 682, 52 pp.
- Pocock, S.A.J., 1962. Microfloral analysis and age determination of strata at the Jurassic-Cretaceous boundary in the Western Canadian plains. *Palaeontographica, Abteilung B* 111, 1–195, 15 pls.
- Potonié, R., 1960. Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae III. Beihefte zum Geologischen Jahrbuch 39, 189 pp., 9 pls.
- Potonié, R., Kremp, G., 1954. Die Gattungen der paläozoischen Sporae dispersae und ihre Stratigraphie. *Geologisches Jahrbuch* 69, 111–194.
- Riding, J.B., Poulsen, N.E., Bailey, D.A., 2000. A taxonomic study of the dinoflagellate cyst *Muderongia simplex* Alberti 1961 and related species. *Palynology* 24, 21–35.
- Robaszynski, F., Bless, M.J.M., Felder, P.J., Foucher, J.C., Legoux, O., Manivit, H., Meessen, J.P.M.T., van der Tuuk, L.A., 1985. The Campanian-Maastrichtian boundary in the chalky facies close to the type-Maastrichtian area. *Bulletin du Centre de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine* 9, 1–113.
- Ruffell, A.H., Batten, D.J., 1994. Uppermost Wealden facies and Lower Greensand Group (Lower Cretaceous) in Dorset, southern England: correlation and palaeoenvironment. *Proceedings of the Geologists' Association* 105, 53–69.
- Samoilovitch, S.R., Mtchedlishvili, N.D. (Eds.), 1961. Pollen and spores of western Siberia, Jurassic–Paleocene. *Trudy VNIGRI* 177, 657 pp., 84 pls. (In Russian).
- Schudack, M., Schudack, U., 2011. Ostracod associations (marine and nonmarine) from the Lower Cretaceous of the Iberian chain (eastern Spain) and their biostratigraphical potential. *Joannea - Geologie und Paläontologie* 11, 185–188.
- Singh, C., 1971. Lower Cretaceous microfloras of the Peace River area, northwestern Alberta. *Bulletin of the Research Council of Alberta* 28 (1), 542 pp.
- Smith, A.R., Pryer, K.M., Schuettpeiz, E., Korall, P., Schneider, H., Wolf, P.G., 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55, 705–731.
- Song, Z.C., Shang, Y.K., Liu, Z.S., Huang, P., Wang, X.F., Qian, L.J., Du, B., Zhang, D.H., 2000. Fossil Spores and Pollen of China. Volume 2: Mesozoic Spores and Pollen. Science Press, Beijing, China, p. 710, 167 pls. (In Chinese).
- Solé de Porta, N., 1978. Palinología de dos secciones del Cenomaniense de los alrededores de Oviedo (España). *Palinología* 1, 435–439.
- Srivastava, S.K., 1977. Microspores from the Fredericksburg Group (Albian) of the southern United States. *Paléobiologie Continentale* 6, 119 pp., 48 pls.
- Taugourdeau-Lantz, J., Donze, P., 1971. Un aperçu de l'environnement végétal pendant l'épisode régressif du Berriasien terminal dans le Jura méridional (France). *Revue de Micropaléontologie* 14, 102–120.
- Ternet, Y., Berger, G., 1968. In: BRGM (Ed.), Royan-Tour de Cordouan. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000. Orléans, carte 706, 12 pp.
- Tryon, A.F., Lugardon, B., 1991. Spores of the Pteridophyta. Surface, Wall Structure, and Diversity based on Electron Microscope Studies. Springer-Verlag, New York, 648 pp.
- Vakhrameev, V.A., Kotova, I.Z., 1980. The boundary between the Jurassic and Cretaceous based on the palynologic data. *Izvestiya Akademii Nauk SSSR, Seriya Geologicheskaya* 1980 (2), 62–69 (In Russian).
- Van Konijnenburg-Van Cittert, J.H.A., 1981. Schizaeaceous spores in situ from the Jurassic of Yorkshire, England. *Review of Palaeobotany and Palynology* 33, 169–181.
- Van Konijnenburg-Van Cittert, J.H.A., 2002. Ecology of some Late Triassic to Early Cretaceous ferns in Eurasia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119, 113–124.
- Venkatachala, B.S., Kar, R.K., Raza, S., 1969. Palynology of the Mesozoic sediments of Kutch, W. India – 3. Morphological study and revision of the spore genus *Triobosporites* Pant ex Potonié 1956. *Palaeobotanist* 17, 123–126.
- Vullo, R., Buffetaut, E., Néraudeau, D., Le Loeuff, J., Heil, J.F., Dunand, M., 2012. Le "Mégalosure" (Dinosauria, Sauropoda) de Saint-Agnant (Charente-Maritime, France): description et origine stratigraphique. *Annales de Paléontologie* 98, 115–129.
- Waksmundzka, M., 1992. Revision of taxonomy of the Lower Cretaceous miospores on the Polish Lowland. *Prace Państwowego Instytutu Geologicznego* 136, 64 pp., 41 pls.

# **CHAPITRE V**

## **PALYNOFLORES WEALDIENNES DU BASSIN DE PARIS**





## 1. Introduction

En France, la majorité des dépôts continentaux associés au faciès wealdien s'est formée au nord et au nord-est du bassin de Paris, entre le Valanginien et l'Aptien inférieur (Chapitre I.3). Ces derniers sont, pour la plupart, recouverts par d'épaisses formations crayeuses du Crétacé Supérieur, et/ou par des sédiments éocènes, mais affleurent cependant au niveau des anticlinaux du pays de Bray et du Boulonnais, et sous forme d'épandages de remplissage de poches karstiques dans l'Avesnois (Buissart, 1989 ; Chapitre I.3).

Les quelques études portant sur le contenu paléontologique associé à ces dépôts ont été effectuées entre les années 1920 et 1980, et se concentrent principalement sur les assemblages de macrorestes végétaux, dont les descriptions sont consignées dans les synthèses de Carpentier et de Koeniguer (voir Chapitre I.2 pour synthèse bibliographique ; Annexe 1). Les palynoflores wealdiennes du bassin de Paris demeurent, quant à elles, très peu connues, ayant uniquement fait l'objet de courtes analyses qui mériteraient, pour la plupart, d'être révisées ou approfondies (Delcourt et Sprumont, 1957, 1959 ; Levet-Carette, 1966 ; Herngreen, 1971 ; Koeniguer, 1980). Cette lacune de connaissances peut être en partie expliquée par la rareté des dépôts affleurants, mais également par leur nature apparemment peu fossilifère, aucun fossile de vertébrés n'y ayant été observé, à ma connaissance. La description d'assemblages palynologiques provenant de dépôts similaires, en Belgique ou au sud-est de l'Angleterre a en effet souvent été motivée par la découverte de fossiles exceptionnels de grands reptiles, dont l'analyse des palynoflores associées devient alors nécessaire à des fins d'interprétations paléoenvironnementales et stratigraphiques (Dejax et al., 2007a ; Batten, 2011). Ainsi, afin d'étoffer les connaissances, encore très pauvres, sur les palynoflores wealdiennes françaises, l'observation d'assemblages palynologiques provenant de certains sites déjà connus, couplée à l'acquisition de premiers résultats sur des sites inédits, a été entreprise ici.

Suite aux campagnes de terrain présentées dans le Chapitre II, il a été établi que les niveaux historiquement fossilifères de l'Avesnois ont désormais tous disparu, et n'ont pas offert la possibilité d'acquérir de nouvelles données. Ces mêmes campagnes, couplées à l'étude de plusieurs échantillons prêtés par le BRGM, ont cependant permis d'observer et d'analyser les palynoflores néocomiennes et barrémo-aptiennes provenant de cinq sites du pays de Bray (Cuy-Saint-Fiacre, Brémontier, Orsimont, La Croix des Cloutiers, Wambes ; Figures II.3, V.1), et de deux sites du Boulonnais (Longueville, Longfossé ; Figures II.3, V.5). La présentation de ces palynoflores est l'objet de ce chapitre, dont les principaux objectifs sont :

- de caractériser l'évolution des palynoflores et des paléoécosystèmes végétaux du Valanginien à l'Aptien inférieur au niveau du bassin de Paris, et en France plus généralement (comparaisons avec les palynoflores des dépôts marins valangino-aptiens du sud-est de la France) ;
- de préciser l'âge de dépôt des argiles et sables néocomiens du pays de Bray, et celui des argiles bariolées du Boulonnais.

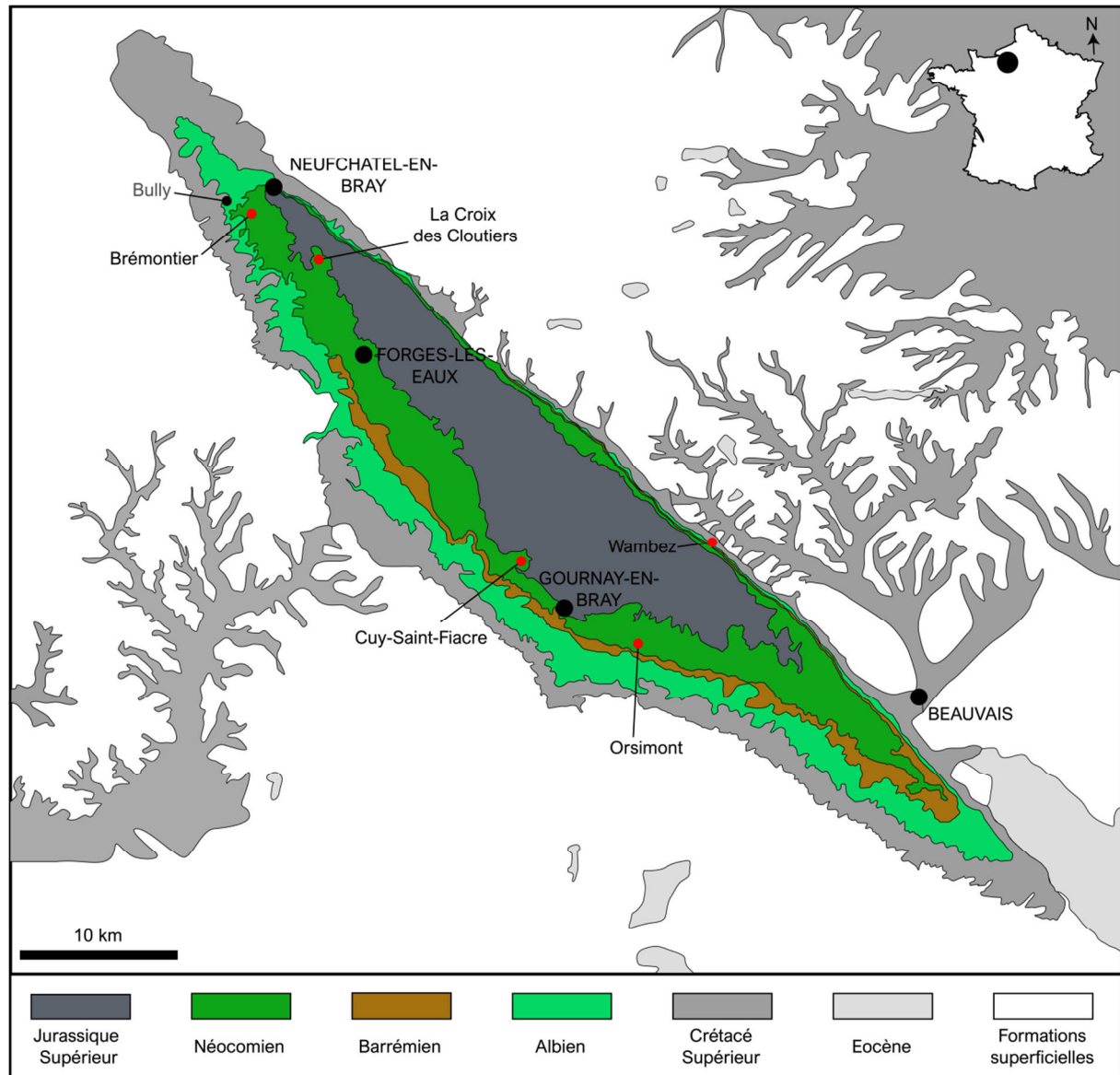
## 2. Présentation des sites

### 2.1. Le pays de Bray

#### 2.1.1. Contexte géologique général et âge des couches d'intérêt

Le pays de Bray est une région naturelle de Normandie, située à cheval entre les départements de Seine-Maritime et de l'Oise (Figure II.3). Il correspond à un anticlinal orienté nord-ouest-sud-est, bordé par une faille au nord-est. Durant le Jurassique, le pays de Bray est associé à une zone de dépression dans laquelle s'accumulent d'épais dépôts, principalement carbonatés. Cette accumulation se poursuit durant le Crétacé et le Cénozoïque, permettant originellement l'affleurement des couches les plus récentes, correspondant aux dépôts crayeux et sableux du Crétacé Supérieur et de l'Eocène. Cependant, au cours du Crétacé Supérieur et du Cénozoïque, l'orogénèse alpine induit un bombement des assises crayeuses du Crétacé Supérieur, dont l'érosion ultérieure a ainsi permis l'affleurement des formations marines et continentales du Jurassique Supérieur et du Crétacé Inférieur (Buissart, 1989).

Les formations du Crétacé Inférieur correspondent à d'épaisses successions de sables, d'argiles grises et de grès ferrugineux wealdiens, surmontées par des argiles bariolées du Barrémien, stériles (Blondeau *in* Mégnien et Mégnien, 1985, p. 251), puis par les sables verts et argiles du Gault de l'Albien (voir Chapitre I, Figure I.3 ; Figure V.1). Les échantillons analysés ici ont été récoltés au sein de la puissante formation sablo-argileuse fluvio-deltaïque anté-barrémienne occupant une large part de la dépression du pays de Bray, grâce à des sondages effectués par le BRGM, ou lors des campagnes de terrain effectuées en 2017 et 2018 (Chapitre II). Ces dépôts ont été attribués au Néocomien (Berriasien-Hauterivien) lors de l'établissement des notices des cartes géologiques du BRGM (Kuntz et al., 1977 ; Blondeau et al., 1974; Giot et al., 1974), dans certaines desquelles quelques auteurs favorisent un âge Valanginien-Hauterivien, sur la base d'une brève analyse du contenu palynologique de la carrière de Brémontier, dont la composition est ici ré-étudiée (Giot et al., 1974). Cette tranche



**Figure V.1.** Carte géologique du pays de Bray, indiquant les couches du Crétacé Inférieur en couleur. La position des sites dont le contenu palynologique a été étudié dans ce chapitre est indiquée en rouge. La palynoflore du site de Bully, d'âge Albo-Cénomaniens, sera abordée dans le Chapitre VI.

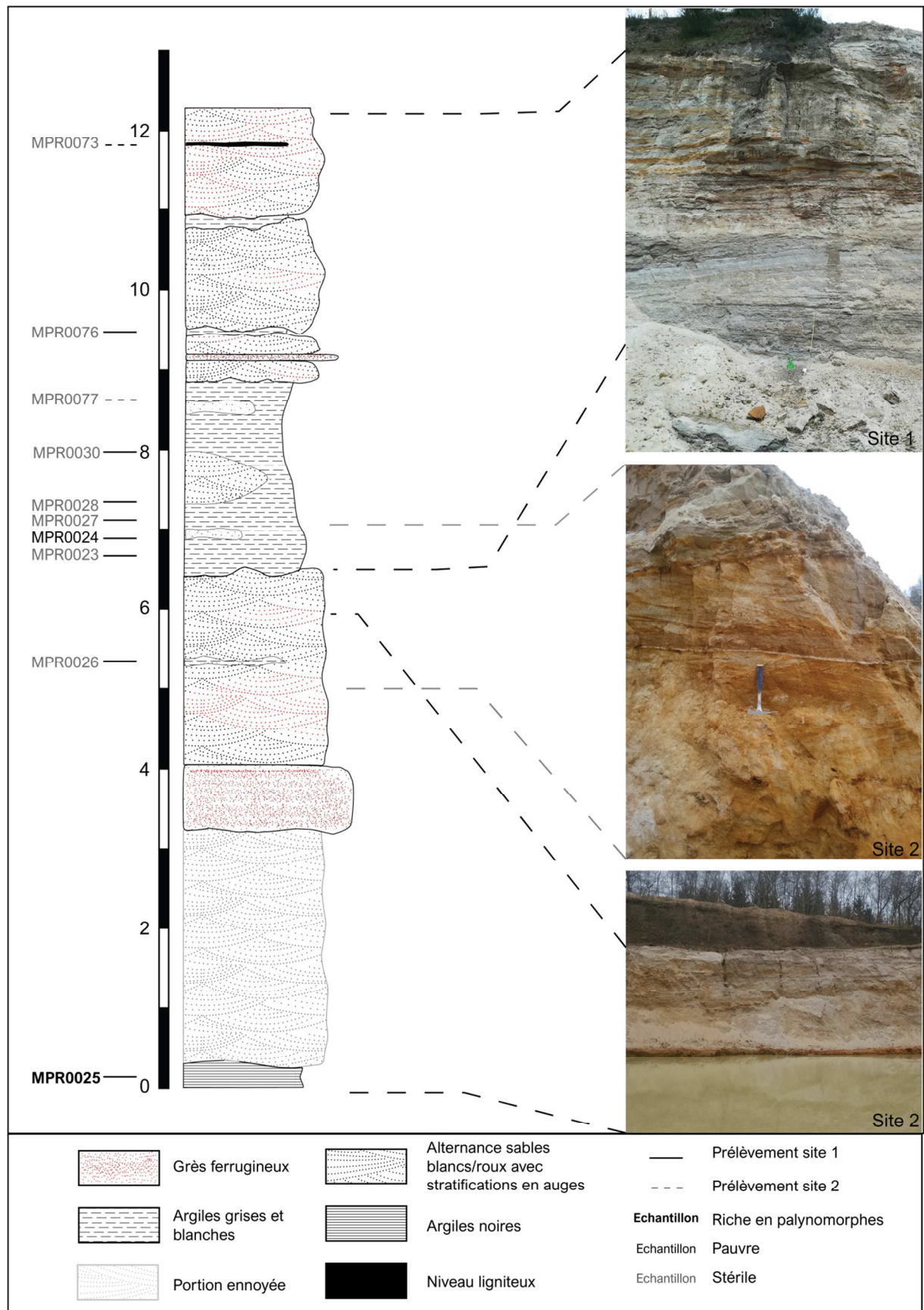
d'âge est confirmée par Buissart (1989), qui note l'absence de couches d'âge Berriasien au sein des dépôts continentaux du nord du bassin de Paris. Carpentier (1929, 1933) considérait les argiles grises réfractaires du sud du pays de Bray comme hauteriviennes, mais n'apporte aucun argument appuyant sa détermination. C'est également le cas de Blondeau (Blondeau *in* Mégnien et Mégnien, 1985 ; pp. 250, 251), qui attribue ces argiles à l'Hauterivien inférieur, sans apporter de justification. Il compare les « argiles réfractaires » du pays de Bray aux « argiles à creusets » de Normandie, dont il considère les termes synonymes. Cependant, il suggère que les argiles à creusets seraient d'âge Hauterivien supérieur, contredisant ainsi sa précédente affirmation. Blondeau note également que le terme « argiles réfractaires » avait

originellement été utilisé par de Lapparent (1879) dans la première synthèse géologique portant sur le pays de Bray. Cependant, au sein de sa description originelle, de Lapparent (1879, p.52) considère ces argiles comme équivalentes aux couches de fer géodique affleurant dans les environs de Saint-Dizier et de Wassy (Haute-Marne ; est de la France), déposées en contexte marin-côtier durant le Valanginien inférieur, et non à l'Hauterivien (Stchépinsky et Lemoine, 1960 ; Fauvel *in* Mégnien et Mégnien, 1985, p. 260). Les grès ferrugineux, dont les couches se superposent à celles des argiles réfractaires et des sables blancs sont, quant à eux, unanimement considérés comme hauteriviens, voir hauteriviens supérieurs (Blondeau *in* Mégnien et Mégnien, 1985, p. 264), équivalents stratigraphiques des calcaires à spatanges de Haute-Marne (de Lapparent, 1879 ; Magniez-Jannin et Demonfaucon *in* Mégnien et Mégnien, 1985, p. 279). Ainsi, l'âge des sables et argiles de la base de la série continentale crétacée du pays de Bray, desquels proviennent les échantillons étudiés ici, s'échelonne certainement entre le Valanginien et l'Hauterivien inférieur.

Notons que le potentiel contenu palynologique des argiles bariolées du Barrémien du pays de Bray n'a pas été analysé dans le cadre de cette thèse, d'une part à cause de la rareté des affleurements, qui a rendu l'échantillonnage difficile, et d'autre part en raison de la réputation non fossilifère de ces argiles, jugées complètement stériles (Blondeau *in* Mégnien et Mégnien, 1985, p. 251). Etant donné que certains niveaux appartenant à une formation équivalente d'argiles bariolées, au niveau du Boulonnais, ont fourni une palynoflore très riche (voir section 2.2.), j'ai tout de même essayé de prospecter une carrière exploitant toujours ces argiles, sur la commune d'Ons-en-Bray, située entre Gournay-en-Bray et Beauvais (Figure V.1). Malheureusement, l'accès à la carrière ne m'a pas été autorisé.

### 2.1.2. *Cuy-Saint-Fiacre*

La carrière de Cuy-Saint-Fiacre correspond à une sablière active depuis 1980 située au niveau du lieu-dit des Bruyères, au sud du village de Cuy-Saint-Fiacre (Seine-Maritime), à environ 5 km au nord-ouest de Gournay-en-Bray (Figure V.1). Elle permet l'exploitation de sables siliceux correspondant au faciès wealdien, qui font partie de la formation sablo-argileuse anté-barrémienne introduite précédemment (Figure V.2).



**Figure V.2.** Coupe lithologique de la carrière de Cuy-Saint-Fiacre, incluant les deux sites qui la composent. La position des dix échantillons analysés (MPR) est indiquée.

La carrière est divisée en deux sites au niveau desquels il est possible d'observer un affleurement d'une douzaine de mètres d'épaisseur, principalement composé d'épaisses séries de sables ferrugineux hétérométriques à stratifications entrecroisées, blancs ou ocres, avec des intercalations argileuses grises ou blanches. Un banc compact de grès ferrugineux ainsi qu'une couche centimétrique ligniteuse sont également visibles entre deux épais niveaux sableux, entre 3 et 4m et 11 et 12m respectivement (Figure V.2). La base de la série est aujourd'hui ennoyée, mais il est encore possible d'observer sporadiquement l'assise basale composée d'argiles noires au nord de la carrière principale (site 2 ; Figure V.2). Le contenu paléontologique de cette succession est très pauvre, comprenant uniquement quelques débris de bois ligniteux et de rares restes de fougères, rapportés au genre *Weichselia*, retrouvés dans les niveaux basaux et les niveaux gréseux (Koeniguer, 1980 ; Annexe 1A).

Quatorze échantillons ont été prélevés dans les niveaux argileux et ligniteux tout au long de la succession, sur les deux sites de la carrière de Cuy-Saint-Fiacre, et dix d'entre eux ont été traités au laboratoire de Rennes (Figure V.2 ; Annexe 2). La plupart d'entre eux se sont révélés stériles, mais l'échantillon provenant des argiles noires basales a fourni une riche palynoflore, dont la composition sera exposée dans la section suivante.

### 2.1.3. Brémontier

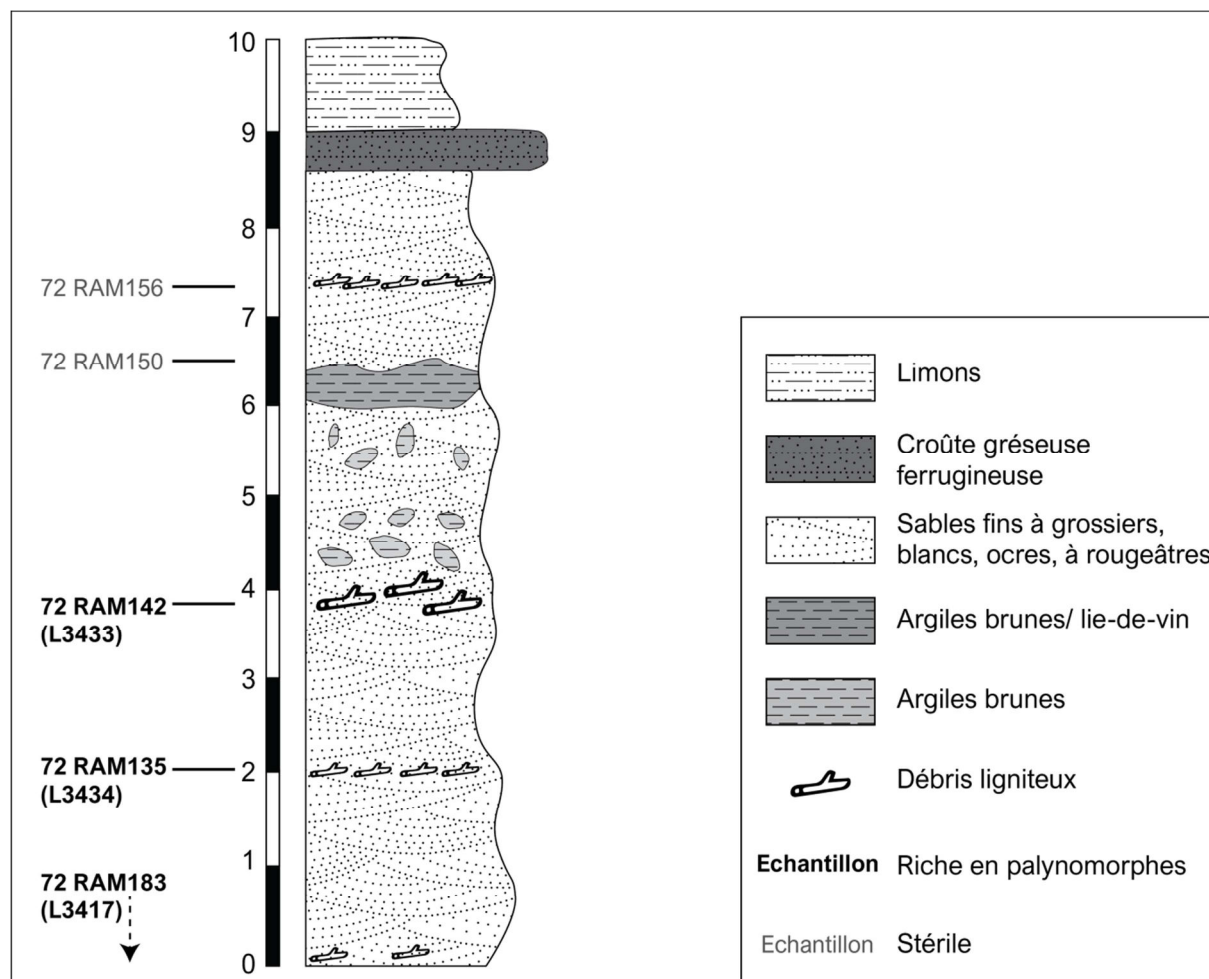
L'ancienne carrière de Brémontier est située au nord du pays de Bray, sur la commune de Massy, à 1km au sud-ouest du lieu-dit de Brémontier, et à environ 12km au sud-ouest de Neufchâtel en Bray (Figure V.1). Cette carrière a aujourd'hui disparu, et correspond à un terrain agricole où l'échantillonnage s'est avéré impossible. Cependant, il a été possible de récupérer plusieurs lames préparées et analysées par Chateauneuf en 1972, dans le cadre de l'élaboration de la carte géologique au 1/50 000 de Londinières par le BRGM (Chateauneuf, 1972, BRGM données inédites). Les résultats de son analyse sont brièvement présentés dans la notice associée (Giot et al., 1974, p. 6), et correspondent à une liste comportant une vingtaine d'espèces de palynomorphes continentaux, dont une dizaine sont citées dans la notice.

La carrière permettait l'observation d'une succession de 10m de puissance, principalement composée de sables ferrugineux hétérométriques à stratifications entrecroisées. Ces sables se présentent sous deux faciès : des sables blancs fins, riches en silices, très meubles, et des sables rouges imprégnés d'oxyde de fer, plus consolidés, parfois légèrement grésifiés (Figure V.3). Plusieurs lentilles argileuses brunes et lie-de-vin s'intercalent dans la série sableuse



entre 4 et 6,5m. Quatre niveaux riches en débris ligniteux et restes de bois lignitiés sont observables à la base de la série, à 2m, à 4m, et à 7,4m (Figure V.3). La succession est coiffée par une surface d'érosion, caractérisée par une croûte gréseuse ferrugineuse, elle-même surmontée par 1m de limons quaternaires.

Quatre échantillons avaient été prélevés au niveau des assises ligniteuses, mais seulement deux ont pu être récupérés et analysés ici (72 RAM135 et 72 RAM142). Un sondage à la moto-tarière a également été effectué près de la carrière (position exacte non précisée dans les documents fournis par le BRGM) et a permis l'extraction et l'analyse d'un échantillon supplémentaire (72 RAM183 ; Figure V. ; Annexe 2). Ces trois échantillons ont fourni une palynoflore continentale relativement diversifiée.



**Figure V.3.** Coupe lithologique de la carrière de Brémontier, reprise d'après les documents du BRGM associés à la notice de la carte géologique de Londinières. La position des échantillons prêtés par le BRGM (72 RAM) est indiquée.



#### 2.1.4. Orsimont

Le lieu-dit d'Orsimont se situe dans la partie sud du pays de Bray, à environ 5km au sud-est de Gournay-en-Bray (Figure V.1). Un sondage a été effectué au nord du lieu-dit par le BRGM en 1975, pour l'établissement de la notice et de la carte géologique de Gournay-en-Bray à 1/50 000 (Kuntz et al., 1977). Le contenu de trois échantillons a subséquemment été analysé par D. Fauconnier, dont les conclusions stratigraphiques favorisent un âge Tithonien pour l'un d'entre eux, un âge indéterminé pour le deuxième, trop pauvre, et un âge « Wealdien » pour le troisième (Fauconnier, 1975, BRGM, données inédites). Ce dernier échantillon (75 RAM46 ; Annexe 2) a été prélevé au sein des argiles réfractaires situées à la base de la formation sablo-argileuse néocomienne ceinturant le pays de Bray (Fauconnier, 1975, BRGM, données inédites), et sa position stratigraphique est certainement relativement équivalente à celle des échantillons prélevés au niveau des argiles grises observées à la carrière de Cuy-Saint-Fiacre (Figure V.2). Le contenu de cet échantillon, comprenant une vingtaine d'espèces de palynomorphes continentaux et quatre espèces de dinoflagellés selon Fauconnier, a été ré-examiné ici, et correspond à une palynoflore riche et diversifiée qui sera décrite dans la section suivante.

#### 2.1.5. La Croix des Cloutiers et Wambez

Le Lieu-dit de la Croix des Cloutiers est situé sur la commune de Saint-Saire, à environ 5km au sud de Neufchâtel-en-Bray (Figure V.1). Lors de notre première campagne de terrain, effectuée en 2017 avec F. Quesnel, nous avons observé un affleurement d'environ 2m, constitué d'alternances de sables roux et blancs, et de niveaux argileux gris, dans l'un des champs situé à la frontière nord du hameau (coordonnées: 49°41'27.06"N ; 1°28'58.55"E ; Figure V.4). Huit échantillons (MPR0035–MPR0042) ont été prélevés au sein des lits argileux, et trois d'entre eux ont été traités au laboratoire de Rennes (MPR0040–MPR0042 ; Annexe 2). Sur ces trois échantillons, un seul s'est avéré fertile (MPR0042). La palynoflore, très pauvre, est uniquement composée de deux spécimens attribuables à *Callialasporites dampieri*, et à *Cicatricosisporites mohrioides*, et ne sera donc pas ré-abordée dans les sections suivantes.



**Figure V.4.** Niveaux argilo-sableux de l’affleurement de La Croix des Cloutiers. La photo de droite indique la position de prélèvement des échantillons (argiles grises).

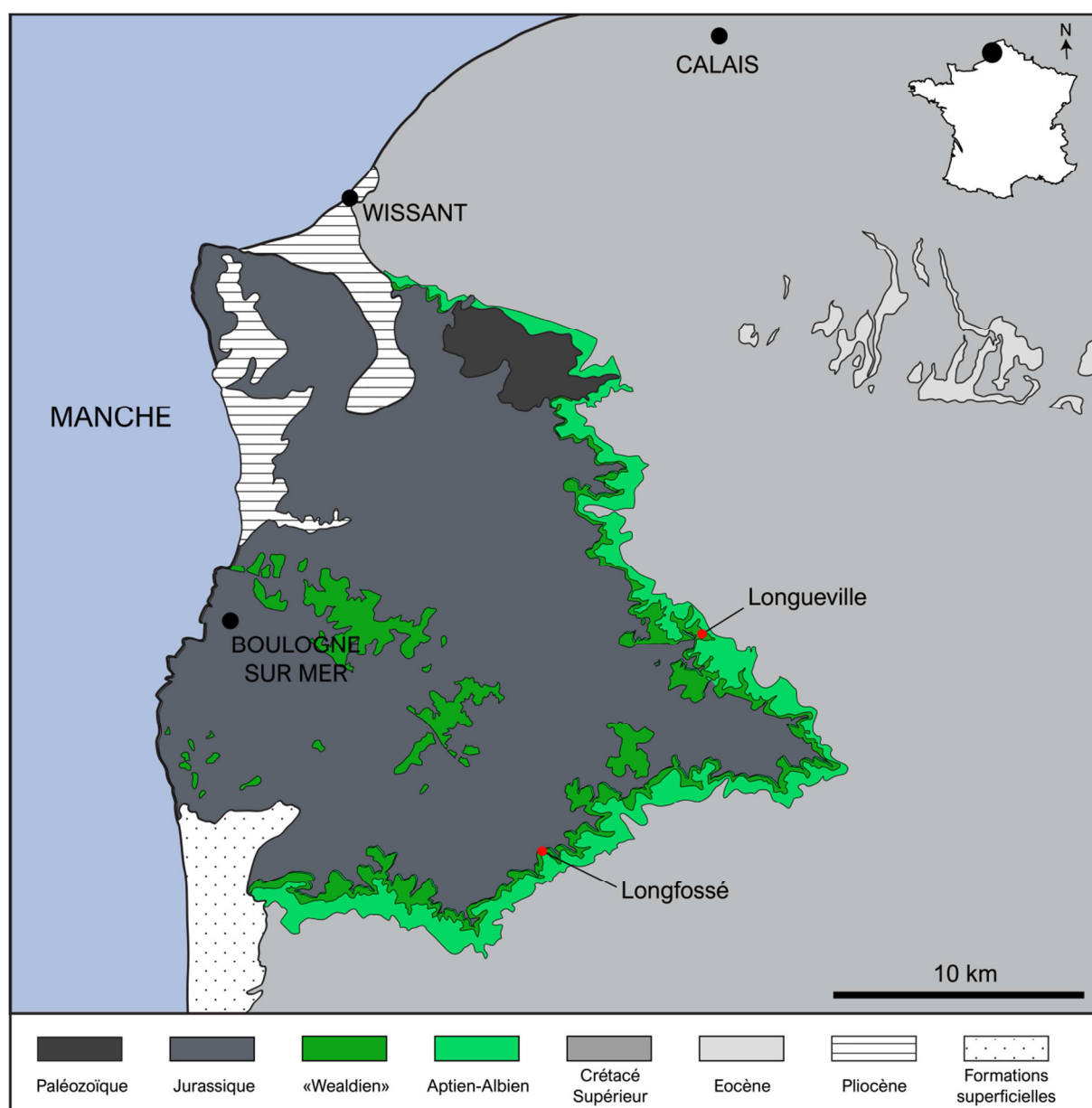
Lors de cette même campagne de terrain, nous étions allées prospecter dans les environs du village de Wambez, à l’ouest du pays de Bray, au sud duquel une carrière de sables wealdiens aurait pu permettre l’observation de couches pluricentimétriques composées de dépôts ligniteux (Blondeau et al., 1982 ; Figure V.1). Cette carrière a aujourd’hui disparu, mais nous avons tout de même eu la possibilité de prélever un échantillon d’argiles grises réfractaires au niveau d’un mince affleurement de bord de route, rue de Grocourt. Cet échantillon (MPR0032) a fourni un assemblage palynologique très pauvre, composé d’une quinzaine de palynomorphes continentaux, qui sont principalement représentés par *Gleicheniidites seconicus*, et par quelques formes identifiées comme *Matonisporites* sp. cf. *M. cooksoniae*, *Cerebropollenites mesozoicus*, *Callialasporites dampieri*, *C. trilobatus*, et *Piceapollenites* spp. (Annexe 4C). Compte tenu de la pauvreté de sa diversité et de l’extension stratigraphique non diagnostique de ses formes, le contenu palynologique de l’assemblage de Wambez ne sera pas ré-abordé par la suite.

## 2.2. Le Boulonnais

### 2.2.1. Contexte géologique général

Le Boulonnais est une région naturelle située au nord de la France, dans le département du Pas-de-Calais (Figures II.3, V.5). Il correspond à une forme de demi-boutonnière ouverte vers l'Angleterre dont les bords surélevés sont crayeux, et l'intérieur argileux et gréseux.

D'un point de vue géologique, le Boulonnais est considéré comme l'extrémité sud du bassin formé avec les dépôts du Weald du sud de l'Angleterre, formant ainsi le bassin Weald-Boulonnais. Bien que, comme au pays de Bray, la compression alpine cénozoïque, couplée à une phase d'érosion postérieure, ait en partie façonné les reliefs du Boulonnais, celui-ci n'est



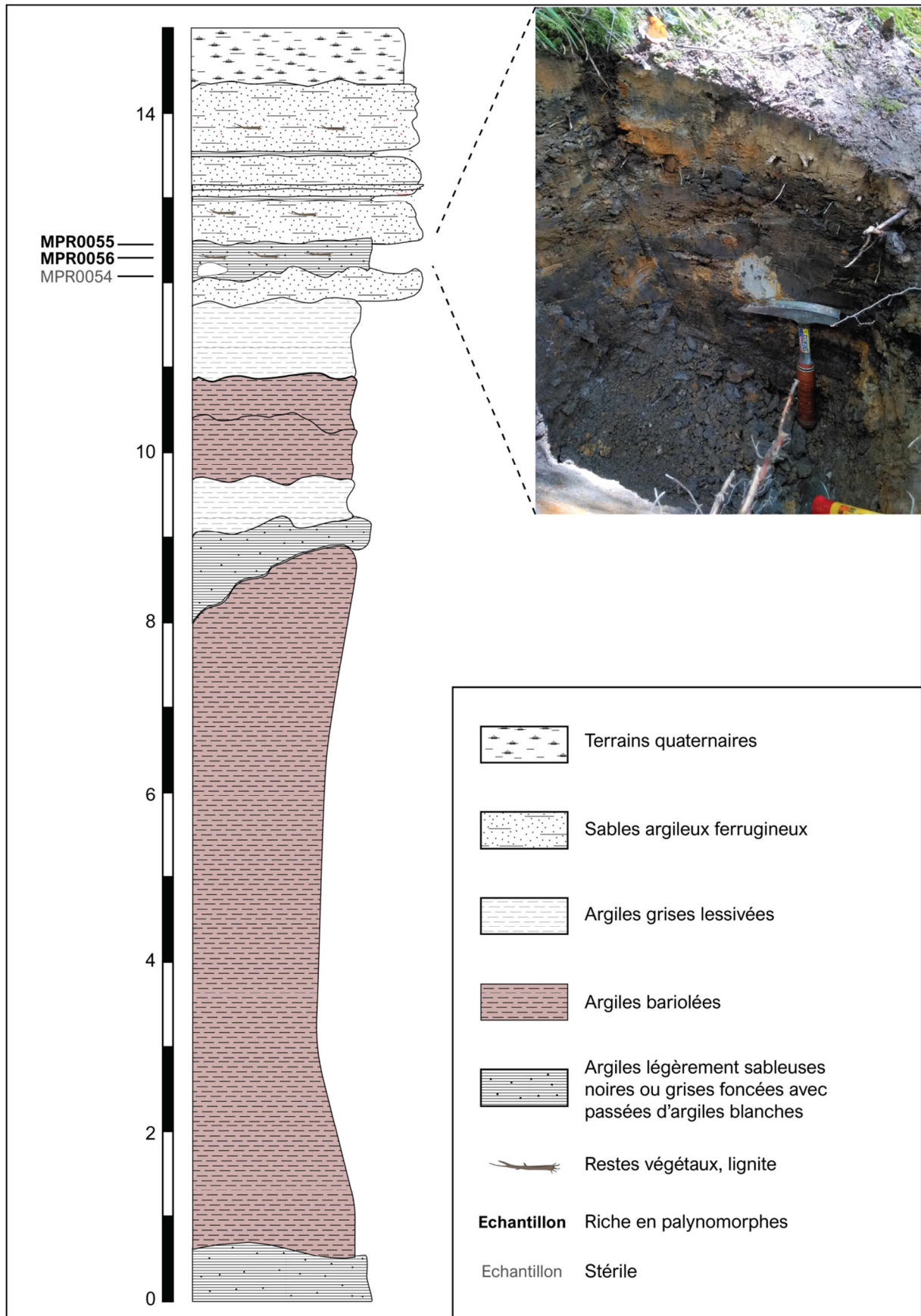
**Figure V.5.** Carte géologique simplifiée du Boulonnais, indiquant les couches du Crétacé Inférieur en couleur. La position des sites dont le contenu palynologique a été étudié dans ce chapitre est indiquée en rouge.

aujourd'hui plus considéré comme un anticlinal (Van Vliet-Lanoë et al., 2004). Il est en fait le résultat de plusieurs inversions tectoniques cénozoïques, formant une structure de graben inversé, dont la mise en place originelle est liée à une phase de rifting durant le Jurassique Supérieur et le Crétacé Inférieur, associée à l'ouverture de la mer du Nord (Van Vliet-Lanoë et al., 2004). Cette évolution géomorphologique a permis l'affleurement d'épaisses formations appartenant au Jurassique Moyen et Supérieur, ainsi qu'à des dépôts du Crétacé Inférieur, bordant les sédiments jurassiques et paléozoïques (Figure V.5). L'affleurement de ces derniers est le résultat d'une érosion totale des dépôts jurassiques au nord du Boulonnais.

Assez similairement au pays de Bray, les dépôts du Crétacé Inférieur correspondent ici aussi à une succession composée de formations argilo-sableuses néocomiennes, puis d'épais dépôts d'argiles bariolées du Barrémien, de sables argilo-glaucosieux aptiens, eux-mêmes surmontés par les sables verts et argiles du Gault de l'Albien (Bonte et al., 1985 ; Figure I.3). Les formations continentales correspondent ici aussi aux dépôts sablo-argileux dont l'extension stratigraphique s'échelonne du Néocomien au Barrémien (potentiellement Aptien inférieur), les formations aptiennes et albiennes, très fossilifères, étant marines. Contrairement au pays de Bray, les sables et argiles néocomiennes sont ici très peu développés, et la disparition de plusieurs carrières n'a pas permis leur observation lors des campagnes de terrain. Les argiles bariolées sont, au contraire, très faciles d'accès à l'affleurement, même après disparition des carrières. Les trois sites prospectés en 2017 (voir Chapitre II) ont permis la récolte d'échantillons provenant de ces argiles bariolées. Deux d'entre eux, Longueville et Longfossé, ont fourni des échantillons fertiles.

### 2.2.2. Longueville

La carrière de Longueville correspond à une ancienne carrière d'argiles, autrefois exploitée pour la poterie et d'autres matériaux réfractaires, située à l'est du Boulonnais, à une vingtaine de km de Boulogne sur Mer (Bonte et al., 1985 ; Figure V.5). Lors de son exploitation dans les années 1970, la carrière offrait un affleurement d'une quinzaine de mètres, principalement composé d'argiles rougeâtres, brunes et blanches, avec des intercalations d'argiles grises lessivées, argilo-sableuses sombres, et des niveaux de sables argileux ferrugineux au sommet (Figure V.6 ; Herngreen, 1971). Le contenu palynologique de ces argiles avait déjà fait l'objet d'une analyse effectuée par Herngreen (1971) sur 17 échantillons fertiles provenant pour la plupart des niveaux d'argiles sombres. Il observe une palynoflore composée de 51 espèces, dominée par les spores de *Gleicheniidites*, et attribue un âge Barrémien supérieur–Aptien





← **Figure V.6.** Coupe lithologique de la carrière de Longueville, reprise d'après les données fournies par Hengreen (1971). La position stratigraphique probable des échantillons récoltés sur le terrain, et subséquemment analysés, est indiquée.

inférieur à la succession. Cependant, de nombreux spécimens illustrés sont associés à une identification avec laquelle je suis en désaccord, et qui selon moi, limitent la valeur des interprétations stratigraphiques et paléoenvironnementales qui en découlent. Pour cette raison, mais aussi dans le but d'observer et d'analyser personnellement le contenu palynologique d'assemblages barrémo-aptiens afin de les comparer objectivement avec les autres assemblages décrits dans les chapitres précédents et suivants, je suis retournée à la carrière de Longueville en juillet 2017 pour y effectuer des prélèvements. Celle-ci est aujourd'hui entièrement végétalisée, et aucune couche argileuse n'est désormais visible. Avec l'aide de R. Fleury, une tranchée d'environ 50–70cm de profondeur a été creusée en contrebas de la carrière pour révéler les argiles (Figure V.6). Cinq échantillons ont été prélevés au sein des couches argileuses blanches et gris-sombre (MPR0054–MPR0058 ; Annexe 2), et trois d'entre eux ont été traités au laboratoire de Rennes (MPR0054–MPR0056). Leur position stratigraphique probable a été reportée sur la coupe originellement établie par Hengreen (1971 ; Figure V.6). MPR0054, provenant des argiles blanches, s'est avéré stérile, mais les deux autres échantillons ont fourni une palynoflore très riche et diversifiée, au sein de laquelle la présence de grains de pollen d'angiospermes est signalée pour la première fois.

### 2.2.3. Longfossé

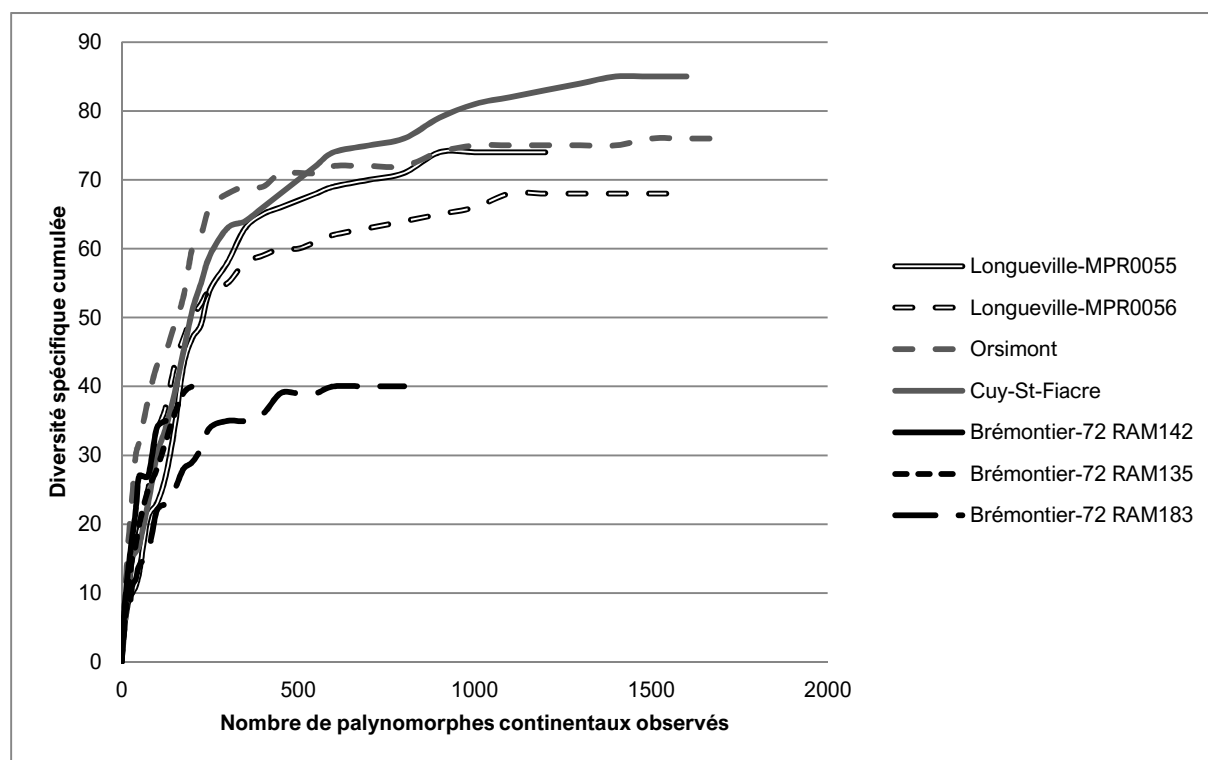
L'ancienne carrière de Longfossé, située entre les villages de Longfossé et de Wierre-au-Bois, permettait autrefois l'accès aux sables et aux argiles de la base de la série continentale wealdienne du Boulonnais (Bonte et al., 1985). Aujourd'hui, cette carrière correspond à un étang végétalisé au niveau duquel aucun affleurement n'est plus visible (cf. Figure II.4.D). Un petit affleurement d'une cinquantaine de centimètres a donc été aménagé sur les berges de l'étang, et trois échantillons (MPR0059–MPR0061 ; Annexe 2) ont été récoltés au sein des argiles brunes observées sur place. Parmi ces échantillons (MPR0060, MPR0061), deux ont été traités au laboratoire de Rennes. MPR0061 s'est avéré stérile, et MPR0060 a uniquement fourni un spécimen identifié comme *Concavissimisporites gibberula*, dont l'importance stratigraphique sera discutée dans les sections suivantes.

### 3. Composition des palynoflores

#### 3.1. Composition générale

Parmi les échantillons analysés, provenant des sites de Cuy-Saint-Fiacre, de Brémontier, d'Orsimont, et de Longueville, sept ont fourni un assemblage palynologique très diversifié, entre 35 et 85 espèces ayant été identifiées pour chaque échantillon, composant une palynoflore comprenant au total 233 espèces de dinokystes, de spores, de grains de pollen, et d'algues (Figure V.7 ; Annexes 4A, 4C). Les palynomorphes sont en général très bien préservés, à l'exception des échantillons de Brémontier, au sein desquels de nombreuses spores se sont avérées dégradées.

Les courbes de raréfaction des assemblages de Cuy-Saint-Fiacre, d'Orsimont, et de Longueville indiquent que la diversité quasi-maximale des échantillons est en général atteinte entre 1000 et 1500 spécimens observés, similairement aux assemblages de Chassiron et de Cherves, bien que les assemblages considérés ici soient bien plus diversifiés (voir Chapitre IV). L'assemblage le plus ancien de Brémontier (72 RAM183) est, quant à lui, associé à une courbe dont le plateau s'établit entre 500 et 700 spécimens observés, les deux autres assemblages, moins riches, n'ayant pas permis d'observer la diversité maximum potentielle (Figure V.7). Cependant une stabilisation est observée entre 180 et 220 spécimens.



**Figure V.7.** Courbes de raréfaction des assemblages palynologiques les plus riches des sites de Cuy-Saint-Fiacre, Brémontier, Orsimont, et Longueville.

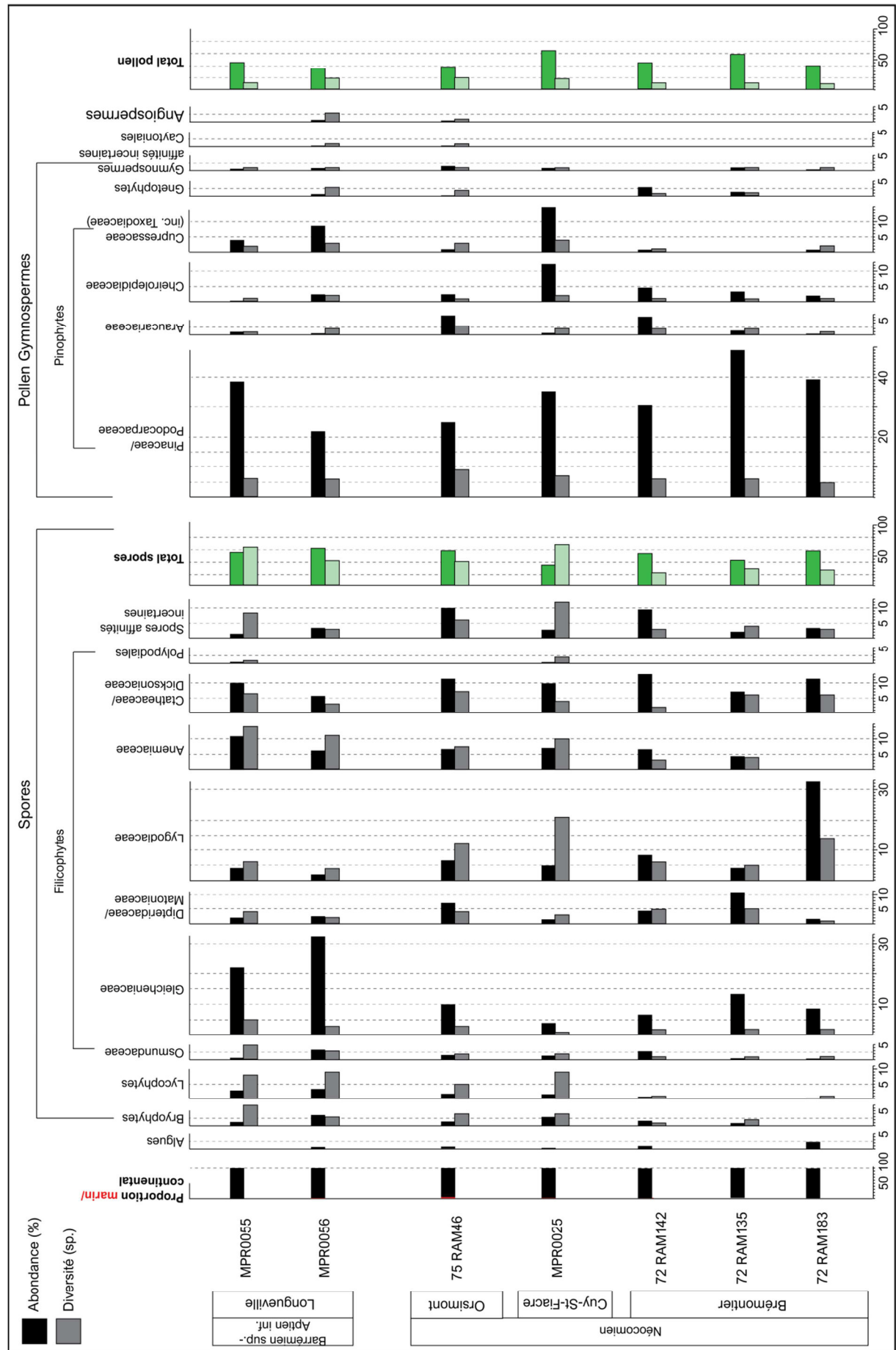


Contrairement aux assemblages présentés dans le chapitre précédent, la palynoflore wealdienne du bassin de Paris est ici globalement dominée par les grains de pollen de Pinaceae/Podocarpaceae, les Cheirolepidiaceae n'occupant qu'une portion mineure des assemblages, ainsi que par les spores de Lygodiaceae, d'Anemiaceae, de Cyatheaceae/Dicksoniaceae, et de Gleicheniaceae (Figure V.8). Les dinoflagellés, quand ils sont présents, représentent la plupart du temps moins de 1% de la palynoflore, à l'exception de l'assemblage d'Orsimont. Le ratio entre grains de pollen et spores est relativement équilibré (60-40), avec, en général, un avantage numérique pour les spores (Figure V.8). Notons que dans la figure V.8, les sites du pays de Bray sont présentés de manière à suggérer que les assemblages de Brémontier sont plus anciens que celui de Cuy-Saint-Fiacre, lui-même plus ancien que celui d'Orsimont. Cet ordre a été choisi d'après une logique géographique et paléogéographique suivant un axe nord-sud (Brémontier étant le plus au nord ; Figure V.1). Les dépôts continentaux valangino-hauteriviens du bassin de Paris se seraient en effet formés suivant ce même axe, depuis le sud de l'Angleterre jusqu'à Orléans (Buissart, 1989). Il n'est donc pas illogique d'envisager que les sables et argiles de Brémontier puissent être plus anciens que ceux appartenant à la même formation au niveau d'Orsimont. Cependant, il est tout à fait possible que l'assemblage le plus récent du site de Brémontier soit d'âge équivalent à ceux de Cuy-Saint-Fiacre ou d'Orsimont. La figure doit donc être lue avec recul et précautions.

### 3.2. *Brémontier*

L'analyse des trois échantillons de la carrière de Brémontier a permis l'identification de 76 espèces de palynomorphes, appartenant aux spores, aux grains de pollen de gymnospermes, et aux algues, entre 35 et 40 espèces ayant été identifiées pour chaque échantillon (Annexe 4C). En terme d'abondance relative, la proportion entre les spores et les grains de pollen de gymnospermes apparaît assez équilibrée pour les échantillons 72 RAM183 et 72 RAM142, mais une augmentation de l'abondance des gymnospermes est observée pour l'assemblage 72 RAM135, ces derniers représentant environ 60% de l'assemblage (Figure IV. 8).

La proportion relative des spores de l'échantillon 72 RAM183 (Brémontier 1) est très différente de celles des assemblages plus jeunes. Les spores de Lygodiaceae, qui sont dominantes dans l'assemblage le plus ancien (>30%), voient leur abondance et leur diversité diminuer significativement, représentant entre 5 et 8% des assemblages 72 RAM135



← **Figure V.8.** Evolution de l'abondance relative et de la diversité des assemblages palynologiques les plus riches de Brémontier, de Cuy-Saint-Fiacre, d'Orsimont, et de Longueville, en fonction des groupes botaniques associés aux palynomorphes (Annexe 3). La liste des espèces de chaque assemblage est fournie en Annexe 4C.

(Brémontier 2) et 72 RAM142 (Brémontier 3). Elles sont représentées par sept espèces de *Trilobosporites*, incluant *T. aequiverrucosus* et *T. valanjinensis*, dans l'assemblage le plus ancien, puis par deux espèces dans le second assemblage, et uniquement par *T. bolchovitinae* dans l'assemblage le plus récent. Les spores de *Concavissimisporites* sont principalement représentées par des spores robustes, comme *C. montuosus* et *C. exquisitus*. A l'inverse, aucune spore d'Anemiaceae n'a été rencontrée dans l'assemblage 72 RAM183, alors qu'elles deviennent un élément non négligeable des assemblages plus jeunes, représentant 5, puis 7% de l'abondance (Figure V.8). Elles sont représentées par *Appendicisporites parviangulata*, *A.* sp. cf. *A. concentricus*, *Costatoperforosporites foveolatus*, et par deux espèces de *Cicatricosisporites*. L'abondance des spores de Dipteridaceae/Matoniaceae augmente significativement entre 72 RAM183 et 72 RAM135, passant de 2% à 12%. Ces dernières sont uniquement représentées par *Dictyophyllidites harrisii* au sein de l'assemblage 72 RAM183, mais cinq nouvelles espèces de *Dictyophyllidites* assez robustes, et un spécimen apparenté à *Matonisporites*, font leur apparition dans les deux assemblages plus récents. L'abondance des spores de Gleicheniaceae s'échelonne entre 5% et 12%, moins importante pour l'échantillon 72 RAM142. Les autres spores, apparentées aux bryophytes, aux lycophytes, aux Osmundaceae, et aux spores aux affinités incertaines, représentent entre 5 et 15% de l'assemblage, et sont associées à des espèces communes, présentes dans la plupart des assemblages du Crétacé Inférieur (Annexes 4A, 4C). La répartition de l'abondance des grains de pollen de gymnospermes apparaît similaire pour les trois échantillons, indiquant une nette dominance des grains de Pinaceae/Podocarpaceae qui représentent toujours au moins 70% du spectre gymnospermien, et entre 30 et 45% de l'abondance totale (Figure V.8). Ils sont également les plus diversifiés, avec dix espèces fréquemment rencontrées au Crétacé Inférieur appartenant aux genres *Cedripites*, *Cerebropollenites*, *Podocarpidites*, *Parvisaccites* et *Pityosporites*. Les autres grains de pollen de gymnospermes appartiennent à des espèces également très fréquentes au Crétacé Inférieur, mais il paraît important de noter la présence d'*Eucommiidites minor* (gnétophytes) uniquement dans les deux assemblages les plus récents, et l'apparition du genre *Balmeiopsis* (Araucariaceae) dans l'assemblage 72 RAM135.

Les algues sont représentées par l'espèce *Schizosporis reticulatus*, rencontrée dans l'assemblage le plus ancien, et par deux autres formes non identifiées. La présence d'un dinoflagellé non identifié a été enregistrée dans l'assemblage le plus récent.

### 3.3. Cuy-Saint-Fiacre

Sur les dix échantillons analysés, ceux provenant des argiles grises ou blanches se sont avérés stériles ou très pauvres. Parmi ces derniers, seul l'échantillon MPR0024 a fourni une vingtaine de palynomorphes, rapportés aux genres communs *Gleicheniidites*, *Classopollis*, *Deltoidospora*, *Inaperturopollenites* et à quelques formes bi-ailées. Les lames correspondant à l'échantillon prélevé au niveau des lignites sommitaux (MPR0073) se sont révélées très riches en matière organique, présentant de nombreux débris de cuticules, mais aucun palynomorphe n'y a été rencontré. L'échantillon provenant des argiles noires basales (MPR0025) a, quant à lui, fourni une palynoflore riche et diversifiée, et suite à l'observation d'environ 1600 spécimens, 87 espèces ont pu être identifiées (Annexe 4C).

En termes d'abondance relative, la palynoflore de Cuy-Saint-Fiacre est dominée par les grains de pollen de gymnospermes, qui représentent plus de 60% de l'assemblage (Figure V.8). Les grains de pollen appartenant aux Pinaceae/Podocarpaceae dominent le spectre gymnospermien, et sont principalement représentés par de nombreuses espèces bi-ailées apparentées à des genres communs. Les palynomorphes liés aux Cupressaceae/Taxodiaceae sont également abondants et relativement diversifiés, et ont été rattachés aux genres *Inaperturopollenites*, *Perinopollenites* et *Taxodiaceapollenites*. Les représentants des Araucariaceae sont, quant à eux, peu nombreux et peu diversifiés, uniquement représentés par les espèces *Araucariacites australis* et *Callialasporites dampieri*. Deux espèces associées aux Cheirolepidiaceae ont été identifiées, *Classopollis torosus*, et *Cl. echinatus*, représentant environ 10% de l'assemblage (Figure V.8).

Les spores sont moins abondantes que les grains de pollen de gymnospermes, composant un peu plus de 30% de l'assemblage. Elles sont cependant nettement plus diversifiées, avec 68 espèces identifiées. Elles sont taxonomiquement dominées par les spores de filicophytes, et particulièrement par les spores de Lygodiaceae, comptant à elles seules 21 espèces. Ces dernières sont aussi abondantes que dans l'assemblage 72 RAM142 (5%), mais beaucoup plus diversifiées. Elles comprennent de nombreuses formes associées au genre *Concavissimisporites*, telles que *C. apiverrucatus*, *C. ferniensis*, *C. montuosus*, *C. uralensis* ou encore *C. verrucosus*, au genre *Trilobosporites*, avec *T. aequiverrucosus*, *T. domitus*, *T.*

*valanjinensis*, *T. granulatus*, ainsi qu'à plusieurs espèces d'*Ischyosporites*. Les spores d'Anemiaceae sont légèrement plus nombreuses qu'au sein de la palynoflore de Brémontier (7%), et relativement diversifiées, avec sept espèces de *Cicatricosisporites*, *Appendicisporites problematicus*, et *Contignisporites cooksoniae*. Les spores lisses associées aux Gleicheniales (Gleicheniaceae, Dipteridaceae/Matoniaceae) et aux Cyateaceae/Dicksoniaceae sont nombreuses (12%), mais peu diversifiées, comprenant des formes très communes du Crétacé Inférieur. Quelques espèces faiblement ornementées appartenant aux Osmundaceae et aux Polypodiales ont été observées, avec respectivement *Baculatisporites comaumensis*, *Todisporites minor*, *Laevigatosporites ovatus*, et *Leptolepidites major*. Les spores de filicophytes à affinités incertaines représentent environ 5% de l'assemblage. Elles appartiennent principalement au genre *Pilosisporites*, dont de nombreux spécimens ont été rencontrés. La présence de *Neoraistrickia truncata*, ainsi que des formes associées aux genres *Acanthotriletes* et *Granulatisporites*, est notée.

Parmi les autres spores, celles appartenant aux bryophytes sont relativement diversifiées, avec cinq espèces rattachées aux genres *Aequitriradites*, *Cooksonites*, et *Triporoletes*. Les spores de lycophytes sont étonnamment moins abondantes que les spores de bryophytes, mais plus diversifiées, principalement représentées par des formes appartenant à *Densoisporites* et à *Retitriletes*.

Un seul dinocyste, apparenté au genre *Circulodinium*, a été identifié. Un kyste d'algue aux affinités incertaines a également été observé.

### 3.4. Orsimont

L'analyse de l'assemblage du sondage d'Orsimont a permis l'identification de 78 espèces de dinoflagellés, de spores, de grains de pollen, et de kystes d'algues (Annexes 4A, 4C). Parmi les échantillons analysés dans ce chapitre, il est celui qui a fourni l'abondance la plus importante de dinoflagellés (4%), représentés par cinq espèces non stratigraphiquement significatives.

Cet assemblage est dominé taxonomiquement et numériquement par les spores (60% ; 51 espèces), dont l'abondance s'équilibre entre les Gleicheniaceae (10%), les Dipteridaceae/Matoniaceae (7%), les Lygodiaceae (7%), les Anemiaceae (6%), les Cyateaceae/Dicksoniaceae (11%), et les spores aux affinités botaniques incertaines (10%). Les spores restantes représentent moins de 10% de l'assemblage. Les Lygodiaceae sont une fois de plus les formes les plus diversifiées, avec de nombreuses espèces de

*Concavissimisporites* et d'*Ischyosporites*, mais une seule espèce de *Trilobosporites*, identifiée comme *T. sp. cf. T. obsitus*, a été observée. Les spores de *Concavissimisporites* sont principalement représentées par de grandes formes concaves, finement verruquées, identifiées comme *C. informis*, *C. irroratus*, et *C. verrucosus*. Les Anemiaceae, moins diversifiées, sont principalement représentées par *Cicatricosisporites*. La présence d'espèces assez rares, non rencontrées dans les assemblages précédents, comme *Cicatricosisporites subrotundus*, et *Appendicisporites crimensis*, est cependant à souligner. Les spores de lycophytes sont moins diversifiées que celles de l'assemblage de Cuy-Saint-Fiacre. Cependant, trois espèces non rencontrées dans les assemblages précédemment décrits font leur apparition : *Sestrosporites pseudoalveolatus*, *Taurocusporites segmentatus*, et *Tigrisporites scurrandus*. Les spores à affinités incertaines sont principalement représentées par des formes attribuées à *Pilosisporites*, et à *Bullasporis*.

Les grains de pollen de gymnospermes représentent environ 35% de l'assemblage, et sont ici aussi dominés par les Pinaceae/Podocarpaceae, cependant moins nombreux que dans les assemblages précédents. Les grains d'Araucariaceae deviennent, quant à eux, plus nombreux et légèrement plus diversifiés, (5%), assez similairement à l'assemblage 72 RAM135 (Figure V.8). Les grains appartenant à *Alisporites*, aux affinités gymnospermiennes (pteridospermiennes ?) incertaines, sont également légèrement plus abondants (2%).

Les algues d'eau douce, peu abondantes (<1%), sont représentées par les espèces *Ovoidites parvus* et *Schizosporis reticulatus*.

### 3.5. Longueville

Les deux assemblages fertiles de la carrière de Longueville ont fourni une palynoflore composée de 113 espèces de palynomorphes continentaux, et d'une espèce de dinoflagellé indéterminée (Annexes 4A, 4C). Cette palynoflore est assez similaire à celle des dépôts barrémiens du sud-est de l'Angleterre en termes d'espèces communes, mais diffère par l'abondance des groupes botaniques la composant (Chapitre III).

Les spores dominent ici aussi l'assemblage taxonomiquement (85 espèces sur 114) et numériquement (>60%). Contrairement aux assemblages décrits précédemment, ce sont les Gleicheniaceae qui sont ici les plus abondantes (22–32%), représentées par de nombreuses espèces de *Gleicheniidites*, dont la forme rare *G. bulbosus*. Les Lygodiaceae deviennent moins abondantes (<5%) et moins diversifiées, représentées par quelques espèces de *Concavissimisporites*, *Ischyosporites*, et par deux nouvelles espèces de *Trilobosporites*,

identifiées comme *T. hannonicus* et *T. humilis* (Annexe 4C ; Figure V.8). Les Anemiaceae, quant à elles, deviennent nettement plus abondantes (6–11%) et plus diversifiées qu'au sein des assemblages du pays de Bray, représentées cette fois par onze espèces d'*Appendicisporites*, dont *A. sellingii*, *A. crimensis*, et *A. erdtmanii*, six espèces de *Cicatricosporites*, incluant *C. subrotundus*, et par *Contignisporites cooksoniae*. Les spores de lycophytes sont également légèrement plus abondantes (7–11%) et beaucoup plus diversifiées, comprenant de nombreuses formes attribuables à *Retitriletes*, ainsi que des espèces plus rares, comme *Tigrisporites scurrandus* ou *Echinatisporis varispinosus* (Annexe 4C ; Figure V.8). Les spores de bryophytes sont particulièrement diversifiées au sein de l'assemblage MPR0055, incluant de nombreuses formes associées aux Sphagnaceae, comme *Stereisporites* et *Cingutriletes* (Annexe 3). Les spores d'Osmundaceae sont, elles aussi, plus diversifiées qu'au sein des assemblages précédents, représentées par des formes communes comme *Baculatisporites* ou *Osmundacidites*. Parmi les spores à affinités botaniques incertaines, la présence de *Stoverisporites lunaris* est à noter.

Les grains de pollen sont ici aussi dominés par les Pinaceae/Podocarpaceae (20–40%), bien que l'assemblage MPR0056 présente un spectre gymnospermien plus équilibré avec les grains de pollen de Cupressaceae (8%) et de Cheirolepidiaceae (2%), quasiment absents de l'assemblage MPR0055. Parmi les Pinaceae/Podocarpaceae, la présence de *Dacrycarpites* sp. est notée pour la première fois. Les grains de pollen de gnétophytes sont particulièrement diversifiés dans l'assemblage MPR0056, incluant quelques formes attribuables à *Eucommiidites*, ainsi qu'*Equisetosporites concinnus*. Ce même assemblage a également permis d'observer pour la première fois trois formes associées à des angiospermes basales, rapprochées des genres *Stellatopollis*, *Clavatipollenites*, et *Monosulcites*. Deux espèces d'algues sont présentes, associées aux espèces *Schizospories reticulatus*, et *Chomotriletes minor*, cette dernière étant également signalée pour la première fois au sein des assemblages observés jusqu'ici.

#### 4. Biostratigraphie

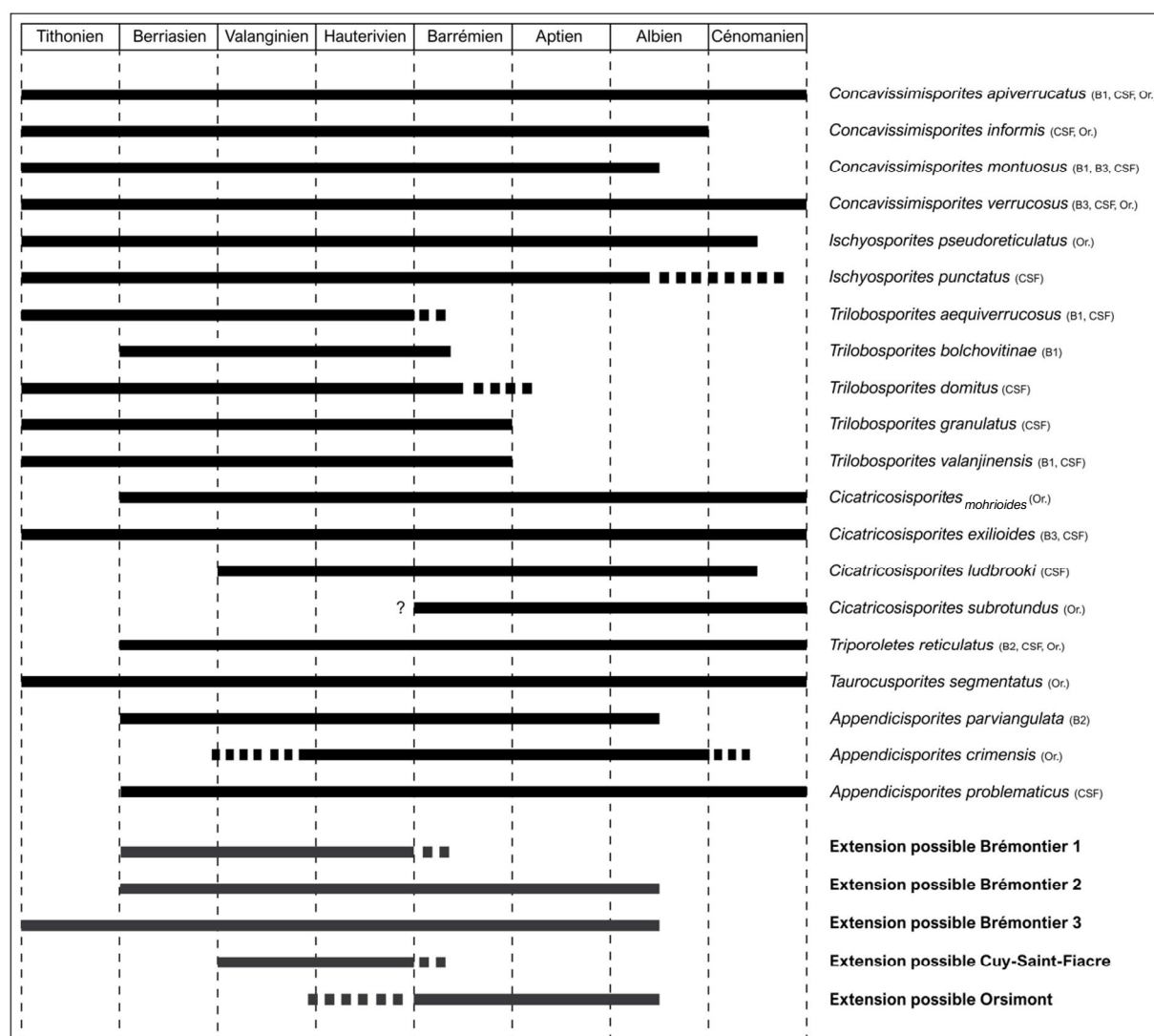
##### 4.1. Age des dépôts sablo-argileux néocomiens du pays de Bray

Comme introduit dans la section 2.1., les données bibliographiques concernant l'âge des dépôts de la formation sablo-argileuse néocomienne du pays de Bray suggèrent un intervalle stratigraphique s'échelonnant entre le Valanginien et l'Hauterivien inférieur, bien que cette



datation ne s'appuie sur aucune vérification solide. La distribution temporelle de 20 espèces biostratigraphiquement informatives, identifiées dans les assemblages de Brémontier, de Cuy-Saint-Fiacre, et d'Orsimont, semble indiquer que les palynoflores n'ont pas toutes le même âge (Figure V.9).

Les assemblages présentant en commun le plus d'espèces biostratigraphiquement informatives sont ceux de Brémontier 1 et de Cuy-Saint-Fiacre, partageant plusieurs formes de *Trilobosporites* et de *Concavissimisporites* typiques du début du Crétacé Inférieur (Figure



**Figure V.9.** Distribution temporelle de 20 espèces identifiées dans les assemblages néocomiens du pays de Bray, basée sur leur occurrence dans la littérature et les données fournies par Burden et Hills (1989), associée à l'extension stratigraphique possible de chaque assemblage. Les assemblages dans lesquels les espèces ont été rencontrées sont indiqués entre parenthèses. B1 = Brémontier 1 (72 RAM183); B2 = Brémontier 2 (72 RAM135); B3 = Brémontier 3 (72 RAM142); CSF = Cuy-Saint-Fiacre (MPR0025); Or. = Orsimont (75 RAM46).

V.9). Leur extension stratigraphique s'échelonne du Berriasien à l'Hauterivien supérieur pour Brémontier 1, et du Valanginien à l'Hauterivien supérieur (potentiellement Barrémien inférieur) pour Cuy-Saint-Fiacre. Des formes semblables sont encore abondantes dans l'assemblage de Brémontier 2 (Annexe 4C), mais sont quasi-absentes des palynoflores de Brémontier 3 et d'Orsimont. Les assemblages de Brémontier 2 et de Brémontier 3 ont fourni moins d'espèces informatives, et présentent une extension stratigraphique plus étendue, allant du Tithonien-Berriasien jusqu'à l'Albien inférieur. L'assemblage de Brémontier 3 partage tout de même plusieurs espèces avec l'assemblage de Cuy-Saint-Fiacre, comme *Cicatricosisporites exilioides* et *Concavissimisporites verrucosus*. Bien que cette dernière présente une extension stratigraphique assez étendue, il a été précédemment établi qu'elle devenait abondante à partir du Valanginien (Chapitre III), et n'a ici été rencontrée que dans les assemblages de Brémontier 3, de Cuy-Saint-Fiacre, et d'Orsimont. De plus, l'assemblage de Brémontier 3 a permis d'observer une espèce très semblable à *Appendicisporites concentricus* (*Appendicisporites* sp. cf. *A. concentricus*), originellement décrite au sein des dépôts barrémiens-albiens d'Angleterre, dont aucune mention n'a été faite au sein de dépôts anté-hauteriviens (Kemp, 1970 ; Batten, 1978). Cette espèce n'a cependant pas été incluse dans la Figure V.9, car la forme observée ici n'est pas tout à fait identique.

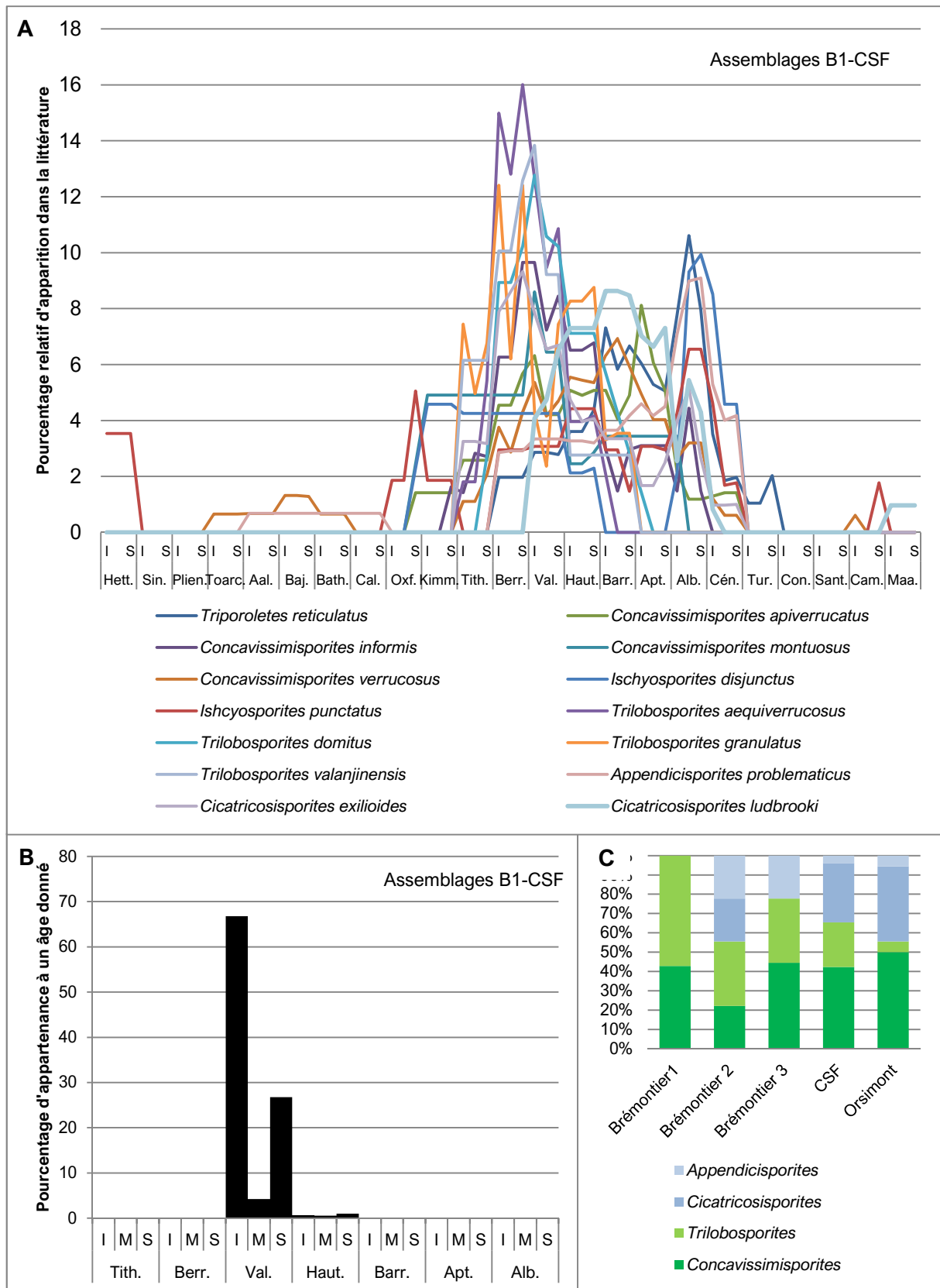
L'assemblage d'Orsimont a permis d'identifier deux espèces, *Appendicisporites crimensis* et *Cicatricosisporites subrotundus*, qui indiqueraient que l'assemblage ne pourrait pas s'être formé avant l'Hauterivien. La forme attribuée à *Appendicisporites crimensis*, très rare, est identique à l'holotype illustré par Bolchovitina (1961), originellement observé au sein d'assemblages hauteriviens. Les mentions de cette espèce dans la littérature ultérieure se basent cependant essentiellement sur une forme légèrement différente, également illustrée par Bolchovitina (Pocock, 1964 ; Burden et Hills, 1989 ; Tome 2). Pocock (1964) suggère une distribution allant de l'Hauterivien à l'Albien pour cette espèce, mais Burden et Hills (1989) précisent, sans être sûrs, que celle-ci pourrait s'étendre jusqu'au Berriasien. La forme observée ici n'a cependant pas été retrouvée dans des dépôts plus anciens que hauteriviens. La présence de *Cicatricosisporites subrotundus* est intéressante, puisque celle-ci n'a jamais été mentionnée dans des assemblages anté-barrémiens (Gradstein et al., 1976 ; Burden et Hills, 1989). La présence de formes encore similaires aux espèces de *Trilobosporites* fortement ornementées typiques du Berriasien-Valanginien (*Trilobosporites* sp. cf. *T. aequiverrucosus* ; Annexe 4C) au sein de l'assemblage d'Orsimont suggère cependant que celui-ci ne serait pas plus jeune que hauterivien. De plus, les couches de grès ferrugineux coiffant les niveaux d'argiles réfractaires, desquelles provient cet échantillon, sont considérées comme appartenant

à l'Hauterivien supérieur (voir section 2). La présence de *Cicatricosisporites subrotundus* au sein de cet assemblage indiquerait alors que cette espèce possède une distribution temporelle plus étendue qu'admise jusqu'alors, et soit susceptible d'être rencontrée dans des dépôts d'âge Hauterivien, ici probablement Hauterivien inférieur.

L'échantillon récolté au sein des dépôts d'argiles noires de la base de la série de Cuy-Saint-Fiacre et celui extrait du sondage à la moto-tarière effectué à la carrière de Brémontier (Brémontier 1 = 72 RAM183) proviennent certainement de couches d'âge équivalent, correspondant à la base de la série argilo-sableuse néocomienne du pays de Bray. La présence de nombreuses espèces de *Trilobosporites* fortement ornementées, couplée à celle de *Cicatricosisporites ludbrooki* suggère que l'âge de ces dépôts est certainement Valanginien. Ajouté à cela, la composition de ces assemblages apparaît similaire à la palynoflore anglaise du Valanginien inférieur décrite dans le chapitre III. Celle-ci ne comporte cependant pas de spécimen identifié comme *Appendicisporites*, mais de plus nombreuses formes finement verruquées associées à *Concavissimisporites verrucosus*, ainsi que des spores d'Anemiaceae plus abondantes. Pour tester cette hypothèse, la méthode des courbes de fréquence exposée dans les chapitres précédents a été testée pour ces deux assemblages (Figure V.10A, V.10B). Elle n'a cependant pas pu être testée sur les autres assemblages, présentant trop de formes intermédiaires non recensées dans la littérature.

Confirmant l'hypothèse suggérée par les données bibliographiques disponibles quant à l'âge des dépôts de cette formation, l'intervalle stratigraphique indiqué par l'interprétation des courbes de fréquence des quatorze espèces considérées ici correspond au Valanginien-Hauterivien (Figure V.10B). L'intervalle le plus probable quant à la formation des dépôts ayant livrés les assemblages de Brémontier 1 et de Cuy-Saint-Fiacre s'avère ici être le Valanginien (ca. 98%), plus particulièrement le Valanginien inférieur, dont la probabilité est supérieure à 60%. Suite aux observations faites sur l'assemblage barrémien du sud de l'Angleterre, quant à la marge d'erreur possible à considérer en utilisant cette méthode, il convient d'être prudent, et de ne pas surinterpréter ces résultats. Un âge Valanginien est donc fortement indiqué pour ces deux assemblages, possiblement Valanginien inférieur, mais un âge Valanginien moyen ou supérieur est également probable.

Pour ces mêmes assemblages, les graphes correspondant à la proportion de la diversité spécifique entre les spores de Lygodiaceae et d'Anemiaceae indiquent une représentation plus importante des Lygodiaceae, particulièrement pour Brémontier 1, où aucune spore d'Anemiaceae n'a été observée (Figure V.10C). Les spores de *Trilobosporites* sont nettement



**Figure V.10.** Courbes de fréquence lissées de quatorze espèces sélectionnées présentes dans les assemblages de Brémontier 1 et de Cuy-Saint-Fiacre (A), associées au graphe indiquant l'âge probable de l'assemblage (B). C. Proportions de la diversité spécifique des spores de Lygodiaceae et d'Anemiaceae des assemblages du pays de Bray.

plus diversifiées que les spores d'*Appendicisporites* au sein de l'assemblage de Cuy-Saint-Fiacre. Ces graphes correspondent bien aux proportions observées pour les assemblages berriasiens-valanginiens du sud-est de l'Angleterre, et à ceux ayant servi à construire le modèle théorique (Figures II.11, III.5). L'utilisation de ces deux méthodes, couplée aux observations lithologiques et biostratigraphiques avancées précédemment, confirmerait alors un âge Valanginien pour ces deux assemblages.

La composition des trois autres assemblages, ainsi que leur position stratigraphique (argiles grises réfractaires et lignites, et non argiles noires basales) suggère que ceux-ci sont plus jeunes. Comme indiqué précédemment, la palynoflore d'Orsimont est certainement d'âge Hauterivien inférieur. Cette hypothèse est appuyée par la répartition de la diversité des spores de Lygodiaceae et d'Anemiaceae, montrant un équilibre entre la diversité des formes attribuées à *Trilobosporites* et à *Appendicisporites*, typique des graphes des assemblages hauteriviens (Figures II.11, III.5, V.10C). Les palynoflores de Brémontier 2 et de Brémontier 3 sont plus difficiles à dater. Présentant des assemblages intermédiaires à ceux de Brémontier 1, de Cuy-Saint-Fiacre, et d'Orsimont, leur âge se situe entre le Valanginien inférieur-moyen et l'Hauterivien inférieur.

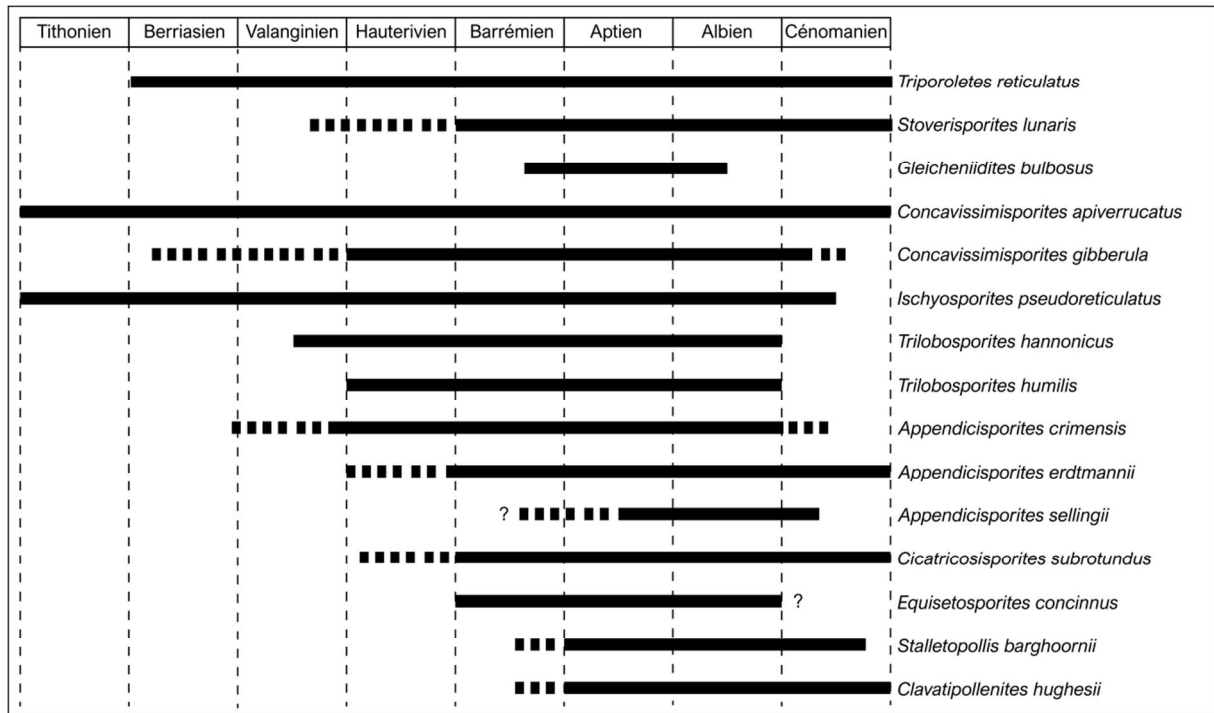
Ainsi, la formation néocomienne du pays de Bray n'est pas cantonnée à un intervalle stratigraphique restreint, mais s'est certainement formée du Valanginien inférieur-moyen jusqu'à l'Hauterivien inférieur. Elle est à corréliser avec les dépôts wealdiens du sud-est de l'Angleterre correspondant à la partie supérieure des « *Hastings Beds* » (Formation de Whadhurst Clay–Formation d'Upper Tunbridge Wells) et à l'extrême base des « *Weald Clay* » (Allen et Wimbledon, 1991 ; Figure I.3).

#### 4.2. Age des dépôts de Longueville

Suite à son analyse palynologique sur les dépôts argileux de la carrière de Longueville, Herngreen (1971) attribue un âge Barrémien supérieur-Aptien inférieur à la succession, s'appuyant pour cela sur la distribution stratigraphique de plusieurs espèces. Cependant, nombre des espèces utilisées présentent une distribution erronée, et souvent beaucoup plus longue que suggérée par Herngreen (1971, p. 287). Ainsi, *Pilosisporites trichopapillosus*, *Parvisaccites radiatus*, *Trilobosporites apiverrucatus*, qui, selon Herngreen, disparaissent à partir de l'Albien inférieur, présentent cependant une distribution allant au moins jusqu'au Cénomaniens (Chapitre III, Burden et Hills, 1989). De même, *Trilobosporites canadensis*, *Foveotriletes subtriangularis*, et *Chomotriletes fragilis* affichent une distribution allant du

Barrémien inférieur jusqu'à l'Albien inférieur. *Trilobosporites canadensis* couvre en fait un intervalle qui débute au Jurassique Supérieur, et n'est plus mentionné dans la littérature après le Barrémien inférieur (Chapitre III ; Burden et Hills, 1989). Les deux autres espèces sont assez communes, et peuvent être rencontrées au sein de dépôts couvrant la totalité du Crétacé Inférieur (Burden et Hills, 1989 ; obs. pers.). La distribution d'*Equisetosporites ovatus*, couvrant l'intervalle correspondant au Barrémien supérieur–Turonien inférieur semble cependant correcte. Ainsi, même si la conclusion stratigraphique tirée par Hengreen paraît logique, d'après la position des échantillons et la ressemblance générale des assemblages avec ceux des dépôts barrémiens du sud-est de l'Angleterre (Chapitre III), l'âge de la palynoflore de Longueville est ici vérifié.

La distribution temporelle de quinze espèces présentes à Longueville indique un intervalle stratigraphique s'échelonnant du Barrémien terminal (voir Aptien inférieur) jusqu'à l'Albien inférieur (Figure V.12). La présence de *Gleicheniidites bulbosus* est très informative, cette espèce présentant la distribution stratigraphique la plus courte, et n'ayant pas été rencontrée dans des sédiments plus anciens que le Barrémien supérieur (Lister et Batten, 1995). Les considérations stratigraphiques concernant les espèces *Stoverisporites lunaris*, *Trilobosporites hannonicus*, *Appendicisporites selligii* et *A. erdtmanii* sont disponibles dans le Chapitre III (section 3.1), ces espèces ayant également été rencontrées au sein de l'assemblage barrémien du sud-est de l'Angleterre. Les observations faites dans la section précédente quant à la distribution temporelle de *Cicatricosisporites subrotundus* ont été prises en compte ici, l'espèce présentant désormais une extension couvrant potentiellement l'Hauterivien (Figure V.12). La prise en compte de la distribution temporelle de *Stellatopollis barghoornii* et de *Clavatipollenites hughesii*, associée aux angiospermes, est en accord avec un âge maximal Barrémien supérieur (Burden et Hills, 1989). La présence de *Clavatipollenites* a déjà été notée dans des dépôts du Barrémien supérieur dans le sud de la France (Arnaud-Vanneau et Médus, 1977), mais c'est la première fois que *Stellatopollis* est observée dans des dépôts aussi anciens, en France (voir Tome 2, Pl. 15.I pour illustration). Des formes similaires ont été trouvées au sein des dépôts barrémo-aptiens d'Angleterre et de Belgique, correspondant aux « *Superret-croton biorecord* » définis par Hughes et al. (1979), mais différent de la forme identifiée ici par la disposition, la taille, et le nombre de projections supratactales (Hughes et al., 1979 ; Hughes et McDougall, 1990 ; Dejax et al., 2007a, 2007b). Cette forme est bien plus similaire à l'espèce type *S. barghoornii*, originellement décrite par Doyle et al. (1975), qui provient de dépôts albiens des Etats-Unis.



**Figure V.12.** Distribution temporelle de quinze espèces de spores et de grains de pollen composant la palynoflore de Longueville, basée sur leur occurrence respective dans la littérature, ainsi que sur les distributions proposées par Burden et Hills (1989).

La limite inférieure de l'assemblage de Longueville, correspondant au Barrémien terminal-Aptien inférieur est donc bien définie par l'assemblage palynologique observé. Sa limite supérieure est cependant moins claire et doit être argumentée par d'autres moyens. Les dépôts wealdiens du Boulonnais sont coiffés par des couches marines aptiennes. C'est le cas de la formation du Cat-Cornu (Verlincthun, sud du Boulonnais), qui correspond à une fine couche de nodules phosphatés contenant une faune marine riche, principalement composée d'ammonites suggérant un âge de dépôt Aptien inférieur (Bonte et al., 1985 ; Robaszynski et Amédro, 1986). Cette formation repose directement sur des sables argileux et sables blancs de la partie supérieure des dépôts wealdiens, équivalents aux niveaux sommitaux de la coupe de Longueville (Robaszynski et Amédro, 1986 ; Figure V.6). Ainsi, la palynoflore des niveaux étudiés à Longueville, forcément plus ancienne, correspond incontestablement à un assemblage d'âge Barrémien terminal-Aptien basal, confirmant et affinant l'hypothèse avancée par Herngreen (1971).



## 5. Interprétations paléoclimatiques et paléoenvironnementales

L'étude de la minéralogie des argiles peut fournir des informations précieuses quant aux conditions climatiques et topographiques contemporaines à leur formation. La minéralogie des argiles du Crétacé Inférieur d'Europe de l'Ouest a fait l'objet de deux principales synthèses, effectuées par Sladen (1983), et par Sladen et Batten (1984), cette dernière étant particulièrement intéressante ici puisqu'elle couple les interprétations climatiques tirées à la fois d'informations lithologiques (la composition des argiles) et palynologiques (l'analyse des palynofaciès). Elle se concentre cependant sur les dépôts wealdiens du sud de l'Angleterre, contrairement à l'analyse de Sladen (1983) qui prend en compte la composition minéralogique de plusieurs zones européennes, incluant le pays de Bray et le Boulonnais. Il observe une tendance générale en Europe de l'Ouest, caractérisée par :

- l'augmentation de la proportion de kaolinite, couplée à la diminution des argiles mixtes (« *mixed layer minerals* ») du Tithonien au Valanginien, indiquant le passage d'un climat semi-aride dans des environnements de bas-reliefs, à un climat plus humide, chaud-tempéré, associé à des reliefs plus marqués ;
- la diminution progressive des kaolinites, couplée à l'augmentation des argiles mixtes du Valanginien moyen à l'Aptien inférieur, reflétant l'immersion graduelle des terres par des mers peu profondes, abaissant effectivement le relief des zones sources, et entraînant une aridification du milieu.

Le graphe correspondant au pays de Bray (Sladen, 1983, Fig. 7) indique une proportion en kaolinites nettement supérieure durant le Valanginien et l'Hauterivien (65 → 55%) que celles indiquées dans les régions voisines, comme dans le bassin du Weald anglais (40 → 35%), dans le Yorkshire (40%), ou au niveau de la mer du Nord (25 → 20%), proportion logiquement associée à des valeurs plus basses d'argiles mixtes. Ces proportions reflètent l'existence d'un environnement associé à des reliefs particulièrement marqués, sous un climat chaud et très humide, qui devient plus aride en allant vers le nord.

La palynoflore valangino-hauterivienne du pays de Bray reflète ces conditions climatiques chaudes et bien plus humides que celles régnant au Tithonien–Berriasien en Charentes, étant dominée par les spores de Lygodiaceae, d'Anemiaceae, et de Cyatheaceae/Dickoniaceae, et par les grains de Pinaceae/Podocarpaceae, les grains de Cheirolepidiaceae et de Cupressaceae étant très minoritaires (Annexe 3 ; Chapitres III, IV). L'assemblage de Cuy-Saint-Fiacre suggère cependant des conditions localement légèrement plus arides, illustrées par une proportion de *Classopollis* et de grains de Cupressaceae plus importante (Figure V.8).

L'augmentation de la proportion des grains d'Araucariaceae au sein des assemblages d'Orsimont et de Brémontier 3 indiquerait également des conditions légèrement plus arides que celles associées aux assemblages de Brémontier 1 et de Brémontier 2. Couplée à l'observation de quelques dinoflagellés dans l'assemblage d'Orsimont, et aux données fournies par Sladen (1983), cette légère aridification est logiquement associée à l'arrivée d'apports marins occasionnels au sein des dépôts, dès l'Hauterivien. Ces apports sont probablement associés à l'expansion de l'Océan alpin vers le nord, dont les premiers dépôts marins correspondants sont enregistrés dès le Valanginien supérieur/Hauterivien inférieur dans le sud du bassin de Paris (Chapitre I.3). Bien qu'il n'atteigne la zone correspondant au pays de Bray qu'à partir de l'Aptien, des systèmes estuariens reliés à cet océan ont pu permettre une connexion éloignée avec les environnements continentaux du pays de Bray, expliquant ainsi la présence de dinoflagellés, et l'aridification (très légère) du milieu. Aucun dinoflagellé n'a cependant été observé dans l'assemblage de Brémontier 3, possiblement expliqué par la position plus septentrionale du site par rapport à Orsimont.

Similaire à celle des palynoflores du Valanginien-Hauterivien du sud-est de l'Angleterre et du Portugal, la composition des assemblages du pays de Bray suggère l'existence d'environnements au sein desquels une communauté diversifiée de fougères a pu se développer sous un climat subtropical, associé à un fort taux d'humidité (Sladen, 1983). Ces environnements correspondent probablement à des milieux humides comme des sous-bois, des plaines d'inondation, ou des abords de rivière (Abbink et al., 2004 ; Mendes et al., 2019 ; Chapitre III).

Au Barrémien terminal/Aptien basal, les graphes de proportions des argiles de Sladen (1983) indiquent une valeur des kaolinites avoisinant les 40% pour le Boulonnais, bien moins importante que les proportions observées pour les niveaux valanginiens-hauteriviens du pays de Bray, reflétant une aridification du milieu. Cette valeur est cependant bien plus élevée que celles des niveaux tithoniens-berriasiens inférieurs enregistrés en Europe de l'Ouest, plus proches des 10% (Sladen, 1983). Cette aridification, s'amorçant au Barrémien, et culminant à l'Aptien inférieur avec le premier événement océanique anoxique du Crétacé, a déjà été reconnue, et semble généralisée à toute l'Europe de l'Ouest (Ruffell et Batten, 1990). Ruffell et Batten (1990) notent plusieurs indices lithologiques, paléontologiques, et minéralogiques pour reconnaître une phase climatique aride. Ils y incluent notamment la formation de dépôts rouges (« *red beds* »), la faible diversité des palynoflores continentales, et la dominance de *Classopollis* au sein des assemblages. Ces trois paramètres sont particulièrement bien illustrés

au niveau des dépôts tithoniens-berriasiens des Charentes (Chapitre IV), mais sont moins évidents à Longueville, l'assemblage palynologique étant très diversifié, et ne comportant qu'une très faible proportion de *Classopollis* (Figure V.8).

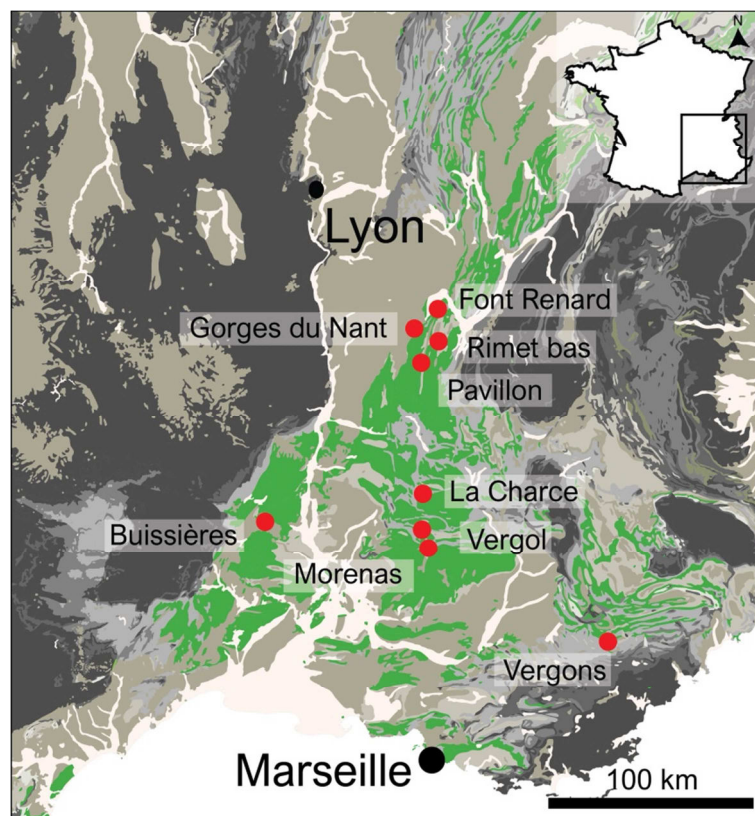
Cependant, une légère aridification se reflète tout de même sur la composition de la palynoflore, affichant des proportions plus importantes de grains de Cupressaceae, comparativement aux assemblages du pays de Bray (excepté Cuy-Saint-Fiacre ; Figure V.8). Dominé par les spores, très diversifiées, et par les grains de pollen de Pinaceae/Podocarpaceae, cet assemblage est cependant indicatif de conditions globalement humides, comme précisé par Herngreen (1971), puis par Ruffell et Batten (1990), qui mentionnent le contenu palynologique de cette carrière en s'appuyant sur le travail de Herngreen. Contrairement aux assemblages du pays de Bray, la palynoflore de Longueville est dominée par les spores de Gleicheniaceae, associées à des plantes pionnières, colonisant la plupart du temps des habitats instables (Annexe 3 ; Chapitre III). Cette dominance peut également être le reflet de la mise en place de conditions climatiques plus arides, au moins de manière saisonnière. L'assemblage palynologique de Longueville, caractérisé à la fois par son importante diversité, notamment de spores d'Anemiaceae et de Lygodiaceae, et par la dominance des spores de Gleicheniaceae et des grains de pollen de Pinaceae/Podocarpaceae, reflèterait alors l'existence d'un environnement généralement chaud et humide, au sein duquel une communauté diversifiée de mousses et de fougères aurait pu se développer, soumis saisonnièrement à une aridification marquée, laissant alors la place à une flore plus xérique notamment composée par des Gleicheniaceae et des Cupressaceae.

## **6. Comparaisons avec les palynoflores valangino-aptiennes du sud-est de la France**

Durant l'intervalle de temps couvrant le Valanginien–Aptien, la zone correspondant aujourd'hui au sud-est de la France est immergée par l'Océan alpin, qui progresse vers le nord (Chapitre I.3). Les palynoflores continentales étudiées proviennent donc des zones encore émergées bordant les côtes délimitant cet océan, à savoir une partie du Massif central, du bassin de Paris, ainsi que la partie sud du massif anglo-brabant. La composition générale de ces palynoflores est donc à considérer avec précaution quand elle est utilisée pour des comparaisons avec des assemblages provenant de dépôts continentaux, car celle-ci peut comporter des biais liés au transport préférentiel de certains palynomorphes (formes légères

ou anémophiles, comme les spores de petite taille, les grains de pollen de *Classopollis*, ou les grains bi-ailés).

Afin d'appréhender les changements paléofloristiques et climatiques de cette période à une échelle plus globale, l'analyse de la composition d'assemblages palynologiques continentaux valangino-aptiens provenant de neuf sites du sud-est de la France a été effectuée ici, basée à la fois sur des interprétations de données bibliographiques (Kujau et al., 2013 ; Arnaud-Vanneau et Médus, 1977 ; assemblages valanginiens et barrémo-aptiens), et sur l'acquisition de données inédites (assemblages hauteriviens ; Londeix, 1990 ; Figure V.13).



**Figure V.13.** Localisation des principaux sites du sud-est de la France ayant fourni des palynoflores continentales valangino-aptiennes, dont la composition est assez riche ou a été assez détaillée dans la littérature pour permettre des comparaisons (Annexe 1). Les sites de Buisnières et de Vergons correspondent à des observations personnelles, basées sur les travaux de Londeix (1990). La Charce, Vergol, Morenas = palynoflores valanginiennes étudiées par Kujau et al. (2013) ; Gorges du Nant, Font Renard, Rimet bas, Pavillon = palynoflores barrémo-aptiennes étudiées par Arnaud-Vanneau et Médus (1977) ; Buisnières, Vergons = palynoflores hauteriviennes étudiées ici.

L'étude d'assemblages continentaux valanginiens, provenant de trois sections situées dans le Vercors, a été effectuée par Kujau et al. (2013) à des fins de reconstitutions paléoclimatiques (Figure V.13, sites de La Charce, Vergol et Morenas). Aucune liste spécifique n'est cependant

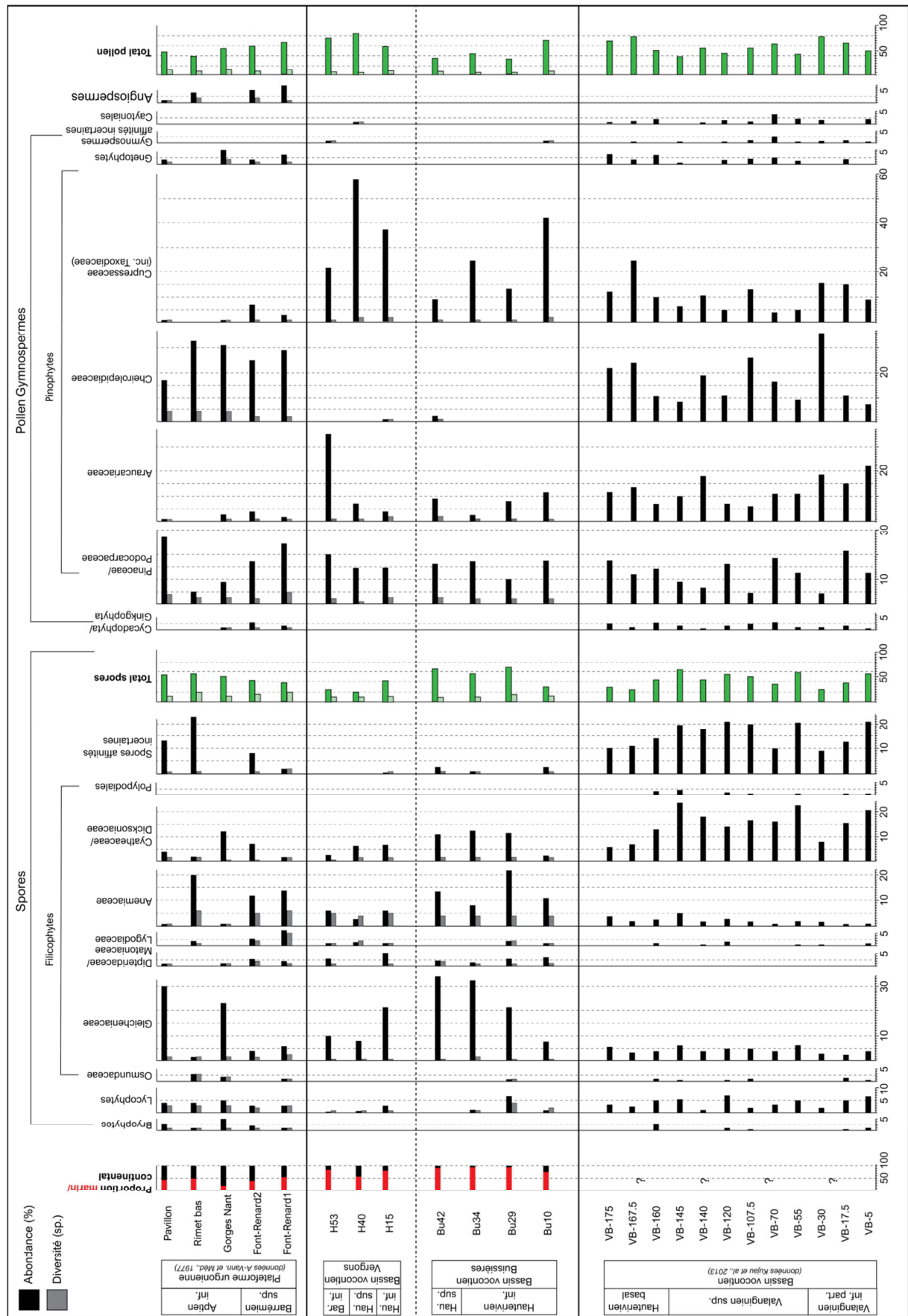
fournie, et seule l'abondance des genres et des groupes botaniques y est représentée. Les données des niveaux significatifs ont été extraites de leur figure 6 (Kujau et al., 2013, p. 60), et ont ici été reportées sur la partie inférieure de la Figure V.14 .

Les assemblages continentaux de l'Hauterivien et d'une portion du Barrémien inférieur proviennent de deux sections (Buissières et Vergons), étudiées par L. Londeix pour l'établissement de sa thèse portant sur la stratigraphie des dinoflagellés de l'Hauterivien-Barrémien inférieur (originellement Valanginien supérieur–Barrémien inférieur) du domaine vocontien (Londeix, 1990). J'ai personnellement observé le contenu de sept échantillons sélectionnés et prêtés par L. Londeix, afin d'y observer les quelques palynomorphes continentaux présents, et ai reporté les résultats obtenus sur la seconde portion de la Figure V.14. La liste spécifique est fournie en Annexe 4E (voir Londeix, 1990, pp. 53–56, 76 pour la position exacte des échantillons analysés ici).

Enfin, les palynoflores continentales du Barrémien supérieur-Aptien inférieur considérées ici ont été analysées par Arnaud-Vanneau et Médus (1977), et proviennent de cinq sites appartenant à la plateforme urgonienne du Vercors, située au nord-est du massif du Vercors (Figures V.13, sites de Font Renard 1 et 2, Rimet bas, Gorges du Nant, et Pavillon). Les données illustrées dans la dernière partie de la Figure V.14 ont été extraites à partir de leur tableau 1 (Arnaud-Vanneau et Médus, 1977, p. 42), fournissant une liste spécifique par site, ainsi que l'abondance de chaque espèce.

Plusieurs observations générales peuvent être faites suite à l'observation de la composition de ces assemblages :

Les grains de pollen de Cheirolepidiaceae sont bien plus abondants ici qu'au sein des assemblages précédemment décrits dans ce chapitre. Leur abondance augmente entre le Valanginien inférieur et l'Aptien inférieur, passant d'en moyenne 10–15% à environ 30%, à l'exception de la fin du Valanginien inférieur, pour lequel ils affichent une abondance supérieure à 30% (Figure V.14). Cette valeur indique une augmentation relative de l'aridité à la fin du Valanginien inférieur, notée par Kujau et al. (2013), suivie par le retour à des conditions plus humides. Cette augmentation soudaine et ponctuelle est à mettre en relation avec l'augmentation similaire observée au sein de l'assemblage de Cuy-Saint-Fiacre, probablement d'âge équivalent (section 4). Il est alors possible qu'un bref épisode aride se soit mis en place à la fin du Valanginien inférieur en France, et peut-être en Europe, au sein d'une période considérée comme humide. L'analyse des échantillons du sud-est de l'Angleterre semble en effet confirmer l'existence d'une phase plus aride au Valanginien



← **Figure V.14.** Evolution de l'abondance relative et de la diversité des assemblages palynologiques valangino-aptiens du sud-est de la France, en fonction des groupes botaniques associés aux palynomorphes, basée sur les données extraites des études de Kujau et al. (2013), d'Arnaud-Vanneau et Médus (1977), et d'observations personnelles basées sur des échantillons dont le contenu marin a été analysé par Londeix (1990).

inférieur-moyen (MCP368), que Sladen et Batten (1984) associaient à une baisse importante des précipitations (Chapitre III). Kujau et al. (2013) expliquent ce phénomène par l'existence d'une ceinture de haute pression subtropicale, qui se serait momentanément déplacée/étendue à des latitudes plus élevées, et subséquemment retirée. L'augmentation graduelle des Cheirolepidiaceae du Valanginien à l'Aptien reflète ici aussi l'aridification généralisée observée au Barrémien–Aptien en Europe de l'Ouest (section 5). Il paraît cependant important de noter qu'étonnement, très peu de spécimens attribués à *Classopollis* ont été observés au sein des assemblages hauteriviens-barrémiens de Buissières et de Vergons. Ils sont apparemment remplacés par les grains de pollen de Cupressaceae, identifiés ici comme *Inaperturopollenites*, très abondants (Figure V.14). L'abondance généralement plus importante des Cheirolepidiaceae, comparée à celle des palynoflores du bassin de Paris, peut être en partie due à un biais de transport, mais reflète aussi certainement des écosystèmes végétaux différents de ceux observés dans le pays de Bray et dans le Boulonnais, qui se sont probablement mis en place au sein d'environnements côtiers, composés de plantes plus tolérantes aux conditions xériques induites par la proximité du milieu marin.

Concernant les spores, celles appartenant aux Lygodiaceae sont très peu représentées en comparaison avec les assemblages continentaux du bassin de Paris. Cette sous-représentation est sans doute due ici à un biais de transport plus qu'à un signal paléoenvironnemental significatif, les spores associées à cette famille correspondant souvent à des formes de grande taille, fortement ornementées, donc peu transportables. Les spores d'Anemiaceae, quant à elles, s'avèrent très peu abondantes dans les assemblages valanginiens, mais se diversifient et sont graduellement mieux représentées au sein des assemblages plus jeunes, similairement aux assemblages analysés précédemment dans ce chapitre, et dans le Chapitre III.

Une corrélation négative entre l'évolution de l'abondance des spores de Cyatheaceae/Dicksoniaceae et des spores de Gleicheniaceae se distingue ici. Bien représentées au sein des palynoflores valanginiennes, l'abondance des spores de Cyatheaceae/Dicksoniaceae diminue progressivement, au profit des spores de Gleicheniaceae, dont l'abondance augmente globalement, particulièrement à Buissières, mais également au sein de quelques assemblages barrémo-aptiens (Figure V.14). Cette tendance



peut également être le reflet de la mise en place de conditions graduellement plus arides (section 5), l'abondance des Cyatheaceae/Dicksoniaceae attestant d'un climat chaud et humide (Kujau et al., 2013 ; Annexe 3).

Les spores s'avèrent beaucoup plus abondantes dans les assemblages de Buissières qu'au sein de ceux de Vergons. Plus qu'un signal paléoenvironnemental ou climatique, cette différence peut être expliquée par la position paléogéographique de ces deux sites, Vergons étant plus éloigné des côtes, et correspondant à une succession marquée par une sédimentation hémipélagique, dont les dépôts se sont formés en environnement profond, à l'abri des influences continentales directes (Londeix, 1990).

Aucun grain de pollen d'angiosperme n'est rencontré ici avant le Barrémien supérieur, avec l'apparition de *Clavatipollenites* au sein des dépôts de Font Renard. Un spécimen identifié comme *Tricolpites* sp. a également été identifié dans cette couche, mais correspond plutôt à *Eucommiidites minor* (Arnaud-Vanneau et Médus, 1977, pl. 3, figs. 32, 33).

Les tendances climatiques globales suggérées par la composition des palynoflores du bassin de Paris sont également observées au sud-est de la France. Les assemblages correspondants ne reflètent cependant certainement pas les mêmes écosystèmes végétaux que ces dernières, mais plutôt des communautés végétales adaptées à des conditions plus xériques, certainement côtières.

## 7. Conclusion

L'analyse des assemblages wealdiens du pays de Bray et du Boulonnais a permis l'observation d'une palynoflore riche et diversifiée, composée de 233 espèces, très majoritairement continentales, reflétant l'évolution des paléoenvironnements végétaux du nord du bassin de Paris durant l'intervalle de temps couvrant le Valanginien–Aptien inférieur. Les assemblages provenant de la formation argilo-sableuse du pays de Bray affichent une diversification progressive des spores d'Anemiaceae, à l'inverse des spores de Lygodiaceae, cependant très nombreuses, dont la diversité diminue. La présence d'espèces stratigraphiquement significatives, couplée à l'utilisation des méthodes théoriques de datation présentées dans le Chapitre II, a permis d'attribuer un âge s'échelonnant du Valanginien inférieur-moyen, jusqu'à l'Hauterivien inférieur pour cette formation.

La palynoflore du Boulonnais est caractérisée par la dominance des Gleicheniaceae, la diversification plus marquée des Anemiaceae, et par la première mention de grains de pollen

d'angiospermes au sein des dépôts wealdiens du bassin de Paris. L'âge Barrémien supérieur-Aptien inférieur est confirmé, équivalent à l'âge des dépôts fossilifères du bassin de Mons (Dejax et al., 2007a).

Les observations paléoclimatiques et paléoenvironnementales basées sur la minéralogie des argiles et sur la composition des palynoflores suggèrent l'existence d'un climat globalement chaud et humide au Valanginien-Hauterivien, suivie par une phase d'aridification au Barrémien-Aptien, déjà observée à l'échelle de l'Europe de l'Ouest, mais cependant peu marquée dans le Boulonnais. Cette tendance est également observée dans le sud-est de la France, notamment reflétée par l'augmentation progressive de l'abondance de *Classopollis* au sein des assemblages du domaine vocontien et du Vercors. La comparaison des assemblages du nord du bassin de Paris et du sud-est de la France indique l'établissement d'une brève phase aride à la fin du Valanginien inférieur, à échelle globale.

Afin d'appréhender l'histoire de l'évolution végétale contemporaine aux dépôts wealdiens du niveau du bassin de Paris de manière plus approfondie, il paraît nécessaire par la suite de réussir à analyser des échantillons provenant des couches de l'Avesnois, qui ont fourni une marcoflore et une palynoflore abondante, méritant toutes deux révisions et approfondissement (Annexes 1A, 1B). Les sites historiques ayant aujourd'hui disparu, il sera peut être judicieux d'analyser les portions d'argiles potentiellement associées aux macrorestes composant la collection historique de Carpentier, si celle-ci est toujours disponible.



# **CHAPITRE VI**

## **PALYNOFLORES ALBO- CENOMANIENNES DE L'OUEST DE LA FRANCE**

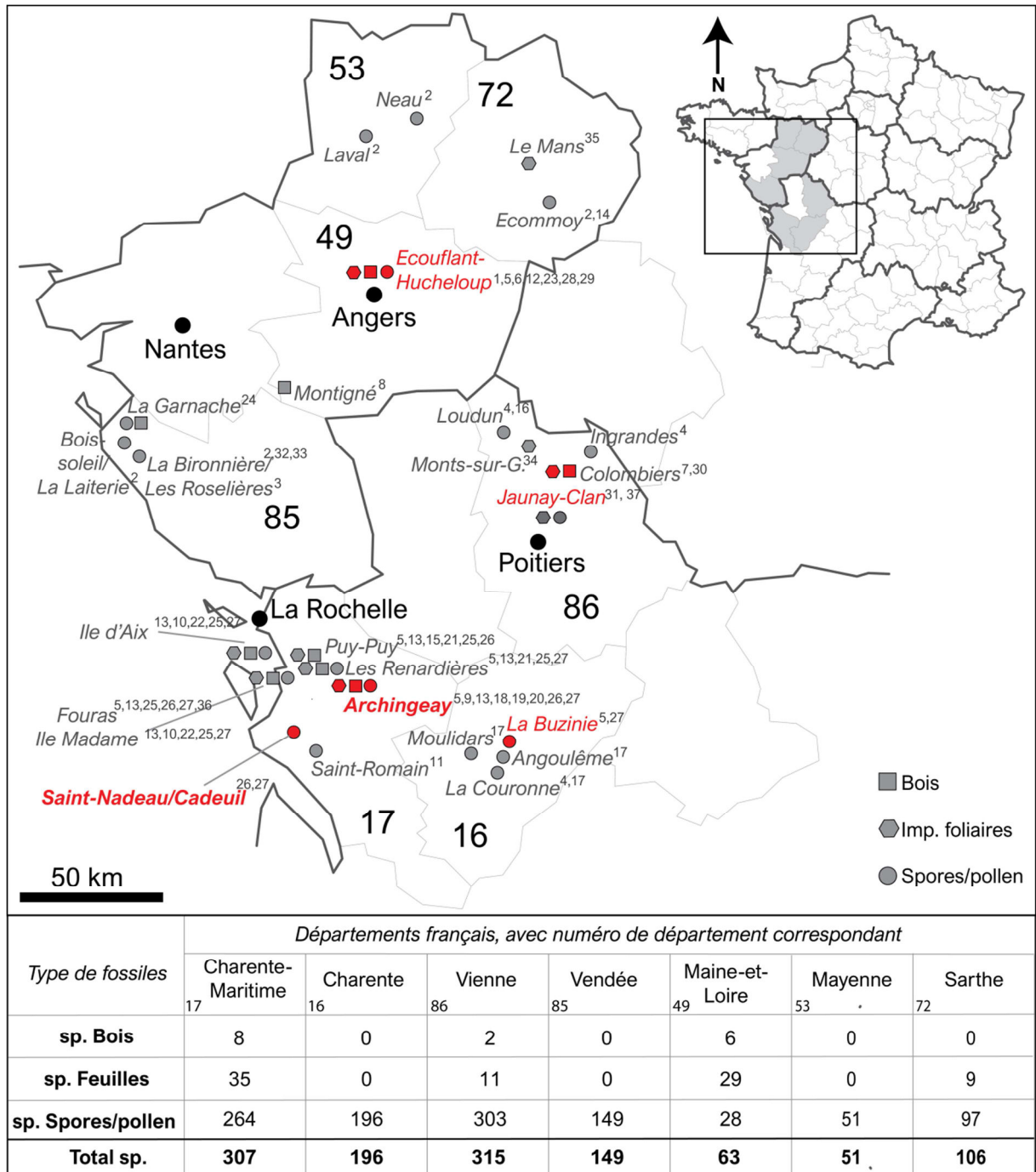


## 1. Introduction

En France, la fin du Crétacé Inférieur est marquée par une progression rapide de l'Océan alpin du sud vers le nord, qui se traduit par le dépôt de couches marines au niveau des massifs subalpins et du bassin de Paris, durant l'Aptien et l'Albien (Chapitre I.3). Les territoires correspondant à l'ouest de la France sont, quant à eux, caractérisés par une période d'exondation prolongée, illustrée par l'absence de dépôts, et par l'érosion des couches antérieures (Chapitre I.3). La transgression généralisée s'amorçant à la fin de l'Albien, et se poursuivant jusqu'à la fin de Crétacé Supérieur, induit la formation d'épaisse successions paraliques albo-cénomaniennes au niveau du nord du Bassin aquitain, et du sud-ouest du bassin de Paris. Dans les Charentes, la présence de nombreux affleurements fossilifères correspondant à ces successions a permis d'appréhender avec précision la composition des assemblages floristiques et palynofloristiques, principalement cénomaniens, qui ont fait l'objet de nombreuses publications depuis le 19<sup>ème</sup> siècle, initiées par les synthèses de Coquand (1860) et de Crié (1890 ; Figure VI.1, voir légende pour références). Les dépôts argilo-sableux présumés albiens terminaux sont cependant moins nombreux, et affleurent uniquement dans la partie occidentale de Charente-Maritime, directement sous les premiers dépôts sableux du Cénomaniens inférieur, et localement sous un conglomérat qui constitue un niveau repère (Moreau, 1978 ; Néraudeau et al., 2002 ; Figure VI.1).

La caractérisation palynologique de ces dépôts est fondamentale pour la compréhension de l'évolution des palynoflores continentales, et donc des paléoécosystèmes végétaux, à la transition entre le Crétacé Inférieur et le Crétacé Supérieur. La structuration de ces paléoécosystèmes est d'autant plus importante à appréhender, ces derniers reflétant la radiation écologique des angiospermes. Occupant encore une place mineure au sein des assemblages paléofloristiques et palynologiques aptiens, elles représentent ainsi presque 70% des espèces végétales à la fin du Cénomaniens (Heimhofer et Hochuli, 2010).

Ainsi, le contenu palynologique associé aux dépôts subcontinentaux albo-cénomaniens de cinq sites de l'ouest de la France (Charentes et sud-ouest du bassin de Paris ; Figure VI.2) a été étudié, et l'analyse qui en découle est l'objet de ce chapitre. Ces derniers offrent des affleurements dont les dépôts ont été datés de l'Albien terminal présumé/Cénomaniens basal (Archingeay-Les Nouillers, Saint-Nadeau/Cadeuil), du Cénomaniens inférieur (La Buzinie, Jaunay-Clan), et du Cénomaniens moyen (Hucheloup ; Figure VI.2). Ajoutée à cela, la palynoflore des dépôts marins albiens (et potentiellement cénomaniens) du site de Bully (pays de Bray) a également été analysée, et sera présentée dans la section 7. Plusieurs objectifs



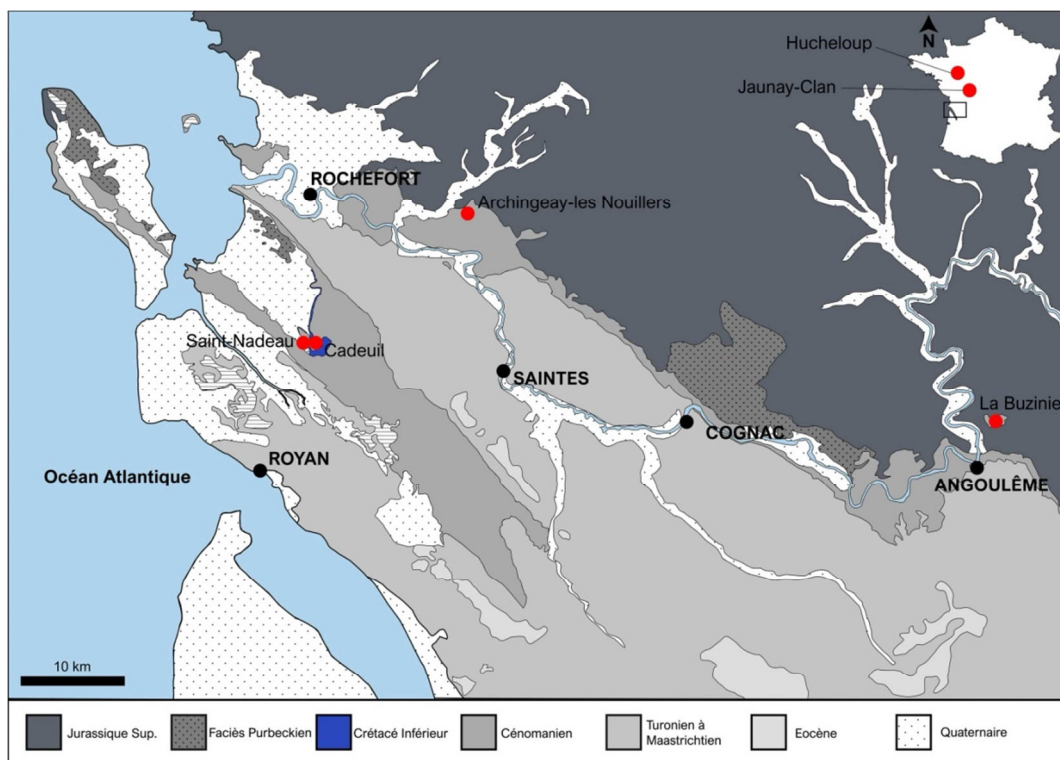
**Figure VI.1.** Tableau comparatif de la diversité spécifique des macro- et microfossiles végétaux renseignée à ce jour au sein des dépôts cénomaniens de l'ouest de la France, organisé par départements. Ce tableau est associé à une carte indiquant la position des sites pris en compte, le type de fossiles observés pour un site donné, ainsi que les références bibliographiques correspondantes, listées ci-après. Les sites étudiés dans ce chapitre sont indiqués en rouge ; ceux présentant des dépôts potentiellement crétacés inférieurs sont en gras. <sup>1</sup>Azéma, 1979; <sup>2</sup>Azéma et al., 1972; <sup>3</sup>Azéma et al., 1981; <sup>4</sup>Azéma et al., 1990; <sup>5</sup>Batten et al., 2010; <sup>6</sup>Berthelin and Pons, 1999; <sup>7</sup>Boura et al., 2019; <sup>8</sup>Boureau and Veillet-Bartoszewska, 1955; <sup>9</sup>Coiffard et al., 2009; <sup>10</sup>Crié, 1890; <sup>11</sup>Deák and Combaz, 1967; <sup>12</sup>Fleury et al., 2017; <sup>13</sup>Gomez et al., 2004; <sup>14</sup>Juignet and Médus, 1971; <sup>15</sup>Le Diouron, 2005 (inédit); <sup>16</sup>Méon et al., 2004; <sup>17</sup>Moreau, 1993a-b; <sup>18</sup>Moreau et al., 2014; <sup>19</sup>Moreau et al., 2017b; <sup>20</sup>Néraudeau et al., 2002; <sup>21</sup>Néraudeau et al., 2005; <sup>22</sup>Néraudeau et al., 2009; <sup>23</sup>Néraudeau et al., 2013; <sup>24</sup>Néraudeau et al., 2017; <sup>25</sup>Perrichot, 2005; <sup>26</sup>Peyrot et al., 2005; <sup>27</sup>Peyrot et al., 2019; <sup>28</sup>Pons, 1979; <sup>29</sup>Pons et al., 1980; <sup>30</sup>Robin et al., 2018; <sup>31</sup>Valentin et al., 2014; <sup>32</sup>Azéma and Ters, 1971; <sup>33</sup>Durand and Ters, 1958; <sup>34</sup>Lecoindre and Carpentier, 1939; <sup>35</sup>Alvárez-Ramis et al., 1981; <sup>36</sup>Néraudeau et al., 2003; <sup>37</sup>Polette et al., 2019. (modifié d'après Polette et al., 2019).



peuvent être inférés de cette étude :

- caractériser et comparer les paléoenvironnements végétaux de la fin du Crétacé Inférieur et du début du Crétacé Supérieur dans les Charentes (Archingeay, Saint-Nadeau/Cadeuil, La Buzinie), ainsi qu'au sud-ouest (Jaunay-Clan, Hucheloup) et au nord-ouest du bassin de Paris (Bully) ;
- discuter l'âge des dépôts albiens présumés de Charente-Maritime (sites d'Archingeay et de Saint-Nadeau) ;
- vérifier la potentielle existence d'une palynoflore anté-albienne (wealdienne) au sein des dépôts d'Archingeay et de Saint-Nadeau ;
- discuter du potentiel lien entre espèces palynologiques et espèces paléobotaniques au sein des sites ayant livré à la fois une riche macro- et palynoflore (Archingeay, Jaunay-Clan, Hucheloup), et de la réalité biologique de ces espèces.

La composition palynofloristique des assemblages du Cénomaniens inférieur et moyen a fait l'objet de trois publications, qui seront insérées à la fin de ce chapitre (Fleury et al., 2017 ; Peyrot et al., 2019 ; Polette et al., 2019). Ainsi, les sections concernant les palynoflores des sites de La Buzinie, de Jaunay-Clan, et de Hucheloup, seront ici moins développées que celles portant sur les sites d'Archingeay, de Saint-Nadeau, et par la suite de Bully, ce chapitre se concentrant essentiellement sur les assemblages de la limite Albien-Cénomaniens, et moins sur ceux du Cénomaniens avéré.



← **Figure VI.2.** Carte géologique des Charentes, indiquant la position géographique des sites étudiés dans ce chapitre.

## 2. Présentation des sites

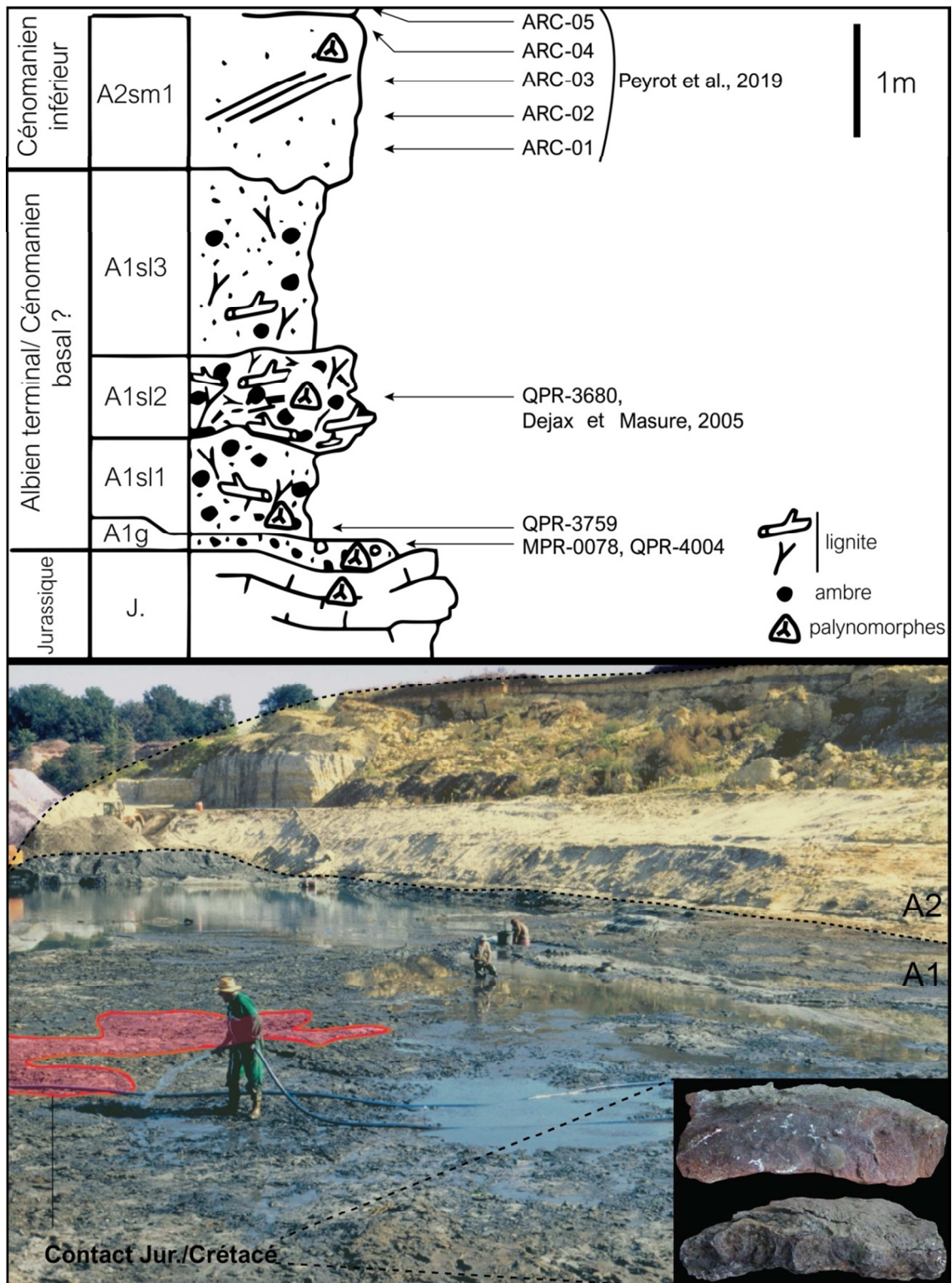
### 2.1. Archingeay-Les Nouillers

Les carrières d'Archingeay 1 et 2 se situent entre les villages d'Archingeay et des Nouillers, à environ 15km à l'est de Rochefort (Charente-Maritime ; Figure VI.2). Depuis la découverte d'ambre sur ces sites à la fin des années 1990, plusieurs études ont permis de mettre en valeur la richesse paléontologique des dépôts très fossilifères de ces carrières. Ainsi, de nombreuses inclusions animales et végétales dans l'ambre des couches basales ont été observées, associées à du bois de type *Agathoxylon*, et à des rameaux feuillés diversifiés préservés sous forme d'impression/compression, incluant des restes à affinités angiospermiennes (Néraudeau et al., 2002 ; Gomez et al., 2004, 2008 ; Coiffard et al., 2009). Les couches les surplombant ont également fourni des rameaux feuillés, cette fois préservés au sein de nodules siliceux, conférant définitivement aux carrières d'Archingeay leur statut de Konservat-Lagerstätte (Moreau et al., 2014, 2017b).

Plusieurs analyses palynologiques ont été menées sur les niveaux sablo-ligniteux inférieurs des différentes coupes visibles, dont la datation s'échelonne entre l'Albien terminal probable et le Cénomaniens inférieur (Néraudeau et al., 2002 ; Dejax et Masure, 2005 ; Peyrot et al., 2005, 2019). Cependant, les couches les plus basales de la succession n'ont jamais fait l'objet d'une analyse approfondie. Ainsi, l'observation de plusieurs assemblages palynologiques provenant de ces niveaux a été effectuée ici afin de 1) vérifier la potentielle existence d'un dépôt anté-albien, correspondant aux faciès purbeckiens ou wealdiens, pouvant éventuellement fournir une palynoflore comparable à l'assemblage « wealdien » décrit par Deák et Combaz (1967) à Saint-Romain-de-Benêt (Charente-Maritime), et 2) analyser le contenu palynologique provenant du même niveau que l'assemblage décrit par Dejax et Masure (2005), dans le but de discuter l'âge de dépôt non consensuel attribué à l'Albien terminal (D. Néraudeau, comm. pers.).

### Description lithologique et provenance des échantillons

Suite aux travaux de Moreau (1976, 1978, 1993a-b) et de Néraudeau et al. (1997), les dépôts cénomaniens affleurant à l'ouest de la France ont été découpés en sept unités lithologiques



**Figure VI.3.** Haut : coupe lithologique partielle de la carrière d'Archingeay 1. La position des échantillons traités à Rennes (MPR), et prêtés par D. Batten (QPR) est indiquée, ainsi que la position des échantillons récoltés et analysés par D. Peyrot et E. Barrón (Peyrot et al., 2019 ; modifié d'après Néraudeau et al., 2002). Bas : photo de la carrière d'Archingeay 1, prise en 1999 par D. Néraudeau, montrant le contact entre les argiles lignitifères de A1 et les sables de A2, et le contact entre les dépôts purbeckiens jurassiques et la base de A1, potentiellement wealdienne (photos : D. Néraudeau).

(A–G). Jusqu'aux années 2005-2006, le substratum jurassique et les unités A et B de l'Albo-Cénomaniens étaient visibles au niveau de la carrière d'Archingeay 1 (Figure VI.3), mais son ennoisement progressif, d'une part, et la végétalisation des calcaires sommitaux, d'autre part, limitent désormais l'accès aux dépôts de l'unité A, dont seule la partie supérieure est encore largement accessible. Cette unité correspond à un complexe sablo-argileux lignitifère découpé en deux membres, A1 et A2, différenciés en fonction de leur granulométrie respective (Moreau, 1993a-b ; Néraudeau et al., 2002). La sous-unité A1 repose en discordance sur le substratum calcaire du Jurassique Supérieur (Néraudeau et al., 2002), localement rubéfié dans ses derniers centimètres sommitaux, et contenant quelques bivalves. Elle est constituée à sa base (A1g) d'un fin lit gréseux parsemé de graviers quartzeux blanc, de fragments ligniteux, de microlentilles argileuses ou galets mous et de nodules phosphatés jaunes (Figure VI.3). Ces dépôts gréseux sont surmontés par une succession sableuse avec intercalations de lentilles ligniteuses et de fragments de lignites contenant parfois de l'ambre et des huîtres pyritisées de type *Striostrea* sp. (A1sl). La sous-unité A2 est composée de sables fins à grossiers (A2sm), surmontés par des argiles gris-bleuté riches en débris végétaux et en palynomorphes (A2a ; Moreau et al., 2014, 2017 ; Peyrot et al., 2019), dont l'âge est unanimement considéré comme Cénomaniens inférieur. L'ensemble de l'unité A était par ailleurs originellement rapporté au Cénomaniens basal et inférieur (Moreau, 1978 ; Néraudeau et al., 1997). Cependant, suite à l'analyse d'un assemblage palynologique provenant d'un échantillon récolté dans le niveau A1sl2, Dejax et Masure (2005) notent l'absence de marqueurs stratigraphiques cénomaniens typiques tels que *Microdinium reticulatum*, ou *Exochosphaeridium ?palmatum*. Ils reconsidèrent ainsi l'âge de dépôt des couches correspondant à la sous-unité A1 comme Albien terminal probable (Dejax et Masure, 2005). Leur analyse stratigraphique se concentre sur les dinoflagellés et ne prend cependant pas en compte les palynomorphes continentaux. Le contenu palynologique de quatre échantillons provenant de la base de la série crétacée de la succession d'Archingeay, récoltés en 1999 par D. Néraudeau, a été analysé (Figure V.3 ; Annexe 2). Deux d'entre eux (MPR0078, QPR4004) ont été prélevés au niveau du contact entre les calcaires jurassiques et le lit gréseux correspondant au banc A1g, potentiellement correspondant au faciès wealdien (Figure V.3). QPR3759 a été récolté à la base de la série sablo-ligniteuse A1sl1, et QPR3680 au sein des lignites de A1sl2, équivalents au niveau duquel provient l'échantillon analysé par Dejax et Masure (2005). Seul MPR0078 a été traité au laboratoire de Rennes, les trois autres échantillons ayant été traités et prêtés par D. Batten. Ajouté à ces échantillons, les données palynologiques obtenues à partir de l'observation des cinq premiers échantillons de la sous-unité A2 (ARC-1–ARC-5), publiées dans Peyrot et al.

(2019, voir fin de chapitre), ont été réutilisées ici, dans le but de vérifier ou non l'existence d'une potentielle différence entre la composition des assemblages de A1, et de ceux de A2 (Figure VI.3). Ces échantillons ont été récoltés, traités, et analysés par D. Peyrot et E. Barrón, et l'inclusion de leurs résultats au sein de ce chapitre a été possible grâce aux données brutes qu'ils ont mises à ma disposition lors de l'écriture de l'article collaboratif. Tous les échantillons ont fourni une palynoflore riche et diversifiée.

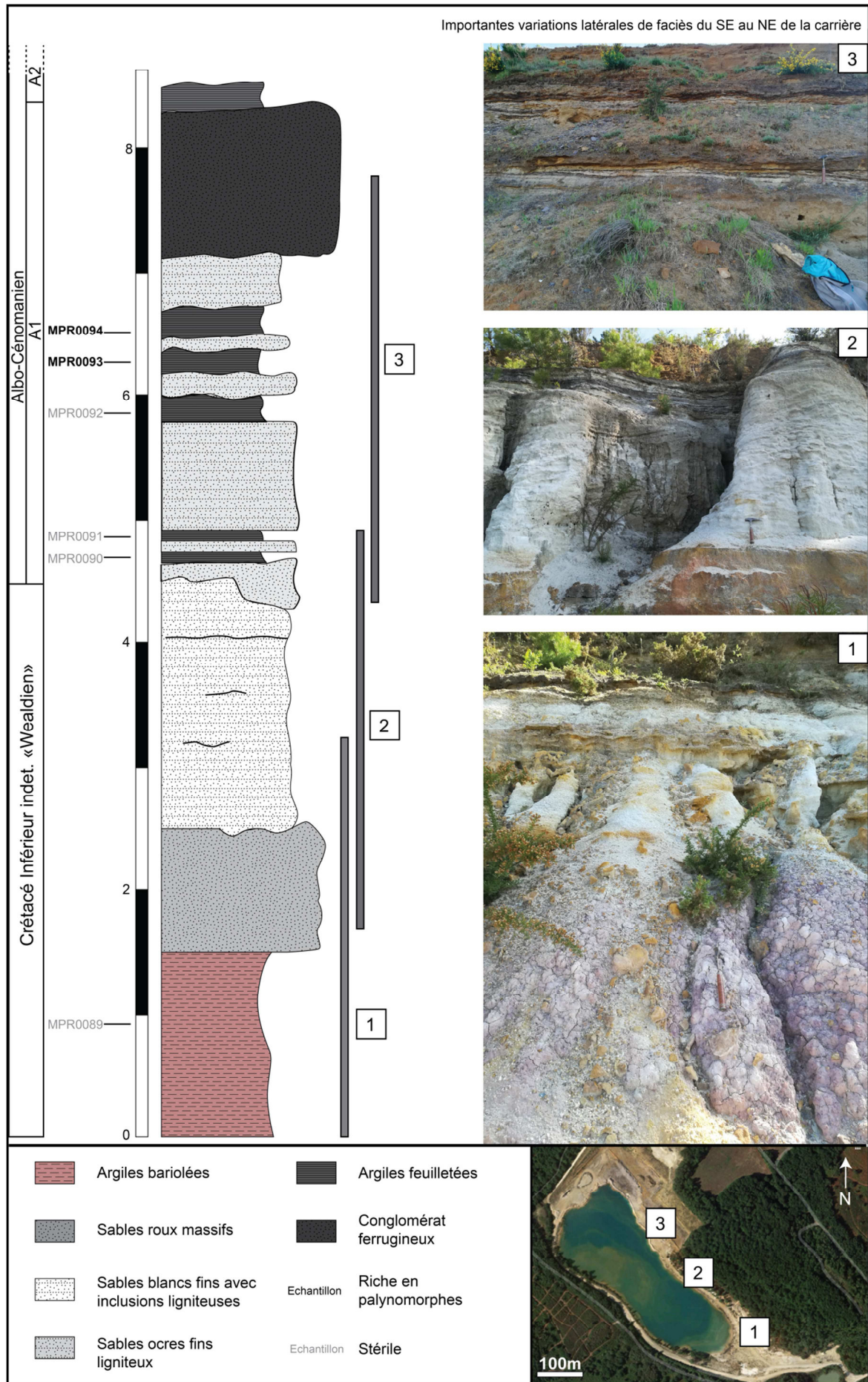
## 2.2. Saint-Nadeau

La carrière de Saint-Nadeau est une sablière toujours active se situant à quelques centaines de mètres au nord de la carrière de Cadeuil, au niveau de la frontière sud du marais de Brouage (Charente-Maritime ; Figure VI.2). Son contenu paléontologique est encore peu connu, et a fait l'objet d'une seule publication, dans laquelle la présence de restes de *Simoliophis* est notée au sein des argiles de la sous-unité A2 (Rage et al., 2016). Une étude non publiée, portant sur les macrorestes végétaux de la sous-unité A1, a également été effectuée en 2016 par une élève de master (Chamoreau, 2016 ; inédit). Celle-ci y référence un assemblage assez pauvre, incluant des fragments rapprochés des genres *Frenelopsis*, *Nehvizdya* (*Eretmophyllum* ? voir Fleury et al., 2017), et *Glenrosa*. L'avantage de cette carrière est qu'elle permet l'observation d'une succession comprenant les argiles bariolées wealdiennes présentées dans le Chapitre IV (voir Figure IV.2), ainsi que les premiers dépôts albo-cénomaniens de l'unité lithologique A. Le contenu palynologique des faciès argilo-sableux de la sous-unité A2 a été présenté en détail par Peyrot et al. (2019, voir fin de chapitre), au niveau de la carrière de Cadeuil. Cependant, les niveaux correspondant à la sous-unité A1, qui sont encore visibles à Saint-Nadeau, mais désormais inaccessibles à Cadeuil, n'ont encore jamais été étudiés. Les premiers résultats sont présentés ici.

### Description lithologique et provenance des échantillons

Un affleurement d'un peu moins d'une dizaine de mètres est visible sur le flanc est de la carrière, au niveau duquel il est possible d'observer les couches de faciès wealdien et de l'Albien terminal probable (A1) introduites précédemment (Figure VI.4). D'importantes variations latérales d'épaisseur des couches sont notables entre le sud-est et le nord-est de la carrière (Figure VI.4). Au sud-est, les argiles bariolées et kaoliniques affleurent sur environ 1,5m, sur lesquelles se superposent 1-2m de sables blancs rapportés également au Crétacé Inférieur anté-Albien (Platel et al., 1976). Ces sables sont surmontés par une mince couche





← **Figure VI.4.** Coupe lithologique de la succession affleurant sur le flanc est de la carrière de Saint-Nadeau. La position des échantillons récoltés sur le terrain est indiquée. Une vue aérienne de la carrière est fournie en bas à droite de la figure, indiquant la position des affleurements correspondant aux trois photos.

d'argiles feuilletées ligniteuses (Figure VI.4, photo 1). En progressant vers le nord, les argiles bariolées disparaissent, et l'épaisseur des dépôts sableux « wealdiens » augmente considérablement, pouvant atteindre 2,5m. Ces dépôts sont composés par un épais banc de sables roux quartzeux consolidé à la base, surmonté par des sables blancs fins, comprenant quelques passées ligniteuses millimétriques (Figure VI.4, photo 2). A l'extrémité nord-est de la carrière, leur épaisseur diminue pour laisser place à une alternance de 2,5m de dépôts sableux fins jaunes-ocres et de couches d'argiles feuilletées appartenant à la sous-unité A1 (Figure VI.4, photo 3). La succession est coiffée par un épais conglomérat ferrugineux. Les couches correspondant aux sables et argiles de la sous-unité A2 sont visibles au nord de la carrière, surmontant le conglomérat ferrugineux. D'importantes variations latérales d'épaisseur sont visibles du sud-est vers le nord-est de la carrière, les sables fins ocres albo-cénomaniens n'étant que très peu développés lorsque les dépôts sableux wealdiens présentent leur épaisseur la plus importante (photo 2).

Un échantillon (MPR0089) a été prélevé au sein des argiles bariolées wealdiennes, mais s'est avéré stérile, sans surprise. Cinq autres échantillons ont été prélevés au sein des argiles ligniteuses de la sous-unité A1, au nord-est de la carrière (Annexe 2). Les trois premiers (MPR0090–MPR0092) se sont également révélés dépourvus de palynomorphes, mais les deux derniers (MPR0093, MPR0094) ont fourni une palynoflore relativement riche (Figure VI.4). Comme pour Archingeay, les données palynologiques obtenues à partir de l'observation des cinq premiers échantillons de la sous-unité A2 de Cadeuil (CA-1–CA-5), publiées dans Peyrot et al. (2019, voir fin de chapitre), ont été réutilisées ici, dans le but de rechercher l'existence d'une potentielle différence entre les assemblages respectifs de A1 et de A2. Ces échantillons ont été récoltés, traités, et analysés par D. Peyrot et E. Barrón, et l'inclusion de leurs résultats au sein de ce chapitre a été possible grâce aux données brutes qu'ils ont mises à ma disposition lors de l'écriture de l'article collaboratif.

### 2.3. *La Buzinie, Jaunay-Clan, et Hucheloup*

Les spécificités paléontologiques et géologiques des sites de La Buzinie, de Jaunay-Clan, et de Hucheloup, sont consignées dans les trois articles disponibles à la fin de ce chapitre, et ne



sont donc que très brièvement rappelées ici, les palynoflores cénomaniennes avérées n'étant pas le point central de ce chapitre, et servant plus d'éléments de comparaisons pour caractériser les palynoflores de la limite Albien/Cénomaniens.

### La Buzinie

Le site de La Buzinie est situé dans le département de la Charente, au nord d'Angoulême (Figures VI.1, VI.2). Les dépôts cénomaniens correspondant à cet affleurement sont composés de quelques lentilles argileuses associées à la sous-unité A2, de dépôts calcaires bioclastiques de B1, et de grès coiffés par des argiles noires appartenant à la sous-unité B2. Ces unités lithologiques sont toutes associées au Cénomaniens inférieur (Néraudeau et al., 1997 ; Peyrot et al., 2019, fig.2F). Un échantillon (QPR3677) a été prélevé au sein des argiles noires de B2, et son contenu a été analysé dans le cadre du travail collaboratif proposé par D. Peyrot (Peyrot et al., 2019 ; Annexe 2). L'article né de cette collaboration comporte les caractéristiques palynologiques de six sites charentais, dont les dépôts appartiennent tous au Cénomaniens inférieur (Archingeay, Cadeuil, Ile d'Aix, Fouras, Les Renardières, La Buzinie). Les palynoflores des cinq autres sites ont été analysées par D. Peyrot et E. Barrón, et ne sont pas présentées ici, mais serviront à nourrir les discussions d'ordre paléoenvironnemental et stratigraphique.

### Jaunay-Clan

Les dépôts du Cénomaniens inférieur de Jaunay-Clan (Vienne, sud du bassin de Paris; Figure VI.1) ont été ponctuellement accessibles entre 2012 et 2014, lors de la construction de la ligne LGV Sud Europe Atlantique (Valentin et al., 2014). Ceux-ci sont constitués par des poches argileuses de 1–5m reposant au sein de cavités calcaires fini-jurassiques, et ont permis la récolte et l'identification de nombreux macrorestes végétaux, présentant une diversité et une qualité de préservation exceptionnelles (Valentin et al., 2014). Afin de préciser les caractéristiques paléoenvironnementales et stratigraphiques associées à ces argiles fossilifères, l'équipe de X. Valentin m'a invitée à en analyser le contenu palynologique, basé sur l'observation de onze échantillons prélevés au sein d'une coupe d'environ 2m, située sur la localité de Jaunay-Clan Ormeau Saint-Denis (JCO ; Polette et al., 2019 ; Annexe 2).

### Hucheloup

La carrière de Hucheloup est située dans le département du Maine-et-Loire, à 8km au nord d'Angers (Figure VI.1), et s'inscrit au sein du complexe des carrières d'Ecouflant, avec la

carrière du Brouillard. Cette dernière est connue depuis les années 1970 pour son riche contenu macrofloristique (Pons et al., 1976, 1980 ; Pons, 1979), ainsi que par les quelques analyses palynologiques associées (Pons et Boureau, 1977 ; Azéma, 1979 ; Batten et al., 2010). La carrière de Hucheloup, découverte plus récemment, a fait l'objet d'un travail paléontologique et stratigraphique préliminaire présenté par Néraudeau et al. (2013), qui y reconnaissent un potentiel fossilifère important. En 2016-2017, R. Fleury étudie la macroflore abondante et diversifiée trouvée au sein d'argiles rapportées au Cénomaniens moyen (nombreux restes d'angiospermes), qui, en comparaison avec la paléoflore de Jaunay-Clan, présente cependant une qualité de préservation moindre. La paléoflore est dominée par *Frenelopsis alata*, associé aux Cheirolepidiaceae, absent de l'assemblage de Jaunay-Clan. Afin de préciser les caractéristiques paléoenvironnementales et stratigraphiques associées à ces argiles fossilifères, R. Fleury et D. Néraudeau m'ont invitée, avec l'aide de D. Batten, à étudier la composition palynologique de quatre échantillons (Fleury et al., 2017).

Ainsi, les études des palynoflores de Jaunay-Clan et de Hucheloup sont associées à des dépôts ayant livré deux des paléoflores cénomaniennes les plus diversifiées de France. La collaboration entre paléobotanistes et palynologues paraît ici essentielle pour 1) une caractérisation plus exhaustive des paléoenvironnements végétaux correspondant à une période donnée, 2) discuter de la réalité biologique des espèces morphologiques créées en palynologie et en paléobotanique, et de leur potentiel lien, et 3) appréhender ici de manière plus globale la composition des premières communautés végétales dominées par les angiospermes.

### **3. Composition des palynoflores**

#### *3.1. Composition générale*

Les échantillons albo-cénomaniens d'Archingeay, de Saint-Nadeau, de La Buzinie, de Jaunay-Clan, et de Hucheloup ont fourni une palynoflore très diversifiée, composée de 314 espèces, incluant 23 espèces de dinocystes, 172 espèces de spores, 57 espèces de grains de pollen de gymnospermes, 53 espèces de grains de pollen d'angiospermes, et sept espèces d'algues (Annexes 4A, 4D). A l'exception de nombreux spécimens au sein des assemblages de Hucheloup et de Saint-Nadeau, les palynomorphes sont en général très bien préservés, incluant très peu de spécimens abimés. Cette section se concentre principalement sur les

palynoflores d'Archingeay et de Saint-Nadeau. Similairement à la section précédente, la composition des assemblages de La Buzinie, de Jaunay-Clan, et de Hucheloup sera brièvement abordée, mais leur détail (graphes d'abondance et de diversité, composition exhaustive), disponible au sein des articles insérés à la fin de ce chapitre, ne sera pas développé ici.

Les courbes de raréfaction des assemblages d'Archingeay et de Saint-Nadeau indiquent que la diversité quasi-maximale des échantillons est généralement atteinte entre 500 et 1000 spécimens observés, correspondant à une valeur légèrement moins importante que pour les assemblages purbecko-wealdiens des Charentes et du bassin de Paris (Figure VI.5).

L'assemblage MPR0094 a cependant nécessité l'observation de plus de 2500 spécimens pour que la courbe correspondante atteigne un plateau. Celle-ci est assez similaire à la courbe correspondant à l'échantillon JCO 13 de Jaunay-Clan, bien que l'assemblage soit moins diversifié (Polette et al., 2019, Fig. 4). Tous les échantillons d'Archingeay et de Saint-Nadeau ont permis d'observer suffisamment de spécimens pour appréhender la diversité de chaque palynoflore (Figure VI.5).

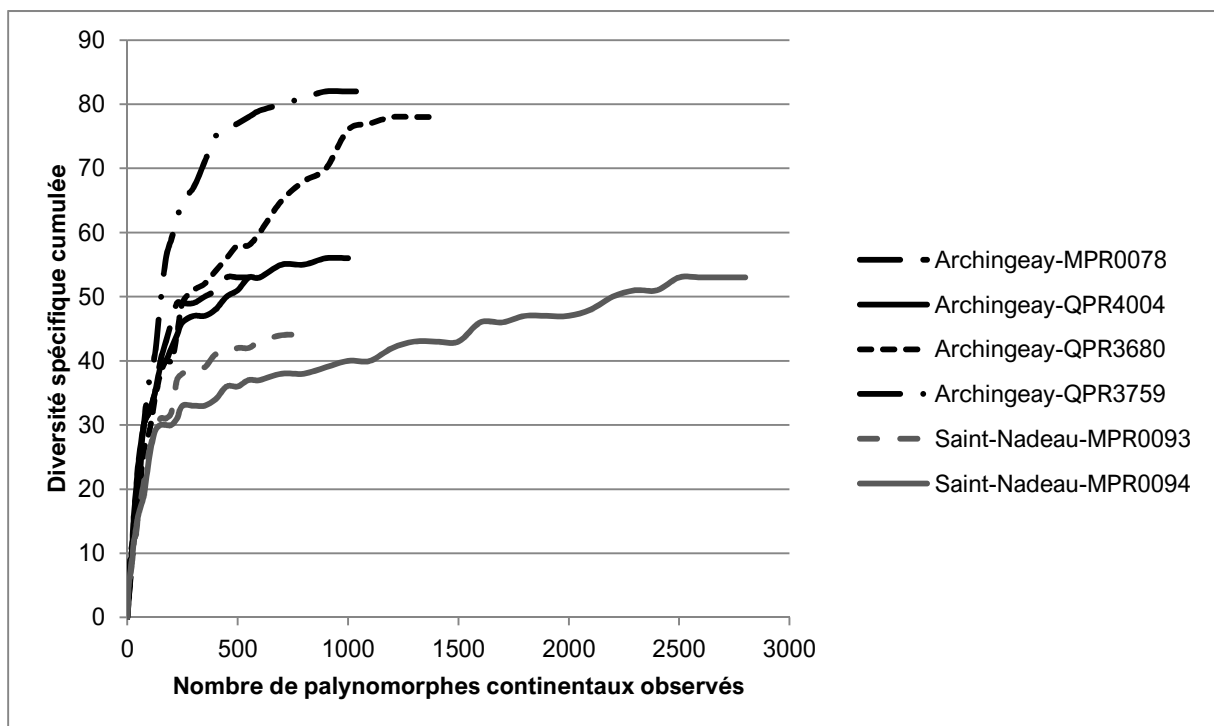


Figure VI.5. Courbes de raréfaction des assemblages palynologiques d'Archingeay et de Saint-Nadeau.

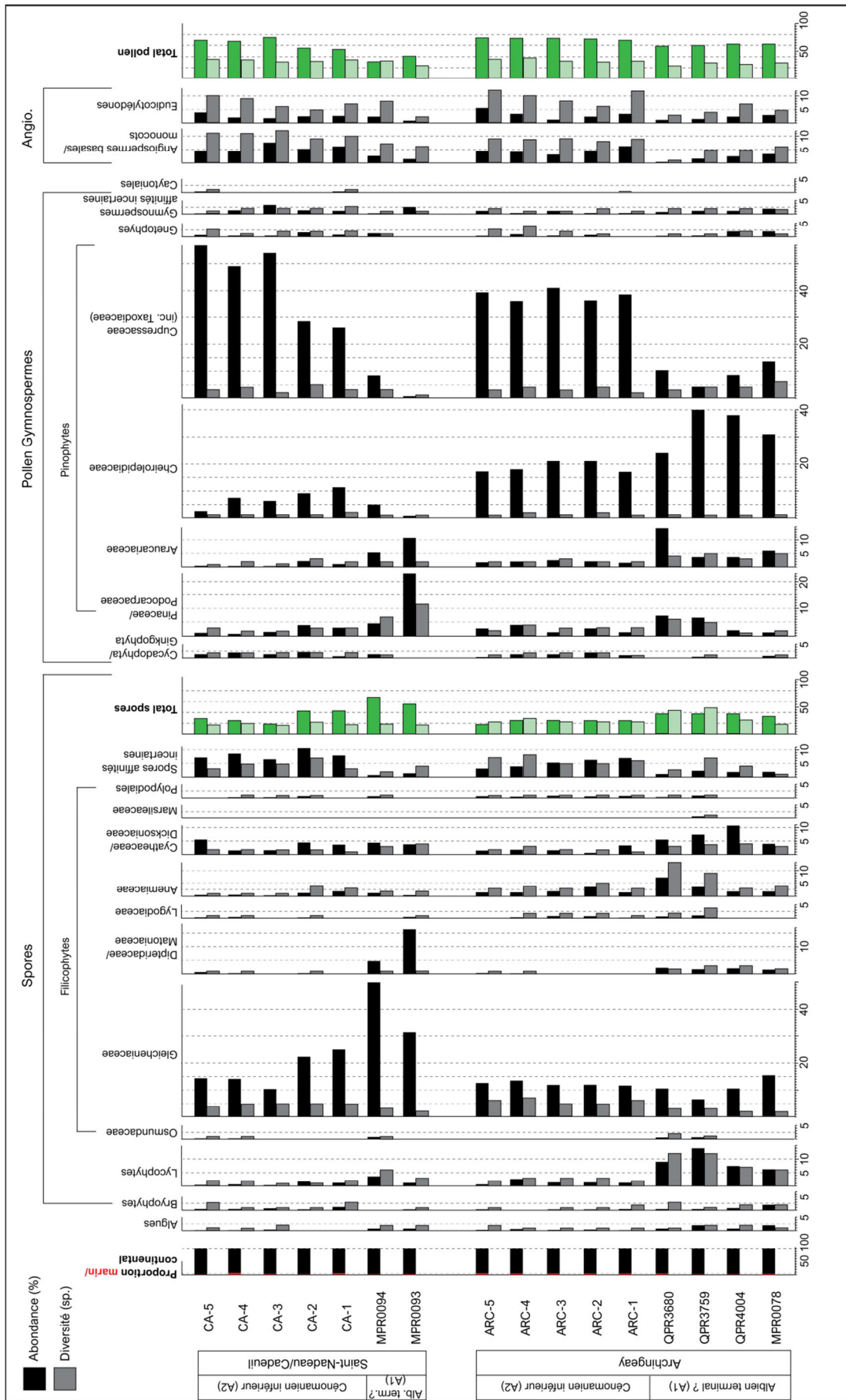
### 3.2. Archingeay

Sur 3400 spécimens observés, 130 espèces de palynomorphes continentaux ont été identifiées parmi les assemblages des quatre échantillons provenant de la sous-unité A1 (Annexe 4D). Ces derniers ont tous livré un assemblage diversifié, comprenant entre 53 et 82 espèces. La présence de grains de pollen d'angiospermes typiques de la fin du Crétacé Inférieur/Crétacé Supérieur au sein des assemblages les plus anciens infirme l'existence d'un potentiel niveau de faciès wealdien à la base de la série crétacée d'Archingeay.

Les spores sont taxonomiquement majoritaires avec 79 espèces, dont cinq espèces de spores associées à des bryophytes, 17 à des lycophytes et 54 à des filicophytes. Les grains de pollen de gymnospermes sont représentés par 32 espèces, appartenant principalement aux Pinaceae/Podocarpaceae, aux Araucariaceae, et aux Cupressaceae (Figure VI.6 ; Annexes 4A, 4D). Enfin, les grains de pollen d'angiospermes sont moins bien représentés, avec 22 espèces, appartenant principalement aux Eudicotylédones. La présence de treize espèces de dinoflagellés et de quatre espèces d'algues a également été enregistrée.

Chaque assemblage présente une répartition taxonomique similaire à la répartition globale, avec une dominance des spores, mais une diversité spécifique des grains de pollen d'angiosperme plus importante est à noter pour les échantillons MPR0078 et QPR4004 (Figure VI.6). Les spores de lycophytes, représentées par les genres *Camarozonosporites*, *Lycopodiacidites*, *Sestrosporites* et *Wilsonisporites*, et les spores d'Anemiaceae, comprenant les formes appartenant aux genres *Appendicisporites*, *Cicatricosisporites*, et, *Costatoperforosporites*, sont les plus diversifiées pour chaque assemblage, contrairement aux spores de Cyatheaceae/Dicksoniaceae, dont la diversité diminue progressivement (Figure VI.6). Les spores de *Camarozonosporites* deviennent bien plus abondantes et diversifiées qu'au sein des assemblages précédemment décrits. Quelques spores de Lygodiaceae appartenant aux genres *Ischyosporites*, *Klukisporites*, et *Trilobosporites* apparaissent dans la partie supérieure de la succession, mais seulement quelques spécimens ont été rencontrés. Leur abondance (<1%) et leur diversité sont négligeables en comparaison de celles des assemblages plus anciens, présentés précédemment. La présence de *Microreticulatisporites sacalii*, aux affinités botaniques incertaines, est notée.

En termes d'abondance relative, les grains de pollen sont toujours plus abondants que les spores, représentant environ 60% des assemblages (Figure VI.6). Les spores les plus abondantes appartiennent aux Gleicheniaceae, pourtant peu diversifiées. Leur abondance diminue cependant progressivement, parallèlement à celle des spores de Cyatheaceae-



← **Figure VI.6.** Evolution de l'abondance relative et de la diversité des assemblages palynologiques d'Archingeay et de Saint-Nadeau, en fonction des groupes botaniques associés aux palynomorphes (Annexe 3). Les assemblages ARC-1–ARC-5/CA-1–CA-5 ont été analysés par D. Peyrot et E. Barrón (Peyrot et al., 2019, supplementary data 2). La liste des espèces des échantillons QPR et MPR est fournie en Annexe 4D.

-Dicksoniaceae, au profit de l'augmentation de l'abondance des spores de lycophytes et d'Anemiaceae (Figure VI.6). Les grains de pollen de gymnospermes présentent une nette dominance des Cheirolepidiaceae, représentés par le genre *Classopollis*, dont l'abondance décroît progressivement, passant de près de 40% à 25% (Figure VI.6). Les grains de pollen produits par les Araucariaceae et les Pinaceae/Podocarpaceae deviennent alors plus abondants, représentant presque 40% du spectre gymnospermien dans l'assemblage QPR3680.

Les grains de pollen d'angiospermes, quant à eux, représentent toujours moins de 10% des assemblages. Étrangement, ils présentent une abondance et une diversité spécifique nettement plus importantes pour les échantillons les plus anciens, MPR0078 et QPR4004. Les grains de pollen d'Eudicotylédones sont les mieux représentés, avec plusieurs spécimens associés aux genres *Tricolpites*, *Nyssapollenites*, *Cupuliferoideaepollenites*, *Rousea*, *Foveotricolpites*, et *Striatopollis* (Annexes 4A, 4D). Les grains de pollen de Chloranthaceae et de Monocotylédones sont moins diversifiés et moins abondants, mais représentent tout de même la moitié de l'assemblage angiospermien des échantillons MPR0078, QPR4004 et QPR3759. Ils sont néanmoins très peu représentés dans l'assemblage QPR3680 (Figure VI.6). La présence de *Dichastopollenites reticulatus* est notée au sein de QPR4004 (Annexe 4D).

Très peu de dinoflagellés ont été enregistrés dans les trois premiers assemblages. Leur diversité et leur abondance augmentent substantiellement au sein du dernier assemblage (3%). Quelques algues, rapprochées des genres *Ovoidites*, *Schizosporis*, et *Tetraporina*, ont été observées, représentant entre 0,5 et 2% des assemblages (Figure VI.6 ; Annexe 4D).

Les cinq premiers assemblages palynologiques provenant de la sous-unité A2 (ARC-1–ARC-5), analysés par D. Peyrot et E. Barrón, indiquent une nette diminution de l'abondance des Cheirolepidiaceae, des Pinaceae/Podocarpaceae, et des Araucariaceae, au profit des Cupressaceae, dont l'abondance passe de 5–15% dans la sous-unité A1 à 35–40% dans la sous-unité A2 (Figure VI.6), de nombreux spécimens attribués à *Inaperturopollenites* ayant été rencontrés. L'abondance et la diversité des spores de lycophytes et d'Anemiaceae chutent également, au profit de celles des spores aux affinités botaniques incertaines. Enfin, les grains

de pollen d'angiospermes apparaissent bien plus diversifiés et légèrement plus abondants au sein de la sous-unité A2, dont la répartition s'équilibre entre les angiospermes basales et les Monocotylédones, et les Eudicotylédones. La présence de formes tricolporées, comme *Tricolporoidites subtilis*, est notée, ces formes étant absentes des assemblages de la sous-unité A1, à l'exception d'un spécimen de *Nyssapollenites*. La proportion des dinoflagellés est similaire à celle de l'assemblage QPR3680 (voir Peyrot et al., 2019, « *supplementary data 2* »).

### 3.3. Saint-Nadeau

Les échantillons de la base de la série argileuse de Saint-Nadeau se sont avérés stériles (Figure VI.4). Les échantillons fertiles (MPR0093, MPR0094), récoltés au sommet de la succession correspondant à la sous-unité A1, ont fourni une palynoflore relativement diversifiée, entre 44 et 53 espèces ayant respectivement été identifiées (Figure VI.5 ; Annexe 4D). Les palynomorphes ont cependant été difficiles à observer, à cause d'une importante quantité de matière organique amorphe, cachant parfois les spécimens, et obscurcissant la lame.

Contrairement à celle d'Archingeay, la palynoflore est ici dominée par les spores, qui représentent entre 55 et 65% des assemblages. Les spores de Gleicheniaceae (35–48%) et de Dipteridaceae/Matoniaceae (4–17%) sont particulièrement abondantes, principalement représentées par *Gleicheniidites senonicus*, et par *Dictyophyllidites harrisii* (Figure VI.6 ; Annexes 4A, 4D). Contrairement à la palynoflore d'Archingeay, les spores d'Anemiaceae et de Cyatheaceae/Dicksoniaceae sont très peu abondantes (<5%) et peu diversifiées, uniquement deux espèces d'*Appendicisporites* et une espèce de *Distaltriangulisporites* ayant été identifiées. Une seule forme attribuée aux Lygodiaceae, identifiée comme *Concavissimisporites* sp., a été observée au sein de l'assemblage MPR0093. La présence de *Microreticulatisporites sacalii* est également notée à Saint-Nadeau.

Les grains de pollen de gymnospermes sont ici dominés par les Pinaceae/Podocarpaceae (22%) et par les Araucariaceae (10%) dans l'assemblage MPR0093, puis présentent une répartition équilibrée entre Pinaceae/Podocarpaceae, Araucariaceae, Cheirolepidiaceae, et Cupressaceae dans l'assemblage MPR0094 (ca. 5% ; Figure VI.6). Les grains de Cheirolepidiaceae et de Cupressaceae sont beaucoup moins abondants qu'au sein des assemblages d'Archingeay. Les grains de pollen d'angiosperme ne sont pas plus abondants qu'à Archingeay, mais sont légèrement plus diversifiés dans le cas de MPR0094 (Figure



VI.6). De nombreux spécimens associés à *Tricolpites* ont été identifiés, notamment *T. nemejcii*. Comme pour la palynoflore d'Archingeay, la présence de *Dichastopollenites reticulatus* est également notée ici (Annexe 4D).

Les dinoflagellés sont peu nombreux, représentant entre 1 et 2% des assemblages. Trop abimés, ils n'ont pas pu être identifiés. Les algues sont également peu nombreuses, représentées par *Ovoidites parvus* et par *Schizosporis reticulatus*.

Les cinq premiers assemblages palynologiques provenant de la sous-unité A2 (CA-1–CA-5), analysés par D. Peyrot et E. Barrón, affichent une importante diminution de l'abondance des Gleicheniaceae, qui passent de 40%, à 20%, puis 10–13%, au profit des Cupressaceae, dont l'abondance augmente progressivement pour atteindre 55% (Figure VI.6). Les Gleicheniaceae sont cependant globalement plus abondantes à Cadeuil/Saint-Nadeau qu'à Archingeay. Les Cheirolepidiaceae, moins abondants qu'au sein des assemblages d'Archingeay, sont généralement mieux représentés dans les assemblages CA-1–CA-5 que dans les assemblages MPR0093 et MPR0094 (2–10%). L'augmentation de l'abondance et de la diversité des grains de pollen d'angiospermes est ici plus progressive, et la différence entre les assemblages de Saint-Nadeau et ceux de Cadeuil est moins marquée que celle des assemblages des sous-unités A1 et A2 d'Archingeay. Les formes tricolporées sont également présentes à Cadeuil, mais ont été rencontrées moins fréquemment qu'à Archingeay, uniquement à partir de CA-4 (voir Peyrot et al., 2019, « *supplementary data 2* »). La présence de *Tricolpites nemejcii* est notée dans tous les assemblages.

### 3.4. La Buzinie, Jaunay-Clan, et Hucheloup

#### La Buzinie

L'échantillon prélevé au sein des argiles noires de la sous-unité B2 (Cénomalien inférieur) de la Buzinie a fourni une palynoflore composée de 64 espèces, incluant 34 espèces de spores, 16 espèces de grains de pollen de gymnospermes, huit espèces de grains d'angiospermes, cinq espèces de dinoflagellés, et une espèce d'algue (Annexe 4D). Celle-ci est dominée par les gymnospermes, qui représentent 47% de l'assemblage, dont les Cheirolepidiaceae comptent à eux seuls 25%. Les grains de Pinaceae/Podocarpaceae sont assez rares (<5% ; voir Peyrot et al., 2019, fig. 3). Les spores représentent 37% de l'assemblage, et sont dominées par les Gleicheniaceae (13%), et par les Anemiaceae (8%). Les Lygodiaceae sont ici aussi très minoritaires (<2%), et uniquement représentées par *Ischyosporites*. Les grains

d'angiospermes sont dominés par *Pennipollis reticulatus*, une forme associée aux Chloranthaceae, également abondante au sein des assemblages d'Archingeay et de Saint-Nadeau. Les Eudicotylédones sont très peu abondantes et peu diversifiées, principalement représentées par *Tricolpites nemjecii*. Les dinoflagellés sont ici beaucoup plus abondants qu'au sein des assemblages précédemment décrits (12%), principalement représentés par *Spiniferites ramosus*.

### Jaunay-Clan

Sur les onze échantillons analysés provenant des argiles fossilifères de Jaunay-Clan (Cénomaniens inférieurs), huit ont fourni un assemblage diversifié, composé de 184 espèces, taxonomiquement dominées par les spores (103 espèces ; Annexes 4A, 4D ; Polette et al., 2019). Les deux assemblages les plus anciens sont caractérisés par une nette dominance des spores (60–70%), principalement représentées par les Gleicheniaceae (20–25%) et par les Cyatheaceae/Dicksoniaceae (20%). Les spores d'Anemiaceae sont peu abondantes (5%), mais constituent le groupe le plus diversifié. Les grains de pollen de gymnospermes (30–40%) sont dominés par les Pinaceae/Podocarpaceae, et par les Cheirolepidiaceae. Les assemblages les plus récents sont caractérisés par un changement abrupt dans leur composition. Une augmentation marquée de l'abondance des grains de Cheirolepidiaceae est ainsi notée à partir de JCO B, qui passe de 10 à presque 60% (voir Polette et al., 2019, fig. 5). Cette augmentation est associée à l'apparition de dinoflagellés, représentés par neuf espèces, la forme la plus fréquente appartenant à *Surculosphaeridium longifurcatum*. Parallèlement à l'essor des Cheirolepidiaceae, l'abondance des spores décline, ne correspondant plus qu'à 25–40% des assemblages. Leur composition relative reste cependant semblable à celle des assemblages les plus anciens.

Les grains de pollen d'angiospermes représentent toujours moins de 10% de l'assemblage, excepté pour l'assemblage le plus jeune (12%), et sont caractérisés par une diversification progressive des Eudicotylédones, principalement représentées par *Tricolpites*. L'apparition de spécimens rapprochés du genre *Phimopollenites* et à noter, cette forme étant absente des assemblages d'Archingeay, de Saint-Nadeau, et de La Buzinie. Les Chloranthaceae et les monocotylédones sont représentées par des espèces semblables à ces derniers cependant, incluant comme genres principaux *Pennipollis*, *Liliacidites*, *Monosulcites*, *Dichastopollenites*, *Clavatipollenites*, *Stellatopollis*, et *Transitoripollis*. Les algues sont présentes dans tous les assemblages, principalement représentées par *Schizosporis reticulatus*.

### Hucheloup

Sur les quatre échantillons analysés provenant des argiles à plantes de Hucheloup (Cénomaniens moyen), un seul (QPR3764) a fourni des palynomorphes en quantité raisonnable. Ces derniers forment un petit assemblage, composé d'une cinquantaine de spécimens et de 22 espèces, et dominé par les spores de Gleicheniaceae (voir Fleury et al., 2017). Les quelques spores et grains de gymnospermes observés sont associés à des formes très communes et non diagnostiques, appartenant aux genres *Aequitriradites*, *Coronatispora*, *Staplinisporites*, *Cicatricosisporites*, *Foraminisporis*, *Araucariacites*, *Callialasporites*, *Cerebropollenites*, et à plusieurs grains bi-ailés (Annexe 4D). Assez étrangement, aucun grain de *Classopollis* n'a été rencontré, alors que des spécimens ont déjà été observés au niveau de la carrière du Brouillard, proche de celle de Hucheloup, et que la paléoflore associée comprend de nombreux restes attribués à *Frenelopsis alata* (Azéma, 1979 ; Fleury et al., 2017).

Seulement cinq spécimens de grains d'angiospermes ont été rencontrés, correspondant à trois espèces : *Clavatipollenites* sp., *Liliacidites* sp., et *Cupuliferoideaepollenites parvulus*. Aucun dinoflagellé n'a été observé.

## **4. Biostratigraphie**

### *4.1. Considérations sur l'âge des dépôts d'Archingeay et de Saint-Nadeau : caractérisation palynologique de la limite Albien-Cénomaniens*

La caractérisation palynologique de la limite Albien-Cénomaniens a fait l'objet de plusieurs analyses, principalement basées sur l'extension stratigraphique de formes angiospermiennes. La section la plus étudiée correspond à la Formation de Raritan (Potomac Group, NE Etats-Unis), qui a permis l'élaboration d'une palynozonation précise, initialement introduite par Brenner (1963), puis développée par Doyle et Robbins (1977), et rediscutée par Hochuli et al. (2006 ; Figure VI.7). Trois palynozones ont été établies sur la base de l'abondance et de l'apparition de certaines espèces de grains d'angiospermes pour l'intervalle Aptien-Cénomaniens :

- la palynozone I (Barrémien terminal-Aptien supérieur ou Aptien inférieur-Albien basal selon les auteurs) est caractérisée par la présence d'un assemblage presque uniquement composé de grains monosulqués, avec l'apparition des premiers grains tricolpés dans la partie supérieure (Doyle et Robbins, 1977 ; Hochuli et al., 2006) ;



- la palynozone III (Cénomaniens inférieur) est caractérisée par l'apparition de nombreuses espèces de *Tricolporoidites* et de *Tricolpites*.

Cette zonation est, à ce jour, la plus complète pour permettre de dater les assemblages palynologiques continentaux de la limite Albien-Cénomaniens. Cependant, elle rencontre plusieurs désavantages qui limitent sa robustesse stratigraphique. D'une part, elle a été établie à partir d'une succession exclusivement continentale, et n'est appuyée qu'indirectement par des marqueurs stratigraphiques robustes, comme les ammonites ou les dinoflagellés, au travers de corrélations lithologiques et paléontologiques avec d'autres successions marines (Doyle et Robbins, 1977 ; Hochuli et al., 2006 ; J. Doyle, comm. pers.). D'autre part, l'établissement de certaines zones est uniquement basé sur l'observation de quelques échantillons. Cependant, des assemblages d'âge équivalent, très similaires à ceux-ci, ont été datés indépendamment au sein de dépôts continentaux, paraliques, ou marins de France, d'Angleterre, du Canada, et du Portugal, corroborant ainsi les caractéristiques palynologiques associées à chaque âge du Potomac Group (Kemp, 1970 ; Singh, 1971 ; Laing, 1975 ; Horikx et al., 2016).

Afin d'obtenir une palynozonation continentale robuste, il apparaît cependant nécessaire d'observer des sections comprenant à la fois des organismes marins et continentaux, comme l'avait entrepris Laing (1975) sur des formations marines albo-cénomaniennes du sud de l'Angleterre et du nord de la France. Il avait ainsi créé et corrélié des palynozones continentales à angiospermes à des biozones à ammonites, et à des palynozones à dinoflagellés, offrant une robustesse stratigraphique supérieure à celle des palynozones du Potomac Group. Cependant, les palynozones continentales qu'il propose n'apparaissent pas assez précises et couvrent souvent des intervalles stratigraphiques trop étendus (Laing, 1975 ; Figure VI.7). Un travail de révision se basant à la fois sur les échantillons de Laing et les palynozones du Potomac Group s'avère alors nécessaire pour permettre de caractériser avec précision les assemblages de la limite Albien-Cénomaniens. Ce travail devra être couplé à une redescription et une re-illustration des espèces stratigraphiques clés, comme *Tricolpites nemejcii*, *T. vulgaris*, *Tricolporoidites barrandei*, ou encore *Tricolporoidites bohemicus*, toutes sensées apparaître au Cénomaniens inférieur. Ces dernières ont originellement été décrites par Pacltová (1971), et proviennent d'assemblages du Cénomaniens moyen de Bohême. Cependant, les diagnoses, bien que concises, mériteraient d'être développées pour inclure des potentielles variations morphologiques associées aux espèces. Les illustrations

sont, de plus, assez floues, et il est parfois difficile d'observer les caractéristiques spécifiques à une forme.

En s'appuyant sur les études de calibration effectuées à partir de la palynoflore de la succession continentale du Potomac Group, plusieurs espèces de grains de pollen d'angiospermes permettent de borner assez précisément l'intervalle temporel de dépôt des sables ligniteux et des argiles feuilletées de la sous-unité A1 d'Archingeay et de Saint-Nadeau (Doyle et Robbins, 1977 ; Ward, 1986 ; Hughes, 1994 ; Hochuli et al., 2006 ; Figure VI.7). Le spectre angiospermien est très similaire aux assemblages typiques de la sous-zone IIC et III, limitant l'intervalle stratigraphique à l'Albien supérieur/terminal-Cénomaniens inférieur (Figure VI.7).

La présence de *Tricolpites nemejci*, apparaissant au Cénomaniens inférieur, et typique de la palynozone III (ou IIC), est confirmée à Saint-Nadeau. Des formes similaires à cette espèce ont été rencontrées dans l'assemblage d'Archingeay, mais ne présentent pas la fine et grande columelle typique de l'espèce (J. Doyle, comm. pers. ; voir Tome 2). L'observation de plusieurs spécimens identifiés comme *Dichastopollenites reticulatus* au sein des deux palynoflores est également intéressante. Bien que peu mentionnée dans la littérature, cette espèce a en effet uniquement été rencontrée au sein de dépôts d'âge Cénomaniens (May, 1975 ; Ibrahim, 2002). May (1975) considère même celle-ci comme un potentiel marqueur stratigraphique du Cénomaniens. L'observation de formes similaires déjà présentes dès l'Aptien-Albien (Ibrahim, 2002 ; Heimhofer et Hochuli, 2010), couplée à la faible fréquence à laquelle cette espèce a été citée dans la littérature, n'en font cependant pas un marqueur stratigraphique aussi fiable que *Tricolpites nemejci*.

L'absence de formes tricolporées, à l'exception des spécimens intermédiaires appartenant à *Nyssapollenites* (Archingeay ; voir Tome 2, section *Nyssapollenites lanosus*), est cependant à déplorer au sein de ces deux assemblages. Des spécimens très semblables à *Tricolporoidites barrandei* et à *Tricolporoidites bohemicus* ont été rencontrés, mais différents des espèces originelles par leur aspect plus tricolpé et leur exine relativement moins épaisse (J. Doyle, comm. pers.). Ils ont ici été identifiés comme cf. *Foveotricolpites concinnus*, et *Tricolpites* sp. A (Annexe 4D ; voir Tome 2). Il paraît cependant important de noter que les formes tricolporées ne sont pas rencontrées fréquemment au sein des assemblages du Cénomaniens inférieur avéré de l'ouest de la France. Ainsi, la première forme rapprochée à *Tricolporoidites* n'est mentionnée qu'à partir de CA-4 dans la sous-unité A2 de Cadeuil, et seulement six spécimens ont été identifiés au sein des cinq premiers échantillons de la sous-unité A2

d'Archingeay (Peyrot et al., 2019, « *supplementary data 2* »). De plus, aucune forme tricolporée n'a été observée au sein des assemblages de Fouras, de l'île d'Aix, des Renardières, et de La Buzinie (Peyrot et al., 2019). Aucun spécimen de *Tricolporoidites* n'a non plus été rencontré à Jaunay-Clan, mais de rares formes associées à *Phimopollenites* ont été identifiées (Annexe 4D ; Polette et al., 2019). La quasi absence de formes tricolporées au sein des assemblages d'Archingeay (A1) et de Saint-Nadeau n'est donc pas à considérer comme forcément indicatrice d'un âge Albien.

La présence de *Microreticulatisporites sacalii* dans ces deux palynoflores est intéressante, puisque cette espèce n'a été presque exclusivement rencontrée qu'au sein de dépôts cénomaniens (Deák et Combaz, 1967 ; Médus et Triat, 1969 ; Azéma et Ters, 1971 ; Ludvingson et al., 2010 ; Peyrot et al., 2019 ; Polette et al., 2019). Ravn (1986) la considère comme un marqueur stratigraphique de l'Albien supérieur-Cénomaniens inférieur en Amérique du Nord et en Europe, mais base cette affirmation sur la mention de cette espèce uniquement au sein de dépôts cénomaniens. La seule mention albienne suggérée par Ravn (1986) provient de l'étude de Juhász (1975), qui observe l'espèce au sein de dépôts imprécisément datés à l'Albien-Cénomaniens. Plus tard, Ravn (1995) identifie cependant *Microreticulatisporites sacalii* au sein d'échantillons provenant de l'Albien supérieur du Wyoming. Son illustration correspond bien à l'espèce et d'après lui, l'âge Albien supérieur des dépôts est confirmé par d'autres proxies que la palynologie, limitant quelque peu la valeur stratigraphique de l'espèce. J. Doyle (comm. pers.) affirme cependant ne jamais avoir observé cette espèce au sein de dépôts plus anciens que cénomaniens. *Microreticulatisporites sacalii* pourrait alors potentiellement représenter un marqueur cénomanien, mais sa présence seule ne peut être retenue comme un argument stratigraphique fiable.

Ainsi, la présence et de *Tricolpites nemejecii*, de *Dichastopollenites reticulatus*, et à moindre échelle de *Microreticulatisporites sacalii*, au sein des palynoflores associées à la sous-unité A1 confirmerait un âge Cénomaniens basal/inférieur. Cependant, la présence de *Tricolpites nemejecii* n'ayant pas été confirmée au sein de la palynoflore d'Archingeay, l'âge des dépôts associés apparait moins certain. En effet, l'augmentation marquée de la diversité et de l'abondance des grains de pollen d'angiospermes entre A1 et A2 pour les assemblages d'Archingeay (Figure VI.6), couplée à l'absence d'espèces absolument caractéristiques du Cénomaniens inférieur (la robustesse stratigraphique de *D. reticulatus* n'ayant pas été confirmée), ne permet pas d'exclure un âge Albien terminal, comme suggéré par l'assemblage de dinoflagellés observé par Dejax et Masure (2005). Un âge Cénomaniens basal est cependant plus probable.



L'observation d'échantillons provenant des argiles de la sous-unité A1 d'autres sites, comme celui de Puy-Puy (Néraudeau et al., 2019 ; Figure VI.1 ; étude palynologique en cours) apparaît alors nécessaire pour permettre d'identifier des espèces supplémentaires, potentiellement informatives.

#### 4.2. L'étonnant assemblage palynologique de Hucheloup

Comme introduit précédemment, et développé au sein de l'article de Fleury et al. (2017), la palynoflore de Hucheloup a fourni un assemblage très pauvre, dominé par les Gleicheniaceae, ne comprenant que de rares grains de pollen d'angiospermes, et aucun *Classopollis*. Cet assemblage dénote clairement avec la paléoflore associée, retrouvée au sein des mêmes niveaux, qui, elle, est dominée par *Frenelopsis alata*, associée aux Cheirolepidiaceae, et par des restes angiospermiens. Les argiles de Hucheloup font partie du membre appartenant aux « Argiles Feuilletées du Baugeois », daté du Cénomaniens moyen (Fleury et al., 2017). Les palynoflores correspondant à cet intervalle de temps sont en général caractérisées par de nombreuses spores associées aux genres *Appendicisporites* et *Camarozonosporites*, ainsi que par des grains de pollen d'angiospermes d'Eudicotylédones diversifiés, incluant les premiers représentants des Normapolles (grains tri-aperturés typiques du Crétacé Supérieur, rapprochés des Juglandaceae). C'est le cas des autres assemblages décrits dans les couches du Cénomaniens moyen de Vendée, de Sarthe, et de Mayenne (Figure VI.1 ; Azéma et al., 1972 ; Néraudeau et al., 2017). Dans l'assemblage de Hucheloup, à l'exception de *Cupuliferoidaepollenites parvulus*, aucun palynomorphe n'est caractéristique des palynoflores cénomaniennes. En effet, la présence simultanée d'*Aequitriradites verrucosus*, de *Staplinisporites caminus*, et de *Coronatispora valdensis*, non associés à des Normapolles ou à des spores d'*Appendicisporites* et de *Camarozonosporites* apparaît plus typique des assemblages du Crétacé Inférieur. C'est suite à cette observation que l'idée de développer une méthode de datation basée sur l'occurrence des espèces dans la littérature est née, et le graphe prototype lié à cette méthode est illustré dans Fleury et al. (2017, Fig. 13).

L'assemblage palynologique de Hucheloup n'est donc ni représentatif des dépôts, du paléoenvironnement (marécageux côtier ; Fleury et al., 2017), ou de la paléoflore auxquels il est associé. Après discussion avec D. Batten, nous en avons conclu que ces différences entre la palynoflore et la paléoflore étaient peut-être dues à des régimes de sédimentation particuliers à chaque type de fossiles, les couches contenant d'abondants restes de plantes ne présentant pas toujours des assemblages palynologiques riches, par effet de vannage. C'est

par exemple le cas des argiles de Puy-Puy, la sous-unité A1 ayant livré une palynoflore riche et diversifiée (observations en cours), alors que la sous-unité A2, qui contient l'une des paléoflore cénomaniennes les plus riches de France, préservée sous forme d'impressions foliaires, n'a fourni aucun palynomorphe (Le Diouron, 2005, inédit ; Peyrot et al., 2005). Ce phénomène ne s'applique cependant pas aux argiles de Jaunay-Clan, dont les niveaux riches en impressions foliaires ont également livré un assemblage palynologique très diversifié (Polette et al., 2019, Fig. 3). Les causes inhérentes à la déposition préférentielle d'un type de fossile ou de l'autre, ou des deux, déjà discutées dans le Chapitre IV, sont alors difficiles à appréhender ici, les conditions de dépôt (type de paléoenvironnement, énergie du milieu) semblant être similaires pour ces trois sites.

## 5. Interprétations environnementales

Les types de paléoenvironnements associés aux dépôts du Cénomaniens inférieur de l'ouest de la France ont été abondamment discutés dans les articles traitant des palynoflores associées (Peyrot et al., 2019, section 5.2 ; Polette et al., 2019, section 5.2), et ne seront que brièvement reportés ici.

Les conditions climatiques générales associées à l'ouest de la France sont caractérisées par un réchauffement progressif de l'Aptien au Cénomaniens inférieur. Entre le Valanginien et le Cénomaniens-Turonien, les différences de température des océans correspondant à des extrêmes climatiques sont ainsi estimées avoisiner les 10°C (Pucéat et al., 2003). Après la période aride caractérisant la fin du Barrémien et le début de l'Aptien (voir Chapitre V), les conditions redeviennent généralement plus humides durant l'Albien et le Cénomaniens. La transgression marine généralisée débutant à la fin de l'Albien façonne les paléoécosystèmes végétaux, et les indicateurs d'aridité/de salinité (comme l'abondance de *Classopollis*) doivent ici être interprétés avec amples précautions.

De manière générale, les paléoenvironnements albo-cénomaniens étudiés ici ont évolué sous un climat chaud et relativement humide, et correspondent pour la plupart à des milieux de dépôt côtiers, lagunaires ou estuariens internes, occasionnellement perturbés, au sein desquels une végétation adaptée à ce type de conditions climatiques a pu se développer, typiquement une végétation associée à une mangrove, située plus ou moins proche de la côte (Gomez et al.,

2008 ; Peyrot et al., 2019). Cette hypothèse est corroborée par plusieurs arguments palynologiques :

- En se basant sur les caractéristiques écologiques de certaines plantes actuelles, comme le cyprès chauve ou le cyprès de Montézuma, la forte représentation des grains de Cupressaceae au sein de certains assemblages (Archingeay A2, Cadeuil, Fouras, Ile d'Aix LB2, Les Renardières) suggèrerait l'existence d'environnements marécageux aux sols saturés, sujets à des inondations ponctuelles et à des incursions marines occasionnelles (Farjon, 2005 ; Peyrot et al., 2019).
- La dominance des *Classopollis* au sein d'autres assemblages (Archingeay A1, La Buzinie, assemblages les plus jeunes de Jaunay-Clan) ne serait pas ici uniquement liée à une aridification du milieu induit par une baisse des précipitations (comme à Cuy-Saint-Fiacre), mais plutôt à la proximité du milieu marin, résultant en la mise en place de paléoécosystèmes végétaux plus côtiers. Ces assemblages sont d'ailleurs souvent associés à des abondances plus élevées de dinoflagellés, La Buzinie présentant l'abondance la plus importante des assemblages présentés par Peyrot et al. (2019), à l'exception de l'assemblage de l'île d'Aix LB1, caractéristique d'un milieu de dépôt distal (Peyrot et al., 2019, *supplementary data 2*). Le contenu fossile de Jaunay-Clan reflète très bien l'arrivée des apports marins liés à la transgression cénomanienne dans le Maine-et-Loire, avec un assemblage d'abord principalement représenté par les spores et des macrorestes d'angiospermes associées aux Nympheales, puis par les grains de Cheirolepidiaceae, les premiers dinoflagellés, et l'apparition de macro-organismes de milieux saumâtres dans la deuxième portion de la succession (Polette et al., 2019). Notons cependant que la forte abondance des grains de Cheirolepidiaceae témoigne tout de même de conditions relativement plus arides que celles régnant au Berriasien terminal-Valanginien basal, en France.
- Associées aux Cheirolepidiaceae et aux Cupressaceae, les spores dominant les palynoflores albo-cénomaniennes sont rapportées aux Gleicheniaceae. Cette dominance s'observe en France et en Angleterre, à partir du Barrémien supérieur-Aptien inférieur, et se poursuit au moins jusqu'au Cénomalien moyen (Kemp, 1970 ; Herngreen, 1971 ; Fleury et al., 2017 ; Peyrot et al., 2005, 2019 ; Polette et al., 2019 ; chapitre précédent), mais n'est pas notée dans les assemblages palynologiques provenant de dépôts contemporains d'Espagne (Barrón et al., 2015). La forte représentation des Gleicheniaceae, dont les caractéristiques écologiques ont déjà été

présentées dans les chapitres précédents et sont rappelées dans l'Annexe 3, est ici à corréler avec l'existence de milieux tropicaux à subtropicaux fréquemment perturbés, possiblement soumis à des conditions xériques liées à la proximité du milieu marin.

- D'autres spores, associées au genre *Camarozonosporites*, quasiment absentes des assemblages plus anciens, voient leur abondance et leur diversité augmenter considérablement à l'Albien-Cénomaniens. Les représentants de ce genre sont associés aux lycophytes, et plus particulièrement aux Lycopodiaceae (Ravn, 1995 ; Schrank, 2010). Les membres des Lycopodiaceae modernes se développent principalement au sein d'habitats assez sombres et humides, correspondant pour la plupart à des sous-bois de forêts de conifères. Ils peuvent également être rencontrés dans des zones plus découvertes, près des cours d'eau, et peuvent adopter des comportements épiphytes, en se fixant sur l'écorce mousseuse d'un tronc (Rusea et al., 2009). Cette proximité d'un environnement humide peut leur permettre de survivre à des périodes de sécheresses occasionnelles. L'abondance et la diversité des *Camarozonosporites* au sein des assemblages suggèreraient probablement l'existence d'habitats abrités à fort taux d'humidité, permettant l'établissement d'une communauté variée de lycopodes. Certaines espèces actuelles, comme *Lycopodiella cernua*, sont cependant adaptées à des conditions plus arides, et peuvent se développer dans des environnements plus ouverts, comme une lande (Rusea et al., 2009).
- Enfin, l'apparition et la diversification des grains d'angiospermes indiquent un changement dans la composition des paléoécosystèmes végétaux de l'Albo-Cénomaniens, par rapport aux environnements correspondant aux assemblages purbecko-wealdiens présentés précédemment. Lidgard et Crane (1990) suggèrent ainsi que les premiers environnements végétaux dominés par les angiospermes se seraient mis en place entre l'Albien supérieur et le Cénomaniens. Les formes les plus communes retrouvées ici appartiennent aux Chloranthaceae (*Clavatipollenites*, *Pennipollis*). Les représentants actuels de cette famille présentent des exigences écologiques variées, et peuvent coloniser des habitats humides, perturbés, sombres ou ensoleillés (Feild et al., 2003). Les Chloranthaceae fossiles auraient donc également pu se développer au sein de communautés hygrophiles, dans des milieux fréquemment perturbés. Cependant, l'analyse de certains macrofossiles végétaux cénomaniens associés à cette famille, comme *Pseudoasterophyllidites cretaceus*, a permis d'observer des adaptations morphologiques caractéristiques de plantes halophytes, inconnues chez leurs représentants actuels, suggérant que les Chloranthaceae fossiles

auraient pu également se développer au sein d'environnements xériques, correspondant peut être à des milieux influencés par les apports marins (Kvaček et al., 2012, 2016).

Ces arguments palynologiques suggérant l'existence de milieux estuariens plus ou moins internes de type mangroves sont corroborés par les données paléobotaniques (nombreux restes de *Brachyphyllum*, ou de *Frenelopsis* fréquemment trouvés dans ces sites, présence d'organismes aquatiques saumâtres ou marins) et lithologiques associés aux dépôts albo-cénomaniens de l'ouest de la France (Moreau, 1993a-b ; Néraudeau et al., 1997, 2013 ; Gomez et al., 2004 ; Vullo et al., 2013 ; Moreau et al., 2014, 2017 ; Valentin et al., 2014 ; Fleury et al., 2017).

## 6. Relations botaniques entre macrofossiles végétaux et palynomorphes

Associer des palynomorphes continentaux dispersés (« *dispersed pollen and spores* ») à leur potentielle plante productrice, préservée sous forme de bois ou d'impression/compression foliaire peut s'avérer difficile, et ce pour deux raisons :

- les grains de pollen et les spores actuels présentent souvent une importante variation morphologique au sein de la même espèce botanique, et deux formes attribuées à des espèces palynologiques différentes peuvent très bien appartenir à la même espèce biologique. C'est le cas de *Callialasporites* et d'*Araucariacites*, qui ont tous les deux été retrouvés au sein d'un même organe reproducteur associé au rameau feuillé *Brachyphyllum* (Van Koninjenburg-van Cittert, 1971 ; Balme, 1995). A l'inverse, des formes morphologiquement semblables peuvent appartenir à plusieurs espèces botaniques, comme c'est le cas de nombreuses spores lisses, comme *Deltoidospora*, qui correspondent souvent à des stades de développement incomplets de spores appartenant à plusieurs familles botaniques. Cette observation s'applique aussi aux macrorestes végétaux, des formes variées de rameaux feuillés pouvant appartenir à la même plante, et des formes semblables, attribuées à des morphogenres sur-utilisés comme *Sphenopteris* ou *Brachyphyllum*, pouvant présenter des affinités botaniques différentes. Essayer de corrélérer palynomorphes et macrorestes nécessite d'être particulièrement vigilant quant au double biais induit par l'existence de trop nombreuses morphoespèces en paléobotanique et en palynologie ;

- la préservation différentielle de certains macrorestes ou de certains palynomorphes peut également biaiser les interprétations botaniques concernant une paléoflore et sa palynoflore associée. Ainsi, les spores de bryophytes ou de lycophytes, comme *Aequitriradites* ou *Camarozonosporites*, sont fréquemment rencontrées dans les assemblages palynologiques albo-cénomaniens, mais leurs plantes productrices ne sont, à ce jour, pas connues, en partie à cause de l'improbabilité de réunir les conditions taphonomiques nécessaires à la fossilisation de végétaux non ligneux comme les mousses et les lycopodes. À l'inverse, de nombreuses impressions foliaires de Lauraceae, identifiées comme *Eucalyptolaurus depreii*, ont été retrouvées au sein des niveaux ligniteux cénomaniens de l'ouest de la France, notamment à Archingeay, mais aucun grain de pollen potentiellement associable à ces plantes n'a jamais été observé. Cette absence peut s'expliquer par la dégradation préférentielle des grains de pollen de Lauraceae du Mésozoïque et du Cénozoïque, qui présentent peut-être une exine trop fine, ou un taux de sporopollénine peu élevé, ne leur permettant pas de se fossiliser (Traverse, 2007 ; Peyrot et al., 2019 ; J. Doyle, comm. pers.). Ajoutés aux caractéristiques physiques des plantes et des palynomorphes régissant leur capacité de fossilisation, les aspects taphonomiques liés à l'environnement de dépôt peuvent aussi ajouter un biais. C'est le cas des paléoflores de Hucheloup et de Puy-Puy, dont la palynoflore associée est soit inexistante, soit très pauvre et non représentative des macrorestes observés (voir section 4).

La méthode privilégiée pour corréliser efficacement les palynomorphes continentaux et les macrorestes végétaux reste l'observation des organes reproducteurs fossilisés attachés aux rameaux feuillés, qui permettent parfois d'identifier *in situ* les spores et grains de pollen associés. Les nombreux travaux dirigés par E.M Friis et par J.H.A Van Koninjenburg-van Cittert, notamment, ont permis de faire des progrès considérables quant à la connaissance des relations entre palynomorphes continentaux et macrofossiles mésozoïques. Elles ont par exemple permis de préciser la nature botanique des Normapolles (Friis, 1983 ; Friis et al., 2006), d'*Eucommiidites* (Friis et Pedersen, 1996), des grains de pollen de Chloranthaceae (Friis et al., 2000), des spores de Lygodiaceae (Van Koninjenburg-van Cittert, 1981), ou encore des grains de pollen d'Araucariaceae (Van Koninjenburg-van Cittert, 1971). Balme (1995) a également permis d'appréhender plus justement les relations entre palynomorphes et macrorestes, en fournissant une importante synthèse bibliographique réunissant toutes les mentions d'associations entre pollen/spores et macrofossiles végétaux.

Une autre méthode développée dans le but d'établir plus justement les affinités entre une espèce morphologique palynologique et son espèce biologique associée, basée sur une approche statistique, est présentée dans ce manuscrit, dans le Chapitre II du Tome 2. Elle ne prend cependant pas en compte les macrorestes végétaux.

Dans le cas des assemblages albo-cénomaniens présentés ici, les palynoflores associées à une paléoflore riche sont celles de Hucheloup et de Jaunay-Clan. Comme indiqué précédemment, la palynoflore de Hucheloup n'est pas représentative de la paléoflore associée, et il serait futile de tenter d'établir des corrélations botaniques entre ces deux assemblages. Cependant, la palynoflore et la paléoflore de Jaunay-Clan sont toutes deux caractéristiques des paléoenvironnements végétaux du Cénomaniens inférieur, et les relations possibles entre spores/grains de pollen et macrofossiles associés ont été discutées par Polette et al. (2019, section 5.3), et ne seront donc pas ré-établies ici. Elles illustrent cependant de manière plus concrète les problèmes énoncés précédemment.

## **7. Comparaisons avec les assemblages albo-cénomaniens du bassin de Paris : analyse de la palynoflore de Bully**

La composition palynofloristique des assemblages albo-cénomaniens du bassin de Paris a largement été étudiée par Fauconnier (1979 ; Annexe 1B), qui établit la succession stratigraphique précise des dinoflagellés et des palynomorphes continentaux associés, grâce à l'analyse de sept sondages effectués de part et d'autre du bassin. Cependant, il est difficile d'extraire et d'interpréter les données concernant les palynomorphes continentaux car ses graphes n'offrent pas une résolution assez précise, se concentrant principalement sur les dinoflagellés. Ainsi, une nouvelle analyse a été effectuée ici en se concentrant sur le site de Bully (nord du pays de Bray ; Figure V.1). Le choix de ce site a été en partie motivé par l'absence d'étude palynologique sur l'Albo-Cénomaniens du pays de Bray, si ce n'est pour l'établissement des cartes géologiques par le BRGM. Les assemblages palynologiques des niveaux valangino-hauteriviens de cette zone ayant également été étudiés au cours de cette thèse, l'addition de données portant sur les niveaux plus jeunes peut permettre de mieux appréhender l'évolution floristique de cette région au Crétacé Inférieur. Les niveaux étudiés ici sont cependant marins, et la palynoflore continentale associée provient certainement de zones continentales plus éloignées, correspondant possiblement au Massif anglo-brabant ou



au Massif armoricain. Ainsi, l'étude de la composition palynologique des dépôts albo-cénomaniens de Bully a été entreprise dans le but : (1) de caractériser les associations palynologiques de l'Albien-Cénomaniens du pays de Bray, jusqu'alors inconnues ; (2) de comparer ces assemblages, dont l'âge est connu, aux assemblages continentaux de l'Albien présumé des Charentes afin de préciser leur âge de dépôt, toujours ambigu (voir sections précédentes); et (3) de comparer si possible les paléoenvironnements de l'ouest de la France à ceux du nord du bassin de Paris.

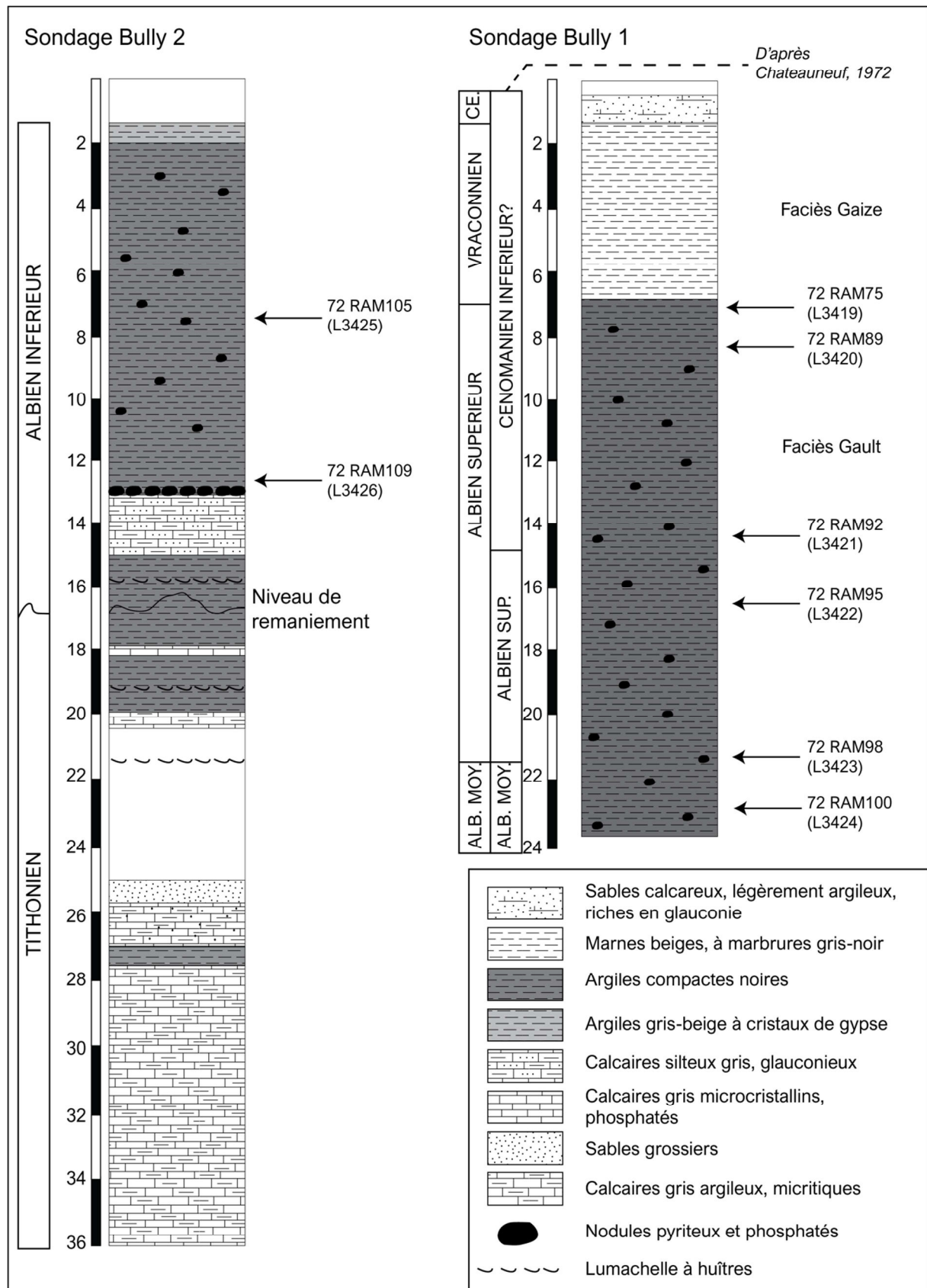
### *7.1. Présentation du site de Bully*

Le village de Bully se situe à l'extrémité nord du pays de Bray, à 4km au nord de la carrière de Brémontier, dont le contenu palynologique est présenté dans le Chapitre V, et à 5km à l'ouest de Neufchâtel-en-Bray (Figure V.1). Ses carrières sont principalement connues pour leur richesse en ammonites pyriteuses et nacrées, qui ont fait l'objet de nombreuses études stratigraphiques et taxonomiques, l'ensemble de l'étage Albien y étant représenté (Destombes, 1977 ; Destombes et al., 1977 ; Amédéo, 1992). Ces associations d'ammonites suggèrent un milieu de dépôt correspondant à un environnement marin transgressif peu profond, relativement propice à la conservation de palynomorphes continentaux (Giot et al., 1974). Des restes de bois pyritisé ont d'ailleurs été retrouvés au sein des niveaux inférieurs de la succession (Koeniguer, 1980 ; Annexe 1A).

Les échantillons palynologiques étudiés ici, dont le contenu a préliminairement été présenté par Chateauneuf, proviennent de deux sondages effectués en 1972 pour l'établissement de la carte géologique 1/50 000 de Londinières (Giot et al., 1974 ; Chateauneuf, 1972, BRGM données inédites). L'abondance des dinoflagellés et des ammonites, dont la diversité taxonomique ne sera pas précisée dans ce manuscrit, a permis l'établissement d'une succession stratigraphique précise pour les sondages de Bully 1 et de Bully 2.

Le sondage de Bully 2 présente une épaisseur de 36m et se divise en deux unités stratigraphiques distinctes (Figure VI.8) :

- 36–17m : Tithonien : série composée de 10m de calcaires gris, microcristallins, phosphatés, avec intercalations argilo-marneuses, surmontée par 0,8m de sables grossiers, puis par ca. 8m d'argiles calcaires feuilletées légèrement sableuses à intercalations calcaires et niveaux à lumachelles ;



**Figure VI.8.** Log lithologique des sondages de Bully 1 et de Bully 2. La position des échantillons prêtés par le BRGM est indiquée (modifié d'après Chateuneuf, 1972, BRGM, données inédites).

- 17–2m : Albien inférieur : reposant en discordance sur les assises tithoniennes, l'Albien inférieur est représenté par les argiles du Gault, qui correspondent à une succession de 23m composée d'argiles noires compactes feuilletées à nodules phosphatés épars, et cristaux de gypse et de pyrite. Une intercalation de calcaires gris, silteux et glauconieux, est visible entre 15 et 13m. La succession est coiffée par 1m d'argiles gris-beige riches en cristaux de gypse.

Le sondage de Bully 1 (Figure VI.8) a été effectué sur une profondeur de 23,5m et présente une succession dont l'extension stratigraphique s'échelonne entre la fin de l'Albien moyen et l'Albien terminal (Vraconien). Deux faciès peuvent être distingués :

- 23,5–6,5m : argiles du Gault de l'Albien moyen et supérieur, présentant les mêmes caractéristiques lithologiques que celles du sondage de Bully 2 ;
- 6,5–1,7m : argiles beiges, à marbrures gris-noir et accidents siliceux de l'Albien supérieur et terminal, correspondant au faciès de la Gaize, que l'on retrouve sur l'ensemble du bassin de Paris. Ces argiles sont surmontées par 1m de sables calcareux riches en glauconie.

Huit échantillons ont été prélevés dans les argiles du Gault datées respectivement de l'Albien inférieur (72 RAM109, 72 RAM105), de l'Albien moyen (72 RAM100, 72 RAM98), et de l'Albien supérieur (ou du Cénomaniens inférieur) du faciès du Gault (72 RAM95, 72 RAM92, 72 RAM89, 72 RAM75).

Les informations lithologiques suggèrent que la globalité de la succession est albiennaise. Cependant, au travers de son analyse palynologique, Chateauneuf précise que les niveaux les plus sommitaux, associés aux échantillons 72 RAM75, 72 RAM89, et 72 RAM92, pourraient appartenir au Cénomaniens inférieur (Chateauneuf, 1972, BRGM, données inédites ; Figure VI.8). Il appuie cette hypothèse en se basant sur l'apparition du genre *Ellipsodinium*, couplée à la raréfaction des *Gonyaulacysta*.

### 7.2. Composition de la palynoflore

Les huit échantillons analysés ici ont fourni une palynoflore assez riche, 111 espèces de palynomorphes continentaux ayant été identifiées au total (Annexe 4E). La qualité de préservation des palynomorphes continentaux est relativement bonne pour les échantillons les plus basaux, mais diminue considérablement pour les échantillons de l'Albien supérieur (Cénomaniens inférieur), ce qui explique l'augmentation relative de la proportion des spores de

filicophytes à affinités incertaines, la plupart d'entre elles étant trop corrodées pour permettre une identification fiable.

Les courbes de raréfaction indiquent l'établissement d'un plateau entre 200 et 400 spécimens observés pour les échantillons 72 RAM109, 72 RAM105, 72 RAM100 et 72 RAM95 (Figure VI.9). Les autres échantillons n'ont pas fourni assez de palynomorphes continentaux pour atteindre un plateau. Cette observation est corrélable avec la proportion relativement plus élevée de dinoflagellés au sein de ces assemblages, qui représente à chaque fois plus de 80% de l'abondance de l'assemblage total, alors que l'abondance relative des dinoflagellés des assemblages 72 RAM109, 72 RAM105, 72 RAM100 et 72 RAM95 s'échelonne entre 50 et 70% (Figure VI.10).

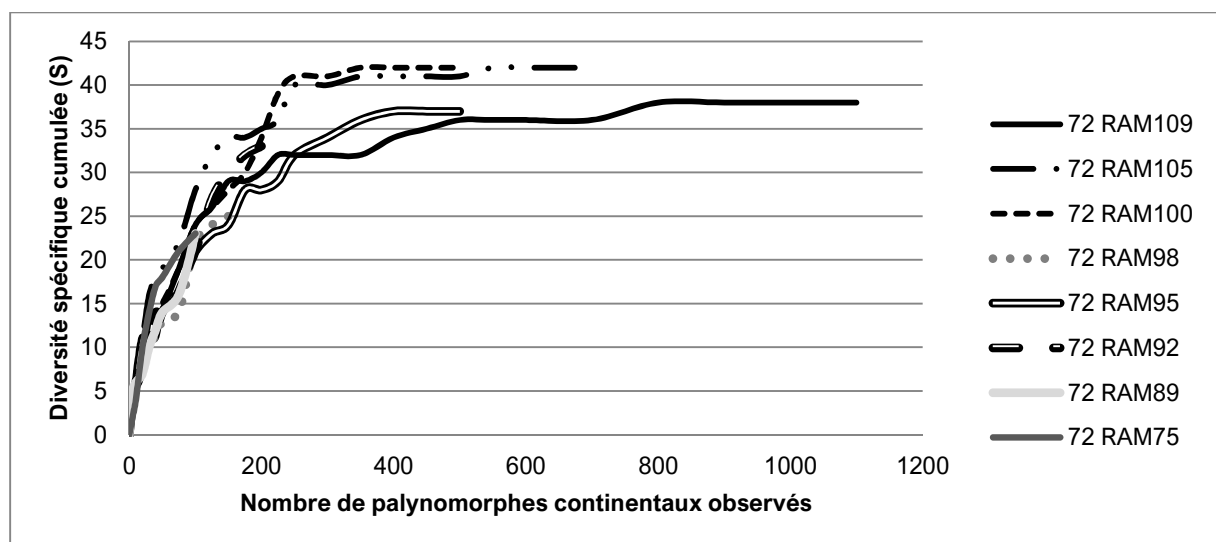
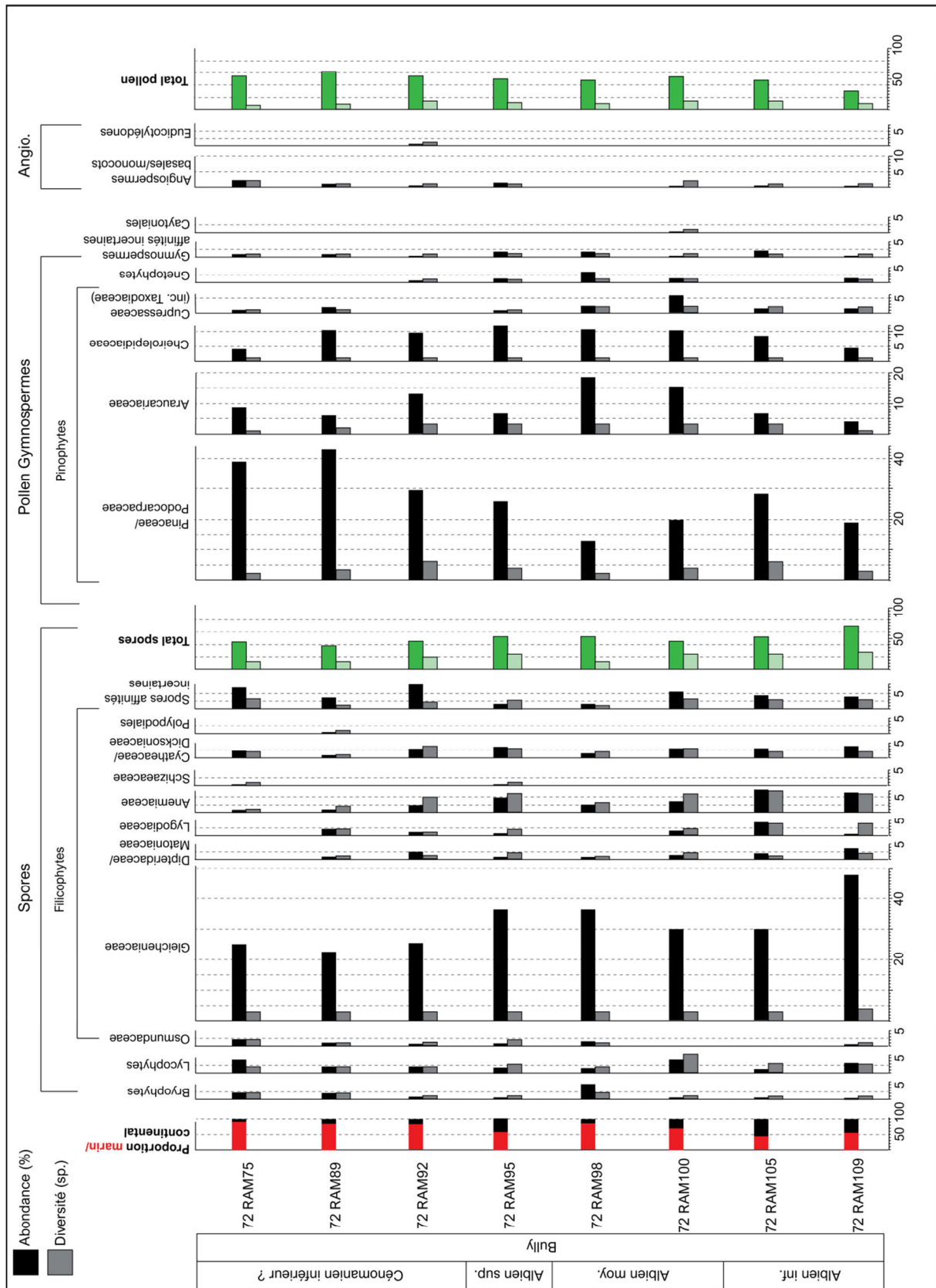


Figure VI.9. Courbes de raréfaction des assemblages palynologiques de Bully.

De manière globale, l'abondance relative des dinoflagellés augmente des assemblages les plus basaux aux assemblages les plus sommitaux, au détriment de la diversité spécifique des palynomorphes continentaux, qui diminue, passant d'une quarantaine d'espèces identifiées pour les assemblages de l'Albien inférieur à 20–22 espèces identifiées pour les assemblages de la fin de l'Albien supérieur (ou Cénomaniens inférieur ; Figure VI.10). Parallèlement, l'abondance relative et la diversité des spores diminuent également de manière progressive au profit des grains de pollen de gymnosperme, dont l'abondance relative augmente, passant de 30% à 60% de l'abondance totale des palynomorphes continentaux. L'évolution de la diversité spécifique des grains de pollen de gymnosperme ne répond cependant pas à cette tendance (Figure VI.10).

La distribution relative des différents groupes de spores apparaît constante entre les assemblages, tant au niveau de l'abondance que de la diversité spécifique relative. Ainsi, en



**Figure VI.10.** Evolution de l'abondance relative et de la diversité des assemblages palynologiques de Bully, en fonction des groupes botaniques associés aux palynomorphes (Annexe 3). La liste spécifique est disponible en Annexe 4E.

termes d'abondance, tous les assemblages de spores sont dominés par les spores de Gleicheniaceae qui représentent toujours au moins 30% de l'assemblage. Elles sont notamment représentées par *Ornamentifera echinata*, rencontrée fréquemment dans les huit assemblages, et dont la présence est notée pour la première fois parmi tous les assemblages analysés au cours de cette thèse. Les spores d'Anemiaceae sont assez peu abondantes, mais représentent le groupe le plus diversifié, avec 17 espèces identifiées. Les spores de Lygodiaceae sont également peu abondantes, et leur diversité spécifique diminue progressivement, passant de quatre espèces identifiées pour l'assemblage le plus basal, à aucune espèce rencontrée pour l'assemblage le plus sommital. Moins diversifiées que les spores d'Anemiaceae, elles sont représentées par des formes souvent corrodées et peu ornementées appartenant au genre *Concavissimisporites*, des spécimens proches de l'espèce *Ischyosporites punctatus*, et un spécimen affilié à *Trilobosporites* sp. cf. *T. humilis*. Les spores de bryophytes, d'Osmundaceae, de Dipteridaceae/Matoniaceae, et de Cyatheaceae/Dicksoniaceae sont peu abondantes et appartiennent à des espèces et genres communs déjà abondamment rencontrés dans les assemblages précédemment décrits (Annexe 4E). Les spores de lycophytes sont peu abondantes, mais assez diversifiées, avec quatorze espèces identifiées. Parmi elles, il paraît important de noter la présence de trois espèces de *Camarozonosporites*, dont *C. wrennii*, et la première mention de *Tigrisporites reticulatus*, assez abondant dans les huit assemblages, ainsi que la présence d'une forme assez proche des espèces cénomaniennes affiliées à *Wilsonisporites* au sein de l'assemblage 72 RAM95. Ces spores, fréquemment observées au sein des assemblages albo-cénomaniens de l'ouest de la France, ne sont pas présentes au sein des assemblages purbecko-wealdiens précédemment présentés, et font leur première apparition ici.

Les spectres des grains de pollen de gymnosperme sont presque toujours dominés par les Pinaceae/Podocarpaceae, principalement représentés par des grains de pollen bi-ailés. L'assemblage 72 RAM98 fait exception, dominé par les grains d'Araucariaceae, assez abondants dans les autres assemblages également, et représentés par trois espèces de *Callialasporites*, *Araucariacites australis*, ainsi que les premières apparitions de *Balmeiopsis limbata* et d'*Uesuguipollenites callosus* à partir des assemblages de l'Albien moyen. Les grains de Cheirolepidiaceae représentent entre 5 et 12% de l'assemblage.

Peu de grains de pollen d'angiospermes ont été enregistrés à Bully. Ils sont représentés par quelques spécimens correspondant à une ou deux espèces au sein de chaque assemblage. Cinq espèces ont été identifiées au total, incluant trois espèces apparentées aux Chloranthaceae

appartenant au genre *Clavatipollenites* : *C. hughesii*, *C.*, sp. A *sensu* Doyle et Robbins, 1977 et *C.* sp., les deux dernières espèces ayant été rencontrées uniquement dans les assemblages de l'Albien supérieur. La présence de *Transitoripollis anulissulcatus*, apparentée aux Magnoliidae, a été notée dans presque tous les assemblages. Enfin, un seul spécimen apparenté aux Eudicotylédones, *Tricolpites vulgaris*, a été enregistré dans l'assemblage de l'Albien supérieur (ou Cénomaniens inférieur) 72 RAM92.

### 7.3. Considérations stratigraphiques et paléoenvironnementales

D'un point de vue stratigraphique, la présence ou l'absence de plusieurs espèces au sein de la palynoflore de Bully mérite ici d'être commentée.

Mise à part la palynoflore de l'unité A1 d'Archingeay, la première mention d'une forme semblable à *Microreticulatisporites sacalii* est notée ici dans les dépôts albiens de France. Le spécimen en diffère cependant par son « *pattern* » de microréticulation et l'épaisseur de l'exine, suggérant l'existence d'une forme intermédiaire entre *M. sacalii* et des espèces plus anciennes. Cette forme a été retrouvée au sein de l'échantillon 72 RAM89, qui pourrait déjà être cénomaniens. Fauconnier ne mentionne pas la présence de *M. sacalii* dans les nombreux échantillons étudiés, mais elle observe une forme qu'elle attribue à *Microreticulatisporites urkuticus* dans les niveaux de l'Albien supérieur de l'Aube et de l'Albien supérieur et du Cénomaniens de Rethel. L'illustration qu'elle fournit correspond cependant à *Microreticulatisporites sacalii*, suggérant ainsi que cette espèce apparaîtrait dès l'Albien supérieur en France, et ne peut être considérée comme un marqueur cénomaniens fiable. Il est cependant possible que l'illustration fournie soit associée à un spécimen provenant des niveaux cénomaniens de Rethel, et que les formes albiennes soient légèrement différentes, et correspondent effectivement à *M. urkuticus*.

La présence de plusieurs espèces apparentées à *Distlatriangulisporites* est ici notée pour la première fois dans des sédiments de l'Albien inférieur en France. Une seule espèce a auparavant été enregistrée dans l'Albien supérieur de l'Ariège (Bardet et al., 1991). Ces formes sont communes dans les assemblages albo-cénomaniens de l'ouest de la France.

Les grains de pollen d'angiospermes associés à *Clavatipollenites* sont retrouvés en France depuis le Barrémien supérieur et ont également été rencontrés dans les sédiments albiens du bassin de Paris. Cependant, peu d'Eudicotylédones ont été enregistrées. Fauconnier (1979) mentionne la présence de *Retitricolporites* sp.1 et *Tricolpopollenites* sp. dans l'Albien supérieur d'Herbigny, de *Tricolpopollenites* sp. dans l'Albien moyen d'Herbigny, et de



*Clavatricolpites* dans l'Albien moyen des Ardennes. Arnaud-Vanneau et Médus (1977) notent la présence de grains tricolpés dans les niveaux du Barrémien supérieur et de l'Aptien inférieur du sud-est de la France, mais questionnent leurs identifications. En effet, les illustrations de ces spécimens correspondent en fait à *Eucommiidites*, indiquant que les premiers grains tricolpés ont été enregistrés dans des sédiments albiens moyens en France (Fauconnier, 1979). La forme identifiée comme *Tricolpites vulgaris* ici est très semblable au spécimen illustré comme *Tricolpopollenites rectiformis* par Fauconnier. Cette espèce n'a jusqu'alors été rencontrée qu'à partir du Cénomaniens dans le bassin de Paris. Elle a été identifiée au sein de l'échantillon 72 RAM92, qui pourrait cependant être cénomanien (Chateauneuf, 1972, BRGM, données inédites). De manière générale, les grains de pollen d'angiospermes sont ici peu nombreux, ne correspondent à aucun marqueur stratigraphique du Potomac Group, et ne permettent donc pas de fournir des arguments quant à l'âge Albien terminal ou Cénomaniens basal des assemblages de la sous-unité A1 d'Archingeay. Les dépôts albo-cénomaniens analysés par Laing (1975) pour l'établissement de sa palynozonation continentale proviennent du Havre (Normandie), et sont associés à un environnement de dépôt peu profond, de nombreux macrorestes de végétaux et de sauroïdes y ayant été retrouvés (Annexe 1A ; Le Loeuff et al., 2013). Ce type de dépôts est donc à privilégier pour la caractérisation stratigraphique des associations de grains de pollen d'angiospermes de la limite Albien-Cénomaniens.

D'un point de vue paléoenvironnemental, l'évolution de la composition palynofloristique de Bully reflète la tendance transgressive annoncée par Giot et al. (1974). À partir de l'Albien supérieur, les grains bi-aillés anémophiles de Pinaceae/Podocarpaceae deviennent de plus en plus abondants, tandis que la diversité et l'abondance des spores décroît progressivement, parallèlement à l'augmentation de la représentation des dinoflagellés (Figure VI.10). Assez similairement aux assemblages marins de l'Hauterivien–Aptien du sud-est de la France, et aux assemblages continentaux du Barrémien–Aptien et de l'Albien–Cénomaniens présentés précédemment, les spores dominantes appartiennent ici aussi aux Gleicheniaceae. Leur abondance est liée à l'existence de milieux fréquemment perturbés, possiblement associés aux environnements côtiers, au sein desquels se sont développées leurs plantes productrices. La palynoflore marine de Bully reflète les conditions généralement plus humides qui régnaient dans le nord de la France à l'Albien–Cénomaniens en comparaison à l'Hauterivien–Aptien, dont les dépôts sont associés à des assemblages marins composés par de nombreux grains de Cupressaceae et de Cheirolepidiaceae, minoritaires ici. Les conditions apparaissent également

plus humides à l'Albien dans le nord de la France qu'au Cénomaniens inférieur avéré dans l'ouest de la France, les palynoflores de Jaunay-Clan, de La Buzinie, et d'Archingeay présentant des abondances de Cupressaceae et de Cheirolepidiaceae bien supérieures.

L'assemblage 72 RAM98 diffère toutefois des autres assemblages de Bully, présentant comparativement une abondance nettement supérieure de grains appartenant aux Cheirolepidiaceae et aux Araucariaceae (Figure VI.10). Cette augmentation soudaine et brève pourrait être corrélée avec une régression ponctuelle, reflétant alors plus fidèlement les environnements côtiers, plus proches, au sein desquels s'est développée une riche communauté végétale dominée par les Cheirolepidiaceae, comme dans les Charentes. Cependant, ce changement n'est pas associé à l'augmentation de l'abondance et de la diversité des spores. Au contraire, les Gleicheniaceae deviennent certes plus abondantes, mais les autres spores s'avèrent bien moins représentées et moins diversifiées. De plus, la proportion des dinoflagellés n'apparaît pas moins importante que celle des autres assemblages (Figure VI.10). Ainsi, la composition de 72 RAM98 reflète un changement environnemental, correspondant certainement à une brève période d'aridification à la fin de l'Albien moyen (voir Annexe 3 et chapitres précédents pour les interprétations environnementales liées à une forte représentation des Cheirolepidiaceae et des Araucariaceae). Les assemblages étudiés par Fauconnier (1979) n'enregistrent cependant pas de changement particulier quant à la répartition des grains de *Classopollis* et de celle des bi-aillés dans les niveaux de l'Albien moyen, mais les abondances affichées présentent une résolution trop faible pour en tirer des interprétations paléoenvironnementales fiables.

## 8. Conclusion

L'analyse des assemblages palynologiques provenant de dépôts albo-cénomaniens de cinq sites de l'ouest de la France a permis l'observation d'une palynoflore continentale très riche (315 espèces), étoffant ainsi les connaissances sur les écosystèmes végétaux du Crétacé moyen en Europe, reflets de la radiation écologique des angiospermes. Les assemblages sont généralement dominés par les grains de Cheirolepidiaceae, de Cupressaceae, par les spores de Gleicheniaceae, et plus minoritairement par les spores d'Anemiaceae. Les grains de pollen d'angiospermes sont nombreux et diversifiés dans tous les assemblages, infirmant ainsi l'existence de dépôts correspondant au faciès wealdien à Archingeay.

La transgression albo-cénomanienne généralisée à l'ouest de la France se reflète au travers de la composition de certains des assemblages, montrant une augmentation progressive de l'abondance des dinoflagellés (Archingeay, Saint-Nadeau/Cadeuil, Jaunay-Clan, La Buzinie), et un changement dans les paysages végétaux. Les paléoenvironnements associés à cette palynoflore correspondaient d'ailleurs certainement à des écosystèmes côtiers (Archingeay, La Buzinie) ou estuariens internes (Saint-Nadeau/Cadeuil, Hucheloup, Jaunay-Clan), au sein desquels une communauté diversifiée de fougères, de conifères, et d'angiospermes ont pu se développer sous un climat chaud et relativement humide, rappelant les milieux de mangrove et de marécages internes évoluant dans les régions tropicales actuelles.

La présence de *Tricolpites nemejcii*, de *Dichastopollenites reticulatus*, et à moindre échelle de *Microreticulatisporites sacalii* au sein de l'assemblage de Saint-Nadeau permettrait de confirmer l'âge Cénomaniens inférieur des dépôts associés. Cependant, l'absence de formes typiquement cénomaniennes au sein des argiles de la sous-unité A1 d'Archingeay ne permet pas d'être aussi catégorique. En effet, bien que la présence de *Dichastopollenites reticulatus*, de *Microreticulatisporites sacalii* et de formes très similaires aux espèces tricolpées et tricolporées du Cénomaniens puisse fortement suggérer que la palynoflore appartienne au Cénomaniens, un âge Albien terminal ne peut pas être exclu. Les argiles de la sous-unité A1 sont alors certainement cénomaniennes, mais des observations supplémentaires portant sur les assemblages palynologiques de Puy-Puy s'avèrent nécessaires afin de potentiellement y observer des marqueurs stratigraphiques plus fiables, et de confirmer ou infirmer l'âge Cénomaniens de cette sous-unité. Toutefois, ces observations additionnelles ne permettront peut-être pas d'apporter une réponse définitive, en partie à cause des limites associées aux méthodes de datation des dépôts de l'Albien supérieur-Cénomaniens inférieur basées sur les grains de pollen d'angiosperme (manque de robustesse stratigraphique, illustrations des holotypes des espèces clés stratigraphiques de qualité médiocre, formes tricolporées encore trop peu abondantes au Cénomaniens inférieur, en France, pour constituer des marqueurs stratigraphiques fiables). Les deux méthodes de datation théoriques développées dans les chapitres précédents n'ont pas pu être utilisées ici, en raison de leur résolution stratigraphique, trop imprécise pour des intervalles de temps aussi restreints (Albien terminal ou Cénomaniens basal). La mise en place d'une méthode additionnelle, se basant à la fois sur l'observation de nombreux assemblages contenant des marqueurs stratigraphiques continentaux et marins, et sur la redescription des espèces angiospermiennes à fort potentiel stratigraphique, pourra peut-être permettre de séparer plus clairement les palynoflores albiennes et cénomaniennes. Pour cela, il est nécessaire de réobserver les échantillons originellement analysés par Pacltová

(1971), et de se concentrer sur des assemblages provenant de dépôts paraliques de types similaires à ceux sélectionnés par Laing (1975). L'importance du choix des dépôts est confirmée par l'observation de la palynoflore marine albo-cénomanienne de Bully (pays de Bray), dont les dépôts associés, n'ont pas permis d'observer suffisamment de grains de pollen d'angiospermes pour tirer des conclusions stratigraphiques satisfaisantes. L'analyse de cette palynoflore confirme l'existence de conditions climatiques généralement plus humides à l'Albien-Cénomaniens dans le nord de la France, comparé à celles du Barrémien-Aptien, bien qu'un court épisode d'aridification ait pu se mettre en place à la fin de l'Albien moyen.

Enfin, pour la première fois ici, certaines palynoflores analysées dans ce chapitre sont associées à une paléoflore diversifiée (Hucheloup, Jaunay-Clan, Archingeay). Ces associations ont permis de discuter des relations botaniques entre macro- et microrestes végétaux, mais surtout des limites interprétatives, inhérentes à l'utilisation de morphoespèces (Jaunay-Clan ; développé plus concrètement dans Polette et al., 2019), et à la multiplication des potentiels biais taphonomiques (Hucheloup, Archingeay).

## 9. Articles

Les trois articles présentés ici traitent de l'analyse de plusieurs palynoflores cénomaniennes de l'ouest de la France. Ils seront insérés par ordre chronostratigraphique.

**Peyrot, D., Barrón, E., Polette, F., Batten, D.J., Néraudeau, D., 2019. Early Cenomanian palynofloras and inferred resiniferous forests and vegetation types in Charentes (southwestern France). *Cretaceous Research* 94, 168–189.**

Participation : Cet article présente la composition palynologique de six sites du Cénomaniens inférieur des Charentes. D. Peyrot et E. Barrón ont effectué l'analyse de cinq de ces sites (Archingeay, Cadeuil, Les Renardières, Ile d'Aix, Fouras) et m'ont invitée à traiter le sixième site (La Buzinie), avec l'aide de D. Batten pour l'analyse, et la supervision de D. Néraudeau pour les aspects plus géologiques.

### Résumé en français :

L'analyse palynologique de 45 échantillons provenant de six affleurements ambrifères du Crétacé moyen des Charentes a été entreprise ici. Au total, 227 taxa ont été identifiés au sein

des palynoflores étudiées. Les résultats palynologiques confirment l'âge Cénomalien inférieur précédemment attribué à ces dépôts. La composition hétérogène des assemblages palynologiques suggère l'existence de plusieurs types de milieux de dépôts côtiers, associés à une influence marine variable, en général assez faible. La végétation correspondante a été subdivisée en plusieurs types de paléoécosystèmes, incluant des communautés herbacées à fougères et angiospermes qui ont pu coloniser des environnements plus ouverts, fréquemment perturbés, ainsi que des communautés arborées dominées par les Cheirolepidiaceae, comprenant des angiospermes et des fougères potentiellement halophytes ou xériques (Anemiaceae, Gleicheniaceae), et d'autres gymnospermes (Araucariaceae, Ginkgoales, et de rares Cycadales et Gnetales).

L'existence de communautés ripariennes incluant des Cupressaceae, et des angiospermes aquatiques, des fougères, des mousses, et des lycopodes est proposée ici. La présence de forêts de conifères principalement composées de Pinaceae et de Podocarpaceae au sein de zones montagneuses plus éloignées est également suggérée par la composition des assemblages palynologiques. Cette diversité de milieux de dépôts reflète la vaste extension géographique des plantes productrices d'ambre et/ou la forte capacité de dispersion de ce dernier au Cénomalien inférieur.

**Polette, F., Licht, A., Cincotta, A., Batten, D.J., Depuydt, P., Néraudeau, D., Garcia, G., Valentin, X., 2019. Early Cenomanian palynofloras and inferred resiniferous forests and vegetation types in Charentes (southwestern France). Review of Palaeobotany and Palynology 271.**

#### Résumé en français :

Le contenu palynologique du site fossilifère du Cénomalien inférieur de Jaunay-Clan (Vienne, O France) est analysé ici, ce dernier ayant livré des macrorestes végétaux présentant une qualité de préservation exceptionnelle. Au total, 184 espèces de palynomorphes ont été identifiées, et deux intervalles palynologiques ont été observés au sein de la séquence sédimentaire. Le premier intervalle est caractérisé par la dominance numérique et taxonomique des spores de Gleicheniaceae, de Cyatheaceae/Dicksoniaceae, et d'Anemiaceae, tandis que le second intervalle se caractérise par l'augmentation abrupte de l'abondance des *Classopollis*, et par l'apparition de dinocystes. Ce changement de composition palynologique, couplé aux observations paléobotaniques, est interprété comme le reflet d'une transition d'un

environnement riparien ou lacustre calme associé à d'occasionnelles périodes plus sèches, à un environnement plus ouvert à des incursions marines très occasionnelles, comme un estuaire interne.

L'association de *Tehamadinium coummia*, *Trichodinium spinosum*, *Tricolpites nemejcii*, *Retitricolporites decorosus*, et de *Microreticulatiporites sacalii*, couplée à l'absence de Normapolles dans l'assemblage palynologique, suggère que la palynoflore de Jaunay-Clan est d'âge Cénomaniens inférieur, corroborant les précédentes affirmations basées sur des proxies lithologiques et paléontologiques. L'assemblage de Jaunay-Clan est cependant considéré comme légèrement plus jeune que les nombreux assemblages du Cénomaniens basal décrits en Charente-Maritime, au vu de sa ressemblance avec les assemblages du milieu du Cénomaniens inférieur de l'ouest de la France. La paléoflore et la palynoflore de Jaunay-Clan sont similaires aux assemblages décrits dans les dépôts de l'Albien supérieur d'Espagne (Teruel Province), et à certains assemblages du Cénomaniens de France et de République Tchèque (Peruc-Korycany Formation, La Buzinie, Archingeay). La riche association de paléoflore et de palynoflore à Jaunay-Clan est ici considérée comme l'assemblage paléobotanique/palynologique cénomaniens le plus diversifié décrit en Europe de l'Ouest jusqu'à maintenant.

**Fleury, R., Polette, F., Batten, D.J., Durand, M., Moreau, J-D., Néraudeau, D., Strullu-Derien, C., Redois, F., 2017. Palaeobotanical investigation of a Cenomanian clay lens in Hucheloup Quarry, Maine-et-Loire, NW France : Taxonomic, stratigraphic and palaeoenvironmental implications. *Annales de Paléontologie* 103, 235–250.**

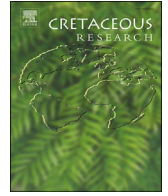
Participation : Cet article traite du contenu paléobotanique et palynologique des argiles du Cénomaniens moyen de la carrière de Hucheloup. R. Fleury a effectué l'analyse paléobotanique, et je me suis concentrée sur l'observation des assemblages palynologiques, supervisée par D. Batten et D. Néraudeau.

#### Résumé en français :

Quatre-vingt-deux compressions et impressions foliaires ont été collectées au sein d'une lentille argileuse cénomaniens située dans la carrière de Hucheloup (Maine-et-Loire, France), 62 d'entre elles ayant pu être identifiées. Les macro-restes observés correspondent à des Pinales (27%), des fougères (27%), des Ginkgoales (26%), des angiospermes (19%) et des

Cycadales (1%). *Frenelopsis alata* (K. Feistman-tel) E. Knobloch emend. J. Kvaček (Pinales) et *Eretmophyllum obtusum* (Velenovský) J. Kvaček (syn. *E. andegavense* Pons, Bourreau et Broutin) (Ginkgoales) sont les deux espèces les plus abondantes de l'assemblage. Des fragments de bois et des cuticules ont également été récoltés et identifiés. Les macro-restes végétaux sont souvent très fragmentés, conséquence d'un transport sur une distance considérable avant dépôt. La lentille argileuse de Hucheloup s'est vraisemblablement déposée au sein d'une lagune saumâtre ou de la partie inférieure d'un estuaire, possiblement au niveau d'un bras-mort ou d'une barre sableuse. La flore, allochtone, comporte des éléments issus de deux communautés végétales distinctes qui se sont développées sous l'influence d'un gradient de salinité aux alentours d'un réseau fluvial, sous un climat subtropical à tropical. L'attribution des feuilles de Ginkgoales au morpho-genre *Eretmophyllum* Thomas emend. Harris in Harris et al. au sein des dépôts cénomaniens européens est ici discutée et défendue ; le genre *Nehvizdya* Hlušík est considéré comme synonyme junior. La lentille argileuse présente également un assemblage palynologique, dont 22 taxons ont été identifiés. Ce dernier est dépourvu d'indicateurs temporels indiscutables, et présente des formes typiques de sédiments plus anciens, mais la composition du modeste assemblage associé de mégaspores est cohérente avec un âge cénomaniens.





# Early Cenomanian palynofloras and inferred resiniferous forests and vegetation types in Charentes (southwestern France)



Daniel Peyrot <sup>a, \*</sup>, Eduardo Barrón <sup>b</sup>, France Polette <sup>c</sup>, David J. Batten <sup>d</sup>, Didier Néraudeau <sup>c</sup>

<sup>a</sup> School of Earth and Environment, Centre for Energy Geoscience, University of Western Australia, 6101, Crawley, Western Australia, Australia

<sup>b</sup> Museo Geominero, Instituto Geológico y Minero de España, Ríos Rosas 23, 28003, Madrid, Spain

<sup>c</sup> CNRS UMR 6118 Géosciences, Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, 35042, Rennes, France

<sup>d</sup> School of Earth, Atmospheric and Environmental Sciences, University of Manchester, Oxford Road, Manchester M13 9PL, UK

## ARTICLE INFO

### Article history:

Received 21 June 2018

Received in revised form

19 September 2018

Accepted in revised form 12 October 2018

Available online 16 October 2018

### Keywords:

Palynology

Cenomanian

Charentes

Cretaceous

Vegetation

## ABSTRACT

A palynological analysis of 45 samples from six mid-Cretaceous amber-bearing outcrops from Charentes has been carried out. A total of 227 taxa have been recorded in the studied palynofloras. Palynological data support earlier evidence and indicate an early Cenomanian age for the assemblages. The heterogeneous compositions of the palynofloral assemblages indicate the existence of different coastal depositional settings with a variable but usually weak marine influence. The local vegetation was subdivided in various types including herbaceous formations integrating ferns and eudicots which may have colonised frequently-disturbed, fluvial, open environments and xeric arboreal communities dominated by Cheiralepidiaceae and probably integrating drought- and/or salt-tolerant angiosperms and ferns (Anemiaceae and Gleicheniaceae) and other gymnosperms (Araucariaceae, Ginkgoales and scarce Cycadales and Gnetales). The existence of riparian and freshwater wetland communities integrating taxodioids, aquatic and/or hygrophilous angiosperms, ferns, lycopods, mosses and clubmosses is proposed. Coastal/lagoonal counterparts including plants tolerant to periodical floods by saline or brackish waters is suggested by palynological evidence. Conifer forests mainly integrating Pinaceae and Podocarpaceae in raised hinterlands may also be interpreted on the basis of taphonomical considerations. The wide variety of depositional settings inferred by the palynological data support enhanced transport capabilities for amber and/or a widespread occurrence of producers in local vegetation during the early Cenomanian.

© 2018 Elsevier Ltd. All rights reserved.

## 1. Introduction

The Cretaceous is characterized by a period of intense biotic turnover called the “Cretaceous Terrestrial Revolution”, which saw a radiation of flora and fauna with modern characteristics (Lloyd et al., 2008). During this time, flowering plants assumed a dominant position in most ecosystems (Lidgard and Crane, 1990; Boyce et al., 2009; Friis et al., 2011; Herendeen et al., 2017). The changes in the three-dimensional architecture of the vegetation, probably triggered by previously underestimated high variability of climatic parameters (Berner, 2003; Keller et al., 2011; Littler et al., 2011; Fiedrich et al., 2012; Hay and Floegel, 2012), affected trophic networks and faunal clades (Labandeira, 2006; Kergoat et al., 2014; Peris et al., 2017) and irreversibly altered the composition of the overall terrestrial ecosystems (Meredith et al., 2011).

During the mid-Cretaceous, the Charentes area of southwestern France was part of a series of emerged lands located in the Laurasian Euro-Sinian phytogeographic province (Vakhrameev, 1991). Assemblages of plant macro-remains recovered from several outcrops suggest the existence of tropical forests with diverse ferns, conifers, Ginkgoales, Cycadales and angiosperms (Perrichot, 2003; Gomez et al., 2004; Moreau et al., 2017). These forests were characterized by a high production of resin, now occurring abundantly fossilized as amber, the palaeontological content of which has been profusely documented during the past 15 years (Néraudeau et al., 2002, 2003, 2008, 2009).

However, while fairly well-known from Cenomanian outcrops of neighbouring areas (Azéma and Ters, 1971; Azéma et al., 1972, 1990; Néraudeau et al., 2017), the palynofloras have only been the subject of a few, partial or preliminary appraisals in Charentes (Deák and Combaz, 1968; Azéma et al., 1972; Azéma et al., 1990; Moreau, 1993a–c; Meunier et al., 1999; Néraudeau et al., 2002, 2008; Dejax and Masure, 2005; Peyrot et al., 2005; Batten et al.,

\* Corresponding author.

E-mail address: [daniel.peyrot@uwa.edu.au](mailto:daniel.peyrot@uwa.edu.au) (D. Peyrot).

2010). Altogether, 239 species of miospores and megaspores, many putatively produced by coastal vegetation have been recorded so far, along with 29 aquatic palynomorphs mostly represented by marginal marine dinoflagellate cysts (dinocysts).

The present paper reports a comprehensive study of the palynological content of six lower Cenomanian amber-bearing deposits from Charentes. It aims to (1) indicate the biostratigraphic significance of the components constituting the assemblages recovered, (2) reconstruct the corresponding source vegetation, and (3) provide a comparison of the palynofloras with contemporaneous palynological successions from Western Europe and North America. The present study is the first to describe the palynological assemblages of an entire array of amber-bearing mid-Cretaceous outcrops in France.

## 2. Geological settings

Mid-Cretaceous successions crop out extensively in the north-western part of the Aquitaine Basin (Fig. 1) where they reach an average thickness of 50 m (Moreau, 1993a–c). The studied outcrops consist of siliciclastic series and bioclastic limestones including amber-bearing strata and highly diverse macrofloral and macrofaunal assemblages (Néraudeau et al., 1997, 2002, 2003, 2008; Vullo et al., 2003, 2005, 2007a–b; Gomez et al., 2004; Perichot et al., 2007).

Moreau (1993a–c) and Néraudeau et al. (1997, 2002, 2005) divided the Albian–Cenomanian transition into a lower

lithological unit A, dominated by fine to coarse sandstones including alternations of clay, and an upper unit B corresponding to bioclastic limestones characterized by an abundance of oysters (*Ceratostreon*, *Rastellum*, *Rhynchostreon*) and rudists (*Ichthyosarcotites*, *Sphaerulites*), diverse vertebrate microremains (e.g. the squamate *Simoliophis rochebrunei* and the shark *Carcharias amonensis*) and large benthic foraminifers (mainly *Orbitolina plana*), indicating an age not older than early Cenomanian.

Unit A has been further divided into a subunit A1, dated as probable latest Albian (Dejax and Masure, 2005), or earliest Cenomanian (Néraudeau et al., 2008), according to pollen, spore and dinocyst assemblages, and a subunit A2, dated as Cenomanian on ostracod evidence (Colin, 1974; Damotte et al., 1981; Moreau, 1993a–c). The subunit A1 contains abundant lignite lenses and amber accumulations, but with few plant macro-remains (Moreau et al., 2017), and is characterized by large-scale cross-bedding, including heterometric coarse sand levels. The subunit A2 consists in fine-grained sands, without large-scale cross bedding, and several laminated clay levels, locally very thick (>4m) and bearing fossil plants with exquisite preservation (Colin, 1974; Damotte et al., 1981; Moreau, 1993a–c; Néraudeau et al., 2005; Moreau et al., 2017).

The overlying unit B characterizes the first calcareous marine Cenomanian deposits, dated by foraminifers, ostracods and several macro-invertebrates (echinoids, oysters, rudists). The unit has been further divided into three subunits: a lower subunit B1 consisting of shallow marine bioclastic limestones, rich in small

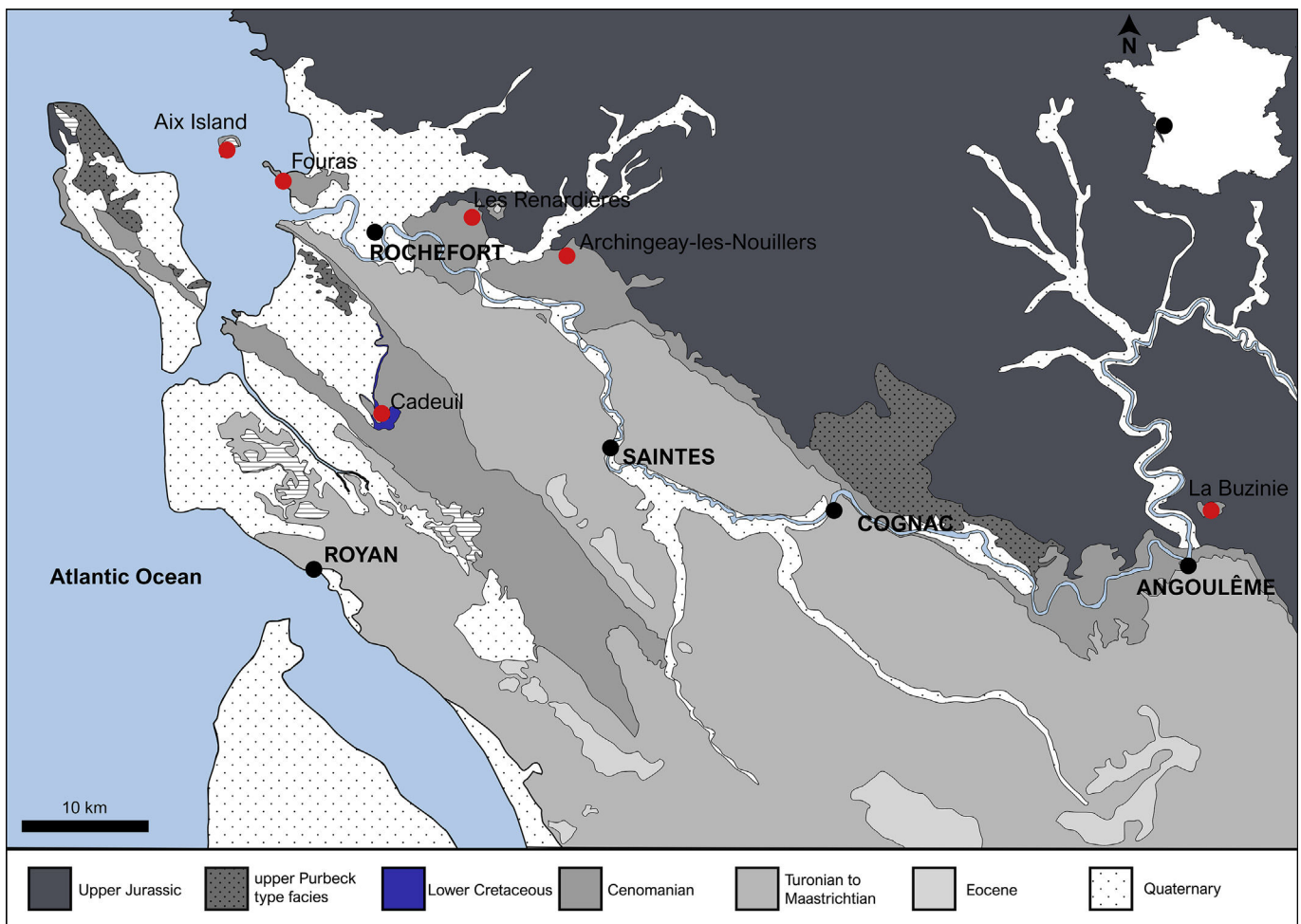
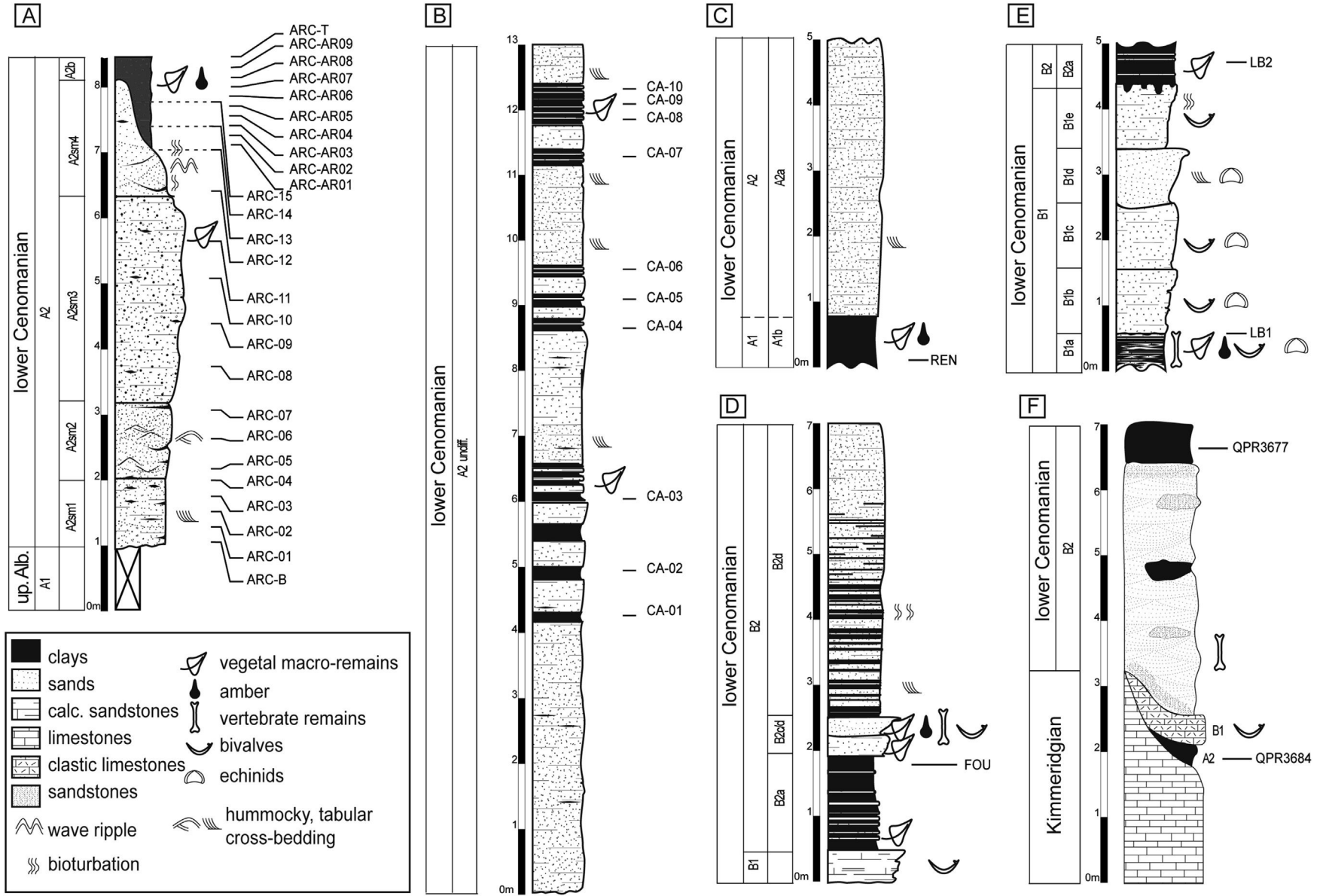
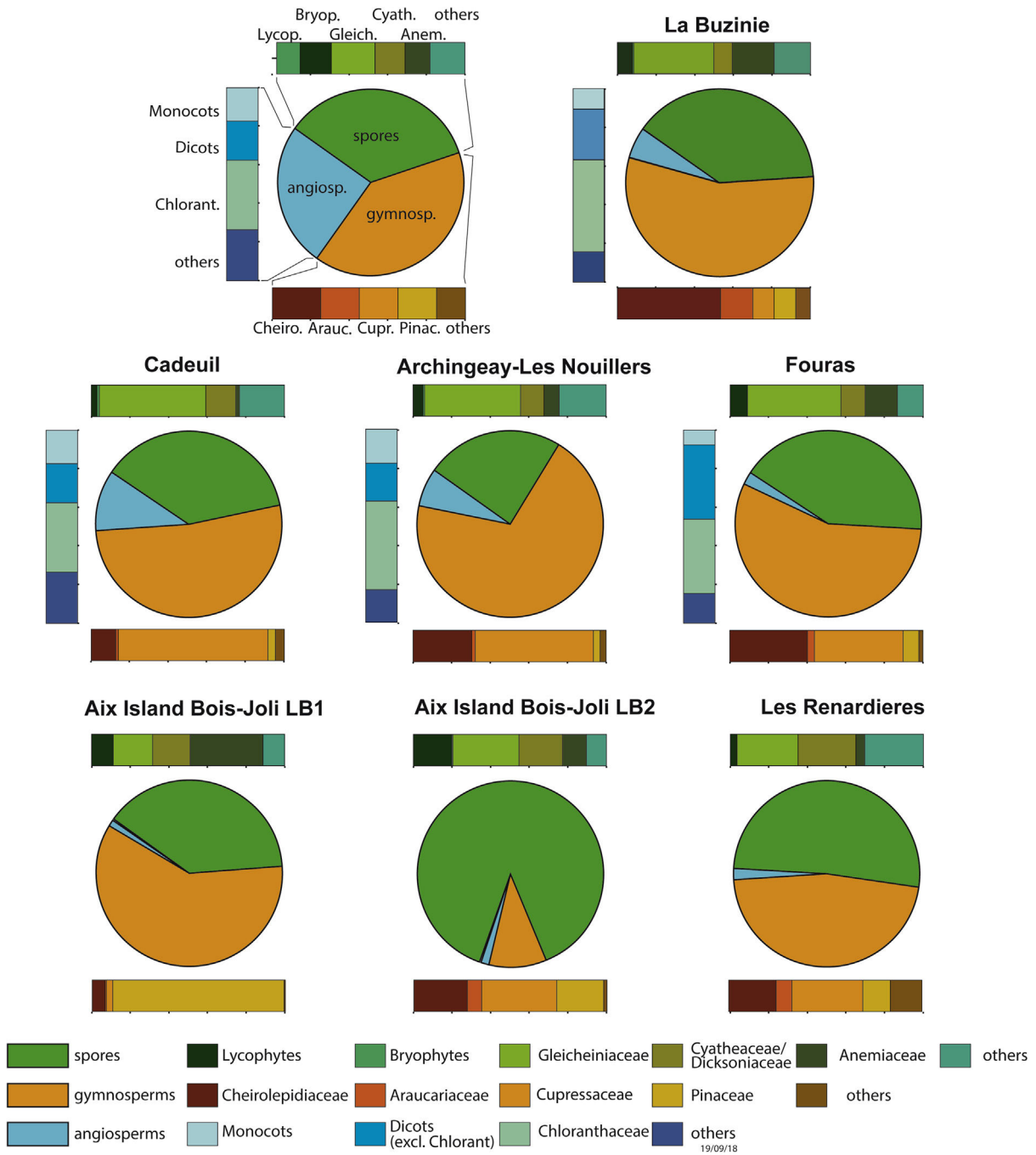


Fig. 1. Simplified geological setting of northwestern Charente-Maritime, France (modified from Peyrot et al., 2005); red dots: location of studied outcrops.



**Fig. 2.** Stratigraphic sections of Archingeay-Les Nouillers (A) and Cadeuil (B) successions and Les Renardières (C), Fouras (D), Aix Island (Bois-Joli) (E), and La Buzinie (F) outcrops with location of palynological samples and main features.



**Fig. 3.** Circular abundance diagrams of spores, angiosperms and gymnosperms constituting the fertile miospore assemblages of Charentes. When quantitatively relevant, the relative proportion of angiosperms (probable monocots, eudicots [excluding Chloranthaceae], Chloranthaceae and other angiosperms) gymnosperms (Cheirolepidiaceae, Araucariaceae, Cupressaceae, Pinaceae and other gymnosperms) and spores (lycophytes, bryophytes [i.e. mosses], Gleicheiniaceae, Cyatheaceae/Dicksoniaceae/Dipteridaceae, Schizaeaceae and other spore producers) were detailed for each outcrop in the form of a bar-diagram.

oysters (e.g. *Rhynchostreon suborbiculatum* var. *minor*), large benthic foraminifers (e.g. *Orbitolina plana*), and a first episode of large rudists (e.g. *Ichthyosarcolites triangularis* and *Sphaerulites foliaceus*) (Moreau, 1993a; Vullo et al., 2003); a middle subunit B2 corresponding to coastal and poorly oxygenated glauconitic unconsolidated sands and clays, poor in invertebrate remains but locally very rich in fish, crocodilian or dinosaur teeth and lagoonal squamate vertebrae (e.g. *Simoliophis rochebrunei*) (Moreau, 1993b; Vullo et al., 2005, 2007a,b); an upper carbonate subunit B3 corresponding in Charentes to the main Cenomanian episode with large non-reefal rudists such as *Ichthyosarcolites triangularis*

and *Sphaerulites foliaceus* and including at its top a few intercalations of marls with organisms from relatively deep platform environments (such as the echinoids *Periaster elatus* and *Hyposalenia acanthoides*, or the ammonites *Pseudacanthoceras pseudorevenieri*) (Néraudeau and Moreau, 1989; Néraudeau et al., 1997).

The palynological analyses were carried out on assemblages recovered from six outcrops herein referred to as Archingeay-Les Nouillers, Les Renardières, Fouras, Aix Island (Bois-Joli), La Buzinie and Cadeuil, located in the northeastern and southwestern parts of the Saintes Syncline, respectively (Fig. 1). The outcrops

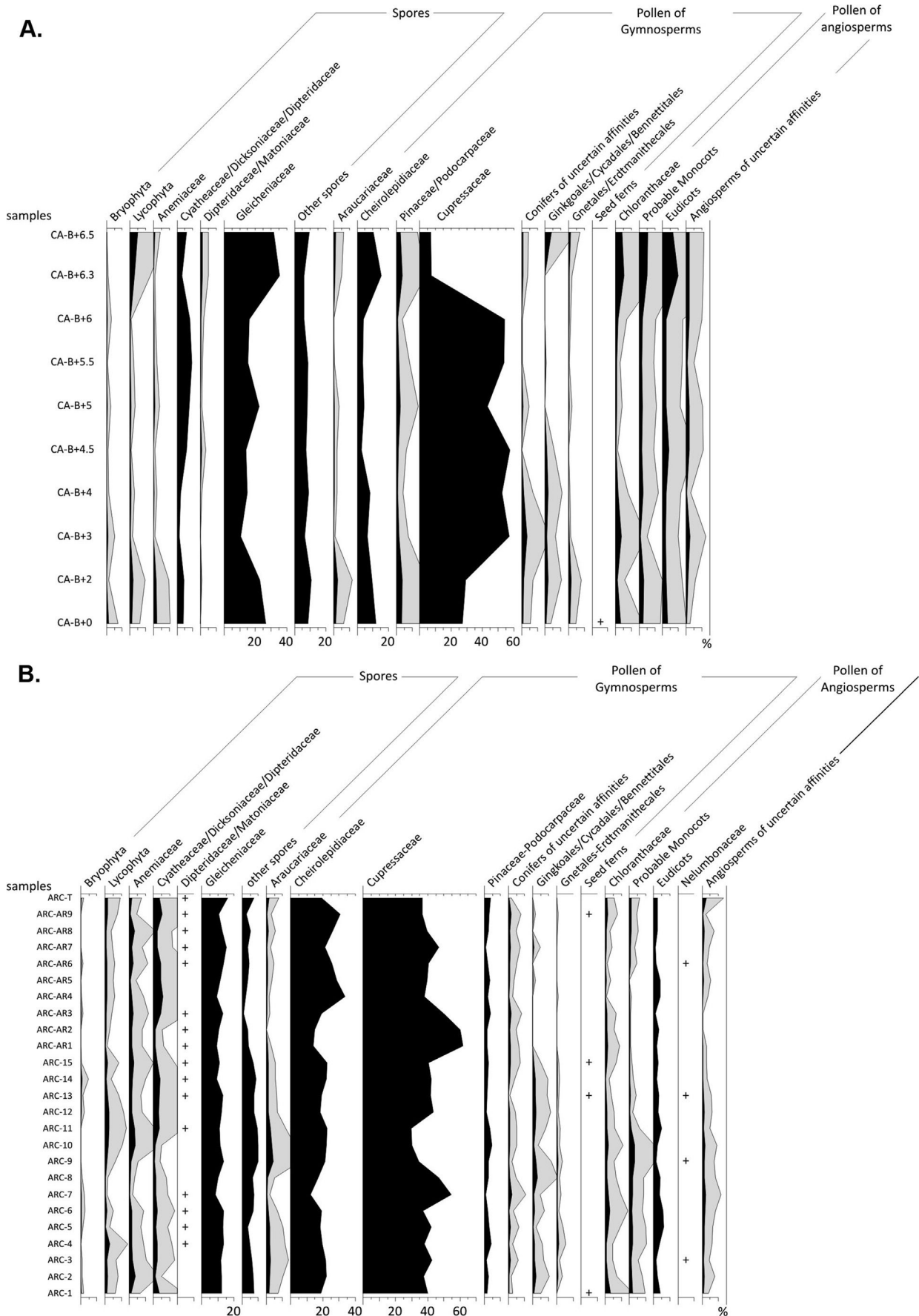
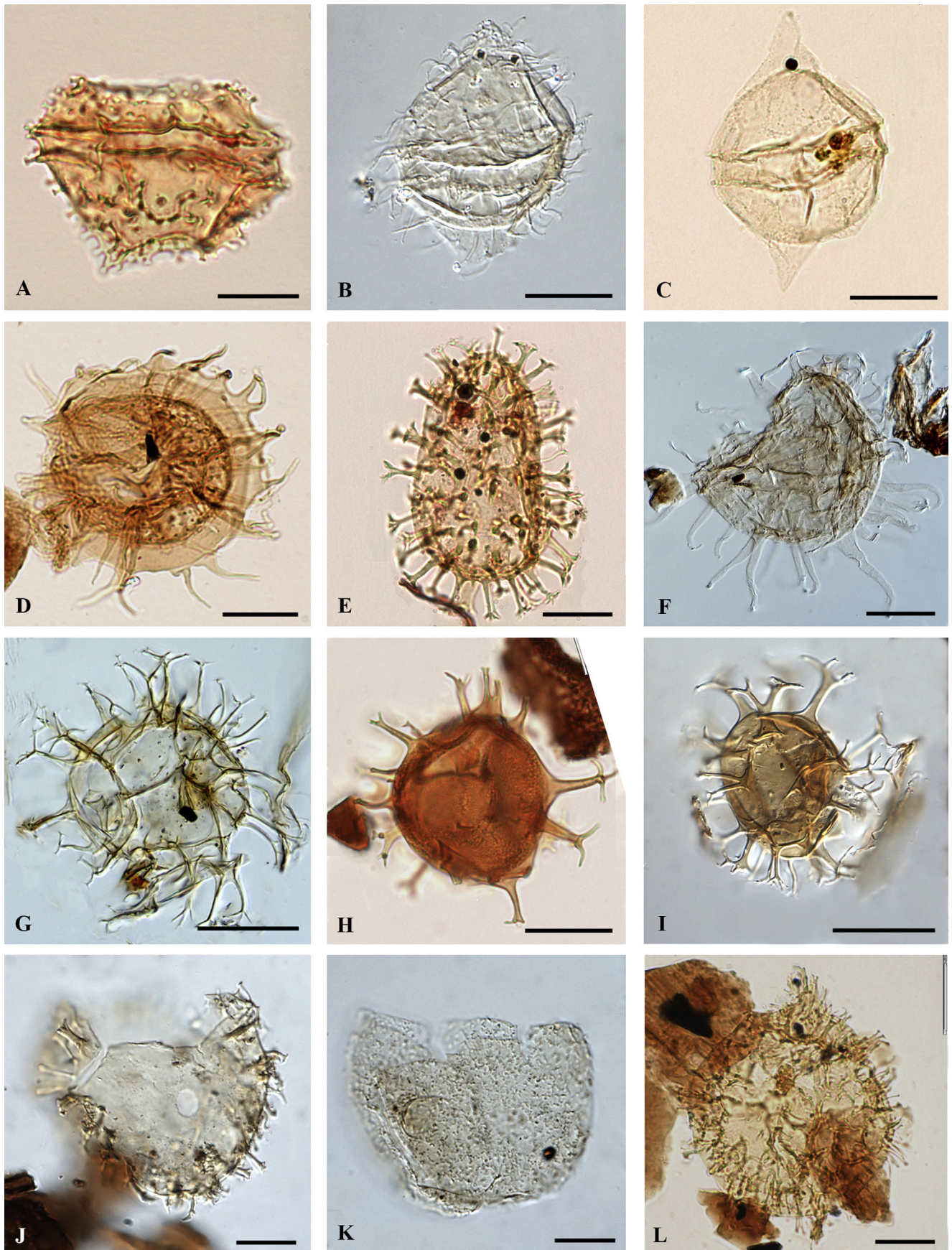


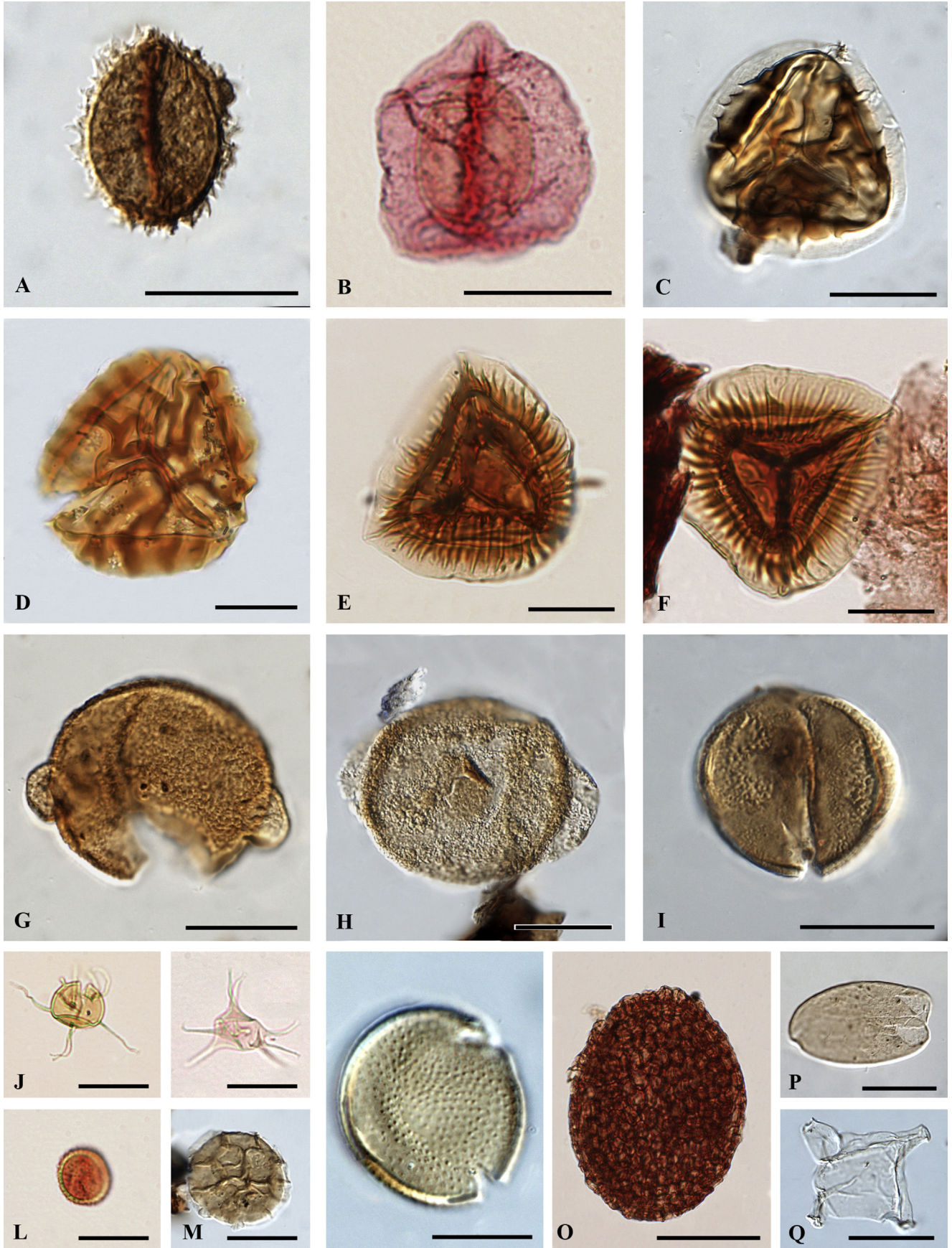
Fig. 4. Detailed palynological chart for Cadeuil (A) and Archingeay-Les Nouillers (B).





**Fig. 5.** Dinoflagellate cysts from Charentes, scale bars represent 20  $\mu\text{m}$ . **A.** *Epelidosphaeridia spinosa*, sample ARC-01; **B.** *Palaeohystrichophora infusorioides*, sample ARC-AR04; **C.** *Subtilisphaera* sp., sample ARC-07; **D.** *Dinoptyrgium alatum*, sample CA-01; **E.** *Kiokansium* sp., sample ARC-10; **F.** *Hystrichodinium pulchrum*, sample ARC-AR09; **G.** *Spiniferites ramosus*, sample ARC-AR09; **H.** *Achomospaera sagena*, sample CA-04; **I.** *Achomospaera ramulifera*, sample CA-06; **J.** *Circulodinium distinctum*, sample LB2; **K.** *Circulodinium brevispinatum*, sample LB2; **L.** *Tehamadinium coummium*, sample CA-01.







constitute, together with a few localities in Spain, the oldest European deposits that include amber with bio-inclusions.

### 2.1. Archingeay-Les Nouillers succession

The Archingeay-Les Nouillers succession comprises a mainly siliciclastic succession overlying upper Jurassic dolostones and marly limestones that crop out in two sand quarries (Fig. 2A). At the time of the sampling, subunit A2 was still exposed and consisted of interbedded fine- to medium-grained sands 2.5 m thick displaying low angle, tabular (A1sm1) and hummocky cross-bedding (A1sm2), mud drapes with occasional flaser and lenticular laminations including detrital plant fragments. The middle part of the succession was characterized by a section 4–5 m thick of massive, medium- to coarse-grained, unconsolidated sands (A1sm3) underlying bioturbated, fined- to medium-grained, sandstones displaying symmetrical ripples and occasional mud drapes (A1sm4). A total of 16 samples (ARC-B, ARC-01 to ARC-15) were collected from the lower and middle part of the section. The upper part of the succession consisted of a lenticular bed of clay, rich in plant cuticles that varied markedly in thickness laterally, reaching a maximum of 2 m in the north–northeast of the outcrop area (A2b). Ten samples (ARC-AR01 to ARC-ART) were collected from this bed every 20 cm.

### 2.2. Cadeuil succession

The outcropping section consists of 10–15 m of fine- to medium-grained sand and clay alternations. The lower part of the succession, structureless and lacking fossils, is overlain by sands showing apparent cross-bedding interrupted by distinctive layers of clay bearing cuticles and small plant fragments (Fig. 2B). The upper part of the succession corresponding to cm–dm-thick clays intercalated with medium-grained sands has been correlated previously with lenticular bed A2b characterizing the upper part of the Archingeay-Les Nouillers section (Perrichot, 2003). A total of 10 samples (CA-01 to CA-10) were collected from the clay levels representing the middle and upper parts of the succession.

### 2.3. Les Renardières, Aix Island (Bois-Joli), Fouras, and La Buzinie successions

The lower part of the Les Renardières succession (Fig. 2C) consists of partially covered amber-bearing clays (A1b) that are rich in plant fragments. This interval is overlain by tabular and massive sands (A2a), which did not yield any macrofossils and has not been sampled for palynology. Néraudeau et al. (2005) referred the basal clays of A1 from Les Renardières to the uppermost Albian, but since the study of Néraudeau et al. (2008), the boundary between lowermost Cenomanian and putative uppermost Albian in the Charentes region is known to be marked by a hard conglomerate. Such a conglomerate was not encountered at Les Renardières where the quarry is not very deep. Consequently the base of the section is more likely to be earliest Cenomanian in age.

The lower part of the succession on Aix Island (Bois-Joli) (Fig. 2E) consists of a 0.5 m-thick fine- to medium-grained sandstone with a prevalent clay matrix including amber inclusions and plant fragments, rare vertebrate remains and oysters (B1a). The middle part of the section consists of a series of bioclastic sandstones containing relatively rich marine invertebrate faunal assemblages (B1b–B1e)

and low angle cross-bedding (B1d). The overlying unit (B2a) corresponds to glauconitic clays and sandstones with oysters (*Rhynchostreon suborbiculatum*) including lenticular accumulations of plant megafossils and amber.

The lower part of the succession at Fouras (Fig. 2D) can be differentiated into a rudist-rich limestone (with *Ichthyosarcolites triangularis*) assigned to subunit B1 and overlying grey laminated clays including plant cuticles and debris (subunit B2a). The middle part of the succession consists of a nodular sandstone of variable thickness, overlain by glauconitic sand and clay including lenticular accumulations of vertebrate macrofossils (dinosaurs, turtles), amber and plant megadebris, some encrusted by pyritized brackish oysters such as *Striostrea* sp. (B2b/c). This bed has been interpreted to represent a tempestite or storm-induced deposit (Néraudeau et al., 2003). The upper part of the section comprises 8 m of glauconitic sand and clay alternations including marine oyster accumulations (*Rhynchostreon suborbiculatum*) and sometimes well-preserved plant remains. Only the lower part of the succession (B2a) has been sampled for palynology.

The lower Cenomanian coastal deposits of La Buzinie directly overlie Kimmeridgian limestones, thus forming an important discordant palaeotopography (Fig. 2F). The A2 subunit is sporadically visible as lenticular dark clays and underlies the clastic limestones of unit B1. The base of B2 is composed of sandstones, underlying cross-bedded glauconitic sands with sandstones and argillaceous intercalations. The upper part of the subunit is represented by approximately 1 m of dark clays (not entirely represented on Fig. 2F). Two clayey samples (QPR3684 and QPR3677) were recovered from the A2 and B2 clays, but only the latter has been proven productive.

## 3. Material and methods

Palynological analyses of 45 samples from six mid-Cretaceous amber-bearing outcrops in Charentes (Appendix 2, Supplementary data) have been carried out in order to infer the nature and age of their depositional settings and reconstruct their neighbouring and more distant vegetation. Palynofloral residues were obtained in the laboratories of Micropalaeontology of the Department of Palaeontology of the Universidad Complutense de Madrid and Aberystwyth University using standard techniques based on acid digestion with HCl and HF (Batten, 1999; Traverse, 2007). Residues were then concentrated by sieving through different mesh sizes (500 and 250 µm in order to discard larger organic remains and 10 µm to clear fine organic particles and insoluble minerals), and mounted in glycerine jelly on glass slides. The palynological samples were examined at the Geological Survey of Spain (IGME) using an Olympus BX51 compound microscope equipped with a Color View Illu Camera and The University of Western Australia using a Nikon Eclipse Ni-U with interference contrast capabilities coupled with a Nikon DS-Fi2 camera. Some 500–1100 palynomorphs were identified per sample in order to record rare species.

Our palaeoenvironmental and biostratigraphic inferences were based on careful comparison of the percentage diagrams of different samples and outcrops obtained with Tilia and TGView 2.0.2 software (Grimm, 1992, 2004). The palynofloral assemblages were also compared with data from contemporaneous successions in Spain, Portugal, England and the United States. Macro- and microfossil taxa cited in the text and/or recorded were grouped into botanical groups following various sources (Abbink et al., 2004;

**Fig. 6.** Acritarchs, prasinophytes, freshwater algae and reworked palynomorphs from Charentes, scale bar represents 20 µm in A–I, N, P, Q; 10 µm in J–M and 50 µm in O. **A.** *Aratrisporites fimbriatus*, sample CA-06; **B.** *Aratrisporites virgatus*, sample ARC-01; **C.** *Zebrasporites fimbriatus*, sample CA-07; **D.** *Zebrasporites interscriptus*, sample CA-10; **E–F.** *Zebrasporites ? annulatus* (Deák & Combaz, 1968) *comb. nov.*, **E.** Sample ARC-11, **F.** Sample ARC-15; **G.** *Protodiploxypinus ornatus*, REN; **H.** *Protodiploxypinus* sp., REN; **I.** *Rimaesporites* sp., sample CA-06; **J.** *Michrystidium* sp., sample ARC-02; **K.** *Mecsekia acuta*, sample ARC-01; **L.** *Veryachium* sp., sample ARC-01; **M.** *Cymatiosphaera* sp., sample LB2; **N.** *Pleurozonaria* sp., sample ARC-AR09; **O.** *Schizosporis reticulatus*, sample LB2; **P.** *Ovoidites parvus*, sample CA-08; **Q.** *Tetraporina* sp., sample LB2.







Peyrot et al., 2007; Friis et al., 2011; Doyle and Endress, 2014): these are listed in Appendix 1 (Supplementary data). Where botanical attributions had a limited resolution, broad (polyphyletic) groups were created. For example, monosulcate pollen grains with non-discriminative morphologies were merged in the composite group Ginkgoales/Cycadales/Bennettitales. The detailed cutings are provided as supplementary data.

#### 4. Results

Palynological recovery was usually good: 91% (41 out of 45) of the processed samples yielded a diverse palynomorph assemblage. The majority of the palynomorphs presented a relatively homogeneous light colour suggesting low thermal maturation (e.g. Traverse, 2007).

The assemblages from Cadeuil, Archingeay-Les Nouillers, Aix Island (Bois-Joli), Fouras, La Buzinie and Les Renardières yielded more than 200 types of palynomorphs (Appendices 1 and 2, Supplementary data), mainly consisting of dinocysts (33 taxa identified), prasinophytes (4 taxa), acritarchs (5 taxa), freshwater algae (5 taxa), bryophyte and pteridophyte spores (63 taxa), and gymnosperm (26 taxa) and angiosperm pollen grains (60 taxa). Abundance data are represented in figs 3 and 4 and the most biostratigraphically and palaeoenvironmentally significant palynomorphs are illustrated in figs. 5–11. The most frequently occurring dinocysts are *Epelidosphaeridia spinosa* (Fig. 5A; present in 85% of the recovered assemblages), *Subtilisphaera* spp. (Fig. 5C; 70%), *Spiniferites ramosus* (Fig. 5G; 53%) and various species of Areoligeraceae (30%) including *Circulodinium distinctum* (Fig. 5J). Freshwater algae are mainly represented by *Chomotriletes minor*, *Ovoidites parvus* and *Tetraporina* spp., and never numerically significant. The sporadic presence of palynofloral elements interpreted as Triassic reworking (Fig. 6, figs. 1–9) was noted in most of the samples. These include various species of *Aratrisporites* (Fig. 6A–B), *Protodiploxypinus* (Fig. 6G–H) and, more questionably, *Zebraspores* (Fig. 6C–F). The preservation varied from poor to fairly good with a high number of palynomorphs (mainly terrestrial) presenting signs of physical and chemical damages including abrasion, tearing and oxidations (Fig. 7O, R, T).

Apart from those from Les Renardières and Aix Island (Bois-Joli) LB2, all of the terrestrial assemblages are dominated by taxonomically restricted gymnosperm associations (Fig. 3), and in all of the samples studied, angiosperm pollen comprise only a minor part of the assemblages. The most common spores encountered include *Gleichenioidites senonicus*, *Ornamentifera* spp., *Plicifera* spp. (Fig. 7P–Q), *Cyathidites australis* (Fig. 7J), *Camarozonosporites ambiguus* (Fig. 8A), *Cicatricosisporites* spp. (Fig. 8G–H). Gymnosperm pollen grains are mainly represented by *Classopollis* spp., *Classopollis* sp. cf. *C. major* (Fig. 9K), *Balmeiopsis limbata* (Fig. 9G), *Afropollis* spp. (Fig. 9U), *Taxodiaceapollenites hiatus* (Fig. 9I), along with various bisaccates such as *Pinuspollenites* spp. and *Parvisaccites radiatus* (Fig. 9L). Commonly recorded angiosperms include *Clavatipollenites minutus* (Fig. 10B), *Dichastopollenites reticulatus* (Fig. 10M), *Transtoripollis anuliculatus* (Fig. 10F–G), and numerous species characterized by tricolpate or derived apertures (Fig. 11A–X).

##### 4.1. Cadeuil succession

The palynological succession can be divided into two parts. The lower of these, covering the interval between samples CA-01 and

CA-04 is characterized by moderate to high numbers of marine palynomorphs (mainly dinocysts), dominant gymnosperms and decreasing-upward proportions of spores. The upper part (from sample CA-05 upwards) is characterized by a much-reduced proportion of marine palynomorphs, dominant to sub-dominant gymnosperms and increasing numbers of spores (Fig. 4A, Appendix 1). The most common spores encountered throughout the succession belong to the Gleicheniaceae and Cyatheaceae/Dicksoniaceae/Dipteridaceae (Appendix 2; Figs. 3, 4A), whereas the gymnospermous component is mostly represented by Cupressaceae s. l. (i.e. including taxodioids) identified as *Inaperturopollenites dubius* and *T. hiatus* and, to a minor extent, by *Classopollis*, produced by Cheirolepidiaceae (Figs. 3–4A).

Pollen grains attributed to the Araucariaceae and Gnetales/Erdtmanithecales and spores of lycophytes follow the same abundance pattern (Figs. 3, 4A). It is noteworthy that the upper levels of the Cadeuil succession yielded significant percentages of Ginkgoales/Cycadales/Bennettitales and angiosperms. The latter are dominated by monocolpate grains attributed to the Chloranthaceae and probable monocots including *Pennipollis reticulatus* (Fig. 10Q), *Pennipollis* sp. cf. *P. peroreticulatus* (Fig. 10R), and *Clavatipollenites* spp. (Fig. 10B–D). Pollen with eudicot affinities are moderately diverse, and include *Tricolpites nemejci* (Fig. 11A–B), *Phimipollenites pseudocheros* (Fig. 11F), *Penetetrapites mollis* (Fig. 11G) and *Foveotricolporites callosus* (Fig. 11V).

##### 4.2. Archingeay-Les Nouillers succession

The palynological succession appears relatively homogeneous with subordinate marine elements. Gymnosperm pollen grains are largely dominant and constitute three-quarters of the assemblages. In contrast with the Cadeuil succession, taxodioids, although dominant, have been recorded in slightly lower numbers (Figs. 3, 4B), whereas representatives of the Cheirolepidiaceae are a more conspicuous component of the assemblages. Spores of Anemiaceae, such as *Appendicisporites*, appear to be significantly more diverse and abundant in Archingeay-Les Nouillers than in Cadeuil, this increase being paralleled by an opposite trend in representation of the Cyatheaceae/Dicksoniaceae/Dipteridaceae. The increase in abundance in Anemiaceae is also reflected by a high taxonomic diversity, which is particularly well represented by the genus *Appendicisporites* (Fig. 8I–P).

The relative abundance of pollen attributed to taxodioids, Araucariaceae, and spores of Gleicheniaceae seems negatively correlated with that of the Cheirolepidiaceae (Fig. 4B). While slightly less abundant, the taxonomic composition of the angiosperms is very similar to that of Cadeuil. Mono-aperturate grains attributed to the Chloranthaceae and probable monocots are more diverse in the lower part of the succession (samples ARC-06 and ARC-07). Pollen with tricolpate or derived morphologies showed a similar but less-marked evolution of diversity and include *Tricolpites nemejci* (Fig. 11A–B), *Striato-pollis* spp. (Fig. 11E) and *Nyssapollenites* spp. (Fig. 11N, Q–R). Polyporate grains (Fig. 11H–K) were encountered in the lowermost sample of the succession and were more frequently recorded up-section. Their presence together with obligate tetrads such as *Artiopollis indivisus* (Fig. 11W) and *Senectotetradites grossus* (Fig. 11X) are considered to be biostratigraphically significant (see discussion).

**Fig. 7.** Spores from Charentes, scale bars represent 20  $\mu$ m. **A.** *Laevigatosporites ovatus*, REN; **B.** *Laevigatosporites* sp., sample CA-08; **C.** *Peromonolites allenensis*, sample ARC-AR04; **D.** *Reticulosporis gallicus*, sample ARC-AR04; **E.** *Reticulosporis foveolatus*, sample CA-02; **F.** *Marattisporites* sp., sample ARC-01; **G–H.** *Stereisporites* cf. *antiquasporites*, G. Sample CA-06, H. Sample CA-08; **I.** *Stereigranisporis regius*, sample CA-08; **J.** *Cyathidites australis*, sample ARC-04; **K.** *Granulatisporites michinus*, sample CA-06; **L.** *Foveotrilletes* cf. *parviretus*, sample LB2; **M.** *Ornamentifera* spp., sample ARC-04; **N–O.** *Clavifera triplex*, N. Sample ARC-15, O. Degraded specimen, sample CA-02; **P.** *Plicifera dicarpoides*, sample CA-07; **Q.** *Plicifera* sp., sample CA-07; **R.** *Polycingulatisporites reduncus*, sample ARC-14; **S.** *Microreticulatisporites sacalii*, sample ARC-06; **T.** *Microreticulatisporites urkuticus*, sample ARC-01.





Palynomorphs considered to be reworked were slightly more common in this succession, usually accounting for around 1% of the total assemblages (Fig. 4B). The level ARC–AR3 yielded the highest numbers of reworked palynomorphs of all of the Charentes samples examined.

#### 4.3. Les Renardières, Aix Island (Bois-Joli), Fouras, and La Buzinie outcrops

The smaller number of samples taken from these outcrops yielded distinctive palynological assemblages. In Les Renardières (Subunit A1b), marine palynomorphs represent c. 5% of the total assemblage, dinocysts being the most diverse group with nine species recorded. Miospores constitute half of the palynofloral assemblage and are represented by diverse Gleicheniaceae (*Clavifera triplex*, *Gleicheniidites senonicus*, *Plicifera* spp.), frequent Cyatheaceae/Dicksoniaceae/Dipteridaceae such as *Cyathidites australis*, and various taxa attributed to *Camarozonosporites* (Fig. 8A–C). Gymnosperms (c. 44%) are mainly represented by *Classopollis* spp. and *Inaperturopollenites dubius*. Angiosperms constitute less than 2% of the assemblages and are represented by monosulcate grains and a single tricolpate pollen grain (*Tricolpites* sp. cf. *T. vulgaris*).

The two levels from Aix Island (Bois-Joli) showed radically different assemblages. The palynoflora recovered from subunit B1b (LB1) contains the highest proportions of dinocysts of all the Charentes samples (c. 58% of palynofloral components). This assemblage also includes the largest number of bisaccate grains of all the assemblages studied (20% of the total palynoflora of LB1, Supplementary data), representing c. 55% of the miospores (Fig. 3). In LB1, spores constitute one-third of the miospore association and are mainly attributable to the Anemiaceae, Gleicheniaceae and Cyatheaceae/Dicksoniaceae/Dipteridaceae (Fig. 3). Angiosperm pollen grains constitute c. 1% of the terrestrial palynoflora, and are a minor part of the assemblage. Conversely, the assemblage recovered from subunit B2a (LB2) is characterized by a very low proportion of dinocysts (<2% of the total number of palynomorphs, Supplementary data) and the highest number of spores of the studied samples (c. 87% of the total number of palynomorphs, Supplementary data). The latter include a lower proportion of representatives of the Anemiaceae than in the underlying unit and a higher number of spores attributable to the Gleicheniaceae. Furthermore, LB2 is the only palynological assemblage from Charentes that is characterized by a large proportion of lycophytes (Fig. 3). Gymnosperms only reach c. 10% of the spore/pollen association and are mainly represented by pollen referable to the Cupressaceae and Cheirolepidiaceae. Angiosperms represent less than 2% of the miospores and therefore constitute only a minor part of the LB2 assemblage.

The only sample examined from Subunit B2 of the Fouras outcrop yielded an assemblage in which dinocysts constitute c. 9% of the total number of palynomorphs (Supplementary data). Accounting for more than 50% of the miospore association, gymnosperms are represented by subdominant pollen attributable to the Cupressaceae and Cheirolepidiaceae. Spores amount to c. 42% of the continental palynomorph association, gleicheniaceous specimens being particularly abundant. In common with the palynofloras from Aix Island (Bois-Joli) and Les Renardières, angiosperms are not numerically significant in Fouras (Fig. 3).

The only productive sample recovered from subunit B2 at La Buzinie yielded an assemblage, composed of 68 species, taxonomically dominated by bryophyte and fern spores (34 species). In terms of abundance, they represent 39% of the terrestrial palynomorphs and 34% of the whole assemblage (Fig. 3). *Gleicheniidites senonicus* is the most abundant taxon of the spore association. Anemiaceae represent the most diverse group with 14 species attributed to *Appendicisporites*, *Cicatricosisporites*, *Ischyosporites* and *Distaltriangulisporites* (Supplementary data). Gymnosperms are the most abundant palynomorphs, representing 56% of the terrestrial palynoflora and 47% of the entire assemblage. They are less than twice as diverse than the spores (16 species), and are mostly represented by the cheirolepid *Classopollis*, along with numerous araucariacean and cupressaceous pollen referred to *Balmeiopsis*, *Araucariacites*, and *Inaperturopollenites*. Only a few bisaccates were recorded. As for the previous assemblages, angiosperm pollen grains are less common and diverse, representing only 5% of the assemblage with eight species. They are dominated by the monocolpate species *Pennipollis reticulatus*.

Fourteen per cent of the palynomorphs recorded are dinocysts, represented by five species, the most common form of which is *Spiniferites ramosus*. A few freshwater algae, acritarchs, and reworked palynomorphs have also been encountered (Supplementary data). Added to that, a small assemblage of megaspores has been recovered and documented by Batten et al. (2010).

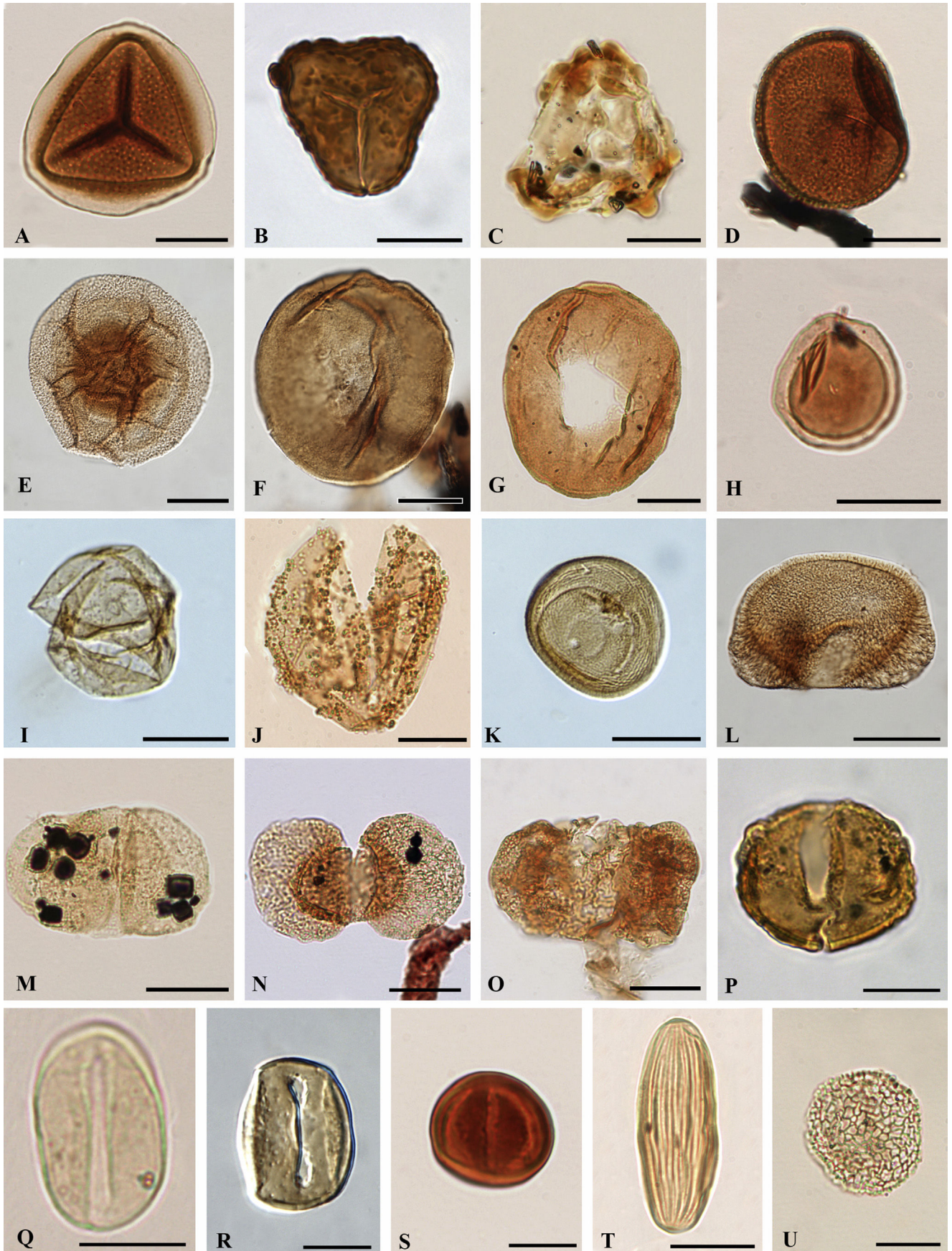
## 5. Discussion

### 5.1. Biostratigraphy

In Cadeuil, the presence of *Palaeohystrichophora infusorioides* indicates an age not older than latest Albian (Costa and Davey, 1992; Foucher and Monteil, 1998) while the record of *Epidiosphaeridia spinosa* indicates an age not younger than late early Cenomanian (Costa and Davey, 1992). The latest Albian-early Cenomanian interval given by dinocysts is also broadly supported by terrestrial palynomorphs. The presence of *Cupuliferoidaepollenites parvulus* and pollen grains with tricolporate apertures suggests an age not older than late Albian (Hochuli et al., 2006; Horikx et al., 2016). The distinction between the late Albian and the early Cenomanian on the basis of terrestrial palynomorphs is difficult and remains debated. The reference sections for the interval are from the Potomac Group, a unit widely outcropping in the Atlantic Coastal Plain, eastern United States. The upper part of the succession has been first described by Brenner (1963) who distinguished between a lower Albian Subzone IIA and a middle to upper Albian Subzone IIB. Doyle and Robbins (1977) restudied the original material and refined the zonation dividing the succession into three subzones assigning them a middle Albian-early Cenomanian age interval. The Potomac succession has been later recalibrated by Ward (1986), Doyle (1992), Hughes (1994) and Hochuli et al. (2006). More recently, Horikx et al. (2016) compared the palynoflora of São Julião, Portugal with the Potomac succession and suggested a late Albian-early Cenomanian age for the Subzone IIC on the basis of the absence of small tricolporate pollen grains with a triangular equatorial outline. Palynoflora from Charentes is interpreted to be NW European equivalent of the Subzone IIC of the Atlantic Coastal Plain of the United States.

**Fig. 8.** Spores from Charentes, scale bars represent 20  $\mu\text{m}$ . **A.** *Camarozonosporites ambigenus*, sample ARC-04; **B.** *Camarozonosporites wrennii*, sample ARC-01; **C.** *Camarozonosporites vermiculaesporites*, REN; **D.** *Retitriletes austroclavatidites*, REN; **E.** *Staplinisporites caminus*, sample ARC-15; **F.** *Costatoperforosporites* sp., sample ARC-14; **G.** *Cicatricosisporites venustus*, sample ARC-AR02; **H.** *Cicatricosisporites crassiterminatus*, sample ARC-11; **I.** *Appendicisporites erdtmanii*, sample ARC-13; **J.** *Appendicisporites* cf. *tricuspidatus*, sample ARC-11; **K.** ? *Appendicisporites bifurcatus*, sample ARC-11; **L.** *Appendicisporites fucosus*, sample LB2; **M–N.** *Appendicisporites cristatus*, **M.** Specimen in polar view, sample ARC-02, **N.** Specimen in equatorial view, sample ARC-07; **O–P.** *Appendicisporites potomacensis*, sample ARC-07, **O.** Proximal focus, **P.** Distal focus; **Q–R.** *Lycopodiacidites tortus*, distal side, **Q.** Sample ARC-13, **R.** Sample CA-06; **S.** *Echinatisporis varispinosus* sample ARC-AR07; **T.** ?*Ceratospores* sp., sample ARC-02.







Interestingly, the Portuguese assemblages are characterised by diverse zonolucate pollen grains attributed to *Dichastopollenites* including *D. dunveganensis*. These forms, also well-represented in Charentes, are restricted to the late Albian in Portugal. The first appearance of *D. dunveganensis* during the middle Cenomanian in Canada suggests a stratigraphic distribution controlled by latitude (e.g. a diachronous record) and a biostratigraphic value more local than extra-regional. Conversely, the presence of a form identified as *Nyssapollenites nigricolpus* in one sample (CA-05) suggests a younger age, the species not being recorded in strata older than Cenomanian in Africa (El-Beialy et al., 2010). A Cenomanian age is also supported by the fairly consistent presence of *Tricolpites nemejci* and *Microreticulatisporites sacalii*, which first occur in strata of that age in Europe and North America respectively (Hochuli et al., 2006; Ludvigson et al., 2010).

An early Cenomanian age is also provided and well-constrained by ostracod and foraminifer assemblages gathered from the underlying strata (upper part of subunit A1, Colin, 1974; Damotte et al., 1981) and overlying it (lower part of subunit B1, Moreau, 1993a–c), respectively. The presence of these marine markers in Charentes is important as it provides an external and independent calibration to refine the correlation of mid-latitude palynological successions of both sides of the Proto-North Atlantic.

The stratigraphic markers encountered in the samples from Cadeuil have also been recorded in the Archingeay-Les Nouillers succession. However, the presence of *Cicatricosisporites crassiterminatus* and more diverse angiosperm associations, including additional polyporate taxa (*Bohemiperiporis* spp., *Cretacaeoiporites* sp. 1), have been recorded from Archingeay-Les Nouillers. These records provide further evidence in support of a Cenomanian age (Pacltová, 1968; Ludvigson et al., 2010). A palynological analysis was carried out on underlying strata (subunit A1), suggesting a latest Albian age of deposition (Dejax and Masure, 2005). However, this assignment was based on inconclusive evidence (i.e. absence of a biostratigraphic marker) from a small set of samples, and the authors may have undervalued the influence of facies.

The isolated samples collected from Fouras, Aix Island (Bois-Joli), Les Renardières, and La Buzinie yielded only a few taxa that have stratigraphic relevance. The presence of *Epelidosphaeridia spinosa* and *Microreticulatisporites sacalii* enables correlation of these samples with the successions from Cadeuil and Archingeay-Les Nouillers and are also concordant with an early Cenomanian age.

Some of the palynomorphs identified as reworked (Supplementary data), have rather long stratigraphic ranges covering the Triassic and, probably, the Lower Jurassic (Mädler, 1964; Morbey, 1975; Planderová, 1980; Batten and Koppelhus, 1996; Haas et al., 1997). The occurrence of *Duplicisporites* spp. and *Protodiploxypinus* spp. suggests reworking from Ladinian–Norian strata as these markers are restricted to this interval in Europe (Visscher and Brugman, 1981). The absence of Jurassic elements in Charentes assemblages suggests reworking and transport from regional/remote source rather than local strata.

## 5.2. Palaeoenvironments

### 5.2.1. The significance of inaperturate pollen grains

A distinctive feature of the palynofloras from Charentes is the high number of inaperturate pollen grains (Figs. 3–4) assigned to

taxodioid conifers, including *Perinopollenites halonatus* (Fig. 9H), *Inaperturopollenites dubius*, the papillate *Taxodiaceapollenites hiatus* (Fig. 9I), and specimens questionably referred to *Sciadopityspollenites* spp. (Fig. 9J). These conifers are now mainly distributed in warm- to cool-temperate latitudes of the Northern Hemisphere (Farjon, 2005) and include species with a high-water requirement such as the bald cypress (*Taxodium distichum*), the Moctezuma cypress (*Taxodium mucronatum*) and the Chinese swamp cypress (*Glyptostrobus pensilis*). These trees grow in swamp environments and on saturated soils and wetlands subjected to periodic flooding (Spackman et al., 1969; Willard, 2001; Farjon, 2005). Taxodioids represent a significant part of Aptian and Albian macrofloras of Central and Western Europe, and the Atlantic coast of North America (Stockey et al., 2005). Accordingly, the high number of inaperturate pollen grains recorded in Charentes suggest the existence of conifer forests linked to freshwater wetlands and low-salinity back-swamp environments. The representation of the taxodioid pollen differs between outcrops (Fig. 3), suggesting derivation from a variety of relatively distinct depositional settings and vegetation types. Nearshore, wave- and tidally-influenced settings, however, may have supported other types of plants, more adapted to withstand higher salinity levels.

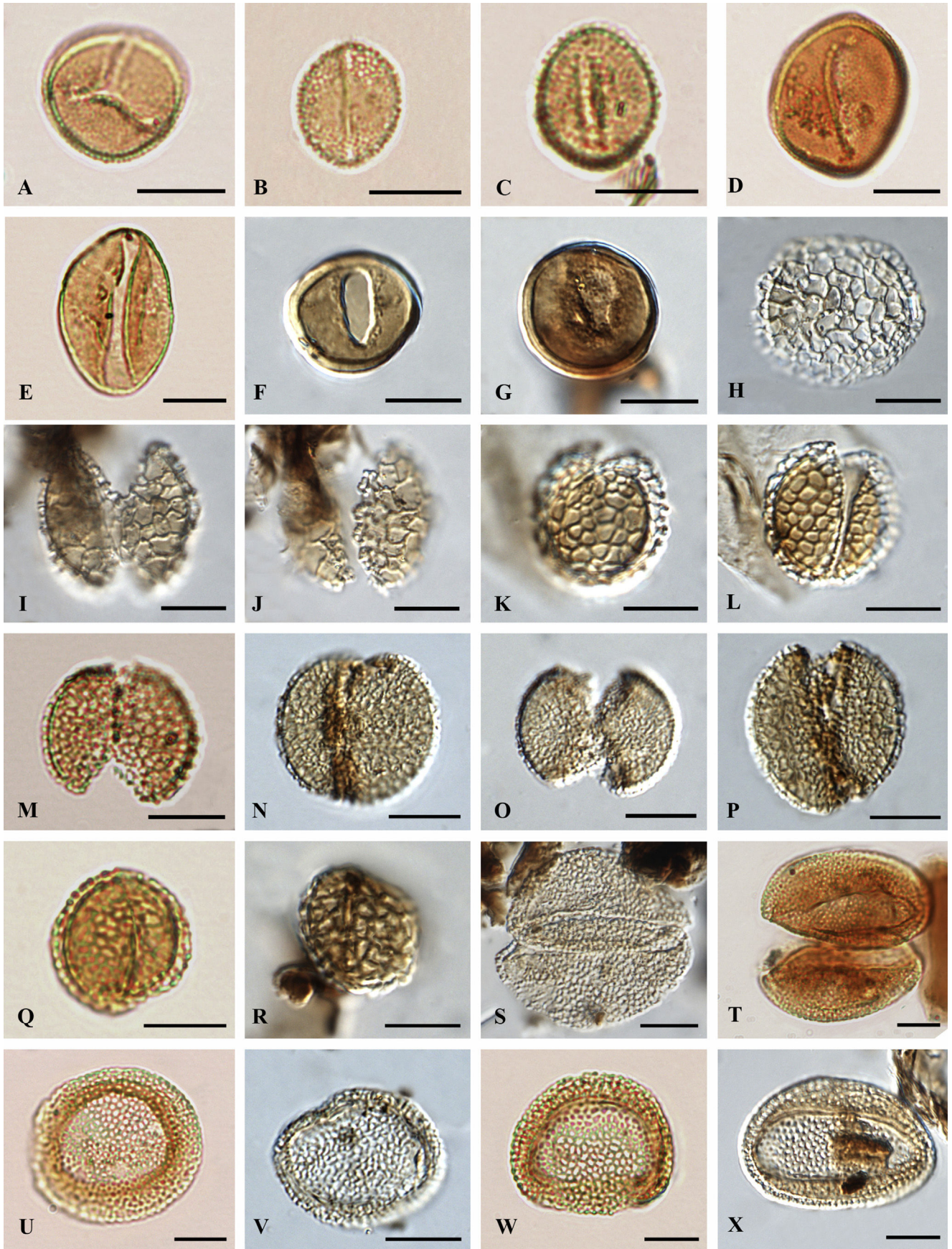
### 5.2.2. The location of *Classopollis*-producers

*Classopollis* spp. are frequently an important component of the palynofloras of Charentes (Fig. 3), but they rarely constitute the dominant element. This contrasts with the macrofloral assemblages in which remains of cheirolepids, such as leafy axes attributed to *Frenelopsis alata* or the ovuliferous scales *Alvinia bohemica*, constitute nearly always the main type of plant remains (Gomez et al., 2004, 2008). This difference may reflect a complex biostratigraphic history in which many palynomorph types were transported over longer distances than macrofloral elements. Although palynomorphs represent diaspores ensuring the dispersal of plants, their vegetative fragments are usually fixed to a substrate (Prentice, 1988; Spicer, 1991). For this reason, palynofloras are generally regarded as representing a geographically broader picture of the vegetation than plant macrofossil assemblages (Birks and Birks, 1980).

In addition, abundances of *Classopollis* spp. vary significantly, as is relatively well exemplified in the Cadeuil or Archingeay-Les Nouillers successions (Fig. 4A, B). This suggests that their distribution is controlled by facies and possibly limited dispersal capabilities, a hypothesis that has been presented previously with reference to late Cenomanian marine assemblages from northern Spain in which cheirolepids constitute a subordinate component of palynofloras dominated by wind-transported Normapollens (Peyrot et al., 2011). Both palynological and macrofloral data support the presence of representatives of the Cheirolepidiaceae in the vegetation of Charentes during the early Late Cretaceous. This family has been associated with dry and/or saline environments for many years (e.g. Alvin, 1982; Vakhrameev, 1991). In 2008, Gomez et al. suggested the existence of mangrove and salt marsh vegetation with representatives of this family in Archingeay-Les Nouillers occupying the coastal region of Charentes during the Cenomanian. This hypothesis, previously suggested by Batten (1974), is appealing, and vegetation colonizing restricted lagoonal settings has also been documented in much older deposits (Taylor et al.,

**Fig. 9.** Spores and gymnosperm pollen grains from Charentes, scale bars represent 10 µm in P-U and 20 µm elsewhere. **A.** *Sestrosporites pseudoalveolatus*, sample ARC-03; **B.** *Concavissimisporites* cf. *variverrucatus*, sample ARC-AR07; **C.** *Trilobosporites* sp., sample CA-10; **D.** *Osmundacidites wellmanii*, sample LB2; **E.** *Uesuguipollenites callosus*, REN; **F.** *Araucariacites australis*, REN; **G.** *Balmeiopsis limbata*, sample ARC-02; **H.** *Perinopollenites halonatus*, sample ARC-05; **I.** *Taxodiaceapollenites hiatus*, sample ARC-AR09; **J.** ?*Sciadopityspollenites* sp., sample CA-02; **K.** *Classopollis* sp., sample ARC-AR09; **L.** *Parvisaccites radiatus*, REN; **M.** *Alisporites bilateralis*, sample ARC-02; **N.** *Podocarpidites* sp., sample ARC-12; **O.** *Rugubivesiculites reductus*, sample CA-04; **P.** *Phyllocladites minimus*, sample ARC-AR07; **Q.** *Cycadopites* sp., sample ARC-08; **R.** *Eucommiidites troedssonii*, sample CA-06; **S.** *Eucommiidites minor*, sample ARC-03; **T.** *Equisetosporites multicostatus*, sample ARC-08; **U.** *Afropollis* sp., sample ARC-03.







2009). Modern environments periodically flooded by marine or brackish waters are colonized by mangrove vegetation in tropical and subtropical latitudes. This coastal vegetation type shows a latitudinal distribution that is broadly similar to that of the coral reefs, and involves flowering plants such as *Avicennia* and *Rhizophora*, which have highly specialized organs (pneumatophores) to allow oxygen uptake. This type of morphological structure and/or other anatomical features that unequivocally indicate the presence of mid-Cretaceous cheirolepid mangrove communities in Charentes have yet to be discovered. It is likely, however, that cheirolepid colonised the driest environments in the vicinity of the depositional sites, forming the arboreal component of forest vegetation documented elsewhere in Western Europe (Diéguez et al., 2010).

### 5.2.3. The importance of the flowering plants

According to Lidgard and Crane (1990), the first floras where angiosperms assumed a dominant position developed during the latest Albian and Cenomanian. The presence of angiosperms in Charentes is characterized by palynofloras that include forms with diverse monocolpate and tricolpate or derived apertural morphologies. It is important to note that the insect pollination exhibited by many (if not most) representatives of the early flowering plants (Taylor and Hu, 2010) may produce an underestimated signal of the corresponding producers in the palynological assemblages as entomophilous pollen grains are usually not produced in high quantity nor very well dispersed.

Obligate tetrads attributed to the Nelumbonaceae including *Senectotetradites fenestralis* and *S. grossus* (Fig. 11X) have been also recorded in Charentes. The record of these presumably aquatic angiosperms suggests the presence of back-swamps, ponds and small lakes close to the sites of deposition. Pollen grains attributed to the Chloranthaceae (*Clavatipollenites* spp., *Asteropollis* spp. and *Hammenia fredericksburgensis*) have been frequently recorded together with probable monocots in Charentes (Fig. 4A,B). The Chloranthaceae have a present-day distribution that is restricted to low- to mid-latitudes in south-eastern Asia, Indonesia, New Zealand, Madagascar and Central and South America. Modern representatives of the family are ecologically flexible and colonize wet, disturbed, dark or sunny habitats (Feild et al., 2004). Following such an 'actualistic' interpretation, angiosperms of the early Late Cretaceous in Charentes may have comprised aquatic and associated, frequently disturbed, hygrophilous communities. It is important to note that representatives of the Chloranthaceae probably had wider ecological requirements during the Cretaceous than today. For example *Pseudoasterophyllites cretaceous*, which has been recorded in macrofloral assemblages from Charentes and Bohemia (Kvaček et al., 2012, 2016), would be an early representative of the family with halophytic adaptations, unknown in modern Chloranthaceae.

The presence of flowering plants in other early Late Cretaceous plant communities of Charentes is supported by the highly diverse record of tricolpate or derived apertural morphologies and poly-porate grains. These pollen grains were produced by eudicots that probably had heterogeneous ecological requirements. Macrofloral inventories carried out in the quarries of Archingeay-Les Nouillers, and elsewhere in Charentes included dominant cheirolepid and allies (*Geinitzia*, *Glenrosa*, *Brachyphyllum*), frequent representatives of Ginkgoales (*Eretmophyllum*, *Nehvizdyella*), but only rare

angiosperms (Gomez et al., 2008; Moreau et al., 2014). These contrasting results between palyno- and macrofloras may be explained by preservation bias related to the composition of the remains: easily degraded herbaceous forms vs. durable sclerophyllous and woody matter. Selective preservation could explain the absence of certain families in the palynofloras. Macro-remains of the lauracean *Eucalyptolaurus depreii* have been identified in various sites in Charentes (Gomez et al., 2008; Coiffard et al., 2009; Moreau et al., 2017), but so far, no palynomorphs attributed to this family have been encountered in the study area. This is probably because their pollen are readily degraded. The presence of the Lauraceae in Charentes is likely to be associated with a wide range of habitats including calm freshwater swamps, ponds alongside stream channels, and/or brackish mudflats (Gomez et al., 2008; Coiffard et al., 2009). The wide array of depositional settings including fragments of *Eucalyptolaurus depreii* may be related to a broad physiological tolerance, and an ability to colonize disturbed habitats. This species may constitute another example of early 'r-selected' angiosperms that are thought to be pioneer herbaceous, shrubs or small trees capable of colonizing frequently disturbed environments (Feild et al., 2004; Coiffard et al., 2006).

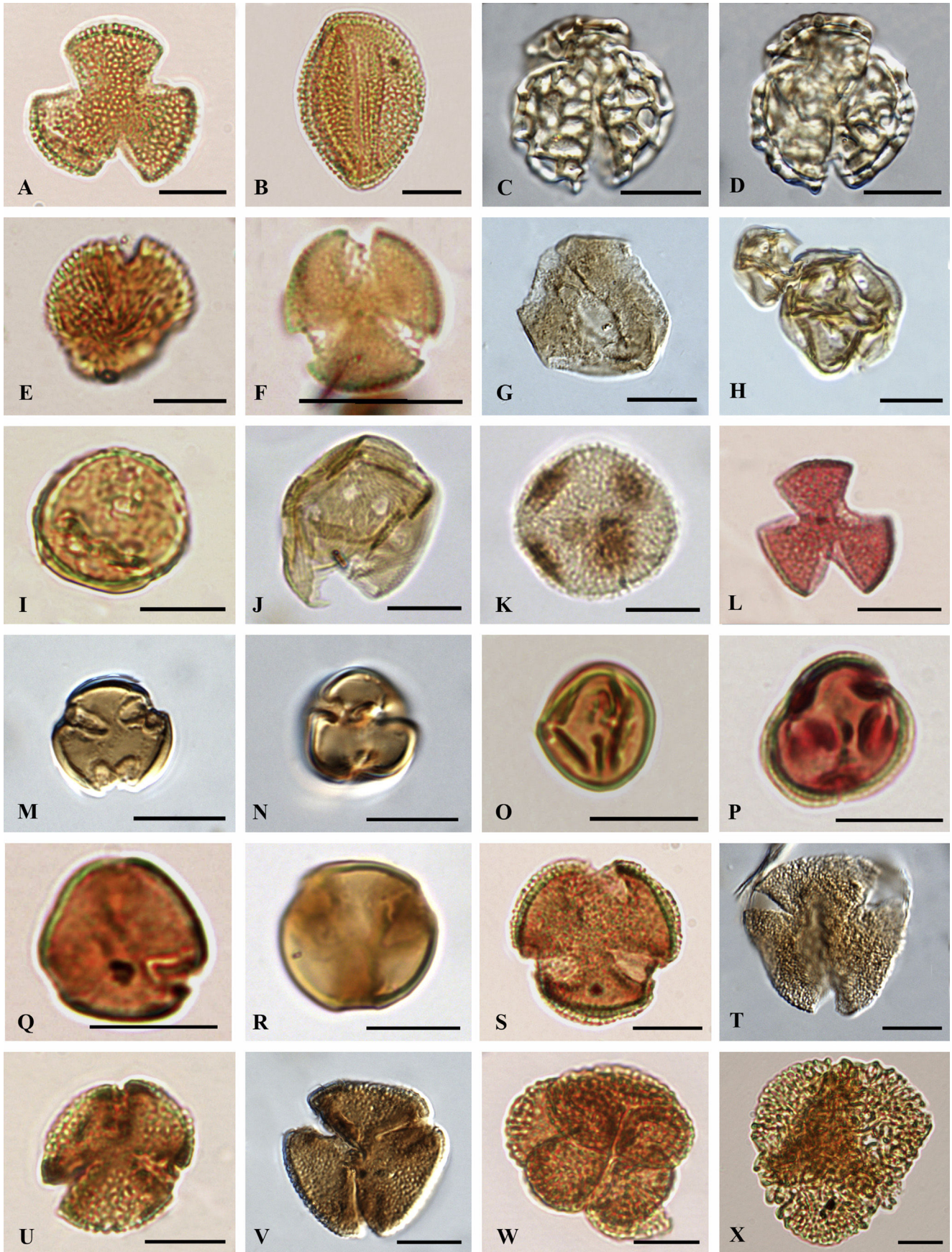
As a result, it is likely that angiosperms were invading different plant communities in Charentes, including aquatic, frequently disturbed and more stable hygrophilous and xerophilous associations. The true representation of flowering plants in the early Cenomanian vegetation of this region may be underestimated for morpho-functional (e.g. low production and dispersal of entomophilous pollen) and taphonomic (low preservation potential of presumed herbaceous parts) reasons.

### 5.2.4. The significance of Gleicheniaceae, Anemiaceae and other spore-producers

The high abundance and diversity of the Gleicheniaceae and Anemiaceae recorded in preliminary results (Peyrot et al., 2005) are confirmed by the present study. The ferns of these two families as well as representatives of the Matoniaceae are characteristic elements of both mid-Cretaceous macro- (*Gleichenia*, *Anemia*, *Weichselia*) and palynofloras (*Gleicheniidites*, *Plicifera*, *Cicatricosisporites*, *Appendicisporites*, *Matonisporites*, *Dictyophyllidites*) in Western Europe and North America (Vakhrameev, 1991). Of the three families, the Gleicheniaceae are particularly abundant and diverse in Central and Western Europe. In the Aptian–Cenomanian successions of the Lower Greensand and Selborne groups in southern England, spores of Gleicheniaceae constitute up to 52% of the palynoflora (Kemp, 1970). In Charentes, representatives of this family comprise an average of 15% of the terrestrial microflora, contrasting with the low numbers recorded in contemporaneous amber-bearing samples from Spain (Barrón et al., 2015). Modern Gleicheniaceae are tropical and subtropical ferns adapted to withstand drought conditions and may form dense thickets on disturbed open sites, including forest margins, savannas, dry forests and wetlands that occasionally dry out (Mehltreter et al., 2012). Their common occurrence in coarse-grained strata in association with matoniaceae ferns and sphenopsids (Batten, 1974; Vakhrameev, 1991) suggest that fossil representatives of the family had similar ecological requirements, and colonised frequently disturbed habitats such as river banks, sand bars and, potentially, xeric settings. In Archingeay-Les Nouillers (Figs. 3, 4B), representatives of the Gleicheniaceae are more abundant in palynological

**Fig. 10.** Angiosperm pollen grains from Charentes, scale bars represent 10  $\mu$ m. **A.** *Asteropollis trichotomosulcatus*, sample ARC-10; **B.** *Clavatipollenites minutus*, sample ARC-05; **C.** *Clavatipollenites* sp., sample ARC-06; **D.** *Clavatipollenites tenellis*, sample CA-04; **E.** *Monocolpopollenites* sp., sample ARC-02; **F–G.** *Transitoripollis anulisulcatus*, sample CA-08; **H–J.** *Dichastopollenites dunveganensis*, **H.** Sample CA-08, **I–J.** Sample CA-07; **K–L.** *Dichastopollenites ghazalensis*, sample CA-08; **M–P.** *Dichastopollenites reticulatus*, **M.** Sample ARC-10, **N–P.** Sample CA-B4; **Q.** *Pennipollis reticulatus*, sample ARC-04; **R.** *Pennipollis* cf. *peroreticulatus*, sample CA-06; **S–X.** *Dichastopollenites*? sp. 1, **S.** Sample CA-06, **T.** Sample CA-02, **U.** Sample ARC-07, **V.** Sample CA-05, **W.** Sample ARC-07, **X.** Sample CA-08.







assemblages with lower numbers of tricolpate angiosperms. This may reflect an ecological succession in a fluvial environment, where plant communities with abundant gleicheniaceae ferns (disturbance-dominated) alternated with those containing eudicots (community recovery). This dual model is, however, simplistic, a mixture of floral elements (mosses + ferns + angiosperms) was probably as prevalent during the Cretaceous as it is in modern vegetation.

The first record of Anemiaceae in the fossil record dates from the Middle Jurassic, the family presumably acquiring a nearly cosmopolitan distribution by the Early Cretaceous (Harris, 1961; Taylor et al., 2009). This family is most diverse in modern tropical areas of Australasia. Modern representatives thrive in open environments with well-drained soils low in nutrients (Tryon and Tryon, 1982; Mehlreter et al., 2012). Some species have adapted to tolerate partial desiccation (Proctor and Tuba, 2002). In contrast to contemporaneous amber-bearing strata in northern Spain (Barron et al., 2015), assemblages from Charentes are characterized by containing a morphologically diverse range of *Appendicisporites* (eight species). This is quite unusual and has been previously recorded in late Albian palynofloras from the Muddy Sandstone of the Gulf Coast, USA (Ravn, 1995).

The spore-dominated assemblage from Aix Island (Bois-Joli, LB2) is very different from all of the other mid-Cretaceous palynofloras of Charentes (Fig. 3). The high spore content probably represents a very local vegetation. Being generally heavier than pollen grains, spores tend to be dispersed less widely, commonly being deposited close to the ferns and mosses that produce them (leptokurtic distribution *sensu* Ferguson, 1995). The elevated number of spores recorded in LB2 indicates the proximity of ferns to the sampling site, as evident in modern-day settings (Jacobson and Bradshaw, 1981) such as those characterizing Lake Tulane in Florida (Watts and Hansen, 1994).

#### 5.2.5. The significance of bisaccate grains and dinocysts in the Aix Island (Bois-Joli) outcrop

The stratigraphically lowest palynological assemblage from Aix Island (Bois-Joli) (LB1, Fig. 2C) is characterized by containing numerous dinocysts and bisaccate grains (Fig. 3) including *Parvisaccites radiatus* (Fig. 9L). High proportions of dinocysts have been traditionally regarded as indicative of open marine depositional settings (Davey and Rogers, 1975; McCarthy and Mudie, 1998), whereas bisaccate pollen grains, owing to their aerodynamic characters, and abundant production by wind-pollinated Podocarpaceae and Pinaceae often represent the main palynological components of terrestrial vegetation in offshore settings (e.g. Mudie and McCarthy, 1994; McCarthy and Mudie, 2006). Accordingly, the high proportion of dinocysts and bisaccate grains suggest a relatively distal setting during the time of deposition. Marine influence is also clearly indicated by faunal assemblages recovered from the same interval, including selachians and turtles (Néraudeau et al., 2009). In this context, the LB1 palynofloral assemblage would be evidence of a regional rather than local vegetation. In Charentes, the abundance of macroremains of Podocarpaceae (*Podocarpoxyton*) is low (Néraudeau et al., 2003, 2008) except in Fouras, where representatives of this family represent one-quarter of the assemblage. This bi-modal

distribution of macrofloral elements suggests the existence of different vegetation types in the study area with one including Podocarpaceae. These hypotheses are not mutually exclusive and the presence of these bisaccate producers in localized neighbouring areas and raised hinterlands may be postulated. In present-day and recent settings, Podocarpaceae constitute a significant component of middle-altitude “fairly dry” rainforests (Moss and Kershaw, 2000) and lowland swamps or river banks (*Dacrydium* spp.; Kershaw, 1976).

#### 5.2.6. The megaspore assemblages of Charente and the role of their producers in the local vegetation

The megaspore assemblages described by Batten et al. (2010) include abundant *Minerisporites* and *Paxillitrites* in association with *Bacutrites*, *Erlansonisporites*, *Molaspora* and *Ariadnaesporites*. These megaspores, produced by Salviniales, Isoetales and other lycopsids growing near or in freshwater bodies (Batten et al., 1994; Batten and Collinson, 2001), give additional support to the presence of swamps or water-logged habitats suggested by some angiosperm (Nelumbonaceae and probably Chloranthaceae) and gymnosperm taxa (taxodioids) documented herein. Altogether, these results suggest the close proximity of wetland and back-swamp communities composed of a putative arboreal stratum and a diverse understory including free-sporing plants and angiosperms.

#### 5.2.7. Reconstruction of vegetated areas in the early Late Cretaceous of Charentes

The palynofloras recovered from the Charentes outcrops are not homogeneous. This reflects a diverse array of depositional settings and probably also indicates a variety of plant communities.

The inferred vegetation types include (i) freshwater environments such as wetlands and back-swamps with taxodioids, ferns and presumably aquatic and hygrophilous angiosperms, locally, dominated by spore-producers including lycophytes (LB2), (ii) frequently disturbed environments in which representatives of the Gleicheniaceae and other ferns, and angiosperms (*Eucalyptolaurus depreii*) occurred in varying proportions, (iii) xeric habitats dominated by cheirolepid, including some Ginkgoales and angiosperms with xeromorphic adaptations (*Pseudoasterophyllites cretaceous*), Anemiaceae, Matoniaceae and other drought-tolerant ferns and, probably, more local populations of Podocarpaceae and Araucariaceae (La Buzinie), (iv) coastal/?lagoonal communities comprising *Classopollis*-producers and (v) a raised (?mesic) hinterland inhabited by representatives of the Podocarpaceae and other types of conifers.

The variety of depositional settings inferred on the basis of palaeobotanical and palynological evidence is also well supported by sedimentological data, which previously established the sedimentary environments as marine-influenced estuarine/deltaic (Moreau, 1978, 1993a-c; Néraudeau et al., 1997; Perrichot, 2003).

#### 5.2.8. Conifers and resin production

In Charentes, amber has been recovered from different lithologies including mudstones and sandstones showing a range of sedimentary structures and yielding relatively heterogeneous faunas and macrofloras. The palynological data presented herein also indicate a relatively wide variety of depositional settings

**Fig. 11.** Angiosperm pollen grains from Charentes, scale bars represent 10  $\mu\text{m}$ . **A-B.** *Tricolpites nemejci*, **A.** Sample ARC-09, **B.** Sample CA-01; **C-D.** *Retitrescolpites* sp. cf. *Tricolpites* sp. C Doyle & Robbins, 1977, sample CA-06; **E.** *Striatopollis* sp., sample ARC-06; **F.** *Phimopollenites pseudocheros*, sample CA-10; **G.** *Penetetrapites mollis*, sample CA-05; **H.** *Cretacaeiporites polygonalis*, sample ARC-AR09; **I.** *Cretacaeiporites* sp., sample ARC-07; **J.** *Cretacaeiporites* sp.1, sample ARC-AR08; **K.** *Bohemiperiporis zaklinskai*, sample ARC-AR07; **L.** *Tricolpites interangulus*, ARC-AR09; **M.** *Psilatricolporites* sp., sample CA-06; **N.** *Nyssapollenites* sp., sample ARC-01; **O.** *Tricolporoidites subtilis*, sample ARC-04; **P.** *Tricolporoidites* sp., sample ARC-01; **Q.** *Nyssapollenites triangulus*, sample ARC-05; **R.** *Nyssapollenites* cf. *nigricolpus*, sample ARC-AR08; **S.** *Retitricolporites* cf. *pristinus*, sample ARC-04; **T.** *Foveotricolpites* sp. cf. *Tricolpites* sp. 2 Agasie, 1969, sample CA-07; **U.** *Rousea doylei*, sample CA-01; **V.** *Foveotricolporites callosus*, sample CA-06; **W.** *Artiopollis indivisus*, sample ARC-09; **X.** *Senectotetradites grossus*, sample ARC-13.

associated with paralic environments. The fact that amber has been found in these lithologically varied strata is probably related to intrinsic characteristics enhancing its transport such as its relatively low density and capacity to harden quickly by comparison with lithological clasts and unconsolidated sediments.

The botanical affinities of Cretaceous amber-producers are still poorly understood. Recent studies have related them to the Araucariaceae or Cheirolepidiaceae (Alonso et al., 2000; Najarro et al., 2009, 2010; Menor-Salván et al., 2010; Nohra et al., 2015; Kvaček et al., 2018). Palynological and palaeobotanical results obtained so far in Charentes and Spain (Barron et al., 2015) clearly indicate the presence of representatives of both families in the vegetation. An unequivocal physical relationship between the amber recovered and preserved resin-producing organs will, however, be needed to confirm the botanical derivation. It is interesting to note that both modern (Moss and Kershaw, 2000; Moss et al., 2005) and fossil Araucariaceae produce pollen with limited dispersal potential (de Jekhowsky, 1963; Siegl-Farkas, 1994; Peyrot et al., 2011). Both palynofloral and palaeobotanical data would then represent a coherent and undistorted picture of source vegetation. The fairly common record of *Araucariacites* spp., *Balmeiopsis* spp. and *Uesuguipollenites* spp. in some of the Charentes assemblages indicates the presence of diverse communities of Araucariaceae in close proximity to the depositional settings and suggests a short transport history of the amber to the outcrops rather than a mixing from two sources (local and regional).

#### 5.2.9. Comparison with neighbouring areas

During the mid-Cretaceous, the Western European floras were characterized by a relatively large number of species relative to those from boreal latitudes. A higher taxonomic diversity has been recorded for the angiosperms, conifers, ephedroids and free-sporing plants in both macro- and palynofloral assemblages (Lidgard and Crane, 1990; Vakhrameev, 1991). This trend, still apparent in modern floras (Moran, 2008), illustrates a general pattern in which increasing biotic diversity at lower latitudes is probably related to the latitudinal gradient of the climate (Sepkowski, 1997).

The subdominant position assumed by *Classopollis* in the successions of Charentes clearly connects the flora with others recorded from Europe and North America, characterizing the Laurasian Euro-Sinian phytogeographic province (Vakhrameev, 1991). It is interesting to note that *Classopollis* and cheirolepid macro-remains are usually recorded in lower numbers from mid-Cretaceous assemblages from higher latitudes (Singh, 1964, 1971; Kemp, 1970; Vakhrameev, 1991) than in southern Europe (Diéguez et al., 2010; Barron et al., 2015) and from more tropical palaeolatitudes (Salard-Cheboldaëff and Boltenhagen, 1992). The Charentes palynofloras apparently represent an intermediate position in the overall distribution pattern, which might be associated with a presumed high equator to pole thermal gradient (Ladant and Donnadieu, 2016).

The high proportion of Anemiaceae and Gleicheniaceae relates the palynological assemblages from Charentes to the palynofloras previously described from southern England (Kemp, 1970) and the Atlantic Coastal Plain of the USA (Brenner, 1963; Ludvigson et al., 2010 and references therein). The presence of these taxa is interpreted to indicate dry local conditions and habitat disturbance.

The large number of inaperturate pollen grains is an uncommon feature which distinguishes the palynofloras of Charentes from other mid-Cretaceous successions. Although recorded in large numbers from contemporaneous assemblages in Western and Central Europe and Northern America, they reached unusually high proportions in the Charentes assemblages. Mesozoic inaperturate pollen grains are usually thought to have been produced by

representatives of the Cupressaceae. This relatively large family of conifers includes shrubs and trees that have a wide array of ecological requirements. The large number of spores along with the presence of pollen grains derived from aquatic angiosperms in the assemblages suggests the presence of freshwater bodies, and associated periodically water-logged, mesic, habitats, matching the ecological requirements of certain taxodioids. It is likely that the large numbers of inaperturate pollen grains recorded have been sourced from plants with similar ecological requirements. A freshwater swamp vegetation dominated by taxodioids can be inferred on this basis. It is of interest to note that the presence of an extended area of swamp is currently not supported by local geology (e.g. thick and widespread coal deposits are absent). As such, the extent of the wetlands could have been rather limited in Charentes during the mid-Cretaceous.

## 6. Conclusions

The lower Cenomanian outcrops of Charentes have yielded diverse palynofloras consisting of miospores, freshwater algae, acritarchs and dinocysts. Biostratigraphic markers in both the terrestrial and marine palynological assemblages recorded in the studied intervals confirm an early Cenomanian age based previously on sedimentologic and micropalaeontological (ostracods and foraminifers) evidence.

Variations in the proportions of dinocysts suggest that the outcrops of Charentes were subject to varying marine influence. The heterogeneity of depositional settings is also reflected by differing miospore associations. Spores comprise between one-quarter and half of the terrestrial palynofloras except in one sample (Aix Island Bois-Joli, LB2), in which they are dominant. This highly distinctive feature probably indicates a very local plant community dominated by spore-producers (lycophytes and ferns).

Gymnosperms are mainly represented by pollen of the Cupressaceae, Cheirolepidiaceae and, to a lesser extent Araucariaceae and Podocarpaceae. The last of these was recorded in higher numbers together with Pinaceae and marine palynomorphs in level LB1 from Aix Island (Bois-Joli), suggesting a short-lived shift to more distal depositional settings. Various vegetation types involving conifers have been inferred. Coastal xeric habitats consisted of cheirolepid trees and an understory of drought-tolerant ferns such as Anemiaceae and Matoniaceae. Locally, and relatively close to the depositional sites, representatives of the Podocarpaceae may have been shrubs and/or trees. Angiosperms were associated with various types of vegetation, including presumably aquatic, hygrophilous and frequently disturbed associations. They were also to be found in the more xeric, cheirolepid-dominated forest associations. The development of back-swamp and wetland environments dominated by taxodioids is proposed herein, and salt-influenced “mangroves” dominated by cheirolepids needs further supporting evidence to be fully validated.

The taphonomic implications of the results presented are significant as they indicate the existence of various types of amber accumulations (proximal and distal) and suggest the presence of a regional source-vegetation consisting of bisaccate pollen grains derived from representatives of the Pinaceae and Podocarpaceae.

Spores associations, dominated by morphotypes attributed to the Anemiaceae and Gleicheniaceae, support the presence of relatively dry coastal and/or frequently disturbed environments. Angiosperm communities included probable herbaceous plants associated with more mesic conditions and/or water saturated environments including representatives of the Chloranthaceae and Nelumbonaceae.

In conclusion, the palynological data of Charentes suggest the presence of five vegetation types:

- Herbaceous thickets comprising representatives of the Gleicheniaceae and several eudicots, which may have colonised frequently disturbed, fluvial, open environments.
- Xeric arboreal communities dominated by Cheirolepidiaceae and probably comprising drought and/or salt tolerant representatives of the Araucariaceae, Ginkgoales and possibly the Cycadales, Gnetales and angiosperms. The understoreys of these forests could have included spore-producers (Anemiaceae and Gleicheniaceae) that were able to tolerate dry locations.
- Riparian and wetland communities of taxodioid forests with aquatic and/or hygrophilous angiosperms, ferns (including water ferns), lycopods, mosses and clubmosses.
- Coastal/lagoonal communities including plants tolerant of periodic flooding by saline or brackish waters, such as “mangrove” cheirolepids.
- Conifer forests mainly consisting of representatives of the Pinaceae and Podocarpaceae in raised hinterlands.

## Acknowledgements

We are greatly indebted to the owners of the quarries of Archingeay-Les Nouillers, Cadeuil and Les Renardières for free access to the outcrops and sampling. DP acknowledges the support of Woodside Energy Ltd and Chevron Australia Pty Ltd. The manuscript was significantly improved thanks to the critical reviews of J. Galloway and Ulrich Heimhofer. Part of this research has been financed and carried out within projects HF2004-0053 and Project CRE: Cretaceous Resin Event: Global bioevent of massive resin production at the initial diversification of modern forest ecosystems, funded by the Spanish AEI/FEDER, UE Grant CGL2017-84419.

## References

- Abbink, O.A., Van Konijnenburg-Van Cittert, J.H.A., Visscher, H., 2004. A sporomorph ecogroup model for the Northwest European Jurassic–Lower Cretaceous: concepts and framework. *Geologie en Mijnbouw* 83, 17–31.
- Alonso, J., Arillo, A., Barrón, E., Corral, J.C., Grimalt, J., López, J.F., López del Valle, R., Delclos, X., Ortuño, V., Peñalver, E., Trincão, P., 2000. A new fossil resin with biological inclusions in Lower Cretaceous deposits from Alava (Northern Spain, Basque-Cantabrian Basin). *Journal of Paleontology* 74 (1), 158–178.
- Alvin, K.L., 1982. Cheirolepidiaceae: Biology, structure and paleoecology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 37, 71–98.
- Azéma, C., Ters, M., 1971. Étude palynologique préliminaire du gisement cenomanien de la Bironnière, Vendée (France). *Review of Palaeobotany and Palynology* 11, 267–282.
- Azéma, C., Durand, S., Médus, J., 1972. Des miospores du Cénomanien moyen. *Paleobiologie Continentale* 3, 1–54.
- Azéma, C., Fauconnier, D., Neumann, M., 1990. Apport de données palynologiques à l'étude du Cénomanien de part et d'autre du seuil de Poitou (France). *Revue de Micropaléontologie* 33, 3–23.
- Barrón, E., Peyrot, D., Rodríguez-López, J.P., Meléndez, N., López Del Valle, R., Najarro, M., Rosales, I., Comas-Rengifo, M.J., 2015. Palynology of Aptian and upper Albian (Lower Cretaceous) amber-bearing outcrops of the southern margin of the Basque-Cantabrian Basin (northern Spain). *Cretaceous Research* 52, 292–312.
- Batten, D.J., 1974. Wealden palaeoecology from the distribution of plant fossils. *Proceedings of the Geologists' Association* 85, 433–457.
- Batten, D.J., 1999. Small palynomorphs. In: Jones, T.P., Rowe, N.P. (Eds.), *Fossil plant and spores modern techniques*. The Geological Society, London, UK, pp. 15–19.
- Batten, D.J., Koppelhus, E.B., 1996. Chapter 20D. Biostratigraphic significance of uppermost Triassic and Jurassic miospores in Northwest Europe. In: Jansonius, J., McGregor, D.C. (Eds.), *Palynology: Principles and Applications*, vol. 2. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, pp. 795–806.
- Batten, D.J., Collinson, M.E., 2001. Revision of species of *Minerisporites*, *Azolla* and associated plant microfossils from deposits of the Upper Palaeocene and Palaeocene/Eocene transition in the Netherlands, Belgium and the USA. *Review of Palaeobotany and Palynology* 115, 1–32.
- Batten, D.J., Collinson, M.E., Knobloch, E., 1994. *Ariadnaesporites* and *Capulisporites*: “water fern” megaspores from the Upper Cretaceous of Central Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology* 83, 159–174.
- Batten, D.J., Colin, J.-P., Néraudeau, D., 2010. Megaspores from mid Cretaceous deposits in western France and their biostratigraphic and palaeoenvironmental significance. *Review of Palaeobotany and Palynology* 161, 151–167.
- Berner, R.A., 2003. The long-term carbon cycle, fossil fuels and atmospheric composition. *Nature* 426, 323–326.
- Birks, H.J.B., Birks, H.H., 1980. *Quaternary palaeoecology*. Edward Arnold, London.
- Boyce, C.K., Brodribb, T.J., Field, T.S., Zwieniecki, M.A., 2009. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proceedings of the Royal Society B* 276, 1771–1776.
- Brenner, G.J., 1963. The spores and pollen of the Potomac Group of Maryland. Maryland Department of Geology, Mines and Water Resources Bulletin 27, 1–215.
- Coiffard, C., Gomez, B., Kvaček, J., Thévenard, F., 2006. Early angiosperm ecology: evidence of Albian–Cenomanian of Europe. *Annals of Botany* 98, 495–502.
- Coiffard, C., Gomez, B., Thiébaud, M., Kvaček, J., Thévenard, F., Néraudeau, D., 2009. Inframarginal veined lauraceae leaves from the Albian–Cenomanian of Charente-Maritime (western France). *Palaeontology* 52 (2), 323–336.
- Colin, J.P., 1974. Contribution à l'étude des ostracodes du Crétacé supérieur de Dordogne (France). *Geobios* 7, 19–42.
- Costa, L.I., Davey, R.J., 1992. Dinoflagellate cysts of the Cretaceous System. In: Powel, A.J. (Ed.), *A stratigraphic index of dinoflagellate cysts*. Chapman and Hall, London, pp. 99–131.
- Damotte, R., Babinot, J.F., Colin, J.P., 1981. Les ostracodes du Crétacé Moyen Européen. *Cretaceous Research* 2, 287–306.
- Davey, R.J., Rogers, J., 1975. Palynomorph distribution in recent offshore sediments along two traverses off southwest Africa. *Marine Geology* 18 (3), 213–225.
- Deák, M.H., Combaz, A., 1968. “Microfossiles organiques” du Wealdien et du Cénomanien dans un sondage de Charente-Maritime. *Revue de Micropaléontologie* 10 (2), 69–96.
- Dejax, J., Masure, E., 2005. Analyse palynologique de l'argile lignitifère à ambre de l'Albien terminal d'Archingeay (Charente-Maritime, France). *Comptes Rendus Palevol* 4, 53–65.
- Diéguez, C., Peyrot, D., Barrón, E., 2010. Floristic and vegetational changes in the Iberian Peninsula during Jurassic and Cretaceous. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 325–340.
- Doyle, J.A., 1992. Revised palynological correlations of the lower Potomac Group (USA) and the Cocobeach sequence of Gabon (Barremian–Aptian). *Cretaceous Research* 13, 337–349.
- Doyle, J.A., Robbins, E.I., 1977. Angiosperm pollen zonation of the Continental Cretaceous of the Atlantic coastal plain and its application to deep wells in the Salisbury embayment. *Palynology* 1, 43–78.
- Doyle, J.A., Endress, P.K., 2014. Integrating Early Cretaceous fossils into the phylogeny of living angiosperms: ANITA lines and relatives of Chloranthaceae. *International Journal of Plant Science* 175, 555–600.
- El-Beialy, S.Y., El Atfy, H.S., Zavada, M.S., El Khoriby, E.M., Abu-Zie, R.H., 2010. Palynological, palynofacies, paleoenvironmental and organic geochemical studies on the Upper Cretaceous succession of the GPTSW-7 well, North Western Desert, Egypt. *Marine and Petroleum Geology* 27, 370–385.
- Farjon, A., 2005. A monograph of Cupressaceae and *Sciadopitys*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Feild, T.S., Arens, N.C., Doyle, J.A., Dawson, T.E., Donoghue, M.J., 2004. Dark and disturbed: a new image of early angiosperm ecology. *Paleobiology* 30, 82–107.
- Ferguson, D.K., 1995. Plant part processing and community reconstruction. *Ecologiae Geologicae Helvetica* 88, 627–641.
- Foucher, J.C., Monteil, E., 1998. Cretaceous biostratigraphy, dinoflagellate cysts. In: De Graciansky, P.-C., Hardenbol, J., Jacquin, T. (Eds.), *Mesozoic and Cenozoic sequence stratigraphy of European basins*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Tulsa. Special Publication. Chart 5.
- Friedrich, O., Norris, R.D., Erbacher, J., 2012. Evolution of middle to Late Cretaceous oceans – A 55 m.y. record of Earth's temperature and carbon cycle. *Geology* 40, 107–110.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., 2011. Early flowers and angiosperm evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Perrichot, V., Thévenard, F., Coiffard, C., Philippe, M., Néraudeau, D., 2004. Assemblages floristiques de l'Albien–Cénomanien de Charente-Maritime (SO France). *Annales de Paléontologie* 90, 147–159.
- Gomez, B., Coiffard, C., Dépré, É., Daviero-Gomez, V., Néraudeau, D., 2008. Diversity and histology of a plant litter bed from the Cenomanian of Archingeay-Les Nouillers (southwestern France). *Comptes Rendus Palevol* 7, 135–144.
- Grimm, E.C., 1992. *Tilia*, Version 2. Illinois State Museum, Research and Collection Center, Springfield.
- Grimm, E.C., 2004. *TGView*, Version 2.0.2. Illinois State Museum, Research and Collections Center, Springfield.
- Haas, J., Tardi-Filacz, E., Oravecz-Scheffer, A., Grczyn, F., 1997. Stratigraphy and sedimentology of an Upper Triassic Tope-of-Slop and Basin succession at Csvar, North Hungary. *Acta Geologica Hungarica* 40 (2), 111–177.
- Harris, T.M., 1961. The Yorkshire Jurassic Flora. I. Thallophyta–Pteridophyta. British Museum (Natural History), London.
- Hay, W.W., Floegel, S., 2012. New thoughts about the Cretaceous climate and oceans. *Earth-Science Reviews* 115, 262–272.
- Herendeen, P.S., Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2017. Palaeobotanical redux: revisiting the age of the angiosperms. *Nature Plants* 17015. <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.15>.
- Hochuli, P.A., Heimhofer, U., Weissert, H., 2006. Timing of early angiosperm radiation: recalibrating the classical succession. *Journal of the Geological Society, London* 163, 587–594.
- Horikx, M., Hochuli, P.A., Feist-Burkhardt, S., Heimhofer, U., 2016. Albian angiosperm pollen from shallow marine strata in the Lusitanian Basin, Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology* 228, 67–92.



- Hughes, N.F., 1994. The enigma of angiosperm origins. Cambridge University Press, Cambridge, p. 303.
- Jacobson Jr., G.L., Bradshaw, R.H.W., 1981. The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary Research* 16, 80–96.
- de Jekhowsky, B., 1963. Variations latérales en palynologie quantitative et passage du continental au marin. Le Dogger Supérieur du Sud-ouest de Madagascar. *Revue de l'Institut Français du Pétrole et Annales des Combustibles Liquides* 18, 977–995.
- Keller, C.E., Hochuli, P.A., Weissert, H., Bernasconi, S., Giorgioni, M., Garcia, T.I., 2011. A volcanically induced climate warming and floral change preceded the onset of OAE1a (Early Cretaceous). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 305, 43–49.
- Kemp, E.M., 1970. Aptian and Albian miospores from Southern England. *Palaeontographica Abteilung B* 131 (1–4), 73–142.
- Kergoat, G.J., Bouchard, P., Clamens, A.L., Abbate, J.L., Jourdan, H., Jabbour-Zahab, R., Genson, G., Soldati, L., Condamine, F.L., 2014. Cretaceous environmental changes led to high extinction rates in a hyperdiverse beetle family. *BMC Evolutionary Biology* 14, 220–233.
- Kershaw, A.P., 1976. A Late Pleistocene and Holocene pollen diagram from Lynch's Crater, northeastern Queensland, Australia. *New Phytologist* 77, 469–498.
- Kvaček, J., Gomez, B., Zetter, R., 2012. The early angiosperm *Pseudoasterophyllites cretaceus* from Albian–Cenomanian of Czech Republic and France. *Acta Palaeontologica Polonica* 57 (2), 437–443.
- Kvaček, J., Doyle, J.A., Endress, P.K., Daviero-Gomez, V., Gomez, B., Tekleva, M., 2016. *Pseudoasterophyllites cretaceus* from the Cenomanian (Cretaceous) of the Czech Republic: a possible link between Chloranthaceae and *Ceratophyllum*. *Taxon* 65 (6), 1345–1373.
- Kvaček, J., Barrón, E., Heřmanová, Z., Mendes, M.M., Karch, J., Žemlička, J., Dudák, J., 2018. Araucarian conifer from the late Albian amber of Northern Spain. *Papers in Palaeontology*. <https://doi.org/10.1002/spp2.1223>.
- Labandeira, C.C., 2006. The Four Phases of Plant-Arthropod Associations in Deep Time. *Geológica Acta* 4, 409–438.
- Ladant, J.-B., Donnadieu, Y., 2016. Palaeogeographic regulation of glacial events during the Cretaceous supergreenhouse. *Nature Communication* 7. <https://doi.org/10.1038/ncomms12771>.
- Lidgard, S., Crane, P.R., 1990. Angiosperm diversification and Cretaceous floristic trends: a comparison of palynofloras and leaf macrofloras. *Paleobiology* 16, 77–93.
- Littler, K., Robinson, S.A., Bown, P.R., Nederbragt, Alexandra J., Pancost, R.D., 2011. High sea-surface temperatures during the Early Cretaceous Epoch. *Nature Geoscience* 4, 169–172.
- Lloyd, G.T., Davis, K.E., Pisani, D., Tarver, J.E., Ruta, M., Sakamoto, M., Hone, D.W.E., Jennings, R., Benton, M.J., 2008. Dinosaurs and the Cretaceous Terrestrial Revolution. *Proceedings of the Royal Society B* 275, 2483–2490.
- Ludvigson, G.A., Witzke, B.J., Joeckel, R.M., Ravn, R.L., Phillips, P.L., González, L.A., Brenner, R.L., 2010. New insights on the sequence stratigraphic architecture of the Dakota Formation in Kansas-Nebraska-Iowa from a decade sponsored research activity. *Current Research in Earth Sciences Bulletin* 258 (2), 1–35.
- Mädler, K.A., 1964. Die Geologische Verbreitung von sporen und pollen in der Deutschen Trias. *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch* 65, 1–147.
- McCarthy, F.M.G., Mudie, P.J., 1998. Oceanic pollen transport and pollen: dinocyst ratios as markers of late Cenozoic sea level change and sediment transport. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 138 (1–4), 187–206.
- McCarthy, F.M.G., Mudie, P.J., 2006. Marine palynology: potentials for onshore-offshore correlation of Pleistocene-Holocene records. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 61 (2), 139–157.
- Mehrtreter, K., Walker, L.R., Sharpe, J.M., 2012. *Fern ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Menor-Salván, C., Najarro, M., Velasco, F., Rosales, I., Tornos, F., Simoneit, B.R.T., 2010. Terpenoids in extracts of Lower Cretaceous ambers from the Basque-Cantabrian Basin (El Soplao, Cantabria, Spain): Paleochemotaxonomic aspects. *Organic Geochemistry* 41 (10), 1089–1103.
- Meredith, R.W., Janečka, J.E., Gatesy, J., Ryder, O.A., Fisher, C.A., Teeling, E.C., Goodbla, A., Eizirik, E., Simão, T.L.L., Stadler, T., Rabosky, D.L., Honeycutt, R.L., Flynn, J.J., Ingram, C.M., Steiner, C., Williams, T.L., Robinson, T.J., Burk-Herrick, A., Westerman, M., Ayoub, N.A., Springer, M.S., Murphy, W.J., 2011. Impacts of the Cretaceous Terrestrial Revolution and KPg Extinction on mammal diversification. *Science* 334, 521–524.
- Meunier, A., Proust, D., Moreau, P., 1999. Geological significance of two smectite-rich beds from Lower Cenomanian sediments, northern Aquitaine Basin, France. *Bulletin de la Société Géologique de France* 170 (6), 873–882.
- Morby, S.J., 1975. The palynostratigraphy of the Rhaetian Stage, Upper Triassic in the Upper Kendelbachgraben, Austria. *Palaeontographica Abteilung B* 52, 1–75.
- Moran, R.C., 2008. Diversity, biogeography, and floristics. In: Ranker, T.A., Haufler, C.H. (Eds.), *Biology and evolution of ferns and lycophytes*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 367–394.
- Moreau, P., 1978. Le rôle du Plateau Central dans la paléogéographie nord-aquitaine au Cénomaniens. *Geologie Méditerranéenne* 5 (1), 125–136.
- Moreau, P., 1993a. La transgression Cénomaniens sur la marge septentrionale du bassin de l'Aquitaine (Charentes), flanc Nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine, aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. I. Analyse stratigraphique et identification des milieux. Thèse d'Etat. Université de Poitiers, France.
- Moreau, P., 1993b. La transgression Cénomaniens sur la marge septentrionale du bassin de l'Aquitaine (Charentes), flanc Nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine, aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. II. La sédimentation terrigène et glauconieuse: caractérisation et distribution des éléments. Thèse d'Etat. Université de Poitiers, France.
- Moreau, P., 1993c. La transgression Cénomaniens sur la marge septentrionale du bassin de l'Aquitaine (Charentes), flanc Nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine, aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. III. Paléontologie stratigraphique et biochronologique. Paléogéographie et structure. Thèse d'Etat. Université de Poitiers, France.
- Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Gomez, B., Tafforeau, P., Dépré, É., 2014. Inclusions of conifers, echinoids, foraminifères and sponges in flints from the Cenomanian of Charente-Maritime (France): Contribution of synchrotron microtomography. *Comptes Rendus Palevol* 13, 455–461.
- Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Philippe, M., Dépré, É., 2017. Albian flora from Archingeay-Les Nouillers (Charente-Maritime): comparison and synthesis of Cretaceous meso- and macro-remains from the Aquitaine Basin (southwestern France). *Geodiversitas* 39, 729–740.
- Moss, P.T., Kershaw, A.P., 2000. The last glacial cycle from the humid tropics of northeastern Australia: comparison of a terrestrial and marine record. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 155, 155–176.
- Moss, P.T., Kershaw, A.P., Grindrod, J., 2005. Pollen transport and deposition in riverine and marine environments within the humid tropics of northeastern Australia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 134, 55–69.
- Mudie, P.J., McCarthy, F.M.G., 1994. Late Quaternary pollen transport processes, western North Atlantic: Data from box models, cross-margin and N-S transects. *Marine Geology* 118, 79–105.
- Najarro, M., Peñalver, E., Rosales, I., Perez-de la Fuente, R., Daviero-Gomez, V., Gomez, B., Delclòs, X., 2009. Unusual concentration of Early Albian arthropod bearing amber in the Basque-Cantabrian Basin (El Soplao, Cantabria, Northern Spain): Palaeoenvironmental and palaeobiological implications. *Geologica Acta* 7 (3), 363–387.
- Najarro, M., Peñalver, E., Pérez de la Fuente, R., Ortega-Blanco, J., Menor-Salván, C., Barrón, E., Soriano, C., Rosales, I., López del Valle, R., Velasco, F., Tornos, F., Daviero-Gomez, V., Gomez, B., Delclòs, X., 2010. Review of the El Soplao Amber Outcrop, Early Cretaceous of Cantabria, Spain. *Acta Geologica Sinica* 84, 959–976.
- Néraudeau, D., Moreau, P., 1989. Paléocologie et paléobiogéographie des faunes d'échinides du Cénomaniens nord-aquitain (Charente-Maritime, France). *Géobios* 22, 293–324.
- Néraudeau, D., Thierry, J., Moreau, P., 1997. Variation in echinoid biodiversity during the Cenomanian–early Turonian transgressive episode in Charentes. *Bulletin de la Société Géologique de France* 168, 51–61.
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Dejax, J., Masure, E., Nel, A., Philippe, M., Moreau, P., Guillocheau, F., Guyot, T., 2002. Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable): Archingeay (Charente-Maritime, France). *Geobios* 35, 233–240.
- Néraudeau, D., Allain, R., Perrichot, V., Videt, B., de Lapparent de Broin, J., Guillocheau, F., Philippe, M., Rage, J.-C., Vullo, R., 2003. Découverte d'un dépôt paralique à bois fossiles, ambre insectifère et restes d'Iguanodontidae (Dinosauria, Ornithoptoda) dans le Cénomaniens inférieur de Fouras (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France). *Comptes Rendus Palevol* 2, 221–230.
- Néraudeau, D., Vullo, R., Gomez, B., Perrichot, V., Videt, B., 2005. Stratigraphie et paléontologie (plantes, vertébrés) de la série paralique Albien terminal-Cénomaniens basal de Tonnay-Charente (Charente-Maritime, France). *Comptes Rendus Palevol* 4, 79–93.
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Colin, J.-P., Girard, V., Gomez, B., Guillocheau, F., Masure, E., Peyrot, D., Tostain, F., Videt, B., Vullo, R., 2008. A new amber deposit from the Cretaceous (uppermost Albian-lowermost Cenomanian) of southwestern France. *Cretaceous Research* 29, 925–929.
- Néraudeau, D., Vullo, R., Gomez, B., Girard, V., Lak, M., Videt, B., Dépré, É., Perrichot, V., 2009. Amber, plant and vertebrate fossils from the Lower Cenomanian paralic facies of Aix Island (Charente-Maritime, SW France). *Geodiversitas* 31, 13–27.
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Batten, D.J., Boura, A., Girard, V., Jeanneau, L., Nohra, Y.A., Polette, F., Saint-Martin, S., Saint-Martin, J.-P., Thomas, R., 2017. Upper Cretaceous amber from Vendée, north-western France: Age dating and geological, chemical, and palaeontological characteristics. *Cretaceous Research* 70, 77–95.
- Nohra, Y.A., Perrichot, V., Jeanneau, L., Le Pollès, L., Azar, D., 2015. Chemical Characterization and Botanical Origin of French Ambers. *Journal of Natural Products* 78, 1284–1296.
- Pacltová, B., 1968. Some new pollen grains from the Bohemian Cenomanian. *Review of Palaeobotany and Palynology* 7, 99–106.
- Peris, D., Pérez-de la Fuente, R., Peñalver, E., Delclòs, X., Barrón, E., Labandeira, C.C., 2017. False Blister Beetles and the Expansion of Gymnosperm-Insect Pollination Modes before Angiosperm Dominance. *Current Biology* 27 (6), 897–904.
- Perrichot, V., 2003. Environnements paraliques à ambre et à végétaux du Crétacé Nord-Aquitain (Charentes, Sud-Ouest de la France). Ph.D. Thesis. Université de Rennes, Rennes, France, 310pp.
- Perrichot, V., Néraudeau, D., Nel, A., De Ploeg, G., 2007. A reassessment of the Cretaceous amber deposits from France and their palaeontological significance. *African Invertebrates* 48, 213–227.
- Peyrot, D., Jolly, D., Barrón, E., 2005. Apport de données palynologiques à la reconstruction paléoenvironnementale de l'Albo-Cénomaniens des Charentes (Sud-Ouest de la France). *Comptes Rendus Palevol* 4, 151–165.

- Peyrot, D., Rodríguez-López, J.P., Lassaletta, L., Meléndez, N., Barrón, E., 2007. Contributions to the palaeoenvironmental knowledge of the Escucha Formation in the Lower Cretaceous Oliete Sub-basin, Teruel, Spain. *Comptes Rendus Palevol* 6, 469–481.
- Peyrot, D., Barroso-Barcenilla, F., Barrón, E., Comas-Rengifo, M.J., 2011. Palaeoenvironmental analysis of Cenomanian-Turonian dinocyst assemblages from the Castilian Platform (Northern-Central Spain). *Cretaceous Research* 32, 504–526.
- Planderová, E., 1980. Palynomorphs from Lunz Beds and from Black Clayey Shales in basement of Vienna Basin, (Borehole LNV-7). *Geologica Carpathica* 31 (3), 267–294.
- Prentice, I.C., 1988. Records of vegetation in time and space: the principles of pollen analysis. In: Huntley, B., Webb III, T. (Eds.), *Vegetation History*. Kluwer, Dordrecht, pp. 17–42.
- Proctor, M.C.F., Tuba, Z., 2002. Poikilohydry and homoihydric: antithesis or spectrum of possibilities? *New Phytologist* 156, 327–349.
- Ravn, R.L., 1995. Miospores from the Muddy Sandstone (upper Albian), Wind River Basin, Wyoming, USA. *Palaeontographica Abteilung B* 234 (3–6), 41–91.
- Salard-Cheboldaef, M., Boltenhagen, E., 1992. La palynologie des évaporites d'Afrique équatoriale et ses rapports avec le paléoenvironnement. *Journal of African Earth Science* 14, 194–195.
- Sepkowski, J.J., 1997. Biodiversity: past, present and future. *Journal of Paleontology* 71, 533–539.
- Singh, C., 1964. Microflora of the Lower Cretaceous Mannville group, East-Central Alberta. *Research Council of Alberta Bulletin* 15, 1–238.
- Singh, C., 1971. Lower Cretaceous microfloras of the Peace River Area, Northwestern Alberta. *Research Council of Alberta Bulletin* 28 (1), 1–299.
- Siegl-Farkas, Á., 1994. Palynologische Untersuchungen an ausgewählten Vorkommen der Gosauschichten Österreichs. In: Lobitzer, H., Császár, G., Daurer, A. (Eds.), *Jubiläumsschrift 20 Jahre Geologische Zusammenarbeit Österreich-Ungarn, Teil 2*, pp. 107–122. Wien.
- Spackman, W., Riegel, W.L., Dolsen, C.P., 1969. Geological and biological interactions in the swamp-marsh complex of southern Florida. In: Dapples, E.C., Hopkins, M.E. (Eds.), *Environments of coal deposition*. Special Paper of the Geological Society of America, Boulder, pp. 1–35.
- Spicer, R.A., 1991. Plant taphonomic processes. In: Allison, P.A., Briggs, B.G. (Eds.), *Taphonomy releasing: the data locked in the fossil record*. Plenum Press, New York, London, pp. 71–113.
- Stockey, R.A., Kvaček, J., Hill, R.S., Rothwell, G.W., Kvaček, Z., 2005. The fossil record of Cupressaceae s. lat. In: Farjon, A. (Ed.), *A monograph of Cupressaceae and Sciadopitys*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 54–68.
- Taylor, D.W., Hu, S., 2010. Coevolution of early angiosperms and their pollinators: Evidence for pollen. *Palaeontographica Abteilung B* 283, 103–135.
- Taylor, T.N., Taylor, E.L., Krings, M., 2009. *Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants*. Elsevier, Amsterdam.
- Tryon, R.M., Tryon, A.F., 1982. *Ferns and Allied Plants*. Springer-Verlag, New York.
- Traverse, A., 2007. *Paleopalynology*, Second ed. Springer, Dordrecht.
- Vakhrameev, V.A., 1991. Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth. Cambridge University Press, Cambridge.
- Visscher, H., Brugman, W.A., 1981. Ranges of selected palynomorphs in the Alpine Triassic of Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology* 34, 115–128.
- Vullo, R., Néraudeau, D., Videt, B., 2003. Un faciès de type falun dans le Cénomane basal de Charente-Maritime (France). *Annales de Paléontologie* 89, 171–189.
- Vullo, R., Néraudeau, D., Allain, R., Cappetta, H., 2005. Un nouveau gisement à microrestes de vertébrés continentaux et littoraux dans le Cénomane inférieur de Fouras (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France). *Comptes Rendus Palevol* 4, 95–107.
- Vullo, R., Cappetta, H., Néraudeau, D., 2007a. New sharks and rays from the Cenomanian and Turonian of Charentes, France. *Acta Palaeontologica Polonica* 52, 99–116.
- Vullo, R., Néraudeau, D., Lenglet, T., 2007b. Dinosaur teeth from the Cenomanian of Charentes, western France: evidence for a mixed Laurasian-Gondwanan assemblage. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27, 931–943.
- Ward, J.V., 1986. Early Cretaceous angiosperm pollen from the Cheyenne and Kiowa formations (Albian) of Kansas, U.S.A. *Palaeontographica Abteilung B* 202, 1–81.
- Watts, W.A., Hansen, B.C.S., 1994. Pre-Holocene and Holocene pollen records of the vegetation history from the Florida peninsula and their climatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109, 163–176.
- Willard, D.A., 2001. Pollen assemblages as paleoenvironmental proxies in the Florida Everglades. *Review of Palaeobotany and Palynology* 113, 213–235.

## Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.10.011>.





# Palynological assemblage from the lower Cenomanian plant-bearing Lagerstätte of Jaunay-Clan-Ormeau-Saint-Denis (Vienne, western France): Stratigraphic and paleoenvironmental implications

France Polette<sup>a,\*</sup>, Alexis Licht<sup>b</sup>, Aude Cincotta<sup>c</sup>, David J. Batten<sup>d,e,†</sup>, Pauline Depuydt<sup>a</sup>, Didier Néraudeau<sup>a</sup>, Géraldine Garcia<sup>f</sup>, Xavier Valentin<sup>f,g</sup>

<sup>a</sup> UMR CNRS 6118 Géosciences, Université Rennes 1, Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes cedex, France

<sup>b</sup> Department of Earth and Space Sciences, University of Washington, Seattle, WA, USA

<sup>c</sup> School of Biological, Earth, and Environmental Sciences, University College Cork, Distillery Fields, North Mall, Cork T23 N73K, Ireland

<sup>d</sup> School of Earth, Atmospheric and Environmental Sciences, University of Manchester, Oxford Road, Manchester M13 9PL, UK

<sup>e</sup> Department of Geography and Earth Sciences, Aberystwyth University, Penglais, Aberystwyth SY23 3DB, Wales, UK

<sup>f</sup> PALEVOPRIM, UMR CNRS 7262, Université de Poitiers, 6 rue M. Brunet, 86073 Poitiers cedex, France

<sup>g</sup> Palaios Association, 86300 Valdivienne, France

## ARTICLE INFO

### Article history:

Received 8 March 2019

Received in revised form 22 July 2019

Accepted 23 July 2019

Available online 26 July 2019

### Keywords:

Palynology

Paleobotany

Anemiaceae

Freshwater

Cretaceous

France

## ABSTRACT

We describe here the palynological content from the lower Cenomanian plant-rich site of Jaunay-Clan (Vienne, western France), a site that previously yielded exceptional leaf impressions. Altogether, 184 species of palynomorphs have been identified, and two palynological intervals were recognized in the sedimentary sequence. The lower interval is characterized by the taxonomical and numerical dominance of spores of Gleicheniaceae, Cyatheales, and Anemiaceae, while the upper interval is characterized by an abrupt increase in the abundance of *Classopollis* and the appearance of dinocysts. This shift in the palynological composition, coupled with paleobotanical observations, is interpreted as reflecting a transition from a calm freshwater environment, with occasional droughts to an environment more open to very occasional marine inputs, such as an inner lagoon.

The association of *Tehamadinium coummia*, *Trichodinium spinosum*, *Tricolpites nemejci*, *Retitricolporites decorosus*, and *Microreticulatisporites sacalii*, coupled with the absence of Normapolles pollen grains, suggests that the Jaunay-Clan assemblage is early Cenomanian in age, corroborating the previous determination based on lithological and paleontological proxies. However, the Jaunay-Clan palynoflora is considered to be slightly younger than the numerous earliest Cenomanian assemblages described from Charente-Maritime, owing to its resemblance with mid-lower Cenomanian palynofloras from western France. The paleoflora and palynoflora from Jaunay-Clan are similar to other assemblages found in the upper Albian of Spain (Teruel Province), and in the Cenomanian of France and Czech Republic (Peruc-Korycany Formation, La Buzinie, Archingeay). The combined Jaunay-Clan palynoflora and paleoflora is considered to be the most diversified Cenomanian paleobotanical-palynological assemblage described so far in Western Europe.

© 2019 Elsevier B.V. All rights reserved.

## 1. Introduction

The study of mid-Cretaceous paleobotanical and palynological assemblages has been historically essential for our understanding of the rise to dominance of angiosperms (Wing and Boucher, 1998). In Europe, our knowledge of this key interval for angiosperm evolution comes from several Albian-Cenomanian fossil sites with angiosperm-rich paleofloras and palynofloras, mostly from Czech Republic

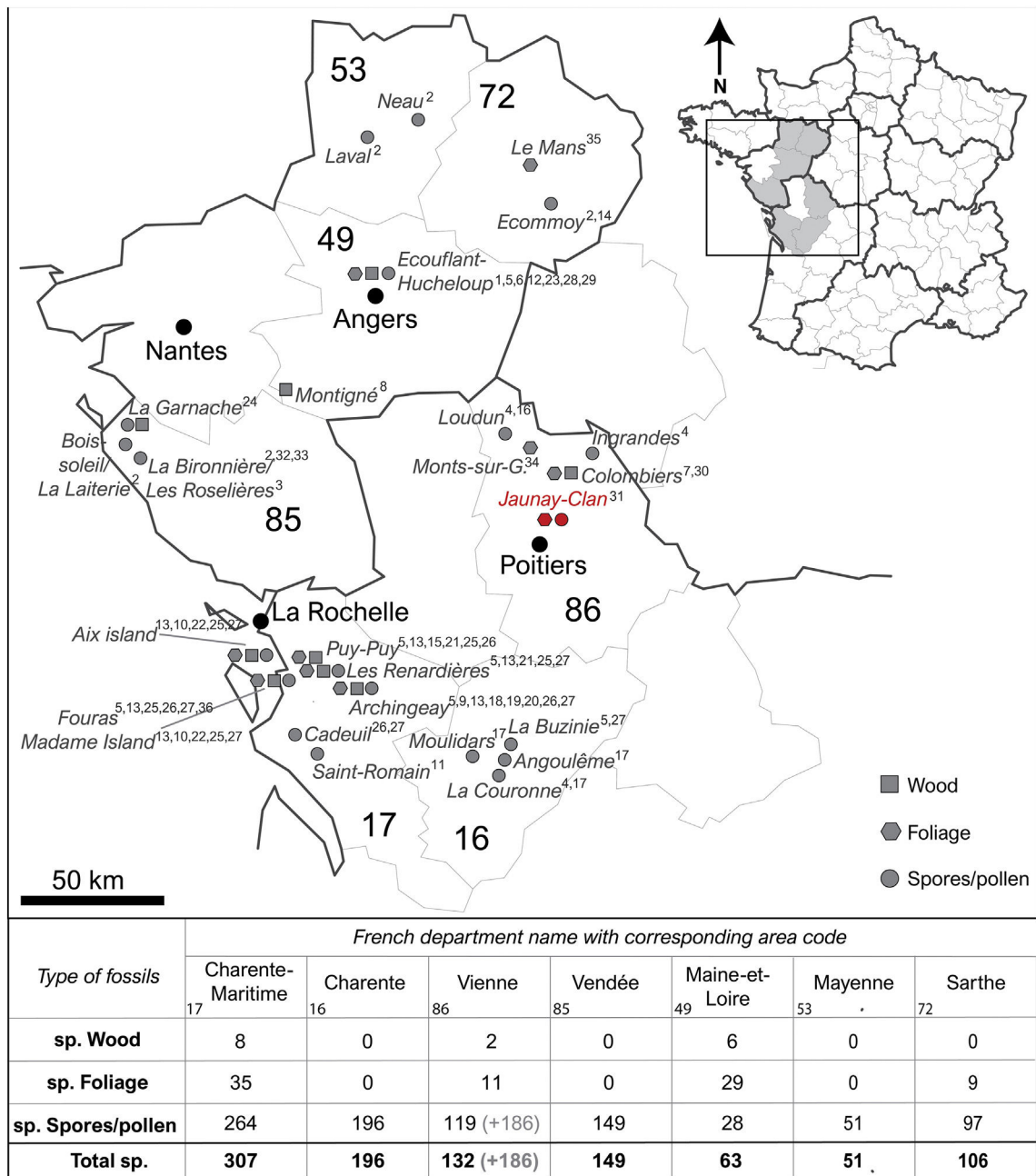
(Pacltová, 1971; Greguš and Kvaček, 2015; Kvaček and Dilcher, 2000; Kvaček and Friis, 2010; Kvaček et al., 2012, 2016), Spain (Gomez et al., 2009; Sender et al., 2010, 2012), and France (see caption of Fig. 1 for references).

In western France, numerous paleobotanical and palynological investigations have been carried out on Cenomanian deposits since the mid-19th Century, owing to the high abundance of quarries and coastal cliffs. The large majority of the plant macroremains have been recovered from Charente-Maritime and Maine-et-Loire as fossil wood and diverse foliage preserved as impressions or in flints, and the highest diversity of continental palynomorphs has been recorded in Charente-Maritime, Charente and Vendée (Fig. 1, see caption for references). However,

\* Corresponding author.

E-mail address: [france.polette@univ-rennes1.fr](mailto:france.polette@univ-rennes1.fr) (F. Polette).

† Deceased.



**Fig. 1.** Comparative table of the specific diversity of plant macro- and microfossils recovered from Cenomanian deposits of departments from western France in previous work, along with geographical location of the studied sites and their respective references. The location of Jaunay-Clan is indicated in red. The data are based on several publications, listed and numbered hereafter: <sup>1</sup>Azéma, 1979; <sup>2</sup>Azéma et al., 1972; <sup>3</sup>Azéma et al., 1981; <sup>4</sup>Azéma et al., 1990; <sup>5</sup>Batten et al., 2010; <sup>6</sup>Berthelin and Pons, 1999; <sup>7</sup>Boura et al., 2019; <sup>8</sup>Boureau and Veillet-Bartoszewska, 1955; <sup>9</sup>Coiffard et al., 2009; <sup>10</sup>Crié, 1890; <sup>11</sup>Deák and Combaz, 1967; <sup>12</sup>Fleury et al., 2017; <sup>13</sup>Gomez et al., 2004; <sup>14</sup>Juignet and Médus, 1971; <sup>15</sup>Le Diouron, 2005 (unpublished); <sup>16</sup>Méon et al., 2004; <sup>17</sup>Moreau, 1993a, Moreau, 1993b; <sup>18</sup>Moreau et al., 2014; <sup>19</sup>Moreau et al., 2017; <sup>20</sup>Néraudeau et al., 2002; <sup>21</sup>Néraudeau et al., 2005; <sup>22</sup>Néraudeau et al., 2009; <sup>23</sup>Néraudeau et al., 2013; <sup>24</sup>Néraudeau et al., 2017; <sup>25</sup>Perrichot, 2003; <sup>26</sup>Peyrot et al., 2005; <sup>27</sup>Peyrot et al., 2019; <sup>28</sup>Pons, 1979; <sup>29</sup>Pons et al., 1980; <sup>30</sup>Robin et al., 2018; <sup>31</sup>Valentin et al., 2014; <sup>32</sup>Azéma and Ters, 1971; <sup>33</sup>Durand and Ters, 1958; <sup>34</sup>Lecoindre and Carpentier, 1939; <sup>35</sup>Alvarez-Ramis et al., 1981; <sup>36</sup>Néraudeau et al., 2003. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

very little has been published on localities yielding both plant macro- and microremains, along with their potential affinities (Table 1). The rare deposits containing diversified macrofossil assemblages have so far yielded either a surprisingly poor palynoflora or none at all, such as the plant-bearing clays from the Hucheloup and the Puy-Puy quarries (Fig. 1; Table 1; Pons, 1979; Néraudeau et al., 2005; Peyrot et al., 2005; Fleury et al., 2017). Conversely, deposits that have yielded abundant palynomorphs rarely contain a diversified macroflora, as is the case for the majority of the Cenomanian deposits from Vendée, and for Archingeay-Les Nouillers in Charente-Maritime (Azéma and Ters, 1971; Azéma et al., 1972; Moreau et al., 2017; Fig. 1; Table 1).

The locality of Jaunay-Clan-Ormeau-Saint-Denis (Vienne) is in this regard a notable exception. During the construction of the LGV SEA railway line in 2012 and 2014, paleontological investigations were carried out by the team of X. Valentin in the temporarily outcropping lower Cenomanian clay deposits near the village of Jaunay-Clan (Valentin et al., 2014). They described an assemblage composed of leaf impressions, various bivalves, crustacean, ichnofossils, insect body and wings impressions, and theropod feathers (Valentin et al., 2014; Nel et al., 2015). The astoundingly well-preserved paleoflora is composed of four genera of ferns, three genera of gymnosperms, and two genera of angiosperms, making Jaunay-Clan-Ormeau-Saint-Denis (JCO) one of

**Table 1**

Systematic list of foliage remains recovered from Cenomanian outcrops in western France, along with number of pollen and spores species identified in the associated strata. For location of outcrops and references, see Fig. 1.

	Jaunay-Clan	Les Renardières	Archeingey A2	Puy-Puy	Fouras	Aix Island	Madame Island	Colombiers	Monts-sur-Guesne	Hucheloup (Ecouflant)	Le Mans
<b>Ferns</b>											
cf. <i>Osmonda cretacea</i>				●						●	
<i>Adiantites lacerus</i>										●	●
<i>Cladophlebis</i> sp.	●									●	
<i>Filicites vedensis</i>											●
<i>Lacopteris</i> sp.											●
<i>Osmondophyllum</i> sp.	●										
Pteridophyte type 2				●							
Pteridophyte type 3				●							
<i>Ruffordia goeppertii</i>	●										
<i>Sphenopteris</i> sp.	●										
<i>Tempskya</i> sp.								●			
<b>Gymnosperms</b>											
? <i>Geinitzia reichenbachii</i>				●							
<i>Brachyphyllum</i> sp.	●		●			●				●	
<i>Cycadale</i> indet.		●									
<i>Cycadites sarthacensis</i>											●
<i>Dammarophyllum</i> sp.	●			●							
<i>Dioonites</i> sp.										●	
<i>Eretmophyllum obtusum</i>										●	
<i>Frenelopsis alata</i>		●	●		●	●	●		●	●	
<i>Geinitzia reichenbachii</i>										●	
<i>Geinitzia</i> sp.			●							●	
<i>Glenrosa</i> spp.		●	●	●	●	●				●	
<i>Nehvizdya andegavense</i>		●	●								
<i>Pagiophyllum</i> sp.	●										
<i>Widdringtonia sarthacensis</i>											●
<i>Zamites</i> sp.				●							
<b>Angiosperms</b>											
Angiosperm Types A-Type U; Types 1-types 4 (20 forms described; see Gomez et al., 2004; Le Diouron, 2005)				●							
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 1.										●	
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 2.										●	
<i>Dicotylophyllum</i> sp. 3.										●	
<i>Eucalyptolaurus depreii</i>	●		●								
<i>Eucalyptolaurus</i> sp. cf. <i>E. depreii</i>										●	
<i>Magnolia sarthacensis</i>											●
<i>Palaeospatha sarthacensis</i>											●
<i>Phyllites cenomanensis</i>											●
<i>Ploufolia</i> sp.	●										
Number of pollen and spores species in associated strata	171	59	137	0	55	39	27	0	0	29	0

the most diversified Cenomanian plant-bearing localities of France (Valentin et al., 2014; Table 1). The Jaunay-Clan locality is thus regarded as a true *Lagerstätte*, according to the excellent preservation and the diversity of its fossil assemblage. In contrast to the other assemblages of western France mentioned above, the clay deposits from Jaunay-Clan yielded a rich palynoflora in combination to its rich macroflora. The stratigraphic, taxonomic, and paleoecological details of this assemblage are presented herein, in the hope of achieving a clearer understanding of this unique French Cenomanian paleoenvironment, and more generally of the Cenomanian vegetation of western France.

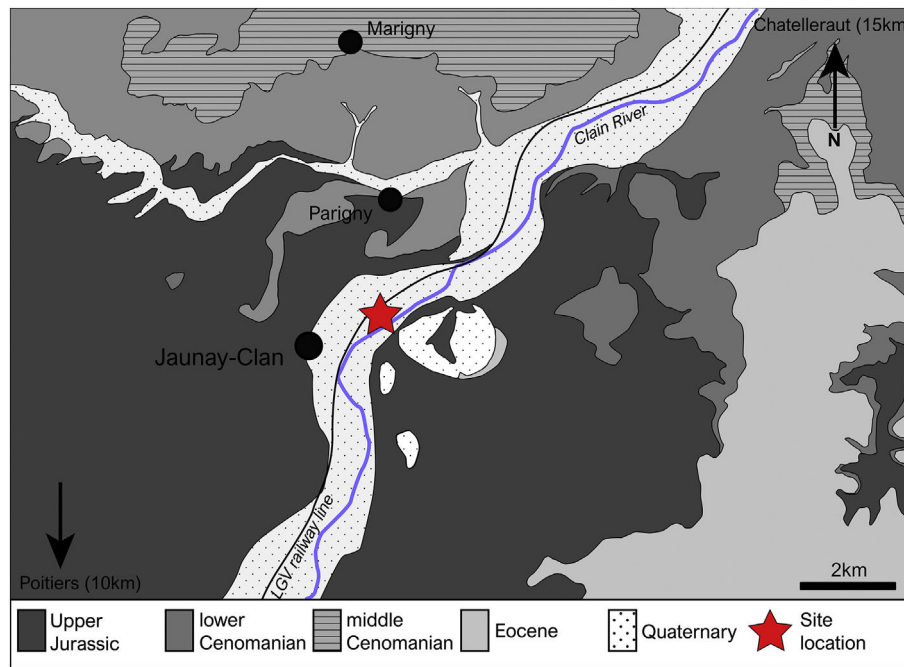
## 2. Geological setting

The Jaunay-Clan area is situated about 15 km north of Poitiers, in the southwestern part of the Paris Basin, and is crossed from southeast to northwest by the Clain River (Fig. 2). Outcropping deposits are constituted by Callovo-Oxfordian limestones unconformably overlain by lower Cenomanian deposits (Bourgueil et al., 1976). The contact between the Callovo-Oxfordian limestones and the lower Cenomanian deposits is marked by a ferrallitic alteration surface developed on a paleo-karst which has been eroded in places (Valentin et al., 2014).

The fossiliferous deposits at Jaunay-Clan consist of 1–5 m thick deposits filling up small (~30 m wide) depressions on the post-Oxfordian surface. At the site of sampling, the JCO locality, (Fig. 3), they specifically consist of, from bottom to top:

- about 10 cm of massive reddish clay, with numerous calcareous nodules, ferruginous pisolites and cm-thick sand layers;
- 30–40 cm of clast supported, brecciated limestones and ferruginous pisolites, likely reworked from the alteration surface (Valentin et al., 2014);
- about 1.20 m of calcareous mudstones interlaminated with millimeter-scale layers of fine-grained sand and organic-rich mudstone, containing plant remains, worm ichnofossils, invertebrates trackway and wings, a theropod feather, crustaceans and bivalves (Valentin et al., 2014).

This sequence progressively grades into non-fossiliferous laminated gray siltstones and coarse ferruginous sand and is capped by lower Cenomanian glauconitic sandstones that can be found regionally (Joubert, 1980).



**Fig. 2.** Geological map of the Jaunay-Clan area based on the BRGM geological map 1/50000 no567 – Vouneuil-sur-Vienne (Bourgueil et al., 1976), with location of the outcrop (red star). (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

### 3. Material and methods

#### 3.1. Extraction method

Ten samples (JCO A–JCO D, JCO 5, JCO 6b, JCO 8, JCO 12, JCO 13, JCO 15) were collected by X. Valentin and A. Cincotta from the JCO locality and analyzed for their palynological content (Fig. 3). Samples were processed at the University of Liege following a method consisting of immersion of 25 g of sample in 15% HCl followed by digestion in 30% HF, and sieving through mesh sizes of 12 and 200  $\mu\text{m}$ , washing between each stage until neutral pH.

Another sample was sent to D. Batten by D. Néraudeau in 2014, and was processed at Aberystwyth University for its microfossil (QPR3670) and mesofossil (MFP513) content, following the extraction procedure of Batten (1999) for the microfossils. The extraction of megaspores involved initial soaking of 100 g of rock in warm water on a hot plate followed by immersion of the sample in a solution of Na<sub>4</sub>P<sub>2</sub>O<sub>7</sub> in order to disaggregate it as much as possible before sieving through a 70 mm mesh to reduce its bulk prior to standard palynological processing using HCl and HF. A few megaspores were recovered, and picked out of the aqueous residues under a stereomicroscope and housed dry in micropaleontological slides. Some of the specimens recovered were mounted on scanning electron microscope (SEM) stubs to which carbon tabs had been fixed, and sent by D. Batten to F. Polette for examination under a Phenom table SEM.

Seven samples (JCO D, JCO 8, JCO B, JCO 12, JCO A, JCO 13, JCO 15) were shown to be particularly productive. Others are either barren (JCO C) or very poor in fossil content (QPR3670, JCO 5, JCO 6b). The fossil site being no longer exposed, it was not possible to analyze more samples from those levels.

#### 3.2. Specimen counts

250 specimens were counted and identified in order to compare the relative abundance of the different botanical families or taxa of higher ranks (see Section 4) for samples JCO B, JCO 12, JCO A, JCO 13, JCO 15; note that all the palynomorphs present on the slides (between 506 and 4300) were counted and observed in order to note the presence

of new species, and produce rarefaction curves (see Section 4). The two other productive palynological preparations, JCO D and JCO 8, yielded 241 and 163 palynomorphs respectively. Sample JCO 5 yielded 15 specimens, and samples JCO 6b and QPR3670 only yielded the freshwater alga *Schizosporis reticulatus*.

Rarefaction curves are the product of the relation between the cumulative specific diversity and the number of palynomorphs encountered in a sample. They were established in order to see whether the diversity of the different palynological assemblages described herein is well represented, and if they could be thoroughly compared to each other. The use of rarefaction analyses in Quaternary strata instead of more common diversity indices, such as Shannon's and Simpson's, was extensively discussed by Birks and Line (1992). Rarefaction curves are used to estimate the observed richness of palynomorphs in a sample, and are different from other standard rarefaction analyses used to estimate the potential richness of an incomplete assemblage (Birks and Line, 1992). Their purpose is not to infer an estimate of diversity, but only to observe the actual diversity of the sample; they do not require any mathematical or statistical treatment to be calculated. All the palynological preparations are housed in University of Poitiers (CVCU: Centre de Valorisation des Collections scientifiques de l'Université de Poitiers) under collection numbers UP/JCO log 2013 and log 2014.

### 4. Results

A taxonomic list of species encountered in the productive samples of Jaunay-Clan-Ormeau-Saint-Denis is provided in Appendix 1. Authors of species that are listed in Appendix 1 are not indicated in the text.

The palynomorphs recovered from the Jaunay-Clan-Ormeau-Saint-Denis (JCO) palynoflora are generally well preserved, and only a few specimens were too distorted for reliable identification. Altogether, 184 species of megaspores, spores, pollen grains, dinocysts and algae were recovered from the seven productive samples of JCO, with a specific diversity ranging from 34 to 84 species (Appendix 1). The rarefaction curves show that a plateau is usually reached between 700 and 1000 specimens when enough specimens are present, as for JCO A, JCO B, and JCO 15 (Fig. 4). However, the richest and most diversified



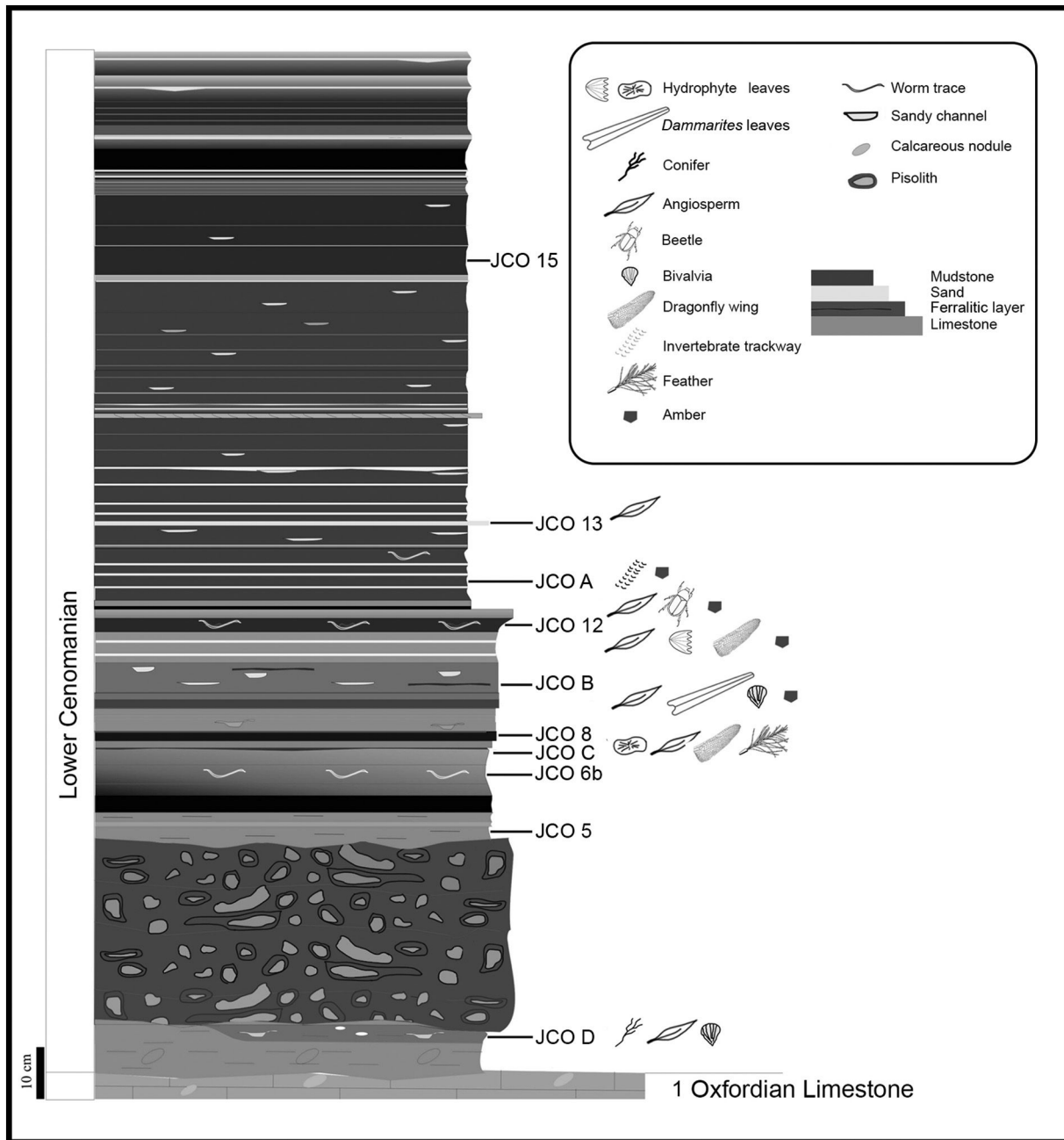


Fig. 3. Stratigraphic section of Jaunay-Clan-Ormeau-Saint-Denis outcrop, with location of recovered samples and main features.

assemblage JCO 13 reaches a plateau at 3500 specimens, a little more than 60% of the entire specific diversity being recovered at 1000 specimens (Fig. 4). The other assemblages (JCO D, JCO 8, JCO 12) were not rich enough to reach a plateau, but the slopes of their lines are similar to those of JCO A and JCO B, except for JCO D, which is steeper. Thus, the comparative specific diversity of those three assemblages has to be considered cautiously (Fig. 5A2).

Spores are the most diversified group with 103 species of bryophyte (Plate I.I–I.N), lycophyte (Plate I.O–T; Plate II.A–II.Q), and filicophyte (Plate IIR–VH) related forms (Fig. 5A3; see Appendix 2 for botanical affinities of palynological genera). Gymnosperm pollen spectrum is composed of 33 species (Plates V.I–V.Q, VI.T), and is taxonomically dominated by bisaccate pollen grains related to Pinaceae and Podocarpaceae (Appendix 1; Fig. 5C2). Angiosperms (Plates VI.R, VI.S, VII.A–VII.R) are represented by 31 species of Chloranthaceae, ?Chloranthaceae/?Ceratophyllaceae, probable monocots or more basal

angiosperms, eudicots, and angiosperms of uncertain botanical affinities (Appendix 1; Fig. 5D2). They are taxonomically dominated by the eudicots (Appendix 1; Fig. 5D2). Two palynological intervals can be inferred from the relative abundance of the different taxa (Fig. 5A1–D1).

#### 4.1. JCO D–JCO 8: spore dominated assemblages

The oldest assemblages are characterized by the numerical dominance of spores, representing between 60% and 70% of the whole assemblages (Fig. 5 A1). They are dominated by forms belonging to the Gleicheniaceae (20%–25%), ascribed to the genera *Gleicheniidites* (Plate II.T; Plate III.A–III.C) and *Clavifera* (Plate II.S), and by spores of the Cyatheales (20%), ascribed to the genera *Cibotiumspora* (Plate IV.K), *Cyathidites* (Plate IV.L), and *Deltoidospora* (Appendices 1 and 2). The spores associated with the Anemiaceae represent 5% of the whole assemblages, but are the most diversified group, with ten and five

species of *Appendicisporites* (Plate III.K–III.S), *Cicatricosisporites* (Plate IV.A–IV.F), *Costatoperforosporites* (Plate IV.G), and *Distaltriangulisporites* (Plate IV.H), including three species only recorded in those two assemblages: *Appendicisporites fucus*, *A. cf. A. potomacensis*, and *Distaltriangulisporites perplexus* (Appendix 1). Lycophytes also represent ca. 5% of the assemblages, mostly represented by species belonging to *Camarozonosporites* (Plates I.O–II.G). The other spore groups are less abundant, less diversified, and are represented by species belonging to *Microreticulatisporites* (Filicophyte indet.; Plate IV.S, IV.T), *Laevigatosporites* (Polypodiales; Plate IV.M), and *Triporoletes* (Bryophyta; Plate I.L–I.N).

The gymnosperm spectrum is dominated by bisaccate pollen grains ascribed to the Pinaceae/Podocarpaceae (Plates V.J–VI.A), and identified as *Pristinuspollenites*, *Parvisaccites*, and *Rugubivesiculites*. Gymnosperm pollen grains are taxonomically well balanced between species of *Araucariacites* (Plate VI.B), *Balmeiopsis* (Araucariaceae; Plate VI.C), *Classopollis* (Cheirolepidiaceae; Plate VI.G), *Inaperturopollenites* (Cupressaceae-including Taxodiaceae; Plate VI.H), *Equisetosporites* (Plate VI.L), *Eucommiidites* (Gnetophyta; Plate VI.M, VI.N), *Afropollis* (Plate VI.K), and *Vitreisporites* (Caytoniales).

Eight species of angiosperm pollen grains were recovered from the first interval, especially from JCO D, two species having only been recovered from JCO 8 (Fig. 5D2; Appendix 1). They are composed of one species of *Clavatipollenites* (Chloranthaceae; Plate VII.A), one species of *Pennipollis* and *Transitoripollis* (?Chloranthaceae/?Ceratophyllaceae; Plates VI.O, VI.P, VII.B, VII.C), two species of *Monosulcites* (probable monocots or more basal angiosperms; Plate VI.Q), one species of *Nyssapollenites* and *Retitrescolpites* (eudicots, Plate VII.D, VII.F, VII.G), and one species of *Dichastopollenites* (uncertain botanical affinities; Plate VII.P–VII.R). One species, identified as *Nyssapollenites albertensis* (Plate VII.D) was recovered from JCO D, but is absent from the younger assemblages. Angiosperm pollen grains always represent less than 10% of the whole assemblage (Fig. 5A1). Dinoflagellates are absent, and only a few fresh water algae have been recovered (Appendix 1).

These two assemblages are overall less diverse than the younger ones (Fig. 5A2), but this difference cannot be taken into account because their potential maximum diversity has not been reached (Fig. 4).

#### 4.2. JCO B–JCO 15: pollen dominated assemblages

An abrupt change of the general composition of the palynoflora is observed from JCO B onward. While still taxonomically dominated by spores, the abundance of gymnosperm pollen grains rises significantly, representing between 50% and 70% of the whole assemblages (Fig. 5A1, 5A2). A great increase of the abundance of *Classopollis* (Cheirolepidiaceae) is observed, representing from less than 10% in the oldest assemblages to 40–50% of the whole assemblages from JCO B onward (Fig. 5C1). The pollen grains of Araucariaceae and Cupressaceae (including Taxodiaceae) become more diversified, with the appearance of *Callialasporites dampieri* (Plate VI.D) and *Uesuguipollenites callosus* (Plate VI.F) in JCO 13 and JCO 15, and *Perinopollenites halonatus* (Plate VI.I) and *Taxodiaceapollenites hiatus* (Plate VI.J) from JCO B to JCO 15 (Appendix 1; Fig. 5C2). Several species of *Podocarpidites* (Plate V.Q), *Cerebropollenites* (Plate VI.E), and *Cedripites* (Plate V.M) also appear in this interval, along with representatives of the genus *Alisporites*, of uncertain gymnosperm botanical affinities (Plate V.K, V.L).

Along with the increasing abundance of gymnosperm pollen grains, the spore content significantly declines in comparison with the first interval, representing between 25% and 40% of the assemblages. However, the distribution of the different botanical groups stays fairly similar to that of the first interval (Fig. 5B1); only a slight decrease in the abundance of Cyatheales (ca. 5%) and Anemiaceae (ca. 2.5%) is noted (Fig. 5B1). Spores are still the most diversified group, represented by 20–45 species for each assemblage of JCO B–JCO 15 (Fig. 5A2, 5B2). Several genera appear in this interval, namely *Cingutritetes*, *Stereisporites* (Bryophyta; Plate I.I–I.K), *Densoisporites*, *Foveosporites*, *Leptolepidites*, *Lycopodiacidites*, *Wilsonisporites* (Lycophyta; Plates II.I, IV.O, IV.P, II.K, II.L, II.Q), all representatives of Osmundaceae (Plate II.R), *Matonisporites* (Matoniaceae; Plate III.G), *Ischyosporites* (Lygodiaceae; Plate III.H), *Crybelosporites* (Marsileaceae; Plate IV.J), *Lophotritetes*, *Foveotritetes*, *Patellasporites*, *Scopusporis*, and *Undulatisporites* (Filicophytes indet.; Plates II.J, V.C–V.F, III.J, V.G; Appendix 1).

Only a few angiosperm pollen grains (Plate VI.O–VI.T; Plate VIIA–VII.R) were encountered, almost always representing less than 10% of the whole assemblages, except in the youngest assemblage JCO 15, in

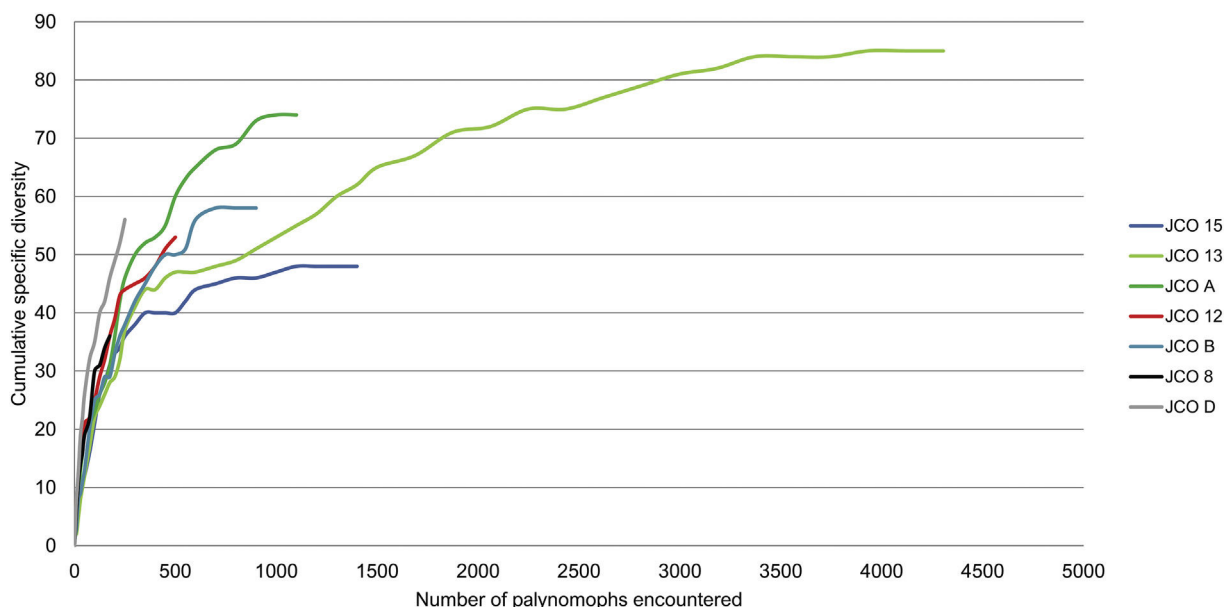
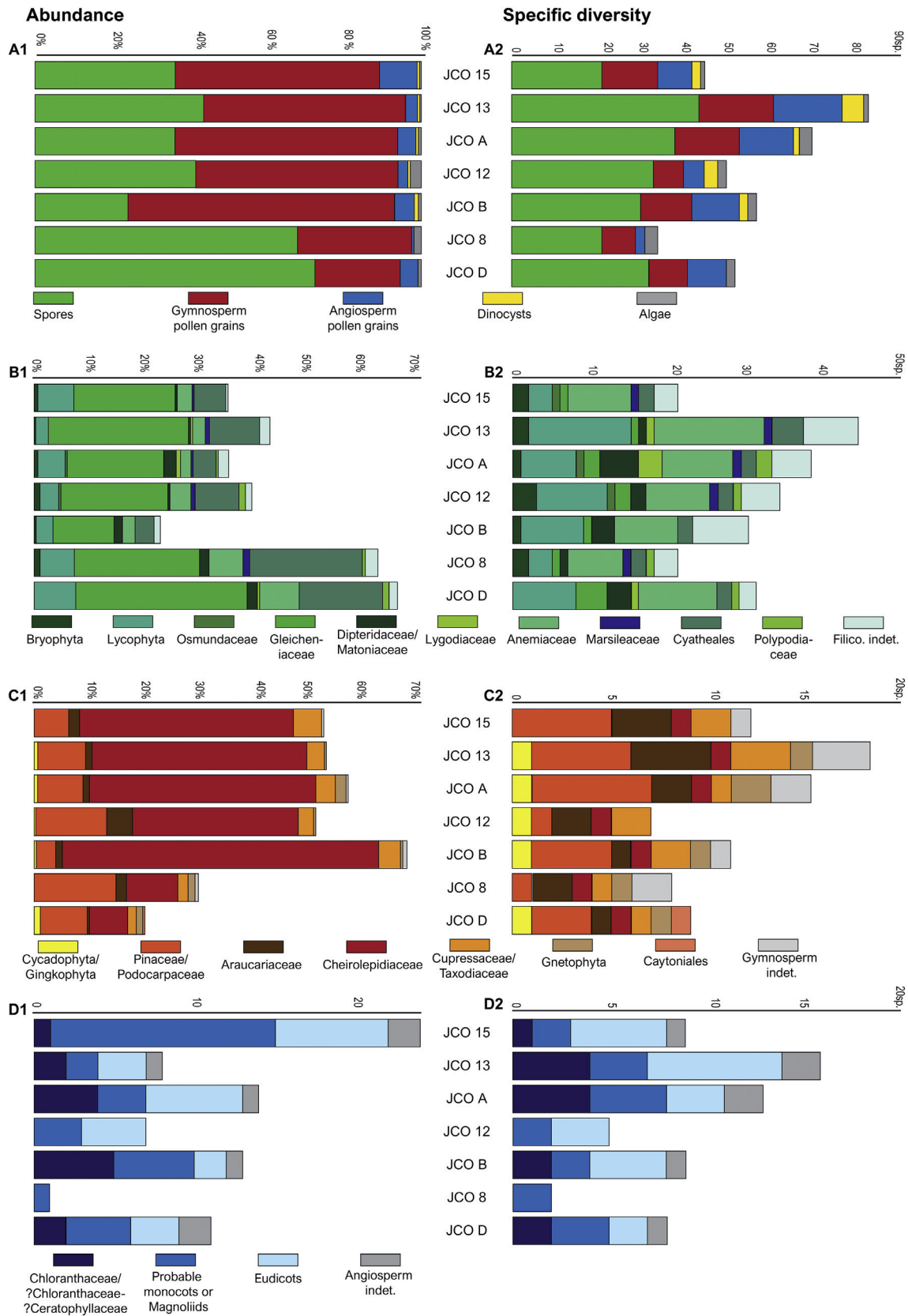
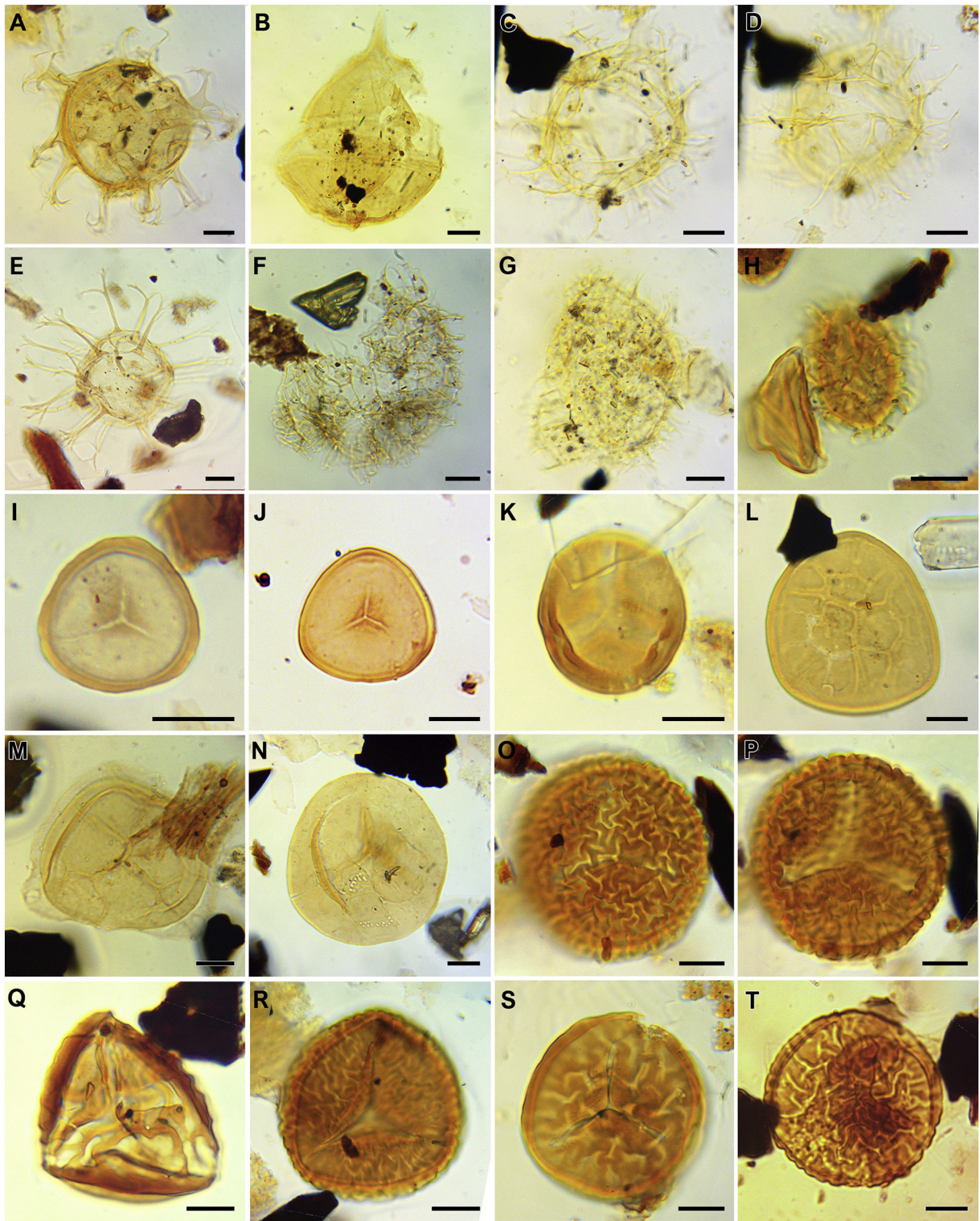


Fig. 4. Rarefaction curves of the palynological assemblages recovered from the Jaunay-Clan-Ormeau-Saint-Denis productive samples. Numerical data are provided in Appendix 3.





**Fig. 5.** Plots of the abundance and diversity of the Jaunay-Clan-Ormeau-Saint-Denis palynological assemblages, based on the botanical affinities of the various spore and pollen morphotypes (Appendix 2). **A.** Abundance and diversity of the main groups of palynomorphs. **B.** Abundance and diversity of bryophytic and fern spores. **C.** Abundance and diversity of gymnosperm pollen grains. **D.** Number of specimens and diversity of angiosperm pollen grains, which were not abundant enough to be displayed in a comparative relative abundance plot. Abundance plots are based on N = 250 (except for JCO 8, N = 163). Diversity plots are based on N = 163–4100. Species list and numerical data are provided in Appendices 1 and 3.

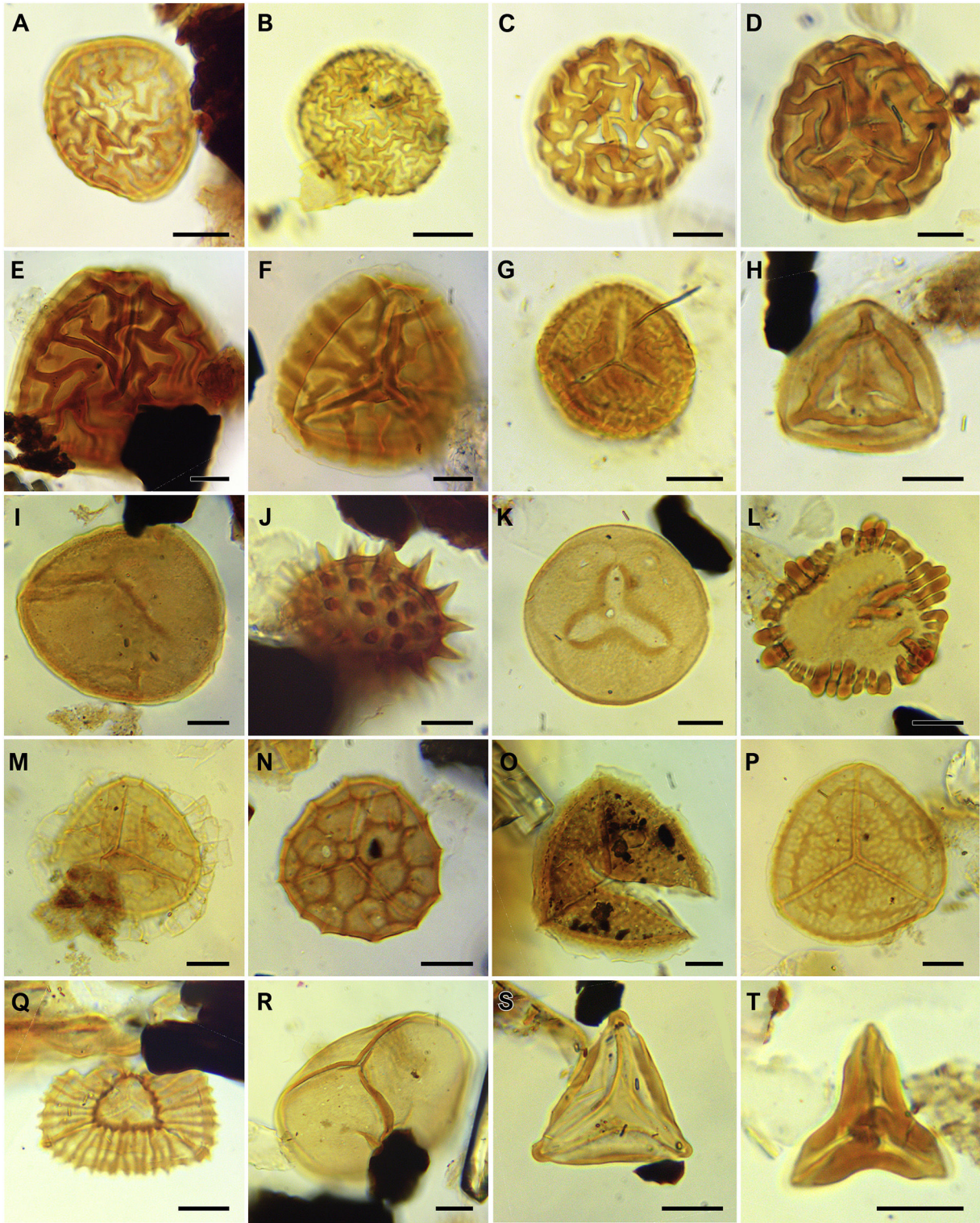


**Plate I.** Dinoflagellate cysts, bryophyte and lycophyte spores recovered from the Jaunay-Clan-Ormeau-Saint-Denis samples. Accompanying data are palynological preparation followed by England Finder coordinates. Authors of taxa are noted in the species list (Table 1). Scale bars represent 10  $\mu\text{m}$ . **A.** *Achomosphaera ramulifera*, JCO 13, N26.4. **B.** *Criproperidinium* sp., JCO 13, N43.1-2. **C, D.** *Spiniferites ramosus*, JCO 13, L52.0. **E.** *Surculosphaeridium longifurcatum*, JCO B, S42.0. **F.** *Tehamadinium coummia*, JCO 12, E29.3. **G.** *Trichodinium castanea*, JCO 15, W36.3. **H.** *Trichodinium spinosum*, JCO 13, W38.1. **I.** *Cingulitiles clavus*, JCO B, R41.0. **J.** *Stereisporites antiquasporites*, JCO A, W28.4. **K.** *Stereisporites* sp., JCO 15, X47.0. **L.** *Triporoletes cenomanianus*, JCO 8, H42.4. **M.** *Triporoletes reticulatus*, JCO 13, T33.3. **N.** *Triporoletes simplex*, JCO 8, J34.0. **O, P.** *Camarozonosporites ambigens*, JCO A, S38.2. **Q.** *Camarozonosporites annulatus*, JCO D, E41.4. **R.** *Camarozonosporites hammenii*, JCO A, M31.3. **S.** *Camarozonosporites insignis*, JCO B, N44.4-2. **T.** *Camarozonosporites rudis*, JCO A, S35.3.

which 12% of the assemblage consists of angiosperm grains (Fig. 5A1). The assemblages JCO A and JCO 13 are the most diversified, with 12 and 16 species recovered respectively, mostly represented by eudicots for JCO 13 (Fig. 5D2). Representatives of the genus *Stellatopollis*

(monocots or more basal angiosperms; Plate VI.R, VI.S) were only encountered in this interval. In addition, grains of *Dichastopollenites* (Plate VII.P-VII.R), of uncertain botanical affinity, become more diversified and better represented than in the first interval (Appendix 1;



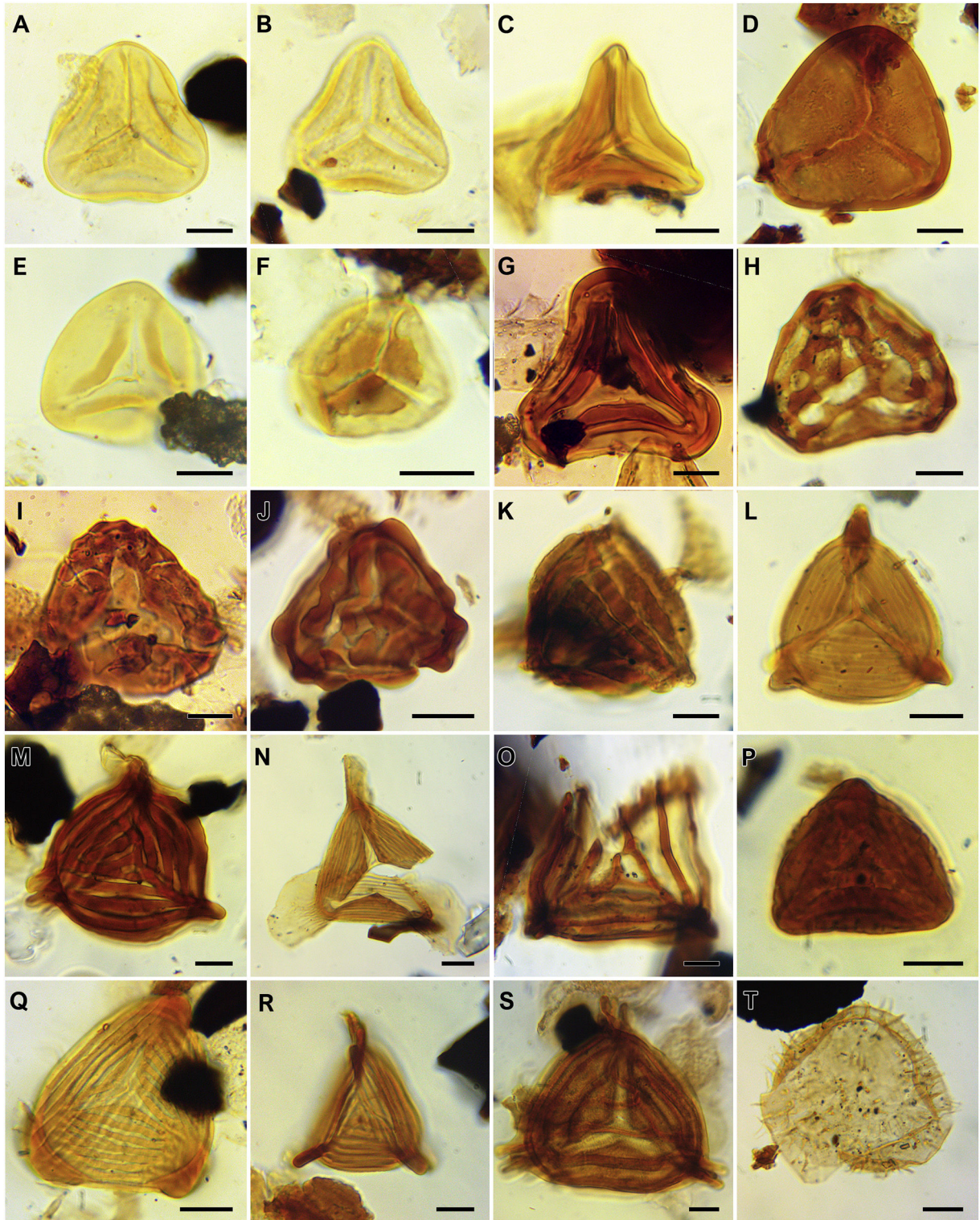


**Plate II.** Lycophyte and filicophyte spores recovered from the Jaunay-Clan-Ormeau-Saint-Denis samples. Accompanying data are palynological preparation followed by England Finder coordinates. Authors of taxa are noted in the species list (Table 1). Scale bars represent 10  $\mu\text{m}$ . **A, B.** *Camarozonosporites* sp. A, JCO A, H42.3; JCO B, X39.0. **C, D.** *Camarozonosporites* sp. B, JCO 13, D31.4; JCO B, H37.2. **E, F.** *Camarozonosporites triradius*, JCO A, Q44.0; JCO 13, J46.1. **G.** *Camarozonosporites wrenni*, JCO 15, X38.0. **H.** cf. *Coronatipora valdensis*, JCO 8, V39.3. **I.** *Densoisporites microrugulatus*, JCO 13, P29.4. **J.** cf. *Lophotriletes babsae* or basal Angiosperm pollen grain?, JCO 12, N35.2. **K.** *Lycopodiacidites wardii*, JCO 13, V43.0. **L.** cf. *Lycopodiacidites tortus* sensu Peyrot et al., 2019, JCO 13, V34.2. **M.** *Retitriletes expansus*, JCO 13, R36.1. **N.** *Retitriletes* sp. cf. *Reticulatasporites dupliexinus*, JCO 13, W33.2. **O.** *Sestrosporites pseudoalveolatus*, JCO 12, H45.0. **P.** *Staplinisporites caminus*, JCO 13, N28.4. **Q.** cf. *Wilsonisporites coronarius*, JCO D, C27.0. **R.** *Todisporites major*, JCO 12, P38.0. **S.** cf. *Clavifera triplex*, JCO D, Q27.3. **T.** *Gleicheniidites* sp. A, JCO D, U27.2.

Fig. 5D2). The effective abundance of the angiosperms (Fig. 5D1) shows that ?Chloranthaceae/?Ceratophyllaceae content declines while the tricolpate forms belonging to the eudicots are progressively better represented. The abundance of the monosulcate grains linked to

probable monocots or more basal angiosperms (Plate VI.O–VI.S) is variable (Fig. 5D1). A diversification of eudicot content is also visible along the succession, with six out of 14 species encountered only in the JCO 13 and JCO 15 assemblages (Appendix 1). Several species belonging



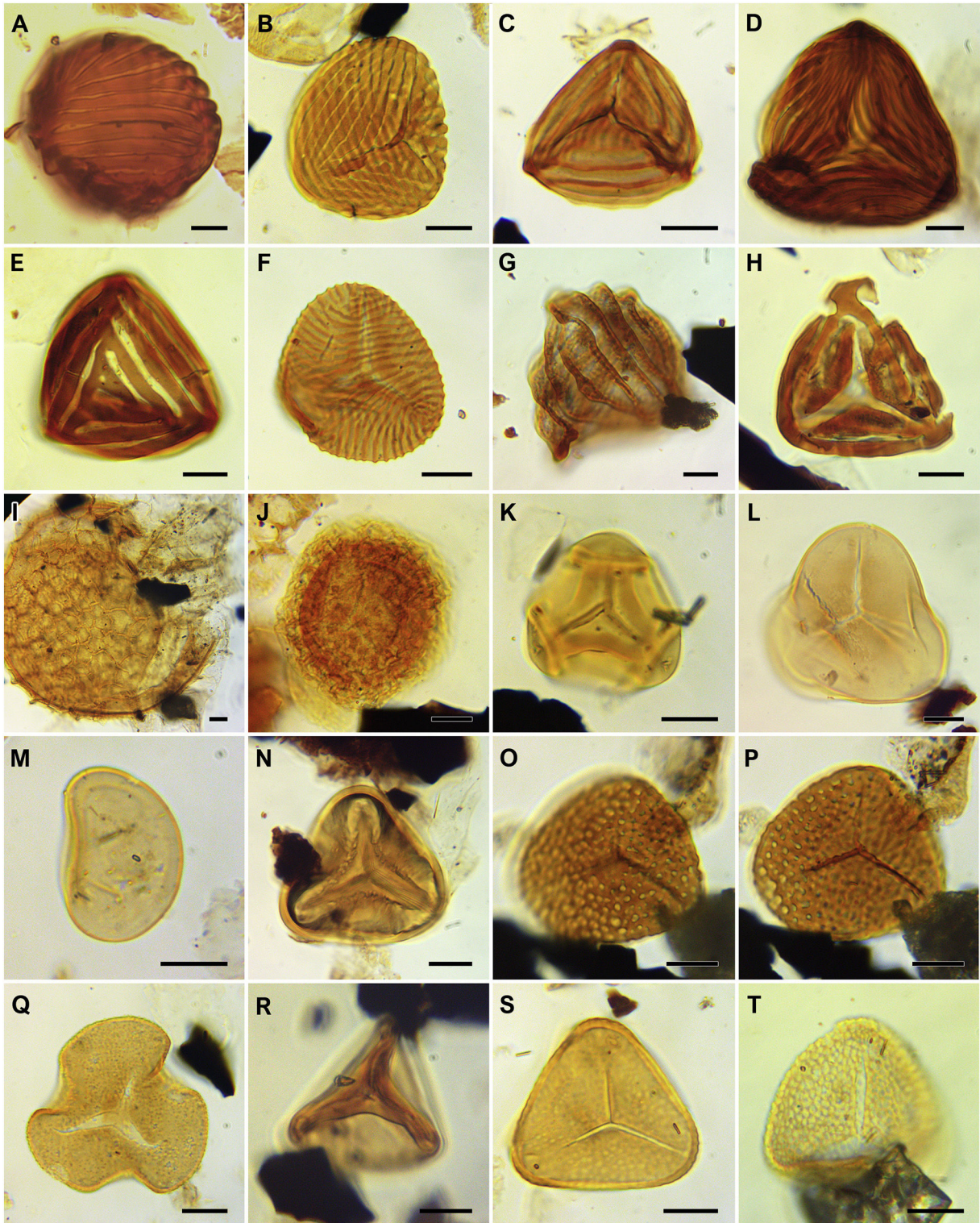


**Plate III.** Filicophyte spores recovered from the Jaunay-Clan-Ormeau-Saint-Denis samples. Accompanying data are palynological preparation followed by England Finder coordinates. Authors of taxa are noted in the species list (Table 1). Scale bars represent 10  $\mu\text{m}$ . **A–C.** *Gleicheniidites senonicus*; JCO 15, S40.0; JCO 13, R34.1; JCO 13, Y41.1. **D.** *Dictyophyllidites equiexinus*, JCO B, O35.1. **E.** *Dictyophyllidites harrisii*, JCO 5, S48.0. **F.** *Dictyophyllidites trianguliformis*, JCO D, W33.1. **G.** *Matonisporites cooksoniae*, JCO A, P32.0-2. **H.** *Ischyosporites punctatus*, JCO 13, V33.3. **I.** *Trilobosporites trioreticulosus*, JCO A, Q34.4. **J.** *Scopusporis lautus*, JCO A, O39.1. **K.** *Appendicisporites bilateralis*, JCO B, O32.1. **L.** *Appendicisporites bifurcatus*, JCO 8, H46.0. **M.** *Appendicisporites erdtmanii*, JCO 13, V35.3. **N.** *Appendicisporites fucosus*, JCO 5, H50.3. **O.** *Appendicisporites potomacencis*, JCO B, P38.2. **P.** *Appendicisporites robustus*, JCO 15, W48.0. **Q.** *Appendicisporites selligii*, JCO 15, P32.0. **R.** *Appendicisporites tricomitatus*, JCO 13, H33.1. **S.** *Appendicisporites undosus*, JCO 13, W38.0. **T.** *Ceratosporites* sp. cf. *C. equalis*, JCO 12, C31.0.

to *Phimipollenites* (Plate VII.E), *Striatopollis* (Plate VII.J, VII.I), *Retitrescolpites* (Plate VII.F), *Retitricolporites* (Plate VII.H), *Tricolpites* (Plate VII.L–VII.O), and *Rousea* (Plate VII.G) were only encountered in these two assemblages (Appendix 1).

Parallel to the abrupt increase in the abundance of *Classopollis*, this interval is also characterized by the appearance of dinocysts (Plate I. A–I.H), absent in the first interval. Their relative abundance is very low, representing between 1% and 2% of the whole assemblages. They





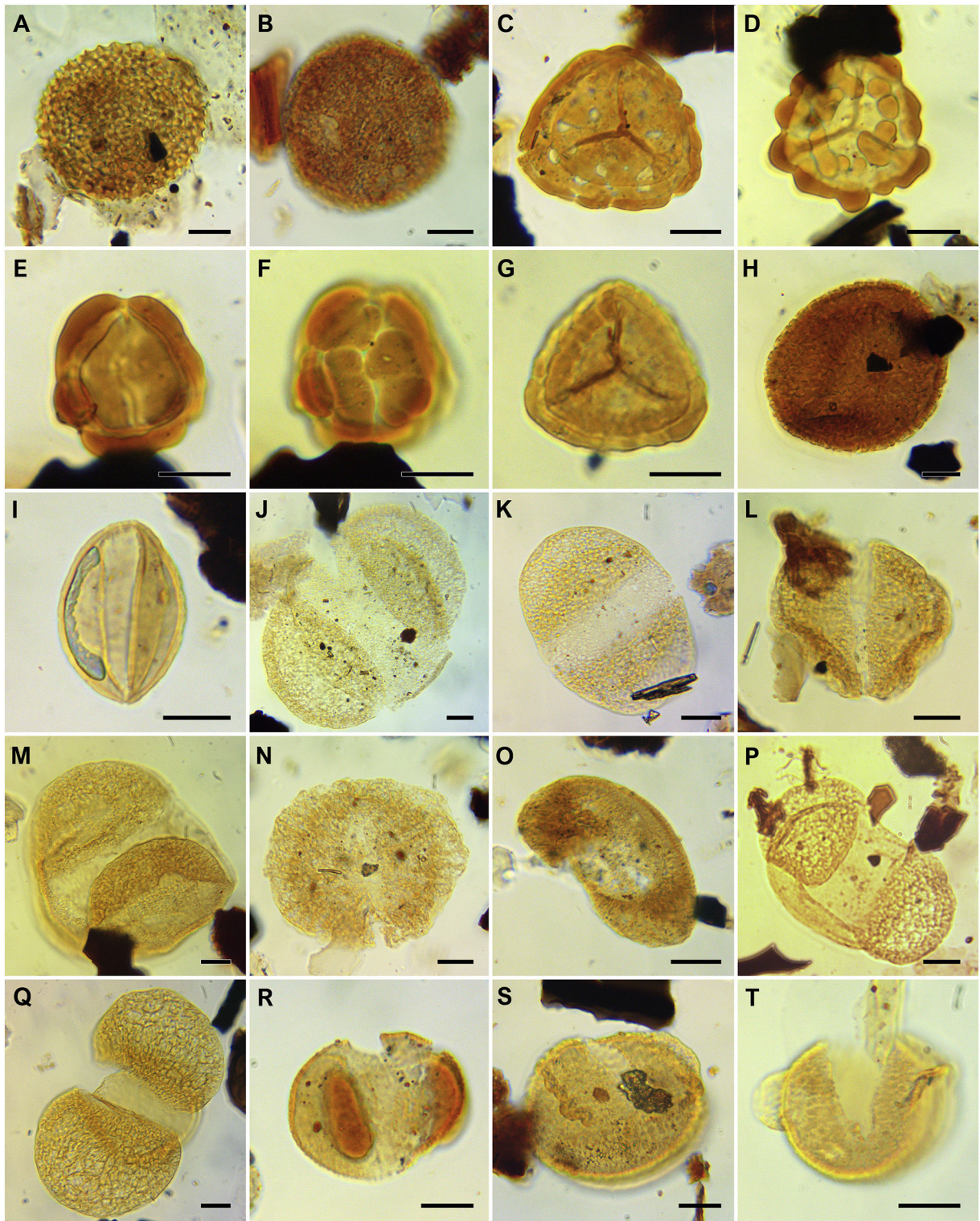
**Plate IV.** Lycophyte, filicophyte spores and megaspore recovered from the Jaunay-Clan-Ormeau-Saint-Denis samples. Accompanying data are palynological preparation followed by England Finder coordinates. Authors of taxa are noted in the species list (Table 1). Scale bars represent 10  $\mu\text{m}$ . **A.** *Cicatricosisporites annulatus*, JCO A, Q47.0. **B.** *Cicatricosisporites exilioides*, JCO 13, N38.0. **C.** *Cicatricosisporites hughesi*, JCO 13, M34.2. **D.** *Cicatricosisporites ludbrookii*, JCO 13, H46.0. **E.** *Cicatricosisporites pseudotripartitus*, JCO 13, E33.1. **F.** *Cicatricosisporites venustus*, JCO 12, W49.3. **G.** *Costatoperforosporites* sp., JCO B, V36.1. **H.** *Distaltriangulisporites perplexus*, JCO D, G37.1. **I.** *Arcellites reticulatus*, JCO 5, W45.0. **J.** *Crybelosporites pannuceus*, JCO 13, O36.4. **K.** *Cibotiumspora juncta*, JCO 13, N29.4. **L.** *Cyathidites minor*, JCO B, T47.2. **M.** *Laevigatosporites ovatus*, JCO D, W43.3. **N.** *Polypodiaceosporites* sp., JCO A, O30.0. **O, P.** *Foveosporites subtriangularis*, JCO 12, D41.4. **Q.** *Foveotriletes* sp. cf. *F. parviretus*, JCO 13, M29.0. **R.** *Auritulinasporites* sp., JCO 8, M31.3. **S.** *Microreticulatisporites sacalii*, JCO 13, X28.4. **T.** *Microreticulatisporites urkuticus*, JCO 8, V42.3.

are mostly represented by *Surculosphaeridium longifurcatum* (Plate I.E), but nine species were recorded altogether, with a peak of diversity in the JCO 13 assemblage which yielded five species (Appendix 1). Occasional freshwater algae have also been observed, mostly belonging to

*Schizosporis* (Plate VII.S, VII.T). They are more diversified in the JCO B–JCO A assemblages than in the youngest assemblages.

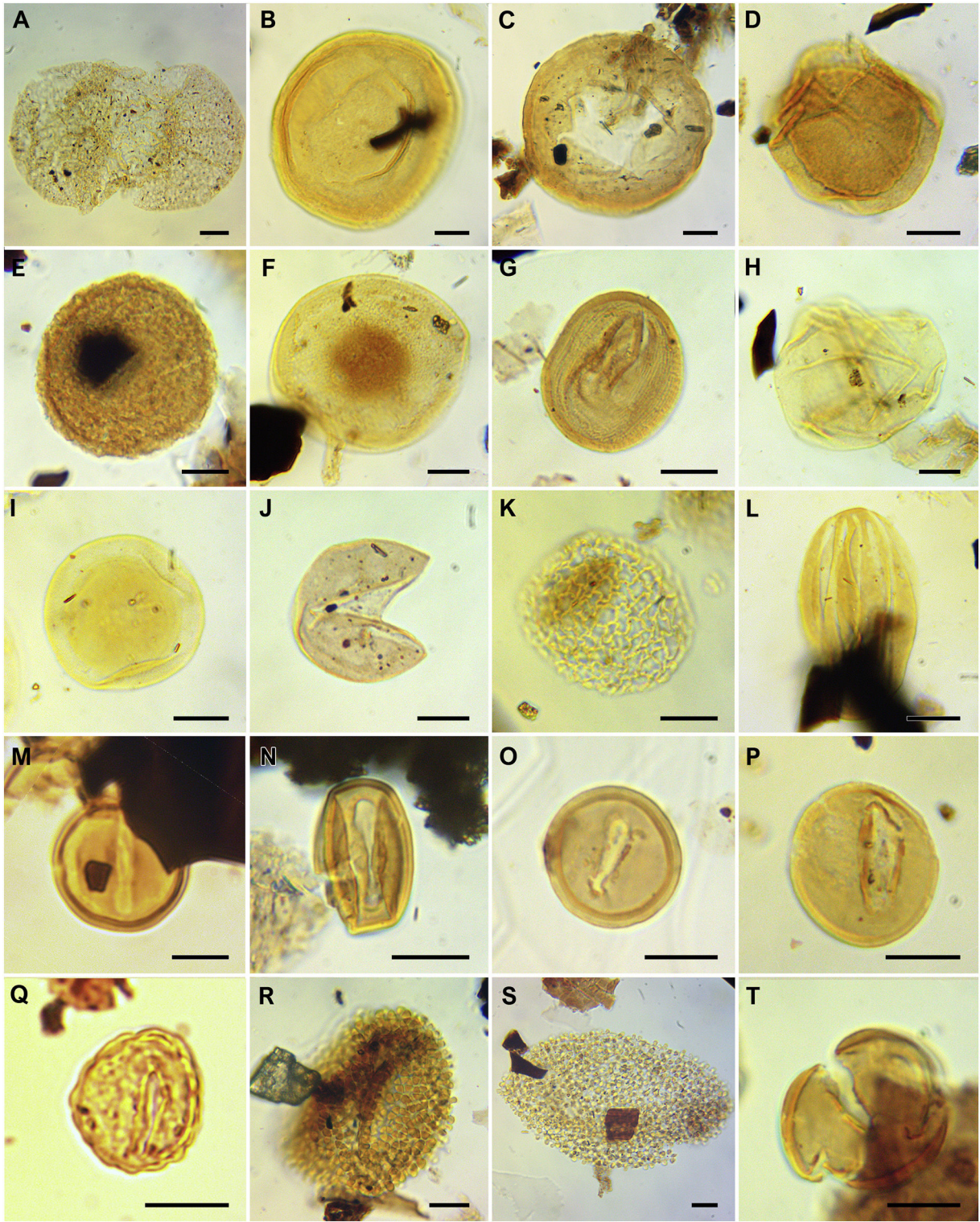
A small assemblage of megaspores was recovered from preparation MFP513, including *Minerisporites* sp. (Plate VIII.A), *Minerisporites* cf.





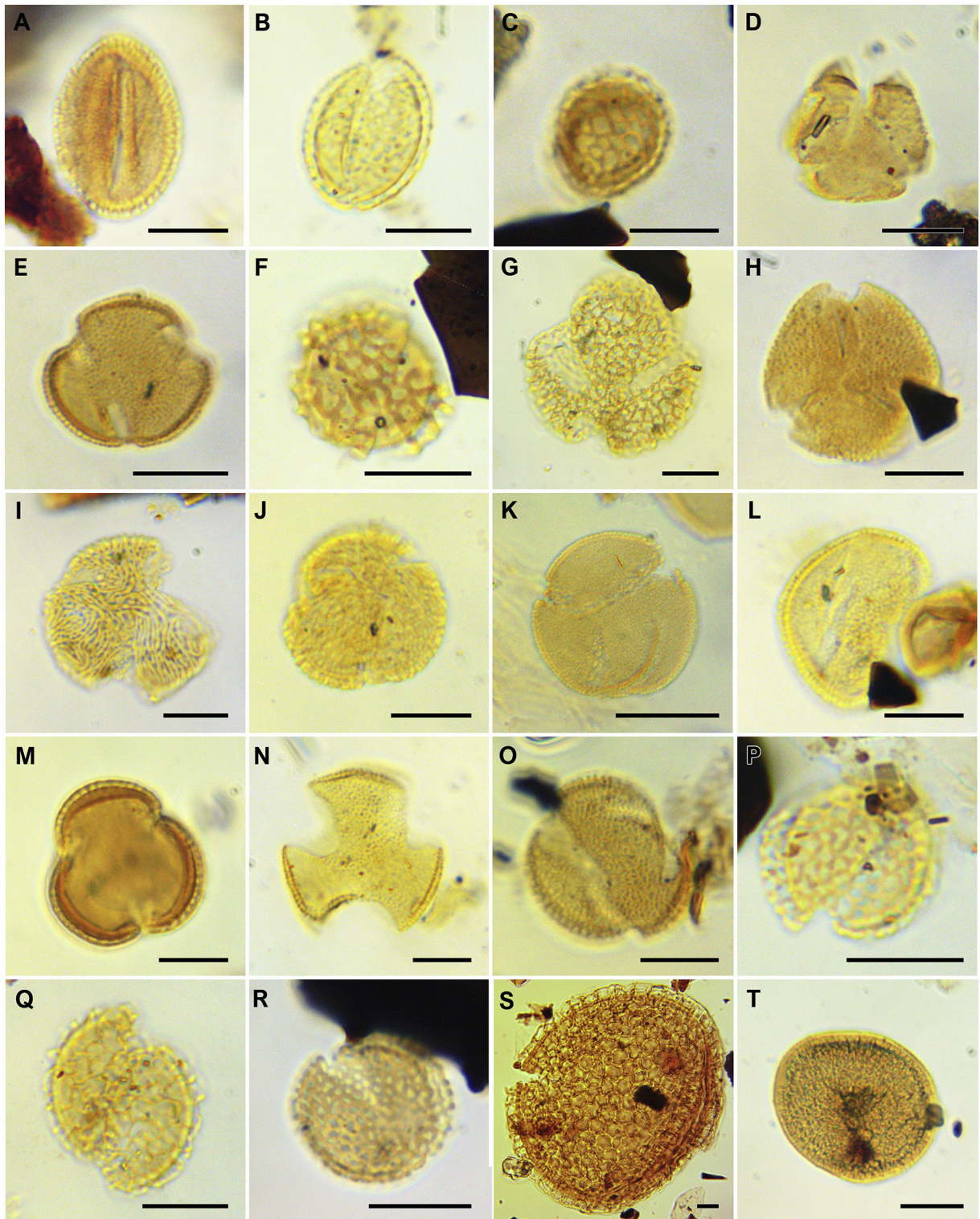
**Plate V.** Filicophyte spores and gymnosperm pollen grains recovered from the Jaunay-Clan-Ormeau-Saint-Denis samples. Accompanying data are palynological preparation followed by England Finder coordinates. Authors of taxa are noted in the species list (Table 1). Scale bars represent 10  $\mu\text{m}$ . **A.** *Microreticulatisporites* sp., JCO A, J41.4. **B.** *Natronaspora?* sp. 1 sensu Ravn, 1995, JCO B, T36.0. **C.** *Patellasporites tavadensis*, JCO 13, P35.1. **D–F.** *Patellasporites distaverrucosus*, JCO 15, H44.1; JCO 13, S33.1. **G.** *Undulatisporites* sp. cf. *Psilatrites circumundulatus*, JCO 13, Y42.4. **H.** *Rugulatisporites* sp. sensu Singh, 1983, JCO 13, V39.4–3. **I.** *Cycadopites* sp., JCO B, T33.0. **J.** *Alisporites bilateralis*, JCO 8, D39.2. **K.** *Alisporites thomasii*, JCO 8, W32.1. **L.** *Cedripites canadensis*, JCO B, L35.3. **M.** *Cedripites cretaceus*, JCO 13, V39.4. **N.** *Parvisaccites enigmatus*, JCO A, O40.0. **O.** *Parvisaccites radiatus*, JCO D, H41.3. **P.** *Pityosporites constrictus*, JCO A, Q41.0. **Q.** *Podocarpidites naumovai*, JCO 13, V40.0. **R, S.** *Pristinuspollenites inchoatus*, JCO D, T42.2.; JCO B, H45.2. **T.** *Pristinuspollenites minimus*, JCO D, D44.0.





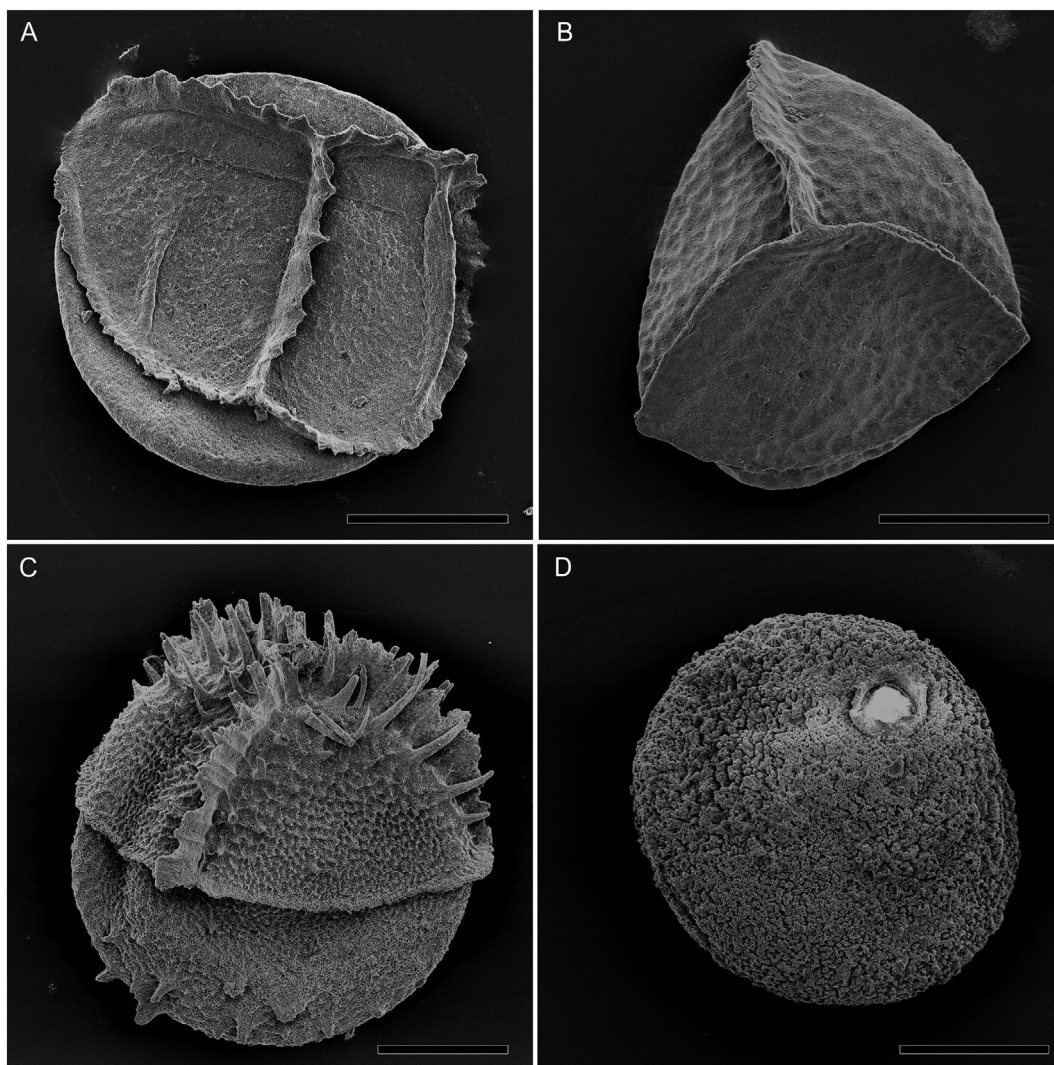
**Plate VI.** Gymnosperm and angiosperm pollen grains recovered from the Jaunay-Clan-Ormeau-Saint-Denis samples. Accompanying data are palynological preparation followed by England Finder coordinates. Authors of taxa are noted in the species list (Table 1). Scale bars represent 10  $\mu\text{m}$ . **A.** *Rugubivesiculites* sp. cf. *R. convolutus*, JCO 8, T29.3. **B.** *Araucariacites australis*, JCO 13, G36.4. **C.** *Balmiopsis limbata*, JCO 12, Q43.1. **D.** *Callialasporites dampieri*, JCO 15, U27.2. **E.** *Cerebropollenites mesozoicus*, JCO A, N37.3. **F.** *Uesuguiipollenites callosus*, JCO 13, O34.0. **G.** *Classopollis torosus*, JCO B, V44.0. **H.** *Inaperturopollenites dubius*, JCO 15, W51.0. **I.** *Perinopollenites halonatus*, JCO 13, X35.3. **J.** *Taxodiaceapollenites hiatus*, JCO B, X52.0. **K.** *Afropollis jardinus*, JCO 13, V33.0. **L.** *Equisetosporites ovatus*, JCO 15, G35.3. **M.** *Eucommiidites minor*, JCO A, Q49.4. **N.** *Eucommiidites troedssonii*, JCO A, M46.1. **O.** *Transitoripollis anulisulcatus*, JCO B, T32.3; JCO B, S29.3. **Q.** *Monosulcites chaloneri*, JCO A, Y41.2. **R.** *Stellatopollis barghoornii*, JCO A, L36.4. **S.** *Stellatopollis largissimus*, JCO 13, P49.2. **T.** *Eucommiidites* sp., JCO B, G49.4. JCO 13, U36.3.





**Plate VII.** Angiosperm pollen grains and algae recovered from the Jaunay-Clan-Ormeau-Saint-Denis samples. Accompanying data are palynological preparation followed by England Finder coordinates. Authors of taxa are noted in the species list (Table 1). Scale bars represent 10  $\mu\text{m}$ . **A.** *Clavatipollenites hughesii*, JCO B, T32.0. **B.** *Pennipollis* sp. cf. *P. reticulatus*, JCO 15, W25.0. **C.** *Pennipollis peroreticulatus*, JCO 13, H34.0. **D.** *Nyssapollenites albertensis*, JCO D, T25.0. **E.** *Phimipollenites pannosus*, JCO 13, N43.1. **F.** *Retitrescolpites* sp. cf. *R. kempiae*, JCO A, E32.3. **G.** *Rousea brenneri*, JCO 15, Q51.3. **H.** *Retitricolporites decorosus*, JCO 13, W46.2. **I.** *Striatopollis trochuensis*, JCO 13, M45.1. **J.** *Striatopollis paraneus*, JCO 13, P51.1. **K.** Aberrant tricolpate form, JCO 13, U36.3. **L.** *Tricolpites nemejicii*, JCO 15, X33.1. **M.** *Tricolpites* sp. cf. *T. parvus*, JCO B, G32.4. **N.** *Tricolpites* sp. cf. *T. amplifissus* sensu Ward, 1986, JCO 15, V32.2. **O.** *Tricolpites* sp. cf. *T. vulgaris*, JCO 13, K32.4. **P.** *Dichastopollenites ghazalensis*, JCO D, W39.1. **Q.** *Dichastopollenites* sp. cf. *D. dunveganensis*, JCO 13, Q52.2. **R.** *Dichastopollenites reticulatus*, JCO B, T46.4. **S.** *Schizosporis reticulatus*, JCO A, U47.2. **T.** *Schizosporis rugulatus*, JCO A, F35.2.





**Plate VIII.** Megaspores recovered from the clay sample MFP513. Scale bars represent 100  $\mu\text{m}$ . **A.** *Minerisporites* sp. **B.** *Minerisporites* sp. cf. *M.* sp. 1 sensu Batten in Batten et al., 2010. **C.** *Paxillitriteles* sp. **D.** *Molaspora* sp. cf. *M. lobata* (Dijkstra, 1949) Hall, in Hall and Peake, 1968.

sp. 1 sensu Batten in Batten et al. (2010) (Plate VIII.B), *Paxillitriteles* sp. (Plate VIII.C), and *Molaspora* cf. *lobata* (Plate VIII.D). A specimen attributed to *Arcellites reticulatus* (Plate IV.I) has been found amongst the miospore preparations.

## 5. Discussion

### 5.1. Biostratigraphic implications

The sedimentary sequence of Jaunay-Clan is part of a formation that has been dated to the lower Cenomanian (Louail et al., 1978; Alvarez, 1980; Joubert, 1980; Valentin et al., 2014), notably based on the presence of *Acompsoceras essendiense* in a hardground layer overlying the glauconious sandstones, indicative of uppermost lower Cenomanian or lowermost middle Cenomanian in Normandy and Sarthe (Louail et al., 1978). However, the Jaunay-Clan locality, located below these glauconious sandstones, has never been properly dated and could be older; moreover, this lower Cenomanian biostratigraphic age has never been tested in the light of palynomorph assemblages.

Most of the dinoflagellates recovered from the the JCO locality are relatively long-ranging species, thus not biostratigraphically informative. For example, *Spiniferites ramosus* is often the dominant form in Early Cretaceous assemblages, ranging from the early Valanginian to at least the Campanian. *Surculosphaeridium longifurcatum*, which is the

dominant form in the JCO assemblage, ranges from the Early Cretaceous to the Santonian (Costa and Davey, 1992), and *Achomosphaera ramulifera*, while mostly encountered from Cenomanian onward, has been recorded several times in Aptian–Albian deposits of the Paris Basin (Davey and Verdier, 1971; Fauconnier, 1975). However, the presence of *Tehamadinium coummia* and *Trichodinium spinosum* agrees with an age of deposition no younger than lower Cenomanian. They both are usually encountered in Lower Cretaceous deposits, mostly Albian, but the presence of one or the other has been noted in lower Cenomanian deposits of Charente-Maritime (Peyrot et al., 2019) and Alberta (Bloch et al., 1999).

The continental palynomorphs include *Tricolpites nemejcii*, which is a fairly common form in the JCO palynoflora, and is considered to appear during the early Cenomanian (Doyle and Robbins, 1977; Hochuli et al., 2006). Less abundant tricolpate forms include *Nyssapollenites albertensis*, which is not known until the latest Albian (Singh, 1971), and *Retitricolporites decorosus*, which has only been recorded in Cenomanian strata of North America (Singh, 1983; Lupia, 1999). *Microreticulatiporites sacalii* has been suggested as a stratigraphic marker of the upper Albian–Cenomanian in northern America and Europe (Ravn, 1986), but Ludvigson et al. (2010) indicate that this species seems to be restricted to Cenomanian strata of Nebraska. In France, this species has been almost exclusively encountered in Cenomanian deposits (Deák and Combaz, 1967; Azéma and Ters, 1971; Médus and

Triat, 1969; Peyrot et al., 2005, 2019), but has also been encountered in deposits considered as uppermost Albian in Charente-Maritime (Dejax and Masure, 2005). Elsewhere, this species is also very common in Cenomanian deposits but has been recorded in upper Albian deposits in Hungary and Wyoming (Juhász, 1975; Ravn, 1995). The common presence of *M. sacalii* and *M. urkuticus* at Jaunay-Clan would rather suggest an lower Cenomanian rather than an upper Albian age of deposition. The absence of Normapolles is worth being noted, as this group does not appear before the mid-Cenomanian in France (Azéma et al., 1972).

Thus, the presence of *Tehamadinium coumnia*, *Trichodinium spinosum*, *Tricolpites nemejcii*, *Retitricolporites decorosus*, and common *Microreticulatiporites sacalii*, coupled with the absence of Normapolles pollen grains suggests that the Jaunay-Clan assemblage is no older nor younger than lower Cenomanian, corroborating the previous age determination of the deposits. In addition, this assemblage is more similar to the assemblages recovered from the B1–B2 lithological subunits of Charente-Maritime and Charente than the slightly oldest ones recovered from the A1–A2 lithological subunits (see Section 5.4 for further explanation). It could be possible that the Jaunay-Clan strata were deposited simultaneously with the clay levels of the subunits B1 or B2 (mid-lower Cenomanian) described in Charente-Maritime (for further details concerning the Cenomanian lithological units, see Moreau, 1993a, Moreau, 1993b, and Néraudeau et al., 1997).

## 5.2. Paleoenvironmental reconstruction

The first palynological interval (JCO D to JCO 8) described here-above is characterized by the numerical and taxonomical dominance of fern spores. The majority of extant ferns flourishes in wet conditions, and are generally used as indicators of humid settings. The high spore content likely represents the local vegetation: being generally heavier than pollen grains, spores tend to be dispersed less widely, commonly being deposited close to their producers (Ferguson, 1995). This is supported by the several well-preserved fern macroremains recovered in the lower part of the succession (Valentin et al., 2014; Fig. 3). Other plant remains, such as the Nymphaeales-related *Ploufolia*, were only recovered from clay layers situated below the conglomerate layer rich in limestone breccias and reworked pisolites, corresponding to the first palynological interval (Valentin et al., 2014). The outstanding preservation of these freshwater taxa suggests a calm depositional environment, which can be associated with a lacustrine-type environment (Sender et al., 2010). The presence of the megaspore *Arcellites*, ascribed to the Marsileaceae, supports the hypothesis of a calm freshwater environment, modern Marsileaceae being water ferns, growing in seasonally wet or aquatic habitats (Zavialova and Batten, 2018; Appendix 2).

Dominant fern spores belong to Cyatheales, Gleicheniaceae and Anemiaceae families. Modern Cyatheales are concentrated at the tropics, but can occupy varied habitats (Kramer in Kramer and Green, 1990; Appendix 2). Their high abundance at Jaunay-Clan agrees with a globally warm mid-Cretaceous climate (Kujau et al., 2013). The dominance of *Gleicheniidites* is fairly common in Lower and mid-Cretaceous continental deposits of Western Europe, and has already been noted several times in France (Herngreen, 1971; Peyrot et al., 2005, 2019). Modern Gleicheniaceae are considered as opportunistic, pioneering tropical to subtropical plants, adapted to long droughts, growing in unstable habitats including dry forests and wetlands that occasionally dry out (Coiffard et al., 2007; Mehlreter et al., 2012; Kujau et al., 2013; Appendix 2). Representatives of the Anemiaceae usually develop under warm and humid environments, and their Mesozoic relatives may have grown along riverbanks, or as understorey in forests (Dettmann and Clifford, 1991; Van Konijnenburg-Van Cittert, 2002). However, some species of Anemiaceae are adapted to more arid conditions, such as found in heathlands, and may tolerate partial desiccation (Proctor and Tuba, 2002; Schrank, 2010; Appendix 2).

Owing to their high dispersal potential, the relatively high content of bisaccate pollen grains is not necessarily informative regarding the local depositional environment, but they can provide valuable information about general paleoenvironmental settings. Bisaccate pollen grains from the first interval are mostly represented by Podocarpaceae, Pinaceae being absent. Modern Podocarpaceae usually grow on mountain areas of tropical to subtropical regions, with a preference for humid settings (Schrank, 2010; Kujau et al., 2013; Appendix 2). The presence of *Vitreisporites*, recovered from the JCO B assemblage, corroborates the prevalence of humid conditions, as inferred by Abbink et al. (2004), who suggested that this member of the Caytoniales group may have grown on the transition between floodplain and backswamp peats under warm conditions (Appendix 2).

The paleoecology of the mid-Cretaceous angiosperms from Western Europe has been extensively discussed by Peyrot et al. (2019). Based on the wide range of possible habitats of Cretaceous representatives of Lauraceae (e.g. *Eucalyptolaurus depreii*, abundantly found at Jaunay-Clan) and Chloranthaceae (e.g. *Clavatipollenites*), they conclude that Cenomanian angiospermous assemblages could have developed within several types of plant communities, including aquatic, frequently disturbed, and more stable hygrophilous and xerophilous associations.

Thus, the macropaleontological and palynological information covering the lower palynological interval of the Jaunay-Clan succession suggest that the depositional settings were likely to have occurred in a calm freshwater environment, potentially submitted to occasional droughts, such as a floodplain or a pond, where abundant ferns and a few aquatic and terrestrial angiosperms could have grown along the banks, under warm and relatively humid general conditions.

The upper palynological interval (JCO B to JCO 15) is largely dominated by gymnosperm pollen grains. The composition of the assemblages indicates an abrupt paleoenvironmental change, highlighted by the marked increase of grains belonging to *Classopollis*, along with the appearance of dinocysts. *Classopollis* were produced by the extinct members of the Cheirolepidiaceae family. Members of the Cheirolepidiaceae can develop in a wide range of habitats, but are mostly associated with arid low-lying water margins environments under subtropical or tropical climate (Alvin, 1982; Schrank, 2010; Appendix 2). Numerous cheirolepidaceous macroremains display xeromorphic adaptations which have been interpreted to reflect dry and/or saline environments (Pons et al., 1980; Mendes et al., 2010). This sudden increase is associated with the appearance and progressive increase of dinocysts from JCO B onward, which would suggest an opening to very occasional marine inputs, the dinocysts only representing less than 2% of the assemblages. The macrofossils recovered from the Jaunay-Clan succession show a similar trend, with only well-preserved angiosperm leaves and fern fronds at the base of the succession, and the progressive appearance of more brackish organisms such as the bivalve *Brachidontes* sp., and various worm traces from JCO 8 onward (Valentin et al., 2014; Fig. 3).

The recovery of a few specimens of *Densoisporites* in the youngest assemblages, along with the slight increase of the abundance and diversity of *Alisporites* grains could infer the existence of a distant tidally-influenced habitat (Abbink et al., 2004; Appendices 1, 2). However, too few grains were encountered to consider this observation as a strong paleoenvironmental argument. The appearance of several species of inaperturate pollen grains, including *Taxodiaceapollenites hiatus*, *Perinopollenites halonatus*, and araucariaceous related forms (Appendix 1) suggests the existence of conifer forests linked to wet lowlands, such as in low salinity back-swamp environments, based on the ecological requirement of some modern Cupressaceae (Schrank, 2010; Peyrot et al., 2019; Appendix 2). Moreover, the recurring presence of bryophytic species of *Stereisporites* and *Cingutritetes* from JCO B to JCO 15 suggests the possible existence of low-oxygenation related environments, such as swamps or peat bogs (Kujau et al., 2013; Appendices 1, 2). Thus, the paleontological and palynological composition corresponding to the second palynological interval suggests the progressive



establishment of an inner lagoonal-type or a backswamp environment, becoming increasingly open to very occasional marine inputs, and characterized by a more xeric vegetation dominated by plants producing pollen grains attributed to the Cheirolepidiaceae and Cupressaceae families (including Taxodiaceae), associated with a similar fern and angiosperm community as described for the first palynological interval. This type of environment, periodically flooded by marine or brackish waters, is known to be colonized by mangrove vegetation in tropical and subtropical latitudes (Peyrot et al., 2019). Batten (1974) and Gomez et al. (2008) already suggested that Cenomanian vegetation from Western Europe and notably Charentes (western France) could be related to mangroves or salt-marsh environments, which could also be the case of the Jaunay-Clan vegetation.

### 5.3. Botanical relationships between macro- and microfossils

Authors of species that are listed in Appendix 1 are not indicated in the text.

Abundant fern fronds have been recovered from the Jaunay-Clan clay deposits, and have been identified as *Ruffordia goeppertii* (Dunker) Seward, *Cladophlebis* sp., *Sphenopteris* sp., and *Osmundophyllum* sp. (Valentin et al., 2014; Table 1).

The dispersed spores produced by *Ruffordia goeppertii* have been previously documented with details (Hughes and Moody-Stuart, 1966; Deng, 1998). They belong to the anemiaceous genus *Cicatricosisporites*, and several species have been described as associated dispersed spores, namely *Cicatricosisporites goeppertii* (Seward) Groot et Penny, *Cicatricosisporites aralica* (Bolchovitina) Brenner, and *Cicatricosisporites australiensis* (Cookson) Potonié. Because the specific epithet applied to *C. goepperti* and *C. aralica* also refers to a form genus of foliage, those species cannot be considered as valid; *C. australiensis* is thus considered as the effective name of the taxon (Ames and Spackman, 1981; Deng, 1998). No form identified as *C. australiensis* has been recovered from the Jaunay-Clan samples, but fairly similar palynomorphs to the holotypes of *C. goeppertii* and *C. aralica* have been encountered, and identified as *Cicatricosisporites hughesii* (Pl. IV. C). Specific differences of anemiaceous Cretaceous dispersed spores are often based on slight morphological variations, and do not take into account a large spectrum of possible intraspecific variability, resulting in numerous overlapping diagnoses. It is then possible that the spores identified as *C. hughesii* could belong to the same biological species as those identified as *C. australiensis*.

Reproductive structures of a Cretaceous fern recovered from Canada, and identified as *Cladophlebis dunkeri* (Schimper) Seward have been observed by Radforth and Woods (1950). They described associated cicatricose trilete spores, which Balme (1995) treated as *Cicatricosisporites ludbrookii*. Although more typical of older assemblages, this species has been recorded in the JCO 13 assemblage (Table 1; Plate IV.D), and could well be produced by similar forms as the foliage identified as *Cladophlebis* sp. However, Valentin et al. (2014) specify that this specimen of *Cladophlebis* sp. belongs to the family Osmundaceae. The potential corresponding dispersed spores could then belong to the only osmundaceous species recorded, *Todisporites major* (Plate II.R), which could also be the case for *Osmundophyllum* sp.

It is quite difficult to discuss the nature of the spores produced by the specimen identified as *Sphenopteris* sp., because of the wide use of this morphogenus for various foliage types from both Paleozoic and Mesozoic assemblages. Spores as varied as *Deltoidospora*, *Cicatricosisporites*, *Apiculatasporites*, and *Leiotriletes* have been identified as dispersed spores of foliage of *Sphenopteris* (Balme, 1995).

Greguš and Kvaček (2015) described pseudodichotomous leaf fronds which they linked to Gleicheniaceae species and called *Gleicheniaceaphyllum kurrianum*. No spores were recorded *in situ*, but one can infer that *Gleicheniidites* producers may have resembled this form, and based on the great abundance of *Gleicheniidites*, similar specimens could well be found in the Jaunay-Clan area in due course.

The gymnosperm foliage genera have been identified as *Brachyphyllum*, *Dammarophyllum*, and *Pagiophyllum*. Numerous reproductive parts associated with *Brachyphyllum* have been found with *in situ* pollen grains. They were attributed to the araucariaceous genera *Araucariacites* (Balme, 1995), which is fairly abundant at Jaunay-Clan, and *Callialasporites*, which has only been found as a single specimen. Those two genera could actually belong to the same biological species, as noted by Van Konijnenburg-van Cittert (1971), who found both fossil-genera within pollen sacs attributed to a Jurassic species of *Brachyphyllum*.

The morphogenus *Pagiophyllum* is often considered to belong to the family Cheirolepidiaceae. Several species of the fertile organ *Classostrobus* have been found with both leafy shoots of *Pagiophyllum* and associated pollen grains, always belonging to *Classopollis* (Thévenard, 1993; Balme, 1995), which is the dominant form at Jaunay-Clan. It is interesting to note that the common Cenomanian cheirolepidiaceae foliage species *Frenelopsis alata* (Feistmantel) Knobloch, which has been found in Cenomanian deposits from Maine-et-Loire associated with *in situ* *Classopollis* pollen grains (Pons, 1979), has not been recorded from the Jaunay-Clan deposits. This is probably because this form is associated with fairly rigorous xeric conditions due to the immediate proximity of the coast line (Pons et al., 1980), while the Jaunay-Clan assemblage was probably formed in a more proximal environment. The great abundance of *Classopollis* could then be explained by the presence of *Pagiophyllum*. The morphogenus *Dammarophyllum* sp. has been linked to either the Araucariaceae or Podocarpaceae (Kvaček, 2003), but no fertile organs or pollen grain have been found in connection with the leafy stems so far.

Valentin et al. (2014) recorded two species of angiosperm foliage. *Eucalyptolaurus depreei* Coiffard et al. is considered to belong to the Lauraceae family, but no pollen grains have been associated with this species (Coiffard et al., 2009). Pollen produced by modern Lauraceae can be of four morphological types: A. spheroidal, apolar, spinulose; B. oblate-peroblate, isopolar, slightly to strongly verrucate; C. spheroidal, apolar, strongly verrucate/spinuloid; D. spheroidal, para-isopolar, striate (Van der Merwe et al., 1990). No pollen grains meeting those criteria have been recognized in the Jaunay-Clan palynoflora. The resulting lack of pollen evidence for Lauraceae in Late Cretaceous and Cenozoic floras that are rich in lauraceous leaves has been long recognized by paleobotanists, and might be related to the preferential degradation of the associated pollen grains (Peyrot et al., 2019).

Finally, *Ploufolia* sp. is believed to be an aquatic angiosperm belonging to the Nymphaeales, which genus has been first described in upper Albian deposits of Spain (Sender et al., 2010). No pollen grain has been associated with this species, and fossil pollen grains of Nymphaeales are very scarce. Modern Nymphaeaceae are associated with zonasulculate pollen grains characterized by their echinate, baculate, or gemmate ornamentation (Jones and Clarke, 1981), but no pollen grains meeting those criteria have been recognized in the Jaunay-Clan palynoflora. It has to be noted that the association of *Ploufolia* with Nymphaeales is uncertain, since it is much smaller than leaves of modern Nymphaeaceae and lacks fine venation that might support this (Doyle, comm. pers.). *Ploufolia* could well belong to another basal angiosperm group which has yet to be determined, and associated pollen grains could in fact be present in the Jaunay-Clan association.

### 5.4. Comparisons with Cenomanian assemblages from France and neighboring areas

The taxonomic composition of the JCO palynoflora has been compared to 12 other Cenomanian palynological assemblages recovered from lowest Cenomanian (lithological subunits A1–A2), mid-lower Cenomanian (lithological subunits B1–B2), and middle Cenomanian strata of western France (Table 2; Appendix 3; see Fig. 1 for location of the studied sites and references). The JCO assemblage is most similar to the assemblages recovered from the mid-lower Cenomanian

lithological subunits B1–B2 from Charente-Maritime and Charente, displaying the highest similarity index (Table 2). While less diversified than the oldest and youngest assemblages, the four palynofloras considered herein share between 45% and 62% of common species with the JCO assemblage. However, the associated macroremains recovered from Fouras and Aix Island are far less diversified than the Jaunay-Clan paleoflora, gathering only a few specimens identified as *Frenelopsis alata*, *Glenrosa* sp., *Brachyphyllum* sp., and several wood fragments (Gomez et al., 2004; Néaudeau et al., 2009; Table 1). No angiosperm remains were identified.

The JCO assemblage is also very similar to the Archingeay Les-Nouillers and Cadeuil assemblages, which were recovered from the lower Cenomanian A2 subunit of Charente-Maritime (Peyrot et al., 2019). They share between 40 and 50 common species, which are well balanced between the miospores, gymnosperm pollen grains, and angiosperm pollen grains (Appendix 3; Table 2). Their high similarity index could however be related to the great diversity of palynomorphs identified at these two sites, which have been abundantly sampled in comparison to the other Cenomanian outcrops from Charente-Maritime and Charente (Peyrot et al., 2019). The Archingeay-Les Nouillers palynoflora is associated with a fairly rich macroflora, including various siliceous gymnosperm remains, and leaves of *Eucalyptolaurus depreii* (Néaudeau et al., 2002; Dejax and Masure, 2005; Gomez et al., 2008; Coiffard et al., 2009; Moreau et al., 2014, 2017; Table 1). Most of the macroflora is preserved in flints, but a few specimens of fossil wood and angiosperm leaves have been found as impressions/compressions. They are less diverse and well-preserved than the Jaunay-Clan paleoflora, mostly including portions of *Frenelopsis* cuticles and wood remains (Moreau et al., 2017). Another exceptional lower Cenomanian angiosperm leaf-bearing site has been discovered in the strata ascribed to the lithological subunit A2, at Puy-Puy (Charente-Maritime; Fig. 1; Le Diouren, 2005, unpublished; Néaudeau et al., in press; Table 1). However, while the underlying layers have yielded numerous spores and pollen grains, the plant-bearing clay levels were proven to be barren of any palynomorphs (Peyrot et al., 2005; pers. obs.).

The JCO palynological assemblage shares the least similarities with the middle Cenomanian palynofloras from Vendée, Mayenne, and Maine-et-Loire, presenting a similarity index of only 0.14 (Fig. 1; Table 2). However, they share the highest number of exclusive common species, mostly represented by species of *Camarozonosporites* recovered from both Jaunay-Clan and La Garnache (Appendix 3). Also, specimens attributed to *Molasporea lobata* and similar forms were only recovered from Ecoflant quarries and Jaunay-Clan (Pl. VIII.D), while absent from lower Cenomanian mesofossil assemblages of Charente-Maritime (Fig. 1; Batten et al., 2010). On other aspects, these assemblages are

quite different from the JCO assemblage, mainly because of the increasing diversity of angiosperm pollen grains, especially Normapolles (Juignet and Médus, 1971; Azéma and Ters, 1971; Azéma et al., 1972; Néaudeau et al., 2017; Appendix 3). The composition of the Hucheloup palynoflora differs greatly from the JCO assemblage (Table 2), but a similar paleoflora has been recovered from the associated strata. It is composed of several taxa of plant preserved in impressions/compressions, ascribed to filicophytes, gymnosperms and angiosperms (Fleury et al., 2017; Table 1). While differing by the dominance of *Frenelopsis alata*, which is absent from JCO, and the poorer state of preservation of the macroremains, the Hucheloup paleoflora is the most similar plant assemblage to JCO recovered from France so far.

Elsewhere in Europe, numerous mid-Cretaceous outcrops have yielded abundant and diversified angiosperm-rich plant assemblages (see Coiffard et al., 2006 for overview), but only a few studies acknowledged their associated palynoflora. The Peruc-Korycany Formation (Bohemian massifs, Czech Republic) yielded numerous plant remains (Kvaček and Dilcher, 2000), some of which have already been compared to the JCO paleoflora (Valentin et al., 2014). Numerous associated angiosperm pollen grains were also described, including several forms recovered from the JCO assemblage, such as *Tricolpites nemejcii* and *T. vulgaris* (Pačtová, 1971; Pačtová, 1977; 1978). However, the overall palynological assemblage differs by the high abundance of Normapolles pollen grains, the Peruc-Korycany Formation being considered as middle Cenomanian (Pačtová, 1978).

No Cenomanian macro- and microflora has been described from Spain and Portugal, but both the paleobotanical and palynological assemblages from Jaunay-Clan present numerous similarities with the uppermost Albian Spanish flora recovered from Teruel Province. They both yielded very well-preserved angiosperm macro and micro-remains, including *Plouffolia* (Sender et al., 2012). The Teruel Province palynoflora is however less diversified, and lacks typical Cenomanian stratigraphic markers, such as *Tricolpites nemejcii* and *Retitricolporites decorusus* (Sender et al., 2012). The same comment applies for the uppermost Albian palynoflora from the Maestrazgo Basin (Spain), which is in every other way very similar to the JCO palynoflora (Villanueva-Amadoz et al., 2011). The presence of leaves macroremains was noted by Villanueva-Amadoz et al. (2011), but their taxonomical content has yet to be described. Numerous other studies on well-preserved Spanish Cretaceous plant macroremains have been published, but most of them deal with assemblages from Lower Cretaceous deposits (Alvarez-Ramirez et al., 1981; Gomez et al., 1999, 2000, 2001, 2002a). Their associated palynological content has sometimes been independently described (Peyrot et al., 2007; Barrón et al., 2015).

Finally, several middle to upper Cenomanian paleofloras have been described from Veneto and Campania regions (Italy; Gomez et al.,

**Table 2**  
Similarity comparison of the JCO palynological assemblage with 12 Cenomanian assemblages from western France. For location of the sites, references and species list, see Fig. 1 and Appendix 3.

	Number of continental species (spores/pollen/ megaspores)	Number of common species with JCO	Number of exclusive species shared with JCO	Similarity coefficient (Jaccard)	Percentage of similarity based on lowest diversity	Presence of foliage remains
□ Les Renardières (A1)	59	29	0	0,14	49,2	Yes
□ Archingeay (A2)	137	49	0	0,19	35,8	Yes
□ Cadeuil (A2)	105	40	0	0,17	38,1	No
■ Aix Island (B1)	32	20	0	0,11	62,5	Yes
■ Aix Island (B2)	39	21	0	0,11	53,8	Yes
■ Fouras (B2)	55	25	1	0,12	45,5	Yes
■ La Buzinie (B2)	64	34	0	0,17	53,1	No
● Neau	50	11	1	0,05	22,0	No
● Laval	17	6	0	0,03	35,3	No
● La Garnache	45	20	5	0,10	44,4	No
● La Bironnière	74	17	0	0,07	23,0	No
● Hucheloup	29	10	2	0,05	34,5	Yes
Lower Cenomanian sites unit A = □	157	51	8	0,18	32,5	–
Lower Cenomanian sites unit B = ■	108	48	2	0,21	44,4	–
Middle Cenomanian sites = ●	154	41	15	0,14	26,6	–



2002b; Bartiromo et al., 2019), but these are mostly composed of *Frenelopsis* remains, and no associated palynoflora was presented. The association of the Jaunay-Clan continental palynoflora and paleoflora is thus considered to be the most diversified Cenomanian combined paleobotanical and palynological assemblage described from Western Europe so far.

## 6. Conclusion

The Jaunay-Clan botanical assemblage is exceptional as it gathers both a rich and diverse macro- and palynofloras, allowing us to sketch a more complete picture of the French Cenomanian vegetation than previously known. The seven productive palynological assemblages show slight environmental changes, grading from a calm freshwater environment to an environment more open to occasional marine inputs, such as a backswamp or an inner lagoon. These changes mark the beginning of the Cenomanian-Turonian transgression, progressively flooding emerged areas in a southwestern-northeastern direction (Moreau, 1993a,b, 1996). This hypothesis corroborates a slightly younger age for the Jaunay-Clan assemblage than the age of the assemblages recovered from the lower Cenomanian of Charente-Maritime and Charente, except for the localities of Fouras and La Buzinie (Peyrot et al., 2019). Other mid-Cretaceous assemblages from Europe yielded either rich macroflora or relatively rich palynoflora, but at the exception of Bohemian assemblages, both types of fossils are rarely as well-preserved and/or diversified, making the association of the Jaunay-Clan continental palynoflora and paleoflora the most diversified Cenomanian assemblage with both paleobotanical and palynological data described so far in Western Europe.

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2019.104102>.

## Acknowledgements

The field work was conducted under an agreement for paleontological researches signed between Lisea and Cosea (VINCI group) and the PALAIOS Association. Financial support was provided in part by the Lisea Foundation Biodiversité (research grant 97 from the PALAIOS Association with the project "Past of Biodiversity from Vienne"), the Vienne Department, the Municipality Communities of the Pays Chauvinois and the Valdivienne Municipality. A. Cincotta acknowledges support of the Fonds National de la Recherche Scientifique (FRIA grant). We thank Yohan Yans for his help with the fieldwork. Finally, we are grateful to J.A. Doyle and the second anonymous referee for their thorough reviews, and helpful comments on the manuscript.

## References

- Abbink, O.A., Van Konijnenburg-Van Cittert, J.H.A., Visscher, H., 2004. A sporomorph ecogroup model for the Northwest European Jurassic-Lower Cretaceous: concept and framework. *Netherl. J. Geosci.* 83, 17–38.
- Alvarez, P., 1980. L'Oxfordien, le Cénomanien et le Turonien au NW de Poitiers (Vienne). Stratigraphie, sédimentologie, cartographie et hydrogéologie. Thèse Université de Poitiers, Poitiers 127 pp. [unpublished].
- Alvárez-Ramis, C., Biondi, E., Desplats, D., Hughes, N.F., Koeniguer, J.C., Pons, D., Rioult, M., 1981. Les végétaux (macrofossiles) du Crétacé moyen de l'Europe occidentale et du Sahara. *Végétations et paléoclimats*. *Cretaceous Res.* 2, 339–359.
- Alvin, K.L., 1982. Cheirelepidiaceae: biology, structure and paleoecology. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 37, 71–98.
- Ames, H.T., Spackman, W., 1981. Catalog of fossil spores and pollen. *Cretaceous Spores and Pollen from the USA and the USSR*. Volume 42. University Park, Pennsylvania, p. 231.
- Azéma, C., 1979. Le pollen du genre *Classopollis* dans la carrière du Brouillard (Anjou, France). *Comptes Rendus du 104e Congrès national des Sociétés savantes, Bordeaux 1979*. Section Sciences.
- Azéma, C., Ters, M., 1971. Étude palynologique préliminaire du gisement cénomanien de la Bironnière, Vendée (France). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 11, 267–282.
- Azéma, C., Durand, S., Médus, J., 1972. Des miospores du Cénomanien moyen. *Paléobiol. Continent.* 3, 1–54.
- Azéma, C., Fauconnier, D., Viaud, J.M., 1981. Microfossils from the Upper Cretaceous of Vendée (France). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 35, 237–281.
- Azéma, C., Fauconnier, D., Neumann, M., 1990. Apport de données palynologiques à l'étude du Cénomanien de part et d'autre du seuil du Poitou (France). *Rev. Micropaléontol.* 33, 3–23.
- Balme, B.E., 1995. Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 87, 81–323.
- Barrón, E., Peyrot, D., Rodríguez-López, J.P., Meléndez, N., López del Valle, R., Najarro, M., Rosales, I., Comas-Rengifo, M.J., 2015. Palynology of Aptian and upper Albian (Lower Cretaceous) amber-bearing outcrops of the southern margin of the Basque-Cantabrian basin (northern Spain). *Cretaceous Res.* 52, 292–312.
- Bartiromo, A., Graziano, R., Raspini, A., Bravi, S., 2019. A new terrestrial plant-rich Fossil-Lagerstätte from the middle Cenomanian (Late Cretaceous) of the Apennine Carbonate Platform (Magliano Vetere, southern Italy): Depositional and palaeoenvironmental settings. *Sediment. Geol.* 388, 37–65.
- Batten, D.J., 1974. Wealden palaeoecology from the distribution of plant fossils. *Proc. Geol. Assoc.* 85, 433–457.
- Batten, D.J., 1999. Extraction techniques: small palynomorphs. In: Jones, T.P., Rowe, N.P. (Eds.), *Fossil plants and spores: modern techniques*. The Geological Society, London, pp. 15–19.
- Batten, D.J., Colin, J.-P., Néraudeau, D., 2010. Megaspores from mid Cretaceous deposits in western France and their biostratigraphic and palaeoenvironmental significance. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 161, 151–167.
- Berthelin, M., Pons, D., 1999. Signification des caractères partagés entre Bennetitales et Cycadales. Implications de la découverte d'une Cycadale nouvelle du Cénomanien de l'Anjou (France). *Ann. Paléontol.* 85, 227–239.
- Birks, H.J.B., Line, J.M., 1992. The use of rarefaction analysis for estimating palynological richness from Quaternary pollen-analytical data. *The Holocene* 2, 1–10.
- Bloch, J.D., Schroder-Adams, C.J., Leckie, D.A., Craig, J., McIntyre, D.J., 1999. Sedimentology, micropaleontology, geochemistry and hydrocarbon potential of shale from the Cretaceous Lower Colorado Group in Western Canada. *Geol. Surv. Can. Bull.* 531, 1–185.
- Boura, A., Saulnier, G., De Franceschi, D., Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Pons, D., Garcia, G., Robin, N., Boiteau, J.-M., Valentin, X., 2019. An early record of a vesselless angiosperm from the Cenomanian of France. *IAWA J.* 2–21.
- Boureau, E., Veillet-Bartoszewski, M., 1955. Etude paléoxylologique des couches mésozoïques de France: sur un *Protodocarpoxylon feugueuri* n. sp., du Cénomanien angevin. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* 27, 105–115.
- Bourgueil, B., Cariou, E., Moreau, P., Ducloux, J., Teissier, J.-L., 1976. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000. Vouneuil-sur-Vienne. Carte 567, BRGM, Orléans (24 p).
- Coiffard, C., Gomez, B., Kvaček, J., Thévenard, F., 2006. Early angiosperm ecology: evidence from the Albian-Cenomanian of Europe. *Ann. Bot.* 98, 495–502.
- Coiffard, C., Gomez, B., Thévenard, F., 2007. Early Cretaceous angiosperm invasion of Western Europe and major environmental changes. *Ann. Bot.* 100, 545–553.
- Coiffard, C., Gomez, B., Thiébaud, M., Kvaček, J., Thévenard, F., Néraudeau, D., 2009. Intramarginal veined Lauraceae leaves from the Albian-Cenomanian of Charente-Maritime (Western France). *Palaeontology* 52, 323–336.
- Costa, L.L., Davey, R.J., 1992. Dinoflagellate cysts of the Cretaceous System. In: Powel, A.J. (Ed.), *A stratigraphic index of dinoflagellate cysts*. Chapman and Hall, London, pp. 99–131.
- Crié, L., 1890. Recherches sur les végétaux fossiles de l'île d'Aix (Charente-inférieure). *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-inférieure (La Rochelle)* 26, 231–237.
- Davey, F.J., Verdier, J.P., 1971. An investigation of microplankton assemblages from the Albian of the Paris Basin. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde, Eerste Reeks* 26, 1–58.
- Deák, M.H., Combaz, A., 1967. "Microfossiles organiques" du Wealdien et du Cénomanien dans un sondage de Charente-Maritime. *Rev. Micropaléontol.* 10, 69–96.
- Dejax, J., Masure, E., 2005. Analyse palynologique de l'argile lignitifère à ambre de l'Albien terminal d'Archegeay (Charente-Maritime, France). *Compt. Rend. Palevol.* 4, 53–65.
- Deng, S., 1998. Relationship between the Early Cretaceous *Ruffordia goepperti* and dispersed spores *Cicatricosisporites*. *Geol. Rev.* 44, 243–248.
- Dettmann, M.E., Clifford, H.T., 1991. Spore morphology of *Anemia*, *Mohria*, and *Ceratopteris* (Filicales). *Am. J. Bot.* 78, 303–325.
- Doyle, J.A., Robbins, E.L., 1977. Angiosperm pollen zonation of the continental Cretaceous of the Atlantic Coastal Plain and its application to deep wells in the Salisbury Embayment. *Palynology* 1, 43–78.
- Durand, S., Ters, M., 1958. L'analyse pollinique d'argiles des environs de Challans (Vendée) révèle l'existence d'une flore cénomanienne. *Comp. rend. hebdomadaires des Séances de l'Acad. Sci.* 247, 684–687.
- Fauconnier, D., 1975. Répartition des périddiniens de l'Albien du bassin de Paris. Rôle stratigraphique et liaison avec le cadre sédimentologique. *Bull. Bur. Recherches Géol. Minir. (deuxième série)* 1, 235–273.
- Ferguson, D.K., 1995. Plant part processing and community reconstruction. *Eclogae Geol. Helvet.* 88, 627–641.
- Fleury, R., Polette, F., Batten, D.J., Durand, M., Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Strullu-Derrien, C., Redois, F., 2017. Palaeobotanical investigation of a Cenomanian clay lens in Huchelou Quarry, Maine-et-Loire, NW France: taxonomic, stratigraphic and palaeoenvironmental implications. *Ann. Paléontol.* 103, 235–250.
- Gomez, B., Barale, G., Martín-Closas, C., Thévenard, F., Philippe, M., 1999. Découverte d'une flore à Ginkgoales, Bennetitales et Coniférales dans le Crétacé inférieur de la formation Escucha (Chaîne Ibérique Orientale, Teruel, Espagne). *Neues Jahrbuch Geol. Paläontol., Monatshefte* 1999, 661–675.
- Gomez, B., Martín-Closas, C., Barale, G., Thévenard, F., 2000. A new species of *Nehvidzia* (Ginkgoales) from the Lower Cretaceous of the Iberian Ranges (Spain). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 111, 49–70.
- Gomez, B., Martín-Closas, C., Méon, H., Thévenard, F., Barale, G., 2001. Plant taphonomy and palaeoecology in the lacustrine Uña Delta (Late Barremian, Iberian Ranges, Spain). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 170, 133–148.

- Gomez, B., Martín-Closas, C., Barale, G., Solé de Porta, N., Thévenard, F., Guignard, G., 2002a. *Frenelopsis* (Coniferales: Cheirolepidiaceae) and related male organ genera from the Lower Cretaceous of Spain. *Palaeontology* 45, 997–1036.
- Gomez, B., Thévenard, F., Fantin, M., Giubertini, L., 2002b. Late Cretaceous plants from the Bonarelli Level of the Venetian Alps, northeastern Italy. *Cretaceous Res.* 23, 671–685.
- Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Perrichot, V., Thévenard, F., Coiffard, C., Philippe, M., Néraudeau, D., 2004. Assemblages floristiques de l'Albien-Cénomaniens de Charente-Maritime (SO France). *Ann. Paléontol.* 90, 147–159.
- Gomez, B., Coiffard, C., Dépré, E., Daviero-Gomez, V., Néraudeau, D., 2008. Diversity and histology of a plant litter bed from the Cenomanian of Archingey-Les Nouillers (southwestern France). *Comp. Rend. Palevol.* 7, 135–144.
- Gomez, B., Coiffard, C., Sender, L.M., Martín-Closas, C., Villanueva-Amadoz, U., Ferrer, J., 2009. *Klitzschophyllites*, aquatic basal Eudicots (Ranunculales?) from the Upper Albian (Lower Cretaceous) of north-eastern Spain. *Int. J. Plant Sci.* 170, 1075–1085.
- Greguš, J., Kvaček, J., 2015. Revision of Cenomanian flora from the Maletín sandstone. *Acta Mus. Natl. Pragae, ser. B – Hist. Nat.* 71, 315–364.
- Herngreen, G.F.W., 1971. Palynology of a Wealden section (Lower Cretaceous) in the "Carrière de Longueville", the Boulonnais (France). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 12, 271–302.
- Hochuli, P.A., Heimhofer, U., Weissert, H., 2006. Timing of early angiosperm radiation: recalibrating the classical succession. *J. Geol. Soc. Lond.* 163, 587–594.
- Hughes, N.F., Moody-Stuart, J.C., 1966. Descriptions of schizaeaceous spores taken from Early Cretaceous macrofossils. *Palaeontology* 9, 274–289 5 pls.
- Jones, M.R., Clarke, G.C.S., 1981. The Northwest European Pollen Flora, 25: Nymphaeaceae. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 33, 57–67.
- Joubert, J.M., 1980. Le Cénomaniens des départements de la Vienne et des Deux-Sèvres. Géologie et hydrogéologie. Thèse Université de Poitiers, Poitiers, p. 186 [unpublished].
- Juhász, M., 1975. Lycopodiaceae spores from Lower Cretaceous deposits of Hungary. *Acta Biol. Szegediensis* 21, 21–34.
- Juignet, P., Médus, J., 1971. Les argiles noires d'Écommoy (Sarthe): Précisions sédimentologiques et palynologiques. *Comp. Rend. Sommaires Soc. Géol. Fr.* 6, 310–312.
- Kramer, K.U., Green, P.S., 1990. The Families and Genera of Vascular Plants. I. Pteridophytes and Gymnosperms. Springer-Verlag, Berlin, p. 404.
- Kujau, A., Heimhofer, U., Hochuli, P.A., Pauly, S., Morales, C., Adatte, T., Föllmi, K., Ploch, I., Mutterlose, J., 2013. Reconstructing Valanginian (Early Cretaceous) mid-latitude vegetation and climate dynamics on spore-pollen assemblages. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 197, 50–69.
- Kvaček, J., 2003. Foliage of a broad leaved conifer *Dammaphyllum* from the Cenomanian of Bohemia. *Časopis Národního muzea, Řada přírodovědná* 172, 13–20.
- Kvaček, J., Dilcher, D.L., 2000. Comparison of Cenomanian floras from western interior North America and Central Europe. *Acta-Univ. Carol. Geol.* 1, 17–38.
- Kvaček, J., Friis, E.M., 2010. *Zlatkocarpus* gen. nov., a new angiosperm reproductive structure with monocolate-reticulate pollen from the Late Cretaceous (Cenomanian) of the Czech Republic. *Grana* 49, 115–127.
- Kvaček, J., Gomez, B., Zetter, R., 2012. The Early Angiosperm *Pseudoasterophyllites cretaceus* from Albian–Cenomanian of Czech Republic and France Revisited. *Acta Palaeontol. Polon.* 57, 437–443.
- Kvaček, J., Doyle, J.A., Endress, P.K., Daviero-Gomez, V., Gomez, B., Tekleva, M., 2016. *Pseudoasterophyllites cretaceus* from the Cenomanian (Cretaceous) of the Czech Republic: a possible link between Chloranthaceae and *Ceratophyllum*. *Taxon* 65, 1345–1373.
- Le Diouron, T., 2005. Les végétaux fossiles des argiles de l'Albien terminal et du Cénomaniens basal de la Carrière de Puy-Puy (Tonnay-Charente, Charente-Maritime). Implications paléoenvironnementales. DEA de Paléontologie, Université de Rennes 1 [unpublished].
- Lecointre, G., Carpentier, A., 1939. Sur des empreintes de *Frenelopsis* du Cénomaniens provenant du forage de Monts-Sur-Guesnes (Vienne). *Bull. Soc. Géol. Fr.* 5e sér. 8, 583–586.
- Louail, J., Bellier, J.-P., Damotte, R., Durand, S., 1978. Stratigraphie du Cénomaniens littoral de la marge Sud-Ouest du Bassin de Paris. L'exemple du sondage de Loudun. *Géol. Méditerran.* 5, 115–124.
- Ludvigson, G.A., Witzke, B.J., Joeckel, R.M., Ravn, R.L., Phillips, P.L., González, L.A., Brenner, R.L., 2010. New insights on the sequence stratigraphic architecture of the Dakota Formation in Kansas-Nebraska-Iowa from a decade of sponsored research activity. *Curr. Res. Earth Sci. Bull.* 258, 1–35.
- Lupia, R., 1999. Discordant morphological disparity and taxonomic diversity during the Cretaceous angiosperm radiation: North American pollen record. *Paleobiology* 25, 1–28.
- Médus, J., Triat, J.M., 1969. Le Cénomaniens supérieur de la coupe de Laudun (Gard, France): étude palynologique et données sédimentologiques. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 9, 213–228.
- Mehlreter, K., Walker, L.R., Sharpe, J.M., 2012. Fern ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mendes, M.M., Dinis, J.L., Gomez, B., Pais, J., 2010. Reassessment of the cheirolepidiaceae conifer *Frenelopsis teixirae* Alvin et Pais from the Early Cretaceous (Hauterivian) of Portugal and palaeoenvironmental considerations. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 161, 30–42.
- Méon, H., Guignard, G., Pacltová, B., Svobodova, M., 2004. Normapollés. Comparaison entre l'Europe centrale et du Sud-Est pendant le Cénomaniens et le Turonien: evolution de la biodiversité et paléoenvironnement. *Bull. Soc. géol. Fr.* 175, 579–594.
- Moreau, P., 1993a. La transgression cénomaniens sur la marge septentrionale du bassin de l'Aquitaine (Charentes). Flanc Nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine. Aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. Analyse stratigraphique et identification des milieux. Vol. 1. Université de Poitiers Thèse Doctorat État. 505 pp. [unpublished].
- Moreau, P., 1993b. La transgression cénomaniens sur la marge septentrionale du bassin de l'Aquitaine (Charentes), flanc Nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine, aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. Paléontologie stratigraphique et biochronologie, paléogéographie et structure. Thèse Doctorat État. Université de Poitiers 322 pp. [unpublished].
- Moreau, P., 1996. Analyse de la transgression cénomaniens sur la bordure nord-occidentale du Bassin de l'Aquitaine. Géologie de la France 1, 3–16. (France – Europe Occidentale), Paris, 6-7 septembre 1976, pp. 137–145.
- Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Gomez, B., Tafforeau, P., Dépré, E., 2014. Inclusions of conifers, echinoids, foraminifères and sponges in flints from the Cenomanian of Charente-Maritime (France): contribution of synchrotron microtomography. *Comp. Rend. Palevol.* 13, 455–461.
- Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Philippe, M., Dépré, E., 2017. Albian flora from Archingey-Les Nouillers (Charente-Maritime): comparison and synthesis of Cretaceous meso- and macro-remains from the Aquitaine Basin (southwestern France). *Geodiversitas* 39, 729–740.
- Nel, A., Fleck, G., Garcia, G., Gomez, B., Ferchaud, P., Valentin, X., 2015. New dragonflies from the Early Cenomanian of France enlighten the timing of the odonatan turnover at the Early/Late Cretaceous boundary. *Cretaceous Res.* 52, 108–117.
- Néraudeau, D., Thierry, J., Moreau, P., 1997. Variation in echinoid biodiversity during the Cenomanian-early Turonian transgressive episode in Charentes. *Bull. Soc. Géol. Fr.* 168, 51–61.
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Dejax, J., Masure, E., Nel, A., Philippe, M., Moreau, P., Guillocheau, F., Guyot, T., 2002. Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable): Archingey (Charente-Maritime, France). *Geobios* 35, 233–240.
- Néraudeau, D., Allain, R., Perrichot, V., Videt, B., de Lapparent de Broin, J., Guillocheau, F., Philippe, M., Rage, J.-C., Vullo, R., 2003. Découverte d'un dépôt paralique à bois fossiles, ambre insectifère et restes d'Iguanodontidae (Dinosauria, Ornithopoda) dans le Cénomaniens inférieur de Fouras (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France). *Comp. Rend. Palevol.* 2, 221–230.
- Néraudeau, D., Vullo, R., Gomez, B., Perrichot, V., Videt, B., 2005. Stratigraphie et paléontologie (plantes, vertébrés) de la série paralique Albien terminal–Cénomaniens basal de Tonnay-Charente (Charente-Maritime, France). *Comp. Rend. Palevol.* 4, 79–93.
- Néraudeau, D., Vullo, R., Gomez, B., Girard, V., Lak, M., Videt, B., Dépré, E., Perrichot, V., 2009. Amber, plant and vertebrate fossils from the Lower Cenomanian paralique facies of Aix Island (Charente-Maritime, SW France). *Geodiversitas* 31, 13–27.
- Néraudeau, D., Redois, F., Ballèvre, M., Duplessis, B., Girard, V., Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Mellier, B., Perrichot, V., 2013. L'ambre cénomaniens d'Anjou: stratigraphie et paléontologie des carrières du Brouillard et de Hucheloup (Ecouflant, Maine-et-Loire). *Ann. Paléontol.* 99, 361–374.
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Batten, D.J., Boura, A., Girard, V., Jeanneau, L., Nohra, Y.A., Polette, F., Saint-Martin, S., Saint-Martin, J.-P., Thomas, R., 2017. Upper Cretaceous amber from Vendée, north-western France: age dating and geological, chemical, and palaeontological characteristics. *Cretaceous Res.* 70, 77–95.
- Néraudeau, D., Vullo, R., Bénédicte, P., Breton, G., Dépré, E., Gaspard, D., Girard, V., Le Couls, M., Moreau, J.D., Nel, A., Perrichot, V., Solorzano-Kraemer, M., Wappler, T., in press. The paralique Albian–Cenomanian Puy-Puy Lagerstätte (Aquitaine Basin, France): An overview and new data. *Cretaceous Res.*
- Pacltová, B., 1971. Palynological study of Angiospermae from the Peruc Formation (? Albian–Lower Cenomanian) of Bohemia. *Geologický věd / Rada P. Paleontol.* 13, 105–141.
- Pacltová, B., 1977. Cretaceous angiosperms of Bohemia–Central Europe. *Bot. Rev.* 43, 128–142.
- Pacltová, B., 1978. Significance of palynology for the biostratigraphic division of the Cretaceous of Bohemia. *Paleontologická Konference 77. Univerzita Karlova Praha*, pp. 93–111 4 pls.
- Perrichot, V., 2003. Environnements paraliques à ambre et à végétaux du Crétacé nord-aquitain (Charentes, sud-ouest de la France). Doctoral dissertation. University of Rennes 1 (310 pp).
- Peyrot, D., Jolly, D., Barrón, E., 2005. Apport de données palynologiques à la reconstruction paléoenvironnementale de l'Albio–Cénomaniens des Charentes (Sud-Ouest de la France). *Comp. Rend. Palevol.* 4, 151–165.
- Peyrot, D., Rodríguez-López, J.P., Lassaletta, L., Meléndez, N., Barrón, E., 2007. Contributions to the palaeoenvironmental knowledge of the Escucha Formation in the Lower Cretaceous Oliete Sub-basin, Teruel, Spain. *Comp. Rend. Palevol.* 6, 469–481.
- Peyrot, D., Barrón, E., Polette, F., Batten, D.J., Néraudeau, D., 2019. Early Cenomanian palynofloras and inferred resiniferous forests and vegetation types in Charentes (southwestern France). *Cretaceous Res.* 94, 168–189.
- Pons, D., 1979. Les organes reproducteurs de *Frenelopsis alata* (K. Feistm.) Knobloch, Cheirolepidiaceae du Cénomaniens de l'Anjou, France. *Comptes Rendus du 104e Congrès national des Sociétés savantes. Section Sciences, Bordeaux*, pp. 209–231.
- Pons, D., Lauerjat, J., Broutin, J., 1980. Paléoclimatologie comparée de deux gisements du Crétacé supérieur d'Europe occidentale. *Mém. Soc. géol. Fr.* 139, 151–158.
- Proctor, M.C.F., Tuba, Z., 2002. Poikilohydry and homoihydry: antithesis or spectrum of possibilities? *New Phytol.* 156, 327–349.
- Radforth, N.W., Woods, A.B., 1950. An analysis of *Cladophlebis* (*Klukia*) *dunkeri* Schimper, a Mesozoic fern from western Canada. *Can. J. Res., Sect. C (Bot. Sci.)* 28, 786–787.
- Ravn, R.L., 1986. *Microreticulatisporites scallii* (Deák and Combaz) n. comb., a stratigraphically significant miospore from the Cenomanian of the United States. *J. Paleontol.* 60, 772–777.

- Ravn, R.L., 1995. Miospores from the Muddy Sandstone (upper Albian), Wind River Basin, Wyoming, USA. *Palaeontogr. Abt. B* 234, 41–91.
- Robin, N., Velasquez, M., Boura, A., Garcia, G., Jauvion, C., Boiteau, J.-M., Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Valentin, X., 2018. The oldest shipworms (Bivalvia, Pholadoidea, Teredinidae) preserved with soft parts (western France): insights into the fossil record and evolution of Pholadoidea. *Palaeontology* 61, 905–918.
- Schrank, E., 2010. Pollen and spores from the Tendagru Beds, Upper Jurassic and Lower Cretaceous of southeast Tanzania: palynostratigraphical and paleoecological implications. *Palynology* 34, 3–42.
- Sender, L.M., Gomez, B., Diez, J.B., Coiffard, C., Martín-Closas, C., Villanueva-Amadoz, U., Ferrer, J., 2010. *Ploufolia cerciforme* gen. et comb. nov.: aquatic angiosperm leaves from the Upper Albian of north-eastern Spain. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 161, 77–86.
- Sender, L.M., Villanueva-Amadoz, U., Diez, J.B., Sanchez-Pellicer, R., Bercovici, A., Pons, D., Ferrer, J., 2012. A new uppermost Albian flora from Teruel province, northeastern Spain. *Geodiversitas* 34, 373–397.
- Singh, C., 1971. Lower Cretaceous Microfloras of the Peace River area, Northwestern Alberta. *Bull. Res. Council Alb.* 28, 542.
- Singh, C., 1983. Cenomanian microfloras of the Peace River area, northwestern Alberta. *Alb. Res. Council Bull.* 44 (185 pp).
- Thévenard, F., 1993. Les coniférales du Jurassique inférieur du gisement de Chaldecoste, bassin des Causses (Lozère, France). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 78, 145–166.
- Valentin, X., Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Charbonnier, S., Ferchaud, P., Kirejtshuke, A.G., Lichta, A., Néraudeau, D., Vullo, R., Garcia, G., 2014. Plant-dominated assemblage and invertebrates from the Lower Cenomanian of Jaunay-Clan, western France. *Comp. Rend. Palevol.* 13, 443–454.
- Van der Merwe, J.J.M., Van Wyk, A.E., Kok, P.D.F., 1990. Pollen types in the Lauraceae. *Grana* 29, 185–196.
- Van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., 1971. *In situ* gymnosperm pollen from the Middle Jurassic of Yorkshire. *Acta Bot. Neerlandica* 20, 1–97.
- Van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., 2002. Ecology of some Late Triassic to Early Cretaceous ferns in Eurasia. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 119, 113–124.
- Villanueva-Amadoz, U., Sender, L.M., Diez, J.B., Ferrer, J., Pons, D., 2011. Palynological studies of the boundary marls unit (Albian-Cenomanian) from northeastern Spain. Paleophytogeographical implications. *Geodiversitas* 33, 137–176.
- Ward, J.V., 1986. Early Cretaceous angiosperm pollen from the Cheyenne and Kiowa formations (Albian) of Kansas. U.S.A. *Palaeontogr. Abt. B* 202, 1–81.
- Wing, S.L., Boucher, L.D., 1998. Ecological aspects of the Cretaceous flowering plant radiation. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 26, 379–421.
- Zavialova, N., Batten, D.J., 2018. Species of the water-fern megaspore genus *Molaspora* from a Cenomanian deposit in western France: occurrence, sporoderm ultrastructure and evolutionary relationships. *Grana* 57, 325–344.



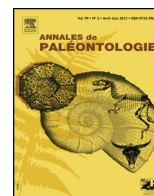


Disponible en ligne sur

ScienceDirect  
www.sciencedirect.com

Elsevier Masson France

EM|consulte  
www.em-consulte.com



Original article

# Palaeobotanical investigation of a Cenomanian clay lens in Hucheloup Quarry, Maine-et-Loire, NW France: Taxonomic, stratigraphic and palaeoenvironmental implications



*Étude paléobotanique d'une lentille argileuse cénomaniennne de la carrière de Hucheloup, Maine-et-Loire, NO France : implications taxonomiques, stratigraphiques et paléoenvironnementales*

Rolf Fleury<sup>a,\*</sup>, France Polette<sup>a</sup>, David J. Batten<sup>b,c</sup>, Matthieu Durand<sup>d</sup>, Jean-David Moreau<sup>e,f</sup>, Didier Néraudeau<sup>a</sup>, Christine Strullu-Derrien<sup>g</sup>, Fabrice Redois<sup>d</sup>

<sup>a</sup> UMR-CNRS-6118 géosciences, université-Rennes-1, avenue du Général-Leclerc, 35042 Rennes cedex, France

<sup>b</sup> School of Earth, Atmospheric and Environmental Sciences, University of Manchester, Oxford Road, Manchester M13 9PL, United Kingdom

<sup>c</sup> Department of Geography and Earth Sciences, Aberystwyth University, Penglais, Aberystwyth SY23 3DB Wales, United Kingdom

<sup>d</sup> UPRES EA2644, université d'Angers, laboratoire BIAF, 8, boulevard Lavoisier, 49045 Angers, France

<sup>e</sup> CNRS UMR 6282 biogéosciences, université de Bourgogne-Franche-Comté, 6, boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France

<sup>f</sup> Musée du Gévaudan, 48000 Mende, France

<sup>g</sup> Department of Earth Sciences, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, United Kingdom

## ARTICLE INFO

### Article history:

Received 29 August 2017

Accepted 18 October 2017

Available online 21 November 2017

### Keywords:

Leaf compressions  
*Frenelopsis*  
*Eretmophyllum*  
Cuticles  
Megaspores  
Miospores  
Brackish lagoon  
Anjou  
Cenomanian

### Mots clés :

Compressions foliaires  
*Frenelopsis*  
*Eretmophyllum*  
Cuticules  
Mégaspores  
Miospores  
Lagune

## ABSTRACT

A Cenomanian clay lens in Hucheloup Quarry (Maine-et-Loire, north-western France) has yielded 82 foliar compressions and impressions, of which 62 were identified at several taxonomic levels. The plants are ascribed to diverse Pinales (27%), ferns (27%), Ginkgoales (26%), angiosperms (19%) and Cycadales (1%). The most abundant species in the assemblage are *Frenelopsis alata* (K. Feistmantel) E. Knobloch emend. J. Kvaček (Pinales) and *Eretmophyllum obtusum* (Velenovský) J. Kvaček (syn. *E. andegavense* Pons, Bourreau et Broutin) (Ginkgoales). Wood fragments, along with very well-preserved cuticles, have also been recovered and identified. The specimens are usually very fragmentary, indicating that they had been transported over a significant distance before deposition. The Hucheloup clay was probably deposited in a brackish lagoon or in the lower part of an estuary, possibly in an abandoned channel or on a sandbar. The allochthonous flora represents at least two plant communities that developed in a subtropical–tropical climate, and along a salinity gradient in the vicinity of a fluvial network. Use of the fossil-genus *Eretmophyllum* Thomas emend. Harris in Harris *et al.* is considered to be the correct choice for ginkgoalean leaves within European Cenomanian deposits; the genus *Nehvizdya* Hluštík is regarded as a junior synonym. The clay lens has also yielded a palynological assemblage. Although lacking unequivocal indicators of this age and including some taxa that are more typical of older rocks, the composition of the associated, very small megaspore assemblage recovered is consistent with a Cenomanian determination.

© 2017 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

## R É S U M É

Quatre-vingt-deux compressions et impressions foliaires ont été collectées au sein d'une lentille argileuse cénomaniennne située dans la carrière de Hucheloup (Maine-et-Loire, France), 62 d'entre elles ayant pu être identifiées. Les macro-restes observés correspondent à des Pinales (27%), des fougères (27%), des Ginkgoales (26%), des angiospermes (19%) et des Cycadales (1%). *Frenelopsis alata* (K. Feistmantel) E. Knobloch emend. J. Kvaček (Pinales) et *Eretmophyllum obtusum* (Velenovský) J. Kvaček (syn. *E. andegavense* Pons, Bourreau et Broutin) (Ginkgoales) sont les deux espèces les plus abondantes de

\* Corresponding author.

E-mail addresses: rolf.fleury@gmail.com (R. Fleury), david.batten@manchester.ac.uk (D.J. Batten).



Anjou  
Cénomaniens

l'assemblage. Des fragments de bois et des cuticules ont également été récoltés et identifiés. Les macrorestes végétaux sont souvent très fragmentés, conséquence d'un transport sur une distance considérable avant dépôt. La lentille argileuse de Hucheloup s'est vraisemblablement déposée au sein d'une lagune saumâtre ou de la partie inférieure d'un estuaire, possiblement au niveau d'un bras-mort ou d'une barre sableuse. La flore, allochtone, comporte des éléments issus de deux communautés végétales distinctes qui se sont développées sous l'influence d'un gradient de salinité aux alentours d'un réseau fluvial, sous un climat subtropical à tropical. L'attribution des feuilles de Ginkgoales au morpho-genre *Eretmophyllum* Thomas emend. Harris in Harris et al. au sein des dépôts cénomaniens européens est ici discutée et défendue ; le genre *Nehvizdya* Hlušík est considéré comme synonyme junior. La lentille argileuse présente également un assemblage palynologique, dont 22 taxons ont été identifiés. Ce dernier est dépourvu d'indicateurs temporels indiscutables et présente des formes typiques de sédiments plus anciens, mais la composition du modeste assemblage associé de mégaspores est cohérent avec un âge cénomaniens.

© 2017 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

## 1. Introduction

Cenomanian plant-bearing deposits are fairly common in west-France, and their fossil content has been studied since the mid-19th century (Bongniart, 1849; Crié, 1879). Even though most of the plant remains discussed in recent publications come from Charente-Maritime (Néraudeau et al., 2002, 2005, 2009; Gomez et al., 2004; Peyrot et al., 2005; Moreau et al., 2014), several Cretaceous sand quarries in the historical region of Anjou (consisting of Maine-et-Loire and part of neighbouring departments) have been subjected to numerous palaeobotanical investigations from the 1910s onward (Couffon, 1914; Juignet and Médus, 1971; Azéma et al., 1972; Pons et al., 1980; Berthelin and Pons, 1999; Néraudeau et al., 2013; Valentin et al., 2014).

Hucheloup Quarry (Fig. 1) is one of these. It exposes one of the few remaining Cenomanian outcrops in the vicinity of Angers. It is located 1 km west of the well-known deposits of Le Brouillard Quarry, from which a reasonably rich Cenomanian macroflora (Pons et al., 1976, 1980; Pons, 1979; Nguyen Tu et al., 1999), palynoflora (Pons and Boureau, 1977; Azéma, 1979), mesoflora (Batten et al., 2010) and microfauna preserved within amber (Néraudeau et al., 2013) have been recovered. Le Brouillard Quarry has been inaccessible since 2005, rendering further investigations difficult. Luckily, the Hucheloup fossiliferous bed was discovered in 2006, and has been regarded as a suitable alternative to the loss of Le Brouillard. Néraudeau et al. (2013) compared the palaeontological contents of the two quarries, which, although very similar, differ in that amber is scarce at Hucheloup whereas marine and brackish bivalves are abundant: these occur only rarely at Le Brouillard.

The work presented herein is the result of a full palaeobotanical investigation and focuses on observations on plant compressions/impressions, wood fragments, cuticles, and plant microfossils. Taxonomic, stratigraphic and palaeoenvironmental observations are presented.

## 2. Geological setting

Hucheloup Quarry is located between the villages of Briollay and Ecoflant, 8 km north of Angers (Fig. 1). The quarry deposits consist of an alternation of sand and grey, lignitic, clay beds, and are part of the "Argiles feuilletées du Baugeois" Member (Laminated clays of Baugeois), described by Louail (1984) as the top unit of the "Argiles, sables et gravels of Jumelles et Brissac" Formation (Clays, sands and gravels of Jumelles and Brissac). The latter is considered to be Cenomanian in age and directly overlies Jurassic or altered Palaeozoic strata (Juignet, 1974, 1980; Lasseur, 2008).

During the spring of 2016 a trench was dug to clarify the local succession (Fig. 2). The 5-m section (Fig. 2C) can be divided into three major sedimentary units. From base to top these are:

- unit A: 1.5 m of yellow, slightly clayey sand with intercalations of grey to black lignitic sand (A1, A3, A4) alternating with coarse sand with lignitic accumulations (A2), and green and black, gravely coarse sand on top (A5);
- unit B: 1 m of alternating slightly gravelly, clayey sand (B2, B4) and brown coarse sand (B1, B5) with an intercalation of black lignitic clay (B3). An oxidation surface, appearing as a ferruginous crust, overlies the unit;
- unit C: 2.5 m of fine clayey sand alternating with sandy clay:
  - C1–C4: grey to black fine sand, sometimes slightly clayey with unidirectional cross bedding (slope less than 10°) and an intercalation of lignitic, clayey fine sand (C2),
  - C5: clay and very fine sand, slightly gravelly,
  - C6: lignitic clay and yellow sand, containing pieces of amber and brackish or marine bivalves,
  - C7–C11: grey to black clay, containing bivalves (C7, C8), with intercalations of yellow fine sand lenses (C8), altered at the top of the unit.

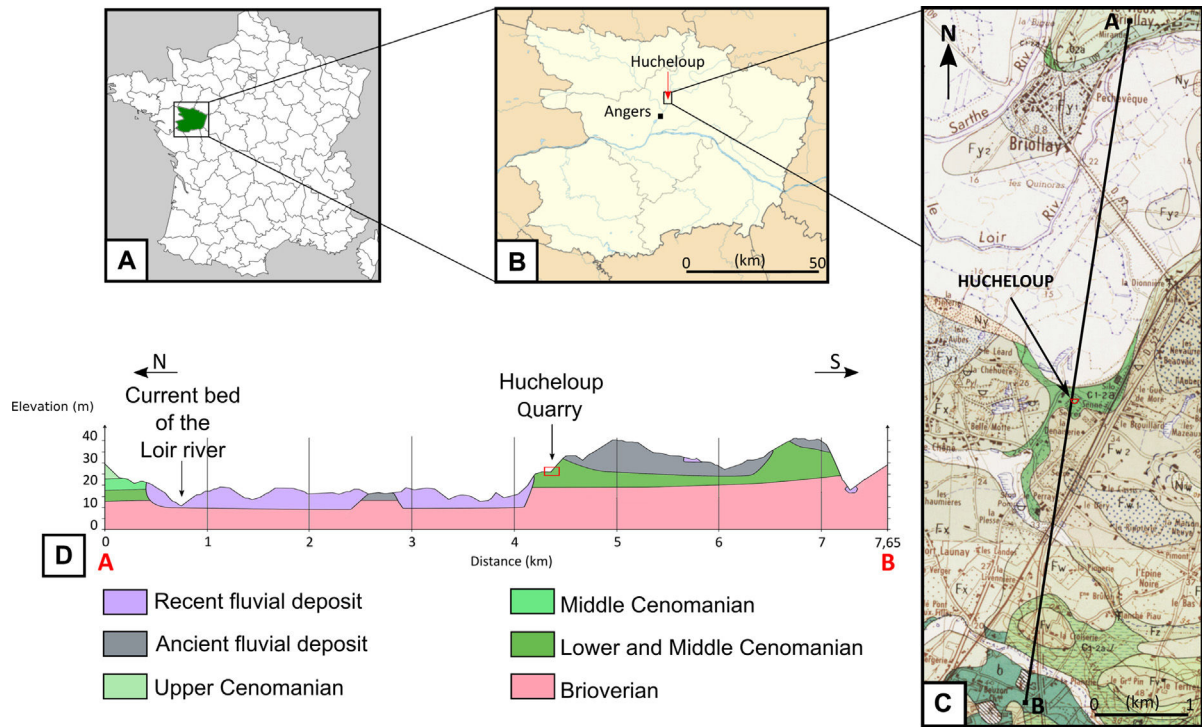
Plant macro- and micro-remains have been recovered from a clay lens less than 10 m<sup>2</sup> located about 30 m north-east of the trench (Fig. 3). The grey clays contain several angular gravel intercalations, and overlie a succession of more or less clayey sands (Fig. 2B), often lignitic, and sometimes containing glauconite (Durand, 2014). Néraudeau et al. (2013) suggested that the clay lens could have been deposited between Units A and B of the Le Brouillard succession. However, there is no clear lateral continuity of the beds within the Hucheloup quarry, rendering challenging the development of a general stratigraphic log and correlations with the succession from Le Brouillard and within other parts of the quarry itself. Two hypotheses can be proposed regarding the local correspondence of the clay lens:

- from a topographic point of view (Fig. 2A), the lens correlates with the A2 lignitic sub-unit, possibly indicating a synchronous deposit in an organic-rich environment;
- from a palaeontological viewpoint, the faunal content of the clay lens is very similar to that of the C7–C8 sub-units.

The second hypothesis seems more plausible: deposition could have occurred at the same time, differences in their elevation being explained by the establishment of sandbars in an estuarine environment.

## 3. Material and methods

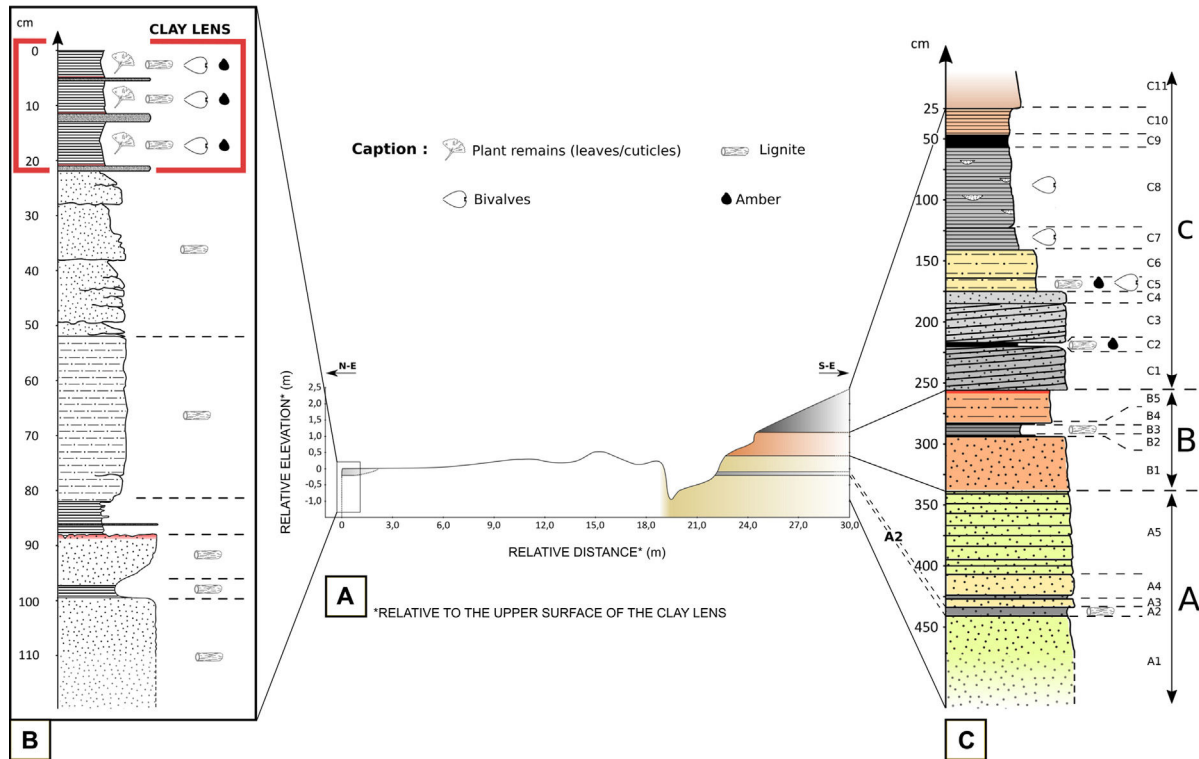
The plant-rich clay lens was found by one of us (MD: Durand, 2014) in 2013. An additional investigation was carried out in 2016 by MD, RF, JDM, DN and FR. During these periods of field



**Fig. 1.** Hucheloup Quarry and its geology. **A.** Location of Maine-et-Loire. **B.** Site location. **C.** Geological map and location of the quarry: black line, axis of the cross-section. **D.** Cross-section.

*La carrière de Hucheloup et sa géologie. A. Localisation du Maine-et-Loire. B. Localisation du site étudié. C. Carte géologique et localisation de la carrière: le trait noir désigne l'axe de la coupe. D. Coupe géologique.*

Modified after *Brossé et al., 1988.*



**Fig. 2.** Geological summary of the Hucheloup succession. **A.** Cross-section between the two outcrops. **B.** Log of the outcrop containing the clay lens. **C.** Main outcrop log.  
*Géologie simplifiée de la carrière de Hucheloup. A. Coupe entre les deux affleurements. B. Coupe de l'affleurement contenant la lentille argileuse à plantes. C. Coupe du principal affleurement.*



**Fig. 3.** Plant-rich clay exposure within Hucheloup Quarry.  
*Affleurement de l'argile riche en restes végétaux dans la carrière de Hucheloup.*  
Photograph: F. Redois.

work, 174 and 180 mostly fossiliferous samples were collected, respectively. They represent a relatively diverse coastal fauna, with about 15 species of bivalves (including *Brachidontes* sp. Swainson and *Protocardia* sp. Beyrich) and a few other invertebrates (arthropods, bryozoans) associated with various plant remains (Néraudeau et al., 2013; Fleury, 2016). This paper focuses on the palaeobotany (leaf impressions, wood fragments, cuticles, spores and pollen grains), so observations below on the invertebrate fauna are restricted to its palaeoenvironmental significance.

### 3.1. Preparation and analytical techniques

#### 3.1.1. Cuticles

Fragments of cuticle were collected after bulk maceration, which consisted of immersion of the samples for 5 h in 30% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and distilled water in order to avoid any exothermic reaction; sieving using a 500 μm mesh; and drying at 70 °C for 12 h (modified after Gomez et al., 2000). They were then sorted under a stereomicroscope and mounted on slides for observation by transmitted light microscopy. Additional observations using a scanning electron microscope (SEM) were carried out at the Service Commun d'Imagerie d'Analyse Microscopique (SCIAM, SFR4208) at Angers (France). Confocal images were acquired with a Nikon A1-Si laser-scanning confocal microscope at the Natural History Museum, London (UK) following the method described by Strullu-Derrien et al. (2015).

#### 3.1.2. Wood remains

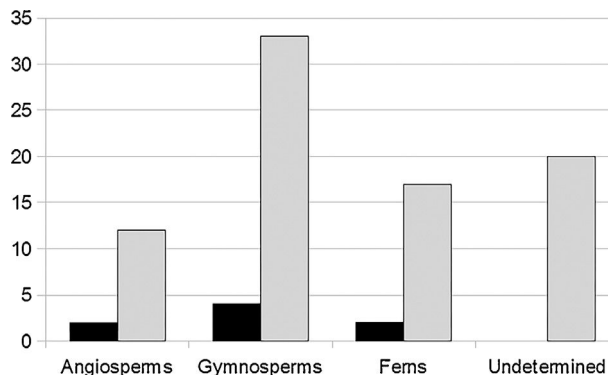
Numerous wood fragments were present on the surface of the clayey slabs but only a few (< 10) were large and/or resistant enough to be examined under the SEM. These were also studied at the SCIAM, Angers.

#### 3.1.3. Palynomorphs

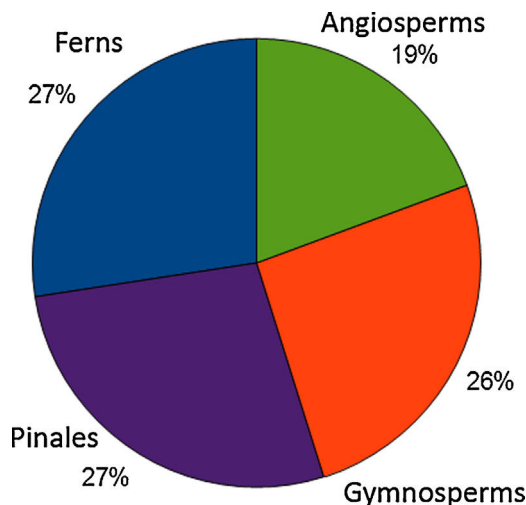
Four samples were examined for their palynological content. All were processed at Aberystwyth University (Wales) in 2015 (QPR3672: QPR is an Aberystwyth University palynological preparation identifier), 2016 (QPR3764) and 2017 (QPR3998, QPR3999) using a standard procedure involving immersion of 10 g of the sample in 10% HCl followed by digestion in 58–62% HF and brief oxidation (15–30 s) of the organic residue in fuming HNO<sub>3</sub>, washing after each stage until the residue was neutral (for further information, see Batten, 1999).

### 3.2. Repository

All the macrofossil, mesofossil and microfossil material discussed herein (leaf impressions, wood, cuticles) is deposited at the Museum of Natural History of Angers (France) and is registered under the following numbers: MHNA.2017.0.300 to MHNA.2017.0.341. The palynological preparations and megaspores are housed in Geological Institute of the University of Rennes I, under the curation numbers IGR-PAL-5711–IGR-PAL-5722 for the palynological slides, and IGR-PAL-5733, IGR-PAL-5734 for the two megaspores illustrated.

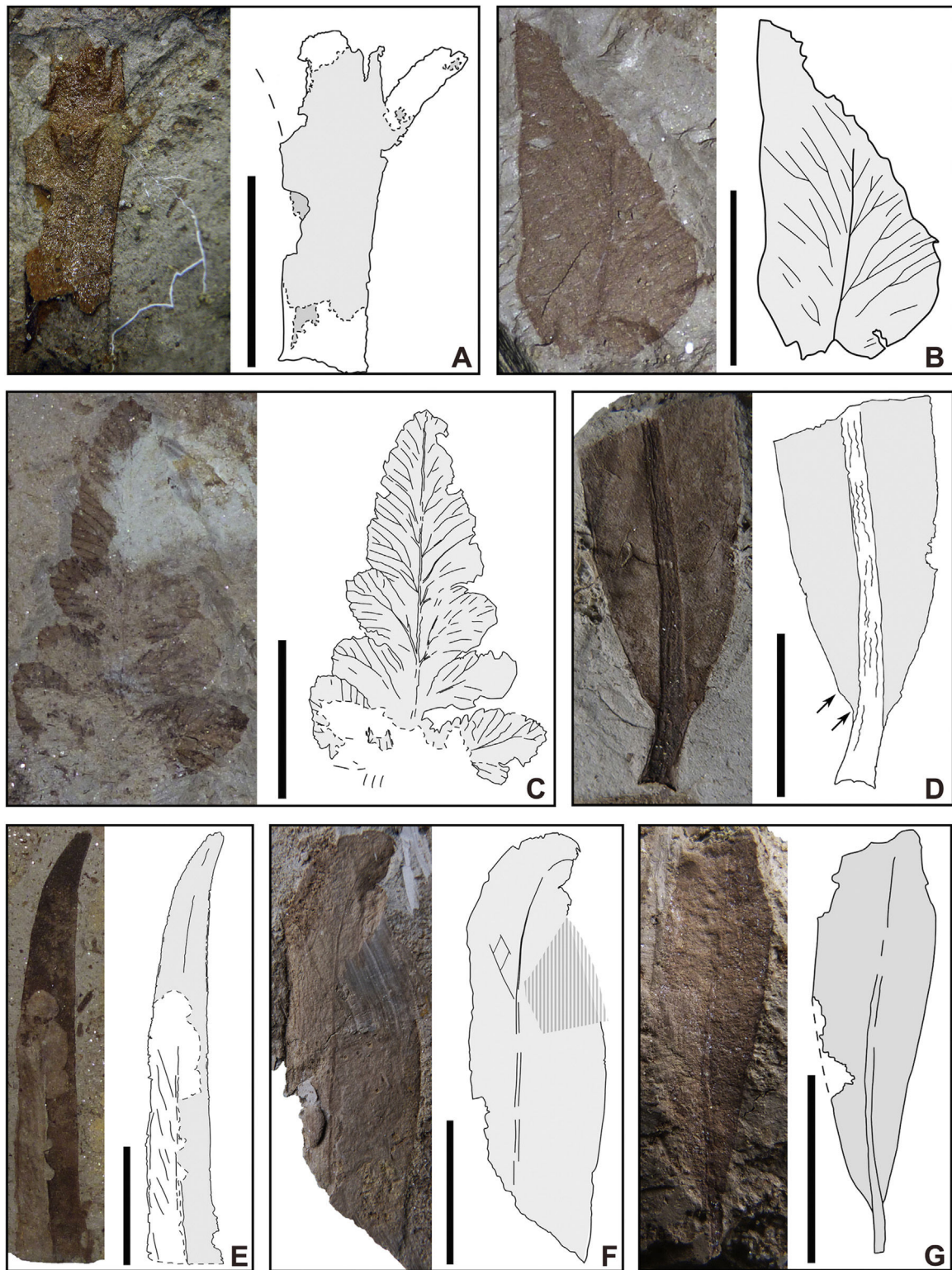


**Fig. 4.** Histograms of the number of plant macrofossil taxa (black) and specimens (grey) recovered from the Hucheloup clay (total number of specimens 82).  
*Histogrammes du nombre de taxons de macrofossiles végétaux (noir) et du nombre de spécimens (gris) récoltés dans l'argile de Hucheloup (nombre total de spécimens 82).*



**Fig. 5.** Floral distribution within the Hucheloup assemblage (micro-remains excluded) following the method of Coiffard et al. (2007). *n* = 62.  
*Assemblage floristique de Hucheloup (microrestes exclus) selon la méthode de Coiffard et al. (2007). n = 62.*





**Fig. 6.** Foliar compressions recovered from the Hucheloup clay lens, and interpretative sketches. **A.** *Frenelopsis alata* (K. Feistmantel) E. Knobloch, 1971 emend. J. Kvaček, 2010. **B.** cf. *Osmunda cretaceae* Samylna, 1964. **C.** *Cladophlebis* sp. **D.** *Dicotylophyllum* sp. 1. **E.** *Eucalyptolaurus* sp. cf. *E. depreii* Coiffard, Gomez, Thiébaud et J. Kvaček, 2009. **F.** *Dicotylophyllum* sp. 3. **G.** *Dicotylophyllum* sp. 2. Scale bars, 5 mm (A, B) and 10 mm (C–G). Arrows: inflexion points. Compressions foliaires récoltées à Hucheloup, et schémas interprétatifs. **A.** *Frenelopsis alata* (K. Feistmantel) E. Knobloch, 1971 emend. J. Kvaček, 2010. **B.** cf. *Osmunda cretaceae* Samylna, 1964. **C.** *Cladophlebis* sp. **D.** *Dicotylophyllum* sp. 1. **E.** *Eucalyptolaurus* sp. cf. *E. depreii* Coiffard, Gomez, Thiébaud et J. Kvaček, 2009. **F.** *Dicotylophyllum* sp. 3. **G.** *Dicotylophyllum* sp. 2. Barres d'échelle, 5 mm (A, B) et 10 mm (C–G). Flèches : points d'inflexion.

## 4. Results

### 4.1. Plant macro-remains

#### 4.1.1. Foliage impressions and compressions

The material collected during the two field trips yielded 82 leaf compressions and impressions in varying states of preservation. Forty-four plants were identified to generic or specific level. Eight genera were distinguished (Fig. 4): *Frenelopsis* Schenk emend. Watson, *Glenrosa* Watson et Fisher, emend. Srinivasan, *Eretmophyllum* Thomas emend. Harris, *Dioonites* Miquel, *Eucalyptolaurus* Coiffard, Gomez, Thiébaud et J. Kvaček, *Dicotylophyllum* Saporta, *Cladophlebis* Brongn., and *Osmunda* Linnaeus. Fifteen leaves were only identifiable to family or higher rank, and 20 were too poorly preserved to be identified. Relative proportions of the main plant groups are as follows: Pinales (27%), ferns (27%), Ginkgoales (26%), angiosperms (19%) and cycads (1%) (Fig. 5).

The 33 specimens of gymnosperms are referred to two genera of Pinales, one genus of Ginkgoales and one genus of Cycadales. *Frenelopsis alata* (K. Feistmantel) E. Knobloch emend. J. Kvaček (fam. Cheirolepidiaceae; Fig. 6A) and ?*Glenrosa* (fam. uncertain) are attributable to the Pinales. The former is the most abundant taxon in the assemblage, and is also known from Le Brouillard (Nguyen Tu et al., 1999). The epidermal features of the cuticles correspond to those described in the diagnosis of *F. alata* as emended by Kvaček (2000) on the basis of Cenomanian material. The presence of a “fringe of long hair sheathing nodal area” (Kvaček, 2000; p. 57) has not been noted. Lateral ramifications have been observed on one specimen (Fig. 6A): the secondary branches develop near the end of the internode, as described by Kvaček (2000), and also by Alvin and Hluštík (1979), and Hluštík (1987) for both *F. alata* and *F. oligotomata*. A unique leafy axial fragment 5 mm long bearing four small (1–2 mm long, <1 mm wide) claw-shaped leaves arranged spirally is questionably attributed to *Glenrosa*, based on the morphological resemblance to the specimens of *Glenrosa* described from another French Cenomanian assemblage by Moreau et al. (2015).

The second most common plant macrofossil is a species of the ginkgoalean fossil-genus *Eretmophyllum*, which refers to Karkeniaceae leaves (Zhou, 1997, 2009), namely *Eretmophyllum obtusum* (Velenovský) J. Kvaček (syn. *E. andegavense* D. Pons, Bourreau et Broutin) (Fig. 7). Despite their abundance, no specimen is sufficiently well preserved to be satisfactorily illustrated. The plant has been identified mainly on the basis of the characters of the cuticles. Its taxonomy is discussed below (Section 5).

A single, poorly preserved, leaf fragment might be attributed to the cycad genus *Dioonites* but it also resembles *Pseudoctenis* Seward, recovered from Cenomanian sediments in Bohemia (Kvaček, 2008). Since remains of *Dioonites* were found in Cenomanian deposits in the nearby quarry of Le Brouillard (Pons, 1979), our specimen is referred to this genus.

Seventeen fern compressions allowed the identification of two taxa: cf. *Osmunda cretacea* Samylinia (fam. Osmundaceae; Fig. 6B) and *Cladophlebis* sp. (fam. uncertain; Fig. 6C).

Twelve specimens of angiosperm foliage were recovered, and two genera, *Eucalyptolaurus* and *Dicotylophyllum*, were identified. The identification of this foliage was challenging owing to poor preservation (fragmentation, loss of venation). Nevertheless, four morphotypes were distinguished, including several specimens of *Eucalyptolaurus* sp. cf. *E. depreii* Coiffard, Gomez, Thiébaud et J. Kvaček (fam. Lauraceae; Fig. 6E), which has been recovered previously from French uppermost Albian–lowermost Cenomanian sediments (Coiffard et al., 2009). The other leaves are attributed to several unidentified species of *Dicotylophyllum*; they are described below.



Fig. 7. Foliar compression of *Eretmophyllum obtusum* (Velenovský) J. Kvaček (syn. *E. andegavense* D. Pons, Bourreau et Broutin, 1976) recovered from the Hucheloup clay lens, and interpretative sketch. Scale bar, 5 mm.

Compression foliaire de *Eretmophyllum obtusum* (Velenovský) J. Kvaček (syn. *E. andegavense* D. Pons, Bourreau et Broutin, 1976) récoltée à Hucheloup, et schéma interprétatif. Barre d'échelle, 5 mm.

4.1.1.1. *Dicotylophyllum* sp. 1. *Description*. Leaf fragment, apparently elliptical in shape, possibly lanceolate, un-lobed, broadly symmetrical, and with an entire margin. Apex missing. Its length cannot be measured; maximum width 9.4 mm (Fig. 6D). Base acute and complex (more than two inflection points in the leaf margin just above the base). Petiole marginal, 1.5 mm wide, 2.5 mm long. Primary venation pinnate, straight and thick, its width decreasing progressively (1.5 mm at the base, 0.9 mm near the centre of the leaf). Secondary venation lost.

*Remarks*. The specimen does not show especially distinctive features. It resembles a Late Cretaceous lauracean leaf (e.g. as seen in Tanai, 1979, pl. 11, Fig. 2) and Cenomanian leaves figured by Greguš and Kvaček (2015) (pl. 13, Fig. 5, pl. 14, Fig. 2).

4.1.1.2. *Dicotylophyllum* sp. 2. *Description*. Leaf fragment, un-lobed, lamina elliptical, possibly lanceolate, asymmetrical in shape, margin entire, apex missing (Fig. 6G). Maximum width 5.7 mm. Base acute and cuneate. Petiole marginal, 0.6 mm wide. Primary venation pinnate, straight, width progressively decreasing from 0.6 mm at the base to 0.2 mm near the centre of the leaf. Secondary venation lost.

*Remarks*. Lauracean leaves have similar outlines (e.g. in Tanai, 1979, as noted above), but without the secondary venation it is not possible to determine the affinity of this morphotype. Similar but larger leaves have been illustrated by Greguš and Kvaček (2015, pls. 9, 10).

4.1.1.3. *Dicotylophyllum* sp. 3. *Description*. One specimen in which the base and lower part of the lamina are missing; compressed asymmetrically, probably as a result of folding during deposition (Fig. 6F). General shape presumably elliptical, margin entire, apex acute, lobed and convex. The lobes could be artefacts of preservation. Primary venation pinnate, straight, narrow, progressively decreasing in width (maximum width of specimen, 0.7 mm), disappearing close to the apex of leaf. Secondary venation brochidodromous, but almost entirely lost.

*Remarks*. This specimen resembles leaves that have been found in lower Cenomanian deposits at Jaunay-Clan, Vienne, western France (Valentin et al., 2014, fig. 5b, c) as well as undetermined



Albian angiosperm leaves reported from north-east Spain by Sender et al. (2012, fig. 8).

#### 4.1.2. Wood fragments

Seven wood fragments were studied and two morphotaxa identified: *Agathoxylon* sp. cf. *A. gardoniense* (Crié) Phillippe (fam. Araucariaceae; Fig. 8A) and ?*Brachyoxylon* Hollick et Jeffrey (fam. uncertain; Fig. 8B). Several fragments have been preserved in an unusual way, showing different degrees of vitrification, which has affected characteristic features, rendering identification impossible. The Cenomanian ginkgoalean wood previously found in the same region by Pons and Vozenin-Serra (1992) has not been encountered again.

#### 4.1.3. Associated organisms

Perforations and grooves were observed on several cuticles. They resemble herbivore feeding traces. Most of the perforations are probably a result of interaction with insects, and the grooves may be linked to fungal colonization. Feeding traces on a few of the leaves (“folivory”) and galls are similar to those described by Wappler and Denk (2011) from lower Tertiary sediments of Svalbard. The wood fragments are occasionally bored. The perpetrators are mostly undetermined but the traces are probably attributable to the ichnospecies *Teredolites clavatus* Leymerie or similar ichnotaxa; a few are morphologically close to the ichnogenus *Asthenopodichnium* Thenius, but less elongated.

### 4.2. Plant micro-remains

#### 4.2.1. Cuticles

Cuticles recovered from bulk maceration of the clay show five types of surface morphology (Table 1), including differing epidermal cell arrangements, presence or absence of stomata, and presence or absence of microrelief, such as ridges. They have been identified as *Eretmophyllum obtusum* (Fig. 9A), *Frenelopsis alata* (Fig. 9B), *Eucalyptolaurus* sp. cf. *E. depreii* (Fig. 10B), and an undetermined cycad. One unusual fragment resembles the cuticle of the female cone scales of the cheirolepidiaceus conifers *Hirmeriella* Hörhammer and *Frenelopsis* (Fig. 10C). The cells on the inner surface of the cuticle are elongated, with curved walls: they sometimes occur as lateral groupings, as illustrated and described by Axsmith and Jacobs (2005, fig. 3G, H) and Pons (1979, pl. VII). The cuticle shown in Fig. 10A is similar to that of *Glenrosa*.

#### 4.2.2. Palynomorphs

Of the four palynological preparations of the Hucheloup clay only one, QPR3764, yielded a reasonably diverse, albeit small, assemblage of palynomorphs. Few were recovered from the other three (QPR3672, 3998, 3999) and most of these are very poorly preserved, unidentifiable specimens and modern contaminants: only *Gleicheniidites senonicus* Ross is comparatively easy to recognize and relatively common. In QPR3764, fern spores, along with a few representatives of the lycophytes, are taxonomically and numerically dominant (Fig. 11A–J). Most are long-ranging forms that are commonly encountered in Cenomanian sediments. In addition to *Gleicheniidites senonicus* (Fig. 11F), they include *Cicatricosisporites* sp. cf. *C. australiensis* (Cookson) Potonié (Fig. 11I), *Cyathidites australis* Couper (Fig. 11J), *Densoisporites* sp. (Fig. 11C) and *Patellasporites tavadensis* Groot et Groot (Fig. 11H). Also present are species that are generally scarce in Cenomanian deposits and more typical of Lower Cretaceous strata, such as *Aequitriradites verrucosus* (Cookson et Dettmann) Cookson et Dettmann (Fig. 11B), *Coronatispora valdensis* (Couper) Dettmann (Fig. 11A), *Foraminisporis wonthaggiensis* (Cookson et Dettmann) Dettmann (Fig. 11G), and *Staplinisporites caminus* (Balme) Pocock (Fig. 11E).

The gymnosperm component of the assemblage is mainly represented by saccate and inaperturate pollen grains, including *Araucariacites australis* Cookson (Fig. 11N), *Callialasporites dampieri* (Balme) Dev (Fig. 11M), *C. trilobatus* (Balme) Dev (Fig. 11L) and *Cerebropollenites mesozoicus* (Couper) Nilsson (Fig. 11P), along with a few bisaccates (Fig. 11K, O). Curiously, no pollen grains referable to the cheirolepidiacean morphogenus *Classopollis* have been found. Only five specimens of angiosperm pollen grains were recorded. These consist of two monosulcate species and one tricolpate form, respectively *Clavatipollenites* sp. (Fig. 11R), *Liliacidites textus* Norris (Fig. 11S), and cf. *Tricolpopollenites parvulus* Groot et Penny (Fig. 11T, U). No dinoflagellate cysts were encountered, but the presence of a probable representative of the freshwater algal genus *Ovoidites* (Fig. 11Q) was noted.

#### 4.2.3. Megaspores

A very small assemblage of megaspores was recovered from a mesofossil preparation (MFP515) of the same sample as palynomorph preparation QPR3672. Two of the specimens recovered are referable to *Molaspora lobata* (Dijkstra) Hall in Hall and Peake (Fig. 12A). A third is attributable to a species of *Ariadnaesporites* (Fig. 12B), and there is also a single specimen of *Bacutriteles* sp. The presence of all three morphotypes is consistent with a Cenomanian age determination.

## 5. Discussion

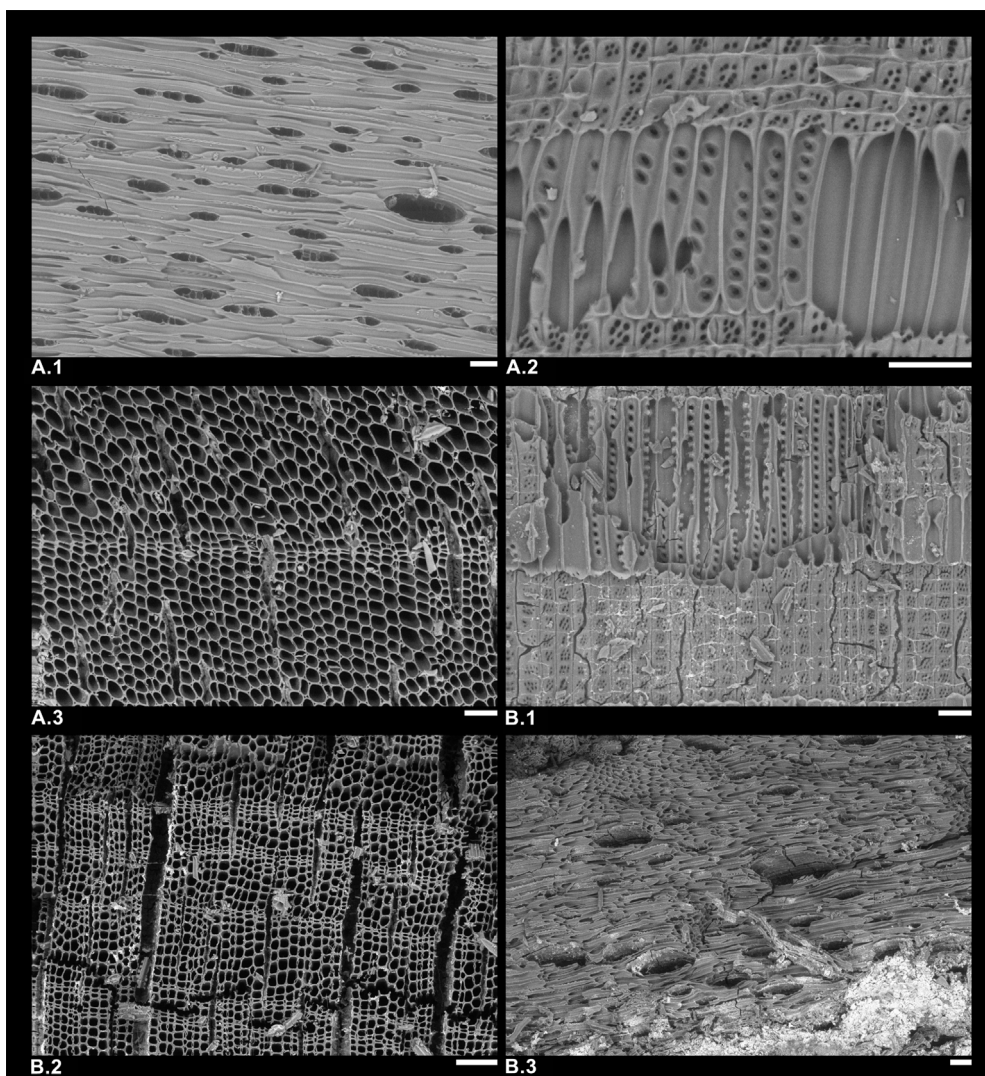
### 5.1. Taxonomic considerations on the Hucheloup ginkgoalean leaves

There seems to be significant disagreement concerning the taxonomy of the numerous ginkgoalean leaves commonly found in Cenomanian estuarine deposits in Europe. Abundant at Hucheloup, they were also encountered in large numbers at Le Brouillard. Pons et al. (1976) attributed the latter to the genus *Eretmophyllum* and described a new species, *E. andegavense*. However, this species was transferred to the genus *Nehvizdya* Hluštík by Gomez et al. (2000) owing to the absence of papillae on the stomatal apparatus, a criterion that we consider further here.

Hluštík (1977) distinguished the genera *Nehvizdya* and *Eretmophyllum* on the basis of the absence of secretory tracts and interstitial veins in the former. However, Harris et al. (1974), who provided an emended diagnosis of *Eretmophyllum*, did not consider the presence of secretory tracts to be a diagnostic feature (“...resin bodies often [our italics] present”, p. 56). According to Kvaček (1999), who regarded *Nehvizdya* as a junior synonym of *Eretmophyllum*, the same applies to the presence of interstitial veins. Thus, even if interstitial veins are present on the specimens from Hucheloup (our material) and Le Brouillard (Pons et al., 1976) respectively, the ginkgoalean leaves found in Hucheloup are considered to be referable to *Eretmophyllum*.

The criterion of Gomez et al. (2000) for reaffirming the existence of the two genera was the constant absence of papillae on the stomatal apparatus of some *Eretmophyllum*-like leaves, which they regarded as sufficiently characteristic to associate them with *Nehvizdya*. However, in their diagnoses of two species of *Eretmophyllum*, *E. pubescens* and *E. whitbiense*, Harris et al. (1974) noted that papillae are often present. They did not seem to regard the occurrence of the latter to be strongly diagnostic, even at species level. Moreover, the assumption made by Gomez et al. (2000) is unsupported by Zhou (1997), who asserted that cuticular analysis is not appropriate for discrimination at generic level, but essential to differentiate species.

The presence of papillae could, in fact, be an ecophenotypic phenomenon. This has been observed in both extant and fossil plants.



**Fig. 8.** SEM micrographs of sections of wood recovered from the Hucheloup clay lens. **A.** *Agathoxylon* sp. cf. *A. gardoniense* (Crié) Phillippe, 2002. A. 1. Tangential view. A. 2. Radial view. A. 3. Cross-sectional view. **B.** *?Brachyoxylon* Hollick et Jeffrey, 1909. B.1. Radial view. B. 2. Cross-sectional view. B. 3. Tangential view. Scale bars, 40  $\mu\text{m}$  (A. 1–A. 3, B. 1) and 100  $\mu\text{m}$  (B. 2, B. 3).

Vues au MEB de fragments de bois collectés à Hucheloup. **A.** *Agathoxylon* sp. cf. *A. gardoniense* (Crié) Phillippe, 2002. A. 1. Vue tangentielle. A. 2. Vue radiale. A. 3. Vue transversale. **B.** *?Brachyoxylon* Hollick et Jeffrey, 1909. B. 1. Vue radiale. B. 2. Vue transversale. B. 3. Vue tangentielle. Barres d'échelle, 40  $\mu\text{m}$  (A. 1–A. 3, B. 1) et 100  $\mu\text{m}$  (B. 2, B. 3).

Watson (1977) described such a situation in Lower Cretaceous specimens of *Pseudofrenelopsis parceramosa* (Fontaine) Watson. Some bore papillae and others did not at different locations, even within the same outcrop. However, Watson did not discuss in detail the reasons for their presence or absence. The possible ecophenotypic origin of papillae within stomatal apparatuses was proven by Steinthorsdottir et al. (2011) for Bennettitales from Triassic/Jurassic boundary deposits. While insisting that papillae should not be used to separate genera, they asserted that their origin was probably not only genetic but also ecological, and linked to micro-environmental differences. Previously, both Pons (1979) and Hlušík (1987) had suggested that the presence of papillae on leaves could be regarded as an adaptation to xerophytic conditions associated with a coastal environment.

It should be noted that all of the specimens used by Hlušík (1977) to describe *Nehvizdya* were recovered from clayey fresh-water sediments with *Frenelopsis alata* in association. The plants providing the leaves probably shared a similar environment, if the specimens are regarded as para-autochthonous, which seems reasonable because the leaves illustrated by Hlušík (1977) are rather well preserved. Added to this, impressions from the Jurassic of

Yorkshire, identified as *Eretmophyllum*, have only been recovered from sediments that were deposited in an environment subjected to marine influence (van Konijnenburg-van Cittert and Morgans, 1999). Thus, the specimens described by Harris et al. (1974) could well have belonged to plants that evolved in a more coastal environment than their Czech relatives. It is possible that the Czech, French and English ginkgoalean leaves only express ecophenotypical differences linked to water stress and, therefore, should all be identified as *Eretmophyllum*.

To conclude, the approach of Kvaček (1999), who regarded *Nehvizdya* as a junior synonym of *Eretmophyllum*, has been maintained and, therefore, the name *Eretmophyllum obtusum* is used herein. We think that the criteria applied by Hlušík (1977, 1986) and Gomez et al. (2000) to distinguish between *Eretmophyllum* and *Nehvizdya* are inadequate, being applicable only at species level.

## 5.2. Stratigraphic implications of the plant microfossils recovered

The miospore assemblage overall is rather different from those that have been recorded previously from French Cenomanian strata, which typically include specimens attributable to the genera

**Table 1**

Diagnostic features of the identified cuticles recovered from the Hucheloup clay lens.

Caractères diagnostiques pour l'identification des cuticules récoltées dans l'argile à plantes de Hucheloup.

	<i>Eretmophyllum obtusum</i>	<i>Eucalyptolaurus</i> sp. cf. <i>depreii</i>	Cheirolepidiaceae
<i>Stomatal apparatus</i>			They have not been observed
Stomatal distribution	Amphistomatic (more numerous on abaxial face)	?Hypostomatic	\
Stomatal arrangement	Scattered on stripes between veins	Scattered between veins	\
Type	Actinocytic, monocyclic or partially dicyclic	Cyclocytic, dicyclic	\
Pitting	Yes	Yes	\
Orientation of stomatal aperture	Random	Random	\
Surface around pit	Thickened ring	No	\
Papillae	No	No	\
<i>Subsidiary cells</i>			
Number	5 to 7, usually 6	2	\
Shape	Tetragonal, elongate, curved	Tetragonal, elongate	\
Average length	30 µm	36 µm	\
Average width	18 µm	12 µm	\
Papillae	No	No	\
<i>Ordinary epidermal cells</i>			
Shape	Polygonal, usually tetragonal	Polygonal	Tetragonal, elongate
Shape (on vein surface)	Rectangular, elongate	Tetragonal, often rectangular, elongate	\
Average length	33 µm	41 µm	62 µm
Average width	20 µm	19 µm	14 µm
Average length (on vein surface)	30 µm	37 µm	\
Average width (on vein surface)	17 µm	17 µm	\
Anticlinal walls	Straight to slightly curved	Straight to slightly curved	Curved
Anticlinal walls (on vein surface)	Straight to slightly curved	Slightly curved to straight	\
Outer surface structures	No	Striation/ridges (on vein surface)	No
<i>Trichomes</i>			
Presence	?Absent	Present	Absent
Number of surrounding cells	\	5 to 6	\
Shape of surrounding cells	\	Mostly unchanged	\
	<i>Frenelopsis alata</i>	? <i>Glenrosa</i>	
<i>Stomatal apparatus</i>		Stomatal crypts	
Stomatal distribution	Hypostomatic	\	Crypts irregularly scattered
Stomatal arrangement	Well defined rows	\	Crypts length : 320 µm–50 µm
Type	Actinocytic, monocyclic	\	Crypts width : 170 µm–50 µm
Pitting	Yes	\	Shape : elliptic, oval, sometimes round
Orientation of stomatal aperture	Unknown	\	Orientation : longitudinal
Surface around pit	Not clearly observed	\	
Papillae	Present	\	
<i>Subsidiary cells</i>			
Number	4 to 5	\	
Shape	Tetragonal elongate, curved	\	
Average length	24 µm	\	
Average width	13 µm	\	
Papillae	Yes (4–5)	\	
<i>Ordinary epidermal cells</i>			
Shape	Polygonal, sometimes square or rectangular	Tetragonal, elongate	
Shape (on vein surface)	\	\	
Average length	22 µm	37 µm	
Average width	17 µm	19 µm	
Average length (on vein surface)	\	\	
Average width (on vein surface)	\	\	
Anticlinal walls	Straight to slightly curved	Straight to slightly curved	
Anticlinal walls (on vein surface)	\	\	
Outer surface structures	No	No	
<i>Trichomes</i>			
Presence	?Absent	Present	
Number of surrounding cells	\	4 to 6	
Shape of surrounding cells	\	Tetragonal, elongate to widely deformed	

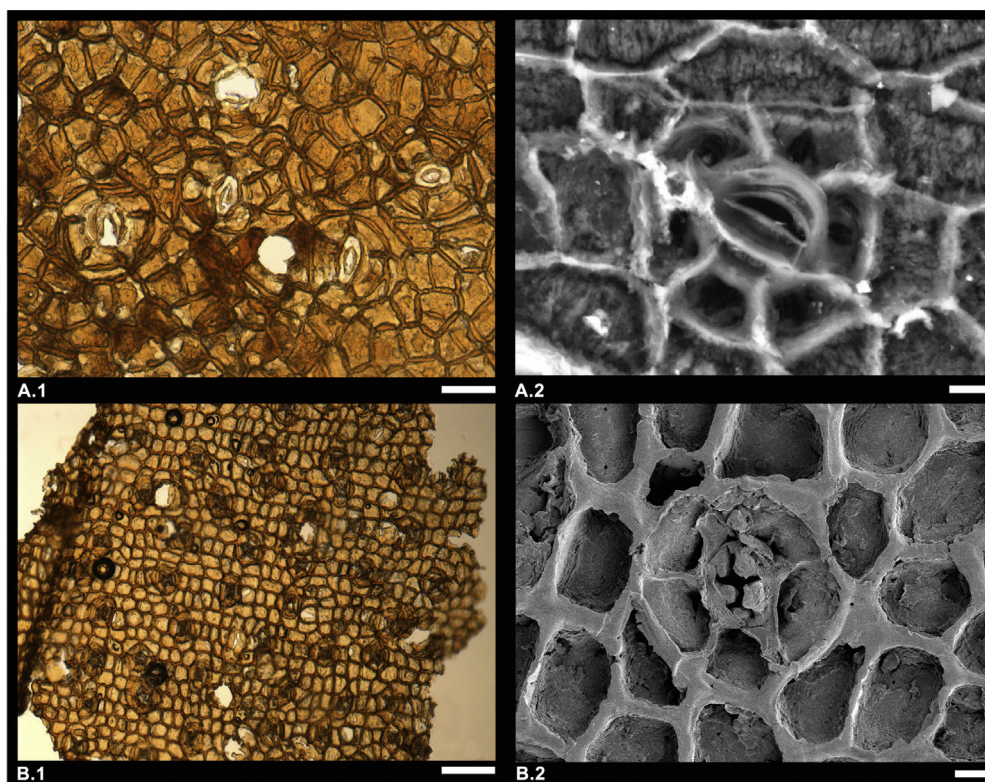
*Appendicisporites*, *Camarozonosporites*, *Microreticulatisporites*, and members of the Normapolles group from the middle Cenomanian onwards (Azéma and Ters, 1971; Azéma et al., 1972; Azéma et al., 1990; Médus and Triat, 1969; Peyrot et al., 2005). As noted above (Section 4.2.2), some of the spores found in preparation QPR3764 occur more often in Lower Cretaceous deposits than in those of Cenomanian age (Fig. 13).

According to Burden and Hills (1989), *Coronatispora valdensis* is widespread in Tithonian–Cenomanian deposits in the Northern Hemisphere, although it has also been recorded in Aalenian–Kimmeridgian sediments in Normandy and north-western Germany (Srivastava, 1987). In France, it has only been

reported previously from Jurassic (Srivastava, 1987), “Wealden” (Deák and Combaz, 1967) and Aptian strata (Arnaud-Vanneau and Médus, 1977). In Europe, this species is typical of uppermost Jurassic and Lower Cretaceous sediments (Couper, 1958; Kemp, 1970; Antonescu, 1973; Dörhöfer and Norris, 1977; Batten, 1979), and has only been recovered from Cenomanian strata by Svobodová (1990) in the Czech Republic.

*Staplinisporites caminus* is also considered typical of Upper Jurassic and Lower Cretaceous miospore assemblages, although it has been recorded once from French Cenomanian sediments by Azéma et al. (1990). However, these authors only list the species. The lack of an illustration means that their identification cannot be confirmed.





**Fig. 9.** Gymnosperm cuticles recovered from the Hucheloup clay lens. **A.** *Eretmophyllum obtusum* (Velenovský) J. Kvaček (syn. *E. andegavense* Pons, Bourreau et Broutin, 1976). A. 1. Abaxial surface of cuticle (light microscopy). A. 2. Stomatal apparatus, internal face (SEM micrograph). **B.** *Frenelopsis alata* (K. Feistmantel) E. Knobloch, 1971 emend. J. Kvaček, 2010. B. 1. Abaxial surface of cuticle (light microscopy). B. 2. Stomatal apparatus, internal face (SEM micrograph). Scale bars represent 10  $\mu\text{m}$  (A. 2, B. 2), 50  $\mu\text{m}$  (A. 1) and 100  $\mu\text{m}$  (B. 1).

*Cuticules de gymnospermes collectées à Hucheloup. A.* *Eretmophyllum obtusum* (Velenovský) J. Kvaček (syn. *E. andegavense* Pons, Bourreau et Broutin, 1976). A. 1. Surface abaxiale de la cuticule (au microscope photonique). A. 2. Appareil stomatique, face interne (cliché MEB). **B.** *Frenelopsis alata* (K. Feistmantel) E. Knobloch, 1971 emend. J. Kvaček, 2010. B. 1. Surface abaxiale de la cuticule (au microscope photonique). B. 2. Appareil stomatique, face externe (cliché MEB). Barres d'échelle : 10  $\mu\text{m}$  (A. 2, B. 2), 50  $\mu\text{m}$  (A. 1) and 100  $\mu\text{m}$  (B. 1).

*Aequitriradites verrucosus* has not previously been reported from France. Batten (1979) recorded it from Aptian–Albian sediments in the Bay of Biscay. It occurs rarely elsewhere in Europe, but has nonetheless been documented from Aptian deposits in England (Ruffell and Batten, 1994) and Wealden-type facies in Germany (Döring, 1964). In Europe and Canada, *A. verrucosus* occurs in strata ranging in age from Late Berriasian (Dörhöfer, 1979) to Aptian–Albian (Batten, 1979; Burden and Hills, 1989).

The presence of these taxa in Cenomanian deposits might imply an older (Albian) geological age for the Hucheloup clay. However, there is no evidence of deposits older than Cenomanian in the vicinity of Angers, or even in the western part of the Paris Basin (Juignet, 1974; Louail, 1984; Brossé et al., 1989; Lasseur, 2008).

It is also surprising that, despite the presence of *Frenelopsis alata*, no specimens of *Classopollis* were encountered in the Hucheloup deposits. This cheirolepidiacean pollen is usually typical of Cenomanian palynomorph assemblages from lignitic sediments and commonly occurs together with leafy axes of *F. alata* in beds of this age in western France. By contrast, numerous specimens of *Classopollis* were recovered from the Cenomanian outcrop of Le Brouillard, only a few hundred metres from Hucheloup (Azéma, 1979). Similar associations have been recorded from western France at Ecommoy (Sarthe) and Loudun (Vienne), where palynological preparations of Cenomanian lignitic clay yielded typical estuarine assemblages dominated by *Classopollis*, *Appendicisporites/Cicatricosisporites* and *Gleicheniidites* (Juignet and Médus, 1971; Azéma et al., 1972; Louail, 1984).

The lack of *Classopollis* in any of the preparations, but in particular in QPR3764, the most productive sample, despite the fact that cheirolepidiacean remains are common in the clay, might be

a result of different settling regimes. Sediments that are rich in plant debris do not always yield many palynomorphs because of the effects of winnowing, as in the lower Cenomanian clay of Puy-Puy in Charentes, which is very rich in leaves and leafy axes, but devoid of palynomorphs (Peyrot et al., 2005).

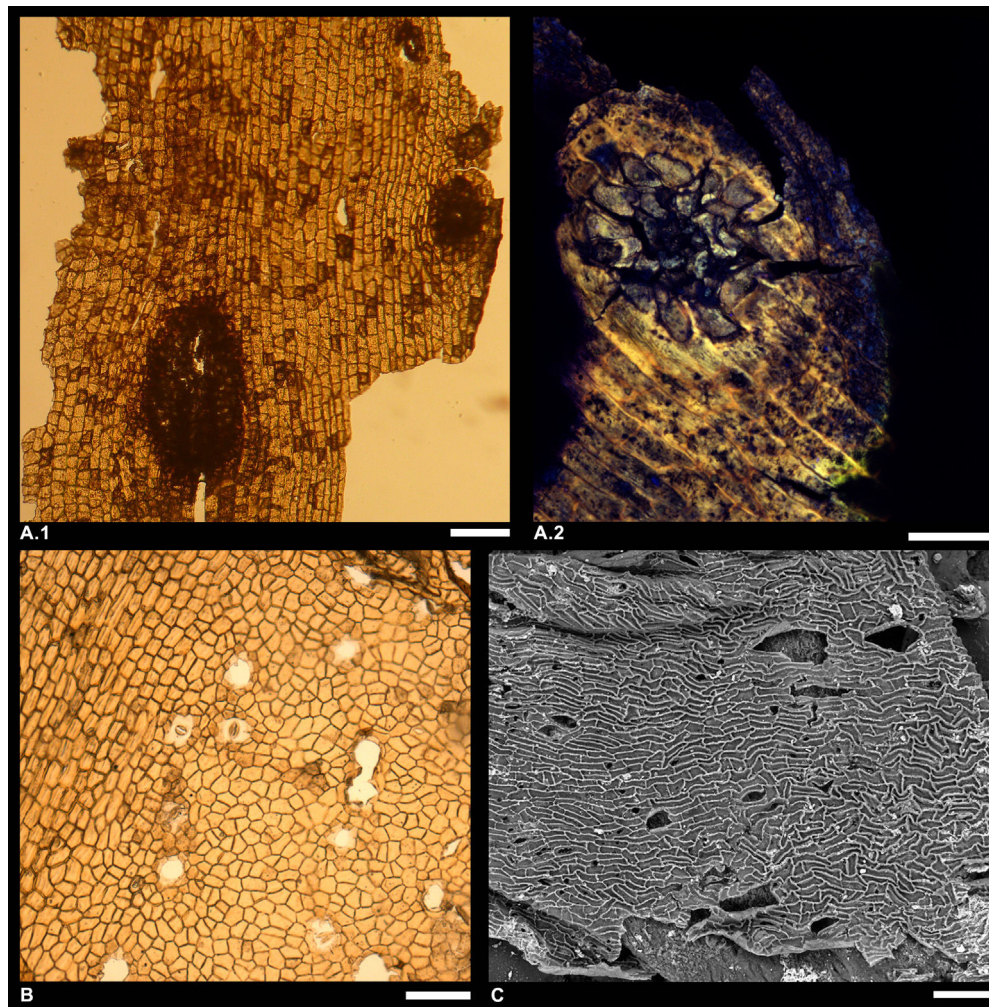
This might explain why, apart from containing *Gleicheniidites senonicus*, QPR3672 yielded only very poorly preserved, unidentifiable palynomorphs and modern contaminants, whereas the mesofossil preparation of the same sample (MFP515) yielded a few megaspores and cuticle fragments that are likely to be in situ. The oldest representatives of *Molaspora lobata* have been recovered from Albian rocks in Australia (Tosolini et al., 2002), but the majority of examples are from Cenomanian and younger Cretaceous strata, as are most species of *Ariadnaesporites* (Kovach and Batten, 1989). The single specimen of *Bacutirletes* sp. is probably not age-diagnostic, but the association of all three taxa is consistent with a Cenomanian age determination.

The lack of miospores that unequivocally indicate a Cenomanian age is unfortunate, but in such a small assemblage overall, this is not so surprising. On the other hand, the presence of some miospores that are usually more typical of Aptian–Albian deposits is less easily explained.

### 5.3. Palaeoenvironmental interpretation

The “Argiles, sables et graviers de Jumelle et Brissac” Formation was deposited within a fluvial system not far from the coast according to Louail (1976, 1979, 1984). Moreover, the coastal-estuarine sediments of Le Brouillard accumulated in a lagoon separated from the ocean by sandbars when the climate was warm and generally





**Fig. 10.** Diverse cuticles recovered from the Hucheloup clay lens. **A.** ?*Glenrosa* Watson et Fisher, 1984 emend. Srinivasan, 1992. **A. 1.** Stomatal crypts, external face (light microscopy). **A. 2.** Stomatal crypt, external face (confocal microscopy). **B.** Abaxial surface of cuticle of *Eucalyptolaurus* sp. cf. *E. depreii* Coiffard, Gomez, Thiébaud et J. Kvaček, 2009 (light microscopy). **C.** Cuticle interpreted as cheirolepidiaceous ovulate cone scale epidermis, internal face (SEM micrograph). Scale bars represent 50  $\mu\text{m}$  (A. 2) and 100  $\mu\text{m}$  (A. 1, B, C).

*Cuticules collectées à Hucheloup.* **A.** ?*Glenrosa* Watson et Fisher, 1984 emend. Srinivasan, 1992. **A. 1.** *Cryptes stomatiques, face externe (en microscopie photonique)*. **A. 2.** *Cryptes stomatiques, face externe (microscopie confocale)*. **B.** *Surface abaxiale de la cuticule d'Eucalyptolaurus sp. cf. E. depreii Coiffard, Gomez, Thiébaud et J. Kvaček, 2009 (microscopie photonique)*. **C.** *Cuticule interprétée comme l'épiderme d'une écaille de cône de cheirolepidiacée, face interne (cliché MEB)*. Barres d'échelle : 50  $\mu\text{m}$  (A. 2) and 100  $\mu\text{m}$  (A. 1, B, C).

dry (Pons and Boureau, 1977; Pons, 1979; Berthelin and Pons, 1999; Nguyen Tu et al., 1999).

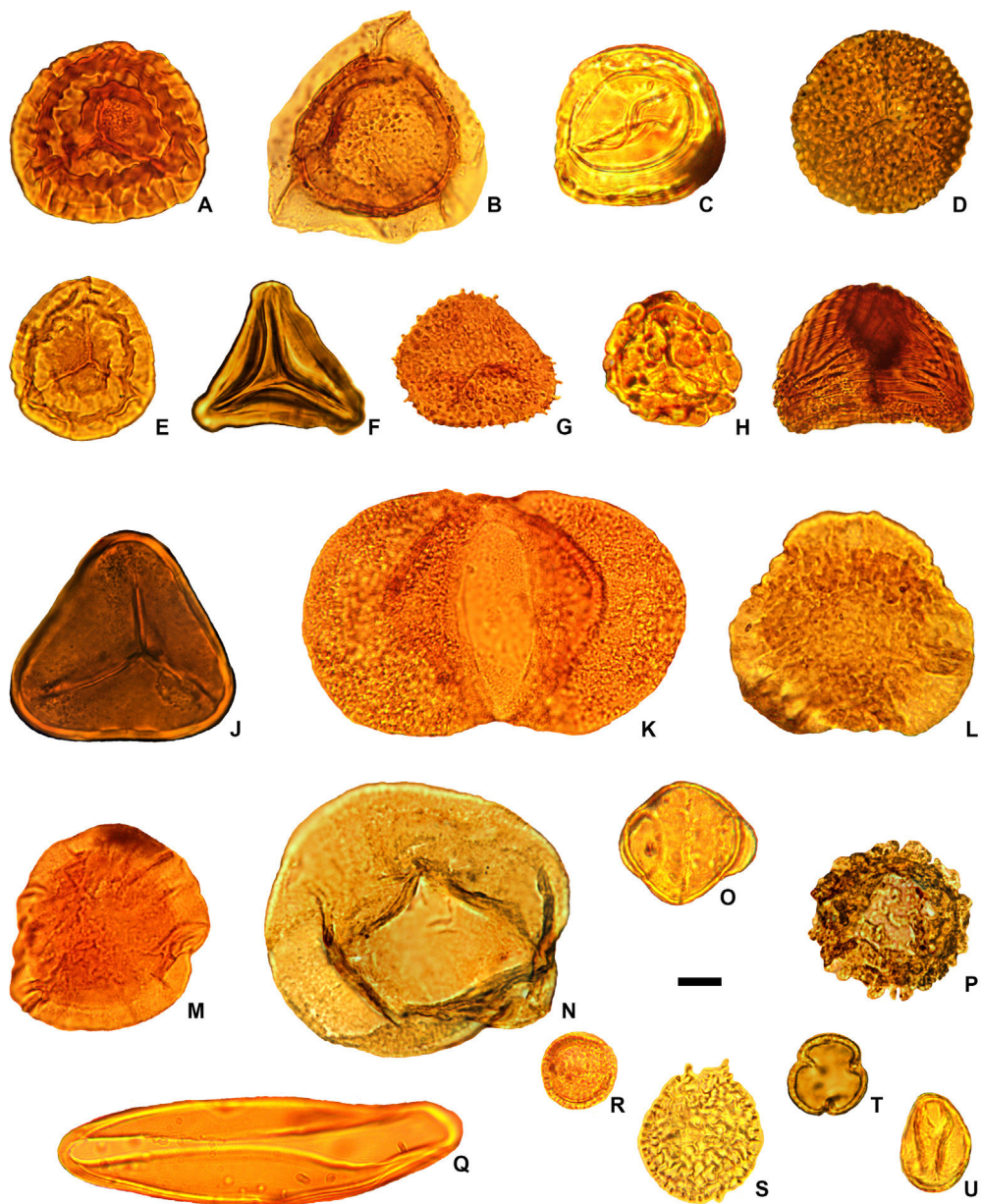
The numerous, very fragmented plant macrofossils and well-preserved brackish, sometimes marine, bivalves in the argillaceous deposits of Hucheloup indicate that deposition occurred in an environment that was under both marine and terrestrial influences. The quality of preservation of the flora (mostly fragmentary and disarticulated leaves) is consistent with a high degree of transport, indicating that the vegetation represented did not grow close to the site of deposition. By contrast, the brackish-water bivalves are often exceptionally well preserved, and therefore probably (sub-) autochthonous. Hence, it seems reasonable to assume that deposition took place in a brackish environment into which a fluvial system brought terrestrial detritus. Both *Frenelopsis* and *Eretmophyllum*, the most abundant plant fossils in the clays, are commonly found in sediments reflecting coastal and brackish Cenomanian environments in Europe (Coiffard et al., 2007).

The floristic distribution shown on Fig. 5 is characteristic of a Cenomanian floodplain and/or a typical lagoon in western Europe (Coiffard et al., 2007). The Hucheloup clays could well have been deposited in a brackish lagoon into which plant remains were

transported by air and water from inland (Fig. 14). This is consistent with the geological and sedimentological data previously presented by Néraudeau et al. (2013). However, another hypothesis must be considered. The presence of a plant-rich clay lens above coarser sediments (e.g. sands/sandstones) usually suggests sedimentation in an abandoned channel or on sandbar ledges (Greenwood, 1991). Notwithstanding the presence of the bivalves, the site of deposition could have been more upstream than a brackish lagoon under marine influence. The megaspores *Molaspora lobata* and *Aridnaesporites* are both products of water ferns and fit well with an upstream origin.

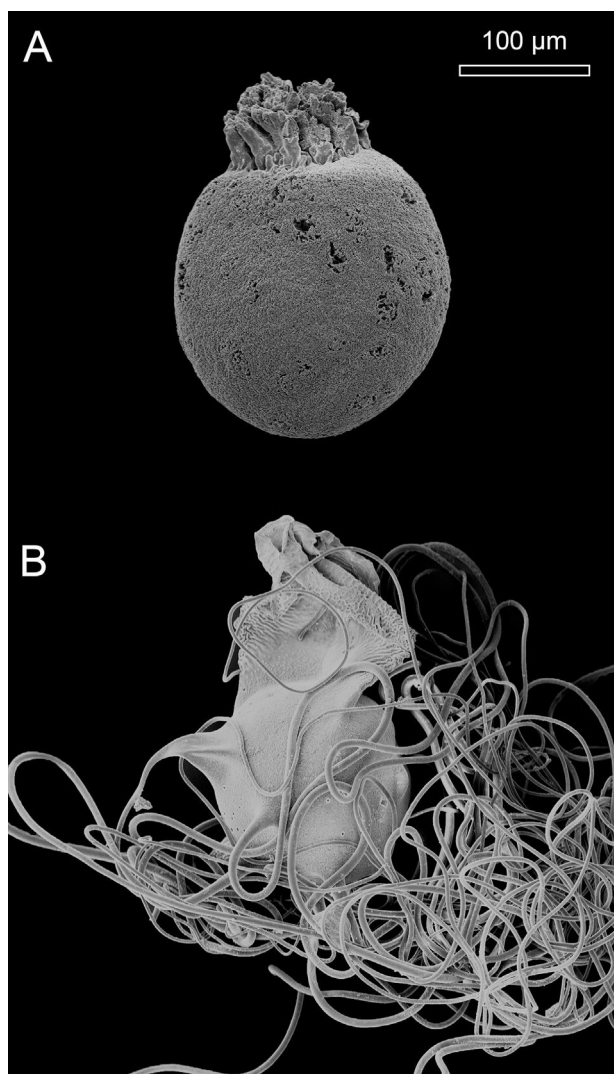
Any floristic assemblage should be considered as representing different subsets of the local vegetation and should allow the reconstruction of several sub-environments (Ferguson, 1985; Greenwood, 1991). Two different subsets of the floral mosaic seem to stand out here. The conifers *Frenelopsis alata* and *Glenrosa* exhibit several xerophytic features that suggest resilience to salt stress (Pons, 1979; Nguyen Tu et al., 1999). Although remains are fragmentary and suggest significant transport before deposition, it probably prospered in coastal situations, including around the lagoon. The distribution of *Eretmophyllum obtusum* is less clearly





**Fig. 11.** Palynomorphs recovered from the Hucheloup lignitic clay lens. Accompanying data are palynological preparation and slide numbers prefixed by QPR followed by England Finder coordinates. **A.** *Coronatispora valdensis* (Couper, 1958) Dettmann, 1963; QPR3764.1, C30.2. **B.** *Aequitriradites verrucosus* (Cookson et Dettmann, 1958) Cookson et Dettmann, 1961; QPR3764.1, F41.3. **C.** ?*Densoisporites* sp.; QPR 3998.3, S45.3. **D.** *Foveosporites* sp. cf. *Microreticulatisporites crassixinuos* Brenner, 1963; QPR3764.1, J28.0. **E.** *Staplinisporites caminus* (Balme, 1957) Pocock, 1962; QPR3764.3, H46.3. **F.** *Gleicheniidites senonicus* Ross, 1949; QPR3764.4, M55.0. **G.** *Foraminisporis wonthaggiensis* (Cookson et Dettmann, 1958) Dettmann, 1963; QPR3764.1, M30.0. **H.** *Patellasporites tavaredensis* Groot et Groot, 1962; QPR 3998.3, U42.4. **I.** *Cicatricosisporites* sp. cf. *C. australiensis* (Cookson, 1953) Potonié, 1956; QPR3764.1, L41.0. **J.** *Cyathidites australis* Couper, 1953; QPR3764.4, G45.3. **K.** *Abietinaepollenites* sp.; QPR3764.1, R26.3. **L.** *Callialasporites trilobatus* (Balme, 1957) Dev, 1961; QPR3764.1, L33.0. **M.** *Callialasporites dampieri* (Balme, 1957) Dev, 1961; QPR3764.1, Q27.0. **N.** *Araucariacites australis* Cookson, 1947; QPR3764.3, X28.0. **O.** *Phyllocladites* sp.; QPR3998.3, K27.0. **P.** *Cerebropollenites mesozoicus* (Couper, 1958) Nilsson, 1958; QPR3764.3, F40.4. **Q.** *Ovoidites* sp. cf. *O. parvus* (Cookson et Dettmann, 1958) Nakoman, 1966; QPR3764.4, V39.0. **R.** *Clavatipollenites* sp.; QPR3998.4, V38.4. **S.** *Liliacidites textus* Norris, 1967; QPR3764.3, S26.2. **T, U.** cf. *Tricolpopollenites parvulus* Groot et Penny, 1960; QPR3764.4, X28.0, B31.3. Scale bar: 10  $\mu$ m.

*Palynomorphes des argiles ligniteuses de Hucheloup. Les données associées sont les numéros des préparations et lames palynologiques précédées par QPR, et suivies par les coordonnées England Finder. A.* *Coronatispora valdensis* (Couper, 1958) Dettmann, 1963 ; QPR3764.1, C30.2. *B.* *Aequitriradites verrucosus* (Cookson and Dettmann, 1958) Cookson and Dettmann, 1961 ; QPR3764.1, F41.3. *C.* ?*Densoisporites* sp. ; QPR 3998.3, S45.3. *D.* *Foveosporites* sp. cf. *Microreticulatisporites crassixinuos* Brenner, 1963 ; QPR3764.1, J28.0. *E.* *Staplinisporites caminus* (Balme, 1957) Pocock, 1962; QPR3764.3, H46.3. *F.* *Gleicheniidites senonicus* Ross, 1949; QPR3764.4, M55.0. *G.* *Foraminisporis wonthaggiensis* (Cookson et Dettmann, 1958) Dettmann, 1963 ; QPR3764.1, M30.0. *H.* *Patellasporites tavaredensis* Groot et Groot, 1962 ; QPR 3998.3, U42.4. *I.* *Cicatricosisporites* sp. cf. *C. australiensis* (Cookson, 1953) Potonié, 1956 ; QPR3764.1, L41.0. *J.* *Cyathidites australis* Couper, 1953 ; QPR3764.4, G45.3. *K.* *Abietinaepollenites* sp. ; QPR3764.1, R26.3. *L.* *Callialasporites trilobatus* (Balme, 1957) Dev, 1961 ; QPR3764.1, L33.0. *M.* *Callialasporites dampieri* (Balme, 1957) Dev, 1961 ; QPR3764.1, Q27.0. *N.* *Araucariacites australis* Cookson, 1947 ; QPR3764.3, X28.0. *O.* *Phyllocladites* sp. ; QPR3998.3, K27.0. *P.* *Cerebropollenites mesozoicus* (Couper, 1958) Nilsson, 1958 ; QPR3764.3, F40.4. *Q.* *Ovoidites* sp. cf. *O. parvus* (Cookson et Dettmann, 1958) Nakoman, 1966 ; QPR3764.4, V39.0. *R.* *Clavatipollenites* sp. ; QPR3998.4, V38.4. *S.* *Liliacidites textus* Norris, 1967 ; QPR3764.3, S26.2. *T, U.* cf. *Tricolpopollenites parvulus* Groot et Penny, 1960 ; QPR3764.4, X28.0, B31.3. Barre d'échelle: 10  $\mu$ m.



**Fig. 12.** A. *Molaspora lobata* (Dijkstra, 1949) Hall in Hall and Peake, 1968. B. *Ariadnaesporites* sp.  
A. *Molaspora lobata* (Dijkstra, 1949) Hall in Hall and Peake, 1968. B. *Ariadnaesporites* sp.

dependent on the salinity gradient and proximity of the ocean (Nguyen Tu et al., 1999). Thus, representatives of the Ginkgoales could have occupied both coastal and floodplain environments in similar proportions.

An understory flora probably developed on the flood plain, as indicated by the presence of various ferns and angiosperms, the latter still usually sensitive to salt stress during the Cenomanian (Coiffard et al., 2007). This second floristic subset, as well as the presence of water fern megaspores, may in part reflect transport mainly by water to the site of deposition, possibly during floods, and hence constitute the more allochthonous part of the assemblage.

#### 5.4. Comparisons with other mid Cretaceous assemblages

There is a strong resemblance between the floras, and more generally the facies, observed at Hucheloup and those from the lower Cenomanian deposits of Jaunay-Clan (Vienne). In both cases, plants are preserved alongside brackish bivalves (e.g. *Brachidontes*) in laminated mudstone (Valentin et al., 2014). However, at Jaunay-Clan there are fewer signs of transport in the floristic assemblage, which also appears to be more continental. In this flora, there are no remains of coastal conifers (*Frenelopsis*, *Glenrosa*) or of

ginkgoaleans, and there is an abundance of angiosperms, ferns and probable representatives of freshwater Nymphaeales. On the other hand, both the Jaunay-Clan and Hucheloup assemblages include specimens of *Eucalyptolaurus*, *Cladophlebis* and representatives of the Osmundaceae. Hence, the Jaunay-Clan flora may be equivalent to that which developed on the floodplain upstream of the Hucheloup site of deposition (see above, Section 5.3.).

A similar comparison can be made with the floristic assemblage recovered from the lower Cenomanian outcrop of Puy-Puy (Charente-Maritime; Néraudeau et al., 2005). In the latter, angiosperm leaves (e.g. *Eucalyptolaurus depreii*) are numerous and morphologically diverse. A few representatives of the Ginkgoales were recorded (i.e. *Eretmophyllum andegavense* = *E. obtusum*), but again, *Frenelopsis* is absent (Néraudeau et al., 2005). The Puy-Puy fossil assemblage is also devoid of bivalves, but it includes brackish brachiopods (*Lingula* sp.), crustaceans (*Meyeria* sp.), and various insects (e.g. *Odonata*). Hence, it appears to be more continental than that of Hucheloup, or at least under less marine influence. It is interesting that at Puy-Puy, the early level with abundant leaf impressions (lower Cenomanian; A2sm), but with very few cuticles and *Frenelopsis* was reported to be devoid of palynomorphs (Peyrot et al., 2005), as noted above, whereas a clay level 3 m below (upper Albian; A1sl-A) has yielded a diverse assemblage of palynomorphs, including *Classopollis*, as well as cuticles and *Frenelopsis alata* (FP, pers. obs.). As suggested above for the Hucheloup palynological preparations, this may reflect taphonomic differences between the preservation of plant macrofossils only as impressions, cuticles and palynomorphs.

Most similar to the Hucheloup floral assemblage is that from Les Renardières (Charente-Maritime; Néraudeau et al., 2005), which comprises a late Albian–early Cenomanian coastal flora. This contains abundant *Frenelopsis* remains, a few angiosperms, some ferns (*Osmunda cretacea*) and ginkgoalean representatives (*Eretmophyllum obtusum*), as well as cycads in a coastal sandy and clayey succession (Néraudeau et al., 2005).

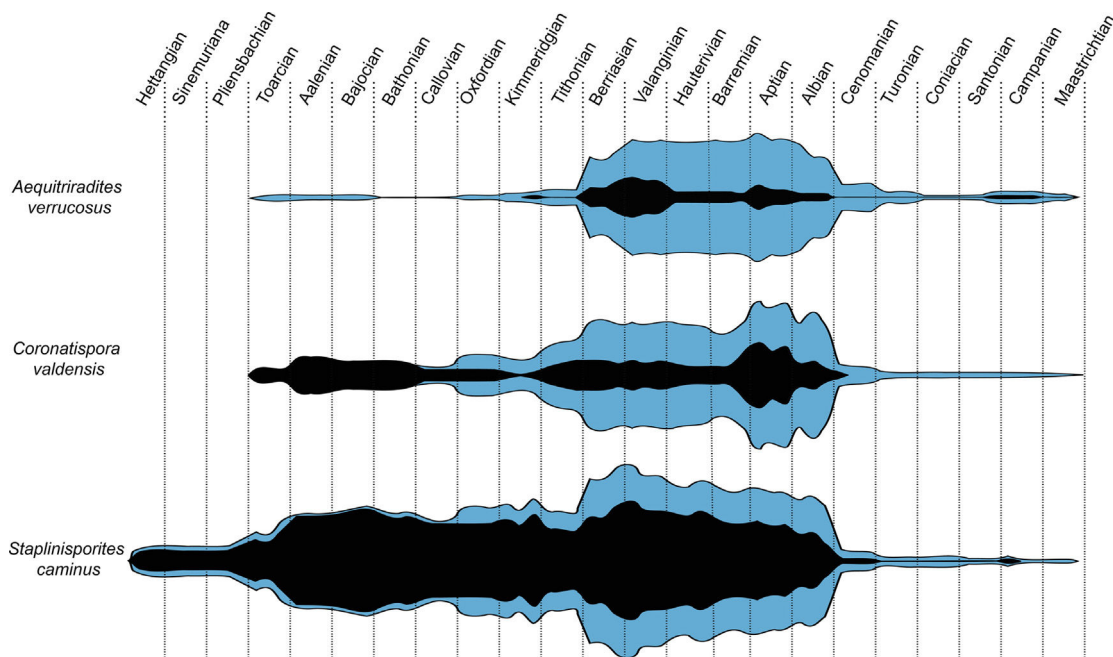
Analogous Cenomanian assemblages have been reported from Central Europe, such as the exceptionally well-preserved floras of the Peruc-Korycany Formation (Bohemia, Czech Republic). This assemblage is characterized by an abundance of representatives of the Ginkgoales attributed to the genus *Eretmophyllum*, and by frenelopsid conifers. Cycads, ferns and angiosperms are also represented (Knobloch, 1999; Kvaček, 2000; Gregus and Kvaček, 2015). In common with Hucheloup, the Peruc-Korycany Formation reflects brackish and coastal depositional environments during the Cenomanian Age (Coiffard et al., 2004, 2008).

## 6. Conclusions

Not surprisingly, the Hucheloup macrofloral assemblage does not differ very much from that of the nearby quarry of Le Brouillard except for the presence of angiosperms, which were not reported from the latter. Although the plant compressions and impressions are not very well preserved, the Hucheloup flora has yielded cuticle fragments that reveal important morphological details. The palynofloral assemblage recovered from the four samples processed for their microspore content is small, includes modern contaminants and some morphotypes that are more typical of Early Cretaceous than younger deposits, but not species that are usually abundant in Cenomanian sediments. On the other hand, the few megaspore taxa encountered are consistent with a Cenomanian dating.

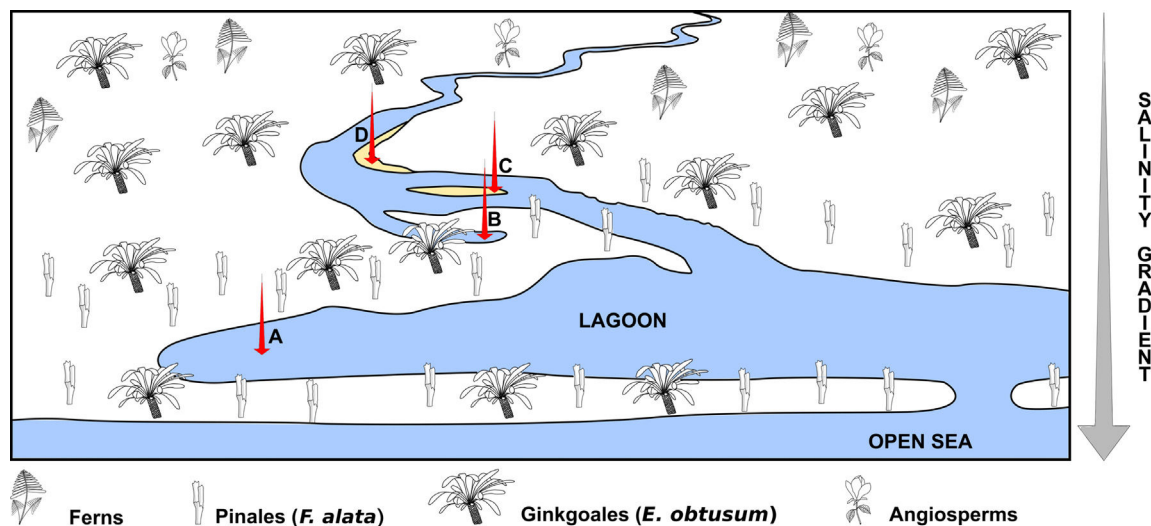
Our study has also shown that further studies on Cenomanian ginkgoalean leaves are necessary. The taxonomy of both French and Czech specimens needs to be revised, and the possibility of intraspecific variability linked to microenvironmental differences





**Fig. 13.** Stratigraphic distributions of *Aequitriradites verrucosus*, *Coronatispora valdensis*, and *Staplinisporites caminus*. The differences in widths of the plots reflect the abundance with which the species have been recovered from a particular stage, based on records of their occurrence in 284 publications documented in the Palynodata database. The black range indicates the abundance of the species recovered from Northern, Eastern and Western Europe. The blue range indicates the abundance of the species within the Cretaceous Northern Hemisphere, outside Europe: Canada, USA, Russia, China (excluding the work by Song et al., 2000, which we think needs to be revised), Northern Atlantic Ocean, and Kazakhstan.

Distributions stratigraphiques de *Aequitriradites verrucosus*, *Coronatispora valdensis*, et *Staplinisporites caminus*. Les différences de taille des zones figurées en noir et bleu reflètent l'abondance avec laquelle les espèces ont été répertoriées pour chaque étage, d'après les données sur leurs occurrences publiées dans 284 publications documentées dans la Palynodata database. Le figuré noir indique l'abondance des espèces répertoriées en Europe du Nord, de l'Est et de l'Ouest. L'aurole claire (bleue) autour des zones noires indique l'abondance des espèces au Crétacé dans l'hémisphère Nord, en dehors de l'Europe : Canada, USA, Russie, Chine (hormis le travail de Song et al., 2000, qui selon nous doit être révisé), Océan Atlantique Nord et Kazakhstan.



**Fig. 14.** Palaeoenvironmental reconstruction for the depositional site of the Hucheloup clays. Red arrows: possible depositional environments. A. Brackish lagoon. B. Abandoned channel. C. Sandbar. D. River bank. Whole-plant reconstruction for Ginkgoales modified after Kvaček et al. (2005).  
Reconstitution palaeoenvironnementale du milieu de dépôt des argiles à plantes de Hucheloup. Flèches rouges : milieux de dépôt possibles. A. Lagune saumâtre. B. Chenal abandonné. C. Barre sableuse. D. Berge de rivière. Reconstruction des Ginkgoales modifiée d'après Kvaček et al. (2005).

should be investigated further, as has been accomplished for the Bennettitales by Steinhorsdottir et al. (2011).

The Hucheloup clay was probably deposited in a brackish lagoon or in the lower part of an estuary, possibly in an abandoned channel or on a sandbar. The allochthonous flora represents at least two plant communities that developed under a sub-tropical–tropical climate along a salinity gradient in the vicinity of a fluvial network.

The most similar floristic assemblages recovered from other French localities are approximately the same age or slightly older than that preserved at Hucheloup.

#### Disclosure of interest

The authors declare that they have no competing interest.

## Acknowledgments

We thank B. Mellier, along with the Angers municipality, who provided funding for the project. We are grateful to the Ecoflant municipality for access to Hucheloup Quarry, Romain Mallet and Rodolphe Perrot at the SCIAM (Angers) and Dr Tomasz Goral (NHM, London) for their help with image acquisition, and G. Beaulieu for granting access to the collections of the “Université Catholique de l’Ouest” and for relevant information about Le Brouillard. Finally, we acknowledge M. Le Couls, J.-Y. Hunot, G. Maillet, D. Audo and V. Perrichot for their advice and encouragement, and the reviewers for their comments and suggestions.

## References

- Alvin, K.L., Hlušík, A., 1979. Modified axillary branching in species of the fossil genus *Frenelopsis*: a new phenomenon among conifers. *Botanical Journal of the Linnean Society* 79, 231–241.
- Antonescu, E., 1973. Asociatii palinologice caracteristice unor formațiuni cretacice din Munții Metaliferi. *Dari de Seama ale Sedintelor* 59 (3), 115–169.
- Arnaud-Vanneau, A., Médus, J., 1977. Palynoflores barrémo-aptiennes de la plateforme urgonienne du Vercors; palynostratigraphie de quelques formes de *Classopollis* et de quelques pollens angiospermiens. *Géologie Alpine* 53, 35–55.
- Axsmith, B.J., Jacobs, B.F., 2005. The conifer *Frenelopsis ramosissima* (Cheirolepidiaceae) in the Lower Cretaceous of Texas: systematic, biogeographical, and palaeoecological implications. *International Journal of Plant Sciences* 166, 327–337.
- Azéma, C., 1979. Le pollen du genre *Classopollis* dans la carrière du Brouillard (Anjou, France). In: *Comptes rendus du 104e Congrès national des sociétés savantes. Section Sciences*, Bordeaux, pp. 197–208.
- Azéma, C., Ters, M., 1971. Étude palynologique préliminaire du gisement céno-manien de la Bironnière, Vendée (France). *Review of Palaeobotany and Palynology* 11, 267–282.
- Azéma, C., Durand, S., Médus, J., 1972. Des miospores du Cénomanien moyen. *Paléobiologie Continentale* 3 (4), 1–54.
- Azéma, C., Fauconnier, D., Neumann, M., 1990. Apport de données palynologiques à l'étude du Cénomanien de part et d'autre du seuil de Poitou (France). *Revue de Micropaléontologie* 33 (1), 3–23.
- Batten, D.J., 1979. Miospores and other acid-resistant microfossils from the Aptian/Albian of holes 400A and 402A, DSDP-IPOD LEG 48, Bay of Biscay. *Initial reports of the Deep Sea Drilling Project*, 48., pp. 579–587.
- Batten, D.J., 1999. Extraction techniques: small palynomorphs. In: Jones, T.P., Rowe, N.P. (Eds.), *Fossil plants and spores: modern techniques*. The Geological Society, London, pp. 15–19.
- Batten, D.J., Colin, J.P., Néraudeau, D., 2010. Megaspores from mid Cretaceous deposits in western France and their biostratigraphic and palaeoenvironmental significance. *Review of Palaeobotany and Palynology* 161, 151–167.
- Berthelin, M., Pons, D., 1999. Signification des caractères partagés entre *Bennettiales* et *Cycadales*. Implications de la découverte d'une *Cycadale* nouvelle du Cénomanien de l'Anjou (France). *Annales de Paléontologie* 85, 227–239.
- Bongniart, A.T., 1849. Tableau des genres de végétaux fossiles considérés sous le point de vue de leur classification botanique et de leur distribution géologique. *Dictionnaire universel d'histoire naturelle*, 13., pp. 1–127.
- Brossé, R., Janjou, D., Arrondeau, J.P., Arnaud, A., Blaise, J., Gruet, M., et al., 1988. Carte géologique de France (1/50000). In: BRGM. (Ed.), *Le Lion d'Angers*. carte 423, Orléans.
- Brossé, R., Janjou, D., Blaise, J., Gruet, M., Herrouin, Y., Laugery, J., et al., 1989. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000. In: BRGM. (Ed.), *Le lion d'Angers*. carte 423, Orléans [48 p].
- Burden, E.T., Hills, L.V., 1989. Illustrated key to genera of Lower Cretaceous terrestrial palynomorphs (excluding megaspores) of western Canada [AASP Contributions Series 21, 146 p.].
- Coiffard, C., Gomez, B., Nel, A., Thévenard, F., 2004. Application de la méthode de parcimonie de Wagner à l'étude synécologique de flores de l'Albien et du Cénomanien d'Europe. *Annales de Paléontologie* 90, 175–186.
- Coiffard, C., Gomez, B., Thévenard, F., 2007. Early Cretaceous angiosperm invasion of Western Europe and major environmental changes. *Annals of Botany* 100, 545–553.
- Coiffard, C., Gomez, B., Nel, A., Kvaček, J., Néraudeau, D., Thévenard, F., 2008. Application of the Wagner's parsimony method in fossil plant assemblages from the Cretaceous of Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology* 148, 1–12.
- Coiffard, C., Gomez, B., Thiébaud, M., Kvaček, J., Thévenard, F., Néraudeau, D., 2009. Intramarginal veined Lauraceae leaves from the Albian–Cenomanian of Charente-Maritime (Western France). *Palaeontology* 52, 323–336.
- Couffon, O., 1914. Excursion géologique du 13 octobre 1912: Morannes, Chemiré, Miré, Cherré, Contigné et Chateaufort [Imprimerie G. Grassin, Angers, 37 p.].
- Couper, R.A., 1958. British Mesozoic microspores and pollen grains. A systematic and stratigraphic study. *Palaeontographica Abteilung B* 103, 75–179.
- Crié, L., 1879. Les anciens climats et les flores fossiles de l'Ouest de la France [Imprimerie E. Baraise et Cie, Rennes, 74 p.].
- Deák, M.H., Combaz, A., 1967. Microfossiles organiques du Wealdien et du Cénomanien dans un sondage de Charente-Maritime. *Revue de Micropaléontologie* 10 (2), 69–96.
- Dörhöfer, G., 1979. Distribution and stratigraphic utility of Oxfordian to Valangian miospores in Europe and North America., pp. 101–132 [AASP Contributions Series 5B].
- Dörhöfer, G., Norris, G., 1977. Discrimination and correlation of highest Jurassic and lowest Cretaceous terrestrial palynofloras in North-West Europe. *Palynology* 1, 79–93.
- Döring, H., 1964. Die Sporengattung *Aequitriradites* im Wealden Norddeutschlands. *Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 6., pp. 463–473.
- Durand, M., 2014. Stratigraphie et paléontologie des argiles à plantes et bivalves de la carrière de Hucheloup (Ecoflant, Maine-et-Loire). *Mémoire de Master-2 de l'université de Rennes* [20 p. (inédit)].
- Ferguson, D.K., 1985. The origin of leaf-assemblages—new light on an old problem. *Review of Palaeobotany and Palynology* 46, 117–188.
- Fleury, R., 2016. Les argiles ligniteuses du Cénomanien de Hucheloup (Ecoflant, Maine-et-Loire): étude paléobotanique et paléo-environnementale. *Mémoire de Master-2 de l'université de Rennes* [22 p. (inédit)].
- Gomez, B., Martín-Closas, C., Barale, G., Thévenard, F., 2000. A new species of *Nehvizdya* (Ginkgoales) from the Lower Cretaceous of the Iberian ranges (Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* 111, 49–70.
- Gomez, B., Daverio-Gomez, V., Perrichot, V., Thévenard, F., Coiffard, C., Philippe, M., et al., 2004. Assemblages floristiques de l'Albien–Cénomanien de Charente-Maritime (SO France). *Annales de Paléontologie* 90, 147–159.
- Greenwood, D.R., 1991. The taphonomy of plant macrofossils. In: Donovan, S.K. (Ed.), *The processes of fossilisation*. Belhaven Press, London, pp. 145–169.
- Greguš, J., Kvaček, J., 2015. Revision of Cenomanian flora from the Maletín Sandstone. *Acta Musei Nationalis Pragae* B71 (3–4), 315–364.
- Harris, T.M., Millington, W., Miller, J., 1974. The Yorkshire Jurassic flora IV: Ginkgoales–Czekanowskiales. Trustees of the British Museum, London [150 p].
- Hlušík, A., 1977. The nature of *Podozamites obtusus* Velenovský. *Acta Musei Nationalis Pragae* B30 (4–5), 173–178.
- Hlušík, A., 1986. *Eretmophyllous* Ginkgoales from the Cenomanian. *Acta Musei Nationalis Pragae* B42 (1–2), 99–120.
- Hlušík, A., 1987. *Frenelopsidaceae* fam. nov., a group of highly specialized *Classopollis*-producing conifers. *Acta Palaeobotanica* 27 (2), 3–20.
- Juignet, P., 1974. La transgression crétacée sur la bordure orientale du Massif armoricain: Aptien, Albien, Cénomanien. *Thèse Etat université de Caen* [806 p. (inédit)].
- Juignet, P., 1980. Transgressions-régressions, variations eustatiques et influences tectoniques de l'Aptien au Maastrichtien dans le Bassin de Paris occidental et sur la bordure du Massif armoricain. *Cretaceous Research* 1, 341–357.
- Juignet, P., Médus, J., 1971. Les argiles noires d'Ecmmoy (Sarthe): précisions sédimentologiques et palynologiques. *Compte rendu sommaire des séances de la Société géologique de France*, 6., pp. 310–312.
- Kemp, E.M., 1970. Aptian and Albian miospores from southern England. *Palaeontographica Abteilung B* 131, 73–143.
- Knobloch, E., 1999. Neue oder wenig bekannte Pflanzenarten aus den Perucer Schichten (Cenoman) der Böhmischen Masse. *Acta Musei Nationalis Pragae* B55 (1–2), 25–60.
- Kovach, W.L., Batten, D.J., 1989. Worldwide stratigraphic occurrences of mesozoic and tertiary megaspores. *Palynology* 13, 247–277.
- Kvaček, J., 1999. New data and revision of three gymnosperms from the Cenomanian of Bohemia–*Sagenopteris variabilis* (Velenovský) Velenovský, *Mesenea bohémica* (Corda) comb. n. and *Eretmophyllum obtusum* (Velenovský) comb. n. *Acta Musei Nationalis Pragae B Hist Naturalis* 55 (1–2), 15–24.
- Kvaček, J., 2000. *Frenelopsis alata* and its microsporangiate and ovuliferous reproductive structures from the Cenomanian of Bohemia (Czech Republic, Central Europe). *Review of Palaeobotany and Palynology* 112, 51–78.
- Kvaček, J., 2008. New cycad foliage of *Pseudotaxites pecinovenensis* from the Bohemian Cenomanian. *Acta Musei Nationalis Pragae B* 64 (2–4), 125–131.
- Kvaček, J., Falcon-Lang, H.J., Dašková, J., 2005. A new Late Cretaceous ginkgoalean reproductive structure *Nehvizdya* gen. nov. from the Czech Republic and its whole plant reconstruction. *American Journal of Botany* 92, 1958–1969.
- Lasseur, E., 2008. La Craie du Bassin de Paris (Cénomanien–Campanien, Crétacé supérieur). *Sédimentologie de faciès, stratigraphie séquentielle et géométrie 3D. Mémoires géosciences Rennes* 129, 1–409.
- Louail, J., 1976. Inventaire minéralogique du Cénomanien littoral du Sud-Ouest du Bassin de Paris, le problème des paragenèses à smectites, zéolites, cristobalite: néogenèse ou diagenèse [Note présentée à la 4<sup>e</sup> Réunion annuelle des Sciences de la Terre, Paris, 163 p.].
- Louail, J., 1979. La transgression cenomanienne sur le versant nord du Poitou. *Bulletins du BRGM* 3, 213–230 [série II, section I].
- Louail, J., 1984. La transgression crétacée au Sud du Massif armoricain. Cénomanien de l'Anjou et du Poitou. Crétacé supérieur de Vendée. Étude stratigraphique, sédimentologique et minéralogique. *Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne* 29, 1–333.
- Médus, J., Triat, J.M., 1969. Le Cénomanien supérieur de la coupe de Laudun (Gard, France): étude palynologique et données sédimentologiques. *Review of Palaeobotany and Palynology* 9, 213–228.
- Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Gomez, B., Tafforeau, P., Dépré, E., 2014. Inclusions of conifers, echinoids, foraminifers and sponges in flints from the Cenomanian of Charente-Maritime (France): contribution of synchrotron microtomography. *Comptes Rendus Palevol* 13, 455–461.

- Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Tafforeau, P., Dépré, E., 2015. Study of the histology of leafy axes and male cones of *Glenrosa carentonensis* sp. nov. (Cenomanian flints of Charente-Maritime, France) using Synchrotron microtomography linked with palaeoecology. *PLoS One* 10 (8) [e0134515, 23 p.].
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Dejax, J., Masure, E., Nel, A., Philippe, M., Moreau, P., Guillocheau, F., Guyot, T., 2002. Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable) : Archingeay (Charente-Maritime, France). *Geobios* 35, 233–240.
- Néraudeau, D., Vullo, R., Gomez, B., Perrichot, V., Videt, B., 2005. Stratigraphie et paléontologie (plantes, vertébrés) de la série margino-littorale Albien terminal–Cénomanien basal de Tonnay-Charente (Charente-Maritime, France). *Comptes Rendus Palevol* 4, 79–93.
- Néraudeau, D., Vullo, R., Gomez, B., Girard, V., Lak, M., Videt, B., Dépré, E., Perrichot, V., 2009. Amber, plants and vertebrate fossils from the Lower Cenomanian paralic facies of Aix Island (Charente-Maritime, SW France). *Geodiversitas* 31, 13–27.
- Néraudeau, D., Redois, F., Ballèvre, M., Duplessis, B., Girard, V., Gomez, B., Daverio-Gomez, V., Mellier, B., Perrichot, V., 2013. L'ambre cénomanien d'Anjou: stratigraphie et paléontologie des carrières du Brouillard et de Hucheloup (Ecouflant, Maine-et-Loire). *Annales de Paléontologie* 99, 361–374.
- Nguyen Tu, T.T., Bocherens, H., Mariotti, A., Baudin, F., Pons, D., Broutin, J., Derenne, S., Largeau, C., 1999. Ecological distribution of Cenomanian terrestrial plants based on  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 145, 79–93.
- Peyrot, D., Jolly, D., Barrón, E., 2005. Apport de données palynologiques à la reconstruction paléoenvironnementale de l'Albo-Cénomanien des Charentes (Sud-Ouest de la France). *Comptes Rendus Palevol* 4, 151–165.
- Pons, D., 1979. Les organes reproducteurs de *Frenelopsis alata* (K. Feistm.) Knobloch, Cheirolepidiaceae du Cénomanien de l'Anjou, France. In: *Comptes Rendus du 104e Congrès national des Sociétés savantes. Section Sciences, Bordeaux*, pp. 209–231.
- Pons, D., Boureau, E., 1977. Les champignons épiphyllés d'un *Frenelopsis* du Cénomanien moyen de l'Anjou (France). *Revue de Mycologie (Paris)* 41, 349–361.
- Pons, D., Boureau, E., Broutin, J., 1976. Nouvelles études paléobotaniques des environs d'Angers I. *Eretmophyllum andegavense* nov. sp., Ginkgoale fossile du Cénomanien. In: *Comptes Rendus du 97e Congrès national des Sociétés savantes. Section Sciences, Nantes*, pp. 367–369.
- Pons, D., Lauverjat, J., Broutin, J., 1980. Paléoclimatologie comparée de deux gisements du Crétacé supérieur d'Europe occidentale. *Mémoires de la Société géologique de France* 139, 151–158.
- Pons, D., Vozenin-Serra, C., 1992. Un nouveau bois de Ginkgoale du Cénomanien de l'Anjou, France. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 147, 199–213.
- Ruffell, A.H., Batten, D.J., 1994. Uppermost Wealden facies and lower green-sand group (Lower Cretaceous) in Dorset, southern England: correlation and palaeoenvironment. *Proceedings of the Geologists' Association* 105, 53–69.
- Sender, L.M., Villanueva-Amadoz, U., Diez, J.B., Sanchez-Pellicer, R., Bercovici, A., Pons, D., et al., 2012. A new uppermost Albian flora from Teruel province, north-eastern Spain. *Geodiversitas* 34, 373–397.
- Srivastava, S.K., 1987. Jurassic spore-pollen assemblages from Normandy (France) and Germany. *Geobios* 20 (1), 5–45.
- Steinthorsdottir, M., Bacon, K.L., Popa, M.E., Bochner, L., McElwain, J.C., 2011. Bennettitalean leaf cuticle fragments (here *Anomozamites* and *Pterophyllum*) can be used interchangeably in stomatal frequency-based palaeo-CO<sub>2</sub>. *Palaeontology* 54, 867–882.
- Strullu-Derrien, C., Wawrzyniak, Z., Goral, T., Kenrick, P., 2015. Fungal colonization of the rooting system of an early land plant from the 407 million year old Rhyynie Chert (Scotland, UK). *Botanical Journal of the Linnean Society* 179, 201–213.
- Song, Z.C., Shang, Y.K., Liu, Z.S., Huang, P., Wang, X.F., Qian, L.J., et al., 2000. Fossil spores and pollen of China. Mesozoic spores and pollen [In Chinese], 2. Science Press, Beijing, China [710 p.].
- Svobodová, M., 1990. Paleofloristic changes and facial differentiation during Cenomanian sedimentation in the SW part of the Bohemian Cretaceous basin. In: Knobloch, E., Kvaček, Z. (Eds.), *Proceedings of symposium "Paleofloristic and paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary"*, pp. 55–65 [Geological Survey, Prague, 1989].
- Tanai, T., 1979. Late Cretaceous floras from the Kuji district, northeastern Honshu, Japan. *J Faculty Sci* 19, 75–136 [Hokkaido University, Series 4, Geology and Mineralogy].
- Tosolini, A.-M., McLoughlin, S., Drinnan, A.N., 2002. Early Cretaceous megaspore assemblages from southeastern Australia. *Cretaceous Research* 23, 807–844.
- Valentin, X., Gomez, B., Daverio-Gomez, V., Charbonnier, S., Ferchaud, P., Kirejtshuk, A.G., et al., 2014. Plant-dominated assemblage and invertebrates from the lower Cenomanian of Jaunay-Clan, western France. *Comptes Rendus Palevol* 13, 443–454.
- van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., Morgans, H.S., 1999. The Jurassic flora of Yorkshire. In: *Palaeontological Association Field guide to fossils* 8 [134 p.].
- Wappler, T., Denk, T., 2011. Herbivory in early tertiary arctic forests. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 310, 283–295.
- Watson, J., 1977. Some lower Cretaceous conifers of the Cheirolepidiaceae from the U.S.A. and England. *Palaeontology* 20, 715–749.
- Zhou, Z.-Y., 1997. Mesozoic ginkgoalean megafossils: a systematic review. In: Hori, T., Ridge, R.W., Tulecke, W., Del Tredici, P., Trémouillaux-Guiller, J., Tobe, H. (Eds.), *Ginkgo biloba — A global treasure from biology to medicine*. Springer Verlag, Tokyo, pp. 183–206.
- Zhou, Z.-Y., 2009. An overview of fossil Ginkgoales. *Palaeoworld* 18, 1–22.



# **CHAPITRE VII**

## **SYNTHESE ET CONCLUSION**



Ce travail de thèse avait pour principal objectif l'analyse des palynoflores continentales du Crétacé Inférieur en France, dans le but d'appréhender de manière synthétique l'évolution des paléoenvironnements végétaux à cette période critique pour l'histoire évolutive des angiospermes. Après avoir réuni les informations palynologiques et paléobotaniques consignées dans une cinquantaine de publications effectuées entre les années 1850 et 2000, l'acquisition de nouvelles données s'est avérée nécessaire. En effet, ces travaux antérieurs, dont les résultats ont ici été réutilisés à des fins comparatives, fournissent uniquement des connaissances morcelées, et souvent taxonomiquement imprécises ou datées (Annexes 1A, 1B).

Le matériel étudié ici provient de 20 sites principalement associés à des dépôts continentaux correspondant aux faciès purbeckiens (Tithonien–Berriasien moyen), wealdiens (Berriasien supérieur–Aptien inférieur), et paraliqes (Albien terminal–Cénomaniens moyen) de l'ouest de la France (principalement des Charentes), et du nord du bassin de Paris (pays de Bray, Boulonnais). Ces dépôts offrent une distribution temporelle, certes parcellaire, mais pertinente, s'échelonnant entre le Tithonien inférieur et le Cénomaniens moyen. L'analyse de plusieurs échantillons hauteriviens et albiens prélevés au sein de dépôts marins du sud-est de la France et du pays de Bray, couplée à l'extraction des données bibliographiques disponibles sur les palynoflores des niveaux marins des massifs subalpins, a permis de comparer les assemblages de grains de pollen et de spores des niveaux marins et continentaux de l'ouest, du nord, et du sud-est de la France (Figure VII.1).

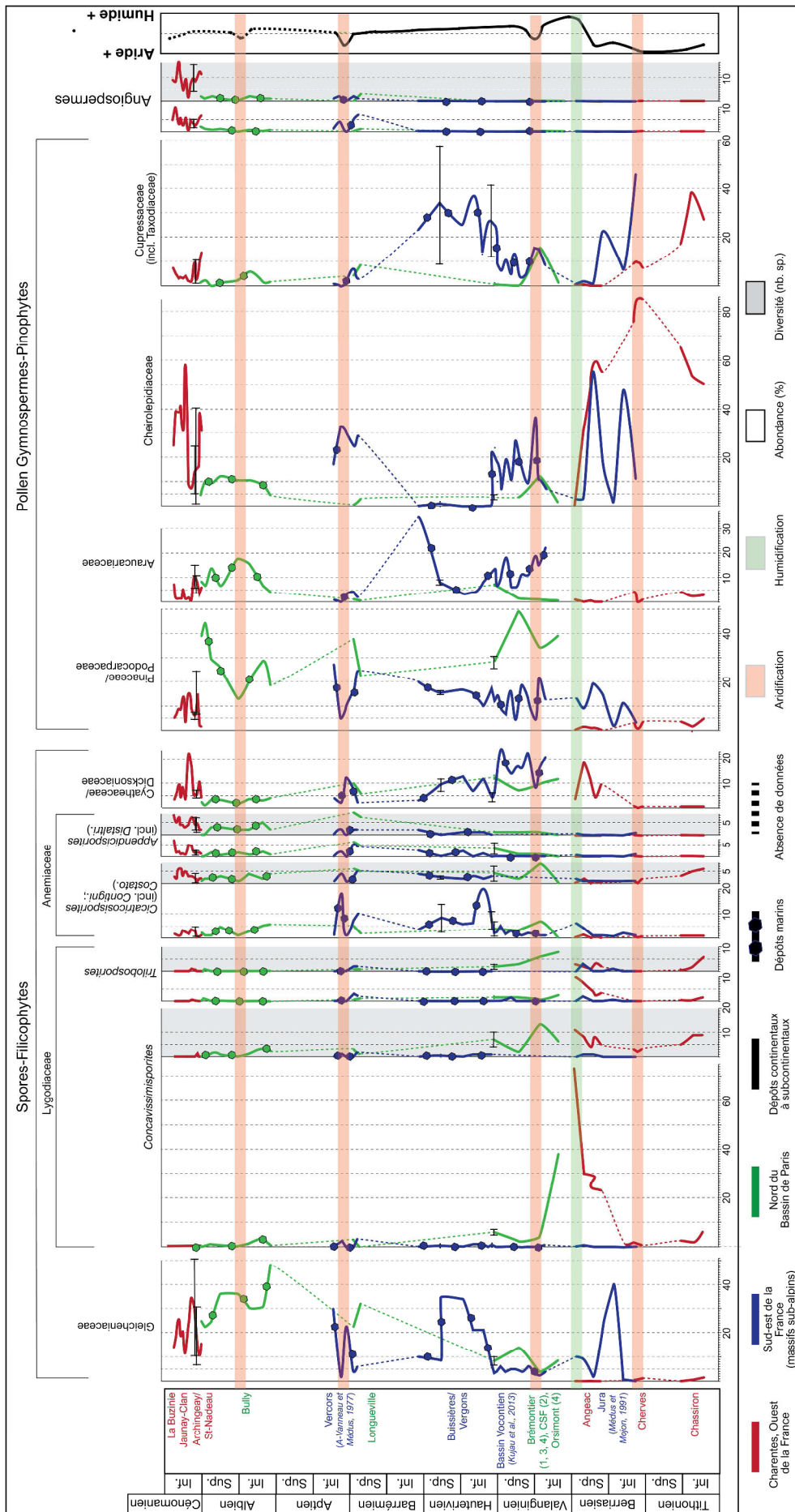
Les assemblages palynologiques analysés au cours de ce travail, composés par 446 espèces, sont principalement représentés par les spores (295 espèces), les grains de pollen de gymnospermes (65 espèces), et par les grains de pollen d'angiospermes (49 espèces), dont les spécificités taxonomiques sont précisées dans le Tome 2. Les dinoflagellés et les algues correspondent aux 37 espèces restantes.

## **1. Climat et paléoenvironnements**

Les palynoflores du Tithonien–Berriasien inférieur (sites de Chassiron, de Cherves, et du Jura méridional ; Médus et Mojon, 1991) sont largement dominées par les grains de pollen de Cheirolepidiaceae et de Cupressaceae, suggérant des conditions climatiques arides à semi-arides, associées à la mise en place de milieux continentaux hypersalins de type sebkhas

(Figure VII.1). La fin du Berriasien est associée à un changement palynofloristique marqué, caractérisé par une chute abrupte de l'abondance des grains de Cheirolepidiaceae et de Cupressaceae, au profit d'une forte augmentation de l'abondance et de la diversité des spores de Lygodiaceae (Charentes, Jura pour *Trilobosporites*) et de Gleicheniaceae (Jura). Ce changement est associé à une importante augmentation du taux d'humidité à partir du Berriasien moyen, qui atteint son maximum durant le Berriasien supérieur et le début du Valanginien inférieur, les palynoflores correspondantes étant composées principalement de spores de Lygodiaceae, de Cyatheaceae/Dicksoniaceae, de bryophytes, à moindre échelle d'Anemiaceae, et de grains de pollen de Pinaceae/Podocarpaceae (sites d'Angeac et de Brémontier ; Figure VII.1).

La tendance humide s'atténue progressivement du Valanginien moyen à l'Aptien, marquée par la diminution de l'abondance des Lygodiaceae, des Pinaceae/Podocarpaceae, et par les taux progressivement plus importants de grains d'Araucariaceae et/ou de Cheirolepidiaceae, et/ou de Cupressaceae (Figure VII.1). Durant cet intervalle, les conditions générales sont tout de même globalement humides (Sladen, 1983), et se reflètent dans les assemblages palynologiques par une forte représentation des spores, principalement les spores d'Anemiaceae, qui connaissent une période de diversification. Deux brefs épisodes d'aridification ont cependant été notés. Le premier, à la fin du Valanginien inférieur, est caractérisé par la diminution abrupte de l'abondance des spores de Lygodiaceae dans le pays de Bray (Cuy-Saint-Fiacre), associée à une augmentation des grains de Cheirolepidiaceae et de Cupressaceae, observables au sein des assemblages de Cuy-Saint-Fiacre et du Bassin vocontien (Figure VII. 1 ; Kujau et al., 2013). Il est à corroborer avec une forte baisse du taux de précipitation, déjà observée par Sladen et Batten (1984) dans le sud de l'Angleterre lors de la mise en place des Wadhurst Clay (voir Chapitre III). Le second, à la transition entre le Barrémien et l'Aptien, se reflète au travers de la composition des assemblages palynologiques du Vercors (Arnaud-Vanneau et Médus, 1977), et est considéré comme un événement climatique généralisé à l'Europe de l'Ouest, dont les modalités ont été renseignées par Ruffell et Batten (1990). Contrairement aux assemblages d'Angleterre, d'Allemagne, de Belgique, et du sud de la France, la palynoflore du Barrémien terminal du Boulonnais (Longueville) suggère cependant l'existence de conditions régionales assez humides. Il paraît important de noter que c'est à cette période que les grains de pollen d'angiospermes font leur apparition en France, avec les premiers enregistrements de *Clavatipollenites* dans le Vercors et dans le Boulonnais, et de *Stellatopollis* dans le Boulonnais. Des grains à affinités angiospermiennes pourraient potentiellement être présents au sein d'assemblages légèrement plus anciens, mais





← **Figure VII.1.** Synthèse de l'évolution de l'abondance et de la diversité des assemblages palynologiques continentaux au Crétacé Inférieur, en France, en fonction des groupes botaniques associés aux palynomorphes (Annexe 3). Trois grandes zones géographiques sont prises en compte, incluant des assemblages marins et continentaux dont la composition a été analysée au cours de cette étude, ou correspond à des données extraites de travaux déjà publiés (Arnaud-Vanneau et Médus, 1977 ; Médus et Mojon, 1991 ; Kujau et al., 2013). Seuls les groupes les plus importants d'un point de vue stratigraphique et paléoenvironnemental sont représentés ici, l'abondance et la diversité des groupes plus mineurs étant disponibles dans les graphes équivalents des Chapitres IV–VI. Seule l'évolution de la diversité des spores de Lygodiaceae, d'Anemiaceae, et des grains de pollen d'angiospermes a été représentée, car stratigraphiquement importante, la diversité des autres groupes aléatoirement fluctuante, et n'apportant aucun renseignement d'ordre stratigraphique ou paléoenvironnemental.

L'absence de données palynologiques concernant les dépôts du Barrémien inférieur-moyen en France ne permet pas de vérifier cette hypothèse.

La palynoflore albo-cénomaniennne provenant de dépôts marins du nord du bassin de Paris (Bully), dominée par les spores de Gleicheniaceae, et par les grains de pollen d'Araucariaceae et de Pinaceae/Podocarpaceae, reflète des conditions globalement humides, affichant cependant une courte phase légèrement plus aride à l'Albien moyen, marquée par la chute de l'abondance des spores et des grains de Pinaceae, au profit des grains de Cheirolepidiaceae et de Cupressaceae (Figure VII.1). Cette aridification est cependant moins marquée que les périodes semi-arides du Tithonien/Berriasien inférieur et du Barrémien/Aptien inférieur. La composition de cette palynoflore diffère de celle des assemblages albo-cénomaniens (ou plutôt cénomaniens) de l'ouest de la France, bien plus diversifiés, et caractérisés par une abondance moins importante des grains de Pinaceae/Podocarpaceae et des spores de Gleicheniaceae, au profit des spores d'Anemiaceae, de Cyatheaceae, des grains de Cheirolepidiaceae, et de Cupressaceae. Ces palynoflores reflètent la mise en place de paléoécosystèmes végétaux adaptés à des conditions plus xériques, liées à la fois à une légère aridification et à l'existence d'environnements côtiers de type mangroves, reflets de l'amorce de la transgression marine cénomaniennne généralisée. C'est à cette période que les spores d'Anemiaceae, surtout *Appendicisporites*, connaissent leur deuxième phase de diversification, et que les grains de pollen d'angiospermes, désormais principalement représentés par les Eudicotylédones, commencent à composer une part non négligeable des assemblages palynologiques (>10%).

A partir du Cénomaniennne moyen, la composition des paléoécosystèmes végétaux se trouve grandement modifiée suite à la nette augmentation de l'abondance et de la diversité des angiospermes. Cette tendance se caractérise notamment par l'apparition du groupe des

Normapolles dans les assemblages palynologiques (Polette et Batten, 2017). Dès le CénoMano-Turonien, et jusqu'à aujourd'hui, les grains d'angiospermes composent la majeure partie des assemblages palynologiques continentaux, laissant la place à un nouveau chapitre de l'histoire du monde végétal : le Cénophytique. Les paléoenvironnements végétaux du Crétacé Inférieur représentent alors une période d'évolution floristique charnière, caractérisant le passage des derniers assemblages typiquement mésophytiques (Permien moy.–Aptien/Albien), dominés par les fougères et par les gymnospermes, à des assemblages caractéristiques du Cénophytique (Albo-Cénomaniens–actuel), dominés par les angiospermes.

## 2. Stratigraphie

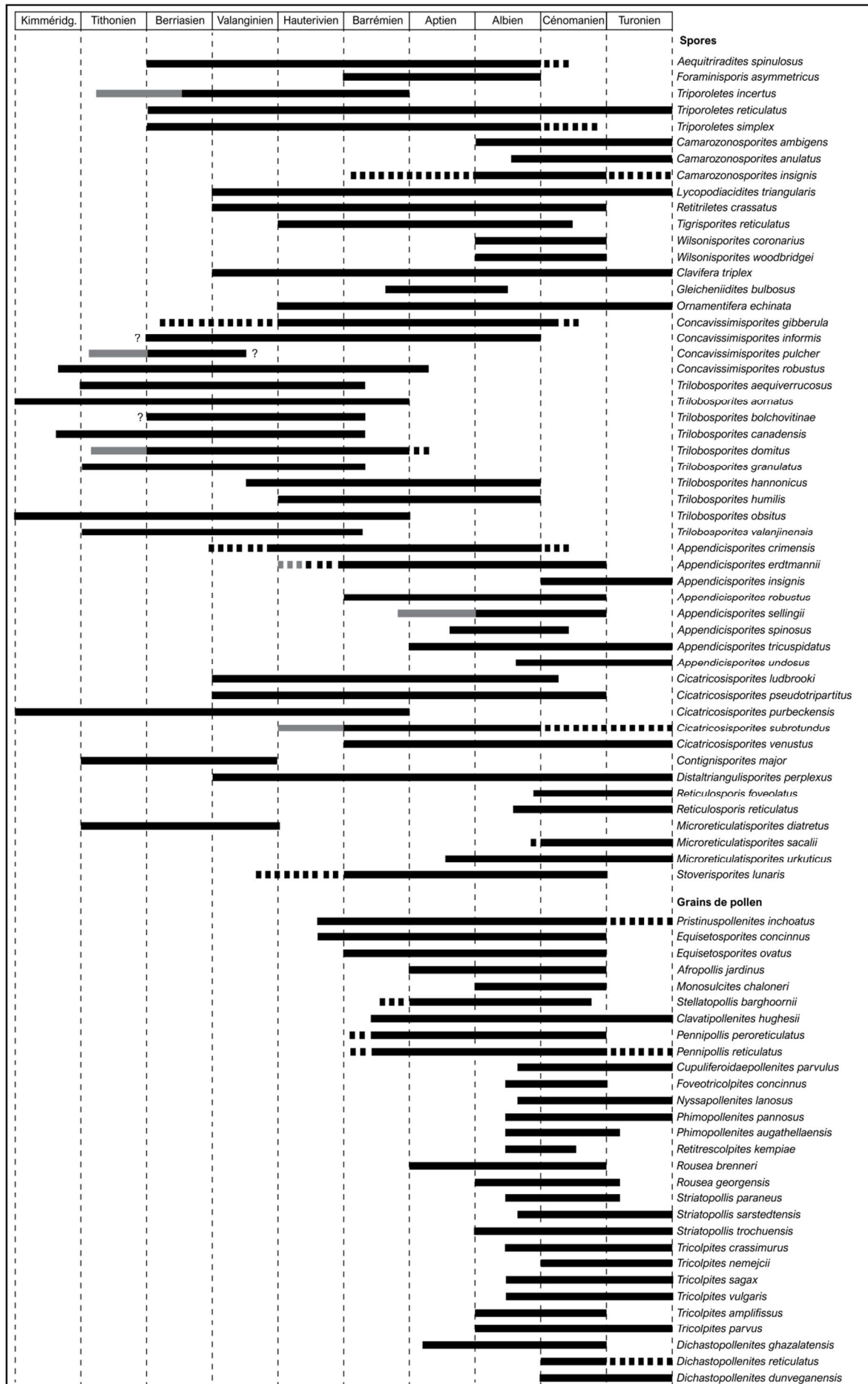
Le choix d'analyser des assemblages palynologiques provenant essentiellement de dépôts continentaux a soulevé le problème de datation des couches associées, caractérisées par l'absence de marqueurs stratigraphiques précis, comme les dinoflagellés, les ammonites, ou encore les ostracodes. Les palynomorphes continentaux pré-barrémiens, ne comptant aucun grain de pollen d'angiosperme, et incluant des espèces présentant, pour la plupart, une distribution temporelle relativement étendue, n'ont jusqu'alors jamais été considérés comme des marqueurs fiables. Pour tenter de pallier ces approximations stratigraphiques, et réussir à dater plus précisément les dépôts livrant uniquement des palynomorphes continentaux, deux méthodes de datation ont été établies au cours de ce travail, leur validité ayant été testée en s'appuyant sur des palynoflores de référence d'âges connus, provenant de dépôts continentaux d'Angleterre et du Portugal (Chapitre III).

La première, basée sur la fréquence d'apparition dans la littérature de certaines espèces clés (principalement les spores de Lygodiaceae et d'Anemiaceae), a fourni des résultats prometteurs, permettant d'affirmer l'âge Berriasien des dépôts d'Angeac (Charentes ; Chapitre IV), et de préciser en partie l'âge des dépôts néocomiens du pays de Bray, qui s'échelonne du Valanginien inférieur à l'Hauterivien inférieur (Chapitre V). La deuxième méthode, s'appuyant sur l'observation du rapport entre la diversité relative des spores de Lygodiaceae (*Concavissimisorites*, *Trilobosporites*) et d'Anemiaceae (*Cicatricosisporites*, *Appendicisporites*), a également fourni des résultats conformes au modèle théorique, exposé dans le Chapitre II, pour les palynoflores de référence, d'Angeac (Charentes), et de Cuy-Saint-Fiacre (pays de Bray). Les assemblages de Brémontier (pays de Bray) affichent cependant des rapports plus irréguliers, suggérant ainsi que la méthode ne peut être

relativement fiable uniquement sur des assemblages très riches et diversifiés. C'est particulièrement le cas pour les assemblages du Valanginien–Barrémien, plus difficiles à dater que les assemblages du Berriasien (Angeac) ou ceux de l'Aptien-Albien.

L'utilisation combinée de ces deux méthodes peut s'avérer être un outil fiable, si celle-ci est couplée à l'apport d'autres arguments stratigraphiques, comme la présence de certaines espèces à distribution temporelle relativement courte (Figure VII.2). Ces méthodes offrent cependant une résolution stratigraphique trop imprécise pour les déterminations stratigraphiques de détail, comme la caractérisation palynologique de la limite Albien-Cénomanién (Chapitre VI). Cette dernière peut uniquement se baser sur la présence de rares marqueurs correspondant à quelques spores, et à des espèces angiospermiennes. Les palynoflores de l'Albien terminal supposé d'Archingeay et de Saint-Nadeau ont ainsi permis d'observer quelques formes qui seraient caractéristiques d'assemblages du Cénomanién inférieur, comme *Dichastopollenites reticulatus*, ou *Tricolpites nemejcii* (Figure VII.2). La quasi-absence de formes tricolporées, dont la diversification est associée au passage des palynoflores albiennes aux palynoflores cénomaniennes, est cependant à déplorer, et affaiblit l'argumentation en faveur d'un âge Cénomanién plutôt qu'Albien. Néanmoins, les palynoflores cénomaniennes des Charentes, analysées par Peyrot et al. (2019), incluent également très peu de formes tricolporées, parfois absentes de certains échantillons. Cet argument, basé sur l'observation des palynoflores albo-cénomaniennes des dépôts continentaux du Potomac Group (Etats-Unis), n'est peut-être pas totalement applicable aux palynoflores européennes. L'élaboration de corrélations plus fiables, basées à la fois sur des marqueurs stratigraphiques marins (dinoflagellés, ammonites) et continentaux (grains d'angiospermes) paraît alors nécessaire pour caractériser plus précisément la limite Albien-Cénomanién au sein des niveaux continentaux d'Europe de l'Ouest. Ce travail avait été entrepris par Laing (1975), qui avait brièvement établi des palynozones marines et continentales, en se basant sur le contenu palynologique des dépôts paraliques du nord de la France et du sud de l'Angleterre, mais son travail n'a pas donné suite, et mériterait précisions.

**Figure VII.2.** Distribution temporelle des espèces stratigraphiquement informatives identifiées dans cette étude. L'établissement de ces distributions est basé sur les données bibliographiques relatives à chaque espèce (disponibles dans le Tome 2), ainsi que sur des observations personnelles. Les barres grisées correspondent aux intervalles stratigraphiques modifiés suite aux observations effectuées au cours de cette thèse. Les espèces présentant des intervalles stratigraphiques plus étendus, ou trop incertains, n'ont pas été représentées, mais les distributions temporelles de toutes les espèces continentales identifiées dans ce travail sont fournies dans le Tome 2. →



### 3. Perspectives taxonomiques

Les analyses palynologiques effectuées au cours de cette thèse ont permis de préciser les modalités stratigraphiques et paléoenvironnementales associées aux assemblages de palynomorphes continentaux du Crétacé Inférieur en France. Cependant, elles ont également ouvert la discussion sur les limites associées à ces interprétations, liées à la fois au manque de résolution stratigraphique des assemblages, et aux imprécisions environnementales qui résultent de la méconnaissance des affinités botaniques de certains types de spores ou de grains de pollen (voir Chapitre VI.6 pour discussion sur les liens botaniques entre macro- et microfossiles végétaux). Ces limites interprétatives sont en grande partie dues à la profusion de morpho-espèces de spores et de grains de pollen ayant fait l'objet de lourdes synthèses taxonomiques dans les années 1950–1970, présentant souvent des caractères diagnostiques trop similaires ou se recoupant. Il en résulte une littérature taxonomique inutilement confuse, qui impacte directement la fiabilité des interprétations stratigraphiques ou paléoenvironnementales que ces palynomorphes pourraient fournir. Le Tome 2 de cette étude, dédié à la taxonomie des palynomorphes continentaux, a été en partie développé pour tenter de commencer à pallier ces problèmes taxonomiques, proposant des comparaisons simples entre morpho-espèces et morpho-genres, et essayant de limiter le nombre de genres utilisés (e.g. *Plicatella*, *Converrucosisporites*). En s'appuyant sur des analyses statistiques, il a ainsi été prouvé que l'utilisation de plus de deux genres pour identifier les spores verruquées du Crétacé Inférieur était inutile (Tome 2, Chapitre II). L'analyse statistique effectuée sur la morphologie des spores appartenant à trois espèces actuelles de Lygodiaceae (*Lygodium*) indique que celles-ci sont distinctement séparées par des caractères morphologiques liés à leur ornementation, plus qu'à leur forme, ou à leur taille. Afin d'augmenter la signification biologique des morpho-espèces de spores associées aux Lygodiaceae, il est donc nécessaire de ne plus considérer la taille ou la forme comme un caractère taxonomique discriminant (à l'exception de différences très marquées). Des tests statistiques basés sur des spores appartenant à un plus grand nombre d'espèces et de genres de fougères actuelles apparaissent cependant nécessaires pour déterminer les caractères morphologiques réellement diagnostiques séparant les groupes botaniques, et les appliquer à la taxonomie fossile. Il serait également intéressant d'observer les variations morphologiques des spores appartenant à une même espèce, dont les spécimens auraient été prélevés si possible au sein de milieux variés (environnements secs, bords de rivière, milieux ombragés ou ensoleillés), afin de vérifier ou non une potentielle influence environnementale sur la morphologie des palynomorphes.



**REFERENCES**  
**BIBLIOGRAPHIQUES**



*Les références bibliographiques citées dans les Annexes 1 et 3 sont répertoriées dans la liste suivante.*

- Abbink, O.A., 1998. Palynological investigations in the Jurassic of the North Sea region. LPP Contribution Series 8 University Utrecht, 192 pp.
- Abbink, O.A., Van Konijnenburg-Van Cittert, J.H.A., Visscher, H., 2004. A sporomorph ecogroup model for the Northwest European Jurassic-Lower Cretaceous : concept and framework. *Netherlands Journal of Geosciences* 83, 17–38.
- Agwu, C.O.C., Beug, H-J., 1982. Palynological studies of marine sediments off the West African coast. *Meteor Forschungsergebnisse, Deutsche Forschungsgemeinschaft, Reihe C Geologie und Geophysik, Gebrüder Bornträger, Berlin, Stuttgart*, C36, 1–30.
- Aimin, F., Xiaohan, L., Weiming, W., Xiaoli, L., Liangjun, Y., Feixin, H., 2005. Preliminary study on the spore-pollen assemblages found in the Cenozoic sedimentary rocks in Grove Mountains, east Antarctica and its climatic implications. *Chinese Journal of Polar Sciences* 16, 23–32.
- Allain, R., Vullo, R., Le Loeuff, J., Tournepiche J-F., 2014. European ornithomimosaur (Dinosauria, Theropoda): an undetected record. *Geologica Acta* 12, 127–135.
- Allen, P., 1998. Purbeck-Wealden (early Cretaceous) climates. *Proceedings of the Geologists Association* 109, 197–236.
- Allen, P., Wimbledon, W.A., 1991. Correlation of NW European Purbeck-Wealden (nonmarine Lower Cretaceous) as seen from the English type-areas. *Cretaceous Research* 12, 511–526.
- Alvarez-Ramis, C., Biondi, E., Desplats, D., Hughes, N. F., Koeniguer, J. C., Pons, D., Rioult, M., 1981. Les Végétaux (Macrofossiles) du Crétacé Moyen de l'Europe Occidentale et du Sahara. *Végétations et Paléoclimats. Cretaceous Research* 2, 339–359.
- Alvin, K.L., 1982. Cheirolepidiaceae: Biology, structure and paleoecology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 37, 71–98.
- Amédéo, F., 1992. L'Albien du bassin anglo-parisien : Ammonites, zonation phyletique, séquences. *Bulletin des centres de recherches exploration-production Elf-Aquitaine* 16, 187–233.
- Ames, H. T., Spackman, W., 1981. Catalog of fossil spores and pollen, volume 42. Cretaceous spores and pollen from the U.S.A and the U.S.S.R. *Palynological Laboratories, The Pennsylvania State University*, 240 pp.
- Antonescu, E., 1973. Asociatii palinologice caracteristice unor formatiuni Cretacice din Muntii Metaliferi. *Dari de seama ale sedintelor*, 59, 115–169.
- Archangelsky, S., 1977 (1979). *Balmeiopsis*, Nuevo Nombre generico Para el palinomorfo *Inaperturopollenites limbatus* Balme, 1957. *Ameghiniana* 14, 122–126.
- Archangelsky, S., Archangelsky, A., 2005. *Aequitriradites* Delcourt & Sprumont y *Couperisporites* Pocock, esporas de hepáticas, en el Cretácico Temprano de Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 7, 119–138.
- Arnaud, H., 1981. De la plate-forme urgonienne au bassin vocontien : le Barrémo-Bédoulien des Alpes occidentales entre Isère et Buëch (Vercors méridional, Diois oriental et Dévoluy). *Géologie Alpine, Mémoire n°12*, 804pp.

- Arnaud-Vanneau, A., 1980. Micropaléontologie, paléoécologie, et sédimentologie d'une plate-forme carbonatée de la marge passive de la Téthys : l'Urgonien du Vercors septentrional et de la Chartreuse (Alpes occidentales). *Géologie Alpine*, Mémoire n°11, 873pp.
- Arnaud-Vanneau, A., Médus, J., 1977. Palynoflores barrémo-aptiennes de la plate-forme urgonienne du Vercors; Palynostratigraphie de quelques formes de *Classopollis* et de quelques pollens angiospermiens. *Géologie Alpine* 53, 35–55.
- Azéma, C., 1979. Le pollen du genre *Classopollis* dans la carrière du Brouillard (Anjou, France). *In: Comptes Rendus du 104e Congrès national des Sociétés savantes, Bordeaux 1979, Section Sciences*.
- Azéma, C., Ters, M., 1971. Étude palynologique préliminaire du gisement cénomaniens de la Bironnière, Vendée (France). *Review of Palaeobotany and Palynology* 11, 267–282.
- Azéma, C., Durand, S., Médus, J., 1972. Des Miospores du Cénomaniens moyen. *Paléobiologie Continentale* 3, 1–54.
- Azéma, C., Fauconnier, D., Viaud, J.M., 1981. Microfossils from the Upper Cretaceous of Vendée (France). *Review of Palaeobotany and Palynology* 35, 237–281.
- Azéma, C., Fauconnier, D., Neumann, M., 1990. Apport de données palynologiques à l'étude du Cénomaniens de part et d'autre du seuil du Poitou (France). *Revue de Micropaléontologie* 33, 3–23.
- Balme, B.E., 1957. Spores and pollen grains from the Mesozoic of Western Australia. Australian Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization., Fuel Research, Physical and Chemical Survey of the National Coal Resources, 1–48, 11 pls.
- Balme, B.E., 1995. Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue. *Review of Palaeobotany and Palynology* 87, 81–323.
- Bardet, N., Mazin, J-M., Azéma, C., Bégouen, V., Masure, E., 1991. « L'ichthyosaure de Bédaille » (Ariège, France) : examen palynologique de la gangue et mise au point stratigraphique. *Bulletin de la Société Géologique de France* 162, 897–903.
- Barrón, E., Peyrot, D., Rodríguez-López, J.P., Meléndez, N., López del Valle, R., Najarro, M., Rosales, I., Comas-Rengifo, M.J., 2015. Palynology of Aptian and upper Albian (Lower Cretaceous) amber-bearing outcrops of the southern margin of the Basque-Cantabrian basin (northern Spain). *Cretaceous Research* 52, 292–312.
- Batten, D.J., 1973. Use of palynologic assemblage-types in Wealden correlation. *Palaeontology* 16, 1–40.
- Batten, D.J., 1975. Wealden palaeoecology from the distribution of plant fossils. *Proceedings of the Geologists Association* 85, 433–458.
- Batten, D.J., 1978. Early Cretaceous to Middle Jurassic miospores and palynofacies of the Northwest European continental shelf. *In: Thusu, B. (ed.), Distribution of biostratigraphically diagnostic dinoflagellate cysts and miospores from the northwest European continental shelf and adjacent areas. Continental Shelf Institute Publication* 100, 97–101.
- Batten, D.J., 1996. Chapter 20E. Upper Jurassic and Cretaceous miospores. *In: Jansonius, J., McGregor, D.C. (Eds.), Palynology: principles and applications; American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Vol. 2*, 807–830.
- Batten, D.J. (Ed.), 2011. English Wealden Fossils. *Palaeontological Association Field Guide to Fossils* 14, 769pp.

- Batten, D.J., Dutta, R.J., 1997. Ultrastructure of exine of gymnospermous pollen grains from Jurassic and basal Cretaceous deposits in Northwest Europe and implications for botanical relationships. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99, 25–54.
- Batten, D.J., Colin, J-P., Néraudeau, D., 2010. Megaspores from mid Cretaceous deposits in western France and their biostratigraphic and palaeoenvironmental significance. *Review of Palaeobotany and Palynology* 161, 151–167.
- Benoit, R-A., Néraudeau, D., Martín-Closas, C., 2017. A review of the Upper Jurassic-Lower Cretaceous charophytes from the northern Aquitaine Basin in south-west France. *Cretaceous Research* 79, 199–213.
- Berthelin, M., Pons, D., 1999. Signification des caractères partagés entre Bennetitales et Cycadales. Implications de la découverte d'une Cycadale nouvelle du Cénomaniens de l'Anjou (France). *Annales de Paléontologie* 85, 227–239.
- Berthou, P.Y., Hasenboehler, B., Moron, J.M., 1981. Apports de la palynologie à la stratigraphie de Crétacé moyen et Supérieur du Bassin Occidental portugais. *Memórias e notícias : publicações do Museu e Laboratório Mineralógico e Geológico e do Centro de Estudos Geológicos da Universidade de Coimbra* 91, 183–221.
- Billotte, M., Cosson, J., Crochet, B., Peybernes, B., Richer, J., Taillefer, F., Tambareau, Y., Ternet, Y., Villatte, Y., 1988. *In* : BRGM (Ed.), Lavelanet. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 1076, 63pp.
- Blondeau, A., Pomerol, B., Pomerol, C., 1974. *In* : BRGM (Ed.), Beauvais. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 102, 30pp.
- Blondeau, A., Pomerol, B., Pomerol, C., Teste, G., Fraisse, C., 1978. *In* : BRGM (Ed.), Forges-les-Eaux. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 78, 26pp.
- Blondeau, A., Teste, G., Delattre, C., Mériaux, E., Monciardini, C., Destombes, J-P., Vogt, J., 1982. Crèvecoeur-le-Grand. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 79, 25pp.
- Boisselier, A., 1881. Note sur les assises inférieures du Cénomaniens à l'embouchure de la Charente. *Comptes Rendus de l'Association Française pour l'avancement des Sciences*, 10e session, 568–574.
- Boisselier, A., 1886. Carte géologique de la France au 1/80 000. Feuille n°151, Tour de Chassiron.
- Bolchovitina, N.A., 1961. Spores fossiles et modernes de la famille des Schizaeaceae. *Akademiya Nauk S.S.S.R., Moscou, Travaux de l'Institut de Géologie*, 1–176, 41 pls. [En Russe]
- Bonte, A., Colbeaux, J-P., Leplat, J., Sommé, J., 1985. – *In* : BRGM (Ed.), Boulogne-sur-Mer. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 10, 26pp.
- Boura, A., Saulnier, G., De Franceschi, D., Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Pons, D., Garcia, G., Robin, N., Boiteau, J-M., Valentin, X., 2019. An early record of a vesselless angiosperm from the Cenomanian of France. *IAWA Journal*, 2–21.
- Boureau, E., 1948. Morphologie et affinités de deux cônes fossiles de la flore albienne de la Perte du Rhône. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris*, 2<sup>ème</sup> Série 20, 481–491.
- Boureau, E., Veillet-Bartoszewska, M., 1955. Etude paléoxylologique des couches mésozoïques de France : sur un *Protopodocarpoxylon feugueuri* n. sp., du Cénomaniens angevin. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 27, 105–115.



- Bourgueil, B., Moreau, P., Dubreuilh, J., Vouvé, J., 1976. *In* : BRGM (Ed.), Ile d'Oléron. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 657, 23pp.
- Bousquet, P., 1967. Contribution à l'étude stratigraphique et micropaléontologique du Jurassique et du Crétacé de l'île d'Oléron (Charente-Maritime). Thèse de doctorat de l'Université de Paris, 180pp., 34 pls. [inédit]
- Brenner, G.J., 1963. The spores and pollen of the Potomac Group of Maryland. State of Maryland, Department of Geology, Mines and Water Resources, Bulletin 27, 215 pp.
- Buissart, H., 1989. Le Wealdien du Bassin de Paris : approches sédimentologique et paléogéographique ; applications au stockage souterrain de gaz naturel. Thèse de doctorat de l'Université des sciences techniques de Lille-Flandres-Artois, 181pp. [inédit]
- Buissart, H., Clement, B., Leblanc, M., 1988. Eléments nouveaux sur le faciès wealdien au Nord-Est de Paris. *Annales de la Société Géologique du Nord* 107 155–176.
- Bujak, J.P., Williams, G.L., 1977. Jurassic palynostratigraphy of offshore Eastern Canada. *Developments in Palaeontology and Stratigraphy* 6, 321–339.
- Bulot, L.G., Vermeulen, J., Grosheny, D., Ferry, S., 2010. Le Crétacé de l'Arc de Castellane (SE France). *Compte Rendu de l'Excursion du Groupe Français du Crétacé*, 45pp.
- Burden, E.T., 1984. Terrestrial palynomorph biostratigraphy of the Lower Part of the Mannville Group (Lower Cretaceous), Alberta and Montana. *In*: Stott, D.F., Glass, D.J. (Eds), *The Mesozoic of Middle North America*. Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 9, 249–269.
- Burden, E.T., Hills, L.V., 1989. Illustrated key to genera of Lower Cretaceous terrestrial palynomorphs (excluding megaspores) of western Canada. *AASP Contributions Series* 21, 146 pp., 20 pls.
- Burger, D., 1966. Palynology of uppermost Jurassic and lowermost Cretaceous strata in the eastern Netherlands. *Leidse Geologische Medelingen* 35, 209–276, 39 pls.
- Carpentier, A., 1921a. Découverte d'une flore wealdienne dans les environs d'Avesnes (Nord). *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences* 172, 1428–1429.
- Carpentier, A., 1921b. Sur la présence de Cycadophytes dans le gisement wealdien de Féron (Nord). *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences* 173, 327–329.
- Carpentier, A., 1922. Sur les Conifères et les Fougères du Wealdien de Féron-Glageon (Nord). *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences* 174, 1121–1123.
- Carpentier, A., 1927. La flore wealdienne de Féron-Glageon. *Mémoires de la Société géologique du Nord* 10, 151 pp, 25 pls.
- Carpentier, A., 1929. Recherches sur les végétaux fossiles des argiles éocétaciques du Pays de Bray. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 4ème Série, 29, 89–96, 2pls.
- Carpentier, A., 1933. Recherches sur les végétaux fossiles des argiles hauteriviennes du Pays de Bray. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 5ème Série, 3, 89–94, 1pl.
- Cascales-Miñana, B., Cleal, C.J., Gerrienne, P., 2016. Is Darwin's 'Abominable Mystery' still a mystery today?. *Cretaceous Research* 61, 256–262.
- Chamoreau, S., 2016. Plantes fossiles des lignites de l'Albien terminal de Saint-Nadeau (Charente-Maritime). *Mémoire de Master de paléontologie de l'Université de Rennes*, 20pp. [inédit]

- Chateauneuf, J.-J., 1972. Analyse palynologique associée à la carte géologique à 1/50 000 de Londinières. BRGM, données inédites.
- Coiffard, C., Gomez, B., Thevenard, F., 2007. Early Cretaceous angiosperm invasion of Western Europe and major environmental changes. *Annals of Botany* 100, 545–553.
- Coiffard, C., Gomez, B., Thiébaud, M., Kvaček, J., Thévenard, F., Néraudeau, D., 2009. Intramarginal veined Lauraceae leaves from the Albien-Cenomanian of Charente-Maritime (Western France). *Palaeontology* 52, 323–336.
- Colin, J.-P., El Albani, A., Fursich, F. T., Martín-Closas, C., Mazin, J.-M., Billon-Bruyat, J.-P., 2004. Le gisement « Purbeckien » de vertébrés de Cherves-de-Cognac, Charente (SW France) : nouvelles données biostratigraphiques. *Comptes Rendus Palevol* 3, 9–16.
- Combes, P.-J., Glaçon, G., Grekoff, N., Médus, J., Sigal, J., 1973. Etude micropaléontologique d'une argilite associée à la bauxite de Bédarieux (Hérault, France). Nouvelles données sur l'âge de mise en place du minerai. *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences* 276, série D, 1669–1672.
- Combes, P.-J., Peybernes, B., Médus, J., Mongin, D., 1989. Bauxites, horizons à mollusques et palynoflore dans le gisement de Bacqué (Pyrénées ariégeoises): situation sur la marge européenne au Crétacé Inférieur, environnement de dépôt, rôle de l'eustatisme. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 82, 113–131.
- Cookson, I.C., Dettmann, M.E., 1958. Some Trilete spores from Upper Mesozoic deposits in the eastern Australian Region. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 70, 95–128.
- Coquand, H., 1858. Description géologique de l'étage Purbeckien dans les deux Charentes. *Bulletin de la Société Géologique de France* 2<sup>ème</sup> série, 15, 577–620.
- Coquand, H., 1860. Catalogue raisonné ou synopsis des fossiles observés dans les formations secondaires des deux Charentes et de la Dordogne, Marseille, 138pp.
- Cotillon, P., Lemoigne, Y., 1967a. Présence de bois de Gymnospermes à structure araucarienne dans le gisement albien d'Escragnoles (Alpes Maritimes). *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 36<sup>ème</sup> année, 9, 118–121.
- Cotillon, P., Lemoigne, Y., 1967b. Présence du genre *Taxodioxylon* dans l'Albien de la région de Chabrières (Basses-Alpes). *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 36<sup>ème</sup> année, 9, 390–393.
- Cotillon, P., Lemoigne, Y., 1971. A propos d'une découverte de fragments ligniteux dans l'Albien d'Hyèges (Basses-Alpes). Précisions sur la répartition de bois flottés de Gymnospermes dans l'Albien moyen de Haute-Provence. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 40<sup>ème</sup> année, 8, 249–250.
- Cotillon, P., Médus, J., 1971. Données stratigraphiques et palynologiques sur un horizon albien dans l'Arc de Castellane (Basses-Alpes, Alpes Maritimes, Var). Conséquences paléogéographiques. *Geobios* 4, 101–116.
- Couper, R.A., 1953. Upper Mesozoic and Cainozoic spores and Pollen grains from New Zealand. *New Zealand Geological Survey, Palaeontological Bulletin* 22, 2–77, 9 pls.
- Couper, R.A., 1958. *British Mesozoic Microspores and Pollen grains: a Systematic and Stratigraphic Study*. *Palaeontographica Abteilung B* 103, 75–179, 17 pls.

- Courtinat, B., 1989. Les organoclastes des formations lithologiques du Malm dans le Jura méridional. Systématique, biostratigraphie et éléments d'interprétation paléocologique. Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, Documents 105, 1–361.
- Crié, L., 1890. Recherches sur les végétaux fossiles de l'île d'Aix (Charente-inférieure). Annales de la Société des Sciences Naturelles de Charente-inférieure (La Rochelle) 26, 231–237.
- Deák, M.H., 1963. Quelques spores striées de l'étage Aptien. Revue de Micropaléontologie 5, 251–256.
- Deák, M, H., 1964. Contribution à l'étude palynologique du groupe d'argiles à *Munieria* de l'étage Aptien. Acta Botanica 10, 95–126, 10 pls.
- Deák, M.H., Combaz, A., 1967. "Microfossiles organiques" du Wealdien et du Cénomaniens dans un sondage de Charente-Maritime. Revue de Micropaléontologie 10, 69–96.
- Dejax, J., Masure, E., 2005. Analyse palynologique de l'argile lignitifère à ambre de l'Albien terminal d'Archingeay (Charente-Maritime, France). Comptes Rendus Palevol 4, 53–65.
- Dejax, J., Pons, D., Yans, J., 2007a. Palynology of the dinosaur-bearing Wealden facies in the natural pit of Bernissart (Belgium). Review of Palaeobotany and Palynology 144, 25–38.
- Dejax, J., Dumax, E., Damblon, F., Yans, J., 2007b. Palynology of Baudour Clays Formation (Mons Basin, Belgium): correlation within the "stratotypic" Wealden. In: Steemans, P., Javaux, E., (Eds.), Recent Advances in Palynology.- Carnets de Géologie / Notebooks on Geology, Brest, Mémoire 2007/01, Abstract 03, 16–28.
- Delattre, C., Waterlot, G., Hatrival, J-N., Leriche, M., Polvêche, J., 1970. In : BRGM (Ed.), Trelon. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 39, 10pp.
- Delcourt, A., Sprumont, G., 1955. Les spores et grains de pollen du Wealdien du Hainaut. Mémoires de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie, nouvelle série 4(5), 1–73, 4 pls.
- Delcourt, A., Sprumont, G., 1957. Quelques microfossiles du Wealdien de Féron-Glageon. Bulletin de la Société belge de géologie, de paléontologie et d'hydrologie 66, 57–67, 3 pls.
- Delcourt, A., Sprumont, G., 1959. Spores, grains de pollen, Hystrichosphères et Péridiniens dans le Wealdien de Féron-Glageon. Annales de la société géologique du Nord 79, 29–64, 5pls.
- Delcourt, A., Dettmann, M.E., Hughes, N.F., 1963. Revision of some Lower Cretaceous microspores from Belgium. Palaeontology 6, 282–292.
- Dercourt, J., Fourcade, E., Cecca, F., Azéma, J., Enay, R., Bassoulet, J-P., Cottereau, N., 1994. Palaeoenvironment of the Jurassic system in the Western and Central Tethys (Toarcian, Callovian, Kimmeridgian, Tithonian) : an overview. Geobios 17, 625–644.
- Dercourt, J., Gaetani, M., Vrielynck, B., Barrier, E., Biju-Duval, B., Brunet, M.F., Cadet, J.P., Crasquin, S., Sandulescu, M., (2000, Eds.). Atlas Peri-Tethys. Palaeogeographical maps. Commission de la carte géologique du monde, Paris, 24 cartes.
- Desplats, D., 1976. Sur une nouvelle espèce de *Piceoxylon* Gothan de l'Albien de Wissant, Boulonnais. Compte rendu du 101<sup>ème</sup> national des Sociétés savantes de Paris et des départements, Lille 1976, Sciences, 1, 175–184.
- Desplats, D., 1978. Sur une nouvelle espèce de *Widdringtonioxyylon* Greguss de l'Albien de Wissant (Boulonnais). Compte rendu du 103<sup>ème</sup> national des Sociétés savantes de Paris et des départements, Nancy 1978, Sciences, 2, 95–103.

- Desplats, D., 1979. Sur une nouvelle espèce de *Dadoxylon* (*Araucarioxylon*) de l'Albien de Wissant, Boulonnais. *Compte rendu du 104<sup>ème</sup> national des Sociétés savantes de Paris et des départements, Bordeaux 1979, Sciences*, 1, 185–195.
- Destombes, P., 1977. Some new Ammonites from the Gault at Bully, Pays de Bray, France. *Proceedings of the Geologists Association* 88, 39–43.
- Destombes, P., Gamble, H.J., Juignet, P., Owen, H.G., 1977. Cretaceous and lower Tertiary of Seine-Maritime, France: a guide to key localities. *Proceedings of the Geologists Association* 88, 15–38.
- Dettmann, M.E., 1963. Upper Mesozoic microfloras from south-eastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 77, 1–149, 27 pls.
- Dettmann, M.E., Playford, G., 1968. Taxonomy of some Cretaceous spores and pollen grains from Eastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 81, 69–93, 3 pls.
- Dettmann, M.E., Clifford, H.T., 1991. Spore morphology of *Anemia*, *Mohria*, and *Ceratopteris* (Filicales). *American Journal of Botany* 78, 303–325.
- Dörhöfer, G., 1977. Palynologie und Stratigraphie der Bückeberg-Formation (Berriasium--Valanginium) in der Hilsmulde (NW- Deutschland). *Geologisches Jahrbuch Reihe A, Heft 42*, 122 pp.
- Dörhöfer, G., 1977. Palynologie und Stratigraphie der Bückeberg-Formation (Berriasium--Valanginium) in der Hilsmulde (NW- Deutschland). *Geologisches Jahrbuch Reihe A, Heft 42*, 122 pp.
- Dörhöfer, G., 1979. Distribution and stratigraphic utility of Oxfordian to Valanginian miospores in Europe and North America. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contributions Series* 2, 101–132.
- Dörhöfer, G., Norris, G., 1977. Discrimination and Correlation of Highest Jurassic and Lowest Cretaceous Terrestrial Palynofloras in North-West Europe. *Palynology* 1, 79–93.
- Döring, H., 1964. Trilete Sporen aus dem Oberen Jura und dem Wealden Norddeutschlands. *Geologie* 13, 1099–1130.
- Döring, H., 1965. Die sporenpalaontologische Gliederung des Wealden im Westmecklenburg (Struktur Werle). *Geologie* 14, Beihefte 47, 1–117.
- Döring, H., 1966. Die Sporenstratigraphische Gliederung der Unterkreide im nördlichen Mitteleuropa. *Abhandlungen des Zentralen Geologischen Instituts, Berlin*, 8, 61–78.
- Doubinger, J., Mas, J.R., 1981. Une Microflore du Barrémien dans la Province de Valencia, Espagne. *Cretaceous Research* 2, 51–64.
- Doyle, J. A., Robbins, E. I., 1977. Angiosperm Pollen Zonation of the Continental Cretaceous of the Atlantic Coastal Plain and its application to Deep Wells in the Salisbury Embayment. *Palynology* 1, 43–78.
- Doyle, J.A., Endress, P.K., 2018. Phylogenetic Analyses of Cretaceous Fossils Related to Chloranthaceae and their Evolutionary Implications. *The Botanical Review* 84, 156–202.
- Doyle, J.A., Van Campo, M., Lugardon, B., 1975. Observations on exine structure of *Eucommiidites* and Lower Cretaceous angiosperm pollen. *Pollen et Spores* 17, 429–486.
- Durand, S., Ters, M., 1958. L'analyse pollinique d'argiles des environs de Challans (Vendée) révèle l'existence d'une flore cénomaniennne. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 247, 684–687.
- El Albani, A., Fürsich, F.T., Colin, J.P., Meunier, A., Hochuli, P., Martín-Closas, C., Mazin, J.M., Billon-Bruyat, J.P., 2004. Palaeoenvironmental reconstruction of the basal Cretaceous vertebrate bearing beds in the

- Northern part of the Aquitaine Basin (SW France): sedimentological and geochemical evidence. *Facies* 50, 195–215.
- Eudes-Deslongchamps, J.A., 1828. Description d'un fruit fossile d'une espèce inconnue du genre *Pin*, découvert dans l'argile de Dives ; et d'un *Fucus* fossile de l'Oolithe inférieure. *Mémoires de la Société linnéenne de Normandie*, Caen, 4, 392–401.
- Falcon-Lang, H.J., Fensome, R.A., Gibling, M.R., Malcolm, J., Fletcher, K.R., Holleman, M., 2007. Karst-related outliers of the Cretaceous Chaswood Formation of Maritime Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 44, 619–642.
- Farjon, A., 2005. A monograph of Cupressaceae and *Sciadopitys*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Fauconnier, D., 1975. Analyse palynologique associée à la carte géologique à 1/50 000 de Gournay. BRGM, données inédites.
- Fauconnier, D., 1977. Analyse palynologique associée à la carte géologique à 1/50 000 de l'île d'Oléron. BRGM, données inédites.
- Fauconnier, D., 1979. Les dinoflagellés de l'Albien et du Cénomaniens inférieur du Bassin de Paris. Répartition stratigraphique et relations avec la nature du dépôt. *Documents du Bureau des Recherches Géologiques et Minières* 5, 1–150, 16 pls.
- Feild, T.S., Arens, N.C., Dawson, T.E., 2003 (2004). The ancestral ecology of Angiosperms: emerging perspectives from extant basal lineages. *International Journal of Plant Sciences* 164, 129–142.
- Fensome, R.A., 1987. Taxonomy and biostratigraphy of schizaealean spores from the Jurassic-Cretaceous boundary beds of the Aklavik Range, District of Mackenzie. *Palaeontographica Canadiana* 4, 1–49.
- Ferguson, D.K., 1995. Plant part processing and community reconstruction. *Eclogae Geologicae Helvetica* 88, 627–641.
- Ferry, S., 1979. Les turbidites bioclastiques: mode de transport du sable calcaire des platesformes urgoniennes à la cuvette vocontienne (S-E de la France). *Géobios, Mémoire spécial* 3, 149–158.
- Filatoff, J., 1975. Jurassic palynology of the Perth Basin, Western Australia. *Palaeontographica Abteilung B* 154, 1–113.
- Fisher, H.L., Watson, J., 1983. A new conifer species from the Wealden beds of Féron-Glageon, France. *Bulletin of the British Museum, Natural History. Geology* 37, 99–104.
- Fleury, R., Polette, F., Batten, D.J., Durand, M., Moreau, J-D., Néraudeau, D., Strullu-Derrien, C., Redois, F., 2017. Palaeobotanical investigation of a Cenomanian clay lens in Hucheloup Quarry, Maine-et-Loire, NW France : Taxonomic, stratigraphic and palaeoenvironmental implications. *Annales de Paléontologie* 103, 235–250.
- Fliche, P., 1896. Etudes sur la flore fossile de l'Argonne, Albien Cénomaniens. *Bulletin de la Société des Sciences de Nancy, Série II* 14, 114–306.
- Fourcade, E., Azéma, J., Cecca, F., Bonneau, M., Peybernès, B., Dercourt, J., 1991. Essai de reconstitution cartographique de la paléogéographie et des paléoenvironnements de la Téthys au Tithonique supérieur (138 à 135Ma). *Bulletin de la Société Géologique de France* 162, 1197–1208.
- Friis, E. M., 1983. Upper Cretaceous (Senonian) floral structures of Juglandalean affinity containing Normapolles pollen. *Review of Palaeobotany and Palynology* 39, 161–188.



- Friis, E.M., Pedersen, K.R., 1996. *Eucommiitheca hirsuta*, a new pollen organ with *Eucommiidites* pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana* 35, 104–112.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2000. Fossil floral structures of a basal angiosperm with monocolpate, reticulate-acolumellate pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana* 39, 226–239.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Schönenberger, J., 2006. Normapolles plants: a prominent component of the Cretaceous rosoid diversification. *Plant Systematics and Evolution* 260, 107–140.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Marone, F., 2014. *Arcellites punctatus* sp. nov: a new megaspore from the Early Cretaceous of Portugal studied using high resolution synchrotron radiation X-ray tomographic microscopy (SRXTM). *Grana* 53, 91–102.
- Fukarek, F., Schultze-Motel, J., Siegel, M., 1992. *Urania Pflanzenreich* in 4 Bänden. Moose, Farne, Nacktsamer. Leipzig, Jena, Berlin : Urania-Verlag, 390pp.
- Gastaldo, R.A., 2012. Taphonomic controls on the distribution of palynomorphs in tidally influenced coastal deltaic settings. *Palaios* 27, 798–810.
- Gidon, M., 2019. Extrait de Geol-Alp, <http://www.geol-alp.com>
- Gidon, M., Enay, M., Caillon, M., Doudoux, M., 1970. *In* : BRGM (Ed.), Rumilly. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 701, 11pp.
- Giot, D., Médioni, R., Lautridou, J-P., Verron, G., Panel, R., 1974. *In* : BRGM (Ed.), Londinières. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 59, 34pp.
- Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Perrichot, V., Thévenard, F., Coiffard, C., Philippe, M., Néraudeau, D., 2004. Assemblages floristiques de l'Albien-Cénomaniens de Charente-Maritime (SO France). *Annales de Paléontologie* 90, 147–159.
- Gomez, B., Coiffard, C., Dépré, E., Daviero-Gomez, V., Néraudeau, D., 2008. Diversity and histology of a plant litter bed from the Cenomanian of Archingeay-Les Nouillers (southwestern France). *Comptes Rendus Palevol* 7, 135–144.
- Gradstein, F.M., Williams, G.L., Jenkins, W.A.M., Ascoli, P., 1976. Mesozoic and Cenozoic stratigraphy of the Atlantic Continental Margin, eastern Canada. *Memoirs of the Canadian Society of Petroleum Geologists* 4, 103–131.
- Groot, J.J., Penny, J.S., 1960. Plant microfossils and age of nonmarine Cretaceous sediments of Maryland and Delaware. *Micropaleontology* 6, 225–236.
- Hatrival, J.N., Morfaux, P., 1975 ( ?). *In* : BRGM (Ed.), Bouilly. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 333, 23pp.
- Hedlund, R.W., 1966. Palynology of the Red Brance Member of the Woodbine Formation (Cenomanian), Bryan County, Oklahoma. *Oklahoma Geological Survey* 112, 69 pp., 10 pls.
- Heimhofer, U., Hochuli, P.A., 2010. Early Cretaceous angiosperm pollen from a low-latitude succession (Araçari Basin, NE Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology* 161, 105–126.
- Herngreen, G.F.W., 1971. Palynology of a Wealden section (Lower Cretaceous) in the "Carrière de Longueville", the Boulonnais (France). *Review of Palaeobotany and Palynology* 12, 271–302.
- Herngreen, G.F.W., Wong, T.E., 1989. Revision of the 'Late Jurassic' stratigraphy of the Dutch Central North Sea Graben. *Geologie en Mijnbouw* 68, 73–105.

- Hochuli, P.A., Feist-Burkhardt, S., 2013. Angiosperm-like pollen and *Afropollis* from the Middle Triassic (Anisian) of the Germanic Basin (Northern Switzerland). *Frontiers in plant science* 4, Article 344, 1–14.
- Hochuli, P.A., Heimhofer, U., Weissert, H., 2006. Timing of early angiosperm radiation: recalibrating the classical succession. *Journal of the Geological Society, London* 163, 587–594.
- Horikx, M., Hochuli, P.A., Feist-Burkhardt, S., Heimhofer, U., 2016. Albian angiosperm pollen from shallow marine strata in the Lusitanian Basin, Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology* 228, 67–92.
- Hughes, N.F., 1994. *The enigma of angiosperm origins*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 303.
- Hughes, N.F., Moody-Stuart, J.C., 1969. A method of stratigraphic correlation using Early Cretaceous miospores. *Palaeontology* 12, 84–111, 11 pls.
- Hughes, N.F., McDougall, A.B., 1990. Barremian-Aptian angiosperm pollen records from southern England. *Review of Palaeobotany and Palynology* 65, 145–151.
- Hughes, N.F., Drewry, G.E., Laing, J.F., 1979. Barremian earliest Angiosperm pollen. *Palaeontology* 22, 513–535.
- Hunt, C.O., 1985. Miospores from the Portland Stone Formation and the lower part of the Purbeck Formation (Upper Jurassic/Lower Cretaceous) from Dorset, England. *Pollen et Spores* 27, 419–451.
- Ibrahim, M.I.A., 2002. New angiosperm pollen from the upper Barremian - Aptian of the Western Desert, Egypt. *Palynology* 26, 107–133.
- Juhász, M. 1975. Lycopodiaceae spores from Lower Cretaceous deposits of Hungary. *Acta Biologica Szeged*, 21, 21–34.
- Juhász, M., 1983. Palynostratigraphic zonation of the Transdanubian middle Cretaceous. *Acta Geologica Hungarica* 26, 41–68.
- Juignet, P., Médus, J., 1971. Les argiles noires d'Écommoy (Sarthe): Précisions sédimentologiques et palynologiques. *Comptes Rendus Sommaires de la Société Géologique de France* 6, 310–312.
- Kemp, E.M., 1970. Aptian and Albian miospores from southern England. *Palaeontographica Abteilung B* 131, 73–143.
- Kimyai, A., 1966. New Plant Microfossils from the Raritan Formation (Cretaceous) in New Jersey. *Micropaleontology* 12, 461–476.
- Koeniguer, J.-C., 1980. Les gisements à fusains et bois silicifiés du Crétacé inférieur des pays de Bray et de Caux (Seine-Maritime). *Comptes Rendus du 105e Congrès National des Sociétés Savantes, Caen*, 99–116.
- Kromm, M.F., Lavigne, J., Marionnaud, J.M., 1970. *In*: BRGM (Ed.), Montendre. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000. Orléans, carte 755, 20 pp.
- Krutzsch, W., 1959. Mikropaläontologische (sporen-paläontologische) Untersuchungen in der Braunkohle des Geiseltales. *Geologie, Beiheft* 22, 425pp.
- Kujau, A., Heimhofer, U., Hochuli, P.A., Pauly, S., Morales, C., Adatte, T., Föllmi, K., Ploch, I., Mutterlose, J., 2013. Reconstructing Valanginian (Early Cretaceous) mid-latitude vegetation and climate dynamics based on spore–pollen assemblages. *Review of Palaeobotany and Palynology* 197, 50–69.
- Kuntz, G., Quérière de la, P., Verron, G., 1975 (?). *In*: BRGM (Ed.), Yvetot. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000. Orléans, carte 76, 29pp.

- Kuntz, G., Médioni, R., Frileux, P.N., Quérière de la, P., Verron, G., Clavelier, C., Fatton, E., Gaspard, D., Monciardini, C., Fauconnier, D., 1977. In: BRGM (Ed.), Gournay. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000. Orléans, carte 101, 44 pp.
- Kvaček, J., Gomez, B., Zetter, R., 2012. The Early Angiosperm *Pseudoasterophyllites cretaceus* from Albian—Cenomanian of Czech Republic and France Revisited. *Acta Palaeontologica Polonica* 57, 437–443.
- Kvaček, J., Doyle, J.A., Endress, P.K., Daviero-Gomez, V., Gomez, B., Tekleva, M., 2016. *Pseudoasterophyllites cretaceus* from the Cenomanian (Cretaceous) of the Czech Republic: A possible link between Chloranthaceae and *Ceratophyllum*. *Taxon* 65, 1345–1373.
- Laing, J.F., 1975. Mid-Cretaceous angiosperm pollen from Southern England and Northern France. *Palaeontology* 18, 775–808.
- Lantz, J., 1958. Etude des spores et pollens d'un échantillon purbeckien de l'île d'Oléron. *Revue de Micropaléontologie* 1, 33–37.
- Lapparent de, A., 1879. Le Pays de Bray. Mémoires pour servir à l'explication de la carte géologique détaillée de la France, 178pp.
- Laurain, M., Ménillet, F., Pluchery, E., 1998. In: BRGM (Ed.), Monthois. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000. Orléans, carte 134, 56 pp.
- Le Diouron, T., 2005. Les végétaux fossiles des argiles de l'Albien terminal et du Cénomanién basal de la Carrière de Puy-Puy (Tonnay-Charente, Charente-Maritime). Implications paléoenvironnementales. DEA de Paléontologie, Université de Rennes 1. [inédit]
- Le Loeuff, J., Suteethorn, S., Buffetaut, E., 2013. A new sauropod dinosaur from the Albian of Le Havre (Normandy, France). *Oryctos* 10, 23–30.
- Lecointre, G., Carpentier, A., 1939. Sur des empreintes de *Frenelopsis* du Cénomanién provenant du forage de Monts-Sur-Guesnes (Vienne). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 5ème série, 8, 583–586.
- Lemoigne, Y., 1967. Bois de structure gymnospermienne provenant du Vraconien de la région de Blieux (Basses-Alpes). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 7ème Série, 9, 476–480.
- Lemoigne, Y., Demarcq, G., 1967. Nouvelle espèce de *Dadoxylon* à trachéides septées provenant du Weladien de Féron-Glageon (Nord). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 7ème Série, 9, 53–56, 1 pl.
- Levet-Carette, J., 1966. Microflore wealdienne provenant d'un puit naturel à la fosse Vieux-Condé (groupe de Valenciennes). *Annales de la société géologique du Nord* 86, 153–176.
- Lidgard, S., Crane, P.R., 1990. Angiosperm diversification and Cretaceous floristic trends: a comparison of palynofloras and leaf macrofloras. *Paleobiology* 16, 77–93.
- Lignier, O., 1910a. Végétaux fossiles de Normandie. III. Etude anatomique du *Cycadeoidea micromyela* Mor. *Mémoires de la Société linnéenne de Normandie*, Caen, 20, 329–371.
- Lignier, O., 1910b. Le *Bennettites morierei* (Sap. & Mar) Lignier ne serait-il pas d'origine infracrétacée? *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie*, Caen, 6ème Série, 2, 214–220.
- Lignier, O., 1913. Sur le niveau d'où provient le *Bennettites morierei*. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie*, Caen, 6ème Série 4.
- Lister, J.K., Batten, D.J., 1995. Palynostratigraphy of the Barremian-Aptian succession in the Wiechendorf 1/86 and Hoheneggelsen KB 9 Boreholes in the Lower Saxony Basin, North Germany. *Geologische Jahrbuch Reihe A* 141, 367–395.

- Londeix, L., 1990. La distribution des kystes de dinoflagellés dans les sédiments hémipélagiques (Ardèche) et pélagiques (Arc de Castellane, SE de la France) en domaine vocontien, du Valanginien terminal au Barrémien inférieur- Biostratigraphie et relations avec la stratigraphie séquentielle. Thèse de doctorat de l'Université de Bordeaux, 2 tomes, 707pp.
- Londeix, L., 2014. Des dinokystes marins remaniés comme aides à la reconstitution d'un glacier alpin quaternaire. *Journal de l'APF* 66, 43–44.
- Londeix, L., 2018. Quantitative biostratigraphical ranges of some late Cenozoic species of the dinoflagellate genus *Spiniferites* and taxonomic considerations. *Palynology* 42, 203–220.
- Louvel, C., 1960. Contribution à l'étude de *Pityostrobus oblongus* (Fliche sp.), appareil femelle d'un Conifère albien de l'Argonne. *Mémoires de la Société Géologique de France, Nouvelle Série*, 90, 28 pp.
- Ludvigson, G.A., Witzke, B.J., Joeckel, R.M., Ravn, R.L., Phillips, P.L., González, L.A., Brenner, R.L., 2010. New insights on the sequence stratigraphic architecture of the Dakota Formation in Kansas-Nebraska-Iowa from a decade sponsored research activity. *Current Research in Earth Sciences Bulletin* 258, 1–35.
- Machhour, L., Pons, D., 1991. Bois de Coniférale dans l'Albien du synclinal du Beausset (Var, SE France) : signification paléogéographique et paléoclimatique. *Geobios* 25, 181–193.
- Maczmar, J., 1986. Palynostratigraphy of the uppermost Jurassic and Lower Cretaceous in the Polish Lowland. *Prace Instytutu Geologicznego* 116, 1–53, 37 pls.
- Magallón, S., 2010. Using Fossils to Break Long Branches in Molecular Dating: Comparison of Relaxed Clocks Applied to the Origin of Angiosperms. *Systematic Biology* 59, 384–399.
- Manès, W., 1850. Notes sur le dépôt de gypse des départements de la Charente et de la Charente inférieure. *Bulletin de la Société Géologique de France* 7, 605pp.
- Manivit, J., 1994. In : BRGM (Ed.), Vierzon. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 491, 50pp.
- Mansy, J-L., Guennoc, P., Robaszinsky, F., Amédéo, F., Auffret, J-P., Vidier, J-P., Lamarche, J., Lefèvre, D., Sommé, J., Brice, D., Mistiaen, B., Prud'homme, A., Rohart, J-C., Vachard, D., 2007. In : BRGM (Ed.), Marquise. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 5, 223pp.
- Martin, P.J., 1828. A geological memoir on a part of western Sussex; with some observations upon chalk-basins, the weald-denudation, and outliers-by-protrusion. London, J. Booth, 135pp.
- Masure, E., Raynaud, J-F., Pons, D., Reneville, P., de., 1998. Palynologie du stratotype historique de l'Aptien inférieur dans la région de Cassis-La Bédoule (SE France). *Géologie Méditerranéenne* 25, 263–287.
- May, F.E., 1975. *Dichastopollenites reticulatus*, Gen. et sp. nov.- Potential Cenomanian guide fossil from southern Utah and northeastern Arizona. *Journal of Paleontology* 49, 528–533.
- Mazin, J-M., Billon-Bruyat, J-P., Pouech, J., Hantzpergue, P., 2006. The Purbeckian site of Cherves-de-Cognac (Berriasian, Early Cretaceous, Southwest France) : a continental ecosystem accumulated in an evaporitic littoral depositional environment. In : Barret, P., Evans, S.F., (Eds.), 9th Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Manchester, p. 187.
- Médus, J., 1970. Première contribution à l'étude palynologique de quelques gisements classiques du Crétacé inférieur de Haute Provence. *Annales de la Faculté des Sciences de Marseille* 44, 137–142.
- Médus, J., 1971. Contribution à la connaissance des associations palynologiques du Berriasien de Savoie occidentale. Application à la Provence. *Annales de l'Université de Provence, Sciences* 45, 243–249.

- Médus, J., Combes, P.-J., 1963. Premiers résultats palynologiques sur un niveau argileux associé à la bauxite de Péreille (Ariège). *Comptes Rendus de la Société Géologique de France* 7, 224–225.
- Médus, J., Pons, A., 1967. Etude palynologique du Crétacé pyrénéo-provençal. *Review of Palaeobotany and Palynology* 2, 111–117.
- Médus, J., Triat, J.M., 1969. Le Cénomaniens supérieur de la coupe de Laudun (Gard, France): étude palynologique et données sédimentologiques. *Review of Palaeobotany and Palynology* 9, 213–228.
- Médus, J., Mojon, P.O., 1991. Palynologie des niveaux émergifs du Berriasien du Jura. Comparaison avec des spectres de Sardaigne et des Pyrénées. *Review of Palaeobotany and Palynology* 68, 49–63.
- Mégnién, C., Rampon, G., Turland, M., 1967. *In* : BRGM (Ed.), Auxerre. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 402, 12pp.
- Mégnién, C., Mégnién, F. (Eds.), 1985. Synthèse géologique du Bassin de Paris. Volume III : lexique des noms de formations. *Mémoire du BRGM* 103, 467pp.
- Mendes, M.M., Polette, F., Cunha, P.P., Dinis, P., Batten, D.J., 2019. A new Hauterivian palynoflora from the Vale Cortiço site (central Portugal), and its palaeoecological implications for western Iberia. *Acta Palaeobotanica* 59, 215–228.
- Menillet, F., 1970. *In* : BRGM (Ed.), Bolbec. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 75, 24pp.
- Méon, H., Guignard, G., Pacltová, B., Svobodova, M., 2004. Normapolles. Comparaison entre l'Europe centrale et du Sud-Est pendant le Cénomaniens et le Turonien: evolution de la biodiversité et paleoenvironnement. *Bulletin de la Société géologique de France* 175, 579–594.
- Mohr, B.A.R., 1989. New palynological information on the age and environment of Late Jurassic and Early Cretaceous vertebrate localities of the Iberian Peninsula (eastern Spain and Portugal) *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A* 106, 291–301.
- Moreau, P., 1976. Cadre stratigraphique et rythmes sédimentaires du Cénomaniens nord-aquitain (Région de Rochefort). *Bulletin de la Société géologique de France*, 7<sup>ème</sup> série, 18, 747–755.
- Moreau, P., 1978. Le rôle du Plateau Central dans la paléogéographie nord-aquitaine au Cénomaniens. *Géologie méditerranéenne* 5, 125–136.
- Moreau, P., 1980. Purbeckien gypseux, Turonien, Coniacien. *In*: Klingebiel A, Gabilly J (Eds.), *Evolution paléogéographique de la marge continentale aquitaine durant le Mésozoïque et le Cénozoïque*. Bulletin des centres de recherches exploration-production Elf-Aquitaine 3, 252–253.
- Moreau, P., 1993a. La transgression cénomaniens sur la marge septentrionale du bassin de l'Aquitaine (Charentes). Flanc Nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine. Aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. Vol. 1: Analyse stratigraphique et identification des milieux. Thèse Doctorat État, Université de Poitiers, 505pp. [inédit]
- Moreau, P., 1993b. La transgression cénomaniens sur la marge septentrionale du bassin de l'Aquitaine (Charentes), flanc Nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine, aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. Paléontologie stratigraphique et biochronologie, paléogéographie et structure. Thèse Doctorat État, Université de Poitiers, 322pp. [inédit]



- Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Gomez, B., Tafforeau, P., Dépré, E., 2014. Inclusions of conifers, echinoids, foraminifers and sponges in flints from the Cenomanian of Charente-Maritime (France): Contribution of synchrotron microtomography. *Comptes Rendus Palevol* 13, 455–461.
- Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Vullo, R., Abit, D., Menecart, B., Schnyder, J., 2017a. Late Jurassic dinosaur footprints from Chassiron–La Morelière (Oléron Island, western France). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 1–14.
- Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Philippe, M., Dépré, E., 2017b. Albian flora from Archingeay-Les Nouillers (Charente-Maritime): comparison and synthesis of Cretaceous meso- and macro-remains from the Aquitaine Basin (southwestern France). *Geodiversitas* 39, 729–740.
- Morière, J., 1869. Note sur deux végétaux fossiles trouvés dans le département du Calvados. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie, Caen*, 15, 1–4.
- Morière, J., 1887. Note sur une nouvelle Cycadée du Lias. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie, Caen*, 46, Série 1, 125–134.
- Néraudeau, D., Thierry, J., Moreau, P., 1997. Variation in echinoid biodiversity during the Cenomanian-early Turonian transgressive episode in Charentes. *Bulletin de la Société Géologique de France* 168, 51–61.
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Dejax, J., Masure, E., Nel, A., Philippe, M., Moreau, P., Guillocheau, F., Guyot, T., 2002. Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable): Archingeay (Charente-Maritime, France). *Geobios* 35, 233–240.
- Néraudeau, D., Allain, R., Perrichot, V., Videt, B., de Lapparent de Broin, J., Guillocheau, F., Philippe, M., Rage, J.-C., Vullo, R., 2003. Découverte d'un dépôt paralique à bois fossiles, ambre insectifère et restes d'Iguanodontidae (Dinosauria, Ornithopoda) dans le Cénomanién inférieur de Fouras (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France). *Comptes Rendus Palevol* 2, 221–230.
- Néraudeau, D., Vullo, R., Gomez, B., Perrichot, V., Videt, B., 2005. Stratigraphie et paléontologie (plantes, vertébrés) de la série paralique Albien terminal–Cénomanién basal de Tonnay-Charente (Charente-Maritime, France). *Comptes Rendus Palevol* 4, 79–93.
- Néraudeau, D., Vullo, R., Gomez, B., Girard, V., Lak, M., Videt, B., Dépré, E., Perrichot, V., 2009. Amber, plant and vertebrate fossils from the Lower Cenomanian paralitic facies of Aix Island (Charente-Maritime, SW France). *Geodiversitas* 31, 13–27.
- Néraudeau, D., Allain, R., Ballèvre, M., Batten, D.J., Buffetaut, E., Colin, J.P., Dabard, M.P., Daviero-Gomez, V., El Albani, A., Gomez, B., Grosheny, D., Le Lœuff, J., Leprince, A., Martín-Closas, C., Masure, E., Mazin, J.-M., Philippe, M., Pouech, J., Tong, H., Tournepiche, J.F., Vullo, R., 2012. The Hauterivian–Barremian lignitic bone bed of Angeac (Charente, south-west France): stratigraphical, palaeobiological and palaeogeographical implications. *Cretaceous Research* 37, 1–14.
- Néraudeau, D., Redois, F., Ballèvre, M., Duplessis, B., Girard, V., Gomez, B., Daverio-Gomez, V., Mellier, B., Perrichot, V., 2013. L'ambre cénomanién d'Anjou: stratigraphie et paléontologie des carrières du Brouillard et de Hucheloup (Ecouflant, Maine-et-Loire). *Annales de Paléontologie* 99, 361–374.
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Batten, D.J., Boura, A., Girard, V., Jeanneau, L., Nohra, Y.A., Polette, F., Saint-Martin, S., Saint-Martin, J.-P., Thomas, R., 2017. Upper Cretaceous amber from Vendée, north-western France: Age dating and geological, chemical, and palaeontological characteristics. *Cretaceous Research* 70, 77–95.

- Néraudeau, D., Vullo, R., Bénéfice, P., Breton, G., Dépré, E., Gaspard, D., Girard, V., Le Couls, M., Moreau, J.D., Nel, A., Perrichot, V., Solorzano-Kraemer, M., Wappler, T., 2019. The paralic Albian-Cenomanian Puy-Puy Lagerstätte (Aquitaine Basin, France): An overview and new data. *Cretaceous Research*, ?p.
- Néraudeau D., El Albani, A., Moreau, J-D., Philippe, M., Vullo, R., in prep. Les bois carbonatisés du Purbeckien de l'Usine, à Cherves-de-Cognac (Charente) - témoins d'un écosystème original ?
- Norris, G., 1967. Spores and pollen from the Lower Colorado Group (Albian-? Cenomanian) of central Alberta. *Palaeontographica Abteilung B*. 120, 72–115.
- Norris, G., 1969. Miospores from the Purbeck Beds and marine Upper Jurassic of southern England. *Palaeontology* 12, 574–620, 12 pls.
- Norris, G., 1970. Palynology of the Jurassic-Cretaceous boundary in southern England. *Geoscience and Man* 1, Proceedings of the First Annual Meeting, 57–65.
- Norris, G., 1985. Palynology and British Purbeck facies. *Geological Magazine* 122, 187–190.
- Pacltová, B., 1971. Palynological study of Angiospermae from the Peruc Formation (?Albian-Lower Cenomanian) of Bohemia. *Sborník geologických věd / Řada P, Paleontologie* 13, 105–141.
- Perrichot, V., 2005. Environnements paraliques à ambre et à végétaux du Crétacé Nord-Aquitain (Charentes, Sud-Ouest de la France). *Mémoires Géosciences Rennes* 118, 1–191.
- Peyrot, D., Jolly, D., Barrón, E., 2005 Apport de données palynologiques à la reconstruction paléoenvironnementale de l'Albo-Cénomanien des Charentes (Sud-Ouest de la France). *Comptes Rendus Palevol* 4, 151–165.
- Peyrot, D., Barrón, E., Polette, F., Batten, D.J., Néraudeau, D., 2019. Early Cenomanian palynofloras and inferred resiniferous forests and vegetation types in Charentes (southwestern France). *Cretaceous Research* 94, 168–189.
- Philippe, M., Gomez, B., Girard, V., Coiffard, C., Daviero-Gomez, V., Thevenard, F., Billon-Bruyat, J-P., Guiomar, M., Latil, J-L., Le Loeuff, J., Néraudeau, D., Olivero, D., Schlögl, J., 2008. Woody or not woody? Evidence for early angiosperm habit from the Early Cretaceous fossil wood record of Europe. *Palaeoworld* 17, 142–152.
- Pierce, R.L., 1961. Lower Upper Cretaceous plant microfossils from Minnesota. *Minnesota Geological Survey, Bulletin* 42, 86pp.
- Platel, J-P., 1980. Le bassin gypsifère des Charentes. Synthèse des données géologiques dur le Purbecko-wealdien-Proposition d'une méthodologie de prospection par approche géophysique. Service géologique regional Poitou-Charentes, 47pp., 3 annexes.
- Platel, J-P., Dubreuilh, J., 1991. *In* : BRGM (Ed.), Parentis-en-Born. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 874, 58pp.
- Platel, J-P., Moreau, P., Vouvé, J., Debenath, A., Colmont, R., Gabet, C., 1976. *In* : BRGM (Ed.), Saint-Agnant. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 682, 52pp.
- Playford, G., 1971. Palynology of Lower Cretaceous (Swan River) strata of Saskatchewan and Manitoba. *Palaeontology* 14, 533–565, pls. 103–107.
- Pocock, S.A.J., 1962. Microfloral analysis and age determination of strata at the Jurassic-Cretaceous boundary in the Western Canada Plains. *Palaeontographica Abteilung B*. 111, 1–95.

- Pocock, S.A.J., 1964. Pollen and Spores of the Chlamydospermidae and Schizaeaceae from Upper Mannville Strata of the Saskatoon Area of Saskatchewan. *Grana Palynologica* 5, 129–209.
- Polette, F., Batten, D.J., 2017. Fundamental reassessment of the taxonomy of five Normapolles pollen genera. *Review of Palaeobotany and Palynology* 243, 47–91.
- Polette, F., Batten, D.J., Néraudeau, D., 2018. Re-examination of the palynological content of the Lower Cretaceous deposits of Angeac, Charente, south-west France: Age, palaeoenvironment and taxonomic determinations. *Cretaceous Research* 90, 204–221.
- Polette, F., Licht, A., Cincotta, A., Batten, D.J., Depuydt, P., Néraudeau, D., Garcia, G., Valentin, X., 2019. Palynological assemblage from the lower Cenomanian plant-bearing Lagerstätte of Jaunay-Clan Ormeau-Saint-Denis (Vienne, western France): Stratigraphic and paleoenvironmental implications. *Review of Palaeobotany and Palynology* 271, 21pp.
- Pons, D., 1973 (1971?). Sur la présence du genre *Pinuxylon* Gothan dans l'Albien inférieur du Boulonnais. *Compte rendu du 96<sup>ème</sup> Congrès national des Sociétés savantes de Paris et des départements, Toulouse 1971, Sciences*, 5, 145–163.
- Pons, D., 1979. Les organes reproducteurs de *Frenelopsis alata* (K. Feistm.) Knobloch, Cheirolepidiaceae du Cénomaniens de l'Anjou, France. *In: Comptes Rendus du 104e Congrès national des Sociétés savantes, Section Sciences, Bordeaux*, 209–231.
- Pons, D., 1988. Le Mésozoïque de Colombie. Macroflores et microflores. *Cahiers de Paléontologie. Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris*, 168 pp., 30 pls.
- Pons, D., Boureau, E., 1977. Les champignons épiphyllés d'un *Frenelopsis* du Cénomaniens moyen de l'Anjou (France). *Revue de Mycologie (Paris)* 41, 349–361.
- Pons, D., Boureau, E., Broutin, J., 1976. Nouvelles études paléobotaniques des environs d'Angers I. *Eretmophyllum andegavense* nov. sp., Ginkgoale fossile du Cénomaniens. *In: Comptes Rendus du 97e Congrès national des Sociétés savantes. Section Sciences, Nantes*, 367–369.
- Pons, D., Lauerjat, J., Broutin, J., 1980. Paléoclimatologie comparée de deux gisements du Crétacé supérieur d'Europe occidentale. *Mémoires de la Société géologique de France* 139, 151–158.
- Potonié, R., 1956. Synopsis der Gattungen der Sporae Dispersae. Teil I. *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch* 23, 1–103.
- Pouech, J., Mazin, J.-M., Cavin, L., Poyato-Ariza, F.J., 2015. A Berriasian actinopterygian fauna from Cherves-de-Cognac, France : Biodiversity and palaeoenvironmental implications. *Cretaceous Research* 55, 32–43.
- Pucéat, E., Lécuyer, C., Sheppard, S.M.F., Dromart, G., Reboulet, S., Grandjean, P., 2003. Thermal evolution of Cretaceous Tethyan marine waters inferred from oxygen isotope composition of fish tooth enamels. *Paleoceanography* 18, 1–12.
- Radley, J.D., Allen, P., 2012. The Wealden (non-marine Lower Cretaceous) of the Wessex Sub-basin, southern England. *Proceedings of the Geologists' Association* 123, 319–373.
- Rage, J.-C., Vullo, R., Néraudeau, D., 2016. The mid-Cretaceous snake *Simoliophis rochebrunei* Sauvage, 1880 (Squamata: Ophidia) from its type area (Charentes, southwestern France): Redescription, distribution, and palaeoecology. *Cretaceous Research* 58, 234–258.

- Rat, P., Magniez-Jannin, F., Chatrauneuf, J-J., Damotte, R., Destombes, P., Fauconnier, D., Feuillée, P., Manivit, H., Mongin, D., Odin, G., 1979. L'Albien de l'Aube. Ed. du CNRS, Paris, Les stratotypes français 5, 446 pp.
- Ravn, R.L., 1986. *Microreticulatisporites sacalii* (Deák and Combaz) n. comb., a stratigraphically significant miospore from the Cenomanian of the United States. *Journal of Paleontology* 60, 772–777.
- Ravn, R.L., 1995. Miospores from the muddy sandstone (upper Albian), wind river basin, Wyoming, USA. *Palaeontographica Abteilung B* 234, 41–91.
- Reneville, P. de., Raynaud, J.F., 1981. Palynologie du stratotype du Barremien. *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine* 5, 1–29.
- Riout, M., 1967. Sur l'âge albien de *Cycadeoidea micromyela* Morière (Bennettitinée). *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie, Caen*, 10<sup>ème</sup> Série, 7, 9–18.
- Robaszynski, F., Amédro, F., 1986. The Cretaceous of the Boulonnais (France) and a comparison with the Cretaceous of Kent (United Kingdom). *Proceedings of the Geologists Association* 97, 171–208.
- Robin, N., Velasquez, M., Boura, A., Garcia, G., Jauvion, C., Boiteau, J-M., Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Valentin, X., 2018. The oldest shipworms (Bivalvia, Pholadoidea, Teredinidae) preserved with soft parts (western France): insights into the fossil record and evolution of Pholadoidea. *Palaeontology* 61, 905–918.
- Ruffell, A.H., Batten, D.J., 1990. The Barremian-Aptian arid phase in western Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 80, 197–212.
- Rusea, G., Claysius, K., Runi, S., Joanes, U., Haja Maideen, K.M., Latiff, A., 2009. Ecology and distribution of Lycopodiaceae Mirbel in Malaysia. *Blumea* 54, 269–271.
- Saporta, G. de., 1875. Plantes jurassiques. *In: d'Orbigny, A., Paleontologie française, 2ème Série, Végétaux, Terrains jurassiques, 2 (texte et atlas), éditions Masson, Paris, 352 pp.*
- Saporta, G. de., 1880. Notice sur les végétaux fossiles de la Craie inférieure des environs du Havre. *Bulletin de la Société Géologique de Normandie (Exposition géologique et paléontologique du Havre en 1877)* 6, 640–661.
- Sarjeant, W.A.S., Volkheimer, W., Zhang, W.-P., 1992. Jurassic palynomorphs of the Circum-Pacific Region. *In: Westermann, G.E.G. (Ed.), The Jurassic of the Circum-Pacific. International Geological Correlation Programme, Project 171, Cambridge University Press, 273–292.*
- Schnyder, J., 2003. Le passage Jurassique/Crétacé : Evènements instantanés, variations climatiques enregistrées dans les faciès purbeckiens français (Boulonnais, Charentes) et anglais (Dorset). Comparaison avec le domaine téthysien. Thèse de doctorat de l' Université de Lille 1, 400pp. [inédit]
- Schnyder, J., Deconinck, J-F., Baudin, F., Colombié, C., Jan du Chêne, R., Gardin, S., Galbrun, B., de Rafélis, M., 2012. Purbeck beds (Late Jurassic) in the Phare de Chassiron section (Ile d'Oléron, NW Aquitaine Basin, France): Refined age-assignment and long-term depositional sequences. *Geobios* 45, 485–499.
- Schrank, E., 2010. Pollen and spores from the Tendagru Beds, Upper Jurassic and Lower Cretaceous of southeast Tanzania: palynostratigraphical and paleoecological implications. *Palynology* 34, 3–42.
- Schrank, E., Mahmoud, M. S., 1998. Palynology (pollen, spores and dinoflagellates) and Cretaceous stratigraphy of the Dakhla Oasis, central Egypt. *Journal of African Earth Sciences* 25, 167–193.

- Scotese, C.R., 2014. Atlas of Early Cretaceous Paleogeographic Maps, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, volume 2, The Cretaceous, Maps 23 - 31, Mollweide Projection, PALEOMAP Project, Evanston, IL.
- Shane, J.D., 1984. The palynology, biostratigraphy and paleoecology of the Umiat Delta Complex, (Middle Albian-Early Cenomanian), North Slope, Alaska. Thèse de doctorat de l'Université d'Arizona, 359pp. [inédit]
- Singh, C., 1964. Microflora of the Lower Cretaceous Mannville Group, East—Central Alberta. Bulletin of the Research Council of Alberta 15, 238 pp., 29 pls.
- Singh, C., 1971. Lower Cretaceous Microfloras of the Peace River area, Northwestern Alberta. Bulletin of the Research Council of Alberta 28 (1), 542 pp.
- Singh, C., 1983. Cenomanian microfloras of the Peace River area Northwestern Alberta. Research Council of Alberta, Bulletin 44, 322pp.
- Sladen, C.P., 1983. Trends in Early Cretaceous clay mineralogy in NW Europe. Zitteliana 10, 349–357.
- Sladen, C.P., Batten, D.J., 1984. Source area environments of Late Jurassic and Early Cretaceous sediments in Southeast England. Proceedings of the Geologists Association 95, 149–163.
- Smith, A.R., Pryer, K.M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneifer, H., Wolf, P.G., 2006. A classification of extant ferns. Taxon 55, 705–731.
- Smith, S.A., Beaulieu, J.M., Donoghue, M.J., 2010. An uncorrelated relaxed-clock analysis suggests an earlier origin for flowering plants. Proceedings of the National Academy of Sciences 107, 5897–5902.
- Stchépinsky, V., Lemoine, M., 1960. In : BRGM (Ed.), Wassy. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, Orléans, carte 264, 6pp.
- Struckmann, C., 1880. Die Wealden-Bildungen der Umgegend von Hannover. Geological Magazine 8, 281–283.
- Taugourdeau-Lantz, J., Donze, P., 1971. Un aperçu de l'environnement végétal pendant l'épisode régressif du Berriasien terminal dans le Jura méridional (France). Revue de Micropaléontologie 14, 102–120.
- Ternet, Y., Berger, G., 1968. In: BRGM (Ed.), Royan-Tour de Cordouan. Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000. Orléans, carte 706, 12 pp.
- Traverse, A., 2007. Paleopalynology, Second edition, Springer, Dordrecht, 813pp.
- Tremblin, G., 2000. Comportement auto-écologique de *Halopeplis amplexicaulis*: plante pionnière des sebkhas de l'Ouest algérien. Science et changements planétaires / Sécheresse 11, 109–116.
- Vakhrameev, V.A., 1991. Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth. Cambridge University Press, Cambridge, 318pp.
- Valentin, X., Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Charbonnier, S., Ferchaud, P., Kirejtshuke, A.G., Lichta, A., Néraudeau, D., Vullo, R., Garcia, G., 2014. Plant-dominated assemblage and invertebrates from the Lower Cenomanian of Jaunay-Clan, western France. Comptes Rendus Palevol 13, 443–454.
- Van Amerom, H.W.J., 1965. Upper Cretaceous pollen and spores assemblages from the so-called “Wealden” of the province of Leon (Northern Spain). Pollen et Spores 7, 93–133.
- Van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., 1971. In situ gymnosperm pollen from the Middle Jurassic of Yorkshire. Acta Botanica Neerlandica 20, 1–97.
- Van Konijnenburg-Van Cittert, J. H. A., 1981. Schizaeaceous spores in situ from the Jurassic of Yorkshire, England. Review of Palaeobotany and Palynology 33, 169–181.



- Van Konijnenburg-Van Cittert, J.H.A., 2002. Ecology of some Late Triassic to Early Cretaceous ferns in Eurasia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119, 113–124.
- Van Vliet-Lanoë., Mansy, J-L., Henriot, J-P., Laurent, M., Vidier, J-P., 2004. Une inversion tectonique cénozoïque par étapes : le Pas-de-Calais. *Bulletin Géologique de la Société Géologique de France* 175, 175–195.
- Vavrdová, M., 1981. Plant microfossils from the Lower Cretaceous of Stramberk, Czechoslovakia. *Časopis pro mineralogii a geologii* 26, 421–426.
- Vullo, R., Buffetaut, E., Néraudeau, D., Le Loeuff, J., Heil, J-F., Dunand, M., 2012. Le «Mégalosaure » (Dinosauria, Sauropoda) de Saint-Agnant (Charente-Maritime, France) : description et origine stratigraphique. *Annales de Paléontologie* 98, 115–129.
- Vullo, R., Néraudeau, D., Dépré, E., 2013. Vertebrate remains from the Cenomanian (Late Cretaceous) plant-bearing Lagerstätte of Puy-Puy (Charente-Maritime, France). *Cretaceous Research* 45, 314–320.
- Waksmundzka, M., 1981. Palynological analysis of Lower Cretaceous sediments from Kujawy (Poland). *Acta Palaeontologica Polonica* 26, 257–280.
- Walker, J.W., Walker, A., 1984. Ultrastructure of Lower Cretaceous Angiosperm Pollen and the Origin and Early Evolution of Flowering Plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71, 464–521.
- Ward, J.V., 1986. Early Cretaceous angiosperm pollen from the Cheyenne and Kiowa formations (Albian) of Kansas. U.S.A. *Palaeontographica Abteilung B.* 202, 1–81.
- Wen-Ben, L., Batten, D.J., 1986. The Early Cretaceous megaspore *Arcellites* and closely related *Crybelosporites* microspores from northeast inner Mongolia, P.R. China. *Review of Palaeobotany and Palynology* 46, 189–208.
- West, I.M., 1975. Evaporites and associated sediments of the basal Purbeck Formation (Upper Jurassic) of Dorset. *Proceedings of the Geologists Association* 86, 205–225.
- Wimbledon, W.A., Hunt, C.O., 1983. The Portland-Purbeck junction (Portlandian-Berriasian) in the Weald, and correlation of latest Jurassic-early Cretaceous rocks in southern England. *Geological Magazine* 120, 267–280.
- Zavada, M.S., 2007. The identification of fossil angiosperm pollen and its bearing on the time and place of the origin of angiosperms. *Plant Systematics and Evolution* 263, 117–134.



# ANNEXES

**Annexe 1A.** Liste spécifique des macrorestes végétaux identifiés au sein des couches du Crétacé Inférieur de France (ordre stratigraphique).

**Annexe 1B.1.** Publications, localités, départements et âges correspondant aux numéros des colonnes présentées dans l'Annexe 1B.2 (ordre stratigraphique).

**Annexe 1B.2.** Liste spécifique des palynomorphes continentaux précédemment observés au sein des couches du Crétacé Inférieur de France (par affinités botaniques).

**Annexe 2.** Listes des échantillons récoltés et/ ou analysés au cours de cette étude.

**Annexe 3.** Affinités botaniques présumées des genres de palynomorphes continentaux abordés dans cette étude, associées aux préférences écologiques de leurs plantes productrices (+ tableau récapitulatif).

**Annexe 4A.** Liste spécifique des palynomorphes rencontrés au sein des échantillons des 22 sites (fertiles) étudiés. Les auteurs des espèces sont renseignés dans le Tome 2 (planches, texte).

**Annexe 4B.** Liste spécifique des palynomorphes présents dans chaque échantillon non stérile des sites de Chassiron, de Cherves, et d'Angeac (Ch. IV), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.

**Annexe 4C.** Liste spécifique des palynomorphes présents dans chaque échantillon non stérile des sites du Pays de Bray et du Boulonnais (Ch. V), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.

**Annexe 4D.** Liste spécifique des palynomorphes présents dans chaque échantillon non stérile des sites de l'Albo-Céno. de l'Ouest de la France (Ch. VI), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.

**Annexe 4E.** Liste spécifique des palynomorphes présents dans chaque échantillon marin non stérile des sites de Bully et de Buisnières/Vergons (Chs. V-VI), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.



Annexe 1A. Liste spécifique des macrorestes végétaux identifiés au sein des couches du Crétacé Inférieur de France (ordre stratigraphique)

NB : les auteurs d'espèces dont le travail n'a pas été cité dans le manuscrit ne sont pas référencés dans la liste bibliographique.

Numéro Figure I.1B	Localité	Département	Age	Publications	Type de fossile	Empreintes	Bois	Troncs silicifiés	Strobiles, graines
24	Oléron	Charente- Maritime	Tithonien- Berriasien	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i> , <i>Protocupressinoxylon</i>		
Non illustré (localisation incertaine)	Sully	Oise ?	Berriasien	Grambast in Philippe et al., 2008	Bois		<i>Circoporoxylon</i>		
25	Wimereux	Pas-de-Calais	Berriasien	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i>		
26	Cherves	Charente	Berriasien	El Albani et al., 2004	Bois		<i>Agathoxylon</i>		
37	Angeac	Charente	Hauterivien- Barrémien -- > Berriasien	Néraudeau et al., 2012	Bois		<i>Agathoxylon</i>		
Non illustré (localisation incertaine)	La Risle	Normandie	Berriasien- Hauterivien	Saporta in Philippe et al., 2008	Bois		<i>Cedroxylon</i>		
Non illustré (localisation incertaine)	?	Haute-Marne	Hauterivien	Fliche in Philippe et al., 2008	Bois		<i>Cedroxylon</i>		
27	Martignat	Ain	Hauterivien	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Podocarpoxyton</i>		
Non illustré (localisation incertaine)	?	Haute-Marne	Barrémien	Fliche in Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i>		
16	Féron- Glageon	Nord	"Wealdien"	Carpentier, 1921a, 1921b, 1922, 1927 ; Lemoigne et Demarcq, 1967 ; Koeniguer, 1980 ; Fisher et Watson, 1983	Empreintes, bois, strobiles	<i>Hausmannia dichotoma</i> Dunker, 1846 <i>Hausmannia</i> sp. cf. <i>H. buchii</i> Andrae, 1853 <i>Laccopteris rigida</i> (Heer, 1868) Seward, 1926 Cf. <i>Laccopteris</i> sp. <i>Feronia sewardi</i> Carpentier, 1927 Cf. <i>Laccopteris</i> ? <i>tenuinervis</i> Carpentier, 1927 <i>Cladophlebis</i> sp. cf. <i>C. angusta</i> (Heer, 1883) Carpentier, 1927 ? <i>Cladophlebis</i> sp. aff. <i>C. porsildi</i> Seward, 1926 = <i>Cladophlebis feronensis</i> Carpentier, <i>Gleichenites</i> sp. cf. <i>Cladophlebis feronensis</i> Carpentier, 1927 <i>Gleichenites</i> spp. <i>Gleichenites gosseleti</i> Carpentier, 1927 <i>Cladophlebis</i> sp. cf. <i>C. nordenskioldi</i> (Heer) Seward, 1926 <i>Cladophlebis</i> sp. aff. <i>C. nervosa</i> Heer (date ?) <i>Cladophlebis</i> sp. aff. <i>C. porsildi</i> Seward, 1926 <i>Cladophlebis</i> spp. <i>Gleichenites cycadina</i> (Seward, 1910) Carpentier, 1927 <i>Gleichenites boulayi</i> Carpentier, 1927 <i>Cladophlebis gieseckiana</i> (Heer) Carpentier, 1927 <i>Gleichenites</i> sp. aff. <i>G. longipennis</i> Heer, 1875 <i>Cladophlebis</i> sp. cf. <i>C. browniana</i> (Dunker) Seward <i>Cladophlebis alberstii</i> (Dunker) Brongniart, 1849 <i>Cladophlebis</i> sp. cf. <i>Pteris frigida</i> Heer, 1882 <i>Cladophlebis stricta</i> Carpentier, 1927 <i>Sphenopteris (Onychiopsis ?) psilotoides</i> (Stokes et Webb, 1824) Halle (date ?) <i>Tempskya schimperi</i> Corda, 1845 <i>Coniopteris</i> sp. <i>Sphenopteris</i> sp. <i>Sphenopteris</i> sp. cf. <i>S. cordai</i> (Dunker, 1846) Schenk, 1871 <i>Weichselia mantelli</i> Brongniart, 1828 <i>Pachypteris</i> sp. cf. <i>P. dalmanica</i> Kerner, 1913 <i>Dichopteris</i> sp. <i>Taeniopteris beyrichii</i> Schenk, 1828 <i>Taeniopteris</i> sp. aff. <i>T. vittata</i> Brongniart, 1836 <i>Zamiophyllum buchianum</i> Ettinghausen, 1852 <i>Nilsonia</i> sp. cf. <i>orientalis</i> (Heer, 1878) var. <i>stenophylla</i> Carpentier, 1927 <i>Nilsonia</i> sp. <i>Elatides curvifolia</i> Dunker, 1846 <i>Ginkgoites</i> sp. cf. <i>G. pluripartita</i> (Schimper) Heer <i>Cycadospadix</i> sp. <i>Pagiophyllum crassifolium</i> Schenk, 1871 <i>Sphenolepidium sternbergianum</i> (Dunker) Heer Cf. <i>Sphenolepidium sternbergianum</i> (Dunker) Heer <i>Sphenolepidium kurrianum</i> (Dunker) Heer Cf. <i>Cyprisidium gracile</i> Heer, 1875 <i>Pinites solmsi</i> Seward, 1895	<i>Cupressinoxylon</i> sp. aff. <i>C. hortii</i> Stopes, 1915 <i>Cupressinoxylon</i> sp. aff. <i>C. mac geei</i> Knowlton, <i>Cupressinoxylon</i> sp. <i>Dadoxylon arduennense</i> Lemoigne et Demarcq, <i>Dadoxylon</i> ( <i>Araucarioxylon</i> ) <i>feronense</i> Carpentier, 1927		<i>Strobilites</i> spp. <i>Carpolithes</i> sp. Cônes de <i>Sphenolepidium</i> <i>Pityostrobus</i> sp. cf. <i>Cedrostrobus</i> <i>corneti</i> Coemans, <i>Pityostrobus</i> ? <i>feronensis</i> <i>Pityospermum</i> sp. <i>Masculostrobus</i> spp. Incertae sedis Stobiles divers



Annexe 1A. Liste spécifique des macrorestes végétaux identifiés au sein des couches du Crétacé Inférieur de France (ordre stratigraphique)

Numéro Figure I.1B	Localité	Département	Age	Publications	Type de fossile	Empreintes	Bois	Troncs silicifiés	Strobiles, graines
						Cf. <i>Pinites solmsi</i> Seward, 1895 <i>Brachyphyllum</i> sp. cf. <i>B. obesum</i> Heer, 1881 <i>Brachyphyllum</i> ? <i>milloti</i> Carpentier, 1927 <i>Elatocladus</i> sp. <i>Elatocladus</i> sp. <i>E. longifolia</i> Carpentier, 1927 <i>Sagenopteris mantelli</i> Dunker, 1846 <i>Sagenopteris</i> sp. aff. <i>S. elliptica</i> Fontaine, 1889 <i>Sagenopteris</i> spp. <i>Phyllites</i> ? sp.			
2,3	Saint-Paul, La Chapelle-aux-Pots	Oise	"Wealdien", Hauterivien, Barrémien	Carpentier, 1929, 1933 ; Koeniguer, 1980	Empreintes, bois, strobiles	cuticules Bennettiales <i>Equisetes</i> sp. <i>Frenelopsis hoheneggeri</i> (Ettingshausen) Schenk <i>Nilssonia schauburgensis</i> (Dunker) Nathorst, 1846 Cf. <i>Sphenolepidium kurrianum</i> (Dunker) Heer Cf. <i>Sphenolepidium sternbergianum</i> (Dunker) Heer Rameaux courts de Pinaceae <i>Sphenolepidium kurrianum</i> (Dunker) Heer <i>Sphenopteris psilotoides</i> Stokes et Webb (date ?) <i>Weichselia reticulata</i> (Stokes et Webb) Fontaine in Ward emend. Alvin, 1971 <i>Zamites</i> sp. cf. <i>Z. hoheneggeri</i> Schenk, 1869	Bois de Pinaceae	<i>Carpolithus</i> Strobiles	
15	Grusmenil	Seine-Maritime	"Wealdien"	Koeniguer, 1980	Bois		Restes de bois fusinés de conifères		
14	Cuy-Saint-Fiacre	Seine-Maritime	"Wealdien"	Koeniguer, 1980	Bois, empreintes	<i>Weichselia</i> sp.	Débris ligniteux		
12	Pavilly	Seine-Maritime	"Wealdien"	Koeniguer, 1980	Bois		Bois silicifié		
28	Col de Vallouse	Drôme	Aptien moyen	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i> , <i>Taxodioxyton</i>		
29	Boulogne	Pas-de-Calais	Aptien	Carpentier in Philippe et al., 2008	Bois		<i>Pityoxylon</i>		
30	Rosans	Hautes-Alpes	Aptien	Barale et Bréhéret in Philippe et al., 2008	Bois		Bois de gymnosperme indet.		
Non illustré (localisation incertaine)	?	Haute-Marne	Aptien	Bertrand in Philippe et al., 2008	Bois		<i>Podocarpoxyton</i>		
10	Cap d'Antifer	Seine-Maritime	Aptien	Koeniguer, 1980	Empreintes, Bois	<i>Weichselia</i> sp. Conifères divers	Bois lignifiés et minéralisés		
7	Saint-Samson-de-la-Roque	Eure	Aptien supérieur	de Saporta, 1880 ; Alvarez-Ramis et al., 1981	Bois		<i>Cedroxylon reticulatum</i> de Saporta, 1880		
8	Falaise des Vaches Noires	Calvados	Aptien supérieur-Albien	Eudes-Deslongchamps, 1828 ; de Saporta, 1875 ; Lignier, 1910 ; Alvarez-Ramis et al., 1981	Graine, tronc, empreintes, strobiles	<i>Zamia brongniarti</i> Moriere, 1866		<i>Bennettites morierei</i> (de Saporta et Marion, 1891) Lignier, 1894	<i>Cycadeospermum schlumbergeri</i> de Saporta, 1875. <i>Pinus sulcatus</i> Eudes-Deslongchamps, 1828
8	Dives, Vaches Noires	Calvados	Aptien supérieur-Albien (ou Cénomannien)	Lignier, 1913 ; Alvarez-Ramis et al., 1981	Bois		<i>Araucarioxyton</i> ( <i>Dadoxylon</i> ) <i>breveradiatum</i> Lignier, 1913		
4	Falaise de Cauville	Seine-Maritime	Aptien-Albien	de Saporta, 1875, 1880 ; Koeniguer, 1980 ; Alvarez-Ramis et al., 1981	Troncs silicifiés, strobiles			<i>Cycadeoidea forata</i> (de Saporta, 1875) Capellina et Solms, 1892	<i>Pinus mamuilifer</i> de Saporta, 1880
6	Cap de la Hève	Seine-Maritime	Aptien-Albien	Lignier, 1913 ; Koeniguer, 1980 ; Alvarez-Ramis et al., 1981	Bois, troncs, strobiles		<i>Cupressinoxyton lennieri</i> Lignier, 1913	<i>Bennettites gibsonianus</i> Carruthers, 1870	<i>Cedrus zennieri</i> de Saporta, 1880
31	Sauvage-Magny	Haute-Marne	Aptien-Albien	Bertrand in Philippe et al., 2008	Bois		<i>Podocarpoxyton</i>		
32	Louvemont	Haute-Marne	Aptien-Albien	Bertrand in Philippe et al., 2008	Bois		<i>Cupressinoxyton</i>		
1	Wissant	Pas-de-Calais	Albien inférieur	Desplats, 1976, 1978, 1979 ; Pons, 1971 ; Alvarez-Ramis et al., 1981			<i>Araucarioxyton gesoriacense</i> Desplats, 1976 <i>Podocarpoxyton itioportense</i> Desplats, 1976 <i>Pinuxylon bononiense</i> Pons (date ?) <i>Piceoxyton boureaui</i> Desplats, 1976b <i>Cupressinoxyton</i>		
Non illustré (localisation incertaine)	?	Aube	Albien inférieur	Pons et al. in Philippe et al., 2008	Bois		<i>Pinuxylon</i> , <i>Cupressinoxyton</i>		
30	St-André-de-Rosans	Hautes-Alpes	Albien inférieur-moyen	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i>		
30	Rosans	Hautes-Alpes	Albien inférieur-moyen	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i>		

Annexe 1A. Liste spécifique des macrorestes végétaux identifiés au sein des couches du Crétacé Inférieur de France (ordre stratigraphique)

Numéro Figure I.1B	Localité	Département	Age	Publications	Type de fossile	Empreintes	Bois	Troncs silicifiés	Strobiles, graines
5	Falaise de Bléville	Seine-Maritime	Albien inférieur-moyen	de Saporta, 1880 ; Lignier, 1913 ; Koeniguer, 1980 ; Alvarez-Ramis et al., 1981	Empreinte, bois, strobiles	<i>Protopteris duplessiana</i> de Saporta, 1880	<i>Protopodocarpoxylon bleவில்ense</i> (Lignier, 1913) Eckhold, 1922		<i>Pinus parysi</i> de Saporta, 1880
23	Bully-Saint-Martin	Calvados	Albien inférieur-moyen	Koeniguer, 1980	Bois		Bois pyritisés		
19	Escragnolles	Alpes Maritimes	Albien moyen	Cotillon et Lemoigne, 1967	Bois		<i>Dadoxylon</i> cf. <i>Araucarioxylon</i>		
21	Chabrières	Alpes de Haute Provence	Albien moyen	Cotillon et Lemoigne, 1967b	Bois		<i>Taxodioxylon</i> sp.		
22	Hyèges	Alpes de Haute Provence	Albien moyen	Cotillon et Lemoigne, 1971 ; Philippe et al., 2008	Bois		<i>Dadoxylon</i> cf. <i>Araucarioxylon</i> ; <i>Podocarpoxylon</i>		
19	Andon	Alpes Maritimes	Albien moyen	Cotillon et Lemoigne, 1971	Bois		Bois de gymnosperme indet.		
33	Comps	Gard	Albien moyen	Cotillon et Lemoigne, 1971	Bois		Bois de gymnosperme indet.		
Non illustré (localisation incertaine)	Marvillon	?	Albien moyen	Cotillon et Lemoigne in Philippe et al., 2008	Bois		Bois de gymnosperme indet.		
34	Vergons	Alpes de Haute Provence	Albien moyen	Cotillon et Lemoigne, 1971	Bois		Bois de gymnosperme indet.		
20	Logis-du-Pin	Var	Albien moyen	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i>		
21	Digne	Alpes de Haute Provence	Albien moyen	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Brachyoxylon</i>		
35	Bevons	Alpes de Haute Provence	Albien moyen	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i>		
35	Sisteron	Alpes de Haute Provence	Albien moyen	Philippe et al., 2008	Bois		Bois de gymnosperme indet.		
36	Château-Arnoux	Alpes de Haute Provence	Albien moyen	Philippe et al., 2008	Bois		Bois de gymnosperme indet.		
20	Blieux	Alpes de Haute Provence	Albien supérieur	Lemoigne, 1967 ; Philippe et al., 2008	Bois		<i>Dadoxylon</i> ( <i>Araucarioxylon</i> ?) <i>vraconniensis</i> Lemoigne,		
18	Sainte Anne d'Evenos	Var	Albien supérieur	Machhour et Pons, 1991	Bois		<i>Brachyoxylon brachyphylloides</i> (Torrey) Krausel, 1949 <i>Brachyoxylon</i> sp.		
19	Escragnolles	Alpes Maritimes	Albien supérieur	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i> , Bois d'angiosperme		
8	Dives-sur-Mer	Calvados	Albien supérieur	Philippe et al., 2008	Bois		Bois de gymnosperme indet.		
11	Saint-Jouin	Calvados	Albien supérieur	Koeniguer, 1980	Bois		Bois pyritisés et lignifiés de conifères		
38	Salzac	Gard	Albien supérieur	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i>		
39	Revest-des-brousses	Alpes de Haute Provence	Albien supérieur	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i>		
6	Cap de la Hève	Seine-Maritime	Albien supérieur	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i>		
40	Archingeay/Le s Renardières	Charente-Maritime	Albien terminal ?	Perrichot, 2005	Bois		<i>Agathoxylon</i> , <i>Brachyoxylon</i> , <i>Podocarpoxylon</i> ,		
41	Cadeuil	Charente-Maritime	Albien terminal ?	Perrichot, 2005	Bois		<i>Agathoxylon</i> , <i>Brachyoxylon</i> , <i>Podocarpoxylon</i> ,		
Non illustré (localisation incertaine)	Bédouin	?	Albien	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Taxodioxylon</i>		
42	Prads	Alpes de Haute Provence	Albien	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i>		
21	Digne	Alpes de Haute Provence	Albien	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i>		
4	Cauville	Seine-Maritime	Albien	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i> , <i>Podocarpoxylon</i>		
13	Villers-Saint-Barthélémy	Oise	Albien	Koeniguer, 1980	Bois		<i>Pinuxylon</i> ou <i>Piceoxylon</i> sp.		
Non illustré (localisation incertaine)	?	Ardennes	Albien	Philippe et al., 2008	Bois		<i>Brachyoxylon</i> , <i>Cupressinoxylon</i> , <i>Protocedroxylon</i> ,		
8	Criqueboeuf	Calvados	Albien	Riout in Philippe et al., 2008	Bois		Bois de gymnosperme indet.		
8	Villerville	Calvados	Albien	Riout in Philippe et al., 2008	Bois		Bois de gymnosperme indet.		
8	Hennequeville	Calvados	Albien	Riout in Philippe et al., 2008	Bois		Bois de gymnosperme indet.		
8	Villers-sur-Mer	Calvados	Albien	Riout in Philippe et al., 2008	Bois		Bois de gymnosperme indet.		

Annexe 1A. Liste spécifique des macrorestes végétaux identifiés au sein des couches du Crétacé Inférieur de France (ordre stratigraphique)

Numéro Figure I.1B	Localité	Département	Age	Publications	Type de fossile	Empreintes	Bois	Troncs silicifiés	Strobiles, graines
8	Houlgate	Calvados	Albien	Riout in Philippe et al., 2008	Bois		Bois de gymnosperme indet.		
43	Fresville	Manche	Albien	Riout in Philippe et al., 2008	Bois		Bois de gymnosperme indet.		
9	Tournay-sur-Odon, Montigny	Calvados	Albien	Morière, 1869, 1887 ; Lignier, 1910, 1913 ; Riout, 1967 ; Alvarez-Ramis et al., 1981	Troncs silicifiés			<i>Cycadeoidea micromyela</i> Morière, 1869.	
Non illustré (localisation incertaine)	Imprécisé	Orne	Albien	Alvarez-Ramis et al., 1981	Troncs silicifiés			<i>Cycadeoidea cylindrica</i> (Brongniart)	
Non illustré (localisation incertaine)	?	Aube	Albien	Fliche in Philippe et al., 2008	Bois		<i>Agathoxylon</i> , <i>Cupressinoxylon</i> , <i>Pityoxylon</i>		
17	Argonne	Marne, Ardennes, Meuse	Albien	Fliche, 1896 ; Boureau, 1948 ; Louvel, 1960 ; Alvarez-Ramis et al., 1981	Empreintes, bois, strobiles, troncs	<i>Protopteris wohlgenuthi</i> Fliche, 1896 <i>Protopteris buvignieri</i> Fliche, 1896	<i>Cedroxylon reticulatum</i> de Saporta, 1880 <i>Cupressinoxylon infracretaceum</i> Fliche, 1896 <i>Pityoxylon infracretaceum</i> Fliche, 1896	<i>Yatesia guillaumeti</i> Fliche, 1896 <i>Cycadeoidea colleti</i> Fliche, 1896 <i>Pinus</i> <i>praealepensis</i> Fliche, 1896 <i>Pinus andraei</i> Fliche, 1896 <i>Pinus mamillifer</i> de Saporta, 1880 <i>Pinus saportana</i> Fliche, 1896 <i>Cedrus oblonga</i> (Lindley et Hutton, 1833) Fliche, 1896	<i>Zamiostrobus loppinetti</i> Fliche, 1896 <i>Araucaria cretacea</i> (Brongniart) de Saporta <i>Pseudoaraucaria loppinetti</i> Fliche, 1896 <i>Pinus argonnensis</i> Fliche, 1896 <i>Pinus</i> <i>praemonticola</i> Fliche, 1896 <i>Pinus wohlgenuthi</i> Fliche, 1896 <i>Pinus</i> <i>praealepensis</i> Fliche, 1896 <i>Pinus andraei</i> Fliche, 1896 <i>Pinus mamillifer</i> de Saporta, 1880 <i>Pinus saportana</i> Fliche, 1896 <i>Cedrus oblonga</i> (Lindley et Hutton, 1833) Fliche, 1896

Annexe 1B.1. Publications, localités, départements et âges correspondant aux numéros des colonnes présentées dans l'Annexe 1B.2 (ordre stratigraphique).

	Publication	Localisation (numéro associé sur Figure 1B)	Département	Age
1	Lantz, 1958	Ile d'Oléron (20)	Charente-Maritime	"Purbeckien"
2.1	Médus, 1971	Formation du Chéran (46)	Haute-Savoie	Berriasien inférieur
3.1	Médus et Mojon, 1991	Col de l'Epine (43)	Savoie	Berriasien inférieur
3.2	Médus et Mojon, 1991	Saint-Claude (48)	Jura	Berriasien inférieur
3.3	Médus et Mojon, 1991	Bonlieu (49)	Jura	Berriasien moyen
3.4	Médus et Mojon, 1991	Saint-Claude (48)	Jura	Berriasien moyen
3.5	Médus et Mojon, 1991	Juracime (47)	Jura	Berriasien moyen
3.6	Médus et Mojon, 1991	Molard de Vions (45)	Savoie	Berriasien supérieur
3.7	Médus et Mojon, 1991	La Pointière (44)	Savoie	Berriasien supérieur
2.2	Médus, 1971	Formation de Vions (45)	Savoie	Berriasien supérieur
2.3	Médus, 1971	Pourrières (30)	Var	Berriasien supérieur
2.4	Médus, 1971	Gorges du Verdon (31)	Var	Berriasien supérieur
4	Combes et al., 1973	Bédarieux (28)	Hérault	Berriasien supérieur
5	Taugourdeau-Lantz et Donze, 1971	Formation de Vions (45)	Jura	Berriasien terminal
2.5	Médus, 1971	Formation du Bourget	Savoie	limite Valanginien inférieur-supérieur
6	Kujau et al., 2013	La Charce, Vergol, Morenas (35-37)	Drôme	Valanginien
7	Buisart et al., 1988	Germigny-sous-Colomb (11)	Seine-et-Marne	Valanginien-Barrémien
8	Giot et al., 1974	Carrière du Brémontier (5)	Seine-Maritime	"Wealdien"
9	Levet-Carette, 1966	Vieux Condé (3)	Nord	"Wealdien"
10.1	Deák et Combaz, 1967	Saint-Romain-de-Benêt (21)	Charente-Maritime	"Wealdien"
11	Delcourt et Sprumont, 1957	Féron-Glageon (4)	Nord	"Wealdien"
12	Delcourt et Sprumont, 1959	Féron-Glageon (4)	Nord	"Wealdien"
13	Kuntz et al., 1977	Orsimont (6)	Seine-Maritime	"Wealdien"
14.1	Médus, 1970	Angles (33)	Alpes-de-Haute-Provence	Hautervien
14.2	Médus, 1970	Angles (33)	Alpes-de-Haute-Provence	Barrémien
15	Néraudeau et al., 2012	Angeac (23)	Charente	Hautervien-Barrémien (âge non pris en compte ici car revu lors de la thèse)
16	de Renéville et Raynaud, 1981	Angles (33)	Alpes-de-Haute-Provence	Barrémien
17	Herngreen, 1971	Longueville (2)	Pas-de-Calais	Barrémien sup. ou Aptien inf.
18.1	Arnaud-Vanneau et Médus, 1977	Lescalé (25)	Ariège	Barrémien supérieur
18.2	Arnaud-Vanneau et Médus, 1977	Font Renard (41)	Isère	Barrémien supérieur
18.3	Arnaud-Vanneau et Médus, 1977	Gorges du Nant (40)	Isère	Aptien basal
18.4	Arnaud-Vanneau et Médus, 1977	Pavillon (38)	Isère	Aptien inférieur
18.5	Arnaud-Vanneau et Médus, 1977	Rimet bas (39)	Isère	Aptien inférieur
14.3	Médus, 1970	Angles (33)	Alpes-de-Haute-Provence	Aptien inférieur
19	Masure et al., 1998	Cassis-La Bédoule (29)	Bouches-du-Rhône	Aptien inférieur
20	Médus et Combes, 1963	Pérelle (27)	Ariège	Aptien-Albien
21	Médus et Pons, 1967	Pérelle, Lescalé (27, 25)	Ariège	Aptien
22.1	Combes et al., 1989	Bacqué (26)	Ariège	Aptien supérieur
23.1	Menillet, 1970	Villequier (9)	Seine-Maritime	Aptien supérieur
23.2	Menillet, 1970	Villequier (9)	Seine-Maritime	Albien inférieur
24	Kuntz et al., 1975	Pavilly (8)	Seine-Maritime	Albien
14.4	Médus, 1970	Hyèges (34)	Alpes-de-Haute-Provence	Albien
22.2	Combes et al., 1989	Bacqué (26)	Ariège	Albien inférieur
25	Fauconnier in Laurain et al., 1998	Châtel-Chéhéry (15)	Ardennes	Albien inférieur
26	Hatrival et Morfaux, 1975	Sondage Bois du Perchois (17)	Aube	Albien inférieur
27.1	Chateaufeuf et Fauconnier in Rat et al., 1979	Sondage Radonvilliers (16)	Aube	Albien inférieur
28.1	Fauconnier, 1979	Wissant (1)	Pas-de-Calais	Albien inférieur
28.2	Fauconnier, 1979	Neuilly (18)	Yonne	Albien inférieur
28.3	Fauconnier, 1979	Saulces-Montlcin (13)	Ardennes	Albien inférieur
28.4	Fauconnier, 1979	Wissant (1)	Pas-de-Calais	Albien moyen
28.5	Fauconnier, 1979	Neuilly (18)	Yonne	Albien moyen
28.6	Fauconnier, 1979	Saulces-Montlcin (13)	Ardennes	Albien moyen
28.7	Fauconnier, 1979	Herbigny (12)	Ardennes	Albien moyen
28.8	Fauconnier, 1979	Grandpré (14)	Ardennes	Albien moyen
28.9	Fauconnier, 1979	Rouen (7)	Seine-Maritime	Albien moyen
28.10	Fauconnier, 1979	Le Havre (10)	Seine-Maritime	Albien moyen
29.1	Manivit, 1994	Sondage Maisons-Neuves (19)	Cher	Albien moyen
27.2	Chateaufeuf et Fauconnier in Rat et al., 1979	Sondage Radonvilliers (16)	Aube	Albien moyen
30	Cotillon et Médus, 1971	Castellane (32)	Alpes-de-Haute-Provence	Albien moyen
29.2	Manivit, 1994	Sondage Maisons-Neuves (19)	Cher	Albien supérieur
27.3	Chateaufeuf et Fauconnier in Rat et al., 1979	Sondage Radonvilliers (16)	Aube	Albien supérieur
28.11	Fauconnier, 1979	Wissant (1)	Pas-de-Calais	Albien supérieur
28.12	Fauconnier, 1979	Neuilly (18)	Yonne	Albien supérieur
28.13	Fauconnier, 1979	Saulces-Montlcin (13)	Ardennes	Albien supérieur
28.14	Fauconnier, 1979	Herbigny (12)	Ardennes	Albien supérieur
28.15	Fauconnier, 1979	Grandpré (14)	Ardennes	Albien supérieur
28.16	Fauconnier, 1979	Rouen (7)	Seine-Maritime	Albien supérieur
28.17	Fauconnier, 1979	Le Havre (10)	Seine-Maritime	Albien supérieur
31	Bardet et al., 1991	Soumet d'en Bas (24)	Ariège	Albien supérieur
23.3	Menillet, 1970	Villequier (9)	Seine-Maritime	Albien supérieur
32	Dejax et Masure 2005,	Archingeay Les-Nouillers (22)	Charente-Maritime	Albien terminal
10.2	Deak et Combaz, 1967	Saint-Romain-de-Benêt (21)	Charente-Maritime	Albien sup-Cénomaniens inf.





































Annexe 2. Listes des échantillons récoltés et/ ou analysés au cours de cette étude.

Localité	Préfixe	Numéro	Département	Pays	Age présumé	Récolte	Extraction	Lieu de dépôt des lames et/ ou échantillons	
Angeac	MPR	51	Charente	France	Berriasien-Valanginien	F. Polette 2017	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Angeac	MPR	52	Charente	France	Berriasien-Valanginien	F. Polette 2017	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Angeac	MPR	53	Charente	France	Berriasien-Valanginien	F. Polette 2017	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Angeac	MPR	66	Charente	France	Berriasien-Valanginien	D. Néraudeau 2010	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Traité, non analysé
Angeac	MPR	67	Charente	France	Berriasien-Valanginien	D. Néraudeau 2014	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Traité, non analysé
Angeac	QPR	3669	Charente	France	Berriasien-Valanginien	D. Néraudeau 2010	D. Batten: laboratoire d'Aberystwyth	Université de Rennes 1	Analysé
Angeac	LEM	1	Charente	France	Berriasien-Valanginien	D. Néraudeau 2010	E. Masure: laboratoire de l'UPMC ?	Université de Rennes 1	Analysé
Angeac	LEM	2	Charente	France	Berriasien-Valanginien	D. Néraudeau 2010	E. Masure: laboratoire de l'UPMC ?	Université de Rennes 1	Analysé
Angeac	LEM	3	Charente	France	Berriasien-Valanginien	D. Néraudeau 2010	E. Masure: laboratoire de l'UPMC ?	Université de Rennes 1	Analysé
Angeac	LEM	4	Charente	France	Berriasien-Valanginien	D. Néraudeau 2010	E. Masure: laboratoire de l'UPMC ?	Université de Rennes 1	Analysé
Angeac	LEM	5	Charente	France	Berriasien-Valanginien	D. Néraudeau 2010	E. Masure: laboratoire de l'UPMC ?	Université de Rennes 1	Analysé
Angeac	LEM	6	Charente	France	Berriasien-Valanginien	D. Néraudeau 2010	E. Masure: laboratoire de l'UPMC ?	Université de Rennes 1	Analysé
Cuy-Saint-Fiacre	MPR	23	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Cuy-Saint-Fiacre	MPR	24	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Cuy-Saint-Fiacre	MPR	25	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Cuy-Saint-Fiacre	MPR	26	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Cuy-Saint-Fiacre	MPR	27	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Cuy-Saint-Fiacre	MPR	28	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Cuy-Saint-Fiacre	MPR	29	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Cuy-Saint-Fiacre	MPR	30	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Cuy-Saint-Fiacre	MPR	31	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Cuy-Saint-Fiacre	MPR	73	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2018	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Cuy-Saint-Fiacre	MPR	74	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2018	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Cuy-Saint-Fiacre	MPR	75	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2018	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Cuy-Saint-Fiacre	MPR	76	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2018	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Cuy-Saint-Fiacre	MPR	77	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2018	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Wambeze	MPR	32	Oise	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
La Croix des Cloutiers	MPR	35	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Non analysé
La Croix des Cloutiers	MPR	36	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
La Croix des Cloutiers	MPR	37	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
La Croix des Cloutiers	MPR	38	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
La Croix des Cloutiers	MPR	39	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
La Croix des Cloutiers	MPR	40	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
La Croix des Cloutiers	MPR	41	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
La Croix des Cloutiers	MPR	42	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Brémontier	BRGM	72RAM183	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	BRGM, 1972	laboratoire du BRGM	Retour au BRGM (Orléans)	Analysé
Brémontier	BRGM	72RAM135	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	BRGM, 1972	laboratoire du BRGM	Retour au BRGM (Orléans)	Analysé
Brémontier	BRGM	72RAM142	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	BRGM, 1972	laboratoire du BRGM	Retour au BRGM (Orléans)	Analysé
Orsimont	BRGM	75RAM46	Seine-Maritime	France	Valanginien-Hauterivien	BRGM, 1975	laboratoire du BRGM	Retour au BRGM (Orléans)	Analysé
Longueville	MPR	54	Pas-de-Calais	France	Barrémien-Aptien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Longueville	MPR	55	Pas-de-Calais	France	Barrémien-Aptien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Longueville	MPR	56	Pas-de-Calais	France	Barrémien-Aptien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Longueville	MPR	57	Pas-de-Calais	France	Barrémien-Aptien	F. Polette 2017	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Longueville	MPR	58	Pas-de-Calais	France	Barrémien-Aptien	F. Polette 2017	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Longfossé	MPR	59	Pas-de-Calais	France	Barrémien-Aptien	F. Polette 2017	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Longfossé	MPR	60	Pas-de-Calais	France	Barrémien-Aptien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Longfossé	MPR	61	Pas-de-Calais	France	Barrémien-Aptien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Nesles	MPR	62	Pas-de-Calais	France	Wealdien	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé, non mentionné
Archingeay	QPR	3680	Charente-Maritime	France	Albo-Cénomancien	D. Néraudeau	D. Batten: laboratoire d'Aberystwyth	Université de Rennes 1	Analysé
Archingeay	QPR	3759	Charente-Maritime	France	Albo-Cénomancien	D. Néraudeau	D. Batten: laboratoire d'Aberystwyth	Université de Rennes 1	Analysé

Annexe 2. Listes des échantillons récoltés et/ ou analysés au cours de cette étude.

Localité	Préfixe	Numéro	Département	Pays	Age présumé	Récolte	Extraction	Lieu de dépôt des lames et/ ou échantillons	
Archingeay	QPR	3763	Charente-Maritime	France	Albo-Cénomaniens	D. Néraudeau	D. Batten: laboratoire d'Aberystwyth	Université de Rennes 1	Non analysé
Archingeay	QPR	3767	Charente-Maritime	France	Tithonien ?	D. Néraudeau	D. Batten: laboratoire d'Aberystwyth	Université de Rennes 1	Non analysé
Archingeay	QPR	4004	Charente-Maritime	France	Albo-Cénomaniens	D. Néraudeau	D. Batten: laboratoire d'Aberystwyth	Université de Rennes 1	Analysé
Archingeay	MPR	47	Charente-Maritime	France	Albo-Cénomaniens	F. Polette 2017	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Archingeay	MPR	48	Charente-Maritime	France	Albo-Cénomaniens	F. Polette 2017	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Traité, non analysé
Archingeay	MPR	78	Charente-Maritime	France	Albo-Cénomaniens	D. Néraudeau 2018	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Archingeay	MPR	79	Charente-Maritime	France	Tithonien ?	D. Néraudeau 2018	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Saint Nadeau	MPR	3	Charente-Maritime	France	Wealdien	D.Néraudeau 2016		Université de Rennes 1	Non analysé
Saint-Nadeau	MPR	89	Charente-Maritime	France	Wealdien	F. Polette 2018	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Saint-Nadeau	MPR	90	Charente-Maritime	France	Albo-Cenomaniens	F. Polette 2018	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Saint-Nadeau	MPR	91	Charente-Maritime	France	Albo-Cenomaniens	F. Polette 2018	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Saint-Nadeau	MPR	92	Charente-Maritime	France	Albo-Cenomaniens	F. Polette 2018	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Saint-Nadeau	MPR	93	Charente-Maritime	France	Albo-Cenomaniens	F. Polette 2018	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Saint-Nadeau	MPR	94	Charente-Maritime	France	Albo-Cenomaniens	F. Polette 2018	F. Polette: laboratoire de Rennes	Université de Rennes 1	Analysé
Saint-Nadeau	MPR	95	Charente-Maritime	France	Albo-Cenomaniens	F. Polette 2018	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Cadeuil	MPR	96	Charente-Maritime	France	Albo-Cenomaniens	F. Polette 2018	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Cadeuil	MPR	97	Charente-Maritime	France	Albo-Cenomaniens	F. Polette 2018	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Cadeuil	MPR	98	Charente-Maritime	France	Albo-Cenomaniens	F. Polette 2018	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Cadeuil	MPR	99	Charente-Maritime	France	Albo-Cenomaniens	F. Polette 2018	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Cadeuil	MPR	100	Charente-Maritime	France	Albo-Cenomaniens	F. Polette 2018	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Cadeuil	MPR	101	Charente-Maritime	France	Albo-Cenomaniens	F. Polette 2018	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Cadeuil	MPR	102	Charente-Maritime	France	Albo-Cenomaniens	F. Polette 2018	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
Cadeuil	MPR	103	Charente-Maritime	France	Albo-Cenomaniens	F. Polette 2018	non traité	Université de Rennes 1	Non analysé
La Buzinie	QPR	3677	Charente	France	Cénomaniens inf.	D. Néraudeau	D. Batten: laboratoire d'Aberystwyth	Université de Rennes 1	Analysé
Jaunay-Clan	QPR	3670	Vienne	France	Cénomaniens inf.	D. Néraudeau	D. Batten: laboratoire d'Aberystwyth	Université de Rennes 1	Analysé
Jaunay-Clan	JCO	A	Vienne	France	Cénomaniens inf.	X. Valentin et A. Cincotta	laboratoire de Namur ?	Université de Poitiers	Analysé
Jaunay-Clan	JCO	B	Vienne	France	Cénomaniens inf.	X. Valentin et A. Cincotta	laboratoire de Namur ?	Université de Poitiers	Analysé
Jaunay-Clan	JCO	C	Vienne	France	Cénomaniens inf.	X. Valentin et A. Cincotta	laboratoire de Namur ?	Université de Poitiers	Analysé
Jaunay-Clan	JCO	D	Vienne	France	Cénomaniens inf.	X. Valentin et A. Cincotta	laboratoire de Namur ?	Université de Poitiers	Analysé
Jaunay-Clan	JCO	5	Vienne	France	Cénomaniens inf.	X. Valentin et A. Cincotta	laboratoire de Namur ?	Université de Poitiers	Analysé
Jaunay-Clan	JCO	6bis	Vienne	France	Cénomaniens inf.	X. Valentin et A. Cincotta	laboratoire de Namur ?	Université de Poitiers	Analysé
Jaunay-Clan	JCO	8	Vienne	France	Cénomaniens inf.	X. Valentin et A. Cincotta	laboratoire de Namur ?	Université de Poitiers	Analysé
Jaunay-Clan	JCO	12	Vienne	France	Cénomaniens inf.	X. Valentin et A. Cincotta	laboratoire de Namur ?	Université de Poitiers	Analysé
Jaunay-Clan	JCO	13	Vienne	France	Cénomaniens inf.	X. Valentin et A. Cincotta	laboratoire de Namur ?	Université de Poitiers	Analysé
Jaunay-Clan	JCO	15	Vienne	France	Cénomaniens inf.	X. Valentin et A. Cincotta	laboratoire de Namur ?	Université de Poitiers	Analysé
Hucheloup	QPR	3672	Maine-et-Loire	France	Cénomaniens moyen	D. Néraudeau	D. Batten: laboratoire d'Aberystwyth	Université de Rennes 1	Analysé
Hucheloup	QPR	3764	Maine-et-Loire	France	Cénomaniens moyen	D. Néraudeau	D. Batten: laboratoire d'Aberystwyth	Université de Rennes 1	Analysé
Hucheloup	QPR	3998	Maine-et-Loire	France	Cénomaniens moyen	D. Néraudeau	D. Batten: laboratoire d'Aberystwyth	Université de Rennes 1	Analysé
Hucheloup	QPR	3999	Maine-et-Loire	France	Cénomaniens moyen	D. Néraudeau	D. Batten: laboratoire d'Aberystwyth	Université de Rennes 1	Analysé
Buissières	-	Bu 10 E24084-20µ-1	Ardèche	France	Hauterivien	L. Londeix, 1990	L. Londeix : laboratoire de Bordeaux	Université de Brodeaux	Analysé
Buissières	-	Bu29 E21729-20µ-1	Ardèche	France	Hauterivien	L. Londeix, 1990	L. Londeix : laboratoire de Bordeaux	Université de Brodeaux	Analysé
Buissières	-	Bu34 E21734-15µ-1	Ardèche	France	Hauterivien	L. Londeix, 1990	L. Londeix : laboratoire de Bordeaux	Université de Brodeaux	Analysé
Buissières	-	Bu42" E24087-20µ-1	Ardèche	France	Barrémien	L. Londeix, 1990	L. Londeix : laboratoire de Bordeaux	Université de Brodeaux	Analysé
Vergons	-	H15 E23661-20µ-1	Alpes-de-Haute-Provence	France	Hauterivien	L. Londeix, 1990	L. Londeix : laboratoire de Bordeaux	Université de Brodeaux	Analysé
Vergons	-	H40 E23686-20µ-1	Alpes-de-Haute-Provence	France	Hauterivien	L. Londeix, 1990	L. Londeix : laboratoire de Bordeaux	Université de Brodeaux	Analysé
Vergons	-	H53 E23699-20µ-1	Alpes-de-Haute-Provence	France	Hauterivien	L. Londeix, 1990	L. Londeix : laboratoire de Bordeaux	Université de Brodeaux	Analysé
Bully	BRGM	72RAM109	Seine-Maritime	France	Albien	BRGM, 1972	laboratoire du BRGM	Retour au BRGM (Orléans)	Analysé
Bully	BRGM	72RAM105	Seine-Maritime	France	Albien	BRGM, 1972	laboratoire du BRGM	Retour au BRGM (Orléans)	Analysé
Bully	BRGM	72RAM100	Seine-Maritime	France	Albien	BRGM, 1972	laboratoire du BRGM	Retour au BRGM (Orléans)	Analysé
Bully	BRGM	72RAM98	Seine-Maritime	France	Albien	BRGM, 1972	laboratoire du BRGM	Retour au BRGM (Orléans)	Analysé
Bully	BRGM	72RAM95	Seine-Maritime	France	Albien	BRGM, 1972	laboratoire du BRGM	Retour au BRGM (Orléans)	Analysé

**Annexe 2.** Listes des échantillons récoltés et/ ou analysés au cours de cette étude.

Localité	Préfixe	Numéro	Département	Pays	Age présumé	Récolte	Extraction	Lieu de dépôt des lames et/ ou échantillons	
Bully	BRGM	72RAM92	Seine-Maritime	France	Albo-Cénomannien	BRGM, 1972	laboratoire du BRGM	Retour au BRGM (Orléans)	Analysé
Bully	BRGM	72RAM89	Seine-Maritime	France	Albo-Cénomannien	BRGM, 1972	laboratoire du BRGM	Retour au BRGM (Orléans)	Analysé
Bully	BRGM	72RAM75	Seine-Maritime	France	Albo-Cénomannien	BRGM, 1972	laboratoire du BRGM	Retour au BRGM (Orléans)	Analysé
Fairlight	MCP	273.2		Angleterre	Berriasien	D. Batten	D. Batten: laboratoire d'Aberdeen	Université de Rennes 1	Analysé
Borehole	MCP	527.3		Angleterre	Valanginien	D. Batten	D. Batten: laboratoire d'Aberdeen	Université de Rennes 1	Analysé
Ashdown Formation	MCP	368.2		Angleterre	Valanginien	D. Batten	D. Batten: laboratoire d'Aberdeen	Université de Rennes 1	Analysé
Wadhurst Clay	MCP	706.2		Angleterre	Barrémien	D. Batten	D. Batten: laboratoire d'Aberdeen	Université de Rennes 1	Analysé
Weald Clay	MCP			Angleterre					

**Annexe 3.** Affinités botaniques présumées des genres de palynomorphes continentaux abordés dans cette étude, associées aux préférences écologiques de leurs plantes productrices (+ tableau récapitulatif).

Genres (ordre alphabétique)	Affinités botaniques	Préférences écologiques des plantes productrices
<b>Spores</b>		
<i>Aequitriradites</i>	Bryophytes, Hepaticae (Dettmann, 1963; Singh, 1971; Archangelsky et Archangelsky, 2005)	Environnements sous climat tempéré/chaud et humide (Archangelsky et Archangelsky, 2005); probablement xérophytes (Schrank et Mahmoud, 1998)
<i>Acanthotriletes</i>	Affinités incertaines. Dettmann (1963) compare des spores assignées à des Lycophytes à <i>Acanthotriletes</i>	—
<i>Appendicisporites</i>	Filicophytes, Anemiaceae (anciennement Schizaeaceae, voir Smith et al., 2006 ; Singh, 1971)	Environnements chauds et humides; se sont possiblement développées aux abords de rivières ou dans des sous-bois (Dettmann and Clifford, 1991; Van Konijnenburg-Van Cittert, 2002); certaines formes sont également adaptées à des environnements plus arides tels que les landes (Fukarek et al., 1992 ; Schrank, 2010)
<i>Arcellites</i>	Filicophytes, Marsileaceae (Friis et al., 2014)	Environnements liés à l'eau douce, les membres des Marsileaceae étant des fougères aquatiques (Friis et al., 2014)
<i>Auritulinasporites</i>	Filicophytes indet. (Peyrot et al., 2019)	—
<i>Baculatisporites</i>	Filicophytes, Osmundaceae (Dettmann, 1963; Singh, 1971)	—
<i>Biretisporites</i>	Filicophytes aux affinités incertaines; possiblement Osmundaceae (Singh, 1971)	—
<i>Bullasporis</i>	Affinités incertaines (Dörhöfer, 1977)	—
<i>Camarozonosporites</i>	Lycophytes, Lycopodiaceae (Ravn, 1995 ; Schrank, 2010)	—
<i>Ceratosporites</i>	Lycophytes, Selaginellaceae (Cookson et Dettmann, 1958)	—
<i>Cibotiumspora</i>	Filicophytes, Cyatheaales, Dicksoniaceae (Schrank, 2010)	—
<i>Cicatricosisporites</i>	Filicophytes, Anemiaceae (anciennement Schizaeaceae, voir Smith et al., 2006 ; Singh, 1971)	Comme <i>Appendicisporites</i>
<i>Cingutritiles</i>	Bryophytes, Sphagnaceae (Waksmundzka, 1981 ; Ravn, 1995)	Habitats correspondant à des tourbières ou des marécages (Kujau et al., 2013)
<i>Clavifera</i>	Filicophytes, Gleicheniaceae (Singh, 1971; Abbink et al., 2004; Kujau et al., 2013)	Comme <i>Gleicheniidites</i>
<i>Concavissimisporites</i>	Filicophytes, Lygodiaceae (Fensome, 1987) ou Cyatheaaceae, Dicksoniaceae (Abbink et al., 2004)	—
<i>Contignisporites</i>	Filicophytes, Anemiaceae (anciennement Schizaeaceae, voir Smith et al., 2006 ; Singh, 1971; Filatoff, 1975), ou Pteridaceae (Abbink et al., 2004)	Comme <i>Appendicisporites</i>
<i>Cooksonites</i>	Bryophytes, Hepaticae (Dettmann, 1963)	—
<i>Coronatispora</i>	Lycophytes (due à la ressemblance au genre <i>Staplinisporites</i> )	—
<i>Costatoperforosporites</i>	Filicophytes, Anemiaceae (anciennement Schizaeaceae, voir Smith et al., 2006 ; Singh, 1971)	Comme <i>Appendicisporites</i>
<i>Crybelosporites</i>	Filicophytes, Marsileaceae (Wen-Ben and Batten, 1986; Peyrot et al., 2019)	Environnements liés à l'eau douce, les membres des Marsileaceae étant des fougères aquatiques (Friis et al., 2014)
<i>Cyathidites</i>	Filicophytes, Cyatheaales (Dicksoniaceae/Cyatheaaceae; Abbink et al., 2004; Schrank, 2010) ou possiblement Gleicheniales (Dipteridaceae/Matoniaceae; Abbink et al., 2004)	Les Cyatheaales poussent préférentiellement sous des conditions tropicales à subtropicales (Kujau et al., 2013)
<i>Deltoidospora</i>	Filicophytes, Cyatheaales (Dicksoniaceae/Cyatheaaceae; Abbink et al., 2004; Schrank, 2010) ou possiblement Gleicheniales (Dipteridaceae/Matoniaceae; Abbink et al., 2004)	Comme <i>Cyathidites</i>
<i>Densoisporites</i>	Lycophytes, Pleuromeiaceae (Abbink et al., 2004) ou Selaginellaceae? (Singh, 1971)	Environnements tidaux (Abbink et al., 2004), ne tolère pas les conditions arides (Hedlund, 1966; Kujau et al., 2013)
<i>Dictyophyllidites</i>	Filicophytes, Dipteridaceae/Matoniaceae (Ravn, 1995; Peyrot et al., 2019) ou Cheiropleuriaceae (Singh, 1971) ou Dicksoniaceae/Cyatheaaceae/Dipteridaceae/Matoniaceae (Balme, 1995; Abbink et al., 2004)	—
<i>Distaltriangulisporites</i>	Filicophytes, Anemiaceae (anciennement Schizaeaceae, voir Smith et al., 2006 ; Singh, 1971)	Comme <i>Appendicisporites</i>
<i>Echinatosporis</i>	Lycophytes, Selaginellaceae (Kujau et al., 2013)	—
<i>Foraminisporis</i>	Bryophytes, Hepaticae (Singh, 1971; Schrank, 2010)	—
<i>Foveosporites</i>	Lycophytes (Kujau et al., 2013)	—
<i>Foveotritiles</i>	Lycophytes (Filatoff, 1975)	—
<i>Gleicheniidites</i>	Filicophytes, Gleicheniaceae (Singh, 1971; Abbink et al., 2004; Kujau et al., 2013)	Plantes tropicales ou subtropicales pionnières, opportunistes, se développant dans des environnements instables, stratégie rudérale; peuvent être adaptées à des conditions xériques (Coiffard et al., 2007 ; Kujau et al., 2013; Peyrot et al., 2019)
<i>Granulatisporites</i>	Affinités incertaines. Possiblement Filicophytes, Osmundaceae en raison de la ressemblance avec les spores d' <i>Osmundacidites</i> et de <i>Baculatisporites</i> ?	—
<i>Ischyosporites</i>	Filicophytes, Lygodiaceae (Abbink et al., 2004)	—
<i>Laevigatosporites</i>	Filicophytes, Polypodiales, Polypodiaceae ou Dennstaedtiaceae (Singh, 1971; Peyrot et al., 2019)	—
<i>Leptolepidites</i>	Lycophytes (Filatoff, 1975; Abbink et al., 2004) ou Polypodiales pour certaines formes ressemblant aux spores de <i>Leptolepia</i> (Dennstaedtiaceae)	—
<i>Lophotritiles</i>	Filicophytes indet. (Singh, 1971)	—
<i>Lycopodiacidites</i>	Lycophytes, Lycopodiaceae (Singh, 1971; Filatoff, 1975; Abbink et al., 2004)	Habitats de type plaine associés à des conditions environnementales rudes et un climat probablement chaud et humide (Abbink et al., 2004); certaines formes sont adaptées à des conditions arides (Schrank, 2010)
<i>Matonisporites</i>	Filicophytes, Matoniaceae (Abbink et al., 2004)	—
<i>Microreticulatisporites</i>	Affinités incertaines (Singh, 1971; Ravn, 1995)	—
<i>Murospora</i>	Affinités incertaines (Singh, 1971; Filatoff, 1975)	—
<i>Natronaspora</i>	Affinités incertaines (Ravn, 1995)	—
<i>Neoraistrickia</i>	Lycophytes, Selaginellaceae (Singh, 1971; Filatoff, 1975)	—
<i>Obtusisporis</i>	Filicophytes, Cyatheaaceae/Dicksoniaceae (Filatoff, 1975). ?Gleicheniaceae (Pons, 1988)	—
<i>Ornamentifera</i>	Filicophytes, Gleicheniaceae (Singh, 1971)	Comme <i>Gleicheniidites</i>
<i>Osmundacidites</i>	Filicophytes, Osmundaceae (Singh, 1971; Filatoff, 1975)	—
<i>Patellasperites</i>	Affinités incertaines (Peyrot et al., 2019)	—
<i>Pilososporites</i>	Affinités incertaines (Dettmann, 1963)	—
<i>Polypodiaceoisporites</i>	Filicophytes, Polypodiales	—
<i>Reticulisporites</i>	Lycophytes, basé sur les ressemblances avec les genres <i>Retitritiles</i> et <i>Tigrisporites</i>	—
<i>Reticulosporis</i>	Filicophytes, Schizaeaceae (Ravn, 1995)	—
<i>Retitritiles</i>	Lycophytes, Lycopodiaceae (Abbink et al., 2004)	—
<i>Rugulatisporites</i>	Affinités incertaines, possiblement Filicophytes, ?Osmundaceae (Potonié, 1956; Singh, 1983)	—
<i>Scopusporis</i>	Affinités incertaines (Wingate, 1980)	—
<i>Sestrosporites</i>	Lycophytes, Lycopodiaceae (Singh, 1971) ; ou mousses (Abbink et al., 2004)	—
<i>Staplinisporites</i>	Lycophytes, Lycopodiaceae ou mousses (Abbink et al., 2004)	—
<i>Stereisporites</i>	Bryophytes, Sphagnaceae (Waksmundzka, 1981 ; Ravn, 1995)	Habitats correspondant à des tourbières ou des marécages (Kujau et al., 2013)
<i>Stoverisporites</i>	Affinités incertaines	—
<i>Taurososporites</i>	Lycophytes, basé sur les ressemblances avec les genres <i>Staplinisporites</i> et <i>Coronatispora</i> (voir comparaisons Dettmann, 1963)	—
<i>Tigrisporites</i>	Lycophytes, basé sur les ressemblances avec le genre <i>Retitritiles</i> . Dettmann (1963) compare ce genre à <i>Staplinisporites</i>	—



**Annexe 3.** Affinités botaniques présumées des genres de palynomorphes continentaux abordés dans cette étude, associées aux préférences écologiques de leurs plantes productrices (+ tableau récapitulatif).

<i>Todisporites</i>	Filicophytes, Osmundaceae (Singh, 1971; Abbink et al., 2004)	Habitats de types rivières ou plaines, tels que des marais d'eau douce, plaines d'inondation ou bords de rivières (Abbink et al., 2004); peuvent également s'adapter à des conditions plus arides (Schrank, 2010; Kujau et al., 2013)
<i>Toroisporis</i>	Filicophytes, Lygodiaceae (Aimin et al., 2005) ou Dipteridaceae/Matoniacée, basé sur la ressemblance avec <i>Dictyophyllidites</i>	—
<i>Trilobosporites</i>	Filicophytes, ?Disksoniaceae (Abbink et al., 2004) ou Lygodiaceae (Filatoff, 1975; Fensome, 1987; Falcon-Lang et al., 2007)	—
<i>Triporoletes</i>	Bryophytes, ?Hepaticae (Ravn, 1995)	—
<i>Undulatisporites</i>	Filicophytes indet. (Singh, 1971)	—
<i>Uvaesporites</i>	Lycophytes, Selaginellaceae (Balme, 1995; Abbink et al., 2004)	Environnements humides, tels que des bords de rivières (Abbink et al., 2004)
<i>Wilsonisporites</i>	Affinités incertaines (Kimyai, 1966) ou Bryophytes/Lycophytes due aux ressemblances avec <i>Staplinisporites/Coronatispora</i>	—
<b>Grains de pollen Gymnospermes ou Pteridospermes</b>		
<i>Abietinaepollenites</i>	Pinophytes, Pinaceae (Singh, 1971; Ravn, 1995)	Environnements variés, mais préférence pour environnements relativement secs, tels que des forêts de montagne (Vakhrameev, 1991; Abbink et al., 2004)
<i>Afropollis</i>	Gymnosperm indet. (Hochuli and Feist-Burkhardt, 2013)	—
<i>Alisporites</i>	Gymnospermes aux affinités incertaines ou Pteridospermatophytes, Corytospermales (Abbink et al., 2004)	Environnements tidaux (Abbink et al., 2004)
<i>Araucariacites</i>	Pinophytes, Araucariaceae (Batten et Dutta, 1997; Abbink et al., 2004; Schrank, 2010)	Distribution écologique très variée, allant des forêts tropicales aux forêts tempérées. La fluctuation de l'abondance d' <i>Araucariacites</i> et de <i>Callialasporites</i> reflète un changement environnemental. De fortes abondances suggèrent des conditions assez arides, et de faibles abondance associées à une diversité importante sont associées à des conditions plus humides (Schrank, 2010; Kujau et al., 2013)
<i>Balmeiopsis</i>	Pinophytes, Araucariaceae (Archangelsky, 1979)	—
<i>Callialasporites</i>	Pinophytes, Araucariaceae (Batten et Dutta, 1997; Abbink et al., 2004; Schrank, 2010)	Comme <i>Araucariacites</i>
<i>Cedripites</i>	Pinophytes, Pinaceae (Singh, 1971; Ravn, 1995)	Environnements relativement secs, tels que des forêts de montagne (Vakhrameev, 1991; Abbink et al., 2004)
<i>Cerebropollenites</i>	Pinophytes, Pinaceae (Couper, 1958; Batten et Dutta, 1997)	Grains de pollen possiblement produits par des plantes similaires au gymnosperme moderne du genre <i>Tsuga</i> ; se sont possiblement développés dans un environnement humide et relativement froid (Kujau et al., 2013)
<i>Circulina</i>	Pinophytes, Cheirolepidiaceae	—
<i>Classopollis</i>	Pinophytes, Cheirolepidiaceae (Balme, 1995; Schrank, 2010)	Distribution écologique variée, mais plus communément typique d'environnements semi-arides à arides de faible altitude, en bord d'eau, sous un climat tropical à subtropical. Les macrorestes associés présentent des adaptations morphologiques liées à des conditions environnementales xériques ou salines (Alvin, 1982; Schrank, 2010)
<i>Cycadopites</i>	Cycadophyta/Ginkgophyta (Abbink et al., 2004)	Cycadales mésozoïques: habitats de faible altitude, climat subtropical sans gelées. Ginkgoales mésozoïque: climat principalement tempéré, mais quelques spécimens ont été retrouvés au niveau de la ceinture subtropicale (Abbink et al., 2004)
<i>Dacrycarpites</i>	Pinophytes, Podocarpaceae (Singh, 1971)	—
<i>Equisetosporites</i>	Gnetophyta (Osborn et al., 1993), Ephedraceae (Singh, 1964)	—
<i>Eucommiidites</i>	Gnetophyta, Erdtmanithecaceae (Friis and Pedersen, 1996)	—
<i>Exesipollenites</i>	Pinophytes, Cupressaceae/Taxodiaceae (Filatoff, 1975; Balme, 1995) ou Cycadophytes, Bennettitales (Balme, 1995)	Un fort pourcentage d' <i>Exesipollenites</i> est indicatif de conditions arides (Schrank, 2010)
<i>Inaperturopollenites</i>	Pinophytes, Taxodiaceae/Cupressaceae pour les formes de petite taille, comme <i>I. dubius</i> (Peyrot et al., 2019); Coniferophytes, Araucariaceae pour les formes de grande taille (Schrank, 2010)	—
<i>Laricoidites</i>	Pinophytes, Pinaceae (Brenner, 1963, qui les compare aux grains de pollen du genre actuel <i>Larix</i> )	—
<i>Parvisaccites</i>	Pinophytes, Podocarpaceae (Singh, 1971; Ravn, 1995; Schrank, 2010)	Habituellement liés aux environnements montagneux des régions tropicales et subtropicales (Schrank, 2010); tolérance à un vaste spectre de températures, mais préférence pour des conditions relativement humides (Kujau et al., 2013)
<i>Perinopollenites</i>	Pinophytes, Taxodiaceae (Van Konijnenburg-Van Cittert, 1971; Abbink et al., 2004)	Environnements chauds; Les couches livrant les fossiles sont souvent associées à des environnements humides de faible altitude soumis à des transgressions marines répétées (Schrank, 2010)
<i>Phyllocladidites</i>	Pinophytes, Podocarpaceae (Singh, 1971)	Comme <i>Parvisaccites</i>
<i>Piceapollenites</i>	Pinophytes, Pinaceae	—
<i>Pinuspollenites</i>	Pinophytes, Pinaceae (Filatoff, 1975)	—
<i>Pityosporites</i>	Pinophytes, Pinaceae (Singh, 1971; Ravn, 1995)	Comme <i>Cedripites</i>
<i>Podocarpidites</i>	Pinophytes, Podocarpaceae (Singh, 1971; Ravn, 1995; Schrank, 2010)	Comme <i>Parvisaccites</i>
<i>Pristinuspollenites</i>	Pinophytes, Podocarpaceae (Singh, 1971; Ravn, 1995; Schrank, 2010)	Comme <i>Parvisaccites</i>
<i>Rugubivesiculites</i>	Pinophytes, Podocarpaceae (Singh, 1971)	Comme <i>Parvisaccites</i>
<i>Taxodiaceapollenites</i>	Pinophytes, Taxodiaceae (Singh, 1971)	—
<i>Uesugipollenites</i>	Pinophytes, Araucariaceae (Peyrot et al., 2019)	—
<i>Vitreisporites</i>	Pteridospermatophyta, Caytoniales, Caytoniaceae (Singh, 1971; Abbink et al., 2004)	Environnement deltaïque sous climat chaud. Se sont possiblement développés à la transition entre une plaine d'inondation et des tourbières ou marécages, ou peuvent s'être développés au sein d'une forêt humide luxuriante (Abbink et al., 2004)
<b>Grains de pollen Angiospermes</b>		
<i>Clavatipollenites</i>	Chloranthaceae (Couper, 1958; Walker et Walker, 1984)	Habitats sombres et humides, environnement perturbé; peuvent être adaptés à des conditions plus xériques (Feild et al., 2004; Kvacek et al., 2012, 2016)
<i>Dichastopollenites</i>	Angiospermes aux affinités botaniques incertaines (May, 1975)	—
<i>Liliacidites</i>	Monocotylédones (Singh, 1971)	—
<i>Monosulcites</i>	?Monocotylédones / ?Magnoliidae / ?Gymnospermes	—
<i>Nyssapollenites</i>	Eudicotylédones (Singh, 1971; Ward, 1986)	—
<i>Pennipollis</i>	?Ceratophyllaceae (Doyle et Endress, 2018)	—
<i>Phimopollenites</i>	Eudicotylédones	—
<i>Retitrescolpites</i>	Eudicotylédones	—
<i>Rousea</i>	Eudicotylédones	—
<i>Retitricolporites</i>	Eudicotylédones	—
<i>Stellatopollis</i>	Monocotylédones/ Magnoliidae (Doyle et al., 1975)	—
<i>Striatopollis</i>	Eudicotylédones	—
<i>Transitoripollis</i>	?Chloranthaceae/?Ceratophyllaceae (Kvacek et al., 2016)	—
<i>Tricolpites</i>	Eudicotylédones	—
<i>Tricolporoidites</i>	Eudicotylédones	—

**Annexe 3.** Affinités botaniques présumées des genres de palynomorphes continentaux abordés dans cette étude, associées aux préférences écologiques de leurs plantes productrices (+ tableau récapitulatif).

Genres correspondant aux groupes botaniques présentés dans les graphes des Chapitres III-VI de cette étude	
Bryophytes	<i>Aequitriradites, Cinguliriletes, Cooksonites, Foraminisporis, Stereisporites, Triporoletes</i>
Lycophytes	<i>Camarozonosporites, Ceratosporites, Coronatispora, Densoisporites, Echinatisporis, Foveosporites, Foveotriletes, Lycopodiacidites, Neoraistrickia, Retitriletes, Sestrosporites, Staplinsporites, Taurocusporites, Tigrisporites, Uvaesporites, Wilsonisporites</i>
Filicophytes-Osmundaceae	<i>Baculatisporites, Biretisporites, Osmundacidites, Todisporites</i>
Filicophytes-Gleicheniaceae	<i>Clavifera, Gleicheniidites, Oramentifera</i>
Filicophytes-Dipteridaceae/Matoniaceae	<i>Dictyophyllidites, Matonisporites, Toroisporis</i>
Filicophytes-Lygodiaceae	<i>Concavissimisporites, Ischyosporites, Trilobosporites</i>
Filicophytes-Anemiaceae	<i>Appendicisporites, Cicatricosisporites, Contignisporites, Costatoperforosporites, Distaltriangulisporites</i>
Filicophytes-Schizaeaceae	<i>Reticulosporis</i>
Filicophytes-Marsileaceae	<i>Crybelosporites</i>
Filicophytes-Cyatheaaceae/Dicksoniaceae	<i>Cibotiumspora, Cyathidites, Deltoidospora, Obtusisporis</i>
Filicophytes-Polypodiales	<i>Laevigatosporites, Leptolepidites</i>
Spores affinités incertaines	<i>Acanthotriletes, Auriulinasporites, Bullasporis, Clavatisporites, Lophotriletes, Granulatisporites, Microreticulatisporites, Natronaspora, Patellasporites, Pilosisporites, Reticulatisporites, Rugulatisporites, Scopusporis, Stoverisporites, Undulatisporites</i>
Cycadophyta/Ginkgophyta	<i>Cycadopites</i>
Pinophytes-Pinaceae/Podocarpaceae	<i>Abietinaepollenites, Cedripites, Cerebropollenites, Dacrycarpites, Laricoidites, Parvisaccites, Phyllocladidites, Piceapollenites, Pinuspollenites, Pityosporites, Podocarpidites, Pristinuspollenites, Rugubivesiculites</i>
Pinophytes-Araucariaceae	<i>Araucariacites, Balmeiopsis, Clallialasporites, Uesuguiipollenites</i>
Pinophytes-Cheirolepidiaceae	<i>Circulina, Classopollis</i>
Pinophytes-Cupressaceae (incl. Taxodiaceae)	<i>Exesipollenites, Inaperturopollenites, Perinopollenites, Taxodiaceapollenites</i>
Gnetophytes	<i>Equisetosporites, Eucommiidites</i>
Gymnospermes affinités incertaines	<i>Afropollis, Alisporites, Monosulcites</i>
Pteridospermatophytes-Caytoniales	<i>Vitreisporites</i>
Monocotylédones probables	<i>Liliacidites</i>
?Monocotylédones/?Magnoliidae	<i>Monosulcites, Stellatopollis</i>
Magnoliidae-Chloranthaceae	<i>Clavatipollenites</i>
?Magnoliidae-?Chloranthaceae/?Ceratophyllaceae	<i>Pennipollis, Transitoripollis</i>
Eudicotylédones	<i>Cupuliferoidaepollenites, Foveotricolpites, Nyssapollenites, Phimopollenites, Retitrescolpites, Retitricolporites, Rousea, Striatopollis, Tricolpites</i>
Angiospermes affinités incertaines	<i>Dichastopollenites</i>





**Annexe 4A.** Liste spécifique des palynomorphes rencontrés au sein des échantillons des 22 sites (fertiles) étudiés. Les auteurs des espèces sont renseignés dans le Tome 2 (planches, texte).

	Planche	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
<i>Concavissimisporites gibberula</i> n. comb.	5						.							.	.							
<i>Concavissimisporites informis</i>	5				.		.	.	.	.												
<i>Concavissimisporites irroratus</i>	5				.		.	.	.	.					.							
<i>Concavissimisporites montuosus</i>	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.										
<i>Concavissimisporites pulcher</i>	5	.																				
<i>Concavissimisporites robustus</i>	5	.		.						.												
<i>Concavissimisporites uralensis</i>	5	.		.	.		.															
<i>Concavissimisporites variverrucatus</i>	5	.	.	.	.		.	.	.	.					.							
<i>Concavissimisporites verrucosus</i>	5					.	.	.	.	.					.							
<i>Concavissimisporites</i> sp. cf. <i>C. crassatus</i>	4			.	.				.													
<i>Concavissimisporites</i> sp. cf. <i>C. exquisitus</i>		.		.																		
<i>Concavissimisporites</i> sp. cf. <i>C. ferniensis</i>	5	.										.			.	.						
<i>Concavissimisporites</i> sp. cf. <i>C. montuosus</i>		.		.	.		.						.									
<i>Concavissimisporites</i> sp. cf. <i>C. robustus</i>				.			.															
<i>Concavissimisporites</i> sp. cf. <i>C. uralensis</i>	5					.		.		.												
<i>Concavissimisporites</i> sp. cf. <i>C. variverrucatus</i>			.																			
<i>Concavissimisporites</i> sp. cf. <i>C. verrucosus</i>			.	.	.		.	.	.	.												
<i>Concavissimisporites</i> spp.		.	.	.	.	.	.	.	.	.			.		.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ischyosporites crateris</i>	5															.	.					
<i>Ischyosporites disjunctus</i>	5						.															
<i>Ischyosporites pseudoreticulatus</i>	6	.	.		.				.	.			.									
<i>Ischyosporites punctatus</i>	6						.															
<i>Ischyosporites</i> sp. cf. <i>I. crateris</i>	5							.					.			.				.		
<i>Ischyosporites</i> sp. cf. <i>I. disjunctus</i>	6	.					.													.		
<i>Ischyosporites</i> sp. cf. <i>I. foveolatus</i>	6											.	.				.					
<i>Ischyosporites</i> sp. cf. <i>I. pseudoreticulatus</i>							.					.					.					
<i>Ischyosporites</i> spp.							.	.	.	.		.	.			.	.	.	.	.	.	.
<i>Trilobosporites aequiverrucosus</i>	6		.	.	.	.	.	.	.	.												
<i>Trilobosporites aornatus</i>	6	.		.				.														
<i>Trilobosporites bolchovitinae</i>	6					.																
<i>Trilobosporites canadensis</i>	6	.		.																		
<i>Trilobosporites domitus</i>	6	.					.	.														
<i>Trilobosporites granulatus</i>	6				.		.	.														
<i>Trilobosporites hannonicus</i>	6											.			.							
<i>Trilobosporites humilis</i>	6											.										
<i>Trilobosporites obsitus</i>	6	.																				
<i>Trilobosporites valanjinensis</i>	6				.	.	.															
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. aequiverrucosus</i>	6	.				.	.	.	.	.												
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. aornatus</i>	6		.			.																
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. bolchovitinae</i>	6					.																
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. canadensis</i>	6	.			.			.	.								.					
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. domitus</i>								.														
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. hannonicus</i>	6														.							
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. humilis</i>																.						
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. obsitus</i>	6				.																	
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. valanjinensis</i>						.																
<i>Trilobosporites</i> sp. A	7					.	.															
Intermédiaire <i>Trilobosporites aequiverrucosus</i> - <i>T. valanjinensis</i>						.																
<i>Trilobosporites</i> spp.						.	.													.		
<b>Filicophytes- Schizaeales-Anemiaceae</b>																						
<i>Appendicisporites bifurcatus</i>	7												.							.	.	
<i>Appendicisporites crickmayii</i>	7														.	.						
<i>Appendicisporites crimensis</i>	7									.		.	.									
<i>Appendicisporites erdtmanii</i>	7											.	.		.				.	.	.	.
<i>Appendicisporites fucosus</i> sensu Azema and Ters, 1971	7																.	.	.	.	.	.
<i>Appendicisporites insignis</i>	7																.					
<i>Appendicisporites jansonii</i>	7												.									
<i>Appendicisporites parviangulatus</i>	7					.											.					
<i>Appendicisporites potomacensis</i>	7															.				.	.	.
<i>Appendicisporites problematicus</i>	7						.		.			.		.						.	.	.
<i>Appendicisporites robustus</i>	7												.				.			.	.	.
<i>Appendicisporites selligii</i>	7-8												.		.		.	.	.	.	.	.
<i>Appendicisporites spinosus</i>	8															.						
<i>Appendicisporites tricornitatus</i>	8												.							.	.	.
<i>Appendicisporites tricuspoidatus</i>	8																.			.	.	.
<i>Appendicisporites undosus</i>	8															.			.	.	.	.
<i>Appendicisporites witzkei</i> n. comb.	8																.		.	.	.	.
<i>Appendicisporites</i> sp. cf. <i>A. bilateralis</i>	8																		.	.	.	.
<i>Appendicisporites</i> sp. cf. <i>A. concentricus</i>	8					.														.	.	.
<i>Appendicisporites</i> sp. cf. <i>A. crimensis</i>																				.	.	.
<i>Appendicisporites</i> sp. cf. <i>A. erdtmanii</i>													.				.			.	.	.





**Annexe 4A.** Liste spécifique des palynomorphes rencontrés au sein des échantillons des 22 sites (fertiles) étudiés. Les auteurs des espèces sont renseignés dans le Tome 2 (planches, texte).

	Planche	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Obtusisporis</i> sp.	11	•																			
<b>Filicophytes-Polypodiales</b>																					
<i>Laevigatosporites ovatus</i>	11			•		•										•	•	•	•		
<i>Leptolepidites psarosus</i>	11	•																			
<i>Leptolepidites verrucatus</i>	11					•															
<i>Leptolepidites</i> sp. cf. <i>L. psarosus</i>						•						•	•								
<i>Leptolepidites</i> spp.			•												•	•			•	•	
<b>Spores affinités incertaines</b>																					
<i>Acanthotriletes spinellatus</i>	11					•															
<i>Auritulinisporites</i> sp. cf. <i>A. deltaformis</i>	11					•				•						•	•		•	•	
<i>Bullasporis minibullata</i>	12									•											
cf. <i>Bullasporis</i> sp.	12									•											
<i>Clavatisporites</i> sp. cf. <i>C. paltycapitulus</i> sensu Ravn, 1995	12															•					
<i>Clavatisporites</i> sp.	12															•	•				
cf. <i>Lophotriletes babsae</i>	12																		•		
<i>Lophotriletes</i> spp.																•					
<i>Granulatisporites</i> sp. cf. <i>G. daiyli</i>	12					•															
<i>Microreticulatisporites crassiexinus</i>	12					•															
<i>Microreticulatisporites diatretus</i>	12							•													
<i>Microreticulatisporites sacalii</i>	12																•	•	•	•	
<i>Microreticulatisporites urkaticus</i>	12																•	•	•	•	
<i>Microreticulatisporites</i> sp. cf. <i>M. diatretus</i>				•																	
<i>Microreticulatisporites</i> sp. cf. <i>M. sacalii</i>																•					
<i>Microreticulatisporites</i> spp.		•				•										•			•		
<i>Natronaspora</i> ? sp. 1 sensu Ravn, 1995	12																				•
<i>Patellasporites distaverrucosus</i>	12	•	•			•			•	•			•			•	•	•	•	•	
<i>Patellasporites tavaredensis</i>	12																•	•	•	•	•
<i>Patellasporites</i> sp. cf. <i>P. distaverrucosus</i>																	•				
<i>Patellasporites</i> spp.		•														•	•		•		
<i>Pilosisporites ericius</i>	12					•	•	•					•		•						
<i>Pilosisporites trichopapillosus</i>	12			•	•	•	•	•	•	•			•		•						
<i>Pilosisporites verus</i>	12												•								
<i>Pilosisporites</i> sp. cf. <i>P. delicatulus</i>	12						•														
<i>Punctatisporites couperi</i>	12																•				
<i>Reticulatisporites</i> sp. cf. <i>R. arcuatus</i>	12	•																			
<i>Rugulatisporites</i> sp. sensu Singh, 1983	10																			•	
<i>Rugulatisporites</i> sp.	10				•																
cf. <i>Scopusporis lautus</i>	10																			•	
<i>Stoverisporites lunaris</i>	12												•		•						
<i>Undulatisporites</i> sp. cf. <i>U. pseudobrasilensis</i>	12	•																			
<i>Undulatisporites sinuosis</i>	12																•				
<i>Undulatisporites</i> sp. cf. <i>Psilatriletes circumundulatus</i>	12																			•	
<i>Undulatisporites</i> spp.			•			•	•	•					•		•	•				•	
Filicophyte indet.																					•
<b>Pollen gymnospermes</b>																					
<b>Cycadophytes/Ginkgophytes</b>																					
<i>Cycadopites</i> spp.	13		•														•	•	•	•	
<b>Pinophytes-Pinaceae/Podocarpaceae</b>																					
<i>Abietinaepollenites</i> sp.	13			•		•							•			•					
<i>Cedripites canadensis</i>	13																			•	
<i>Cedripites cretaceus</i>	13	•	•		•	•							•			•		•	•		
<i>Cedripites</i> spp.						•						•									
<i>Cerebropollenites mesozoicus</i>	13	•	•	•	•	•	•	•		•			•			•			•		•
<i>Cerebropollenites</i> sp. cf. <i>C. mesozoicus</i>		•																			
<i>Dacrycarpites</i> sp.	13														•						
<i>Laricoidites giganteus</i>	13																•				
<i>Parvisaccites enigmatus</i>	13																•	•	•		
<i>Parvisaccites radiatus</i>	13				•	•	•	•	•	•			•		•	•	•	•	•	•	•
<i>Parvisaccites</i> sp. cf. <i>P. enigmatus</i>																				•	
<i>Phyllocladites</i> spp.	13									•						•		•	•		
<i>Piceapollenites</i> spp.	13	•	•		•	•		•	•	•	•	•			•	•	•	•	•		
<i>Pinuspollenites</i> spp.	13				•	•						•			•	•					
<i>Pityosporites constrictus</i>	13											•				•			•	•	
<i>Pityosporites</i> sp. cf. <i>P. constrictus</i>		•				•						•	•								
<i>Podocarpidites biformis</i>	13																•				
<i>Podocarpidites canadensis</i>	13													•				•			









**Annexe 4B.** Liste spécifique des palynomorphes présents dans chaque échantillon non stérile des sites de Chassiron, Cherves, et Angeac (Ch. IV), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.

	Chassiron										Cherves					Angeac							
	BRG M 13277	BRG M 13278	OLE 1100	MPR 0071	MPR 0017	MPR 0108	OLE 1150	MPR 0110	MPR 0111	MPR 0072	C53	C46	C43	C40	C1	C33	An5	An4/5*	An4*	An3/4*	An3*	An2*	
<i>Ischyosporites</i> sp. cf. <i>I. disjunctus</i>					*																		
<i>Trilobosporites aequiverrucosus</i>																			*				
<i>Trilobosporites aornatus</i>	*	*																*	*		*	*	
<i>Trilobosporites canadensis</i>	*		*															*	*	*	*	*	
<i>Trilobosporites domitus</i>	*																						
<i>Trilobosporites obsitus</i>	*	*																					
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. aornatus</i>																							*
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. canadensis</i>	*																						
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. aequiverrucosus</i>	*																						
<b>Abondance (%)</b>	7,1	1,8	2,7	/	/	/	/	/	/	/	0,4	1,6	/	0,7	/	/	/	25,5	30,4	28,8	37,2	82,4	
<b>Filicophytes- Schizaeales-</b>																							
<b>Anemiaceae</b>																							
<i>Cicatricosporites abacus</i>			*															*		*			
<i>Cicatricosporites brevilaeuratus</i> sensu Norris, 1969			*								*												
<i>Cicatricosporites grabowensis</i>	*																						
<i>Cicatricosporites hallei</i>																						*	
<i>Cicatricosporites magnus</i>	*																						
<i>Cicatricosporites mohrioides</i>	*																						
<i>Cicatricosporites</i> spp.		*	*																				
<i>Contignisporites cooksoniae</i>	*	*																					
<i>Contignisporites dorsostriatus</i>	*	*																					
<i>Contignisporites major</i>		*	*																				
<i>Contignisporites</i> spp.	*	*									*			*									
<b>Abondance (%)</b>	0,3	0,5	0,4	/	/	/	/	/	/	/	0,0	0,0	/	0,4	/	/	/	0,0	0,4	0,0	1,2	0,0	
<b>Filicophytes- Cyatheales</b>																							
<i>Cibotiumspora juncta</i>																		*	*			*	
<i>Cibotiumspora jurienensis</i>											*			*									
<i>Cibotiumspora</i> sp. cf. <i>C. juncta</i>	*																						
<i>Cyathidites asper</i>	*																						
<i>Cyathidites australis</i>		*	*		*													*	*				
<i>Cyathidites minor</i>														*									
<i>Cyathidites</i> spp.																		*	*	*	*	*	*
<i>Deltoidospora diaphana</i>											*												
<i>Deltoidospora</i> sp.	*								*		*			*				*	*	*	*	*	*
<i>Obtusisporis</i> sp.		*																*	*	*	*	*	*
<b>Abondance (%)</b>	0,6	0,5	0,4	/	/	/	/	/	/	/	0,4	0,0	/	0,7	/	/	/	9,6	4,3	11,2	19,0	3,2	
<b>Filicophytes- Polypodiales</b>																							
<i>Leptolepidites psarosus</i>			*																				
<i>Leptolepidites</i> sp.														*					*				
<b>Abondance (%)</b>	0,0	0,0	0,4	/	/	/	/	/	/	/	0,0	0,0	/	0,4	/	/	/	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	
<b>Spores affinités incertaines</b>																							
<i>Reticulatisporites</i> sp. cf. <i>R. arcuatus</i>	*																						
<i>Microreticulatisporites</i> sp. cf. <i>M. diatretus</i>																			*				
<i>Microreticulatisporites</i> spp.	*																						
<i>Patellasporites distaverrucosus</i>	*										*			*									
<i>Patellasporites</i> sp.		*																					
<i>Pilososporites trichopapillosus</i>																		*	*	*	*	*	*
<i>Undulatisporites</i> sp. cf. <i>U. pseudobrasilensis</i>		*																					
<i>Undulatisporites</i> sp.		*									*												
<b>Abondance (%)</b>	0,6	0,5	0,0	/	/	/	/	/	/	/	0,4	0,0	/	0,4	/	/	/	4,3	2,4	3,2	2,4	10,0	
<b>Pollen Gymnospermes</b>																							
<b>Cycadophytes/Ginkgophytes</b>																							
<i>Cycadopites</i> sp.											*												
<b>Abondance (%)</b>	0,0	0,0	0,0	/	/	/	/	/	/	/	0,4	0,0	/	0,0	/	/	/	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
<b>Pinophytes-Pinaceae/Podocarpaceae</b>																							
<i>Abietinaepollenites</i> sp.							*				*										*		
<i>Cedripites cretaceus</i>		*									*												
<i>Cerebropollenites mesozoicus</i>		*									*		*					*					



**Annexe 4B.** Liste spécifique des palynomorphes présents dans chaque échantillon non stérile des sites de Chassiron, Cherves, et Angeac (Ch. IV), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.

	Chassiron										Cherves					Angeac							
	BRG M 13277	BRG M 13278	OLE 1100	MPR 0071	MPR 0017	MPR 0108	OLE 1150	MPR 0110	MPR 0111	MPR 0072	C53	C46	C43	C40	C1	C33	An5	An4/5*	An4*	An3/4*	An3*	An2*	
<i>Cerebropollenites</i> sp. cf. <i>C. mesozoicus</i>	.																						
<i>Piceapollenites</i> spp.			.				.				.	.		.	.								
<i>Pityosporites</i> sp. cf. <i>P. constrictus</i>			.																				
<i>Podocarpidites epistratus</i>											.												
<i>Podocarpidites multesimus</i>															.						.		
<i>Podocarpidites</i> spp.	.	.													.								
Bisaccates divers	.	.	.				.				.	.	.	.	.								
<b>Abondance (%)</b>	5,0	1,8	3,8	/	/	/	/	/	/	/	3,6	0,8	/	3,0	/	/	/	0,0	0,8	0,8	1,2	0,0	
<b>Pinophytes-Araucariaceae</b>																							
<i>Araucariacites australis</i>	.	.	.	.			.				.			.	.							.	
<i>Callialasporites dampieri</i>	.	.	.								.			.							.		
<i>Callialasporites trilobatus</i>			.											.									
<i>Callialasporites</i> spp.	.	.	.											.									
<i>Uesuguipollenites</i> sp.		.																					
<b>Abondance (%)</b>	2,5	2,3	3,8	/	/	/	/	/	/	/	0,8	0,0	/	4,1	/	/	/	0,0	0,0	0,4	0,0	0,8	
<b>Pinophytes-Cheirolepidiaceae</b>																							
<i>Circulina parva</i> (affinités possibles avec Cheirolépidiaceae)	.																						
<i>Classopollis torosus</i>	.	.	.	.	.	.	.		.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Classopollis</i> sp.											.			.	.								
<b>Abondance (%)</b>	50,6	54,0	65,9	/	/	/	/	/	/	/	85,6	85,7	/	75,3	/	/	/	55,3	59,3	50,4	31,2	0,0	
<b>Pinophytes-Cupressaceae (incl. Taxodiaceae)</b>																							
<i>Exesipollenites tumulus</i>	.	.	.	.			.		.		.	.		.	.						.	.	
<i>Inaperturopollenites dubius</i>	.	.	.	.										.	.								
<i>Perinopollenites halonatus</i>														.									
<i>Taxodiaceapollenites hiatus</i>		.	.								.			.									
<b>Abondance (%)</b>	27,6	37,8	16,9	/	/	/	/	/	/	/	7,6	9,5	/	8,9	/	/	/	0,0	0,0	0,0	0,4	0,4	
<b>Gymnospermes affinités indet.</b>																							
<i>Alisporites bilateralis</i>	.	.	.	.			.				.	.		.									
<b>Abondance (%)</b>	0,6	0,3	0,4	/	/	/	/	/	/	/	0,4	1,6	/	0,0	/	/	/	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
<b>Pteridospermatophytes Caytoniales</b>																							
<i>Vitreisporites pallidus</i>																					.		
<b>Abondance (%)</b>	0,0	0,0	0,0	/	/	/	/	/	/	/	0,0	0,0	/	0,0	/	/	/	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	
<b>Algues</b>																							
<i>Ovoidites spriggi</i>																					.	.	
<i>Ovoidites</i> sp.																					.	.	
<b>Abondance (%)</b>	0,0	0,0	0,0	/	/	/	/	/	/	/	0,0	0,0	/	0,0	/	/	/	1,1	0,0	2,8	0,8	3,6	
<b>Dinoflagellés</b>																							
<i>Apteodinium grande</i>	.																						
Voir listes fournies par Schnyder (2003)			.											.									
<b>Abondance (%)</b>	0,3	0,0	4,2	/	/	/	/	/	/	/	0,0	0,0	/	5,9	/	/	/	0,0	0,4	0,0	0,4	0,0	
<b>Total palynomorphes observés (incl. Dinoflagellés)</b> (Abondance calculée sur 250 spécimens quand possibilité)	1781	2622	1527	35	11	1	25	5	1	2	2100	126	5	1252	30	3	3	94	571	382	468	394	

**Annexe 4C.** Liste spécifique des palynomorphes présents dans chaque échantillon non stérile des sites du Pays de Bray et du Boulonnais (Ch. V), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.

	Brémontier			Cuy-St-Fiacre	Orsimont	La Croix Cloutiers	Wambeaz	Longueville		Longfossé
	72 RAM183*	72 RAM135*	72 RAM142*	MPR0025*	75 RAM46*	MPR0042	MPR0032	MPR0056*	MPR0055*	MPR0060
<b>Spores</b>										
<b>Bryophytes (s.l.)</b>										
<i>Aequitriradites spinulosus</i>				•	•					
<i>Aequitriradites verrucosus</i>				•	•					
<i>Aequitriradites</i> sp. cf. <i>A. spinulosus</i>				•				•	•	
<i>Aequitriradites</i> sp.					•					
<i>Cingutrilletes congruens</i>								•	•	
<i>Cingutrilletes</i> sp. cf. <i>C. clavus</i>								•		
<i>Cooksonites variabilis</i>				•						
<i>Foraminisporis asymmetricus</i>										•
cf. <i>Foraminisporis wonthaggiensis</i>			•							•
<i>Stereisporites antiquasporites</i>				•	•			•		
<i>Stereisporites</i> sp. cf. <i>S. antiquasporites</i>										•
<i>Triporoletes reticulatus</i>		•		•	•					•
<i>Triporoletes</i> sp. cf. <i>T. reticulatus</i>				•						
<i>Triporoletes</i> sp.		•								
<u>Abondance (%)</u>	0,0	1,9	0,9	2,7	1,5	/	/	3,6	1,0	/
<b>Lycophytes</b>										
<i>Coronatipora valdensis</i>				•	•			•	•	
<i>Densoisporites microrugulatus</i>				•	•					•
<i>Densoisporites psilatus</i>				•						
<i>Densoisporites velatus</i>			•	•						
aff. <i>Densoisporites</i> sp.										•
<i>Densoisporites</i> sp.	•									
<i>Echinatisporis varispinosus</i>								•		
<i>Foveosporites canalis</i>				•						
<i>Foveosporites subtriangularis</i>								•		
<i>Foveotrilletes parviretus</i>				•						
<i>Foveotrilletes</i> sp. cf. <i>F. parviretus</i>										•
<i>Lycopodiacidites ambifoveolatus</i>										•
<i>Lycopodiacidites</i> sp. cf. <i>L. irregularis</i>										•
<i>Neoraistrickia truncata</i>				•						
<i>Retitrilletes austroclavatidites</i>				•				•	•	
<i>Retitrilletes crassatus</i>				•						•
<i>Retitrilletes</i> sp. cf. <i>R. crassatus</i>				•				•		
<i>Retitrilletes</i> spp.										•
<i>Sestrosporites pseudoalveolatus</i>					•			•	•	
<i>Staplinisporites caminus</i>								•		
<i>Taurocusporites segmentatus</i>					•					
<i>Tigrisporites scurrandus</i>					•			•		
<i>Tigrisporites</i> sp.								•		
<i>Uvaesporites glomeratus</i>					•					•
<u>Abondance (%)</u>	0,4	0,9	0,2	1,7	1,9	/	/	3,2	3,0	/
<b>Filicophytes-Osmundales-Osmundaceae</b>										
<i>Baculatisporites comaumensis</i>	•			•	•			•	•	
<i>Baculatisporites</i> sp. cf. <i>B. comaumensis</i>										•
<i>Biretisporites</i> sp.										•
<i>Osmundacidites wellmanii</i>								•	•	
<i>Todisporites minor</i>		•	•	•	•			•	•	
<u>Abondance (%)</u>	0,4	2,8	0,5	1,4	1,9	/	/	3,2	0,7	/
<b>Filicophytes- Gleicheniales-Gleicheniaceae</b>										
<i>Clavifera triplex</i>								•	•	
<i>Gleicheniidites bolchovitinae</i>	•	•								•
<i>Gleicheniidites bulbosus</i>								•		
<i>Gleicheniidites circinidites</i>			•		•					•
<i>Gleicheniidites senonicus</i>	•	•	•	•	•		•	•	•	
<i>Gleicheniidites</i> sp. cf. <i>G. bolchovitinae</i>					•					
<i>Gleicheniidites</i> sp. cf. <i>Cyathidites concavus sensu</i> Dettmann, 1963										•
<u>Abondance (%)</u>	8,8	6,5	13,1	4,1	10,0	/	/	32,3	22,1	/
<b>Filicophytes- Gleicheniales-Dipteridaceae/Matoniaceae</b>										
<i>Dictyophyllidites equiexinus</i>		•			•			•		
<i>Dictyophyllidites harissii</i>	•	•	•		•			•		

**Annexe 4C.** Liste spécifique des palynomorphes présents dans chaque échantillon non stérile des sites du Pays de Bray et du Boulonnais (Ch. V), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.

	Brémontier			Cuy-St-Fiacre	Orsimont	La Croix Cloutiers	Wambeze	Longueville		Longfossé
	72 RAM183*	72 RAM135*	72 RAM142*	MPR0025*	75 RAM46*	MPR0042	MPR0032	MPR0056*	MPR0055*	MPR0060
<i>Dictyophyllidites</i> sp.		•	•	•					•	
cf. <i>Dictyophyllidites equixinus</i>			•							
<i>Dictyophyllidites</i> sp. cf. <i>D. harrisii</i>		•								
<i>Matonisporites</i> sp. cf. <i>M. cooksoniae</i>							•			
<i>Matonisporites</i> sp. A			•						•	
aff. <i>Matonisporites</i> sp.			•	•						
<i>Matonisporites</i> spp.			•	•	•				•	
<i>Toroisporis mesozoicus</i>		•			•					
<b>Abondance (%)</b>	1,6	4,6	10,8	1,4	7,7	/	/	2,4	2,0	/
<b>Filicophytes- Schizaeales-Lygodiaceae</b>										
<i>Concavissimisorites apiverrucatus</i>	•			•	•				•	
<i>Concavissimisorites crassatus</i>	•		•							
<i>Concavissimisorites exquisitus</i>	•	•		•						
<i>Concavissimisorites ferniensis</i>				•						
<i>Concavissimisorites gibberula</i> comb.nov.				•						•
<i>Concavissimisorites informis</i>				•	•					
<i>Concavissimisorites irroratus</i>					•					
<i>Concavissimisorites montuosus</i>	•		•	•						
<i>Concavissimisorites robustus</i>					•					
<i>Concavissimisorites uralensis</i>	•			•	•					
<i>Concavissimisorites variverrucatus</i>				•	•					
<i>Concavissimisorites verrucosus</i>			•	•	•					
<i>Concavissimisorites</i> sp. cf. <i>C. crassatus</i>					•					
<i>Concavissimisorites</i> sp. cf. <i>C. montuosus</i>					•				•	
<i>Concavissimisorites</i> sp. cf. <i>C. robustus</i>					•					
<i>Concavissimisorites</i> sp. cf. <i>C. verrucosus</i>					•					
<i>Concavissimisorites</i> spp.	•	•	•	•	•			•	•	
<i>Ischyosporites crateris</i>				•						
<i>Ischyosporites disjunctus</i>				•						
<i>Ischyosporites pseudoreticulatus</i>					•				•	
<i>Ischyosporites punctatus</i>				•						
<i>Ischyosporites</i> sp. cf. <i>I. crateris</i>								•		
<i>Ischyosporites</i> sp. cf. <i>I. disjunctus</i>				•						
<i>Ischyosporites</i> sp. cf. <i>I. foveolatus</i>								•		
<i>Ischyosporites</i> sp. cf. <i>I. pseudoreticulatus</i>				•						
<i>Ischyosporites</i> sp.				•				•		
<i>Trilobosporites aequiverrucosus</i>	•									
<i>Trilobosporites bolchovitinae</i>	•		•							
<i>Trilobosporites domitus</i>				•						
<i>Trilobosporites granulatus</i>				•						
<i>Trilobosporites hannonicus</i>									•	
<i>Trilobosporites humilis</i>								•		
<i>Trilobosporites valanjinensis</i>	•			•						
<i>Trilobosporites aequiverrucosus/T. valanjinensis</i>	•									
<i>Trilobosporites</i> sp. A	•			•						
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. aequiverrucosus</i>		•		•	•					
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. aornatus</i>		•								
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. bolchovitinae</i>	•		•							
<i>Trilobosporites</i> sp. cf. <i>T. valanjinensis</i>	•									
<i>Trilobosporites</i> spp.	•	•	•	•	•					
<b>Abondance (%)</b>	31,9	8,3	4,2	5,1	6,1	/	/	1,6	4,0	/
<b>Filicophytes- Schizaeales-Anemiaceae</b>										
<i>Appendicisporites bifurcatus</i>										•
<i>Appendicisporites crimensis</i>					•			•	•	
<i>Appendicisporites erdmanii</i>									•	
<i>Appendicisporites jansonii</i>								•	•	
<i>Appendicisporites parviangulata</i>		•								
<i>Appendicisporites problematicus</i>				•						
<i>Appendicisporites robustus</i>									•	
<i>Appendicisporites selligii</i>								•	•	
<i>Appendicisporites tricornitatus</i>								•	•	
<i>Appendicisporites</i> sp. cf. <i>A. concentricus</i>			•							
<i>Appendicisporites</i> sp. cf. <i>A. erdmanii</i>									•	
<i>Appendicisporites</i> sp. cf. <i>A. jansonii</i>								•	•	
<i>Appendicisporites</i> sp. cf. <i>A. tricornitatus</i>								•		

**Annexe 4C.** Liste spécifique des palynomorphes présents dans chaque échantillon non stérile des sites du Pays de Bray et du Boulonnais (Ch. V), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.

	Brémontier			Cuy-St-Fiacre	Orsimont	La Croix Cloutiers	Wambeze	Longueville		Longfossé
	72 RAM183*	72 RAM135*	72 RAM142*	MPR0025*	75 RAM46*	MPR0042	MPR0032	MPR0056*	MPR0055*	MPR0060
<i>Appendicisporites</i> spp.		•	•					•		
<i>Cicatricosisporites annulatus</i>					•					
<i>Cicatricosisporites australiensis</i>					•			•		
<i>Cicatricosisporites exilioides</i>				•	•					
<i>Cicatricosisporites grabowensis</i>					•					
<i>Cicatricosisporites hallei</i>								•	•	
<i>Cicatricosisporites ludbrookii</i>				•						
<i>Cicatricosisporites magnus</i>				•						
<i>Cicatricosisporites mohrioides</i>				•	•	•			•	
<i>Cicatricosisporites subrotundus</i>					•			•	•	
<i>Cicatricosisporites</i> sp. A									•	
<i>Cicatricosisporites</i> sp. cf. <i>C. hallei</i>		•								
<i>Cicatricosisporites</i> sp. cf. <i>C. ludbrookii</i>				•						
<i>Cicatricosisporites</i> spp.		•		•	•			•	•	
<i>Contignisporites cooksoniae</i>				•				•	•	
<i>Costatoperforosporites foveolatus</i>			•	•						
<b>Abondance (%)</b>	0,0	6,5	4,2	6,8	6,5	/	/	6,4	11,0	/
<b>Filicophytes- Cyatheales</b>										
<i>Cibotiumspora juncta</i>		•			•					
<i>Cibotiumspora jurienensis</i>	•	•			•				•	
<i>Cibotiumspora</i> sp. cf. <i>C. juncta</i>					•					
<i>Cibotiumspora</i> sp.					•				•	
<i>Cyathidites asper</i>		•								
<i>Cyathidites australis</i>	•	•	•	•	•			•		
<i>Cyathidites crassiparietalis</i> n. comb.					•					
<i>Cyathidites minor</i>	•	•		•	•			•	•	
<i>Cyathidites</i> sp. A				•	•					
<i>Cyathidites</i> spp.	•			•	•			•	•	
<i>Deltoidospora psilostoma</i>	•			•	•				•	
<i>Deltoidospora</i> sp. A									•	
<i>Deltoidospora</i> sp.	•	•	•	•	•			•	•	
<i>Obtusisporis canadensis</i>									•	
<b>Abondance (%)</b>	11,6	13,0	7,0	9,8	11,5	/	/	5,6	10,0	/
<b>Filicophytes-Polypodiales</b>										
<i>Laevigatosporites ovatus</i>				•	•					
<i>Leptolepidites verrucatus</i>				•	•					
<i>Leptolepidites</i> sp. cf. <i>L. psarosus</i>				•	•				•	
<b>Abondance (%)</b>	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	/	/	0,0	0,3	/
<b>Spores affinités incertaines</b>										
<i>Acanthotriletes spinellatus</i> sensu Döhrhöfer, 1977				•	•					
cf. <i>Crybelosporites</i> sp. cf. <i>C. pannuceus</i>				•	•					
<i>Auritulinisporites</i> sp. cf. <i>A. deltaformis</i>				•	•					
<i>Bullasporis minibullata</i>					•					
cf. <i>Bullasporis</i> sp.					•					
<i>Granulatisporites</i> sp. cf. <i>G. daiyi</i>				•	•					
<i>Microreticulatisporites crassiexinosis</i>		•								
<i>Microreticulatisporites</i> sp.		•								
<i>Patellasporites distaverrucosus</i>			•		•			•		
<i>Pilososporites ericius</i>		•		•	•			•	•	
<i>Pilososporites trichopapillosus</i>	•	•	•	•	•				•	
<i>Pilososporites verus</i>									•	
<i>Pilososporites</i> sp. cf. <i>P. delicatulus</i>				•	•					
<i>Stoverisporites lunaris</i>									•	
<i>Undulatisporites</i> spp.	•		•	•	•				•	
<b>Abondance (%)</b>	3,2	9,3	2,3	2,7	10,0	/	/	3,6	1,3	/
<b>Pollen Gymnospermes</b>										
<b>Pinophytes-Pinaceae/Podocarpaceae</b>										
<i>Abietinaepollenites</i> sp.				•	•			•		
<i>Cedripites cretaceus</i>			•		•			•		
<i>Cedripites</i> sp.	•		•							
<i>Cerebropollenites mesozoicus</i>	•			•	•		•	•	•	

**Annexe 4C.** Liste spécifique des palynomorphes présents dans chaque échantillon non stérile des sites du Pays de Bray et du Boulonnais (Ch. V), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.

	Brémontier			Cuy-St-Fiacre	Orsimont	La Croix Cloutiers	Wambeze	Longueville		Longfossé
	72 RAM183*	72 RAM135*	72 RAM142*	MPR0025*	75 RAM46*	MPR0042	MPR0032	MPR0056*	MPR0055*	MPR0060
<i>Dacrycarpites</i> sp.									•	
<i>Parvisaccites radiatus</i>	•	•	•	•	•			•	•	
<i>Phyllocladites</i> spp.					•					
<i>Piceapollenites</i> sp.	•	•			•		•			
<i>Pinuspollenites</i> sp.		•								
<i>Pityosporites</i> sp. cf. <i>P. constrictus</i>		•							•	
<i>Podocarpidites canadensis</i>									•	
<i>Podocarpidites epistratus</i>				•						
<i>Podocarpidites multiseemus</i>		•	•		•					
<i>Podocarpidites</i> sp. cf. <i>P. naumovai</i>					•					
<i>Podocarpidites</i> sp. cf. <i>P. ornatus</i>			•							
<i>Podocarpidites</i> spp.				•	•			•		
<i>Pristinuspollenites microsaccus</i>				•						
<i>Pristinuspollenites</i> sp. cf. <i>P. inchoatus</i>				•						
<i>Pristinuspollenites</i> sp.								•	•	
Bisaccates divers	•	•	•	•	•			•	•	
<u>Abondance (%)</u>	39,4	30,6	49,3	34,8	25,3	/	/	22,3	38,5	/
<b>Pinophytes-Araucariaceae</b>										
<i>Araucariacites australis</i>		•	•	•	•			•		
<i>Balmeiopsis limbata</i>		•								
<i>Callialasporites dampieri</i>	•		•	•	•	•	•	•	•	
<i>Callialasporites trilobatus</i>					•		•			
<u>Abondance (%)</u>	0,4	6,5	1,4	0,7	6,9	/	/	0,4	1,0	/
<b>Pinophytes-Cheirolepidiaceae</b>										
<i>Classopollis echinatus</i>				•						
<i>Classopollis torosus</i>	•	•	•	•	•			•	•	
<u>Abondance (%)</u>	2,0	4,6	3,3	12,2	2,7	/	/	2,8	0,3	/
<b>Pinophytes-Cupressaceae (incl. Taxodiaceae)</b>										
<i>Exesipollenites tumulus</i>					•					
<i>Inaperturopollenites dubius</i>	•		•	•	•			•	•	
<i>Perinopollenites elatoides</i>					•			•		
cf. <i>Perinopollenites halonatus</i>					•					
<i>Taxodiaceapollenites hiatus</i>	•			•	•			•	•	
<u>Abondance (%)</u>	0,8	0,9	0,2	15,2	0,8	/	/	8,8	4,0	/
<b>Gnetophytes</b>										
<i>Equisetosporites concinnus</i>								•		
<i>Eucommiidites minor</i>		•	•		•			•		
<i>Eucommiidites troedssonii</i>					•			•		
<u>Abondance (%)</u>	0,0	2,8	1,4	0,0	0,4	/	/	0,8	0,0	/
<b>Pteridospermatophytes Caytoniales</b>										
<i>Vitreisporites pallidus</i>					•			•		
<u>Abondance (%)</u>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	/	/	0,4	0,0	/
<b>Gymnospermes affinités incertaines</b>										
<i>Alisporites bilateralis</i>		•			•			•		
<i>Alisporites grandis</i>									•	
<i>Alisporites</i> sp.	•			•				•		
<u>Abondance (%)</u>	0,4	0,0	0,9	0,7	1,5	/	/	0,8	0,7	/
<b>Pollen angiospermes</b>										
<b>Chloranthaceae</b>										
<i>Clavatipollenites hughesii</i>								•		
<u>Abondance (%)</u>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	/	/	0,4	0,0	/
<b>Monocotylédones probables</b>										
<i>Monosulcites</i> sp.					•					
<i>Stellatopollis barghoormii</i>								•		
<u>Abondance (%)</u>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	/	/	0,4	0,0	/
<b>Algues</b>										

**Annexe 4C.** Liste spécifique des palynomorphes présents dans chaque échantillon non stérile des sites du Pays de Bray et du Boulonnais (Ch. V), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.

	Brémontier			Cuy-St-Fiacre	Orsimont	La Croix Cloutiers	Wambeaz	Longueville		Longfossé
	72 RAM183*	72 RAM135*	72 RAM142*	MPR0025*	75 RAM46*	MPR0042	MPR0032	MPR0056*	MPR0055*	MPR0060
algue indet 1			•							
algue indet 2	•									
algue indet 3				•						
<i>Chomotriletes minor</i>								•		
<i>Ovoidites parvus</i>					•					
<i>Schizosporis reticulatus</i>	•				•			•		
<u>Abondance (%)</u>	2,4	0,9	0,2	0,3	0,8	/	/	0,8	0,0	/
<b>Dinoflagellés</b>										
aff. <i>Cicculodinium</i> sp.				•						
<i>Cicculodinium distinctum</i>					•					
<i>Cribroperidinium orthoceras</i>					•					
<i>Gonyaulacysta</i> sp. (d'après Fauconnier, 1975)					•					
<i>Systematophora</i> sp. (d'après Fauconnier, 1975)					•					
Dinoflagellé indet.			•		•			•		
<u>Abondance (%)</u>	0,0	0,0	0,5	0,3	3,8	/	/	0,4	0,0	/
<b>Total palynomorphes observés (incl. Dinoflagellés ; Abondance calculée sur 250 spécimens quand possible)</b>	<b>821</b>	<b>213</b>	<b>110</b>	<b>1600</b>	<b>1730</b>	<b>3</b>	<b>16</b>	<b>1577</b>	<b>1200</b>	<b>1</b>

















**Annexe 4E.** Liste des palynomorphes présents dans chaque échantillon marin non stérile des sites de Bully et de Buissières/Vergons (Chs. V-VI), accompagnée des abondances relatives par groupe botanique.

	Vergons			Buissières				Bully							
	H15*	H40*	H53*	Bu10*	Bu29*	Bu34*	Bu42*	72 RAM109*	72 RAM105*	72 RAM100*	72 RAM98*	72 RAM95*	72 RAM92*	72 RAM89*	72 RAM75*
<i>Cicatricosporites crassistriatus</i>	•	•					•								
<i>Cicatricosporites exilioides</i>				•				•				•			
<i>Cicatricosporites hallei</i>								•	•					•	
<i>Cicatricosporites hughesi</i>	•														
<i>Cicatricosporites ludbrookii</i>							•					•			
<i>Cicatricosporites pseudotripertitus</i>			•				•								
<i>Cicatricosporites venustus</i>												•			
<i>Cicatricosporites</i> sp. cf. <i>C. ludbrookii</i>	•			•	•							•			
<i>Cicatricosporites</i> spp.		•	•	•	•	•		•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Contignisporites</i> spp.			•												
<i>Costatoperforosporites foveolatus</i>												•			
<i>Distaltriangulisporites perplexus</i>								•							
<i>Distaltriangulisporites irregularis</i>									•			•			
cf. <i>Distaltriangulisporites irregularis</i>															
<i>Distaltriangulisporites</i> spp.															
<b>Abondances (%)</b>	6,0	2,7	6,0	10,9	21,8	7,9	13,6	6,4	7,2	3,7	2,6	4,8	2,6	1,0	1,1
<b>Filicophytes- Schizaeales-Schizaeaceae</b>															
<i>Reticulosporis reticulatus</i>												•			
<i>Reticulosporis</i> sp. cf. <i>R. reticulatus</i>															•
<b>Abondances (%)</b>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,4
<b>Filicophytes- Cyatheales</b>															
<i>Cibotiumspora jurienensis</i>								•		•	•	•	•		•
<i>Cyathidites australis</i>				•		•			•	•	•	•	•		•
<i>Cyathidites minor</i>	•	•	•	•	•	•	•					•	•		•
<i>Deltoidospora</i> sp.	•	•		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
<b>Abondances (%)</b>	7,0	6,3	3,0	2,7	11,9	12,4	11,4	4,0	3,2	3,3	1,7	3,2	3,1	1,0	2,2
<b>Filicophytes-Polypodiales</b>															
<i>Leptolepidites</i> sp. cf. <i>L. psarosus</i>				•											
<i>Leptolepidites</i> sp.															•
<b>Abondances (%)</b>	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0
<b>Spores affinités incertaines</b>															
<i>Aurituliniisporites</i> sp. cf. <i>A. deltaformis</i>															•
<i>Clavatisporites</i> sp. cf. <i>C. platycapitulus</i>															•
<i>Clavatisporites</i> sp.								•	•	•		•			•
<i>Lophotriletes</i> sp.										•					
<i>Microreticulatisporites</i> sp. cf. <i>M. sacalii</i>														•	
<i>Microreticulatisporites</i> sp.													•		
<i>Patellasporites distaverrucosus</i>				•								•	•		
<i>Patellasporites</i> sp.								•				•	•		
<i>Undulatisporites sinuosis</i>								•							
<i>Undulatisporites</i> sp.									•	•					
Spore trilète indet.											•				
<b>Abondances (%)</b>	0,0	0,0	0,0	2,7	0,0	0,0	2,3	4,0	4,4	5,7	1,7	2,0	8,2	3,1	6,9
<b>Pollen Gymnospermes</b>															
<b>Pinophytes-Pinaceae/Podocarpaceae</b>															
<i>Abietinaepollenites</i> sp.														•	
<i>Cedripites cretaceus</i>								•							
<i>Cedripites</i> sp.				•											
<i>Cerebropollenites mesozoicus</i>								•	•			•	•		
<i>Parvisaccites radiatus</i>									•		•	•			
<i>Piceapollenites</i> sp.	•								•	•				•	
<i>Pinuspollenites</i> sp.	•	•	•		•	•	•						•	•	
<i>Pityosporites constrictus</i>						•									
<i>Pityosporites</i> sp. cf. <i>P. constrictus</i>							•								
<i>Phyllocladidites</i> sp.									•			•			
<i>Podocarpidites bififormis</i>											•			•	
<i>Podocarpidites epistratus</i>									•						
<i>Podocarpidites multesimus</i>			•		•			•				•	•		•
<i>Podocarpidites naumovai</i>										•					
<i>Podocarpidites potomacensis</i>													•		
<i>Podocarpidites</i> sp. cf. <i>P. nomauvai</i>									•						
<i>Podocarpidites</i> sp.										•		•			•
<i>Pristinuspollenites</i> sp.										•		•			•
Bisaccates divers								•	•	•	•	•	•	•	•
<b>Abondances (%)</b>	15,0	14,4	20,0	17,3	9,9	16,9	15,9	18,8	28,3	20,0	13,0	25,6	29,7	43,3	38,7
<b>Pinophytes-Araucariaceae</b>															
<i>Araucariacites australis</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Balmeiopsis limbata</i>										•	•	•	•		
<i>Callialasporites dampieri</i>	•											•	•		
<i>Callialasporites trilobatus</i>							•							•	
<i>Callialasporites turbatus</i>									•						
<i>Callialasporites</i> sp.										•					
<i>Uesugipollenites callosus</i>											•				
<b>Abondances (%)</b>	4,0	7,2	35,0	11,8	7,9	2,2	9,1	4,0	6,4	15,1	18,3	6,4	13,3	6,2	8,7





## Les assemblages palynologiques continentaux du Crétacé Inférieur de France (Tithonien–Cénomaniens) : paléoenvironnements, paléoclimats, stratigraphie, et taxonomie

**Mots clés :** palynologie, spores verruquées, « purbeckien », « wealdien », Crétacé Inférieur, France.

**Résumé:** Afin d'améliorer les connaissances, jusqu'alors lacunaires en France, quant à l'évolution des paléoécosystèmes végétaux durant le Crétacé Inférieur, période fondamentale de leur histoire évolutive, il est ici proposé de dresser la première synthèse bibliographique, paléoenvironnementale, paléoclimatique, stratigraphique, et taxonomique des assemblages palynologiques continentaux du Crétacé Inférieur de France. Cette étude s'appuie sur l'analyse des palynoflores provenant de 20 sites français (principalement Charentes, nord du bassin de Paris, et massifs subalpins), et de quatre sites d'Angleterre, dont l'âge des dépôts, pour la plupart continentaux, s'échelonne entre le Tithonien et le Cénomaniens.

L'observation de 120 échantillons a permis l'identification de 446 espèces correspondant principalement à des spores et à des grains de pollen, mais également à quelques kystes d'algues et de dinoflagellés. L'analyse morpho-statistique de spores verruquées rapprochées de la famille des Lygodiaceae, très abondantes au Crétacé Inférieur, a permis de caractériser plus précisément les caractères taxonomiques discriminants, dont l'application pourra, à terme, améliorer la résolution stratigraphique et paléoenvironnementale de ces espèces.

L'évolution paléoenvironnementale et paléoclimatique inférée des observations palynologiques suggère l'existence de conditions arides à semi-arides durant la fin du Tithonien et le

début du Berriasien (environnements de type sebkhas), suivies par un changement abrupt marqué par une phase humide prononcée au Berriasien supérieur et au Valanginien inférieur, puis par une diminution progressive de l'humidité du Valanginien moyen à l'Aptien (environnements de types plaines d'inondation, forêts humides). L'Albien et le Cénomaniens sont caractérisés par un retour à des conditions généralement humides, cependant moins marquées qu'à la fin du Berriasien (environnements de types mangroves). Plusieurs phases d'aridification ont été notées entre le Berriasien supérieur et l'Albien supérieur : à la fin du Valanginien inférieur, au Barrémien supérieur/Aptien inférieur (généralisée à l'Europe de l'Ouest, mais peu marquée dans le nord de la France), et à moindre échelle durant l'Albien moyen au nord du bassin de Paris.

Les palynomorphes continentaux du Crétacé Inférieur n'étant pour la plupart pas considérés comme des marqueurs stratigraphiques fiables, deux méthodes de datation complémentaires s'appuyant uniquement sur les assemblages continentaux ont été développées, afin de faciliter la datation des dépôts continentaux. Leur validité a été testée sur des assemblages de référence d'Angleterre, et elles ont ainsi permis de préciser l'âge des dépôts d'Angeac (Charente) et du pays de Bray (Normandie).

## Palynological continental assemblages from French Lower Cretaceous deposits (Tithonian-Cenomanian) : palaeoenvironments, paleoclimats, stratigraphy, and taxonomy

**Keywords :** palynology, verrucate spores, Purbeck and Wealden type facies, Lower Cretaceous, France.

**Abstract:** In order to improve our knowledge regarding the evolution of Lower Cretaceous plant paleoecosystems, being a fundamental period of their evolutionary history, here is presented the first bibliographical, paleoclimatic, palaeoenvironmental, stratigraphic, and taxonomic synthesis of continental palynological assemblages from French Lower Cretaceous deposits. This study is based on the observation of palynofloras recovered from 20 French sites (mostly Charentes, north of the Paris basin, and subalpins massifs), and four sites from England, the age of deposits, mostly continental, ranging from Tithonian to Cenomanian.

446 palynological species were identified following the observation of 120 samples, mainly corresponding to spores and pollen grains, but algae and dinocysts were also recovered. A morpho-statistical analysis of Lower Cretaceous verrucate spores was carried out in order to determine precisely the diagnostic features of the morpho-species, and improve their stratigraphic and palaeoenvironmental resolution in the long run. The palaeoenvironmental and paleoclimatic evolution inferred from palynological observations suggests the existence of arid to semi-arid climatic conditions between late Tithonian and mid-

Berriasian (sebkhas-type environments), followed by an abrupt change marked by a pronounced humid phase during late Berriasian and earliest Valanginian, and by a progressive decrease of the humidity from the mid Valanginian to early Aptian (floodplains and humid forests-types environments). Albian and Cenomanian ages are characterized by generally humid conditions, thus less so than the humid phase associated with the late Berriasian (mangrove-type environments). Several aridification phases are noted between late Berriasian and late Albian : at the end of early Valanginian, between late Barremian and early Aptian (thus not very pronounced in northern France), and to a lesser extent during the mid Albian in northern France.

Lower Cretaceous continental palynomorphs are rarely considered as strong biostratigraphic markers. Thus, two complementary dating methods have been developed herein, in order to facilitate the dating process of continental deposits. Their validity was tested using Lower Cretaceous well-dated continental assemblages from Purbeck and Wealden strata of England, and they were used to determine precisely the age of deposition of strata from Angeac (Charente) and pays de Bray (Normandy).

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE RENNES 1

COMUE UNIVERSITE BRETAGNE LOIRE

ECOLE DOCTORALE N° 600

*Ecole doctorale Ecologie, Géosciences, Agronomie et Alimentation*

Spécialité : « *Paléontologie* »

Par  
France POLETTE

**Les assemblages palynologiques continentaux du Crétacé  
Inférieur de France (Tithonien–Cénomanién):  
paléoenvironnements, paléoclimats, stratigraphie, et taxonomie**

**Tome 2**

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le 03-12-2019  
Unité de recherche : B.I.P.E (Géosciences, Rennes)

**Rapporteurs avant soutenance :**

**Carles Martín-Closas** : Professeur, Université de Barcelone

**Johan Yans** : Professeur, Université de Namur

**Composition du Jury :**

**Anaïs Boura** : Maître de conférences, Sorbonne Université

**Olivier Dauteuil** : Directeur de Recherche CNRS, Université de Rennes

**Laurent Londeix** : Maître de conférences, Université de Bordeaux

**Carles Martín-Closas** : Professeur, Université de Barcelone

**Didier Néraudeau** : Professeur, Université de Rennes

**Florence Quesnel** : Géologue, BRGM Orléans

**Cécile Robin**, Maître de conférences, Université de Rennes

**Johan Yans** : Professeur, Université de Namur

Directeur de thèse

**Didier Néraudeau** : Professeur, Université de Rennes

Co-directeur de thèse

**David J. Batten** † : Professeur émérite, Université d'Aberystwyth

Invitée

**Chantal Leroyer** : Ingénieure de recherche MCC, Université de Rennes





**Tome 2**

**Taxonomie**



## SOMMAIRE

### TOME 2

<b>I-PALEONTOLOGIE SYSTEMATIQUE</b> .....	1
Remarques préliminaires.....	3
<b><u>MIOSPORES</u></b> .....	5
<b>BRYOPHYTES (s.l.)</b> .....	5
<b>MARCHANTIOPHYTA</b> .....	5
Marchantiales-Hepaticae.....	5
<i>Aequitriradites</i> .....	5
<i>Cooksonites</i> .....	7
<i>Foraminisporis</i> .....	7
<i>Triporoletes</i> .....	8
<b>BRYOPHYTA</b> .....	10
Sphagnales-Sphagnaceae.....	10
<i>Cingutritetes</i> .....	10
<i>Stereisporites</i> .....	10
<b>LYCOPHYTES</b> .....	12
<b>LYCOPHYTA</b> .....	12
Lycopodiales-Lycopodiaceae.....	12
<i>Camarozonosporites</i> .....	12
<i>Lycopodiacidites</i> .....	16
<i>Retitritetes</i> .....	18
<i>Sestrosporites</i> .....	19
<i>Staplinisporites</i> .....	20
<i>Coronatispora</i> .....	20
<i>Taurocusporites</i> .....	21
<i>Tigrisporites</i> .....	22
Selaginellales-Selaginellaceae.....	22
<i>Ceratosporites</i> .....	22
<i>Echinatisporis</i> .....	23
<i>Neoraistrickia</i> .....	23
<i>Uvaesporites</i> .....	24
Isoetales-Pleuromeiaceae.....	24
<i>Densoisporites</i> .....	24
Lycophyta-Famille indet.....	26
<i>Foveosporites</i> .....	26
<i>Foveotritetes</i> .....	27
<i>Wilsonisporites</i> .....	27

<b>FILICOPHYTES</b> .....	29
FILICOPHYTA.....	29
Osmundales-Osmundaceae.....	29
<i>Baculatisporites</i> .....	29
<i>Biretisporites</i> .....	29
<i>Osmundacidites</i> .....	30
<i>Todisporites</i> .....	30
Gleicheniales-Gleicheniaceae.....	31
<i>Clavifera</i> .....	31
<i>Gleicheniidites</i> .....	32
<i>Ornamentifera</i> .....	34
Gleicheniales-Dipetridaceae/Matoniaceae.....	34
<i>Dictyophyllidites</i> .....	34
<i>Matonisporites</i> .....	35
<i>Toroisporis</i> .....	37
Schizaeales-Lygodiaceae.....	37
<i>Concavissimisporites</i> .....	37
<i>Ischyosporites</i> .....	43
<i>Trilobosporites</i> .....	45
Schizaeales-Anemiaceae.....	49
<i>Appendicisporites</i> .....	49
<i>Cicatricosisporites</i> .....	57
<i>Contignisporites</i> .....	65
<i>Costatoperforosporites</i> .....	66
<i>Distaltriangulisporites</i> .....	67
Schizaeales-Schizaeaceae.....	68
<i>Reticulosporis</i> .....	68
Salviniales-Marsileaceae.....	69
<i>Crybelosporites</i> .....	69
Cyatheales-Cyatheaceae/Dicksoniaceae.....	70
<i>Cibotiumspora</i> .....	70
<i>Cyathidites</i> .....	71
<i>Deltoidospora</i> .....	72
<i>Obtusisporis</i> .....	73
Polypodiales- ?Polypodiaceae/ ?Dennstaedtiaceae.....	74
<i>Laevigatosporites</i> .....	74
<i>Leptolepidites</i> .....	74
<b>SPORES AFFINITES INCERTAINES</b> .....	76
<i>Acanthotriletes</i> .....	76
<i>Auritulinasporites</i> .....	76

<i>Bullasporis</i> .....	77
<i>Clavatisporites</i> .....	77
<i>Lophotriletes</i> .....	78
<i>Granulatisporites</i> .....	79
<i>Microreticulatisporites</i> .....	79
<i>Natronaspora</i> .....	80
<i>Patellasporites</i> .....	81
<i>Pilosisorites</i> .....	82
<i>Reticulatisporites</i> .....	83
<i>Rugulatisporites</i> .....	84
<i>Scopusporis</i> .....	84
<i>Stoverisporites</i> .....	85
<i>Undulatisporites</i> .....	85
<b><u>GRAINS DE POLLEN</u></b> .....	87
<b>GYMNOSPERMES</b> .....	87
CYCADOPHYTA/GINKGOPHYTA.....	87
<i>Cycadopites</i> .....	87
PINOPHYTA.....	87
Pinales-Pinaceae/Podocarpaceae.....	87
<i>Abietineaepollenites</i> .....	87
<i>Cedripites</i> .....	88
<i>Cerebropollenites</i> .....	88
<i>Dacrycarpites</i> .....	89
<i>Laricoidites</i> .....	89
<i>Parvisaccites</i> .....	90
<i>Phyllocladidites</i> .....	90
<i>Piceaepollenites</i> .....	91
<i>Pinuspollenites</i> .....	91
<i>Pityosporites</i> .....	92
<i>Podocarpidites</i> .....	92
<i>Pristinuspollenites</i> .....	95
<i>Rugubivesiculites</i> .....	96
Pinales-Araucariaceae.....	97
<i>Araucariacites</i> .....	97
<i>Balmeiopsis</i> .....	98
<i>Callialasporites</i> .....	98
<i>Uesuguipollenites</i> .....	99

Pinales-Cheirolepidiaceae.....	99
<i>Circulina</i> .....	99
<i>Classopollis</i> .....	100
Pinales-Cupressaceae (incl. Taxodiaceae).....	101
<i>Exesipollenites</i> .....	101
<i>Inaperturopollenites</i> .....	101
<i>Perinopollenites</i> .....	102
<i>Taxodiaceapollenites</i> .....	103
GNETOPHYTA.....	104
Ephedrales-Ephedraceae.....	104
<i>Equisetosporites</i> .....	104
Gnetales- Erdtmanitheceae.....	105
<i>Eucommiidites</i> .....	105
GYMNOSPERMES AFFINITES INCERTAINES.....	106
<i>Afropollis</i> .....	106
<i>Alisporites</i> .....	106
<i>Monosulcites</i> (part.).....	107
<b>PTERIDOSPERMATOPHYTA</b> .....	108
Caytoniales-Caytoniaceae.....	108
<i>Vitreisporites</i> .....	108
<b>ANGIOSPERMES (=MAGNOLIOPHYTA)</b> .....	109
MONOCOTYLEDONES.....	109
<i>Liliacidites</i> .....	109
?MAGNOLIIDAE ou ?MONOCOTYLEDONES.....	110
<i>Monosulcites</i> (part.).....	110
<i>Stellatopollis</i> .....	110
DICOTYLEDONES- ?MAGNOLIIDAE.....	111
Chloranthales-Chloranthaceae.....	111
<i>Clavatipollenites</i> .....	111
?Chloranthales/ ?Cerathophyllales- ?Chloranthaceae/ ?Cerathophyllaceae.....	112
<i>Pennipollis</i> .....	112
<i>Transitoripollis</i> .....	113
EUDYCOTYLEDONES.....	114
<i>Cupuferoidaepollenites</i> .....	114
<i>Foveotricolpites</i> .....	114
<i>Nyssapollenites</i> .....	115
<i>Phimopollenites</i> .....	116
<i>Retitrescolpites</i> .....	116



<i>Retitricolporites</i> .....	117
<i>Rousea</i> .....	117
<i>Striatopollis</i> .....	118
<i>Tricolpites</i> .....	119
ANGIOSPERMES AFFINITES INCERTAINES.....	122
<i>Dichastopollenites</i> .....	122

<b>II- REFLEXIONS TAXONOMIQUES ET BIOLOGIQUES APPLIQUEES AUX SPORES VERRUQUEES DU CRETACE INFERIEUR : APPROCHE STATISTIQUE</b> .....	125
1. Introduction.....	127
2. Matériel et méthodes.....	128
2.1. Matériel étudié.....	128
2.2. Méthode statistique.....	129
3. Validité des genres fossiles associés aux spores verruquées du Mésozoïque.....	130
4. Validité des espèces de <i>Concavissimisporites</i> et de <i>Trilobosporites</i> .....	133
5. Réalité biologique des espèces verruquées du Crétacé : comparaisons avec les spores actuelles de Lygodiaceae.....	135
6. Conclusion.....	138
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b> .....	141

**PLANCHES 1–17**

**SCHEMAS ET GLOSSAIRE**



# **CHAPITRE I**

## **PALEONTOLOGIE**

### **SYSTEMATIQUE**



## Remarques préliminaires

L'analyse palynologique des 120 échantillons du Tithonien–Cénomaniens provenant des 20 sites français et des quatre sites du sud-est de l'Angleterre, présentés dans le Tome 1 de cette étude, a permis d'identifier 446 espèces de palynomorphes (incl. spp., aff., et cf. ; excl. mégaspores ; Tome 1, Annexe 4A). Ces dernières incluent 409 espèces de palynomorphes continentaux (295 espèces de miospores ; 65 espèces de grains de pollen de gymnospermes et de ptéridospermes ; 49 espèces de grains de pollen d'angiospermes), 10 espèces de kystes d'algues, et 27 espèces de dinokystes.

Ce chapitre taxonomique traite uniquement des palynomorphes continentaux. Certains kystes d'algues et de dinoflagellés sont ici illustrés (Pl. 17), mais leurs caractéristiques taxonomiques ne sont pas précisées. Chaque espèce identifiée est associée à une courte section comprenant une synonymie partielle (auteurs originaux de l'espèce, auteurs des nouvelles combinaisons), son occurrence parmi les 24 sites étudiés, sa distribution temporelle, et des comparaisons. La distribution temporelle est basée sur l'occurrence de l'espèce dans la littérature, et les références bibliographiques associées correspondent à des publications fournissant une distribution temporelle complète et/ou aux publications ayant fourni les limites inférieures et supérieures de cette distribution. Les comparaisons sont succinctes, et ont pour but de rappeler les caractéristiques morphologiques diagnostiques d'une espèce sans en faire la re-description, et de pouvoir aisément séparer les formes d'un même genre entre elles. Les espèces ne sont, en effet, pas re-décrites, leurs diagnoses étant disponibles dans les publications fournies en synonymie. Les genres ne sont pas re-décrits non plus, leurs diagnoses étant aisément accessibles grâce à l'index palynologique générique créé par Jansonius et Hills (1976). Les caractéristiques diagnostiques de certains genres morphologiquement similaires sont cependant parfois rappelées.

Les références bibliographiques comprennent toutes les publications relatives aux espèces, mais les publications traitant uniquement des auteurs des genres et des espèces types n'ont pas été répertoriées (sauf si l'espèce type a été identifiée au sein des assemblages étudiés). Leurs références sont disponibles sur les cartes génériques de Jansonius et Hills (1976).

Certains termes descriptifs spécifiques à la palynologie sont utilisés dans ce chapitre. Ces termes ont parfois uniquement été utilisés dans des publications anglophones, et n'ont pas d'équivalents en français. À l'exception des termes latins, invariables dans les deux langues, ceux-ci sont donc traduits, mais les termes originaux anglais sont précisés entre parenthèses.

Ces termes sont pour la plupart redéfinis ici et pourront être trouvés sur l'annexe détachée fournie avec le manuscrit. Toutes les définitions relatives aux descriptions palynologiques (grains de pollen/spores) ont également fait l'objet d'une publication synthétique (Punt et al., 2007), très complète, et abondamment illustrée, à laquelle le lecteur est invité à se référer si nécessaire.

Cette étude présentant une forte composante paléoenvironnementale, les espèces de grains de pollen et de spores sont ici catégorisées en fonction de leurs affinités botaniques probables, suivant les modèles de Couper (1958), de Singh (1964, 1971, 1983), de Filatoff (1975), ou encore de Ravn (1995). La justification de l'appartenance d'une espèce ou d'un genre à un groupe botanique, ainsi que les préférences écologiques des plantes productrices associées, sont disponibles en Annexe 3 du Tome 1. Ce chapitre se veut équivalent à un court guide taxonomique, dont l'objectif est :

- (1) de faciliter l'identification d'une partie des palynomorphes continentaux observables au sein des dépôts du Crétacé Inférieur ;
- (2) de standardiser l'utilisation de certaines espèces et de certains genres, afin d'uniformiser la taxonomie relative aux spores et aux grains de pollen du Crétacé Inférieur, inutilement confuse et trop abondante.

Ce dernier aspect est particulièrement discuté dans le Chapitre II de ce tome, prenant pour exemple la taxonomie des spores verruquées du Crétacé Inférieur.



## MIOSPORES

### **BRYOPHYTES s.l.**

**Division** : MARCHANTIOPHYTA

**Classe** : Marchantiopsida

**Ordre** : Marchantiales

**Famille** : Hepaticae

Genre *AEQUITRIRADITES* Delcourt et Sprumont, 1955 emend. Cookson et Dettmann, 1961

Espèce type : *Aequitriradites dubius* Delcourt et Sprumont, 1955 emend. Delcourt et al., 1963

*Aequitriradites longispinosus* Archangelsky et Archangelsky, 2005 (Pl. 1, fig. A)

2005 *Aequitriradites longispinosus* n. sp. Archangelsky et Archangelsky pp. 125–126, 128, pl. 2, figs. G–L, pl. 5, figs. D, E.

Occurrence : Echantillon berriasien du sud-est de l'Angleterre, MCP273 ; Chassiron (BRGM 13277)

Distribution temporelle : Jurassique terminal–Crétacé Inférieur. Archangelsky et Archangelsky (2005) notent la présence de formes équivalentes au sein des dépôts tithono-berriasiens et aptiens d'Amérique du Sud.

Comparaisons : *A. longispinosus* diffère des autres espèces d'*Aequitriradites* par son ornementation, composée par l'épaississement de l'exine formant des méandres allant de l'équateur jusqu'aux extrémités de la zona, et par la présence d'un épaississement triradié sur la face proximale, dont les branches bifurquent vers le pôle, formant un triangle équilatéral. Elle présente des formes de taille similaire à *A. spinulosus* et à *A. verrucosus*.

*Aequitriradites spinulosus* (Cookson et Dettmann, 1958) Cookson et Dettmann, 1961

(Pl. 1, figs. B, E-cf.)

1958 *Cirratriradites spinulosus* n. sp. Cookson et Dettmann, pp. 113–114, pl. 18, figs. 9–13, pl. 29, figs. 1, 2, 5–7.

1961 *Aequitriradites spinulosus* (Cookson et Dettmann) n. comb. Cookson et Dettmann, p. 427, pl. 52, figs. 7–12.

Occurrence : Echantillons valanginiens et barrémiens du sud-est de l'Angleterre MCP527 (cf.), MCP706 ; Cuy-Saint-Fiacre ; Orsimont ; Bully.

Distribution temporelle : principalement Crétacé Inférieur (Cookson et Dettmann, 1958), mais peut également être retrouvée au sein de dépôts cénomaniens (Bolchovitina, 1959). Très bon marqueur de la limite Jurassique/Crétacé, cette forme n'apparaissant qu'au Berriasien (voir discussion sur cette espèce, Tome 1, Chapitre IV).

Comparaisons : *A. spinulosus* diffère de *A. verrucosus* par la présence de spinules ou baculae nombreuses rapprochées, présentant une base assez épaisse, l'ornementation de *A. verrucosus* étant plus fine, verruquée à granulée. *A. variabilis* présente des éléments ornementaux plus gros et plus espacés (Pocock, 1962).

Remarque : les spécimens W38.2 (Pl. 1, fig. E) et V35.3, respectivement observés au sein des échantillons MCP527 (Valanginien du sud de l'Angleterre) et MPR0025 (Cuy-Saint-Fiacre), et identifiés comme *Aequitriradites* sp. cf. *A. spinulosus* pourraient appartenir à être une forme transitionnelle entre *A. spinulosus* et *A. variabilis*.

***Aequitriradites variabilis*** Pocock, 1962 (Pl. 1, fig. C)

1962 *Aequitriradites variabilis* n. sp. Pocock, pp. 51–52, pl. 6, figs. 98–100

Occurrence : Echantillon barrémien du sud-est de l'Angleterre (MCP706).

Distribution temporelle : Jurassique Supérieur–Crétacé Inférieur (Pocock, 1962 ; Timmcke, 1981).

Comparaisons : voir *A. spinulosus*.

***Aequitriradites verrucosus*** (Cookson et Dettmann, 1958) Cookson et Dettmann, 1961 (Pl. 1, fig. D)

1958 *Cirratiradites verrucosus* n. sp. Cookson et Dettmann, pp. 112–113, pl. 18, figs. 2–6.

1961 *Aequitriradites verrucosus* (Cookson et Dettmann) n. comb. Cookson et Dettmann, p. 427, pl. 52, figs. 1–6.

Occurrence : Angeac ; MCP273 ; MCP368 ; Cuy-Saint-Fiacre ; Orsimont ; Hucheloup.

Distribution temporelle : Jurassique–Crétacé, principalement Crétacé Inférieur (Fleury et al., 2017, fig. 13).

Comparaisons : voir *A. spinulosus*.

***Aequitriradites* sp.** (Pl. 1, fig. F)

Occurrence : Chassiron ; Orsimont ; Bully.

Remarque : Certaines formes ont été appelées *Aequitriradites* sp., car trop dégradées pour les identifier au rang spécifique.

Genre **COOKSONITES** Pocock, 1962

Espèce type : *Cooksonites variabilis* Pocock, 1962

Comparaison : *Cooksonites* diffère d'*Aequitriradites* par la présence d'un épais cingulum, *Aequitriradites* présentant une zona membraneuse (Dettmann, 1963).

***Cooskonites variabilis*** Pocock, 1962 (Pl. 1, fig. I)

1962 *Cooskonites variabilis* n. sp. Pocock, pp. 54–55, pl. 7, figs. 112–117.

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre ; MCP368 ; Bully.

Distribution temporelle : Crétacé Inférieur (Pocock, 1962 ; Playford, 1971).

**Aff. *Cooksonites* sp.** (Pl. 1, fig. J)

Occurrence : Chassiron.

Remarque : le spécimen H44.1, identifié comme aff. *Cooksonites* sp. présente un cingulum très épais, et une ornementation finement verruquée. Il diffère de *Cooksonites* par l'aspect plus lâche de son cingulum, et la présence d'une commissure trilète atteignant les extrémités du cingulum. Il n'appartient cependant pas à *Aequitriradites*, qui présente une zona plus membraneuse.

Genre **FORAMINISPORIS** Krutzsch, 1959

Espèce type : *Foraminisporis foraminis* Krutzsch, 1959

***Foraminisporis asymmetricus*** (Cookson et Dettmann, 1958) Dettmann, 1963

(Pl. 1, fig. K)

1958 *Apiculatisporis asymmetricus* n. sp. Cookson et Dettmann, p. 100, pl. 14, figs. 11, 12.

1963 *Foraminisporis asymmetricus* (Cookson et Dettmann) n. comb. Dettmann, pp. 72–73, pl. 16, figs. 15–19.

Occurrence : Longueville ; MCP706.

Distribution temporelle : Barrémien inférieur–Albien (Pocock, 1962 ; Dettmann, 1963 ; Burden et Hills, 1989).

Comparaisons : *F. asymmetricus* diffère de *F. wonthaggiensis* par son ornementation verruquée, plus dense, *F. wonthaggiensis* présentant une ornementation spinulosée plus épaisse.

***Foraminisporis wonthaggiensis*** (Cookson et Dettmann, 1958) Dettmann, 1963

(Pl. 1, fig. L)

1958 *Apiculatisporis wonthaggiensis* n. sp. Cookson et Dettmann, p. 100, pl. 14, figs. 7–10.1963 *Foraminisporis wonthaggiensis* (Cookson et Dettmann) n. comb. Dettmann, pp. 71–72, pl. 14, figs. 19–23.Occurrence : Chassiron ; Angeac (cf.) ; Brémontier (cf.) ; Longueville (cf.) ; Bully (cf.) ; Archingeay (cf.) ; Hucheloup.Distribution temporelle : distribution très étendue, allant du Jurassique Supérieur (Williams, 1975) à la fin du Crétacé Supérieur (Johnson et al., 1980) ; principalement rencontrée au Crétacé Inférieur (Dettmann, 1963).Comparaisons : voir *F. asymmetricus*.Remarque : certaines formes présentant une ornementation éparse plus bulliforme ont été appelées cf. *Foraminisporis wonthaggiensis*.Genre ***TRIPOROLETES*** Mtchedlishvili in Mtchedlishvili et Samoïlovitch, 1960 emend. Playford, 1971Espèce type : *Triporoletes singularis* Mtchedlishvili, 1960***Triporoletes cenomanianus*** (Agasie, 1969) Srivastava, 1975 (Pl. 1, fig. N)1969 *Retitriletes cenomanianus* n. sp. Agasie, p. 24, pl. 3, figs. 9, 10.1975 *Triporoletes cenomanianus* (Agasie) n. comb. Srivastava, p. 68.Occurrence : Saint-Nadeau, Jaunay-Clan.Distribution temporelle : Cénomaniens–Maastrichtien (Singh, 1983).Comparaisons : *T. cenomanianus* diffère de *T. reticulatus* par sa zona beaucoup moins développée, et ses crêtes formant un réticulum plus espacé ; de *T. incertus* par son réticulum plus espacé ; et de *T. simplex* par la présence de crêtes plus nombreuses.***Triporoletes incertus*** McIntyre et Brideaux, 1980 (Pl. 1, fig. O)1980 *Triporoletes incertus* n. sp. McIntyre et Brideaux, p. 11.Occurrence : Chassiron.Distribution temporelle : originellement Berriasien supérieur–Barrémien (Burden et Hills, 1989), mais sa présence à Chassiron étend la distribution de cette espèce au Tithonien.

Comparaisons : *T. incertus* est caractérisée par la présence de crêtes nombreuses formant un réticulum positif incomplet, aux mailles relativement serrées, et une zona peu développée. Ces deux caractéristiques la distinguent des autres espèces appartenant à ce genre.

***Triporoletes reticulatus*** (Pocock, 1962) Playford, 1971 (Pl. 1, fig. P)

1962 *Rouseisporites reticulatus* n. sp. Pocock, p. 53, pl. 7, figs. 101–105.

1971 *Triporoletes reticulatus* (Pocock) n. comb. Playford, p. 552, pl. 106, fig. 5.

Occurrence : Brémontier, Cuy-Saint-Fiacre, Orsimont, Longueville, MCP706.

Distribution temporelle : Crétacé Inférieur (Pocock, 1962). A été ponctuellement enregistrée dans des dépôts du Crétacé Supérieur (Askin, 1990 ; Askin et al., 1991), mais n'a jamais été rencontrée au sein de dépôts jurassiques.

Comparaisons : *T. reticulatus* diffère des autres espèces de *Triporoletes* par sa zona très développée, couplée à un réticulum marqué, aux mailles relativement espacées, formant des lumina polygonales de tailles variables.

Remarque : un spécimen observé au sein de l'assemblage de Cuy-Saint-Fiacre a été identifié comme *Triporoletes* sp. cf. *T. reticulatus*, car il présente un réticulum incomplet et légèrement moins marqué (non illustré).

***Triporoletes simplex*** (Cookson et Dettmann, 1958) Playford, 1971 (Pl. 1, fig. Q)

1958 *Cingulatisporites simplex* n. sp. Cookson et Dettmann, p. 110, pl. 17, figs. 7, 8.

1971 *Triporoletes simplex* (Cookson et Dettmann) n. comb. Playford, p. 552, pl. 106, fig. 2.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Berriasien–Cénomaniens (Cookson et Dettmann, 1958 ; Playford, 1971 ; Burger, 1989 ; cette étude). A principalement été rencontrée au sein de dépôts du Crétacé Inférieur (Aptien–Albien), très rarement dans des dépôts cénomaniens (Martin, 1998), et n'a jamais été rencontrée au sein de dépôts jurassiques.

Comparaisons : *T. simplex* diffère des autres espèces de *Triporoletes* par sa zona peu développée (1–1,5µm) et son réticulum quasi inexistant.

***Triporoletes* sp.** (Pl. 1, fig. S)

Occurrence : Brémontier.

Remarque : Le spécimen X41.4, identifié comme *Triporoletes* sp. présente un cingulum assez fin (1–2µm) plus qu'une zona, une commissure trilète très marquée, et un réseau de crêtes

finer s'anastomosant pour former un réticulum assez similaire à celui de *T. incertus*. Il diffère cependant de cette espèce par son réticulum complet.

**Division :** BRYOPHYTA

**Classe :** Sphagnopsida

**Ordre :** Sphagnales

**Famille :** Sphagnaceae

Genre *CINGUTRILETES* Pierce, 1961

Espèce type : *Cingutriletes congruens* Pierce, 1961

*Cingutriletes congruens* Pierce, 1961 (Pl. 1, fig. G)

1961 *Cingutriletes congruens* n. sp. Pierce, p. 25, pl. 1, fig. 1.

Occurrence : Longueville.

Distribution temporelle : Berriasien–Campanien (Bebout, 1981).

Comparaisons : *Cingutriletes congruens* diffère de *C. clavus* par l'absence d'ornementations sur la face distale, par son cingulum très développé, et par sa commissure trilète sans bordures.

*Cingutriletes* sp. cf. *C. clavus* (Balme, 1957) Dettmann, 1963 (Pl. 1, fig. H)

1957 *Sphagnites clavus* n. sp. Balme, p. 16, pl. 1, figs. 4–6.

1963 *Cingutriletes clavus* (Balme) n. comb. Dettmann, pp. 69–70, pl. 14, figs. 5–8.

Occurrence : Chassiron ; MCP527 ; Archingeay.

Distribution temporelle de *C. clavus* : Jurassique à Cénozoïque (Dettmann, 1963).

Remarques : les spécimens regroupés sous cette appellation n'ont pas été identifiés comme *Cingutriletes clavus* car, bien que présentant une commissure trilète bordée, et un cingulum raisonnablement développé, aucun individu n'affiche l'ornementation distale (verrues ou granules) typique de l'espèce (Dettmann, 1963).

Genre *STEREISPORITES* Pflug in Thomson et Pflug, 1953

Espèce type : *Stereisporites stereoides* (Potonié et Venitz, 1934) Pflug, 1953



***Stereisporites antiquasporites*** (Wilson et Webster, 1946) Dettmann, 1963 (Pl. 1, fig. M)

1946 *Sphagnum antiquasporites* n. sp. Wilson et Webster, p. 273, fig. 2.

1963 *Stereisporites antiquasporites* (Wilson et Webster) n. comb. Dettmann, p. 25, pl. 1, figs. 20, 21.

Occurrence : MCP273 ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 ; Longueville ; Bully ; Archingeay ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Trias–Cénozoïque (Dettmann, 1963 ; de Jersey et Hamilton, 1967 ; Fredericksen, 1969).

Comparaisons : *Stereisporites antiquasporites* est très similaire à certaines formes de *Cingutriletes*, mais en diffère par son cingulum bien moins épais, l'absence d'ornementation, et la présence d'un épaissement polaire distal. Cette dernière caractéristique la distingue des autres espèces de *Stereisporites* (Dettmann, 1963).

Remarques : certains spécimens ont été identifiés comme *Stereisporites* sp. cf. *S. antiquasporites* car l'épaississement distal n'est pas aussi apparent et/ou la commissure trilète est plus développée que chez l'espèce, qui présente une commissure souvent très discrète, n'atteignant pas l'équateur de la spore (non illustré).

**LYCOPHYTES****Division** : LYCOPHYTA**Classe** : Lycopodiopsida**Ordre** : Lycopodiales**Famille** : LycopodiaceaeGenre **CAMAROZONOSPORITES** Pant ex Potonié, 1956Espèce type : *Camarozonosporites cretaceus* (Weyland et Krieger, 1953) Potonié, 1956***Camarozonosporites ambigens*** (Fradkina, 1964) Playford, 1971 (Pl. 1, fig. T)1964 *Camptotriletes ambigens* n. sp. Fradkina in Fradkina et Kiseleva, p. 70, pl. 1, figs. 3–5.1971 *Camarozonosporites ambigens* (Fradkina) n. comb. Playford, 546–547, pl. 104, figs. 22, 23.Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.Distribution temporelle : Albien inférieur–Maastrichtien (Playford, 1971 ; Dettmann et Thomson, 1987). Dörhöfer (1979) note la présence de l'espèce dès le Berriasien inférieur, mais ne l'illustre pas.Comparaisons : *C. ambigens* diffère des autres espèces de *Camarozonosporites* par son ornementation (rugula) assez fine et dense.***Camarozonosporites anulatus*** (Pierce, 1961) Ravn, 1995 (Pl. 1, fig. U)1961 *Retitriletes anulatus* n.sp. Pierce, p. 29, pl. 1, fig. 17.1995 *Camarozonosporites* sp. cf. *C. anulatus* (Pierce) n. comb. Ravn, p. 62, pl. 3, figs. 29, 30.Occurrence : Jaunay-Clan.Distribution temporelle : Albien supérieur–Cénomaniens (Pierce, 1961 ; Fauconnier, 1979 ; Ravn, 1995). La distribution de cette espèce peut potentiellement s'étendre jusqu'à la fin du Crétacé Supérieur, puisqu'elle a été très rarement rencontrée au sein de dépôts maastrichtiens (Bergad, 1974).Comparaisons : *Camarozonosporites anulatus* est caractérisée par sa rugulation grossière, espacée, et par une exine présentant un épaissement interrégional très marqué (cingulum). Elle est assez similaire à *C. triradius*, mais ne présente pas de bourrelet bordant la commissure trilète, caractéristique de la forme *triradius*, et est en général plus petite (diamètre maximum : 52µm ; diamètre maximum de *C. triradius* : 62µm d'après Pierce, 1961).

***Camarozonosporites cerniidites*** (Ross, 1949) Krutzsch, 1959a

(Pl. 1, fig. V ; Pl. 2 fig. H-cf.)

1949 *Lycopodium cerniidites* n. sp. Ross, pp. 30–31, pl. 1, figs. 1, 2.1959a *Camarozonosporites cerniidites* (Ross) n. comb. Krutzsch, p. 187.1963 *Lycopodiadites cerniidites* (Ross) n. comb. Brenner, pp. 43–44, pl. 5, fig. 2.Occurrence : Chassiron ; Archingeay ; La Buzinie.Distribution temporelle : Jurassique Supérieur–Crétacé Supérieur (Ross, 1949 ; Delcourt et Sprumont, 1955 ; Couper, 1958 ; Brenner, 1963).Comparaisons : *Camarozonosporites cerniidites* est très similaire à *C. ambigens* et à *C. hammenii*. Elle diffère de ces deux espèces par son exine, plus fine, ne présentant pas d'épaississements interradiaux aussi marqués. De plus, elle diffère de *C. ambigens* par sa rugulation plus fine. Il est cependant possible que cette espèce corresponde à une forme transitionnelle entre *C. ambigens* et *C. hammenii*.Remarque : Le spécimen J56.3 (Archingeay) a été identifié comme *Camarozonosporites* sp. cf. *C. cerniidites*, car sa commissure trilète est bordée par d'épais bourrelets, non caractéristiques de l'espèce (Pl. 2, fig. H).***Camarozonosporites hammenii*** Van Amerom, 1965 (Pl. 1, fig. W)1965 *Camarozonosporites hammenii* n. sp. Van Amerom, pp. 116, 118, pl. 4, fig. 2 ; pl. 8, figs. 1, 2.Occurrence : Jaunay-Clan.Distribution temporelle : Albien–Turonien (Van Amerom, 1965 ; Juhász, 1983).Comparaisons : *Camarozonosporites hammenii* diffère des autres espèces de *Camarozonosporites* par l'épaississement interr radial comparativement marqué de l'exine, couplé à une rugulation assez fine***Camarozonosporites insignis*** Norris, 1967 (Pl. 1, fig. X)1967 *Camarozonosporites insignis* n. sp. Norris, pp. 96–97, pl. 13, fig. 12 (part.).Occurrence : Archingeay ; Jaunay-Clan.Distribution temporelle : Principalement Albien–Cénomaniens, mais a été ponctuellement observé au sein de dépôts barrémiens (Ainsworth et al., 1985) et santoniens–maastrichtiens (Gradstein et al., 1976 ; Barss et al., 1979).Remarques : *Camarozonosporites insignis* est considérée comme synonyme de *C. ambigens* par Palyford (1971). En effet, l'holotype présenté par Norris (1967, pl. 13, figs. 14–16) est identique à la forme *ambigens*. Cependant, le paratype illustré en figure 12 affiche une

rugulation bien plus grossière que celle de *C. ambigens*, et cette différence est retenue ici pour séparer ces deux espèces.

Comparaisons : En se basant sur le paratype illustré par Norris, *Camarozonosporites insignis* diffère des autres espèces de *Camarozonosporites* par sa rugulation dense et grossière, couplée à une exine présentant un épaissement interrégional marqué.

***Camarozonosporites rudis*** (Leschik, 1955) Klaus, 1960 (Pl. 2, fig. A)

1955 *Verrucosisporites rudis* n. sp. Leschik, pl. 1, fig. 15.

1960 *Camarozonosporites rudis* (Leschik) n. comb. Klaus, pp. 136–137, pl. 29, figs. 12, 14.

Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Trias Supérieur–Crétacé Supérieur (Klaus, 1960 ; Lenk, 1966).

Comparaisons : *Camarozonosporites rudis* diffère des autres espèces du genre par la présence de bourrelets épais bordant la commissure trilète, généralement courte (n'atteint pas l'équateur de la spore). L'épaisseur de l'exine et la rugulation sont très similaires à celles caractérisant *C. insignis* (basée sur le paratype de Norris, 1967).

***Camarozonosporites triradius*** (Pierce, 1961) Azéma et Ters, 1971 (Pl. 2, figs. B–D, I-cf.)

1961 *Retitriletes triradius* n. sp. Pierce, p. 30, pl. 1, fig. 18.

1971 *Camarozonosporites triradius* (Pierce) n. comb. Azéma et Ters, p. 274, pl. 2, fig. F [sic] (référence au basionyme incomplète).

Occurrence : Archingeay ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Cénomaniens (Pierce, 1961 ; Azéma et Ters, 1971). L'espèce a uniquement été enregistrée par ces auteurs, et sa présence à Archingeay A1 ne constitue pas un argument stratigraphique fiable.

Remarques : D'après Pierce (1961, p. 30), cette espèce est caractérisée par la présence d'un bourrelet bordant une longue commissure trilète. Sa face proximale est lisse, mais sa face distale est abondamment rugulée. Azéma et Ters (1971, p. 274) ne tiennent pas compte de ce dernier caractère, et précisent que leur spore est lisse à microgranulée. Les spécimens identifiés ici comme *C. triradius* présentent tous une longue commissure trilète bordée, et une forte rugulation sur la face distale. Leur taille est assez variable (41–70µm), mais de nombreux spécimens présentent des tailles supérieures à 60µm.

Un spécimen présent à Jaunay-Clan a été identifié comme *Camarozonosporites* sp. cf. *C. triradius*, du fait de son contour circulaire, de sa petite taille (35µm), et de son cingulum

moins épais (Pl. 2, fig. I). Son ornementation et la forme de sa commissure correspondent cependant à celles de l'espèce.

Comparaisons : *Camarozonosporites triradius* diffère des autres espèces de *Camarozonosporites* par sa rugulation grossière et lâche sur la face distale, ainsi que par la présence de bourrelets épais bordant la commissure trilète sur la face proximale, cette dernière atteignant l'équateur de la spore, contrairement à *C. rudis*. Cette espèce est également caractérisée par un cingulum plus épais et plus membraneux que celui des autres formes.

***Camarozonosporites wrennii*** Ravn, 1995 (Pl. 2, fig. E)

1995 *Camarozonosporites wrennii* n. sp. Ravn, pp. 61–62, pl. 3, figs. 4–12.

Occurrence : Bully ; Archingeay ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Albien–Cénomancien (Ravn, 1995 ; cette étude).

Comparaisons : *Camarozonosporites wrennii* présente une ornementation et une exine dont les caractéristiques sont très similaires à celles de *C. ambigens*. Elle diffère cependant de toutes les formes de *Camarozonosporites* par la présence d'un épais bourrelet bordant la commissure trilète, formant une zone de contact triangulaire sombre sur la face proximale de la spore. Les formes correspondant à cette espèce sont souvent de petite taille (39–44µm d'après Ravn, 1995).

Remarque : Un spécimen observé au sein de l'assemblage Jaunay-Clan a été identifié comme *Camarozonosporites* sp. cf. *C. wrennii* suite à l'aspect de sa rugulation, plus éparse que celle des formes illustrées par Ravn (1995). Il présente cependant la zone de contact triangulaire caractéristique de cette forme (non illustré).

***Camarozonosporites* sp. A** (Pl. 2, fig. F)

Occurrence : Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Description : Miospores trilètes de petite taille, présentant un contour subcirculaire à subtriangulaire. Commissure trilète simple (sans bourrelet), s'étendant sur environ 2/3 de la face proximale. Les faces proximale et distale présentent un pattern de rugulation méandrique, s'arrangeant radialement, dont les crêtes, assez fines, sont séparées par des lumina développées (2–3µm). Cingulum plus ou moins visible selon les spécimens, d'épaisseur variable (1–5µm), particulièrement développé sur les côtés interradiaux.

Taille : 20–37µm (11 spécimens).

Comparaisons : *Camarozonosporites* sp. A diffère des autres espèces du genre par l'espacement marqué des crêtes formant le pattern de rugulation.

***Camarozonosporites* sp. B** (Pl. 2, fig. G)

Occurrence : Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Description : Miospores trilètes, présentant un contour subcirculaire. Commissure trilète simple (sans bourrelet), s'étendant sur environ 2/3 de la face proximale. Les faces proximale et distale présentent un pattern de rugulation méandrique, s'arrangeant radialement, dont les crêtes, épaisses, sont séparées par des lumina développées (1–3µm). La face distale apparaît plus ornementée que la face proximale. Cingulum plus ou moins visible selon les spécimens, d'épaisseur variable (1–4µm), particulièrement développé sur les côtés interradiaux.

Taille : 34–40µm (6 spécimens).

Comparaisons : *Camarozonosporites* sp. B est très similaire à *C.* sp. A, mais diffère par l'épaisseur des crêtes, relativement plus importante par rapport à la taille des spécimens.

Genre **LYCOPODIACIDITES** Couper, 1953

Espèce type : *Lycopodiacidites bullerensis* Couper, 1953

***Lycopodiacidites ambifoveolatus*** Brenner, 1963 (Pl. 3, fig. A)

1963 *Lycopodiacidites ambifoveolatus* n. sp. Brenner, p. 63, pl. 17, figs. 1, 2.

Occurrence : Longueville.

Distribution temporelle : Tithonien–Cénomanién (Habib, 1970 ; Burger, 1973).

Comparaisons : *Lycopodiacidites ambifoveolatus* peut être distinguée des autres espèces du genre par la présence de nombreuses verrues plates, qui fusionnent sur la face distale de la spore pour former une rugula épaisse et sinueuse.

***Lycopodiacidites triangularis*** Brenner, 1963 (Pl. 3, fig. B)

1963 *Lycopodiacidites triangularis* [*triangularus*] n. sp. Brenner, p. 65, pl. 17, fig. 6.

(NB : Brenner nomme son espèce *triangularus*, mais l'illustre en tant que *triangularis*. Les subséquents auteurs ont préféré l'appellation *triangularis*).

Occurrence : Archingeay.

Distribution temporelle : Valanginién–Maastrichtien (Srivastava, 1972 ; Voronova, 1984).



Comparaisons : *Lycopodiacidites triangularis* diffère des autres espèces du genre par la présence d'un pattern de rugulation très fin sur une partie de la face distale, fusionnant pour former un épaississement circulaire autour du pôle (Brenner, 1963).

***Lycopodiacidites wardii*** Ravn, 1995 (Pl. 3, fig. C)

1995 *Lycopodiacidites wardii* n. sp. Ravn, p. 63, pl. 1, figs. 20–25.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Albien supérieur–Cénomaniens (Ravn, 1995 ; cette étude).

Comparaisons : *Lycopodiacidites wardii* peut être distinguée des autres espèces du genre par son pattern de rugulation très fin sur l'ensemble de la face distale, et par la présence de bourrelets peu développés bordant la commissure trilète.

***Lycopodiacidites* sp. cf. *L. irregularis*** Brenner, 1963 (Pl. 3, fig. D)

1963 *Lycopodiacidites irregularis* n. sp. Brenner, p. 64, pl. 17, figs. 4, 5.

Occurrence : Longueville.

Distribution temporelle de *L. irregularis* : Jurassique Moyen–Albien (Brenner, 1963 ; Pocock, 1970).

Comparaisons : *Lycopodiacidites irregularis* diffère des autres espèces du genre par la présence de verrues (gemmae) distales disposées de manière plus ou moins régulière. Le spécimen observé ici est seulement conféré à cette espèce du fait de la fusion de certaines des verrues, formant presque une patella incomplète.

**Aff. *Lycopodiacidites tortus*** Brenner, 1963 *sensu* Peyrot et al., 2019 (Pl. 3, fig. E)

1963 *Lycopodiacidites tortus* n. sp. Brenner, pp. 64–65, pl. 18, fig. 1.

2019 *Lycopodiacidites tortus* Peyrot et al., Fig. 8Q, 8R.

Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Remarques : les spécimens observés ici sont identiques aux spécimens illustrés par Peyrot et al. (2019), et identifiés comme *Lycopodiacidites tortus*. Cependant, nous aurions sans doute dû seulement référer ces formes à l'espèce de Brenner, car celles-ci diffèrent par l'aspect des projections, beaucoup plus fines chez *Lycopodiacidites tortus* que sur les spécimens observés ici. Ces derniers n'appartiennent sans doute même pas au genre *Lycopodiacidites*, et ne ressemblent à aucune spore observée dans la littérature.

Genre **RETITRILETES** Pierce, 1961

Espèce type : *Retitriletes globosus* Pierce, 1961

***Retitriletes austroclavatidites*** (Cookson, 1953) Döring, Krutzsch, Mai, et Schulz, 1963 (non illustré)

1953 *Lycopodium austroclavatidites* n. sp. Cookson, p. 469, pl. 2, fig. 35.

1956 *Lycopodiumsporites austroclavatidites* (Cookson) n. comb. Potonié, p. 46.

1963 *Retitriletes austroclavatidites* (Cookson) n. comb. Döring, Krutzsch, Mai, et Schulz in Krutzsch, 1963, p. 16.

Occurrence : Chassiron ; Angeac ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 ; Buissières ; Longueville ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Jurassique–Crétacé (Dettmann, 1963).

Comparaisons : *Retitriletes austroclavatidites* diffère des autres espèces du genre par son réticulum parfait, composé par des mailles épaisses polygonales, dont les muri simulent une sorte de zona au niveau de l'équateur.

***Retitriletes circolumenus*** (Cookson et Dettmann, 1958) n. comb. (Pl. 3, fig. G)

1958 *Lycopodiumsporites circolumenus* n. sp. Cookson et Dettmann, p. 105, pl. 15, figs. 10, 11.

Occurrence : Bully.

Distribution temporelle : Jurassique Supérieur–Albien (Cookson et Dettmann, 1958).

Comparaisons : *Retitriletes circolumenus* peut être distinguée des autres *Retitriletes* par son réticulum composé de crêtes assez épaisses et rapprochées, formant de nombreuses lumina circulaires, régulières, et de petite taille (4–7µm).

***Retitriletes crassatus*** (Singh, 1971) Srivastava, 1975 (Pl. 3, fig. H)

1971 *Lycopodiumsporites crassatus* n. sp. Singh, p. 41, pl. 2, figs. 2–4.

1975 *Retitriletes crassatus* (Singh) n. comb. Srivastava, p. 131.

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre ; Longueville ; Bully.

Distribution temporelle : Valanginien–Cénomaniens (Singh, 1971 ; Srivastava, 1975 ; cette étude).

Comparaisons : *Retitriletes crassatus* se différencie des autres espèces du genre par la présence de muri épais et longs soutenant un réseau membraneux réticulé (voile). Elle diffère de *R. austroclavatidites* par la longueur de ses muri.

Remarque : deux spécimens observés au sein des assemblages de Cuy-Saint-Fiacre et de Longueville ont été identifiés comme *Retitriletes* sp. cf. *R. crassatus*, car ils ne présentent pas les longs muri caractéristiques de l'espèce, bien que ces derniers soient d'épaisseurs comparables.

***Retitriletes dupliexinous*** (Brenner, 1963) n. comb. (Pl. 3, fig. I)

1963 *Reticulatasporites dupliexinous* n. sp. Brenner, pp. 72–73, pl. 24, figs. 3–5.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Valanginien–Cénomaniens (Burden et Hills, 1989 ; cette étude) ; espèce peu fréquente.

Comparaisons : *Retitriletes dupliexinous* diffère des autres espèces du genre par la structure de son réticulum, arrangé en polygones de grande taille, supporté par un réseau de muri très courts.

Remarque : Cette espèce est considérée comme appartenant à *Retitriletes* et non à *Reticulatasporites*, du fait de la présence d'une commissure trilète atteignant l'équateur de la spore.

***Retitriletes expansus*** (Singh, 1971) Srivastava, 1975 (Pl. 3, fig. J)

1971 *Lycopodiumsporites expansus* n. sp. Singh, pp. 42–43, pl. 2, figs. 9–11.

1975 *Retitriletes expansus* (Singh) n. comb. Srivastava, p. 131.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Tithonien–Cénomaniens (Fensome, 1983 ; Burden et Hills, 1989 ; Ravn, 1995).

Comparaisons : *Retitriletes expansus* est très similaire à *R. crassatus*, mais diffère par la présence de muri moins épais, et par sa structure réticulée (voile) plus étendue, et plus fine.

Genre ***SESTROSPORITES*** Dettmann, 1963

Espèce type : *Sestrosporites irregulatus* (Couper, 1958) Dettmann, 1963

NB : L'affiliation de *Sestrosporites* aux Lycopodiaceae est incertaine, et est basée sur l'interprétation de Singh (1971). Il est également possible que ces formes aient été produites par des bryophytes (Abbink et al., 2004).

***Sestrosporites pseudoalveolatus*** (Couper, 1958) Dettmann, 1963 (Pl. 3, fig. K)

1958 *Cingulatisporites pseudoalveolatus* n. sp. Couper, p. 147, pl. 25, figs. 5, 6.

1963 *Sestrosporites pseudoalveolatus* (Couper) n. comb. Dettmann, pp. 66–67, pl. 13, figs. 11–16.

Occurrence : MCP527 ; Orsimont ; Longueville ; Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Jurassique Moyen–Cénomanién (Couper, 1958 ; Dettmann, 1963 ; Bebout, 1981).

Comparaisons : *Sestrosporites pseudoalveolatus* peut être distinguée des autres espèces du genre par l'épaississement interrégional de son cingulum, très marqué, et l'arrangement régulier des éléments ornementaux formant la structure fovéolée.

Genre ***STAPLINISPORITES*** Pocock, 1962

Espèce type : *Staplinisporites caminus* (Balme, 1957) Pocock, 1962

NB : L'affiliation de *Staplinisporites* aux Lycopodiaceae est incertaine, ces formes pouvant également appartenir aux bryophytes (Abbink et al., 2004).

***Staplinisporites caminus*** (Balme, 1957) Pocock, 1962 (Pl. 3, fig. L)

1957 *Cingulatisporites caminus* n. sp. Balme, p. 27, pl. 5, figs. 62, 63.

1962 *Staplinisporites caminus* (Balme) n. comb. Pocock, pp. 49–50, pl. 5, fig. 87 ; pl. 6, figs. 88–90.

Occurrence : Chassiron ; MCP273 ; Buisnières ; Vergons ; Longueville ; Jaunay-Clan ; Hucheloup.

Distribution temporelle : Jurassique Inférieur–Crétacé Supérieur ; principalement Crétacé Inférieur (voir Fleury et al., 2017, fig. 13).

Comparaisons : *Staplinisporites caminus* est très similaire à *Coronatispora valdensis* (voir espèce suivante), les deux espèces étant souvent confondues. Elles diffèrent cependant par l'absence d'un épaississement interrégional de l'exine (cingulum) chez *S. caminus*, bien développé chez les spécimens attribués à *C. valdensis*.

Genre ***CORONATISPORA*** Dettmann, 1963

Espèce type : *Coronatispora perforata* Dettmann, 1963

Remarque : L'affiliation de *Coronatispora* aux Lycopodiaceae est incertaine, et est basée sur la ressemblance de ce genre avec les formes rapprochées de *Sestrosporites* et de *Staplinisporites*.

***Coronatispora valdensis*** (Couper, 1958) Dettmann, 1963 (Pl. 2, figs. K, L-cf.)

1958 *Cingulatisporites valdensis* n. sp. Couper, p. 146, pl. 24, figs. 6, 7.

1963 *Coronatispora valdensis* (Couper) n. comb. Dettmann, p. 67.

Occurrence : Chassiron ; MCP273 ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 ; MCP368 ; Orsimont ; Buissières ; Vergons ; Longueville ; Bully ; Hucheloup.

Distribution temporelle : Toarcien–Maastrichtien ; Principalement Crétacé Inférieur (voir Fleury et al., 2017, fig. 13).

Comparaisons : voir *Staplinisporites caminus*.

Remarque : Un spécimen observé au sein des échantillons de Bully a été identifié comme cf. *Coronatispora valdensis* (Pl. 3, fig. L). En effet, bien que présentant l'ornementation correspondant à un arrangement concentrique de 2-3 crêtes autour d'un épaissement polaire circulaire distal, le cingulum du spécimen est ici plus développé, et plus fin que celui des formes typiques de l'espèce, rappelant presque la zona caractéristique du genre *Aequitriradites*.

Genre ***TAUROCUSPORITES*** Stover, 1962

Espèce type : *Taurocusporites segmentatus* Stover, 1962

Remarque : L'affiliation de *Taurocusporites* aux Lycopodiaceae est incertaine, et est basée sur la ressemblance de ce genre avec les formes rapprochées de *Coronatispora* et de *Staplinisporites*.

***Taurocusporites segmentatus*** Stover, 1962 (Pl. 3, fig. M)

1962 *Taurocusporites segmentatus* n. sp. Stover, pp. 56–57, pl. 1, figs. 1–14.

Occurrence : Chassiron ; Orsimont ; MCP706.

Distribution temporelle : Jurassique Moyen–Crétacé Supérieur (Stover, 1962).

Comparaisons : *Taurocusporites segmentatus* diffère des autres espèces du genre par la présence de verrues sur la face proximale, et d'une margo segmentée.

Genre **TIGRISPORITES** Klaus, 1960

Espèce type : *Tigrisporites halleinis* Klaus, 1960 emend. Singh, 1971

Remarque : L'affiliation de *Tigrisporites* aux Lycopodiaceae est incertaine, et est basée sur la ressemblance de ce genre avec les formes rapprochées de *Retitriletes*.

***Tigrisporites reticulatus*** Singh, 1971 (Pl. 3, fig. N)

1971 *Tigrisporites reticulatus* n. sp. Singh, p. 139, pl. 18, figs. 17–19.

Occurrence : Bully.

Distribution temporelle : Hauterivien–Cénomaniens moyen (Burden, 1984 ; Ravn, 1995) ; principalement Albiens.

Comparaisons : *Tigrisporites reticulatus* diffère des autres formes rugulées par la présence d'un épaississement circulaire marqué au niveau du pôle de la face distale, couplé à la présence d'un réticulum parfait.

***Tigrisporites scurrandus*** Norris, 1967 (Pl. 3, fig. O)

1967 *Tigrisporites scurrandus* n. sp. Norris, p. 91, pl. 11, figs. 3–7.

Occurrence : MCP273 ; MCP368 ; Orsimont ; Longueville.

Distribution temporelle : Berriasien–Turonien (Taugourdeau-Lantz et Donze, 1971 ; Yorath et Cook, 1981).

Comparaisons : cette espèce présente un pattern de rugulation plus aléatoire que celui des autres espèces du genre (Singh, 1971). L'épaississement circulaire du pôle distal est visible, mais moins marqué que chez *T. reticulatus*.

**Ordre** : Selaginellales

**Famille** : Selaginellaceae

Genre **CERATOSPORITES** Cookson et Dettmann, 1958

Espèce type : *Ceratosporites equalis* Cookson et Dettmann, 1958

***Ceratosporites* sp. cf. *C. equalis*** Cookson et Dettmann, 1958 (Pl. 2, fig. J)

1958 *Ceratosporites equalis* n. sp. Cookson et Dettmann, pp. 101–102, pl. 14, figs. 17–20.

Occurrence : Jaunay-Clan.



Distribution temporelle de *C. equalis*: Jurassique Supérieur–Cénomanién (Cookson et Dettmann, 1958 ; Playford et al., 1975 ; Backhouse, 1978).

Remarque : Le spécimen observé à Jaunay-Clan a seulement été rapproché de l'espèce *C. equalis*, car il présente des projections (spinules) plus fines et plus courtes que l'holotype illustré par Cookson et Dettmann. Il ressemble davantage à leur paratype (pl. 14, fig. 20), dont les spinules sont moins épaisses et plus éparées (pl. 14, figs. 17–19). Le spécimen observé ici ressemble d'avantage aux spécimens de Dettmann (1963, pl. 5, figs. 6–8), qu'elle considère comme appartenant à l'espèce. Ces derniers correspondent aussi au paratype, et non à l'holotype. *Ceratosporites* sp. cf. *C. equalis* diffère cependant des spécimens illustrés par Dettmann, présentant des projections, certes aussi fines, mais plus courtes.

Genre *ECHINATISPORIS* Krutzsch, 1959a

Espèce type : *Echinatisporis longechinus* Krutzsch, 1959a

*Echinatisporis varispinosus* (Pocock, 1962) Srivastava, 1975 (Pl. 2, fig. S)

1962 *Acanthotriletes varispinosus* n. sp. Pocock, pp. 36–37, Pl. 1, figs. 18–20.

1975 *Echinatisporis varispinosus* (Pocock) n. comb. Srivastava, p. 39.

Occurrence : Longueville ; Bully.

Distribution temporelle : Berriasien–Cénomanién (Ricketts et Sweet, 1986 ; Fechner et Dargel, 1989).

Comparaisons : *Echinatisporis varispinosus* peut être distinguée par la présence de spinules épaisses (base : 2–7µm), et de grande taille (5–7µm), disposées irrégulièrement sur toute la surface de la spore.

Genre *NEORAISTRICKIA* Potonié, 1956

Espèce type : *Neoraistrickia truncata* (Cookson, 1953) Potonié, 1956

*Neoraistrickia truncata* (Cookson, 1953) Potonié, 1956 (Pl. 3, fig. F)

1953 *Trilites truncatus* n. sp. Cookson, p. 471, pl. 2, fig. 36.

1956 *Neoraistrickia truncata* (Cookson) n. comb. Potonié, p. 34.

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre ; MCP706.

Distribution temporelle : Jurassique Moyen–Crétacé Supérieur (Potonié, 1956 ; Srivastava, 1972).

Comparaisons : cette espèce diffère des autres formes du genre par la présence de baculae à extrémités plates (« tronquées »), disposées irrégulièrement sur la surface de la spore.

Genre ***UVAESPORITES*** Döring, 1965 emend. Hiltman, 1967

Espèce type : *Uvaesporites glomeratus* Döring, 1965

***Uvaesporites glomeratus*** Döring, 1965 (Pl. 3, fig. P)

1965 *Uvaesporites glomeratus* n. sp. Döring, pp. 39–40, pl. 9, figs. 1–4 ; pl. 10, figs. 3–7.

Occurrence : Orsimont ; Buissières ; Longueville.

Distribution temporelle : Jurassique Supérieur–Albien (Médus, 1982 ; Courtinat, 1989). Quelques auteurs ont noté sa présence au sein de dépôts du Jurassique Inférieur et Moyen, mais la forme ne correspond peut être pas tout à fait (Rogalska, 1976).

Comparaisons : *Uvaesporites glomeratus* peut être distinguée par la présence de nombreux glomérules sur la face distale, très serrées, dont certaines ont fusionné pour former une proto-patella. Cette espèce est d'ailleurs parfois difficile à différencier de *Patellasporites distaverrucosus* (voir p. 81), qui présente toutefois une patella plus développée.

**Classe** : Isoetopsida

**Ordre** : Isoetales

**Famille** : Pleuromeiaceae

Genre ***DENSOISPORITES*** Weyland et Krieger, 1953

Espèce type : *Densoisporites velatus* Weyland et Krieger, 1953 emend. Krasnova, 1961

NB : Il est également possible que les spores de *Densoisporites* appartiennent aux Selaginellaceae (Dettmann, 1963 ; Singh, 1971).

***Densoisporites microrugulatus*** Brenner, 1963 (Pl. 2, fig. N)

1963 *Densoisporites microrugulatus* n. sp. Brenner, p. 61, pl. 15, fig. 6 ; pl. 16, fig. 1.

Occurrence : Angeac ; MCP273 ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 ; Orsimont ; Longueville ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Jurassique Moyen/Supérieur–Cénomanién (Burger, 1966 ; Habib, 1978).

Comparaisons : *Densoisporites microrugulatus* diffère des autres espèces du genre par son cingulum peu épais, régulier, et microréticulé.

***Densoisporites psilatus*** (de Jersey, 1964) Raine et de Jersey, 1988 (Pl. 2, fig. O)

1964 *Discisporites psilatus* n. sp. de Jersey, p. 12, pl. 2, figs. 9, 11.

1988 *Densoisporites psilatus* (de Jersey) n. comb. Raine et de Jersey in Raine et al. pp. 84–87, figs. 3–5.

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre.

Distribution temporelle : Espèce peu observée, jusqu'alors uniquement rencontrée au sein de dépôts du Trias et du Jurassique Inférieur (de Jersey, 1964 ; Raine et al., 1988).

Comparaisons : *Densoisporites psilatus* peut être distinguée des autres espèces du genre par son ornementation très discrète, donnant un aspect finement ponctué à l'exine de la spore.

***Densoisporites velatus*** Weyland et Krieger, 1953 emend. Krasnova, 1961 (Pl. 2, fig. P)

1953 *Densoisporites velatus* n. sp. Weyland et Krieger, p. 12, pl. 4, figs. 12–14.

1958 *Densoisporites perinatus* n. sp. Couper, p. 145, pl. 23, figs. 6–9.

1961 *Selaginella velata* (Weyland et Krieger) n. comb. Krasnova in Samoilovitch et Mtchedlishvili, pp. 35–36, pl. 7, figs. 5, 6.

Occurrence : Chassiron ; Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre.

Distribution temporelle : Trias–Eocène (Weyland et Krieger, 1953 ; Couper, 1958 ; Krutzsch, 1959a ; Dettmann, 1963).

Comparaisons : *Densoisporites velatus* diffère de *D. psilatus* et de *D. microrugulatus* par la présence d'un cingulum étendu, formant presque un vélum dont la taille peut atteindre 3–4µm sur les côtés interradiaux, et jusqu'à 6–7µm au niveau des apex.

**Aff. *Densoisporites* sp.** (Pl. 2, fig. Q)

Occurrence : Longueville.

Remarques : Le spécimen J21.1, observé au sein de l'assemblage de Longueville, présente un cingulum et un corps central similaire aux spécimens attribués à *Densoisporites*. Cependant, la structure du cingulum, très fine et lâche, ainsi que l'absence totale de microréticulation, ne sont caractéristiques d'aucune espèce affiliée à ce genre.

## LYCOPHYTA Famille indéterminée

Genre **FOVEOSPORITES** Balme, 1957

Espèce type : *Foveosporites canalis* Balme, 1957

***Foveosporites canalis*** Balme, 1957 (Pl. 2, fig. T)

1957 *Foveosporites canalis* n. sp. Balme, p. 17, pl. 1, figs. 15–17.

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre.

Distribution temporelle : Jurassique Moyen–Cénomaniens (Balme, 1957 ; Langille et al., 1986 ; Boulter et Windle, 1993 ).

Comparaisons : *Foveosporites canalis* diffère des autres espèces du genre par son ornementation, composée de pores disposés irrégulièrement, dont les bords fusionnent ponctuellement pour former des chenaux méandriiformes, disposés radialement les uns par rapport aux autres.

***Foveosporites labiosus*** Singh, 1971 (Pl. 2, fig. U)

1971 *Foveosporites labiosus* n. sp. Singh, p. 121, pl. 17, figs. 1–3.

Occurrence : Chassiron.

Distribution temporelle : Jurassique Inférieur–Cénomaniens (Porter, 1988 ; Burden et Langille, 1991).

Comparaisons : *Foveosporites labiosus* diffère des autres espèces du genre par la présence de chenaux irréguliers méandriiformes, représentant une ornementation foveolée dont les bords des pores ont fusionné, disposés concentriquement aux pôles de la spore.

***Foveosporites subtriangularis*** (Brenner, 1963) Döring, 1966 (Pl. 2, fig. V)

1963 *Foveotriletes subtriangularis* n. sp. Brenner, p. 62, pl. 16, fig. 2.

1965 *Foveosporites foveoreticulatus* n. sp. Döring, p. 44, pl. 12, figs. 6, 7.

1966 *Foveosporites subtriangularis* (Brenner) n. comb. Döring, p. ?. [document non consulté]

Occurrence : Chassiron ; MCP368 ; Buissières ; Longueville ; Bully ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; Hucheloup.

Distribution temporelle : Jurassique–Turonien (Semenova, 1970 ; Dyman et Nichols, 1988).

Comparaisons : *Foveosporites subtriangularis* se distingue des autres espèces par sa structure foveolée régulière, composée de nombreux pores circulaires qui ne fusionnent pas entre eux.

Genre **FOVEOTRILETES** Potonié, 1956

Espèce type : *Foveotriletes scrobiculatus* (Ross ex Weyland et Krieger, 1953) Potonié, 1956

***Foveotriletes parviretus*** (Balme, 1957) Dettmann, 1963 (Pl. 2, figs. W, X-cf.)

1957 *Microreticulatisporites parviretus* n. sp. Balme, pp. 24–25, pl. 4, figs. 50, 51.

1963 *Foveotriletes parviretus* (Balme) n. comb. Dettmann, p. 42, pl. 6, figs. 8–13.

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre ; Longueville (cf.) ; Archingeay.

Distribution temporelle : Jurassique Supérieur–Albo-Cénomaniens (Dettmann, 1963 ; cette étude).

Comparaisons : *Foveotriletes parviretus* diffère des autres espèces du genre par son ornementation fovéolée à fovéo-réticulée, fine, moins grossière que celle de *Microreticulatisporites sacalii*.

Remarque : Quelques spécimens observés au sein des assemblages de Longueville et de Jaunay-Clan ont été identifiés comme *Foveotriletes* sp. cf. *F. parviretus*, car leur ornementation fovéo-réticulée est assez irrégulière, et ces derniers pourraient également correspondre à des spécimens de *Cyathidites* corrodés (Pl. 2, fig. X).

Genre **WILSONISPORITES** Kimyai, 1966

Espèce type : *Wilsonisporites woodbridgei* Kimyai, 1966

Remarque : l'appartenance de *Wilsonisporites* aux Lycophytes est incertaine. Ce genre est placé ici du fait de sa ressemblance avec les genres *Coronatispora* et *Staplinisporites*, mais il pourrait également appartenir aux bryophytes.

***Wilsonisporites coronarius*** (Pierce, 1961) Ravn et Witzke, 1995 (Pl. 3, fig. Q)

1961 *Striatriletes coronarius* n. sp. Pierce, p. 32, pl. 1, fig. 27.

1966 *Wilsonisporites woodbridgei* n. sp. Kimyai, (part.), pl. 1, fig. 17.

1995 *Wilsonisporites coronarius* (Pierce) n. comb. Ravn et Witzke, p. 139.

Occurrence : Archingeay.

Distribution temporelle : Albien–Cénomaniens (Ravn et Witzke, 1995).

Comparaisons : Ravn et Witzke (1995) considèrent *Wilsonisporites woodbridgei* comme synonyme de *Striatriletes coronarius*. Cependant, l'holotype figuré par Kimyai (1966, pl. 1, fig. 18) diffère en partie de la forme *coronarius* par la structure de son cingulum, beaucoup plus lâche, plus délicat, et trilobé. *Wilsonisporites coronarius* apparaît plus robuste, présentant

des projections radiales épaisses qui atteignent la périphérie du cingulum. Le paratype figuré par Kimyai (1966, pl. 1, fig. 17) est plus proche de la forme *coronarius*.

***Wilsonisporites woodbridgei*** Kimyai, 1966 (Pl. 3, fig. R)

1966 *Wilsonisporites woodbridgei* n. sp. Kimyai, (part.) p. 468, pl. 1, fig. 18.

Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau (cf.).

Distribution temporelle : Albien–Cénomaniens (Ravn et Witzke, 1995).

Comparaisons : voir *Wilsonisporites coronarius*.

Remarque : les spécimens identifiés comme cf. *Wilsonisporites woodbridgei*, et *Wilsonisporites* sp. présenteraient les caractéristiques du genre, mais sont trop dégradés pour permettre une identification fiable. Ils ont été observés au sein des assemblages de Bully, de Saint-Nadeau, et de Jaunay-Clan.

**FILICOPHYTES****Division:** FILICOPHYTA**Classe :** Polypodiopsida**Ordre :** Osmundales**Famille :** OsmundaceaeGenre **BACULATISPORITES** Thomson et Pflug, 1953Espèce type : *Baculatisporites primarius* (Wolff, 1934) Thomson et Pflug, 1953*Baculatisporites comaumensis* (Cookson, 1953) Potonié, 1956 (Pl. 3, figs. S, T-cf.)1953 *Trilites comaumensis* n. sp. Cookson, p. 470, pl. 2, figs. 27, 28.1956 *Baculatisporites comaumensis* (Cookson) n. comb. Potonié, p. 23.1957 *Osmundacidites comaumensis* (Cookson) n. comb. Balme, p. 25, pl. 4, figs. 54–56.Occurrence : Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre ; Orsimont ; Longueville.Distribution temporelle : Trias–Crétacé, potentiellement Cénozoïque (Dettmann, 1963).Comparaisons : *Baculatisporites comaumensis* est similaire à *Osmundacidites wellmanii*, mais diffère par la présence de nombreuses baculae, courtes (1–1,5µm), irrégulièrement disposées à la surface de la spore.Remarque : Un spécimen observé au sein de l'assemblage de Longueville a été identifié comme *Baculatisporites* sp. cf. *B. comaumensis*, du fait de l'aspect de sa bacula, composée par des projections courtes, mais relativement plus épaisses que celles de l'espèce (Pl. 3, fig. T).Genre **BIRETISPORITES** Delcourt et Sprumont, 1955 emend. Delcourt, Dettmann et Hughes, 1963Espèce type : *Biretisporites potoniaei* Delcourt et Sprumont, 1955*Biretisporites potoniaei* Delcourt et Sprumont, 1955 (Pl. 3, figs. U, V-cf.)1955 *Biretisporites potoniaei* n. sp. Delcourt et Sprumont, p. 40, fig. 10 (holotype re-illustré par Delcourt et al., 1963, pl. 42, figs. 12, 13).Occurrence : Chassiron (cf.) ; MCP273 (cf.) ; Longueville (cf.) ; Archingeay.Distribution temporelle : forme commune du Jurassique-Crétacé.



Comparaisons : cette espèce est caractérisée par son contour triangulaire, son exine lisse et assez fine, et par la présence d'une fine margo (1–2µm) bordant la commissure trilète, cette dernière atteignant l'équateur. Elle diffère des formes attribuées à *Dictyophyllidites*, qui présentent une commissure trilète bordée par un épaissement plus étendu.

Remarque : certains spécimens observés à Chassiron, dans l'assemblage berriasien d'Angleterre, et à Longueville, ont seulement été conférés à cette espèce, présentant un aspect beaucoup plus robuste et/ou une margo moins bien définie (Pl. 3, fig. V).

Genre **OSMUNDACIDITES** Couper, 1953

Espèce type : *Osmundacidites wellmanii* Couper, 1953

***Osmundacidites major*** Döring, 1965 (Pl. 3, fig. X)

1965 *Osmundacidites major* n. sp. Döring, pp. 35–36, pl. 8, figs. 5, 6.

Occurrence : Chassiron.

Distribution temporelle : Tithonien–Valanginien (Döring, 1965) ; espèce peu observée.

Comparaisons : *Osmundacidites major* diffère de *O. wellmanii* par son ornementation micro-verruquée plus que granuleuse, dont les projections sont densément et régulièrement réparties à la surface de la spore.

***Osmundacidites wellmanii*** Couper, 1953 (Pl. 3, fig. W)

1953 *Osmundacidites wellmanii* n. sp. Couper, p. 20, pl. 1, fig. 5.

Occurrence : Longueville ; Bully.

Distribution temporelle : Jurassique Inférieur–Crétacé Supérieur (Dettmann, 1963).

Comparaisons : *Osmundacidites wellmanii* diffère de *Baculatisporites comaumensis* par la structure granuleuse de son exine. Voir *Osmundacidites major*.

Genre **TODISPORITES** Couper, 1958

Espèce type : *Todisporites major* Couper, 1958

***Todisporites major*** Couper, 1958 (Pl. 4, fig. A)

1958 *Todisporites major* n. sp. Couper, pp. 134–135, pl. 16, figs. 6–8.

Occurrence : Chassiron ; MCP527 ; MCP706 ; Bully ; Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Jurassique Inférieur–Cénomanién (Couper, 1958 ; Mas, 1981).

Comparaisons : Les spores de *Todisporites* sont caractérisées par leur forme circulaire et leur exine fine et lisse. *Todisporites major* diffère de *Todisporites minor* par sa taille (52–78µm), les représentants de *T. minor* étant de taille inférieure à 50 µm.

***Todisporites minor*** Couper, 1958 (Pl. 4, fig. B)

1958 *Todisporites minor* n. sp. Couper, p. 135, pl. 16, figs. 9, 10.

Occurrence : Chassiron ; Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre ; Orsimont ; Longueville ; MCP706 ; Bully.

Distribution temporelle : Jurassique Inférieur–Crétacé Supérieur (Couper, 1958 ; Srivastava, 1966).

Comparaisons : voir *Todisporites major*.

**Ordre** : Gleicheniales

**Famille** : Gleicheniaceae

Genre ***CLAVIFERA*** Bolchovitina, 1966

Espèce type : *Clavifera triplex* (Bolchovitina, 1953) Bolchovitina, 1966

***Clavifera triplex*** (Bolchovitina, 1953) Bolchovitina, 1966 (Pl. 4, figs. C, D-cf.)

1953 *Gleichenia triplex* n. sp. Bolchovitina, p. 54, pl. 8, figs. 10–13.

1966 *Clavifera triplex* (Bolchovitina) n. comb. Bolchovitina, p. 68.

Occurrence : MCP527 ; Buissières ; Longueville ; Archingeay ; Saint-Nadeau.

Distribution temporelle : Valanginién–Paléocène (Bolchovitina, 1966).

Comparaisons : *Clavifera triplex* diffère des espèces de *Gleicheniidites* par la présence de projections claviformes (voir « Clava ») au niveau des apex de la spore. Elle diffère des autres espèces du genre par la présence d'épaississements interradiaux ondulés.

Remarque : Un spécimen observé dans l'assemblage de Jaunay-Clan a été identifié comme cf. *Clavifera triplex*, du fait de ses projections moins marquées et de ses épaississements interradiaux rectilignes (Pl. 4, fig. D). Il appartient peut être à une forme transitionnelle entre *Gleicheniidites senonicus* et *Clavifera*.

***Clavifera* sp.** (Pl. 4, fig. E)

Occurrence : Archingeay.

Remarque : Un seul spécimen identifié comme *Clavifera* sp. a été observé. Il diffère des autres espèces de *Clavifera* par la présence d'épaississements interradiaux rectilignes, très fins, et par la présence de bourrelets fovéolés bordant la commissure trilète.

Genre **GLEICHENIIDITES** Ross, 1949 ex Delcourt et Sprumont, 1955 emend. Dettmann, 1963

Espèce type : *Gleicheniidites senonicus* Ross, 1949

***Gleicheniidites bolchovitinae*** Döring, 1965 (Pl. 4, fig. F)

1965 *Gleicheniidites bolchovitinae* n. sp. Döring, p. 29, pl. 6, figs. 7, 8.

Occurrence : Brémontier ; Orsimont (cf.) ; Longueville ; Bully ; Archingeay ; Saint-Nadeau.

Distribution temporelle : Kimméridgien–Cénomaniens (Döring, 1965 ; Svobodová et al., 2004).

Comparaisons : *Gleicheniidites bolchovitinae* se distingue des autres espèces du genre par la présence d'épaississements interradiaux très marqués, et ondulés.

Remarque : certaines formes rencontrées à Orsimont et à Bully ont été identifiées comme *Gleicheniidites* sp. cf. *G. bolchovitinae*, car elles présentent des épaississements interradiaux ondulés plus marqués que ceux présents sur l'holotype illustré par Döring. Elles pourraient appartenir à des formes transitionnelles entre *Clavifera triplex* et *G. bolchovitinae*.

***Gleicheniidites bulbosus*** Kemp, 1970 (Pl. 4, fig. G)

1970 *Gleicheniidites bulbosus* n. sp. Kemp, pp. 103–104, pl. 18, figs. 10–12.

Occurrence : Longueville ; Bully.

Distribution temporelle : Barrémien supérieur–Albien inférieur (Kemp, 1970 ; Lister et Batten, 1995).

Comparaisons : *Gleicheniidites bulbosus* diffère des autres espèces du genre par la présence d'épaississements interradiaux gonflés, significativement plus épais au centre des côtes interradianes.

***Gleicheniidites circinidites*** (Cookson, 1953) Dettmann, 1963 (Pl. 4, fig. H)

1953 *Gleichenia circinidites* n. sp. Cookson, p. 464, pl. 1, figs. 5, 6.

1963 *Gleicheniidites* sp. cf. *G. cercinidites* [sic] (Cookson) n. comb. Dettmann, p. 65, pl. 13, figs. 6–10.

1963 *Gleicheniidites circinidites* (Cookson) n. comb. Brenner, p. 53, pl. 11, figs. 4, 5.

Occurrence : Brémontier ; MCP527 ; Orsimont ; Longueville ; Archingeay (cf.).

Distribution temporelle : Jurassique Moyen–Eocène (Krutzsch, 1959a ; Dettmann, 1963).

Comparaisons : *Gleicheniidites circinidites* est très similaire à *G. senonicus*, mais diffère principalement par ses apex plus aigus. Les deux espèces sont cependant parfois très difficiles à différencier.

***Gleicheniidites senonicus*** Ross, 1949 (Pl. 4, fig. I)

1949 *Gleicheniidites senonicus* n. sp. Ross, p. 31, pl. 1, fig. 3.

Occurrence : Tous les sites, excepté Longfossé et MCP706.

Distribution temporelle : Jurassique Inférieur–Paléocène.

Comparaisons : *Gleicheniidites senonicus* est la forme la plus commune de ce genre, et inclut de nombreux variants morphologiques. Elle peut cependant être reconnue par la fréquente présence de plis de l'exine sur la face distale, s'arrangeant parallèlement à la ligne équatoriale, et de ce fait souvent confondus avec des kyrtomes, qui sont des structures proximales.

***Gleicheniidites* sp. cf. *Cyathidites concavus*** (Bolchovitina, 1953) Dettmann, 1963

(Pl. 4, fig. J)

1953 *Stenozonotriletes concavus* n. sp. Bolchovitina, p. 46, pl. 6, fig. 7.

1963 *Cyathidites concavus* (Bolchovitina) n. comb. Dettmann, p. 24, pl. 1, figs. 17–19.

Occurrence : Longueville.

Distribution temporelle de *C. concavus*: Jurassique Inférieur–Maastrichtien (Srivastava, 1966 ; Suneby et Hills, 1988).

Remarque : Le spécimen de Longueville a été placé dans le genre *Gleicheniidites*, car il présente des épaissements interradiaux, non visibles sur les spécimens illustrés par Dettmann. Sa forme concave et la présence d'apex en pointe correspond cependant à *Cyathidites concavus*.

Genre **ORNAMENTIFERA** Bolchovitina, 1966

Espèce type : *Ornamentifera echinata* (Bolchovitina, 1953) Bolchovitina, 1966

***Ornamentifera echinata*** (Bolchovitina, 1953) Bolchovitina, 1966 (Pl. 4, fig. K)

1953 *Gleichenia echinata* n. sp. Bolchovitina, p. 55, pl. 8, fig. 17.

1966 *Ornamentifera echinata* (Bolchovitina) n. comb. Bolchovitina, p. 69.

Occurrence : Bully.

Distribution temporelle : Hauterivien–Crétacé Supérieur (Sénonien ; Singh, 1971).

Comparaisons : *Ornamentifera echinata* peut aisément être distinguée de *Gleicheniidites* par la présence de nombreuses spinules à la surface de la spore.

**Famille** : Dipteridaceae/Matoniaceae

Genre **DICTYOPHYLLIDITES** Couper, 1958

Espèce type : *Dictyophyllidites harrisii* Couper, 1958

Remarque : d'après Abbink et al. (2004), les spores de *Dictyophyllidites* pourraient également appartenir aux Cyatheales (Dicksoniaceae/Cyatheaceae; Annexe 3).

***Dictyophyllidites crenatus*** Dettmann, 1963 (Pl. 4, fig. L)

1963 *Dictyophyllidites crenatus* n. sp. Dettmann, p. 28, pl. 3, figs. 1–5.

Occurrence : Chassiron.

Distribution temporelle : Jurassique Supérieur–Paléocène (Dettmann, 1963 ; Alley et Clarke, 1992).

Comparaisons : *Dictyophyllidites crenatus* peut être distinguée des autres espèces du genre par la présence d'une commissure trilète sinueuse, couplée à une exine assez épaisse.

***Dictyophyllidites equiexinus*** (Couper, 1958) Dettmann, 1963 (Pl. 4, figs. M, P-cf.)

1958 *Matonisporites equiexinus* n. sp. Couper, p. 140, pl. 20, figs. 13, 14.

1963 *Dictyophyllidites equiexinus* (Couper) n. comb. Dettmann, p. 27.

Occurrence : Chassiron ; MCP273 ; Brémontier ; MCP527 ; MCP368 ; Orsimont ; Longueville ; Bully ; Archingeay ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Jurassique Moyen–Maastrichtien (Dettmann, 1963 ; Schrank, 1994).

Comparaisons : *Dyctyophyllidites equiexinus* diffère des autres espèces du genre par son aspect robuste, et son exine uniformément épaisse (2,5–3,5µm).

Remarque : Un spécimen observé au sein de l'assemblage de Brémontier a été identifié comme cf. *Dyctyophyllidites equiexinus* (Pl. 4, fig. P). Il correspond en effet à une spore lisse présentant une exine uniformément épaisse, mais n'affiche pas les épaissements bordant la commissure trilète, caractéristique du genre. De plus, le spécimen apparaît plus robuste (plus grand, exine plus épaisse) que les spécimens habituellement rapprochés de cette espèce.

***Dictyophyllidites harrisii* Couper, 1958 (Pl. 4, fig. N)**

1958 *Dictyophyllidites harrisii* n. sp. Couper, p. 140, pl. 21, figs. 5, 6.

Occurrence : MCP273 ; Brémontier ; MCP527 ; MCP368 ; Orsimont ; Buissières ; Vergons ; Longueville ; MCP706 ; Bully ; Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Trias–Crétacé, forme très commune.

Comparaisons : *Dictyophyllidites harrisii* diffère des autres espèces du genre par son exine fine.

***Dictyophyllidites trianguliformis* Ravn, 1995 (Pl. 4, fig. O)**

1995 *Dictyophyllidites trianguliformis* n. sp. Ravn, p. 69, pl. 2, figs. 23–25.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle: Albien–Cénomaniens (Ravn, 1995 ; cette étude) ; seulement deux mentions de l'espèce, sa distribution temporelle est potentiellement plus étendue.

Comparaisons : *Dictyophyllidites trianguliformis* diffère des autres espèces du genre par la présence d'un épaissement triangulaire bordant la commissure trilète, plus étendu que l'épaissement typique des autres formes.

Genre ***MATONISPORITES*** Couper, 1958

Espèce type : *Matonisorites phleboteroides* Couper, 1958

***Matonisorites crassiangulatus* (Balme, 1957) Dettmann, 1963 (Pl. 4, fig. Q)**

1957 *Cyathidites crassiangulatus* n. sp. Balme, p. 22, pl. 3, figs. 39–41.

1963 *Matonisorites crassiangulatus* (Balme) n. comb. Dettmann, p. 58.

Occurrence : Buissières.

Distribution temporelle : Toarcien–Albien (Filatoff, 1975 ; Burden et Hills, 1989).

Comparaisons : *Matonisporites crassiangulatus* diffère de *M. cooksoniae* par son exine lisse, et par l'absence d'un épaissement interrégional bordant la commissure trilète.

***Matonisporites* sp. cf. *M. cooksoniae*** Dettmann, 1963 (Pl. 4, fig. R)

1963 *Matonisporites cooksoni* n. sp. Dettmann, p. 59, pl. 11, figs. 1–8.

Occurrence : Wambez ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle de *M. cooksoniae* : principalement Kimméridgien–Cénomanién (Dettmann, 1963 ; cette étude). Alley et Clarke (1992) mentionnent cependant l'espèce dans des dépôts du Maastrichtien–Danien d'Australie.

Comparaisons : Les spécimens observés ici diffèrent de *Matonisporites cooksoniae* par l'absence de ponctuations à la marge de la commissure trilète, caractéristique de l'espèce. Ils présentent cependant l'épaisse couche d'exine, plus marquée aux apex, typique du genre, et l'épaississement interrégional bordant la commissure, retrouvé également chez *M. cooksoniae*.

***Matonisporites* sp. A** (Pl. 4, fig. S)

Occurrence : Brémontier ; Longueville.

Description : microspore trilète, fortement concave, présentant une exine très épaisse (5–6µm), correspondant presque à la moitié de l'épaisseur du corps central, présentant une épaisseur plus marquée aux apex (9µm) qu'au niveau des zones interrégionales. Exine lisse, commissure trilète non visible.

Taille : 35–52µm (2 spécimens).

Comparaisons : cette forme se distingue des autres espèces du genre caractérisée par son exine comparativement très épaisse et par sa forme fortement concave.

**Aff. *Matonisporites* sp.** (Pl. 4, fig. T)

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre

Remarque : Le spécimen identifié comme aff. *Matonisporites* sp. correspond à une spore trilète presque entièrement lisse, présentant quelques micro-ponctuations en bordure de la commissure trilète. Son exine est très épaisse (6µm), similairement aux spores de *Matonisporites*, mais ne présente pas d'épaississement au niveau des apex, et est clairement composée par deux couches d'exine, bien visibles, en général non différenciées sur les spécimens attribués à *Matonisporites*.



Genre **TOROISPORIS** Krutzsch, 1959a

Espèce type : *Toroisporis torus* (Pflug in Thomson et Pflug, 1953) Krutzsch, 1959a

Remarque : l'appartenance de *Toroisporis* aux Dipteridaceae/Matoniaceae est basée sur sa ressemblance morphologique avec les spores de *Dictyophyllidites*. Aimin et al. (2005) placent cependant ce genre au sein des Lygodiaceae.

***Toroisporis mesozoicus*** Döring, 1965 (Pl. 4, fig. U)

1965 *Toroisporis mesozoicus* n. sp. Döring, p. 25, pl. 7, figs. 1–3.

Occurrence : Brémontier ; Orsimont ; Archingeay.

Distribution temporelle : Jurassique Inférieur–Albien (Döring, 1965 ; Popa et al., 1977 ; Voronova, 1984).

Comparaisons : *Toroisporis mesozoicus* diffère des autres espèces du genre par la présence d'un torus particulièrement épais, bordant la commissure trilète, s'étendant jusqu'aux apex de la spore pour y former une très légère protubérance.

**Ordre** : Schizaeales

**Famille** : Lygodiaceae

Genre **CONCAVISSIMISPORITES** Delcourt et Sprumont, 1955

Espèce type : *Concavissimisporites verrucosus* Delcourt et Sprumont, 1955

Remarques : Les spores de *Concavissimisporites* ont été ici rapprochées de la famille des Lygodiaceae (Fensome, 1987), afin de regrouper au sein d'un même groupe les spores verruquées caractéristiques du début du Crétacé Inférieur. Cependant, certains auteurs les considèrent plus proches des Cyatheaceae/Dicksoniaceae (Abbink et al., 2004).

La création de plusieurs genres pour accommoder les spores verruquées du Mésozoïque a engendré de nombreux problèmes taxonomiques, impliquant l'existence d'un trop grand nombre d'espèces, dont certaines diagnoses associées présentent des caractères morphologiques qui se recoupent. Ces problèmes taxonomiques peuvent alors induire des interprétations stratigraphiques ou biologiques biaisées, et inutilement compliquer le processus d'identification des spores. L'utilisation d'analyses statistiques portant sur la morphologie de certaines spores verruquées a donc été entreprise, afin de discuter la nécessité

ou non d'utiliser tous les genres concernés. Cette discussion a déjà été abordée par Polette et al. (2018, voir Tome 1, Chapitre IV), et est approfondie dans le Chapitre II de ce tome.

***Concavissimisporites apiverrucatus*** (Couper, 1958) Döring, 1965 (Pl. 5, fig. A)

1958 *Trilobosporites apiverrucatus* n. sp. Couper, p. 142, pl. 21, figs. 11, 12.

1965 *Concavissimisporites apiverrucatus* (Couper) n. comb. Döring, pp. 33–34, pl. 13, figs. 3, 4.

Occurrence : Chassiron ; Angeac ; MCP273 ; Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP368 ; Orsimont ; Buissières ; Longueville ; MCP706.

Distribution temporelle : Oxfordien supérieur–Cénomaniens (voir Tome 1, Chapitre III).

Comparaisons : *Concavissimisporites apiverrucatus* peut être distinguée des autres spores du genre par la répartition des verrues, plus concentrées aux apex de la spore.

***Concavissimisporites crassatus*** Delcourt et Sprumont, 1955 emend. Delcourt, Dettmann, et Hughes, 1963 (Pl. 4, figs. V–X, X=cf.)

1955 *Concavissimisporites verrucosus* forme *crassatus* n. sp. Delcourt et Sprumont, p. 26, pl. 2, fig. 1b.

1963 *Concavissimisporites crassatus* (Delcourt et Sprumont) n. sp. Delcourt, Dettmann, et Hughes, p. 285, pl. 42, figs. 9–11.

1965 *Concavissimisporites longiverrucatus* n. sp. Döring, p. 32, pl. 9, figs. 5, 6.

Occurrence : Angeac (cf.) ; MCP273 (cf.) ; Brémontier ; MCP527 ; MCP368 (cf.) ; Orsimont ; MCP706.

Distribution temporelle : Oxfordien–Cénomaniens (Solé de Porta, 1978 ; Fensome, 1987) ; principalement Valanginien–Barrémien.

Comparaisons : *Concavissimisporites crassatus* diffère des autres espèces du genre par sa taille, en général supérieure à 70µm, sa concavité marquée, et son ornementation. Elle est similaire à *C. verrucosus*, mais affiche des verrues plus petites et plus espacées. Elle ressemble également à *C. irroratus*, mais présente également des verrues proportionnellement plus petites, plus espacées, est souvent de taille supérieure, et plus concave.

Remarque : quelques spécimens, principalement berriasiens, ont été identifiés comme *Concavissimisporites* sp. cf. *C. crassatus*, présentant des verrues proportionnellement plus grandes, mais relativement espacées (Angeac ; MCP273 ; Pl. 4, fig. X).

***Concavissimisporites exquisitus*** (Singh, 1971) Fensome, 1987 (Pl. 5, figs. B, C)

1971 *Converrucosporites exquisitus* n. sp. Singh, p. 116, pl. 16, figs. 4, 5.

1987 *Concavissimisporites exquisitus* (Singh) n. comb. Fensome, pp. 21–22, pl. 4, fig. 11.

Occurrence : Chassiron ; Cherves ; Angeac ; Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 ; Vergons ; MCP706 ; Bully.

Distribution temporelle : Kimméridgien supérieur–Cénomaniens (Williams et al., 1974 ; Fensome, 1987).

Comparaisons : *Concavissimisporites exquisitus* peut être distinguée des autres espèces du genre par la présence de verrues massives, bulbeuses (6–10µm), recouvrant la surface de la spore. Dans la diagnose originelle, Singh indique que les verrues sont séparées par 1–4µm, mais les spécimens observés ici, ainsi que le spécimen illustré par Fensome, présentent des verrues en général plus serrées.

Remarque : certaines formes observées dans les assemblages de Chassiron et d'Angeac ont été appelées *Concavissimisporites* sp. cf. *C. exquisitus*, du fait de leur taille relativement petite par rapport aux spécimens typiques de l'espèce, et de la taille de leurs verrues, plus petites également (non illustré). Elles rappellent l'espèce *Verrucosisporites major*, trouvée abondamment dans les dépôts du Jurassique et du Crétacé.

***Concavissimisporites ferniensis*** (Pocock, 1970) Fensome, 1987 (Pl. 5, figs. D–F, F=cf.)

1970 *Converrucosisporites ferniensis* n. sp. Pocock, p. 48, pl. 12, fig. 1.

1971a *Concavissimisporites globosus* n. sp. Paden Phillips et Felix, p. 312, pl. 4, figs. 6, 7.

1987 *Concavissimisporites ferniensis* (Pocock) n. comb. Fensome, p. 22, pl. 4, fig. 12.

Occurrence : Chassiron ; Angeac ; MCP273 ; Cuy-Saint-Fiacre ; Vergons (cf.) ; MCP706 (cf.).

Distribution temporelle : Kimméridgien supérieur–Albien (Paden Phillips et Felix, 1971a ; Fensome, 1987)

Comparaisons : cette espèce diffère des autres espèces du genre par la présence de verrues plates, de forme irrégulière et fusionnant parfois entre elles, séparées par un réseau de chenaux méandriques formant un réticulum négatif plus ou moins distinct. *Concavissimisporites ferniensis* est également similaire à *Verrucosisporites major*, qui diffère cependant par l'absence de réticulum négatif.

***Concavissimisporites gibberula*** (Kara-Murza, 1951) n. comb. (Pl. 5, figs. G, H)

1951 *Valanginella gibberula* n. sp. Kara-Murza, p. ? [document non consulté, non référencé]

1969 *Impardecispora gibberula* (Kara-Murza) n. comb. Venkatchala, Kar, et Raza, p. 124. [document non consulté, référencé]

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre ; Longfossé.

Distribution temporelle : Valanginien–Cénomaniens inférieur ( ?Kara-Murza, 1951 ; Burden et Hills, 1989 ; Burden et Langille, 1991).

Comparaisons : *Concavissimisporites gibberula* n. comb. diffère des autres espèces du genre par la présence de verrues très massives (>10µm) disposées irrégulièrement sur la surface de la spore. Elle diffère de *Concavissimisporites exquisitus* par la taille de ses verrues, plus grandes, leur disposition plus éparse, et la forme de la spore, plus triangulaire, à concave.

***Concavissimisporites informis*** Döring, 1965 (Pl. 5, fig. I)

1965 *Concavissimisporites informis* n. sp. Döring, p. 34, pl. 8, figs. 1–4.

Occurrence : MCP273 ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 ; MCP368 ; Orsimont.

Distribution temporelle : Berriasien–Albien (Döring, 1966 ; Médus, 1982).

Comparaisons : *Concavissimisporites informis* se distingue de *C. verrucosus* par sa taille, généralement plus petite, et la taille de ses verrues, proportionnellement plus grosses. Elle diffère de *C. irroratus* par sa taille, généralement plus grande, et la taille de ses verrues, proportionnellement plus grosses.

Remarque : Fensome (1987) considère *C. informis* comme synonyme de *C. apiverrucatus*. Cependant, *C. informis* ne présente pas la concentration verruqueuse apicale, caractéristique de la forme *apiverrucatus*.

***Concavissimisporites irroratus*** Paden Phillips et Felix, 1971a (Pl. 5, figs. J, K)

1971a *Concavissimisporites irroratus* n. sp. Paden Phillips et Felix, p. 314, pl. 4, figs. 8–10.

Occurrence : MCP273 ; MCP527 ; MCP368 ; Orsimont ; MCP706.

Distribution temporelle : Kimméridgien supérieur–Cénomaniens (Paden Phillips et Felix, 1971a ; Fensome, 1987).

Comparaisons : *Concavissimisporites irroratus* diffère des autres espèces du genre par son ornementation, composée de micro-verrues, donnant un aspect macrogranuleux à la spore.

***Concavissimisporites montuosus*** (Döring, 1964) Fensome, 1987 (Pl. 5, figs. L, M)

1964 *Tuberositriletes montuosus* n. sp. Döring, p. 1104, pl. 4, figs. 4–6.

1977 *Tuberositriletes grosseturbeculatus* (Bolchovitina) Döring ; Dörhöfer, pl. 4, fig. 4.

1987 *Concavissimisporites montuosus* (Döring) n. comb. Fensome, p. 23, pl. 4, fig. 2 ; pl. 5, figs. 1, 2.

Occurrence : Chassiron ; Cherves ; Angeac ; MCP273 ; Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 ; MCP368 ; Buissières ; Longueville (cf.).

Distribution temporelle : Oxfordien supérieur–Albien inférieur (Fensome, 1987).

Comparaisons : *Concavissimisporites montuosus* se distingue des autres espèces par la présence de verrues de 2–5µm, de taille relativement uniforme sur la même spore, caractéristiquement bien espacées.

Remarques : quelques spécimens observés à Chassiron, à Angeac, à Cuy-Saint-Fiacre, et à Longueville ont été identifiés comme *Concavissimisporites* sp. cf. *C. montuosus*, car ils présentent des verrues proportionnellement plus petites et/ou moins espacées (non illustré). *Concavissimisporites montuosus* est une forme très fréquente dans les assemblages du début du Crétacé Inférieur.

***Concavissimisporites pulcher* Dörrhöfer, 1977 (Pl. 5, fig. N)**

1977 *Concavissimisporites pulcher* n. sp. Dörrhöfer, p. 23, pl. 3, figs. 1, 2.

Occurrence : Chassiron.

Distribution temporelle : Tithonien–Valanginien inférieur (Dörrhöfer, 1977 ; Fensome, 1983 ; cette étude). Peu de publications font la mention de cette espèce, et il est possible qu'elle présente une distribution plus étendue. Ogg (1992) mentionne sa présence au sein de dépôts aptiens-albiens, mais ne fournit pas d'illustration.

Comparaisons : *Concavissimisporites pulcher* diffère des autres espèces de *Concavissimisporites* par la présence d'une concentration verruqueuse à la bordure de la commissure trilète. Elle est couverte par des verrues de petite taille, intermédiaires entre celles de *C. irroratus* et de *C. informis*.

***Concavissimisporites robustus* Dörrhöfer, 1977 (Pl. 5, figs. O, P)**

1977 *Concavissimisporites robustus* n. sp. Dörrhöfer, p. 25, pl. 3, figs. 3, 6.

Occurrence : Chassiron ; Angeac ; Cuy-Saint-Fiacre (cf.) ; Orsimont.

Distribution temporelle : Kimméridgien supérieur–Aptien inférieur (voir Tome 1, Chapitre IV, fig. IV.11).

Comparaisons : *Concavissimisporites robustus* se distingue des autres formes de *Concavissimisporites* par son exine uniformément épaisse (4–6µm), portant des verrues de taille et de disposition variables.

***Concavissimisporites uralensis* (Bolchovitina, 1961) Fensome, 1987 (Pl. 5, figs. Q, R-cf.)**

1961 *Lygodium uralense* n. sp. Bolchovitina, p. 88, pl. 27, fig. 6 ; pl. 35, fig. 3.

1987 *Concavissimisporites* sp. cf. *C. uralensis* (Bolchovitina) n. comb. Fensome, p. 24, pl. 3, fig. 18.

Occurrence : Chassiron ; Angeac ; MCP273 ; Brémontier (cf.) ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 (cf.) ; Orsimont (cf.).

Distribution temporelle : Cette forme est rarement observée, et a uniquement été rencontrée au sein de dépôts d'âge Berriasien, et d'âge Albien (Bolchovitina, 1961 ; Fensome, 1987). Sa présence à Chassiron étendrait sa distribution au Tithonien.

Comparaisons : *Concavissimisporites uralensis* peut être distinguée par la présence de quelques verrues apicales éparses, le reste de la spore, de forme généralement concave, étant pratiquement lisse.

Remarques : quelques spécimens observés au sein des assemblages d'Angeac, de Brémontier, d'Orsimont, et de MCP527, ont été identifiés comme *Concavissimisporites* sp. cf. *C. uralensis*, présentant une exine faiblement verruquée au niveau des régions radiales et interradianales (Pl. 5, fig. R).

***Concavissimisporites variverrucatus*** (Couper, 1958) Brenner, 1963 (Pl. 5, fig. S)

1958 *Concavissimisporites variverrucatus* n. sp. Couper, p. 142, pl. 22, figs. 4, 5.

1963 *Concavissimisporites variverrucatus* (Cookson) n. comb. Brenner, p. 59, pl. 14, fig. 4.

Occurrence : Chassiron ; Cherves ; Angeac ; MCP273 ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 ; MCP368 ; Orsimont ; MCP706.

Distribution temporelle : Jurassique Supérieur–Crétacé Supérieur ; forme très commune.

Comparaisons : *Concavissimisporites variverrucatus* se distingue des autres espèces de *Concavissimisporites* par la présence de verrues assez grandes, non uniformes, disposées aléatoirement sur la surface de la spore, plus ou moins rapprochées. L'espèce diffère de *C. montuosus* par sa forme, triangulaire à concave, la taille plus importante de ses verrues, et leur non uniformité. Similairement à *C. pulcher*, certaines formes peuvent présenter une accumulation plus importante de verrues aux abords de la commissure trilète, mais les spores de *C. variverrucatus* sont toujours plus robustes, et leurs verrues plus grandes.

***Concavissimisporites verrucosus*** Delcourt et Sprumont, 1955 emend. Delcourt, Dettmann, et Hughes, 1963 (Pl. 5, figs. T, U)

1955 *Concavissimisporites verrucosus* forme *verrucosus* n. sp. Delcourt et Sprumont, p. 25, pl. 2, fig. 1a.

1963 *Concavissimisporites verrucosus* Delcourt et Sprumont ; Delcourt, Dettmann, et Hughes, p. 285, pl. 42, figs. 5–7.

Occurrence : Angeac (cf.) ; MCP273 (cf.) ; Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 ; MCP368 ; Orsimont ; MCP706.

Distribution temporelle : Tithonien–Cénomanién (voir Tome 1, Chapitre V, figs. V.9, V.10) ; forme commune à partir du Valanginién, jusqu'à l'Aptien.

Comparaisons : cette espèce diffère des autres formes de *Concavissimisporites* par sa grande taille (souvent supérieure à 70µm), sa concavité marquée, et la présence de nombreuses verrues de relative petite taille, peu espacées. *Concavissimisporites verrucosus* est similaire à *C. crassatus*, mais diffère par son ornementation, moins éparse et plus robuste. Elle diffère de *C. informis* par sa taille plus importante, ainsi que ses verrues, comparativement plus petites. Similairement à *C. apiverrucatus*, cette forme peut présenter des accumulations verruqueuses plus importantes au niveau des apex. Elle diffère cependant par sa taille plus importante, et sa concavité bien plus marquée.

Remarque : certains spécimens, identifiés comme *Concavissimisporites* sp. cf. *C. verrucosus*, sont similaires à l'espèce, mais affichent une concavité moins marquée et/ou des verrues plus petites (non illustré).

Genre ***ISCHYOSPORITES*** Balme, 1957 emend. Fensome, 1987

Espèce type : *Ischyosporites crateris* Balme, 1957

Remarque : *Klukisporites* est ici considéré comme un synonyme d'*Ischyosporites*, en accord avec Fensome (1987).

***Ischyosporites crateris*** Balme, 1957 (Pl. 5, figs. V, W-cf.)

1957 *Ischyosporites crateris* n. sp. Balme, pp. 23–24, pl. 3, fig. 45 ; pl. 4, figs. 46, 47.

Occurrence : MCP527 (cf.) ; Longueville (cf.) ; Bully ; Archingeay.

Distribution temporelle : Oxfordien–Albien (Balme, 1957 ; Brenner, 1963).

Comparaisons : *Ischyosporites crateris* se distingue des autres espèces du genre par un épaississement très marqué de l'exine aux apex de la spore, et par la présence de muri épais (ca. 4µm) sur la face distale de la spore, formant un pattern de réticulation robuste, entourant des lumina larges (5–15µm), polygonales.

Remarque : certains spécimens présents dans les assemblages de Longueville et de MCP527, ont été identifiés comme *Ischyosporites* sp. cf. *C. crateris*, car ils présentent des muri comparativement plus épais (Pl. 5, fig. W).



***Ischyosporites disjunctus* Singh, 1971 (Pl. 5, fig. X ; Pl. 6, fig. A-cf.)**

1971 *Ischyosporites disjunctus* n. sp. Singh, p. 123, pl. 17, figs. 6, 7.

Occurrence : Chassiron (cf.) ; Cuy-Saint-Fiacre ; Jaunay-Clan (cf.).

Distribution temporelle : Oxfordien supérieur–Albien supérieur, Cénomaniens ? (Singh, 1971 ; Fensome, 1987 ; cette étude).

Comparaisons : cette espèce diffère des autres formes du genre par la présence de muri discontinus, formant une ornementation fovéo-réticulée imparfaite.

Remarque : certaines formes observées à Chassiron et à Jaunay-Clan ont seulement été conférées à l'espèce, car la discontinuité apparente des muri pourrait ici être due à la dégradation des spores (Pl. 6, fig. A).

***Ischyosporites pseudoreticulatus* (Couper, 1958) Döring, 1965 (Pl. 6, fig. B)**

1958 *Klukisporites pseudoreticulatus* n. sp. Couper, p. 138, pl. 19, figs. 8–10.

1965 *Ischyosporites pseudoreticulatus* (Couper) n. comb. Döring, pp. 42–43, pl. 22, figs. 5, 6.

Occurrence : Chassiron ; Cherves ; MCP273 ; Cuy-Saint-Fiacre (cf.) ; MCP368 ; Orsimont ; Vergons (cf.) ; Longueville ; Archingey (cf.).

Distribution temporelle : Kimméridgien supérieur–Albo-Cénomaniens (Couper, 1958 ; Brenner, 1963 ; Dörhöfer, 1979). Une publication (Robaszynski et al., 1985) mentionne cependant la présence de cette espèce dans des dépôts maastrichtiens des Pays-Bas.

Comparaisons : *Ischyosporites pseudoreticulatus* diffère des autres formes d'*Ischyosporites* par son ornementation fovéo-réticulée plus régulière, comprenant des muri assez fins méandriiformes, des lumina subcirculaires nombreuses, et un épaissement apical peu marqué.

***Ischyosporites punctatus* Cookson et Dettmann, 1958 (Pl. 6, fig. C)**

1958 *Ischyosporites punctatus* n. sp. Cookson et Dettmann, p. 104, pl. 16, figs. 1–4.

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre.

Distribution temporelle : Jurassique Supérieur–Cénomaniens (Cookson et Dettmann, 1958 ; Dettmann, 1963 ; Habib, 1970).

Comparaisons : *Ischyosporites punctatus* est similaire à *I. crateris*, mais diffère cependant par son ornementation fovéo-réticulée plus fine, ses lumina moins étendues et plus circulaires, et son épaissement apical légèrement moins marqué.

***Ischyosporites* sp. cf. *I. foveolatus*** (Pocock, 1964a) Fensome, 1987 (Pl. 6, figs. D, E)

1964a *Klukisporites foveolatus* n. sp. Pocock, pp. 194, 202, pl. 7, figs. 5, 6.

1987 *Ischyosporites foveolatus* (Pocock) n. comb. Fensome, p. 18.

Occurrence : Buissière ; Longueville ; Archingeay.

Distribution temporelle de *I. foveolatus* : Jurassique Supérieur–Crétacé Supérieur.

Remarque : les spécimens observés ici diffèrent de l'espèce originellement décrite par Pocock par leur ornementation fovéo-réticulée plus fine, présentant un nombre plus important de lumina circulaires. Ils sont cependant identiques au spécimen illustré par Burden et Hills (1989, pl. 6, figs. 23, 24), qu'ils identifient comme *Klukisporites foveolatus*.

Genre **TRILOBOSPORITES** Pant, 1954 ex Potonié, 1956

Espèce type : *Trilobosporites hannonicus* (Delcourt et Sprumont) Potonié, 1956

Remarques : Les spores de *Trilobosporites* ont été ici rapprochées de la famille des Lygodiaceae (Filatoff, 1975 ; Fensome, 1987 ; Falcon-Lang et al., 2007), afin de regrouper au sein d'un même groupe les spores verruquées caractéristiques du début du Crétacé Inférieur. Cependant, certains auteurs les considèrent plus proches des Dicksoniaceae (Abbinck et al., 2004). Comme *Concavissimisporites*, leur taxonomie est discutée dans le Chapitre II de ce tome. Les spores appartenant à *Trilobosporites* diffèrent de celles appartenant à *Concavissimisporites* par la présence de valvae plus ou moins massives au niveau des apex.

***Trilobosporites aequiverrucosus*** Dörhöfer, 1977 (Pl. 6, figs. F, G-cf.)

1977 *Trilobosporites aequiverrucosus* n. sp. Dörhöfer, pp. 53–54, pl. 10, figs. 1, 2, 4, 5 ; pl. 11, fig. 2.

Occurrence : Chassiron (cf.) ; Angeac ; MCP273 ; Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre (cf.) ; MCP527 ; MCP368 ; Orsimont (cf.).

Distribution temporelle : Tithonien inférieur–Barrémien inférieur (voir Tome 1, Chapitre IV, fig. IV.11).

Comparaisons : *Trilobosporites aequiverrucosus* se distingue des autres espèces du genre par la présence de valvae massives aux apex, couplée à la présence de verrues de tailles moyennes et uniformes, au niveau des zones radiales et interradales. Elle diffère de *T. canadensis*, qui présente des verrues beaucoup plus massives ; de *T. bernissartensis*, qui affiche un épaissement de l'exine marqué au niveau des zones interradales ; et de *T. valanjinensis*, qui arbore des verrues plus massives et moins uniformes.

Remarque : certains spécimens, comme F54.4 (Cuy-Saint-Fiacre ; Pl. 6, fig. G), ont été identifiés comme *Trilobosporites* sp. cf. *T. aequiverrucosus*, du fait de la forme de leurs valvae, moins arrondies, presque tronquées. Ces spores pourraient appartenir à des formes transitionnelles entre *T. aequiverrucosus* et *T. hannonicus*, cette dernière étant typique d'assemblages palynologiques plus jeunes.

***Trilobosporites aornatus* Döring, 1965 (Pl. 6, figs. I, J-cf.)**

1965 *Trilobosporites aornatus* n. sp. Döring, pp. 52–53, pl. 20, figs. 1, 2.

Occurrence : Chassiron ; Angeac ; Brémontier (cf.) ; MCP527.

Distribution temporelle : Kimméridgien inférieur–Barrémien supérieur (voir Tome 1, Chapitre IV, fig. IV.11).

Comparaisons : *Trilobosporites aornatus* diffère des autres espèces de *Trilobosporites* par l'absence totale d'ornementation, à l'exception de valvae généralement coniques (mais elles peuvent également être plates) discrètes aux apex de la spore.

Remarque : un spécimen appelé *Trilobosporites* sp. cf. *T. aornatus* a été identifié au sein de l'assemblage de Brémontier, présentant une exine interradiale comparativement plus fine que celle de l'espèce (Pl. 6, fig. J).

***Trilobosporites bolchovitinae* Dörhöfer, 1977 (Pl. 6, figs. K, L-cf.)**

1977 *Trilobosporites bolchovitinae* n. sp. Dörhöfer, p. 54, pl. 10, fig. 11.

Occurrence : Brémontier.

Distribution temporelle : Berriasien–Barrémien inférieur (Dörhöfer, 1977 ; Mohr, 1987).

Comparaisons : *Trilobosporites bolchovitinae* peut être distinguée par sa taille, généralement très grande (>80µm), son exine légèrement verruquée, à très légèrement maculée, et à ses valvae épaisses et tronquées.

Remarque : Un spécimen présentant une verrucation plus importante, et une taille inférieure à 60µm a été identifié comme *Trilobosporites* sp. cf. *T. bolchovitinae* au sein de l'assemblage de Brémontier (Pl. 6, fig. L).

***Trilobosporites canadensis* Pocock, 1962 (Pl. 6, fig. M)**

1962 *Trilobosporites canadensis* n. sp. Pocock, pp. 44–45, pl. 4, figs. 63–68.

Occurrence : Chassiron ; Angeac ; MPR273 (cf.) ; MPR527 (cf.) ; MPR368 (cf.) ; Archingeay (cf.).

Distribution temporelle : Kimméridgien supérieur–Barrémien inférieur (voir Tome 1, Chapitre IV, fig. IV.11).

Comparaisons : *Trilobosporites canadensis* se distingue par la présence de verrues peu nombreuses et très massives (en moyenne 9.5µm), et de valvae bulbeuses.

Remarque : La présence d'un spécimen dégradé attribué à *Trilobosporites* sp. cf. *T. canadensis*, au sein de l'assemblage d'Archingeay, correspond certainement à une forme remaniée des dépôts tithoniens sous-jacents (non illustré). D'autres formes conférées à cette espèce ont été observées au sein des palynoflores anglaises, présentant des verrues comparativement plus petites. Ces spécimens sont considérés comme des formes transitionnelles entre *T. aequiverrucosus* et *T. canadensis* (Pl. 6, fig. H).

***Trilobosporites domitus* Norris, 1969 (Pl. 6, fig. N)**

1969 *Trilobosporites domitus* n. sp. Norris, p. 591, pl. 106, figs. 9, 10, 12, 13.

Occurrence : Chassiron ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527.

Distribution temporelle : Tithonien inférieur–Barrémien/ ?Aptien inférieur (voir Tome 1, Chapitre V, fig. V.10).

Comparaisons : *Trilobosporites domitus* est similaire à *T. aornatus*, mais diffère par son exine uniformément plus épaisse (2–4µm), incorporant presque les valvae apicales, qui se distinguent cependant (l'exine pouvant atteindre 7µm dans cette zone), et par son ornementation légèrement granuleuse.

***Trilobosporites granulatus* Döring, 1965 (Pl. 6, fig. O)**

1965 *Trilobosporites granulatus* n. sp. Döring, p. 55, pl. 5, figs. 7, 8.

Occurrence : MCP273 ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527.

Distribution temporelle : Tithonien inférieur–Barrémien supérieur (voir Tome 1, Chapitre V, fig. V.10).

Comparaisons : *Trilobosporites granulatus* se distingue par sa surface micro-verruquée à granuleuse, son exine relativement épaisse, et ses valvae coniques à tronquées. Elle peut être considérée comme une forme intermédiaire entre *T. domitus* et *T. aequiverrucosus*.

***Trilobosporites hannonicus* (Delcourt et Sprumont, 1955) Potonié, 1956**

(Pl. 6, figs. P–R, R=cf.)

1955 *Concavisporites hannonicus* n. sp. Delcourt et Sprumont, p. 24, pl. 2, fig. 3.

1956 *Trilobosporites hannonicus* (Delcourt et Sprumont) n. comb. Potonié, p. 55.

Occurrence : Longueville ; MCP706.

Distribution temporelle : Valanginien supérieur–Albien supérieur (voir Tome 1, Chapitre V, fig. V.12).

Comparaisons : cette espèce se distingue principalement par la forme de ses valvae, qui s'étendent en périphérie de la spore, mais également en direction des pôles. Elles sont en général étendues et tronquées, légèrement verruquées ou lisses. L'exine est micro-verruquée à granuleuse. La forme des spores est distinctement concave.

***Trilobosporites humilis*** Delcourt et Sprumont, 1959 (Pl. 6, fig. T)

1959 *Trilobosporites humilis* n. sp. Delcourt et Sprumont, p. 42, pl. 3, fig. 6.

Occurrence : Longueville ; Bully (cf.).

Distribution temporelle : Hauterivien–Albien (Burden et Hills, 1989).

Comparaisons : Les spores de *Trilobosporites humilis* se distinguent par leur petite taille (<40µm), leur valvae peu développée et leur aspect irrégulièrement verruqué, l'ornementation étant composée de verrues assez plates, polygonales. L'exine interradiale comporte également des verrues disposées aléatoirement.

***Trilobosporites obsitus*** Norris, 1969 (Pl. 6, figs. U, V-cf.)

1969 *Trilobosporites obsitus* n. sp. Norris, pp. 590–591, pl. 106, figs. 7, 8.

Occurrence : Chassiron ; MCP273 (cf.).

Distribution temporelle : Oxfordien supérieur–Barrémien (Courtinat, 1989 ; Burden et Hills, 1989).

Comparaisons : *Trilobosporites obsitus* se distingue par sa forme triangulaire, son exine interradiale peu épaisse (1,5–3µm), ses valvae assez courtes et coniques, et la présence de verrues de taille variables, bien espacées, disposées irrégulièrement à la surface de la spore. Elle diffère de *T. canadensis* par la taille de ses verrues et de ses valvae, moins grandes ; de *T. aequiverrucosus* par ses valvae plus discrètes, ses verrues en général plus grandes et plus éparses, et son exine plus fine ; et de *T. valanjinensis* par ses valvae plus petites.

***Trilobosporites valanjinensis*** (Kara-Murza, 1954) Dörhöfer, 1977 (Pl. 6, figs. W, X)

1954 *Lygodium valanjinensis* n. sp. Kara-Murza, p. 61, pl. 8, fig. 4.

1977 *Trilobosporites valanjinensis* (Kara-Murza) n. comb. Dörhöfer, p. 57, pl. 10, fig. 8 ; pl. 11, fig. 10.

Occurrence : MCP273 ; Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre.

Distribution temporelle : Tithonien inférieur–Barrémien inférieur (voir Tome 1, Chapitre V, fig. V.10).

Comparaisons : voir *Trilobosporites aequiverrucosus* et *T. obsitus*.

Remarque : un spécimen observé au sein de la palynoflore de Brémontier a été identifié comme *Trilobosporites* sp. cf. *T. valanjinensis* (non illustré), du fait de sa taille, inférieure à la distribution proposée par Dörhöfer (58–89µm).

***Trilobosporites* sp. A** (Pl. 7, figs. A, B)

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre.

Description : Spore trilète, légèrement concave, présentant les caractéristiques du genre *Trilobosporites* (voir Fensome, 1987). Exine relativement fine (2µm) au niveau des zones interradiales, pouvant atteindre 8µm aux zones apicales, formant des valvae bulbeuses ou légèrement écrasées. Ornementation éparse, verruco-rugulée, correspondant à des verrues de petite taille (1–2µm), mal délimitées et perforées, fusionnant parfois entre elles pour former une rugula sinueuse et fine.

Taille : 70–74µm (seulement deux spécimens observés).

Comparaisons : La forme générale des spores, notamment des valvae, rappelle les espèces *T. aequiverrucosus* et *T. valanjinensis*. *Trilobosporites* sp. A diffère cependant par son ornementation verruco-rugulée, n'ayant été observée chez aucune autre forme du genre.

**Famille** : Anemiaceae

Genre **APPENDICISPORITES** Weyland et Krieger, 1953

Espèce type : *Appendicisporites tricuspидatus* Weyland et Greifeld in Weyland et Krieger, 1953

Remarque : Le genre *Plicatella* Maljavkina est très similaire à *Appendicisporites*, mais diffère par la projection des côtes distales au-delà du corps central, pour former des appendices. Chez *Appendicisporites*, les côtes distales fusionnent avant de former les appendices, qui se présentent alors en un seul bloc, et non en un ensemble de côtes plus ou moins fusionnées (Burden et Hills, 1989). Cette différence est ici considérée comme insuffisante pour séparer ces deux genres, et seulement *Appendicisporites* est utilisé pour les deux types de formes. Comme *Plicatella* a été créé avant *Appendicisporites*, toutes les formes correspondant aux

caractéristiques morphologiques des deux genres devraient logiquement être appelées *Plicatella*, par principe d'antériorité. Cependant, l'usage ultérieur de ces deux formes par différents auteurs a largement privilégié l'utilisation du genre *Appendicisporites*. Ce genre est donc préféré ici.

***Appendicisporites bifurcatus* Singh, 1964 (Pl. 7, figs. C, D)**

1964 *Appendicisporites bifurcatus* n. sp. Singh, p. 54, pl. 5, figs. 1–5.

Occurrence : Longueville ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Barrémien/Aptien–Cénomaniens (Singh, 1964 ; Gradstein et al., 1976 ; Azéma et al., 1990). Barss et al. (1979) mentionnent la présence de cette espèce au sein de dépôts coniaciens, étendant potentiellement la distribution de l'espèce.

Comparaisons : *Appendicisporites bifurcatus* se distingue des autres formes d'*Appendicisporites* par la présence d'appendices courts, pleins, et par la présence de nombreuses côtes fines (2 $\mu$ m) et serrées (séparées par 0,5 $\mu$ m), présentant la même organisation sur la face proximale et sur la face distale, dont les côtes bordant la commissure trilète fusionnent pour former une margo de 5 $\mu$ m d'épaisseur. Cette espèce est similaire à *A. selligii*, mais diffère par la présence d'une margo bordant la commissure trilète, et par la non projection des côtes au sein des appendices.

***Appendicisporites crickmayii* Pocock, 1964a (Pl. 7, fig. E)**

1964a *Appendicisporites crickmayii* n. sp. Pocock, p. 163, pl. 3, fig. 4.

Occurrence : MCP706 ; Bully.

Distribution temporelle : ?Hauterivien supérieur–Albien inférieur (Burden et Hills, 1989). Burden et Hills (1989) proposent une distribution s'échelonnant du Valanginien à l'Albien inférieur, en questionnant la portion couvrant le Valanginien–Hauterivien inférieur.

Comparaisons : cette espèce se distingue principalement par l'ornementation de ses côtes, rugulées (« corruguées »), par ses appendices courts et bulbeux, et par le développement d'une margo d'environ 2 $\mu$ m à la périphérie de l'exine, donnant à cette dernière, et aux appendices, un aspect feuilleté.

***Appendicisporites crimensis* (Bolchovitina, 1961) Pocock, 1964a (Pl. 7, figs. F, G)**

1961 *Anemia crimensis* n. sp. Bolchovitina, p. 55, pl. 15, fig. 8 ; pl. 17, fig. 7.

1964a *Appendicisporites* cf. *A. crimensis* (Bolchovitina) n. comb. Pocock, pp. 168–169, pl. 4, figs. 1–3, 6.

1971 *Plicatella* sp. 1 type 2 Herngreen, pl. 1, figs. 10, 11.



Occurrence : Orsimont ; Vergons ; Longueville ; Jaunay-Clan (cf.).

Distribution temporelle : ?Hauterivien– ?Albien (Singh, 1964 ; voir discussion sur *A. crimensis*, Tome 1, Chapitre V, section 4.1).

Comparaisons : *Appendicisporites crimensis* peut être distinguée par ses appendices courts et claviformes (voir « Clava »). Elle présente une forme générale et une face proximale similaire à celle d'*A. erdtmanii*, mais diffère par la forme de ses appendices, et par son ornementation distale, dont les côtes sont arrangées différemment.

Remarques : Pocock (1964a) décrit cette forme en la conférant uniquement à l'espèce initialement décrite par Bolchovitina, car les spécimens qu'il observe sont semblables, mais différent de l'illustration fournie par Bolchovitina (1961) en Pl. 15. Ils ne présentent pas les appendices claviformes, caractéristiques d' *A. crimensis*. Il se trouve que les spécimens de Longueville, et d'Orsimont, identifiés comme *Plicatella* sp. 1 type 2 par Hengreen (1971), correspondent à l'holotype de Bolchovitina. Les mentions ultérieures de cette espèce se basent principalement sur des spécimens similaires à ceux de Pocock, biaisant la distribution temporelle réelle de l'espèce. C'est le cas de Burden et Hills (1989, pl. 2, figs. 7, 8), qui illustrent un spécimen très différent de l'holotype de Bolchovitina, correspondant peut être plus à *A. crickmayii*.

Les spécimens nommés *Plicatella crimensis* (Bolchovitina) Dörhöfer par Dörhöfer (1977, pl. 7, figs. 9, 14) ne correspondent pas à l'espèce décrite et illustrée par Bolchovitina.

***Appendicisporites erdtmanii*** Pocock, 1964a (Pl. 7, figs. H, I)

1964a *Appendicisporites erdtmanii* n. sp. Pocock, pp. 167–168, pl. 3, fig. 17.

Occurrence : Longueville ; MCP706 ; Archingeay ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Hauterivien–Cénomaniens (Burden et Hills, 1989 ; cette étude).

Comparaisons : *Appendicisporites erdtmanii* se distingue par ses marges interradianales convexes, ses appendices très courts, pleins, et son ornementation distale. Celle-ci est composée par 3–5 côtes pour chaque région interradianale, séparées entre elles par 1µm, et par une zone triangulaire de 15–20µm, formée par les côtes au niveau du pôle distal. Cette espèce est très similaire à *A. tricornitatus* (voir plus bas), qui diffère cependant par sa plus petite taille (ca. 35µm), sa forme triangulaire, et sa zone triangulaire distale proportionnellement plus petite (Singh, 1971). D'après Singh (1971), certains spécimens illustrés par Couper (1958), et identifiés comme *Appendicisporites tricornitatus* (pl. 17, figs. 8, 9), correspondent en fait à la forme *erdtmanii*.

Remarque : certains spécimens présentant des appendices plus marqués et/ ou des côtes plus rapprochées ont été identifiés comme *Appendicisporites* sp. cf. *A. erdtmanii* au sein des assemblages de Longueville, d'Archingeay, et de Jaunay-Clan (non illustrés).

***Appendicisporites fucosus*** Vavrdová, 1964 *sensu* Azéma et Ters, 1971 (Pl. 7, figs. J, K)

1971 *Appendicisporites fucosus* Vavrdová, Azéma et Ters, pl. 1, fig. K.

Occurrence : Archingeay ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Remarque : Cette espèce est très peu mentionnée dans la littérature, et n'ayant pas eu accès à la publication de Vavrdová, j'ai basé mon identification sur la ressemblance entre les spécimens observés et la spore illustrée par Azéma et Ters.

Comparaisons ; cette forme se distingue des autres espèces du genre par sa grande taille (>90µm), le contour subcirculaire du corps central, la présence de nombreuses côtes fines et serrées sur les faces proximales et distales, et la présence de longs appendices, fins et pleins, parfois bifurqués et perforés à leurs extrémités.

***Appendicisporites insignis*** (Markova, 1961) Chlonova, 1976 (Pl. 7, figs. L, M-cf.)

1961 *Anemia insignis* n. sp. Markova in Samoilovitch et Mtchedlishvili, p. 76, pl. 19, figs. 3–5.

1976 *Appendicisporites insignis* (Markova) n. comb. Chlonova, p. 42, pl. 7, figs. 1, 2.

Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau (cf.).

Distribution temporelle : Cénomaniens–Turonien (Singh, 1983).

Comparaisons : cette espèce se distingue par la présence de côtes épaisses et fortement ondulées, séparées par des chenaux de 1–2µm d'épaisseur, disposées parallèlement les unes par rapport aux autres sur la face distale, et s'étendant au-delà du corps central dans les régions apicales pour former des appendices multiples.

Remarque : quelques spécimens présents à Saint-Nadeau ont uniquement été conférés à cette espèce, car, bien que similaires, ils ne présentent pas les côtes ondulées caractéristiques de la forme (Pl. 7, fig. M).

***Appendicisporites jansonii*** Pocock, 1962 (Pl. 7, figs. N, O-cf.)

1962 *Appendicisporites jansonii* n. sp. Pocock, pp. 37–38, pl. 2, fig. 23.

1977 *Plicatella jansonii* (Pocock) n. comb. Dörhöfer, p. 52.

Occurrence : Longueville.

Distribution temporelle : Berriasien–Turonien (Burden et Hills, 1989 ; Azéma et al., 1990 ; Mohr et Gee, 1992).

Comparaisons : *Appendicisporites jansonii* diffère des autres espèces d'*Appendicisporites* par ses appendices, très courts mais larges (tronqués), dont l'extension ne modifie pas la forme caractéristiquement triangulaire de la spore, couplée à la présence de côtes relativement fines et serrées, qui fusionnent au niveau de l'exine périphérique des appendices.

Remarque : la présence d'un spécimen identifié comme *Appendicisporites* sp. cf. *A. jansonii* est notée dans l'assemblage de Longueville. Ce dernier affiche une organisation des côtes similaire, mais des appendices courts, pleins, et coniques, non caractéristiques de l'espèce (Pl. 7, fig. O).

***Appendicisporites parviangulatus* Döring, 1966 (Pl. 7, figs. P, Q)**

1966 *Appendicisporites parviangulatus* n. sp. Döring, p. 109, pl. 3, figs. 4–6.

1977 *Plicatella parviangulata* (Döring) n. comb. Dörhöfer, p. 51, pl. 7, figs. 4, 12.

Occurrence : Brémontier ; Archingeay.

Distribution temporelle : Berriasien–Albo-Cénomaniens (Dörhöfer, 1977 ; cette étude).

Comparaisons : cette espèce se distingue par son corps central subtriangulaire à subcirculaire, ses appendices très peu proéminents, et par son pattern de cicatricosation. Celui-ci est composé d'une à deux côtes fines par région interradianales sur la face proximale, et d'une zone triangulaire en face distale, formée par l'intersection de trois côtes interradianales, traversées par deux autres côtes parallèles. Les côtes sont caractéristiquement bien espacées (environ 8µm).

***Appendicisporites potomacensis* Brenner, 1963 (Pl. 7, figs. R, S-cf.)**

1963 *Appendicisporites potomacensis* n. sp. Brenner, p. 46, pl. 6, figs. 4, 5.

Occurrence : Bully ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Tithonien supérieur–Cénomaniens (Norris, 1969 ; Doyle, 1979 ; Burden et Hills, 1989).

Comparaisons : cette espèce est similaire à *Appendicisporites erdtmanii* et à *A. tricornitatus*, mais se distingue par ses côtes plus fines et plus espacées.

Remarque : un spécimen intermédiaire entre *Appendicisporites potomacensis* et *A. erdtmanii* a été observé au sein de l'assemblage de Jaunay-Clan, et appelé *Appendicisporites* sp. cf. *A. potomacensis* (Pl. 7, fig. S).

***Appendicisporites problematicus* (Burger, 1966) Singh, 1971 (Pl. 7, figs. T, U)**

1966 *Plicatella problematica* n. sp. Burger, p. 245, pl. 10, fig. 3.

1971 *Appendicisporites problematicus* (Burger) n. comb. Singh, pp. 63–64, pl. 6, figs. 1–6.

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre ; MCP368 ; Vergons ; Buissières ; MCP706 ; Bully (cf.) ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Jurassique Supérieur–Crétacé Supérieur.

Comparaisons : *Appendicisporites problematicus* se distingue par la présence de côtes assez épaisses et espacées, ondulées, et par la présence d'une côte équatoriale fine, dont l'aspect et la forme biseautée rappellent le cingulum caractéristique de *Camarozonosporites*.

***Appendicisporites robustus* Kemp, 1970 (Pl. 7, figs. V, W)**

1970 *Appendicisporites robustus* n. sp. Kemp, pp. 99–101, pl. 16, figs. 4–8.

Occurrence : Longueville ; Archingeay ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Barrémien–Cénomaniens (Kemp, 1970 ; cette étude). Courtinat (1984) note la présence de l'espèce au sein de dépôts d'âge Berriasien–Valanginien, mais ne l'illustre pas.

Comparaisons : *Appendicisporites robustus* diffère des autres espèces du genre par la présence de côtes perforées très épaisses (6–7 $\mu$ m), d'appendices tronqués, et d'un labrum de 0,5–1,5 $\mu$ m d'épaisseur se développant au niveau de la zone équatoriale

Remarque : certains spécimens présents à Jaunay-Clan et dans l'assemblage barrémien anglais ont seulement été conférés à cette espèce, car ils présentent des côtes moins épaisses et/ou non perforées.

***Appendicisporites sellिंगii* Pocock, 1964a (Pl. 7, fig. X ; Pl. 8, fig. A)**

1964a *Appendicisporites sellिंगii* n. sp. Pocock, pp. 163–164, pl. 3, figs. 5–8.

Occurrence : Longueville ; MCP706 ; Bully ; Archingeay ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Barrémien supérieur–Cénomaniens (cette étude ; voir Tome 1, Chapitre III, section 3.1).

Comparaisons : cette espèce est très similaire à *Appendicisporites bifurcatus* ; voir la section « comparaisons » de cette espèce pour les différences entre ces deux formes. Cette espèce ressemble également à *A. tricornitatus*, mais Pocock indique la présence d'une double couche d'exine au niveau de la zone interradielle d'*A. sellिंगii*, absente des spécimens d'*A. tricornitatus*. Les côtes distales présentent également un arrangement différent, et les côtes d'*A. sellिंगii* fusionnent parfois au niveau des appendices et non au niveau du corps central, comme c'est le cas chez *A. tricornitatus*.

Remarque : Un spécimen présentant des côtes légèrement plus épaisses que celle de l'espèce décrite par Pocock a été observé au sein de l'assemblage de Jaunay-Clan, et a été nommé *Appendicisporites* sp. cf. *A. selligii* (non illustré).

***Appendicisporites spinosus*** Pocock, 1964a (Pl. 8, figs. B, C-cf.)

1964a *Appendicisporites spinosus* n. sp. Pocock, pp. 169–170, pl. 4, figs. 8, 9.

Occurrence : Bully ; Archingeay (cf.) ; Jaunay-Clan (cf.).

Distribution temporelle : Aptien supérieur–Cénomaniens inférieur (Antonescu et Sandulescu, 1985 ; Burden et Hills, 1989).

Comparaisons : *Appendicisporites spinosus* diffère des autres espèces d'*Appendicisporites* par la présence de longues spinules ou de processus baculés (1,8–4µm) s'insérant irrégulièrement à la surface des côtes des faces proximales et distales. Elle est caractérisée par des côtes assez fines (1µm), et espacées (4µm).

Remarque : certains spécimens présentant des processus baculés plus longs que ceux caractérisant l'espèce ont été identifiés comme *Appendicisporites* sp. cf. *A. spinosus* au sein des assemblages d'Archingeay et de Jaunay-Clan (Pl. 8, fig. C).

***Appendicisporites tricornitatus*** Weyland et Greifeld, 1953 (Pl. 8, figs. D, E)

1953 *Appendicisporites tricornitatus* n. sp. Weyland et Greifeld, p. 43, pl. 11, fig. 52.

Occurrence : Longueville ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Purbeckien–Crétacé Supérieur (Mamczar, 1968 ; Singh, 1964).

Comparaisons : *Appendicisporites tricornitatus* présente le même pattern d'ornementation qu'*A. erdtmanii*, mais diffère par sa plus petite taille (ca. 35µ), sa forme triangulaire, ses appendices généralement légèrement plus grands, et sa zone triangulaire distale proportionnellement plus petite (Singh, 1971, voir *Appendicisporites erdtmanii*).

Remarque : certaines formes présentant des appendices trop peu développés et/ou une ornementation distale légèrement différente de l'ornementation typique d'*A. tricornitatus* (voir *A. erdtmanii*), ont ici été appelés *Appendicisporites* sp. cf. *A. tricornitatus*. Ils ont été observés au sein des assemblages de Longueville et de Jaunay-Clan (non illustrés).

***Appendicisporites tricuspидatus*** Weyland et Greifeld in Weyland et Krieger, 1953

(Pl. 8, fig. F)

1953 *Appendicisporites tricuspидatus* n. sp. Weyland et Greifeld, p. 42, pl. 11, fig. 54.

Occurrence : Archingeay ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Aptien–Sénonien (Weyland et Greifeld, 1953 ; Baltés, 1965).

Comparaisons : *Appendicisporites tricuspidatus* est une forme très distinctive, qui peut être aisément reconnue grâce à la présence de trois longs appendices filiformes, mesurant chacun entre 50 et 70µm en moyenne.

***Appendicisporites undosus* Hedlund, 1966 (Pl. 8, figs. G, H)**

1966 *Appendicisporites undosus* n. sp. Hedlund, p. 16, pl. 4, fig. 2.

Occurrence : Archingeay ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Albien supérieur–Campanien inférieur (Hedlund, 1966 ; May, 1972 ; Braman, 2001).

Comparaisons : *Appendicisporites undosus* se distingue des autres espèces du genre par ses côtes fines, bien espacées et ondulées, qui ne fusionnent pas aux appendices, mais forment plutôt des appendices multiples, similairement à *A. insignis*. Elle diffère cependant de cette espèce par l'ornementation de sa face distale, identique à celle de la face proximale, composée de trois ensembles de côtes interradianales parallèles à la zone équatoriale, et par ses côtes plus fines et plus espacées.

Remarque : certains spécimens présents à Archingeay présentent des côtes légèrement plus épaisses, et ont donc été identifiés comme *Appendicisporites* sp. cf. *A. undosus* (non illustré).

***Appendicisporites witzkei* (Ravn, 1995) n. comb. (Pl. 8, figs. I, J)**

1995 *Plicatella witzkei* n. sp. Ravn, pp. 67–68, pl. 7, figs. 1–4.

Occurrence : Saint-Nadeau.

Distribution temporelle : Albien moyen–Cénomaniens (Ravn, 1995) : espèce très peu mentionnée, pouvant présenter une distribution plus étendue.

Comparaisons : *Appendicisporites witzkei* est très similaire à *A. sellingii*, mais diffère par des côtes plus fines, et plus espacées. La taille du spécimen observé ici (57µm) est légèrement supérieure à la fourchette de tailles indiquée par Ravn (43–48µm).

***Appendicisporites* sp. cf. *A. bilateralis* Singh, 1971 (Pl. 8, fig. K)**

1971 *Appendicisporites bilateralis* n. sp. Singh, pp. 56–57, pl. 4, figs. 6–8.

1977 *Plicatella bilateralis* (Singh) n. comb. Dörhöfer, p. 52.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle d'*A. bilateralis* : Valanginiens–Cénomaniens (Srivastava, 1979 ; Burden et Hills, 1989).

Comparaisons : cette espèce est aisément distinguable des autres formes du genre par son pattern d'ornementation distal, correspondant à trois ensembles de côtes interradiales, comportant 5–7 côtes pour deux des trois régions, et 2–3 côtes pour la troisième région.

Remarque : les spécimens observés à Jaunay-Clan présentent la même organisation distale que l'espèce, mais possèdent des côtes plus robustes et moins nombreuses que celles de la forme originellement décrite par Singh.

***Appendicisporites* sp. cf. *A. concentricus*** Kemp, 1970 (Pl. 8, figs. L, M)

1970 *Appendicisporites concentricus* n. sp. Kemp, p. 99, pl. 15, figs. 5–8 ; pl. 16, figs. 1–3.

Occurrence : Orsimont.

Distribution temporelle d'*A. concentricus* : Barrémien–Albien (Kemp, 1970).

Comparaisons : les spécimens observés à Orsimont sont similaires à l'espèce décrite par Kemp, présentant le même arrangement des côtes proximales et distales, ces dernières fusionnant à l'équateur et aux apex pour former un épaissement interr radial et apical marqués, caractéristiques de l'espèce (l'épaissement apical correspond aux appendices, arrondis et épais). Cependant, les formes d'Orsimont diffèrent d'*Appendicisporites concentricus* par l'épaisseur de leurs côtes, significativement plus importante (ca. 4–7 $\mu$ m au lieu de 1,5–3 $\mu$ m).

Genre ***CICATRICOSISPORITES*** Potonié et Gelletich, 1933

Espèce type : *Cicatricosisporites dorogensis* Potonié et Gelletich, 1933

***Cicatricosisporites abacus*** Burger, 1966 (Pl. 8, fig. N)

1966 *Cicatricosisporites abacus* n. sp. Burger, p. 242, pl. 7, fig. 3.

Occurrence : Chassiron ; Angeac ; MCP273 ; MCP527.

Distribution temporelle : Kimméridgien supérieur–Albien (voir Tome 1, Chapitre III, fig. III.4) ; forme très commune dans les dépôts tithoniens–valanginiens, rare dans les dépôts plus jeunes.

Comparaisons : cette espèce se distingue par sa forme triangulaire à fortement concave, ses trois ensembles de côtes distales et proximales parallèles à l'équateur, et son exine uniformément épaisse (5–6 $\mu$ m).



Remarque : les spécimens identifiés comme *Cicatricosisporites* sp. cf. *C. sternum sensu* Burger, 1966 au sein de la palynoflore d'Angeac (Polette et al., 2018, fig. 3), correspondraient plus à *Cicatricosisporites abacus*.

***Cicatricosisporites annulatus*** Archangelsky et Gambero, 1966 (Pl. 8, figs. O–Q)

1966 *Cicatricosisporites annulatus* n. sp. Archangelsky et Gambero, p. 368, pl. 2, figs. 6–8.

Occurrence : Orsimont ; Buissières ; Vergons, Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Crétacé Inférieur–Crétacé Supérieur (Singh, 1971).

Comparaisons : *Cicatricosisporites annulatus* diffère des autres espèces de *Cicatricosisporites* par son ornementation distale, composée de deux ensembles de côtes, dont le premier se développe parallèlement à l'équateur, formant un demi-cercle épousant les contours de la spore, et dont le second traverse obliquement la face distale, perpendiculairement au premier ensemble. Les spécimens observés ici possèdent des côtes plus épaisses et moins nombreuses que celles illustrées par Singh (1971, pls. 6, 7), et par Dörhöfer (1977, pl. 6).

***Cicatricosisporites australiensis*** (Cookson, 1954) Potonié, 1956 (Pl. 8, figs. R, S)

1954 *Mohriasporites australiensis* n. sp. Cookson, p. 123, fig. 2d.

1956 *Cicatricosisporites australiensis* (Cookson) n. comb. Potonié, p. 48.

Occurrence : MCP273 ; MCP527 ; MCP368 ; Orsimont ; Longueville ; MCP706.

Distribution temporelle : Jurassique Supérieur–Crétacé Supérieur (Norris, 1969 ; Singh, 1971).

Comparaisons : *Cicatricosisporites australiensis* est similaire à *C. mohrioides*, qui diffère par la présence de côtes plus épaisses et ondulées, *C. australiensis* étant caractérisée par la présence de nombreuses côtes proximales et distales très fines et serrées, séparées par des chenaux de 0,5–1µm. Dettmann (1963) considérait cependant ces deux espèces comme synonymes, mais je suis ici en accord avec les déterminations et re-descriptions de Singh (1971), qui juge les deux espèces morphologiques distinctes, bien qu'elles aient potentiellement pu appartenir à la même espèce biologique (voir remarques *Cicatricosisporites mohrioides*, p. 62).

Remarque : Les spécimens identifiés comme *C. dorogensis* par Pocock (1962, pl. 2, figs. 35, 36) sont ici considérés comme appartenir à *C. australiensis*.

***Cicatricosisporites brevilaesuratus*** Couper, 1958 *sensu* Norris, 1969 (Pl. 8, fig. T)

1958 *Cicatricosisporites brevilaesuratus* n. sp. Couper, p. 138, pl. 18, figs. 1–3.

1969 *Cicatricosisporites brevilaesuratus* Couper ; Norris, pl. 105, fig. 3.

Occurrence : Chassiron ; Cherves ; MCP273.

Distribution temporelle de *C. brevilaesuratus* : Tithonien–Cénomaniens (Norris, 1969 ; Groot et Groot, 1962).

Remarque : les spécimens observés ici correspondent à la vue équatoriale de la spore, et sont identiques au spécimen illustré par Norris, présenté également en vue équatoriale. Cependant, l'impossibilité d'observer la spore en vue proximale ou distale ne permet pas d'affilier avec certitude ces formes à *C. brevilaesuratus*.

***Cicatricosisporites crassistriatus*** Burger, 1966 (Pl. 8, fig. U)

1966 *Cicatricosisporites crassistriatus* n. sp. Burger, p. 241, pl. 7, fig. 3.

Occurrence : MCP368 ; Buissières ; Vergons.

Distribution temporelle : Berriasien supérieur–Cénomaniens supérieur (Dörhöfer, 1977 ; Dörhöfer et Norris, 1977 ; Fechner et Dargel, 1989).

Comparaisons : *Cicatricosisporites crassistriatus* se distingue par sa taille généralement imposante, et par la présence d'épaisses côtes ondulées, séparées par des chenaux de 5–7 $\mu$ m, ne présentant pas le même arrangement sur la face proximale et la face distale, cette dernière étant composée de 6–8 côtes disposées en éventail, se rejoignant à un apex.

***Cicatricosisporites exilioides*** (Maljavkina, 1949) Dörhöfer, 1977 (Pl. 8, figs. V, W)

1949 *Plicatella trichacantha exiliformis* n. sp. Maljavkina, p. 61, pl. 12, fig. 2.

1953 *Anemia exilioides* (Maljavkina) n. comb. Bolchovitina, p. 37, pl. 4, figs. 7, 8.

1977 *Cicatricosisporites exilioides* (Maljavkina) n. comb. Dörhöfer, p. 37, pl. 7, fig. 2 ; pl. 9, fig. 2.

Occurrence : MCP273 ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP368 ; Orsimont ; Vergons ; Buissières ; MCP706 ; Bully ; Archingeay ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Tithonien–Cénomaniens (Voronova et Teslenko, 1977 ; Burden et Hills, 1989 ; Singh, 1971 ; cette étude).

Comparaisons : cette espèce peut être différenciée par sa forme triangulaire ou subtriangulaire, et par son ornementation, composée de côtes de taille moyenne (2,5–5 $\mu$ m), séparées par des chenaux très fins (0,5–2 $\mu$ m), les côtes proximales étant arrangées en trois ensembles de 5–7 côtes parallèles à l'équateur, et les côtes distales pouvant présenter la même organisation ou une organisation légèrement différente (voir Singh, 1971, pl. 8, figs. 2, 6).

***Cicatricosisporites grabowensis*** Döring, 1965 (Pl. 8, fig. X)

1965 *Cicatricosisporites grabowensis* n. sp. Döring, pp. 49–50, pl. 21, figs. 3, 4.

Occurrence : Chassiron.

Distribution temporelle : Tithonien–Valanginien inférieur (Brideaux et Fisher, 1976 ; Dörhöfer, 1979) ; peu de mentions de cette espèce dans la littérature.

Comparaisons : *Cicatricosisporites grabowensis* est similaire à *C. crassistriatus*, mais se distingue par ses côtes plus fines, ondulées aussi, et par son ornementation distale, composée de trois ensembles de côtes parallèles à l'équateur, dont les plus internes forment une zone triangulaire au niveau du pôle distal. Les côtes distales s'étendent légèrement au-delà du corps central au niveau des apex, sans fusionner.

***Cicatricosisporites hallei*** Delcourt et Sprumont, 1955 (Pl. 9, figs. A, B ; Pl. 10, fig. A-cf.)

1955 *Cicatricosisporites hallei* n. sp. Delcourt et Sprumont, pp. 17–19, pl. 1, fig. 1.

Occurrence : Angeac ; Longueville ; MCP706 ; Bully.

Distribution temporelle : Tithonien–Cénomaniens (Couper et Hughes, 1963 ; Singh, 1971).

Comparaisons : *Cicatricosisporites hallei* se distingue par ses côtes fines et espacées, dont les côtes distales s'arrangent en deux ensembles, l'un parallèle à l'équateur, et l'autre oblique au premier, les deux ensembles se rejoignant au niveau du pôle distal (Singh, 1971). L'espèce est similaire à *C. venustus*, cette dernière différant cependant par son ornementation distale, composée de trois ensembles de côtes, sa taille généralement plus petite, et ses côtes plus fines (<1µm).

Remarque : un spécimen observé au sein de l'assemblage de Brémontier a été identifié comme *Cicatricosisporites* sp. cf. *C. hallei*, présentant des côtes plus épaisses et des ponctuations sur certaines d'entre elles. Il peut potentiellement se rapprocher de *C. mohrioides* (Pl. 10, fig. A).

***Cicatricosisporites hughesi*** Dettmann, 1963 (Pl. 9, figs. C, D)

1963 *Cicatricosisporites hughesi* Dettmann, pp. 55–56, pl. 10, figs. 6–16.

Occurrence : Vergons ; MCP706 ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : ?Berriasien–Sénonien (Singh, 1971 ; Burden et Hills, 1989). Cette espèce a été abondamment citée dans la littérature, et apparaît principalement dans les publications traitant du Crétacé Inférieur. Cependant, Sarjeant et al. (1992) notent sa présence au sein de dépôts tithoniens, sans l'illustrer.

Comparaisons : cette espèce diffère des autres *Cicatricosisporites* par ses côtes fines (2–3µm), sinueuses, bien espacées (5–8µm), présentant des différences d'épaisseur formant ponctuellement des crêtes, et par son ornementation distale, arrangée soit en trois ensembles de côtes parallèles à l'équateur, soit en deux ensembles de côtes de tailles décroissantes parallèles à l'équateur (voir Dettmann, 1963, pl. 10, figs. 10, 11). *Cicatricosisporites hughesi* présente des côtes bien plus fines que celles de *C. crassistriatus* et de *C. grabowensis*.

Remarque : quelques spécimens ressemblant à l'espèce ont été observés au sein de l'assemblage de Jaunay-Clan. Présentant un trop mauvais état de conservation pour permettre d'affirmer leur appartenance à cette forme, ils y ont uniquement été conférés.

***Cicatricosisporites ludbrooki* Dettmann, 1963 (Pl. 9, fig. E)**

1963 *Cicatricosisporites ludbrooki* Dettmann, p. 54, pl. 9, figs 17–22.

Occurrence : MCP527 ; Cuy-Saint-Fiacre ; Buissières ; Vergons (cf.).

Distribution temporelle : Valanginien inférieur–Cénomaniens inférieur (voir Tome 1, Chapitre V, fig. V.10).

Comparaisons : *Cicatricosisporites ludbrooki* est similaire à *C. australiensis* et à *C. mohrioides*, mais se distingue par sa taille généralement plus grande, son contour triangulaire plus élancé (triangulaire pour *C. australiensis*, convexe/triangulaire pour *C. mohrioides*), ses côtes proportionnellement plus épaisses (*C. australiensis*, plus variable pour *C. mohrioides*), souvent plus espacées, et d'épaisseur plus homogène (contrairement à *C. mohrioides*).

Remarque : certaines formes observées dans les assemblages de Cuy-Saint-Fiacre, de Buissière, et de Vergons, présentent des similarités avec *C. ludbrooki*, mais diffèrent par la présence de côtes plus épaisses. Elles ont donc été identifiées comme *Cicatricosisporites* sp. cf. *C. ludbrooki* (non illustré).

***Cicatricosisporites magnus* Döring, 1965 (Pl. 9, figs. F, G)**

1965 *Cicatricosisporites magnus* n. sp. Döring, p. 49, pl. 15, figs. 1, 2 ; pl. 16, fig. 1.

Occurrence : Chassiron ; Cuy-Saint-Fiacre ; Archingeay.

Distribution temporelle : Purbeckien–?Albien (Döring, 1965 ; Sinagolu et Erkmen, 1980). Oлару (1978) note la présence de l'espèce au sein de dépôts santoniens de Roumanie.

Comparaisons : cette espèce se distingue par sa grande taille (>70µm), ses côtes de taille moyenne (2,5–4,5µm), serrées, et par son ornementation distale, formée par trois ensembles de côtes parallèles à l'équateur, formant une zone triangulaire au niveau du pôle distal.

***Cicatricosisporites mohrioides*** Delcourt et Sprumont, 1955 (Pl. 9, figs. H–J)

1955 *Cicatricosisporites mohrioides* n. sp. Delcourt et Sprumont, p. 20, pl. 1, fig. 2.

1960 *Cicatricosisporites goepperti* n. sp. Groot et Penny, p. 230, pl. 2, figs. 20–22.

1961 *Ruffordia aralica* n. sp. Bolchovitina, p. 13, pl. 1, fig. 9.

1963 *Cicatricosisporites aralica* (Bolchovitina) n. comb. Brenner, pp. 47–48, pl. 7, figs 4, 5.

1965 *Cicatricosisporites recticatricosus* n. sp. Döring, p. 47, pl. 18, figs. 2–5.

Occurrence : Chassiron ; MCP273 ; MCP527 ; MCP368 ; Cuy-Saint-Fiacre ; Orsimont ; La Croix Cloutiers ; Longueville ; MCP706.

Distribution temporelle : Purbeckien–Albien (Singh, 1971).

Comparaisons : cette espèce se distingue par la présence de côtes légèrement ondulées, d'épaisseur non homogène sur une même côte, séparées par des chenaux de 1–2µm. Les côtes distales se rejoignent aux apex pour former un proto-appendice (<0,5µm). *Cicatricosisporites mohrioides* est similaire à *C. abacus*, mais diffère par son exine, distinctivement moins épaisse, et ses côtes plus espacées. Elle ressemble également à *Cicatricosisporites australiensis*, cette dernière présentant cependant des côtes plus fines. Les spores considérées comme appartenir à *Cicatricosisporites recticatricosus* présentent des côtes légèrement moins espacées, mais cette différence ne paraît pas suffisante pour les considérer comme une espèce distincte. Voir *C. ludbrookii* pour comparaisons.

Remarque : Toutes les espèces mises ici en synonymie ont été considérées comme ayant correspondu aux spores produites par *Ruffordia goepperti*. La plupart de ces noms sont cependant invalides, car ils correspondent à une association de genres ou d'espèces appartenant à des groupes paléobotaniques différents (Brenner, 1963 ; Hughes et Moody-Stuart, 1966 ; Singh, 1971 ; Ames et Spackman, 1981). D'autres auteurs considèrent cependant que les spores dispersées (« *dispersed spores* ») correspondant à *R. goepperti* appartiendraient à *Cicatricosisporites australiensis* (Deng, 1998). Rappelant la discussion abordée dans le Chapitre VI (Tome 1) sur les difficultés de déterminer les relations entre micro- et macrorestes, il est alors possible que *Ruffordia goepperti* ait produit des spores aux morphologies variées, et que *Cicatricosisporites mohrioides* et *C. australiensis* appartiennent à la même espèce biologique. Dans l'attente de confirmer cette hypothèse, et pour plus de facilités d'identification, les deux morpho-espèces sont conservées ici.

***Cicatricosisporites pseudotripartitus*** (Bolchovitina, 1961) Dettmann, 1963 (Pl. 9, fig. K)

1961 *Anemia pseudotripartita*. n. sp. Bolchovitina, p. 53, pl. 15, fig. 3.

1963 *Cicatricosisporites pseudotripartitus* (Bolchovitina) n. comb. Dettmann, pp. 54–55, pl. 10, figs. 1–5.

Occurrence : Buissières ; Vergons ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Valanginien–Cénomaniens (Dettmann, 1963 ; Burden et Hills, 1989).

Comparaisons : cette espèce peut être différenciée par sa relative petite taille, ses côtes de taille moyenne (3,5–4,5µm) et serrées (chenaux = 1µm). Son ornementation proximale et distale est assez standard, comportant trois ensembles de côtes parallèles à l'équateur. *Cicatricosisporites pseudotripartitus* est similaire à *C. magnus*, mais diffère principalement par sa taille, et par ses côtes proportionnellement plus épaisses et moins nombreuses.

***Cicatricosisporites purbeckensis*** Norris, 1969 (Pl. 9, fig. L)

1969 *Cicatricosisporites purbeckensis* n.sp. Norris, pp. 588–589, pl. 104, figs. 5–11.

Occurrence : MCP273 ; MCP527.

Distribution temporelle : ?Callovien–Barrémien supérieur/ ?Aptien (voir Tome 1, Chapitre III, figs. III.3, III.4).

Comparaisons : *Cicatricosisporites purbeckensis* est similaire à *C. mohrioides*, mais présente des côtes beaucoup plus fines, plus espacées, et bien plus sinueuses. Elle diffère de *C. australiensis* par ses côtes moins fines, moins nombreuses, plus espacées, plus sinueuses, et d'épaisseur moins homogène.

***Cicatricosisporites subrotundus*** Brenner, 1963 (Pl. 9, figs. M, N)

1963 *Cicatricosisporites subrotundus* n.sp. Brenner, p. 51, pl. 10, figs. 1, 2.

Occurrence : Orsimont ; Longueville.

Distribution temporelle : Originellement Barrémien– ?Cénomaniens (Robbins et al., 1975 ; Burden et Hills, 1989), désormais Hauteriviens– ?Cénomaniens (voir Tome 1, Chapitre V). Tschudy (1965), dans son étude portant sur le contenu palynologique d'un dépôt du Turonien–Campanien des Etats-Unis, illustre un spécimen qu'il appelle *Cicatricosisporites* sp. cf. *C. subrotundus*, mais celui-ci ne correspond pas tout à fait à l'espèce décrite par Brenner. Van Itterbeeck et al. (2005) notent la présence de l'espèce au sein de dépôts maastrichtiens de Roumanie, mais ne l'illustrent pas.

Comparaisons : cette espèce diffère des autres espèces de *Cicatricosisporites* par sa forme subcirculaire, couplée à son ornementation proximale unique, comprenant trois ensembles de côtes épaisses (6–8µm), serrées, à la fois obliques et parallèles à l'équateur, qui se rencontrent obliquement au niveau de la commissure trilète.

***Cicatricosisporites venustus* Deák, 1963 (Pl. 9, figs. O, P-cf.)**

1963 *Cicatricosisporites venustus* n. sp. Deák, pp. 252, 254, pl. 2, figs. 8, 9, 12, 13.

Occurrence : Bully ; Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Barrémien–Campanien/Maastrichtien (Kumar, 1980 ; Alvarez-Ramis et Doubinger, 1980 ; Burden et Hills, 1989).

Comparaisons : voir *Cicatricosisporites hallei*.

Remarque : un spécimen présentant des côtes semblables à celles de l'espèce, mais plus sinueuses, et discontinues, a été observé au sein de l'assemblage de Jaunay-Clan (Pl. 9, fig. P). Il a été conféré à cette espèce.

***Cicatricosisporites* sp. cf. *C. imbricatus* (Markova, 1961) Singh, 1971 (Pl. 9, figs. Q, R)**

1961 *Mohria imbricata* n. sp. Markova in Samoïlovitch et Mtchedlishvili, p. 88, pl. 22, fig. 6.

1971 *Cicatricosisporites imbricatus* (Markova) n. comb. Singh, pp. 73–74, pl. 9, figs 3–5.

Occurrence : Archingeay.

Distribution temporelle de *C. imbricatus* : Berriasien–Cénomaniens (Singh, 1971 ; Burden et Hills, 1989).

Remarque : Le spécimen observé à Archingeay diffère de l'espèce re-décrite par Singh, par la présence de côtes distales moins nombreuses, et légèrement plus épaisses. Son pattern d'ornementation correspond cependant à celui de l'espèce.

Comparaisons : *Cicatricosisporites imbricatus* présente un pattern d'ornementation distale similaire à celui de *C. crassistriatus*, mais diffère par l'absence de côtes ondulées, qui sont moins épaisses, beaucoup plus nombreuses, et moins espacées.

***Cicatricosisporites* sp. A (Pl. 9, figs. S–U)**

Occurrence : MCP527 ; Longueville.

Description : microspore trilète de petite taille, radialement symétrique, contour triangulaire à subtriangulaire convexe, présentant les caractéristiques du genre *Cicatricosisporites*. L'exine est peu épaisse (1–2µm), une seule couche étant visible. Les surfaces proximales et distales sont ornementées par trois ensembles de côtes épaisses (5–8µm) et serrées, à la fois obliques et parallèles à l'équateur. Elles sont séparées par des chenaux de 1–2µm. Sur la face proximale, les côtes se rencontrent au niveau de la commissure trilète, très sinueuse au niveau du pôle, et bordée par une margo, qui s'épaissit et bifurque progressivement en direction des apex.

Taille : 33–45µm (2 spécimens).



Comparaisons : cette forme est similaire à *Cicatricosisporites subrotundus*, par rapport à l'arrangement des côtes proximales, qui sont cependant plus obliques à l'équateur chez *C. subrotundus*. *Cicatricosisporites* sp. A diffère des autres espèces du genre par la présence d'une commissure trilète sinueuse, et bordée par une margo bifurquée.

***Cicatricosisporites* sp. B** (Pl. 9, figs. V–X)

Occurrence : MCP527.

Description : microspore trilète, radialement symétrique, contour triangulaire, présentant les caractéristiques du genre *Cicatricosisporites*. L'exine est épaisse (5–6µm), une seule couche étant visible. La commissure trilète est longue, s'étendant jusqu'à l'équateur. La surface proximale de la spore est ornée par des côtes sinueuses, d'épaisseurs et de formes non homogènes, discontinues, donnant à la spore un aspect fossulé.

Taille : 64µm (un seul spécimen observé).

Remarque : cette forme, caractérisée par son ornementation cicatrico-fossulée, n'a encore jamais été observée, à ma connaissance, dans les assemblages palynologiques du Crétacé Inférieur.

Genre ***CONTIGNISPORITES*** Dettmann, 1963

Espèce type : *Contignisporites glebulentus* Dettmann, 1963

NB : d'après Abbink et al. (2004), les spores de *Contignisporites* pourraient également appartenir aux Polypodiales (Pteridaceae ; Annexe 3).

***Contignisporites cooksoniae*** (Balme, 1957) Dettmann, 1963 (Pl. 10, figs. B–D)

1957 *Cicatricosisporites cooksonii* n. sp. Balme, p. 19, pl. 1, figs. 23, 24 ; pl. 2, figs. 25, 26.

1961 *Anemia cooksonii* (Balme) n. comb. Bolchovitina, p. 59, pl. 17, fig. 6.

1963 *Contignisporites cooksonii* (Balme) n. comb. Dettmann, pp. 75–76, pl. 15, figs. 11–16.

Occurrence : Chassiron ; Cuy-Saint-Fiacre ; Longueville.

Distribution temporelle : Jurassique Moyen–Cénomaniens (Dettmann, 1963 ; Antonescu, 1973 ; Filatoff, 1975).

Comparaisons : cette espèce diffère des autres formes du genre par la présence de 6–8 côtes distales serrées, fusionnant avec un cingulum relativement épais (4–7µm), et l'absence d'ornementation sur le pôle proximal.

***Contignisporites dorsostriatus*** (Bolchovitina, 1956) Dettmann, 1963 (Pl. 10, figs. E, F)

1956 *Anemia dorsostriatus* n. sp. Bolchovitina, p. 60, pl. 7, fig. 95b.

1963 *Contignisporites dorsostriatus* (Bolchovitina) n. comb. Dettmann, p. 73.

Occurrence : Chassiron.

Distribution temporelle : Tithonien– ?Barrémien/Aptien (Dettmann, 1963 ; Norris, 1969 ; Rajeshwar-Rao et al., 1983 ; Kirillova et Kiriyanova, 2003).

Comparaisons : *Contignisporites dorsostriatus* est similaire à *C. cooksoniae*, mais diffère par ses côtes distales plus épaisses et moins nombreuses.

***Contignisporites major*** Döring, 1965 (Pl. 10, fig. G)

1965 *Contignisporites major* n. sp. Döring, p. 51, pl. 19, figs. 1–3.

Occurrence : Chassiron.

Distribution temporelle : Tithonien– ?Valanginien (Döring, 1965 ; Avram et al., 1993). Antonescu (1973) note la présence de l'espèce au sein de dépôts du ?Barrémien–Albien inférieur de Roumanie, mais ne l'illustre pas.

Comparaisons : cette espèce diffère par sa grande taille (60–80µm), son cingulum imparfait, et par son ornementation distale, composée de quatre côtes épaisses et espacées (mieux discernables sur le spécimen de Döring que sur le spécimen observé ici).

Genre ***COSTATOPERFOROSPORITES*** Deák, 1962

Espèce type : *Costatoperforosporites fistulosus* Deák, 1962

***Costatoperforosporites foveolatus*** Deák, 1962 (Pl. 10, figs. I–K)

1962 *Costatoperforosporites foveolatus* n. sp. Deák, p. 231, pl. 27, figs. 4–6.

Occurrence : Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 ; MCP706 ; Bully ; Archingeay.

Distribution temporelle : Berriasien–Cénomaniens (Batten et Wenben, 1987 ; Burden et Hills, 1989 ; Azéma et al., 1990).

Comparaisons : cette espèce peut être distinguée des autres formes du genre par son pattern d'ornementation distale, composé de trois ensembles de côtes parallèles à l'équateur, une ponctuation marquée sur les côtes, et par la présence ponctuelle de fins épaississements apicaux, rappelant des proto-appendices (Singh, 1971).

Remarque : un spécimen observé à Jaunay-Clan a été identifié comme *Costatoperforosporites* sp., présentant un stade de dégradation ne permettant pas une identification spécifique (Pl. 10, figs. L, M).

Genre ***DISTALTRIANGULISPORITES*** Singh, 1971

Espèce type : *Distaltriangulisporites perplexus* (Singh, 1964) Singh, 1971

Comparaisons : *Distaltriangulisporites* diffère d'*Appendicisporites* et de *Cicatricosisporites* par la présence d'un cingulum épais au niveau de la zone équatoriale, et d'une plaque distale triangulaire. Il diffère de *Contignisporites* par son contour triangulaire, et par la présence d'une plaque distale triangulaire.

***Distaltriangulisporites irregularis*** Singh, 1971 (Pl. 10, figs. N–Q, Q=cf.)

1971 *Distaltriangulisporites irregularis* n. sp. Singh, pp. 91–92, pl. 12, figs. 14–16.

Occurrence : Bully.

Distribution temporelle : Berriasien–Albien (Singh, 1971 ; Dörhöfer, 1977 ; Burden et Hills, 1989). Payenberg et al. (2002) notent sa présence dans des dépôts santoniens-campaniens du Canada, mais ne l'illustrent pas.

Comparaisons : cette espèce peut être différenciée des autres espèces du genre par son contour (cingulum fin) et ses côtes ondulées.

Remarques : le spécimen Y41.4 (Pl. 10, figs. N, O) ne possède pas une plaque distale développée. Celle-ci est plus discernable sur le spécimen M56.4 (Pl. 10, fig. P). Un spécimen observé au sein de l'assemblage de Bully a été identifié comme cf. *Distaltriangulisporites perplexus*, car il est possible que l'ondulation des côtes présentes sur ce spécimen soit due à une dégradation et non à l'ornementation caractéristique de l'espèce (Pl. 10, fig. Q). De plus, la plaque distale, caractéristique du genre, est peu développée.

***Distatriangulisporites perplexus*** (Singh, 1964) Singh, 1971 (Pl. 10, figs. R, S)

1964 *Appendicisporites perplexus* n. sp. Singh, p. 55, pl. 5, figs. 6–9.

1971 *Distaltriangulisporites perplexus* (Singh) n. comb. Singh, pp. 89–90, pl. 12, figs. 1–6.

Occurrence : Bully ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Valanginien–?Campanien/Maastrichtien (Waanders, 1974 ; Burden et Hills, 1989 ; Braman, 2001).

Comparaisons : Cette espèce peut être distinguée par la présence d'une plaque distale triangulaire rejoignant un épais cingulum aux apex pour former un appendice se confondant avec le cingulum, plaque distale ponctuée par des lumina larges et irrégulières.

**Famille** : Schizaeaceae

Comparaisons : les spores de Schizaeaceae diffèrent des autres spores de Schizaeales par leur contour réniforme, et par leur commissure monolète.

Genre **RETICULOSPORIS** Krutzsch, 1959a

Espèce type ; *Reticulosporis miocenicus* (Selling, 1944) Krutzsch, 1959a

***Reticulosporis foveolatus*** (Pierce, 1961) Skarby, 1978 (Pl. 11, fig. A)

1961 *Retimonoletes foveolatus* n. sp. Pierce, p. 33, pl. 1, fig. 32.

1966 *Microfoveolatosporis foveolatus* (Pierce) n. comb. Potonié, pl. 9, fig. 107.

1978 *Reticulisporis foveolatus* (Pierce) n. comb. Skarby p. 122, figs. 1J–1L, 4C1–4C6.

Occurrence : La Buzinie.

Distribution temporelle : ?Albien supérieur/Cénomannien inférieur–Campanien (Singh, 1983 ; Zippi et Bajc, 1990 ; Braman, 2001).

Comparaisons : *Reticulosporis foveolatus* diffère des autres espèces du genre par ses lumina de petite taille (1µm), polygonales à circulaires, entourées par d'épais muri collumellés (Singh, 1983).

***Reticulosporis reticulatus*** Krutzsch, 1959b (Pl. 11, fig. B)

1959b *Reticulosporis reticulatus* n. sp. Krutzsch, p. 40.

Occurrence : Bully.

Distribution temporelle : Albien supérieur–Paléocène (Krutzsch, 1959b ; Ravn, 1995) ; peu de mentions de l'espèce.

Comparaisons : *Reticulosporis reticulatus* diffère de *R. foveolatus* par son aspect plus robuste, ses lumina plus grandes (4–5µm), et par ses muri plus saillants.

Remarque : un spécimen observé au sein de l'assemblage de Bully a uniquement été conféré à *R. reticulatus*, présentant un état de préservation ne permettant pas d'affirmer son appartenance à l'espèce (non illustré).

**Ordre** : Salviniales

**Famille** : Marsileaceae

Rappel : seules les espèces de microspores et de grains de pollen sont commentées dans ce chapitre, les mégaspores ne sont pas abordées. Notons cependant la présence d'une espèce de mégaspore appartenant aux Marsileaceae, *Arcellites reticulatus* (Cookson et Dettmann, 1958) Potter, 1963, au sein de l'assemblage palynologique de Jaunay-Clan.

Genre ***CRYBELOSPORITES*** Dettmann, 1963

Espèce type : *Crybelosporites striatus* (Cookson et Dettmann, 1958) Dettmann, 1963

***Crybelosporites pannuceus*** (Brenner, 1963) Srivastava, 1975 (Pl. 11, figs. C, D-cf.)

1963 *Perotriletes pannuceus* n. sp. Brenner, p. 66, pl. 18, fig. 3 ; pl. 19, fig. 1.

1975 *Crybelosporites pannuceus* (Brenner) n. comb. Srivastava, p. 35, pl. 15, figs. 5–9, pl. 16, figs. 1–6.

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre (cf.) ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Albien–Santonien (Singh, 1983 ; Lupia et al., 2000).

Comparaisons : *Crybelosporites pannuceus* diffère des autres espèces du genre par la structure de sa sculptine, composée de deux épaisses couches, la couche interne étant granulée à verruquée, et la couche externe étant lisse et lâche.

Remarque : certains spécimens de *Crybelosporites* observés au sein des assemblages de Jaunay-Clan et de Cuy-Saint-Fiacre ont seulement été conférés à cette espèce, du fait de leur sculptine, dont les structures internes et externes sont difficilement différenciables (Pl. 11, fig. D). Le spécimen de Cuy-Saint-Fiacre est particulièrement mal conservé, et son occurrence a été intégrée dans la section « spores à affinités incertaines » dans les graphes d'abondance présentés dans le Chapitre V du Tome 1. D'autres spécimens observés à Archingeay ont été appelés *Crybelosporites* sp., présentant une orientation ne permettant pas de déterminer leur appartenance spécifique avec certitude (non illustré).

**Ordre** : Cyatheales

**Famille** : Cyatheaceae/Dicksoniaceae

Genre **CIBOTIUMSPORA** Chang, 1965

Espèce type : *Cibotiumspora paradoxa* (Maljavkina, 1949) Chang, 1965

Comparaisons : *Cibotiumspora* est caractérisée par sa petite taille, et par la présence de replis apicaux de l'exine, arqués.

***Cibotiumspora juncta*** (Kara-Murza, 1956) Zhang, 1978 (Pl. 11, figs. E–G, G=cf.)

1956 *Cibotium junctum* n. sp. Kara-Murza in Bolchovitina p. 37, pl. 3, fig. 25.

1963 *Gleicheniidites apilobatus* n. sp. Brenner, p. 52, pl. 11, figs. 2, 3.

1978 *Cibotiumspora juncta* (Kara-Murza) n. comb. Zhang p. 457, pl. 127, fig. 23.

Occurrence : Chassiron (cf.) ; Angeac (appelé *Gleicheniidites apilobatus* dans Polette et al., 2018) ; Brémontier ; MCP527 ; Orsimont ; Saint-Nadeau (cf.).

Distribution temporelle : Jurassique Inférieur–Cénomanién (Zhang, 1978 ; Burden et Hills, 1989 ; Svobodová et al., 2004).

Comparaisons : *Cibotiumspora juncta* se distingue de *C. jurienensis* par l'absence de replis de l'exine au niveau des zones interradianales de la spore. Elles sont toutes les deux caractérisées par une forme triangulaire à concave, une exine lisse, et par des replis apicaux fins de l'exine, arqués, traversés par la commissure trilète.

Remarque : Certains spécimens présents dans les assemblages de Chassiron, d'Orsimont, et de Saint-Nadeau, ont seulement été conférés à l'espèce, car ils affichent une commissure trilète très ondulée ou une exine très épaisse (Pl. 11, fig. G).

***Cibotiumspora jurienensis*** (Balme, 1957) Filatoff, 1975 (Pl. 11, figs. H, I)

1957 *Concavisporites jurienensis* n. sp. Balme, pp. 20–21, pl. 2, figs. 30, 31.

1975 *Cibotiumspora jurienensis* (Balme) n. comb. Filatoff, p. 61, pl. 10, figs. 8–13.

Occurrence : Cherves ; Brémontier ; Orsimont ; Longueville ; MCP706.

Distribution temporelle : Jurassique–Albien (Filatoff, 1975).

Comparaisons : voir *Cibotiumspora juncta*. Certains spécimens illustrés par Filatoff (1975) comme *C. jurienensis* (pl. 10, figs. 9, 11) sont ici considérés comme appartenir à la forme *juncta*.

Genre *CYATHIDITES* Couper, 1953

Espèce type : *Cyathidites australis* Couper, 1953

NB : d'après Abbink et al. (2004), les spores de *Cyathidites* pourraient également appartenir aux Gleicheniales (Dipteridaceae/Matoniaceae ; Annexe 3).

***Cyathidites asper*** (Bolchovitina, 1953) Dettmann, 1963 (Pl. 11, fig. J)

1953 *Stenozonotriletes asper* n. sp. Bolchovitina, p. 49, pl. 7, fig. 2.

1959 *Lygodium asper* (Bolchovitina) n. comb. Bolchovitina, pl. 10, fig. 4.

1963 *Cyathidites asper* (Bolchovitina) n. comb. Dettmann, p. 24, pl. 1, figs. 10–16.

Occurrence : Chassiron ; Brémontier.

Distribution temporelle : Jurassique Supérieur–Turonien (Dettmann, 1963).

Comparaisons : *Cyathidites asper* se distingue des autres espèces du genre par son exine épaisse (3,5–5µm), ponctuée, et sa longue commissure trilète.

Remarque : Bolchovitina (1961) rapproche cette morpho-espèce de trois espèces actuelles appartenant au genre *Lygodium*. Elle pourrait ainsi appartenir aux Lygodiaceae et non aux Cyatheaceae.

***Cyathidites australis*** Couper, 1953 (Pl. 11, fig. K)

1953 *Cyathidites australis* n. sp. Couper, p. 27, pl. 2, figs. 11, 12.

Occurrence : Tous les sites, à l'exception de Cherves, Wambez, La Croix Cloutiers, et Longfossé.

Distribution temporelle : Jurassique Inférieur–Crétacé Supérieur (Couper, 1958 ; Pacltová, 1961) ; espèce très commune.

Comparaisons : *Cyathidites australis* est similaire à *C. minor*, mais diffère par sa taille bien supérieure (58–90µm ; *C. minor* = 26–56µm ; Couper, 1958).

***Cyathidites crassiparietalis*** (Döring, 1965) n. comb. (Pl. 11, fig. L)

1965 *Cardioangulina crassiparietalis* n. sp. Döring, p. 18, pl. 1, figs. 7–9.

Occurrence : Orsimont.

Distribution temporelle : Tithonien–Barrémien/Aptien inférieur (Döring, 1965 ; Helenes et Somoza, 1999).

Comparaisons : *Cyathidites crassiparietalis* diffère de *C. australis* par son exine, plus épaisse, et par la présence de ponctuations éparses bordant la commissure trilète. Elle diffère de *C. asper* par son exine globalement lisse, à l'exception des quelques ponctuations mentionnées.



***Cyathidites minor*** Couper, 1953 (Pl. 11, fig. M)

1953 *Cyathidites minor* n. sp. Couper, p. 28, pl. 2, fig. 13.

Occurrence : Cherves ; MCP273 ; Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 ; Vergons ; Buissières ; Longueville ; MCP706 ; Bully ; Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Jurassique Inférieur–Crétacé Supérieur ; espèce très commune.

Comparaisons : voir *Cyathidites australis*.

***Cyathidites* sp. A** (Pl. 11, fig. N)

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre.

Description : microspore trilète de grande taille, concave, présentant les caractéristiques du genre *Cyathidites*. Exine fine (1–2µm), lisse au niveau des apex, et légèrement ponctuée autour du pôle proximal. L'exine affiche un repli proximal fin (1–2µm) bordant l'ectexine aux apex, et s'en éloignant au niveau des zones interradiales, pour former une zone triangulaire secondaire à l'intérieur du corps central. Commissure trilète simple, atteignant des 2/3 de la face proximale.

Taille : 64µm (un seul spécimen observé).

Comparaisons : cette forme peut se différencier des autres espèces de *Cyathidites* par la présence du repli proximal de l'exine.

Genre ***DELTOIDOSPORA*** Miner, 1935

Espèce type : *Deltoidospora hallii* Miner, 1935

Comparaisons : *Deltoidospora* diffère de *Cyathidites* par sa forme strictement triangulaire, et non concave.

Remarque : d'après Abbink et al. (2004), les spores de *Deltoidospora* pourraient également appartenir aux Gleicheniales (Dipteridaceae/Matoniaceae ; Annexe 3).

***Deltoidospora diaphana*** Wilson et Webster, 1946 (Pl. 11, fig. O)

1946 *Deltoidospora diaphana* n. sp. Wilson et Webster, p. 273, fig. 3.

Occurrence : Cherves ; MCP273.

Distribution temporelle : Jurassique Supérieur–Paléocène (Wilson et Webster, 1946 ; Pocock, 1964b ; Singh, 1971).

Comparaisons : *Deltoidospora diaphana* est similaire à *D. psilostoma*, mais diffère par sa taille moins importante (42–46µm), et par son exine lisse, *D. psilostoma* présentant des tailles s'échelonnant de 50 à 70µm, ainsi qu'une exine finement ponctuée.

***Deltoidospora psilostoma*** Rouse, 1959 (Pl. 11, fig. P)

1959 *Deltoidospora psilostoma* n. sp. Rouse, p. 311, pl. 2, figs. 7, 8.

Occurrence : Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre ; Longueville ; Archingeay ; Saint-Nadeau.

Distribution temporelle : Jurassique Supérieur–Crétacé Supérieur (Singh, 1971).

Comparaisons : voir *Deltoidospora diaphana*.

***Deltoidospora* sp. A** (Pl. 11, fig. Q)

Occurrence : MCP527 ; MCP368 ; Longueville.

Description : microspore trilète, à contour triangulaire, présentant les caractéristiques du genre *Deltoidospora*. Exine moyennement épaisse (3µm), homogène. Commissure trilète longue, atteignant l'équateur, rectiligne, bordée par une margo effacée d'environ 7–9µm d'épaisseur. Commissure fermée, laissant apparaître une mince ouverture circulaire au niveau des apex. Exine lisse à infraponctuée.

Taille : 37–60µm (4 spécimens).

Comparaisons : La présence d'une margo discrète, et d'ouvertures circulaires de la commissure dans les régions apicales, permettent de distinguer cette forme des autres espèces de *Deltoidospora*.

Genre ***OBTUSISPORIS*** Pocock, 1970

Espèce type : *Obtusisporis obtusangulus* (Potonié, 1934) Pocock, 1970

Comparaisons : *Obtusisporis* se distingue de *Deltoidospora*, de *Cyathidites*, et de *Cibotiumspora* par la présence de nombreux replis de l'exine, donnant à la spore un aspect fossulé (Burden et Hills, 1989).

***Obtusisporis canadensis*** Pocock, 1970 (Pl. 11, fig. R)

1970 *Obtusisporis canadensis* n. sp. Pocock, p. 35, pl. 5, figs. 22, 23.

Occurrence : Longueville.

Distribution temporelle : Jurassique (Hettangien ?)–Albien (Pocock, 1970 ; Burden et Hills, 1989).

Comparaisons : *Obtusisporis canadensis* se distingue des autres espèces du genre par ses apex arrondis, et par les nombreux replis pluridirectionnels formés par l'exine, principalement au niveau des zones apicales.

Remarque : Un spécimen appelé *Obtusisporis* sp. a été observé au sein de l'assemblage de Chassiron (Pl. 11, fig. S). Il diffère d'*O. canadensis* par sa grande taille (>50µm), des fossulae courtes, très sinueuses, et présentes sur l'ensemble de la face proximale, et une commissure trilète sinueuse, se bifurquant aux apex.

**Ordre** : Polypodiales

**Famille** : ?Polypodiaceae/ ?Dennstaedtiaceae

Genre ***LAEVIGATOSPORITES*** Ibrahim, 1933

Espèce type : *Laevigatosporites vulgaris* (Ibrahim, 1932) Ibrahim, 1933

***Laevigatosporites ovatus*** Wilson et Webster, 1946 (Pl. 11, fig. T)

1946 *Laevigatosporites ovatus* n. sp. Wilson et Webster, pp. 271–278.

Occurrence : MCP273 ; Cuy-Saint-Fiacre ; Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Jurassique–Paléocène (Wilson et Webster, 1946 ; Singh, 1971).

Comparaisons : cette forme monolète est aisément distinguée par son contour réniforme, et par son exine lisse.

Genre ***LEPTOLEPIDITES*** Couper, 1953 emend. Schulz, 1967

Espèce type : *Leptolepidites verrucatus* Couper, 1953

Remarque : *Leptolepidites* avait originellement été créé par Couper (1953) pour accommoder les spores ressemblant à celles produites par les fougères appartenant au genre actuel *Leptolepia* (Dennstaedtiaceae). Cette ressemblance a, plus tard, été remise en cause par le même auteur (Couper, 1958), et le genre est ici assigné aux Polypodiales avec réserves, certains auteurs le rapprochant plutôt des Lycophytes (Filatoff, 1975 ; Abbink et al., 2004 ; Annexe 3). *Leptolepidites* peut se distinguer par des spores circulaires, subcirculaires à

triangulaires convexes, généralement de petite taille, présentant une exine épaisse, ornementée par des verrues massives de tailles non homogènes, dont leurs bases fusionnent fréquemment. Les spores de *Concavissimisporites* présentent en général une exine comparativement moins épaisse, des spécimens plus gros, et des verrues bien différenciées. De nombreuses espèces rattachées au genre *Verrucosisporites* correspondent à des formes intermédiaires, qui peuvent, selon l'espèce, très bien répondre aux caractéristiques morphologiques de *Leptolepidites* ou de *Concavissimisporites*.

***Leptolepidites psarosus* Norris, 1969 (Pl. 11, fig. U)**

1969 *Leptolepidites psarosus* n. sp. Norris, p. 586, pl. 103, figs. 2–5.

Occurrence : Chassiron : Cuy-Saint-Fiacre (cf.) ; Buissières (cf.) ; Longueville (cf.)

Distribution temporelle : Aalénien–Cénomanién (Boulter et Windle, 1993 ; Schrank et Ibrahim, 1995).

Comparaisons : cette espèce se distingue par sa petite taille (20–40µm), son contour subcirculaire, et par la présence de verrues distales massives, bulbeuses, et non homogènes (3–13µm) ; voir *Leptolepidites verrucatus*.

***Leptolepidites verrucatus* Couper, 1953 (Pl. 11, fig. V)**

1953 *Leptolepidites verrucatus* n. sp. Couper, p. 28, pl. 2, figs. 14, 15.

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre.

Distribution temporelle : Jurassique–Crétacé.

Comparaisons : cette forme diffère de *Leptolepidites major* par sa plus petite taille (ca. 30µm), et de *L. psarosus* par ses verrues moins bulbeuses et plus homogènement réparties. Les formes observées ici possèdent une exine très épaisse (environ 4µm pour des spores de 25–30µm).

**SPORES AFFINITES BOTANIQUES INCERTAINES**

Genre *ACANTHOTRILETES* Naumova, 1939 ex 1949

Espèce type : *Acanthotriletes primigenus* Naumova, 1949

*Acanthotriletes spinellatus* (Maljavkina, 1949) Dörhöfer, 1977 (Pl. 9, fig. W)

1949 *Cepulina spinellata* n. sp. Maljavkina, p. 73, pl. 16, fig. 6.

1977 *Acanthotriletes spinellatus* (Maljavkina) n. comb. Dörhöfer, p. 31, pl. 5, fig. 9.

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre.

Distribution temporelle : Berriasien–Valanginien (Dörhöfer, 1977) ; espèce peu mentionnée dans la littérature, pouvant potentiellement présenter une distribution plus étendue.

Comparaisons : *Acanthotriletes spinellatus* peut être aisément distinguée par sa petite taille, sa forme circulaire, et les épaisses et peu nombreuses spinules présentes sur les faces proximale et distale de la spore.

Genre *AURITULINASPORITES* Nilsson, 1958

Espèce type : *Auritulinasporites scanicus* Nilsson, 1958

*Auritulinasporites* sp. cf. *A. deltaformis* Burger, 1966 (Pl. 11, fig. X)

1966 *Auritulinasporites deltaformis* n. sp. Burger, p. 236, pl. 5, fig. 4.

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre ; Orsimont ; Bully ; Archingeay ; Jaunay-Clan ; La Buzinie

Distribution temporelle d'*A. deltaformis* : Berriasien–Valanginien (Burger, 1966 ; Dörhöfer, 1977) ; peu de mentions de cette espèce dans la littérature, elle présente certainement une distribution plus étendue.

Remarque : les spécimens observés diffèrent de l'espèce décrite par Burger par l'épaisseur de l'exine, bien moins importante (1–2µm, l'holotype présentant une exine de 4µm) et/ou par la présence d'une surface proximale légèrement ponctuée. Ils présentent cependant une forme et une épaisse margo semblables à celles d'*A. deltaformis*.

Genre **BULLASPORIS** Krutzsch, 1959a

Espèce type : *Bullasporis bullis* Krutzsch, 1959a

***Bullasporis minibullata*** Dörhöfer, 1977 (Pl. 12, fig. A)

1977 *Bullasporis minibullata* n. sp. Dörhöfer, p. 67, pl. 13, figs. 14, 15.

Occurrence : Orsimont.

Distribution temporelle : Berriasien–« Wealdien » (Dörhöfer, 1977) ; peu de mentions de l'espèce dans la littérature ; celle-ci présente certainement une distribution plus étendue.

Comparaisons : *Bullasporis minibullata* diffère des autres espèces du genre par sa petite taille, sa forme subcirculaire, et par la présence de verrues de petite taille, qui fusionnent sur la face distale pour former une rugula grossière, dont la structure rappelle vaguement celle de *Lycopodiacidites ambifoveolatus* (voir p. 16).

**aff. *Bullasporis* sp.** (Pl. 12, fig. B)

Occurrence : Orsimont.

Remarque : la forme observée à Orsimont correspond à une spore subcirculaire de taille moyenne (43µm) entièrement recouverte de verrues bulliformes de 3–4µm de diamètre. Elle n'appartient sans doute pas au genre *Bullasporis* décrit par Krutzsch (1959a), qui y avait inclus les spores trilètes présentant une ou plusieurs verrues bulliformes, considérées comme une ornementation aberrante développée lors du processus taphonomique ultérieur à l'enfouissement de la spore. Cette forme ne peut cependant pas appartenir aux genres *Concavissimisporites* et *Leptolepidites*, présentant des verrues plus massives, non bulliformes. Elle pourrait se rapprocher du genre *Clavatisporites*, dont les spores présentent cependant des extensions plus fines et distinctement claviformes (voir « Clava »).

Genre **CLAVATISPORITES** Kedves et Simoncsics, 1964

Espèce type : *Clavatisporites clarus* Kedves et Simoncsics, 1964

***Clavatisporites* sp. cf. *C. platycapitulus*** Kedves et Simoncsics, 1964 *sensu* Ravn, 1995 (Pl. 12, fig. C)

1995 *Clavatisporites platycapitulus* Kedves et Simoncsics ; Ravn, p. 54, pl. 13, figs. 8–22.

Occurrence : Bully.

Remarque : N'ayant pas eu accès à la publication originelle de Kedves et Simoncsics (1964), l'identification du spécimen observé à Bully est uniquement basée sur l'illustration fournie par Ravn (1995). La spore présente à Bully diffère sensiblement des spécimens illustrés par Ravn. Cette dernière présente en effet une forme triangulaire et non circulaire, ainsi que des projections claviformes (voir « Clava ») plus fines et plus éparées.

***Clavatisporites* sp.** (Pl. 12, fig. D)

Occurrence : Bully ; Archingeay.

Description : microspore trilète, de forme subtriangulaire à subcirculaire, répondant aux caractéristiques du genre *Clavatisporites*. Exine épaisse (ca. 5µm), recouverte de nombreuses projections claviformes de petite taille (longueur : ca. 2µm ; épaisseur maximale : 1–1,5µm). Commissure trilète fine, non visible sur tous les spécimens, atteignant l'équateur.

Taille : 25–50µm (5 spécimens).

Remarque : cette forme n'est pas appelée *Clavatisporites* sp. A, du fait de l'impossibilité de la comparer à d'autres formes, principalement érigées par Kedves et Simoncsics (1964), dont la consultation n'a pas été possible. Cette forme a très bien pu déjà être décrite et nommée par ces auteurs. Elle présente également de nombreuses similarités avec l'espèce *Leptolepidites volkheimerii* Zavattieri (illustrée dans Zavattieri, 1990, pl. 1, fig. 3), mais cette forme est plus typique des dépôts trias et jurassiques, et présente une exine plus épaisse.

Genre **LOPHOTRILETES** Naumova, 1939 ex Ishchenko, 1952

Espèce type : *Lophotriletes gibbosus* (Ibrahim, 1933) Potonié et Kremp, 1954 (néotype)

**cf. *Lophotriletes babsae*** (Brenner, 1963) Singh, 1971 (Pl. 12, fig. E)

1963 *Apiculatisporites babsae* n. sp. Brenner, p. 56, pl. 13, figs. 2, 3.

1971 *Lophotriletes babsae* (Brenner) n. comb. Singh, p. 127, pl. 17, fig. 16.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle de *L. babsae* : Albien–Cénomaniens (Singh, 1971 ; Mas, 1981).

Comparaisons : *Lophotriletes babsae* peut être distinguée par la présence d'épais coni, bien espacés (Brenner, 1963).

Remarque : le spécimen observé à Jaunay-Clan est très similaire au spécimen figuré par Singh (1971), mais diffère sensiblement du spécimen illustré par Brenner, par ses coni plus robustes, plus grands, et moins espacés. L'orientation du spécimen ne permet pas d'observer sa



commissure trilète, induisant un doute quant à sa nature (grain de pollen actuel/ spores ?), et expliquant son appellation.

Genre **GRANULATISPORITES** Ibrahim, 1933

Espèce type : *Granulatisporites granulatus* Ibrahim, 1933

***Granulatisporites* sp. cf. *G. dailyi*** Cookson et Dettmann, 1958 (Pl. 12, fig. F)

1958 *Granulatisporites dailyi* n. sp. Cookson et Dettmann, p. 99, pl. 14, figs. 2–4.

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre.

Distribution temporelle de *G. dailyi* : « Néocomien »–Cénomaniens (Cookson et Dettmann, 1958 ; Brenner, 1963 ; Robbins et al., 1975)

Remarque : le spécimen observé à Cuy-Saint-Fiacre a seulement été conféré à cette espèce, car, bien que présentant l'exine uniformément épaisse, l'ornementation proximale granuleuse (principalement au pôle), la longue commissure trilète bordée par une fine margo, caractéristiques de l'espèce, et la présence d'épaississements distaux inégaux, observés par Cookson et Dettmann, n'a pas été notée ici.

Genre **MICRORETICULATISPORITES** Knox, 1950

Espèce type : *Microreticulatisporites lacunosus* (Ibrahim, 1933) Knox, 1950

***Microreticulatisporites crassiexinous*** Brenner, 1963 (Pl. 12, fig. G)

1963 *Microreticulatisporites crassiexinous* n. sp. Brenner, p. 65, pl. 18, fig. 2.

Occurrence : Brémontier.

Distribution temporelle : « Néocomien »–Cénomaniens supérieurs (Brenner, 1963 ; Robbins et al., 1975).

Comparaisons : *Microreticulatisporites crassiexinous* est similaire à *M. sacalii*, mais diffère par son ornementation plus fovéolée que réticulée.

***Microreticulatisporites diatretus*** Norris, 1969 (Pl. 12, fig. H)

1969 *Microreticulatisporites diatretus* n. sp. Norris, pp. 589–590, pl. 105, figs. 12–15.

Occurrence : Angeac (cf.) ; MCP527.

Distribution temporelle : Tithonien–Valanginien (Norris, 1969 ; Dörhöfer, 1977, 1979)

Comparaisons : *Microreticulatisporites diatretus* est similaire à *Foveosporites subtriangularis*, mais diffère par son ornementation microréticulée, développée sur les deux faces de la spore. Elle diffère de *M. crassiexinous* et de *M. sacalii* par sa réticulation et son exine, plus fines.

Remarque : Le spécimen observé dans l'assemblage d'Angeac (Polette et al., 2018, fig. 4I) a uniquement été conféré à l'espèce, présentant une exine légèrement plus épaisse, et une forme triangulaire, la forme de Norris étant subcirculaire.

***Microreticulatisporites sacalii*** (Deák et Combaz, 1967) Ravn, 1986 (Pl. 12, fig. I)

1967 *Vadaszisorites sacali* [sic] n. sp. Deák et Combaz, p. 79, pl. 1, fig. 14.

1986 *Microreticulatisporites sacalii* (Deák et Combaz) n. comb. Ravn, pp. 774–776, fig. 1.

Occurrence : Bully (cf.) ; Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : ?Albien supérieur/Cénomaniens inférieur–Campanien (Fauconnier, 1979 ; Ravn, 1986 ; Góczán et Siegl-Farkas, 1990 ; voir discussion sur la distribution temporelle de cette espèce Tome 1, Chapitre VI).

Comparaisons : *Microreticulatisporites sacalii* se distingue par son microréticulum positif fin et régulier, couplé à la présence d'une épaisse exine (3–5µm). Elle diffère de *M. urkuticus*, qui présente une réticulation plus grossière, moins régulière, et une exine plus fine.

Remarque : un spécimen de l'assemblage de Bully a été conféré à cette espèce, présentant une réticulation relativement régulière, mais une exine beaucoup plus fine (non illustré).

***Microreticulatisporites urkuticus*** Deák, 1964 (Pl. 12, fig. J)

1964 *Microreticulatisporites urkuticus* n. sp. Deák, p. 106, pl. 2, figs. 14, 15.

Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Aptien supérieur–Maastrichtien (Deák, 1964 ; Méon, 1990) ; principalement observée au sein de dépôts albo-cénomaniens.

Comparaisons : voir *M. sacalii*.

Genre **NATRONASPORA** Ravn, 1995

Espèce type : *Natronaspora feoda* Ravn, 1995

***Natronaspora* ? sp. 1 sensu** Ravn, 1995 (Pl. 12, fig. K)

1995 *Natronaspora* ? sp. 1 Ravn, p. 74, pl. 9, figs. 20, 21.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Albien supérieur–Cénomaniens inférieur (Ravn, 1995 ; cette étude) ; uniquement un spécimen a été observé par Ravn (1995) au sein de dépôt de l’Albien supérieur.

Remarque : cette forme est caractérisée par son contour circulaire, et par son ornementation distale rugulo-réticulée très fine. Ravn (1995) hésite quant à son appartenance au genre *Natronaspora* à cause de son ornementation, bien plus fine que celle de son espèce type.

Genre ***PATELLASPORITES*** Groot et Groot, 1962

Espère type : *Patellasperites tavadensis* Groot et Groot, 1962

***Patellasperites distaverrucosus*** (Brenner, 1963) Kemp, 1970 (Pl. 12, fig. L)

1963 *Cingulatisporites distaverrucosus* n. sp. Brenner, p. 58, pl. 13, figs. 6, 7 ; pl. 14, fig. 1.

1970 *Patellasperites* sp. cf. *P. distaverrucosus* (Brenner) n. comb. pp. 108–109, pl. 20, figs. 12–16.

Occurrence : Chassiron ; Cherves ; Brémontier ; MCP368 ; Orsimont ; Longueville ; Bully ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Trias–Coniacien (Burger, 1966 ; Kemp, 1970 ; Bebout, 1981 ; Zavattieri, 1990).

Comparaisons : cette espèce diffère de *Patellasperites tavadensis* par la présence d’une patina distale (=patella) imparfaite, composée de nombreuses verrues plates, qui fusionnent parfois, couvrant la face distale et l’équateur, formant un cingulum verruqué.

Remarque : un spécimen observé au sein de l’assemblage d’Archingeay a uniquement été conféré à l’espèce, car il présente un cingulum plus discontinu, composé de verrues bulbeuses et massives, assez éparses (non illustré).

***Patellasperites tavadensis*** Groot et Groot, 1962 (Pl. 12, fig. M)

1962 *Patellasperites tavadensis* n. sp. Groot et Groot, pp. 152–153, pl. 6, figs. 1, 2.

Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie ; Hucheloup.

Distribution temporelle : ?Aptien–Turonien (Médus et al., 1980 ; Dinis et Trincão, 1995).

Comparaisons : *Patellasperites tavadensis* peut aisément être distinguée par la présence d’une patina distale (= patella) continue, qui s’étend au niveau de la zone équatoriale pour former un cingulum plus ou moins ondulé. La patina présente des interruptions, créant des lumina de tailles et de formes variables.

Genre ***PILOSPORITES*** Delcourt et Sprumont, 1955

Espèce type : *Pilosisorites trichopapillosus* (Thiergart, 1949) Delcourt et Sprumont, 1955

***Pilosisorites ericius*** Delcourt et Sprumont, 1955 (Pl. 12, fig. N)

1955 *Pilosisorites ericius* n. sp. Delcourt et Sprumont, pp. 36–37, fig. 6.

Occurrence : Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 ; Longueville ; MCP706.

Distribution temporelle : Berriasien–Cénomaniens (Dörhöfer, 1977 ; Singh, 1983) ; il est possible que l'espèce apparaisse avant le Berriasien.

Comparaisons : *Pilosisorites ericius* diffère de *Pilosisorites trichopapillosus* par la présence de projections (papilles) plus nombreuses, recouvrant l'intégralité de la spore. Ces papilles peuvent être longues et filiformes, ou courtes et épaisses.

***Pilosisorites trichopapillosus*** Delcourt et Sprumont, 1955 (Pl. 12, figs. O, P-cf.)

1955 *Pilosisorites trichopapillosus* n. sp. Delcourt et Sprumont, p. 35, pl. 3, fig. 3

1955 *Pilosisorites* sp. Delcourt et Sprumont, pl. 3, fig. 4.

Occurrence : Angeac ; MCP273 ; Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 ; MCP368 ; Orsimont ; Longueville ; MCP706.

Distribution temporelle : Tithonien–Albien/ ?Cénomaniens (Couper, 1958 ; Kemp, 1970 ; Robbins et al., 1975 ; Fensome, 1987) ; espèce très commune et très fréquemment rencontrée au sein des dépôts du Crétacé Inférieur.

Remarque : L'illustration de l'espèce par Delcourt et Sprumont correspond à des formes présentant des projections assez courtes, ce qui n'est pas forcément en accord avec leur diagnose, dans laquelle des spécimens pouvant développer des projections de 10µm sont décrites. J'intègre donc, au sein de *Pilosisorites trichopapillosus*, le spécimen illustré sur leur figure 4 (pl. 3), qu'ils identifient comme *Pilosisorites* sp., mais qui présente les caractéristiques de l'espèce.

Comparaisons : les projections (papilles) de *Pilosisorites trichopapillosus* ne sont pas aussi nombreuses que celles de *P. ericius*, mais sont généralement plus fines et plus allongées. L'espèce diffère de *Pilosisorites verus*, qui arbore des projections plus grossières, concentrées aux apex. Des formes intermédiaires peuvent exister, présenter des papilles fines, principalement concentrées aux apex de la spore (Pl. 12, fig. P). Ces formes ont généralement été appelées *Pilosisorites trichopapillosus* dans la littérature, *P. ericius* et *P. verus* n'étant que rarement utilisées.

***Pilosisporites verus*** Delcourt et Sprumont, 1955 (Pl. 12, fig. Q)

1955 *Pilosisporites verus* n. sp. Delcourt et Sprumont, pp. 35–36, pl. 4, fig. 1.

Occurrence : Longueville.

Distribution temporelle : Berriasien–Albien (Playford, 1971 ; Dörhöfer, 1979) ; étant donné que cette espèce a beaucoup été confondue avec *P. trichopapillosus*, il est possible qu'elle présente une distribution temporelle semblable à cette dernière, et puisse être observée au sein d'assemblages palynologiques tithoniens.

Comparaisons : voir *P. trichopapillosus*.

***Pilosisporites* sp. cf. *P. delicatulus*** Norris, 1969 (Pl. 12, fig. R)

1969 *Pilosisporites delicatulus* n. sp. Norris, pp. 587–588, pl. 103, figs. 12–18 ; pl. 104, figs. 1, 2.

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre.

Distribution temporelle de *P. delicatulus*: Jurassique Moyen/ ?Oxfordien–Valanginien (Dörhöfer, 1979 ; Boulter et Windle, 1993 ; Batten et Koppelhus, 1996).

Comparaisons : cette espèce peut être distinguée des autres formes du genre par la présence de processus très fins et courts, à peine visibles, distribués aléatoirement à la surface de la spore.

Remarque : les spécimens observés à Cuy-Saint-Fiacre ont uniquement été conférés à cette espèce, car ils présentent des projections, certes peu nombreuses et aléatoirement réparties, mais plus épaisses que celles des spécimens décrits par Norris.

Genre **RETICULATISPORITES** Ibrahim, 1933

Espèce type : *Reticulatisporites reticulatus* Ibrahim, 1933

***Reticulatisporites* sp. cf. *R. arcuatus*** Brenner, 1963 (Pl. 12, fig. T)

1963 *Reticulatisporites arcuatus* n. sp. Brenner, p. 68, pl. 21, figs. 2, 3.

Occurrence : Chassiron.

Distribution temporelle de *R. arcuatus* : Aptien–Albien/ ?Cénomaniens inférieur (Brenner, 1963 ; Robbins et al., 1975 ; de Lima, 1990). McLachlan et Pieterse (1978) notent la présence de *R. cf. arcuatus* au sein de dépôts maastrichtiens d'Afrique du Sud, mais n'illustrent pas le spécimen.

Comparaisons : *Reticulatisporites arcuatus* peut être distinguée par son contour circulaire à subcirculaire, et par la présence d'un réticulum formé de côtes larges, peu nombreuses, et

irrégulières, se développant sur des muri hauts (3–14µm), formant des lumina circulaires ou « arquées » de tailles variables.

Remarque : le spécimen observé au sein de l'assemblage de Chassiron a uniquement été conféré à l'espèce, car la taille du corps central est considérablement trop petite par rapport à la celle du réticulum, très imposant.

Genre ***RUGULATISPORITES*** Pflug et Thomson in Thomson et Pflug, 1953

Espèce type : *Rugulatisporites quintus* Pflug et Thomson, 1953

Remarque : le genre *Rugulatisporites* a été rapproché des Osmundaceae par Potonié (1956) et par Singh (1983), qui questionnent cependant cette association. Il est donc placé dans les spores à affinités incertaines ici.

***Rugulatisporites* sp. sensu** Singh, 1983 (Pl. 10, fig. W)

1983 *Rugulatisporites* sp. Singh, pp. 31–32, pl. 1, fig. 6.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Cénomaniens (Singh, 1983 ; cette étude).

Comparaison : *Rugulatisporites* sp. sensu Singh diffère de l'espèce type par son ornementation rugulée plus grossière, son exine plus épaisse, et par la présence de muri plus saillants.

Genre ***SCOPUSPORIS*** Wingate, 1980

Espèce type : *Scopusporis lautus* Wingate, 1980

**aff. *Scopusporis lautus*** Wingate, 1980 (Pl. 10, fig. V)

1980 *Scopusporis lautus* n. sp. Wingate, p. 32, pl. 12, figs. 1–4.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle de *S. lautus* : Albien supérieur–Cénomaniens inférieur (Wingate, 1980 ; Koppelhus et Pedersen, 1993) ; cette espèce a très peu été mentionnée dans la littérature, et peut potentiellement présenter une distribution plus étendue.

Remarque : le spécimen observé au sein de l'assemblage de Jaunay-Clan est très similaire à *Scopusporis lautus*, affichant un fin cingulum, qui s'épaissit aux apex, une margo bordant la commissure trilète, et une ornementation distale prononcée. Il diffère cependant du genre

*Scopusporis*, et de la forme *lautus*, par l'absence d'une « bosse » distale, caractéristique du genre, et par une ornementation grossièrement rugulée, et non pas composée de cercles concentriques d'exine s'arrangeant autour du pôle distal, caractéristiques de l'espèce. Cette forme pourrait se rapprocher du genre *Distaltriangulisporites*, appartenant aux Anemiaceae, mais diffère cependant par l'épaississement irrégulier et marqué du cingulum dans les zones apicales.

Genre ***STOVERISPORITES*** Burger in Norvick et Burger, 1975

Espèce type : *Stoverisporites macroverrucatus* Burger, 1975

***Stoverisporites lunaris*** (Cookson et Dettmann, 1958) Norvick et Burger, 1975

(Pl. 12, fig. U)

1958 *Kulyisporites lunaris* n. sp. Cookson et Dettmann, p. 103, pl. 14, figs. 21–23.

1975 *Stoverisporites lunaris* (Cookson et Dettmann) n. comb. Norvick et Burger, pp. 118–119, pl. 19, fig. 2.

Occurrence : Longueville ; MCP706.

Distribution temporelle : (?Valanginien)Barrémien–Cénomaniens (voir Tome 1, Chapitre III, figs. III.3, III.4).

Comparaisons : *Stoverisporites lunaris* diffère des autres espèces du genre par son exine très légèrement granuleuse, et par un faible épaississement équatorial, suggérant l'existence d'un fin cingulum. Toutes les espèces de ce genre sont caractérisées par la présence de scutula, au moins sur la surface distale de la spore (= structures semi-lunaires délimitant des lumina circulaires de taille variable, Potonié, 1956).

Genre ***UNDULATISPORITES*** Pflug in Thomson et Pflug, 1953

Espèce type : *Undulatisporites microcutis* Pflug, 1953

Remarque : le genre *Undulatisporites* est souvent considéré comme un groupe morphologique regroupant les spores immatures appartenant à d'autres genres (Couper, 1958 ; Groot et Groot, 1962).

***Undulatisporites* sp. cf. *U. pseudobrasiliensis*** Krutzsch, 1959a (Pl. 12, fig. V)

1959a *Undulatisporites pseudobrasiliensis* n. sp. Krutzsch, p. 78, pl. 6, figs. 44, 45.

Occurrence : Chassiron.



Distribution temporelle : Espèce presque exclusivement mentionnée au sein de dépôts du Cénozoïque. Batten (1973) note cependant sa présence dans les dépôts du Wealdien d'Angleterre.

Remarque : le spécimen observé au sein de l'assemblage de Chassiron diffère de l'espèce décrite par Krutzsch par sa taille beaucoup plus grande, et par sa commissure trilète plus saillante. Il diffère d'*Undulatisporites fossulatus* Singh par la présence d'une ornementation fossulée à la fois sur la face proximale et distale, et non uniquement sur la face distale.

***Undulatisporites sinuosis* Groot et Groot, 1962 (Pl. 12, fig. W)**

1962 *Undulatisporites sinuosis* n. sp. Groot et Groot, p. 154, pl. 6, fig. 3.

Occurrence : Bully.

Distribution temporelle : Trias–Paléogène.

Comparaisons : cette espèce diffère des autres espèces du genre par sa commissure trilète particulièrement sinueuse, au niveau du pôle proximal.

***Undulatisporites* sp. cf. *Psilatriletes circumundulatus* Brenner, 1963 (Pl. 12, fig. X)**

1963 *Psilatriletes circumundulatus* n. sp. Brenner, pp. 67–68, pl. 20, figs. 4, 5.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle de *P. circumundulatus*: ?Albien–Maastrichtien (Brenner, 1963 ; Méon, 1990) ; peut potentiellement apparaître avant l'Albien.

Remarque : les spécimens présents à Jaunay-Clan ont été placés au sein du genre *Undulatisporites* du fait de leur commissure trilète sinueuse, mais leurs autres caractéristiques morphologiques correspondent à celles de *Psilatriletes circumundulatus*. L'espèce présente des ressemblances avec *Patellasperites distaverrucosus*, mais diffère par son ornementation distale plus discrète, et par la présence de deux couches d'exine bien visibles (endexine et ectexine), d'épaisseurs égales (ca. 2µm).

## **GRAINS DE POLLEN**

### **GYMNOSPERMES**

**Division** : CYCADOPHYTA/GINKGOPHYTA

Genre *CYCADOPITES* Wodehouse, 1933

Espèce type : *Cycadopites follicularis* Wilson et Webster, 1946

Comparaisons : Les grains du genre *Cycadopites* se distinguent par leur structure monosulquée, leur taille environ deux fois plus longue que large, et leur exine fine mais robuste, et généralement lisse. *Cycadopites* diffère de *Monosulcites*, qui présente des grains de taille variable, parfois presque aussi larges que longs, et une exine souvent ornementée.

***Cycadopites* spp.** (Pl. 13, fig. A)

Occurrence : Cherves ; Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

**Division** : PINOPHYTA

**Classe** : Pinopsida

**Ordre** : Pinales

**Famille** : Pinaceae/Podocarpaceae

Genre *ABIETINEAEPOLLENITES* Delcourt et Sprumont, 1955 emend. Potonié, 1958

Espèce type : *Abietineaepollenites microalatus* (Potonié, May, 1931) ex Delcourt et Sprumont, 1955

Comparaisons : *Abietineaepollenites* diffère des autres formes bi-ailées par la présence d'un leptoma développé sur le pôle distal du grain, et par une crête marginale peu développée (Potonié, 1958). Il possède des sacci souvent hémisphériques, à infraréticulum fin.

***Abietineaepollenites* spp.** (Pl. 13, fig. B)

Occurrence : Angeac ; Cuy-Saint-Fiacre ; Longueville ; Bully.

Genre ***CEDRIPITES*** Wodehouse, 1933

Espèce type : *Cedripites eocenicus* Wodehouse, 1933

Comparaisons : les grains du genre *Cedripites* se distinguent par la présence d'une crête marginale proximale assez épaisse qui fusionne avec les sacci réniformes pendants, ces derniers s'insérant sur la face distale du grain (Burden et Hills, 1989).

***Cedripites canadensis*** Pocock, 1962 (Pl. 13, fig. C)

1962 *Cedripites canadensis* n. sp. Pocock, pp. 63–64, pl. 10, figs. 149, 150.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Kimméridgien–Maastrichtien (Rouse et Srivastava, 1972 ; Barale et Courtinat, 1980).

Comparaisons : *Cedripites canadensis* diffère de *C. cretaceus* par son exine distale lisse et ses sacci distaux plus hémisphériques.

***Cedripites cretaceus*** Pocock, 1962 (Pl. 13, fig. D)

1962 *Cedripites cretaceus* n. sp. Pocock, p. 63, pl. 9, figs. 145, 146 ; pl. 10, figs. 147, 148.

Occurrence : Chassiron ; Cherves ; MCP273 ; Brméontier ; Cuy-Saint-Fiacre ; Longueville ; Bully ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Aalénien–Maastrichtien (Semenova, 1970 ; Felix et Burbridge, 1973).

Comparaisons : voir *Cedripites canadensis*.

Genre ***CEREBROPOLLENITES*** Nilsson, 1958 emend. Singh et Kumar, 1969

Espèce type : *Cerebropollenites mesozoicus* (Couper, 1958) Nilsson, 1958

Comparaisons : les grains de *Cerebropollenites* sont circulaires et azonés, et présentent une surface couverte de petites vésicules de tailles et de formes variables, donnant au grain un aspect rugulé, différant ainsi des autres grains de Pinaceae/Podocarpaceae. Ils possèdent un sulcus rond, et ressemblent aux grains produits par le genre actuel *Tsuga*.

***Cerebropollenites mesozoicus*** (Couper, 1958) Nilsson, 1958 (Pl. 13, fig. E)

1958 *Tsugaepollenites mesozoicus* n. sp. Couper, p. 155, pl. 30, figs. 8–10.

1958 *Cerebropollenites mesozoicus* (Couper) n. comb. Nilsson, p. 72, pl. 6, figs. 10–12.

Occurrence : Chassiron ; Cherves ; Angeac ; MCP273 ; Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 ; Orsimont ; Wambez ; Longueville ; Bully ; Jaunay-Clan ; Hucheloup.

Distribution temporelle : Trias–Crétacé (Nilsson, 1958 ; Dörhöfer, 1977).

Comparaisons : cette espèce est très aisément reconnaissable par la présence de nombreuses petites vésicules couvrant la surface du grain de pollen.

Remarque : certains spécimens présents au sein de l'assemblage de Chassiron ont uniquement été conférés à l'espèce, présentant des vésicules légèrement plus grandes (non illustré).

Genre **DACRYCARPITES** Cookson et Pike, 1953

Espèce type : *Dacrycarpites australiensis* Cookson et Pike, 1953

Comparaisons : *Dacrycarpites* se distingue par la présence de trois sacchi attachés équatorialement. Les grains de ce genre ressemblent à certains grains de pollen actuels de Podocarpaceae.

***Dacrycarpites* spp.** (Pl. 13, fig. F)

Occurrence : Longueville.

Genre **LARICOIDITES** Potonié, Thomson et Thiergart ex Potonié, 1958

Espèce type : *Laricoidites magnus* (Potonié, 1931) Potonié, Thomson, et Thiergart, 1958

Comparaisons : Contrairement aux autres genres de Pinaceae/Podocarpaceae présentés ici, *Laricoidites* est inaperturé, et présente une exine fine et lisse, très pliée. Brenner (1963) compare ses grains à ceux produits par le genre actuel *Larix*, appartenant aux Pinaceae. *Laricoidites* est similaire à *Inaperturopollenites*, mais diffère par sa taille significativement plus grande, et par son exine plus épaisse.

***Laricoidites gigantus*** Brenner, 1963 (Pl. 13, fig. G)

1963 *Laricoidites gigantus* n. sp. Brenner, p. 88, pl. 36, figs. 1, 2.

Occurrence : Archingeay.

Distribution temporelle : Bajocien–Maastrichtien (Srivastava, 1966 ; Del Rio, 1976) ; espèce peu mentionnée dans la littérature, qui peut présenter une distribution plus étendue.

Comparaisons : *Laricoiditus gigantus* diffère de *L. magnus* par sa plus grande taille (>105µm, *L. magnus* présentant des spécimens de taille inférieure à 100µm).

Genre **PARVISACCITES** Couper, 1958

Espèce type : *Parvisaccites radiatus* Couper, 1958

Comparaisons : Assez similairement à *Cedripites*, les sacci de *Parvisaccites* sont attachés à la surface distale du grain de pollen et fusionnent avec la crête marginale proximale (cappa), finement réticulée à granulée. *Parvisaccites* diffère cependant par la présence d'épaississements radiaux à l'intersection entre les sacci et la surface distale.

***Parvisaccites enigmatus*** Couper, 1958 (Pl. 13, fig. H)

1958 *Parvisaccites enigmatus* n. sp. Couper, pp. 154–155, pl. 30, figs. 3–5.

Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Toarcien–Cénomanién (Guy-Ohlson, 1986 ; Mas, 1981).

Comparaisons : *Parvisaccites enigmatus* se distingue de *P. radiatus* par la présence d'une crête marginale proximale (cappa) et distale (leptoma) très épaisse (3µm), *P. radiatus* présentant une crête marginale proximale plus fine (1µm).

Remarque : au sein de l'assemblage de Jaunay-Clan, certains spécimens abimés ont uniquement été conférés à l'espèce (non illustrés).

***Parvisaccites radiatus*** Couper, 1958 (Pl. 13, fig. I)

1958 *Parvisaccites radiatus* n. sp. Couper, p. 154, pl. 29, figs. 5–8 ; pl. 30, figs. 1, 2.

Occurrence : MCP273 ; Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP368 ; Orsimont ; Longueville ; MCP706 ; Bully ; Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Tithonien–Maastrichtien (Couper, 1958 ; Burger, 1966 ; Waanders, 1974).

Comparaisons : voir *Parvisaccites enigmatus*.

Genre **PHYLLOCLADIDITES** Cookson, 1947 ex Couper, 1953

Espèce type : *Phyllocladidites mawsonii* Cookson, 1947 ex Couper, 1953

Comparaisons : le genre *Phyllocladidites* est caractérisé par des sacci hémisphériques, de taille inférieure à celle du corps central, insérés sur la face proximale du grain, et caractérisés

par des épaisissements à la jonction entre le saccus et le corps central. La présence de crête marginale n'est pas notée, ou est très fine.

***Phyllocladidites* spp.** (Pl. 13, fig. J)

Occurrence : Orsimont ; Bully ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Remarque : le spécimen identifié comme cf. *Podocarpidites minisculus* Singh dans l'assemblage de Jaunay-Clan (Polette et al., 2019), correspondrait sans doute plus au genre *Phyllocladidites*.

Genre ***PICEAEPOLLENITES*** Potonié, 1931

Espèce type : *Piceapollenites alatus* Potonié, 1931

Comparaisons : les grains du genre *Piceapollenites* sont caractérisés par la présence de saccis hémisphériques, de taille équivalente ou supérieure à celle du corps central, insérés sur la face proximale du grain, ainsi que par la présence d'une crête marginale discrète. Ils sont similaires aux grains de *Pinuspollenites*, qui diffèrent par la forme de leurs sacci, plus ovales. Ils diffèrent de *Phyllocladidites* par la taille de leurs sacci, plus importante, et par l'absence d'un épaisissement à la jonction entre le saccus et le corps central ; d'*Alisporites* par leur microréticulation plus fine, et par la forme des sacci, dont la longueur n'est pas exactement équivalente à celle de la face proximale du corps central (Burden et Hills, 1989).

***Piceapollenites* spp.** (Pl. 13, fig. K)

Occurrence : Chassiron ; Cherves ; MCP273 ; Brémontier ; MCP527 ; MCP368 ; Orsimont ; Wambez ; Vergons ; MCP706 ; Bully ; Archingeay ; Saint-Nadeau.

Genre ***PINUSPOLLENITES*** Raatz, 1938 ex Potonié, 1958

Espèce type : *Pinuspollenites ladbacus* (Potonié, 1931) Raatz ex Potonié, 1958

Comparaisons : genre très similaire à *Piceapollenites*, voir ce dernier pour comparaisons.

***Pinuspollenites* spp.** (Pl. 13, fig. L)

Occurrence : MCP273 ; Brémontier ; Buissières ; Vergons ; MCP706 ; Bully ; Archingeay.

Genre ***PITYOSPORITES*** Seward, 1914 emend. Manum, 1960

Espèce type : *Pityosporites antarcticus* Seward, 1914

Comparaisons : les grains de *Pityosporites* sont caractérisés par la présence de saccis ovales, de taille systématiquement inférieure à celle du corps central, insérés sur la face proximale du grain, présentant un infraréticulum grossier. La présence d'une crête marginale n'est pas toujours notée, elle peut être très discrète. Ce genre diffère des autres genres de bi-ailés par la taille de ses sacci, proportionnellement inférieure à celle du corps central. Il diffère de *Pristinuspollenites*, qui présente des sacci encore plus petits, et dont leur insertion est distale.

***Pityosporites constrictus*** Singh, 1964 (Pl. 13, fig. M)

1964 *Pityosporites constrictus* n. sp. Singh, pp. 122–123, pl. 16, figs. 8, 9.

Occurrence : Buissières ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Kimméridgien–Maastrichtien (Srivastava, 1966 ; Lam et Porter, 1977).

Comparaisons : cette espèce diffère des autres formes du genre par la diminution du diamètre des saccis au niveau de leur jonction avec le corps central (constriction).

Remarque : d'autres spécimens identifiés comme *Pityosporites* sp. cf. *P. constrictus* ont été observés au sein des assemblages de Chassiron, de Brémontier, de Buissières, et de Longueville, ne présentant pas clairement la constriction caractéristique de l'espèce (non illustré).

Genre ***PODOCARPIDITES*** Cookson, 1947 ex Couper, 1953

Espèce type : *Podocarpodites ellipticus* Cookson, 1947 ex Couper, 1953

Comparaisons : *Podocarpidites* est caractérisé par la présence de sacci ovales, de taille bien supérieure à celle du corps central, insérés sur la face proximale du grain, présentant un infraréticulum assez fin. Il diffère des autres genres de bi-ailés principalement par la taille de ses sacci.

***Podocarpidites biformis*** Rouse, 1957 (Pl. 13, fig. N)

1957 *Podocarpidites biformis* n. sp. Rouse, p. 367, pl. 2, fig. 13.

Occurrence : Bully.

Distribution temporelle : Hettangien–Maastrichtien (Waanders, 1974 ; Lam et Porter, 1977 ; Wilson, 1978).



Comparaisons : *Podocarpidites biformis* est très similaire à *P. multesimus*, et avait d'ailleurs été considéré comme partiellement synonyme de cette espèce par Pocock (1962). Cependant, *P. biformis* se distingue de la forme *multesimus* par la présence d'une ornementation microréticulée sur la face distale du corps central, et par sa taille généralement plus grande (75–90µm ; *P. multesimus* = 60–76µm ; Pocock, 1962 ; Singh, 1971), intermédiaire entre *P. multesimus* et *P. canadensis*.

***Podocarpidites canadensis*** Pocock, 1962 (Pl. 13, fig. O)

1962 *Podocarpidites canadensis* n. sp. Pocock, p. 66, pl. 10, figs. 157, 158.

Occurrence : Longueville ; Saint-Nadeau.

Distribution temporelle : Kimméridgien–Maastrichtien (Lam et Porter, 1977 ; Schrank et Ibrahim, 1995) ; principalement Crétacé Inférieur.

Comparaisons : cette espèce est très similaire à *Podocarpidites multesimus*, mais diffère par sa taille considérablement plus grande (90–138µm ; *P. multesimus* = 60–76µm ; Pocock, 1962). Elle diffère de *P. biformis* par l'absence d'une surface distale microréticulée, et par sa taille, plus grande également.

***Podocarpidites epistratus*** Brenner, 1963 (Pl. 13, fig. P)

1963 *Podocarpidites epistratus* n. sp. Brenner, pp. 81–82, pl. 31, fig. 5.

Occurrence : Cherves ; Cuy-Saint-Fiacre ; Bully.

Distribution temporelle : Tithonien–Albien/ ?Cénomaniens inférieur (Brenner, 1963 ; Burger, 1966 ; Shane, 1984 ; Burden et Hills, 1989).

Comparaisons : cette espèce se distingue par sa petite taille, son corps central scabré, et la présence d'un épaissement à la jonction entre les sacci et le corps central.

***Podocarpidites multesimus*** (Bolchovitina, 1956) Pocock, 1962 (Pl. 13, fig. Q)

1956 *Podocarpus multesima* n. sp. Bolchovitina, p. 127, pl. 24, fig. 235.

1962 *Podocarpidites multesimus* (Bolchovitina) n. comb. Pocock, p. 67, pl. 10, figs. 161, 162 ; pl. 11, fig. 163.

Occurrence : Cherves ; Angeac ; MCP273 ; Brémontier ; MCP527 ; MCP368 ; Orsimont ; Vergons ; Buissières ; MCP706 ; Bully ; Saint-Nadeau ; Hucheloup.

Distribution temporelle : Jurassique–Crétacé ; forme très commune, parfois citée dans les travaux portant sur le Trias de Chine (mais vérification impossible).

Comparaisons : voir *Podocarpidites biformis* et *P. canadensis*.

Remarque : un spécimen observé au sein de l'assemblage de Saint-Nadeau présente des similarités avec l'espèce, mais possède des saccis légèrement plus petits, et a donc uniquement été conféré à *P. multesimus*.

***Podocarpidites naumovai*** Singh, 1964 (Naumova ?) (Pl. 13, fig. R)

1937 *Platysaccus major* n. sp. Naumova, pp. 60–61.

1953 *Podocarpus major* (Naumova) n. comb. Bolchovitina, pl. 11, figs. 8, 9.

1964 *Podocarpidites naumovai* n. nom. Singh, p. 120, pl. 16, fig. 6.

Occurrence : MCP273 ; Orsimont (cf.) ; Bully ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Albien– ?Cénomaniens (Singh, 1964 ; Shane, 1984) ; désormais Berriasien–Cénomaniens (cette étude) ; espèce peu référencée dans la littérature.

Remarques et comparaisons : *Podocarpidites naumovai* correspond au nouveau nom donné à *Podocarpus major* par Singh (1964), afin d'éviter l'existence de deux espèces appelées *Podocarpidites major*, la première ayant été créée par Couper (1953).

Pocock (1962, p. 66) note de fortes similarités entre *Podocarpidites canadensis* et *Podocarpus major* (= *Podocarpidites naumovai*), mais indique que les sacci de la forme *canadensis* sont considérablement plus courts que ceux de *Podocarpus major*. Pourtant, dans la re-description de *Podocarpidites naumovai*, Singh (1964) indique que la longueur des sacci est de 58µm, alors que Pocock note que la longueur des sacci de *P. canadensis* est de 55–95µm. Singh (1964) illustre à la fois *P. canadensis* et *P. naumovai*, donc percevait une différence entre les deux espèces qu'il ne justifie pas. Ici, il est considéré que ces deux formes diffèrent sur la proportion entre la taille du corps central et celle des sacci. Les sacci sont en effet proportionnellement beaucoup plus grands que leur corps central chez la forme *naumovai* que chez la forme *canadensis*, plus équilibrée (c'est peut-être ce que Pocock entendait dans sa comparaison entre les deux formes). Les deux espèces présentent des spécimens de grande taille (>90µm).

Plusieurs spécimens présents au sein des assemblages d'Orsimont et de Bully ont uniquement été conférés à cette espèce, présentant des saccis considérablement plus grands que leur corps central, mais correspondant à des formes de taille bien inférieure à 90µm (non illustrés).

***Podocarpidites potomacensis*** Brenner, 1963 (Pl. 13, fig. S)

1963 *Podocarpidites potomacensis* n. sp. Brenner, p. 82, pl. 32, figs. 1, 2.

Occurrence : Bully ; Archingeay ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Tithonien–Maastrichtien (Burger, 1966 ; Waanders, 1974) ; principalement enregistrée au sein de dépôts de l’Albien–Cénomaniens.

Comparaisons : cette espèce diffère de *P. multesimus*, de *P. canadensis*, et de *P. biformis* par sa taille plus petite (46–88µm selon Brenner, mais ne sont prises en compte ici que les formes de taille inférieure à 60µm), et par sa crête marginale quasi-inexistante.

Ces quatre espèces diffèrent par quelques aspects ornementaux, mais se distinguent principalement par leur taille : *Podocarpidites potomacensis* : <60µm ; *P. multesimus* : 60–76µm ; *P. biformis* : 75–90µm ; *P. canadensis* : >90µm.

***Podocarpidites* sp. cf. *P. ornatus*** Pocock, 1962 (Pl. 13, fig. T)

1962 *Podocarpidites ornatus* n. sp. Pocock, pp. 67–68, pl. 11, figs. 164–166.

Occurrence : Brémontier.

Distribution temporelle de *P. ornatus* : Jurassique Supérieur–Campanien (Tschudy, 1973 ; Singh, 1974).

Remarque : le spécimen observé à Brémontier possède bien la crête marginale fortement ornementée caractéristique de l’espèce, mais celle-ci est plus rugulée que verruquée/granulée, contrairement à la forme décrite par Pocock. Ajouté à cela, le spécimen est légèrement plus petit que la fourchette de tailles proposée par Pocock (70–82µm).

Genre ***PRISTINUSPOLLENITES*** Tschudy, 1973

Espèce type : *Pristinuspollenites microsaccus* (Couper, 1958) Tschudy, 1973

Comparaisons : les grains du genre *Pristinuspollenites* peuvent être aisément différenciés des autres bi-aillés par la taille de leurs sacci (insérés sur la face distale), considérablement inférieure à celle du corps central.

***Pristinuspollenites inchoatus*** (Pierce, 1961) Tschudy, 1973 (Pl. 13, fig. U)

1961 *Bacubivesiculites inchoatus* n. sp. Pierce, p. 34, pl. 2, fig. 36.

1973 *Pristinuspollenites inchoatus* (Pierce) n. comb. Tschudy, p. 16, pl. 7, fig. 7.

Occurrence : Cuy-Saint-Fiacre (cf.) ; MCP706 ; Archingeay ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Hauterivien supérieur–Cénomaniens/ ? Maastrichtien (Waanders, 1974 ; Burden et Hills, 1989 ; Ravn, 1995).

Comparaisons : cette espèce diffère des autres formes du genre par l’aspect de ses deux sacci, sombres et réniformes.

Remarque : un spécimen présentant des sacci sombres, légèrement plus gros que ceux de l'espèce, a été identifié comme *Pristinuspollenites* sp. cf. *P. inchoatus* dans l'assemblage de Cuy-Saint-Fiacre (non illustré).

***Pristinuspollenites microsaccus*** (Couper, 1958) Tschudy, 1973 (Pl. 13, fig. V)

1958 *Pteruchipollenites microsaccus* n. sp. Couper, p. 151, pl. 26, figs. 13, 14.

1962 *Alisporites microsaccus* (Couper) n. comb. Pocock, p. 61.

1973 *Pristinuspollenites microsaccus* (Couper) n. comb. Tschudy, pp. 17–18, pl. 7, figs. 4–6.

Occurrence : MCP273 ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP706 ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Bathonien–Campanien (Couper, 1958 ; Tschudy, 1973).

Comparaison : *Pristinuspollenites microsaccus* se distingue par ses sacci fins et allongés, et son sulcus marqué.

***Pristinuspollenites minimus*** (Brenner, 1963) Burden et Hills, 1989 (Pl. 13, fig. W)

1963 *Abietineaepollenites minimus* n. sp. Brenner, p. 77, pl. 26, fig. 2.

1989 *Pristinuspollenites minimus* (Brenner) n. comb. Burden et Hills, p. 79.

Occurrence : Archingéay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie ; Hucheloup.

Distribution temporelle : Albien moyen–Cénomaniens (Burden et Hills, 1989 ; cette étude) ; très peu de mentions de cette espèce.

Remarque : une espèce nommée *Abietineaepollenites minimus* avait déjà été créée par Couper (1958), présentant une distribution temporelle bien plus étendue. Celle-ci ne correspond pas à la forme décrite par Brenner, qui n'aurait pas dû utiliser le même nom.

Comparaisons : cette espèce diffère des autres formes du genre par la forme de ses sacci, petits, fins, circulaires, et bombés, et par sa crête marginale rugulée.

Genre ***RUGUBIVESICULITES*** Pierce, 1961

Espèce type : *Rugubivesiculites convolutus* Pierce, 1961

Comparaisons : *Rugubivesiculites* se distingue des autres genres de grains bi-ailés par la présence d'une rugula « creusée » (« *cavate* ») sur la face proximale du grain, les sacci s'insérant sur la face distale.

***Rugubivesiculites* sp. cf. *R. convolutus*** Pierce, 1961 (Pl. 13, fig. X)

1961 *Rugubivesiculites convolutus* n. sp. Pierce, pp. 39–40, pl. 2, fig. 57.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle de *R. convolutus* : Cénomaniens–Campaniens (Pierce, 1961 ; Gradstein et al., 1976) ; peu de mentions de l'espèce, qui peut présenter une distribution plus étendue.

Remarque : le spécimen observé au sein de l'assemblage de Jaunay-Clan a uniquement été conféré à cette espèce, car il présente des sacci substantiellement plus grands que ceux de la forme décrite par Pierce. Il possède néanmoins la rugula fine et creusée caractéristique de *R. convolutus*.

**Famille** : Araucariaceae

Genre ***ARAUCARIACITES*** Cookson, 1947 ex Couper, 1953 emend. Courtinat, 1987

Espèce type : *Araucariacites australis* Cookson, 1947 ex Couper, 1953

***Araucariacites australis*** Cookson, 1947 ex Couper, 1953 (Pl. 14, figs. A, B)

1947 *Araucariacites australis* Cookson, pp. 130–131, pl. 13, figs. 1–4. [nouvelle espèce non correctement désignée]

1953 *Araucariacites* cf. *australis* Cookson ; Couper, p. 39.

Occurrence : Tous les sites, à l'exception de Wambez/La Croix Cloutier, Longfossé, et MCP706.

Distribution temporelle : Trias–Néogène.

Comparaisons : *Araucariacites australis* diffère de *Balmeiopsis limbata* par l'absence d'un hile polaire et par son exine plus fines ; et d'*Inaperturopollenites dubius* par sa taille plus importante, et par son ornementation plus granuleuse.

Remarque : un spécimen présentant une exine fine et un proto-hile, nommé *Araucariacites* sp. cf. *A. australis* a été observé au sein de l'assemblage MCP273 (non illustré). Il pourrait correspondre à une forme transitionnelle entre *Araucariacites australis* et *Balmeiopsis limbata*.

Genre **BALMEIOPSIS** Archangelsky, 1977

Espèce type : *Balmeiopsis limbata* [*limbatus*] (Balme, 1957) Archangelsky, 1977

***Balmeiopsis limbata*** (Balme, 1957) Archangelsky, 1977 (Pl. 14, fig. C)

1957 *Inaperturopollenites limbatus* n. sp. Balme, p. 31, pl. 7, figs. 83, 84.

1977 *Balmeiopsis limbatus* (Balme) n. comb. Archangelsky, pp. 123–124, pl. 1, figs. 1–5.

Occurrence : Brémontier ; Bully ; Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Sinémurien–Maastrichtien (Srivastava, 1987 ; Kedves, 1997).

Comparaisons : voir *Araucariacites australis*.

Genre **CALLIALASPORITES** Dev, 1961 emend. Maheshwari, 1974

Espèce type : *Callialasporites trilobatus* (Balme, 1957) Dev, 1961

***Callialasporites dampieri*** (Balme, 1957) Dev, 1961 (Pl. 14, fig. D)

1957 *Zonalapollenites dampieri* n. sp. Balme, p. 32, pl. 8, figs. 88–90.

1961 *Callialasporites dampieri* (Balme) n. comb. Dev, p. ? [document non consulté, référencé]

Occurrence : Tous les sites, à l'exception de Longfossé, MCP706, et Saint-Nadeau.

Distribution temporelle : ?Trias/Jurassique–Eocène ; forme très commune (Singh, 1971).

Comparaisons : *Callialasporites dampieri* diffère de *C. trilobatus* par la présence d'un saccus continu au niveau de la zone équatoriales du grain, et non trois sacci distincts, et par son exine granulée, et non rugulée ; et de *C. turbatus* par son saccus équatorial moins épais, et présentant souvent une jonction corps central-saccus moins nette (présence de nombreux plis).

***Callialasporites trilobatus*** (Balme, 1957) Dev, 1961 (Pl. 14, figs. E, F)

1957 *Zonalapollenites trilobatus* n. sp. Balme, p. 33, pl. 8, figs. 91, 92.

1961 *Callialasporites trilobatus* (Balme) n. comb. Dev, p. ?

Occurrence : Chassiron ; Cherves ; MCP527 ; Orsimont ; Wambez ; Buisnières ; Bully.

Distribution temporelle : Jurassique–Crétacé.

Comparaisons : voir *Callialasporites dampieri*.

***Callialasporites turbatus*** (Balme, 1957) Schulz, 1967 (Pl. 14, fig. G)

1957 *Inaperturopollenites turbatus* n. sp. Balme, pp. 31–32, pl. 7, figs. 85, 86 ; pl. 8, fig. 87.

1967 *Callialasporites turbatus* (Balme) n. comb. Schulz, p. ? [document non consulté, référencé]

Occurrence : MCP273 ; MCP368 ; Bully ; Archingeay.

Distribution temporelle : Jurassique Inférieur–Albien/ ?Cénomanién (Schulz, 1967 ; Burger, 1982 ; cette étude).

Comparaisons : voir *Callialasporites dampieri*.

Genre **UESUGUIPOLLENITES** Dino, 1994

Espèce type : *Uesuguipollenites callosus* Dino, 1994 (genre monospécifique)

***Uesuguipollenites callosus*** Dino, 1994 (Pl. 14, fig. H)

1994 *Uesuguipollenites callosus* n. sp. Dino, pp. 258–259, pl. 1, figs. 1–7.

Occurrence : Bully ; Archingeay ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Aptien–Campanien (Dino, 1994 ; Payenberg et al., 2002) ; très peu de mentions de l'espèce dans la littérature.

Comparaisons : *Uesuguipollenites callosus* se distingue des autres grains inaperturés par la présence d'un épaissement circulaire sombre (« cap ») au niveau du pôle, par son ornementation scabré, et par son exine fine.

Remarque : plusieurs spécimens inaperturés observés au sein de l'assemblage de Chassiron présentent l'épaissement sombre polaire typique de l'espèce, mais possèdent une exine plus lisse. Ils ont été appelés *Uesuguipollenites* sp. (Pl. 14, fig. I).

#### **Famille** : Cheirolepidiaceae

Genre **CIRCULINA** Maljavkina, 1949 ex Klaus, 1960 emend. Cornet et Traverse, 1975

Espèce type : *Circulina meyeriana* Klaus, 1960

Comparaisons : le genre *Circulina* a été source de nombreux désaccords taxonomiques, dus à sa ressemblance marquante avec les genres *Corallina* et *Classopollis*. Certains spécimens ont ainsi été comparés à des corps internes (formes immatures ou dégradées) de *Classopollis* (Cornet et Traverse, 1975). Burden et Hills (1989) notent cependant une différence morphologique permettant de distinguer les deux genres aisément, en gardant à l'esprit qu'ils peuvent appartenir à la même espèce (genre) biologique. Ainsi, *Circulina* diffèrerait de *Classopollis* par l'absence de structure interne au sein de l'exine (rimula = sillons circulaires fins et nombreux de l'ectexine, parallèles à l'équateur). Klaus (1960) notait cependant la



présence de « *tenuitas* » dans sa diagnose générique, correspondant à la rimula. Ces deux genres devraient sans doute être séparés plus formellement ou être mis en synonymie, mais trop peu de spécimens associés à *Circulina* ont été observés dans le cadre de cette étude pour conclure quant à la validité du genre. Ainsi, la différence proposée par Burden et Hills (1989) est ici utilisée pour les séparer.

***Circulina parva*** Brenner, 1963 (Pl. 14, fig. J)

1963 *Circulina parva* n. sp. Brenner, p. 84, pl. 34, figs. 2, 3.

Occurrence : Chassiron.

Distribution temporelle : Bajocien–Campanien/Maastrichtien (Brenner, 1963 ; Aboul Ela et Aly, 1988 ; Braman, 2001).

Comparaisons : *Circulina parva* diffère de *Classopollis* par l'absence de rimula, et par la présence d'un fin chenal circulaire entre l'exine et le corps distal.

Genre **CLASSOPOLLIS** Pflug, 1953

Espèce type : *Classopollis classoides* Pflug, 1953

***Classopollis echinatus*** Burger, 1965 (Pl. 14, fig. K)

1965 *Classopollis echinatus* n. sp. Burger, pp. 67–68, pl. 3, figs. 14, 15.

Occurrence : MCP273 ; Cuy-Saint-Fiacre.

Distribution temporelle : Jurassique Supérieur–Albien supérieur (Burger, 1965 ; Herngreen, 1973).

Comparaisons : *Classopollis echinatus* se distingue des autres espèces du genre par la présence de fines projections (papilles) à la surface du grain.

***Classopollis torosus*** (Reissinger, 1950) Balme, 1957 ex Couper, 1958 (Pl. 14, fig. L)

1950 *Pollenites torosus* n. sp. Reissinger, p. 115, pl. 14, fig. 20.

1953 *Classopollis classoides* n. sp. Pflug, p. 91, pl. 16, figs. 20–25, 29–37.

1957 *Classopollis* cf. *torosus* (Reissinger), Balme, pp. 37–38, pl. 11, figs. 114–119. [nouvelle combinaison non correctement désignée par l'auteur]

1958 *Classopollis torosus* (Reissinger) n. comb. Couper, pp. 156–157, pl. 28, figs. 2–7.

Occurrence : Tous les sites, à l'exception de Wambes/La Croix Cloutiers, Longfossé, et de Hucheloup.

Distribution temporelle : Trias Supérieur–Crétacé (Balme, 1957 ; Couper, 1958 ; Nilsson, 1958).

Remarque : cette forme est considérée ici comme la forme typique des assemblages palynologiques du Crétacé Inférieur. *Classopollis classoides*, abondamment utilisée dans la littérature, avait déjà été mise en synonymie de *C. torosus* par Couper (1958), et est également considérée comme synonyme ici.

**Famille** : Cupressaceae (incluant les Taxodiaceae)

Genre *EXESIPOLLENITES* Balme, 1957

Espèce type : *Exesipollenites tumulus* Balme, 1957

Remarque : le genre *Spheripollenites*, créé par Couper (1958) est considéré comme synonyme d'*Exesipollenites* (Pocock, 1970). En effet, Balme et Couper ont publié leur étude respective à quelques mois d'intervalle, et n'avaient pas connaissance des travaux de leur collègue.

*Exesipollenites tumulus* Balme, 1957 (Pl. 14, fig. M)

1957 *Exesipollenites tumulus* n. sp. Balme, p. 39, pl. 11, figs. 123–125.

1958 *Spheripollenites psilatus* n. sp. Couper, p. 159, pl. 31, figs. 4–8.

Occurrence : Chassiron ; Cherves ; Angeac ; MCP368 ; Orsimont ; Bully ; Archingeay ; Saint-Nadeau.

Distribution temporelle : Jurassique Inférieur–Crétacé Supérieur (peu de mentions après le Cénomaniens ; Balme, 1957 ; Couper, 1958 ; Habib, 1970).

Comparaisons : *Exesipollenites tumulus* diffère de *Classopollis* par l'absence de rimula, par son exine plus fine, et par la présence d'une zone polaire circulaire sombre ; d'*Inaperturopollenites dubius* par la présence d'un pore, sa forme circulaire, son exine moins pliée, et par la présence de la zone polaire circulaire sombre ; de *Taxodiaceapollenites hiatus* par son aspect circulaire et non « ouvert », et par la présence de la zone polaire circulaire.

Genre *INAPERTUROPOLLENITES* Pflug et Thomson in Thomson et Pflug, 1953 emend. Potonié, 1966, emend. Krutzsch, 1971

Espèce type : *Inaperturopollenites dubius* (Potonié et Venitz, 1934) Thomson et Pflug, 1953

Remarque : Potonié (1966) considérait *Laricoidites* comme synonyme d'*Inaperturopollenites* (voir *Laricoidites gigantus*, section Pinaceae/Podocarpaceae). Cependant, les grains de pollen de *Laricoidites* sont considérablement plus grands, et présentent une exine plus robuste (Singh, 1971). Ils sont ici considérés comme deux genres distincts.

***Inaperturopollenites dubius*** (Potonié et Venitz, 1934) Thomson et Pflug, 1953

(Pl. 14, fig. N)

1934 *Pollenites magnus dubius* n. sp. Potonié et Venitz, p. 17, pl. 2, figs. 21, 25.

1953 *Inaperturopollenites dubius* (Potonié et Venitz) n. comb. Thomson et Pflug, p. 64.

Occurrence : Tous les sites, à l'exception d'Angeac, MCP527, Wambez/La Croix Cloutier, Longfossé, et Hucheloup.

Distribution temporelle : Trias Supérieur–Miocène (Thomson et Pflug, 1953 ; Sierotin, 1961); forme très commune.

Comparaisons : voir *Araucariacites australis* et *Exesipollenites tumulus*.

Genre **PERINOPOLLENITES** Couper, 1958 emend. Jain et Sah, 1969

Espèce type : *Perinopollenites elatoides* Couper, 1958

***Perinopollenites elatoides*** Couper, 1958 (Pl. 14, fig. O)

1958 *Perinopollenites elatoides* n. sp. Couper, p. 152, pl. 27, figs. 9–11.

Occurrence : MCP273 ; Cuy-Saint-Fiacre ; Longueville.

Distribution temporelle : Trias Supérieur–Crétacé Supérieur ; espèce très commune.

Comparaisons : *Perinopollenites elatoides* se distingue par la présence d'un pore discret, et d'un perinosaccus (périne) qui entoure le corps central. Il diffère de *Perinopollenites halonatus* par l'aspect de son périnosaccus, plus lâche, moins régulier, et par sa taille généralement plus importante.

***Perinopollenites halonatus*** Paden Phillips et Felix, 1971b (Pl. 14, figs. P, Q-cf.)

1971b *Perinopollenites halonatus* n. sp. Paden Phillips et Felix, pp. 459–460, pl. 14, figs. 15, 16.

Occurrence : Cherves ; MCP273 ; Cuy-Saint-Fiacre ; Longueville ; Archingeay ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Callovien supérieur/Tithonien [Jurassique indifférencié]–Maastrichtien (Waanders, 1974 ; Lawton et Olmstead, 1995). Cette espèce n'a été que très peu mentionnée dans la littérature. Lawton et Olmstead (1995) notent sa présence au sein de

dépôts d'âge Jurassique indifférencié sur leur étude portant sur la palynostratigraphie du Bisbee Group (Etats-Unis), dont l'âge des couches s'échelonne entre le Callovien supérieur et l'Albien.

Comparaisons : voir *Perinopollenites elatoides*.

Remarque : quelques spécimens présentant un périnosaccus légèrement plus plié, et moins épais que celui de l'espèce, ont été observés au sein des assemblages de Cuy-Saint-Fiacre et d'Archingeay (Pl. 14, fig. Q). Ils ont été nommés cf. *Perinipollenites halonatus*, du fait de leur périnosaccus très réduit.

Genre **TAXODIACEAPOLLENITES** Kremp, 1949 ex Potonié, 1958

Espèce type : *Taxodiaceapollenites hiatus* (Potonié, 1931) Potonié, 1958

***Taxodiaceapollenites hiatus*** (Potonié, 1931) Potonié, 1958 (Pl. 14, fig. R)

1931 *Pollenites hiatus* n. sp. Potonié, p. 5, fig. 27.

1958 *Taxodiaceapollenites hiatus* (Potonié) n. comb. Potonié, p. 79.

Occurrence : Chassiron ; Cherves ; MCP273 ; Brémontier ; Cuy-Saint-Fiacre ; MCP527 ; Orsimont ; Vergons ; Buissières ; Longueville ; Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Jurassique–Miocène / ?Pliocène (Potonié, 1958 ; Norris, 1977, 1997 ; Aboul Ela et Aly, 1988).

Comparaisons : *Taxodiaceapollenites hiatus*, inaperturée, se distingue par sa petite taille, sa forme subcirculaire, mais surtout par son exine fine et infraonctuée, généralement séparée en deux parties dans une direction radiale, entre l'équateur et le pôle de la spore, donnant au grain une forme de « bec » (Potonié, 1958).

**Division** : GNETOPHYTA**Classe** : Gnetopsida**Ordre** : Ephedrales**Famille** : Ephedraceae

Genre *EQUISETOSPORITES* Daugherty, 1941 emend. Pocock et Jansonius *in* Pocock, 1965

Espèce type : *Equisetosporites chinleana* Daugherty, 1941 emend. Pocock et Vasanthi, 1988

***Equisetosporites concinnus*** Singh, 1964 (Pl. 14, fig. S)

1964 *Equisetosporites concinnus* n. sp. Singh, p. 132, pl. 17, figs. 10–15.

Occurrence : Longeville ; MCP706.

Distribution temporelle : Hauterivien supérieur–Cénomaniens (Burden et Hills, 1989 ; Schrank et Ibrahim, 1995).

Comparaisons : cette espèce se distingue des autres formes du genre par la présence de stries longitudinales relativement épaisses (7–10µm), par son exine épaissie aux extrémités du grain (3µm au lieu de 1µm sur le reste du grain), et par la présence d'une zone centrale sans stries, non ornementée.

***Equisetosporites multicostatus*** (Brenner, 1963) Norris, 1967 (Pl. 14, fig. T)

1963 *Ephedripites multicostatus* n. sp. Brenner, pl. 38, figs. 1, 2.

1967 *Equisetosporites multicostatus* (Brenner) n. comb. Norris, p. 105, pl. 16, fig. 15.

Occurrence : Archingeay.

Distribution temporelle : ?Berriasien/Hauterivien–Maastrichtien (Srivastava, 1968 ; Burden et Hills, 1989 ; Braman, 2001). Burden et Hills (1989) questionnent la présence de l'espèce au sein de dépôts plus anciens que l'Hauterivien, sans affirmer qu'elle n'ait pas pu apparaître dès le Berriasien.

Comparaisons : *Equisetosporites multicostatus* se distingue par la présence de nombreuses stries (18–24), fines (1–1,5µm), et relativement serrées.

***Equisetosporites ovatus*** (Pierce, 1961) Singh, 1964 (Pl. 14, fig. U)

1961 *Striainaperturites ovatus* n. sp. Pierce, p. 45, pl. 3, fig. 80.

1964 *Equisetosporites* sp. cf. *E. ovatus* (Pierce) n. comb. Singh, p. 133, pl. 17, fig. 16.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Barrémien–Cénomaniens (Shane, 1984 ; Burden et Hills, 1989). Farabee et Canright (1986) noteraient la présence de l'espèce au sein de dépôts maastrichtiens du Wyoming, mais je n'ai pas eu accès à la publication pour vérification.

Comparaisons : cette espèce se distingue par sa forme légèrement moins allongée que les deux autres espèces présentées précédemment, par la présence de stries relativement épaisses (6µm) et peu nombreuses, et par l'absence d'une zone centrale sans stries, contrairement à *C. concinnus*.

**Ordre** : Gnetales

**Famille** : Erdtmanithecaceae

Genre *EUCOMMIIDITES* Erdtman, 1948 ex Potonié, 1958

Espèce type : *Eucommiidites troedssonii* Erdtman, 1948 ex Potonié, 1958

Remarque : la famille des Erdtmanithecaceae a été créée par Friis et Pedersen (1996) pour accommoder les grains de pollen d'*Eucommiidites*, ainsi que les organes reproducteurs au sein desquels ils ont été retrouvés, *Eucommiithea*. Ces auteurs établissent un lien entre ces méso- et microrestes et les Gnetales, avec lesquelles ils partagent plusieurs caractères morphologiques. Cependant, ils notent également des ressemblances avec les Bennettitales, un potentiel lien avec ce groupe n'étant donc pas à exclure.

*Eucommiidites minor* Groot et Penny, 1960 (Pl. 14, fig. V)

1960 *Eucommiidites minor* n. sp. Groot et Penny, p. 234, pl. 2, fig. 14.

Occurrence : Brémontier ; Orsimont ; Longueville ; Bully ; Archingeay ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Hettangien–?Maastrichtien (Herngreen et al., 1986 ; Suneby et Hills, 1988) ; principalement rencontrée au sein d'assemblages du Tithonien–Albien (Singh, 1971). Herngreen et al. (1986) notent la présence d'*Eucommiidites* cf. *minor* au sein des dépôts du Maastrichtien supérieur des Pays-Bas, mais leur illustration correspond à un spécimen plus ellipsoïdal que les spécimens décrits par Groot et Penny. Il est alors possible que l'espèce disparaisse un peu avant le Maastrichtien, entre le Cénomaniens et le Campanien.

Comparaisons : *Eucommiidites minor* diffère d'*E. troedssonii* par sa forme circulaire, et sa taille moins importante.

***Eucommiidites troedssonii*** Erdtman, 1948 ex Potonié, 1958 (Pl. 14, fig. W)

1948 *Tricolpites (Eucommiidites) troedssonii* n. sp. Erdtman, p. 267, fig. 15.

1958 *Eucommiidites troedssonii* Erdtman ; Potonié, p. 87, pl. 10, fig. 114 [désignation du lectotype].

Occurrence : Orsimont ; Longueville ; Bully ; Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Jurassique–Crétacé (Singh, 1971).

Comparaisons : cette espèce est caractérisée par sa forme ellipsoïdale, et par son sulcus central allongé ; voir *Eucommiidites minor*.

#### GYMNOSPERMES AFFINITES INCERTAINES

Genre ***AFROPOLLIS*** Doyle, Jardiné et Doerenkamp, 1982

Espèce type : *Afropollis jardinus* (Brenner, 1968) Doyle, Jardiné et Doerenkamp, 1982

***Afropollis jardinus*** (Brenner, 1968) Doyle, Jardiné et Doerenkamp, 1982 (Pl. 14, fig. X)

1968 *Reticulatasporites jardinus* n. sp. Brenner, p. 381, pl. 10, figs. 5, 6.

1982 *Afropollis jardinus* (Brenner) n. comb. Doyle, Jardiné et Doerenkamp, pp. 45–46, pls. 1, 2.

Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Aptien inférieur–Cénomaniens (Doyle et al., 1982 ; Schrank et Ibrahim, 1995).

Comparaisons : *Afropollis jardinus*, inaperturée, grossièrement réticulée, se distingue des autres espèces du genre par son isopolarité.

Genre ***ALISPORITES*** Daugherty, 1941 emend. Somers, 1968

Espèce type : *Alisporites opii* Daugherty, 1941

Remarques : Les grains bi-ailés appartenant au genre *Alisporites* sont parfois rapprochés des Corytospermales (Pteridospermatophytes ; Abbink et al., 2004), mais leur affinité reste discutée. Ils diffèrent des autres genres de bi-ailés (Pinaceae/Podocarpaceae) principalement par leur sacci, hémisphériques, à infraréticulum fin, dont la longueur est équivalente à celle du



corps central, donnant au grain un aspect ovoïde non perturbé par la forme des sacci (= haploxyloïde). Un sulcus distal et une fine crête marginale sont parfois visibles sur certains spécimens bien préservés (Burden et Hills, 1989).

***Alisporites bilateralis*** Rouse, 1959 (Pl. 15, fig. A)

1959 *Alisporites bilateralis* n. sp. Rouse, p. 316, pl. 1, figs. 10, 11.

Occurrence : Chassiron ; Cherves ; MCP273 ; Brémontier ; MCP527 ; MCP368 ; Orsimont ; Vergons ; Buissières ; Longueville ; MCP706 ; Bully ; Archingeay ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Jurassique Moyen-Supérieur/Crétacé Supérieur ; forme très commune.

Comparaisons : *Alisporites bilateralis* diffère d'*A. grandis* par sa taille, plus petite (longueur = 55–72µm ; *A. grandis* = 78–138µm ; Rouse, 1959 ; Dettmann, 1963).

***Alisporites grandis*** (Cookson, 1953) Dettmann, 1963 (Pl. 15, fig. B)

1953 *Disaccites grandis* n. sp. Cookson, p. 471, pl. 2, fig. 41.

1957 *Pityosporites grandis* (Cookson) n. comb. Balme, p. 36, pl. 10, figs. 110, 111.

1959 *Alisporites rotundus* n. sp. Rouse, p. 316, pl. 1, figs. 15, 16.

1963 *Alisporites grandis* (Cookson) n. comb. Dettmann, p. 102, pl. 25, figs. 1–4.

Occurrence : MCP273 ; Longueville ; Bully ; Archingeay.

Distribution temporelle : Jurassique Inférieur–Maastrichtien/ ? Paléocène (Srivastava, 1967 ; Rouse et Srivastava, 1972 ; Filatoff, 1975).

Comparaisons : voir *Alisporites bilateralis*.

Genre **MONOSULCITES** (part.) Cookson, 1947 ex Couper, 1953

Espèce type : *Monosulcites minimus* Cookson, 1947 ex Couper, 1953

Remarque : le genre *Monosulcites* inclut des formes très variées, présentant des tailles, des sulci, et des exines aux caractéristiques morphologiques diverses. Certaines espèces sont considérées comme proches des gymnospermes, alors que d'autres présentent des affinités angiospermiennes (voir p. 110).

***Monosulcites major*** Kemp, 1970 (Pl. 15, fig. C)

1970 *Monosulcites major* n. sp. Kemp, p. 124, pl. 28, figs. 24–26.

Occurrence : Archingeay.

Distribution temporelle : Aptien inférieur–Albien/ ? Cénomaniens basal (Kemp, 1970 ; cette étude) ; espèce très peu mentionnée dans la littérature, pouvant potentiellement présenter une distribution plus étendue.

Comparaisons : *Monosulcites major* se distingue par sa grande taille, relativement aux autres grains monosulqués (47–68µm), son exine scabré (« *scabrate* »), et son sulcus très marqué. Ses affinités gymnospermiennes ou angiospermiennes ne sont pas connues.

**Division** : PTERIDOSPERMATOPHYTA

**Ordre** : Caytoniales

**Famille** : Caytoniaceae

Genre **VITREISPORITES** Leschik, 1956 emend. De Jersey, 1964

Espèce type : *Vitreisporites signatus* Leschik, 1956

*Vitreisporites pallidus* (Reissinger, 1939) Nilsson, 1958 (Pl. 15, fig. D)

1939 *Pityosporites pallidus* n. sp. Reissinger, p. 14.

1958 *Caytonipollenites pallidus* (Reissinger) n. comb. Couper, p. 150, pl. 26, figs. 7, 8.

1958 *Vitreisporites pallidus* (Reissinger) n. comb. Nilsson pp. 77–78.

Occurrence : Angeac ; MCP273 ; MCP527 ; Orsimont ; Vergons ; Longueville ; Bully ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Trias–Crétacé (Singh, 1971).

Comparaisons : *Vitreisporites pallidus* se distingue des autres grains bi-aillés par son exine fine, sa petite taille, et par l'insertion proximale de ses sacci, hémisphériques, de tailles équivalentes à celle du corps central, présentant un épaissement à leur jonction avec ce dernier (Burden et Hills, 1989).

**ANGIOSPERMES****Division** : MAGNOLIOPHYTA**Classe**: Liliopsida (monocotylédones)Genre *LILIACIDITES* Couper, 1953Espèce type : *Liliacidites kaitangatensis* Couper, 1953*Liliacidites crassatus* Singh, 1971 (Pl. 15, fig. E)1971 *Liliacidites crassatus* n. sp. Singh, pp. 184–185, pl. 27, figs. 10–13.Occurrence : Archingeay.Distribution temporelle : Albien supérieur–Turonien supérieur (Singh, 1971 ; Sweet et McIntyre, 1988) ; peu de mentions de l'espèce, celle-ci pouvant présenter une distribution plus étendue.Comparaisons : *Liliacidites crassatus* se distingue des autres espèces du genre par sa petite taille (22–27µm), son réticulum fin, formé par des muris peu épais (0,5–1µm) et courts, gonflés aux points d'insertion des clavae, et par des lumina de 1–2,5µm.*Liliacidites* sp. cf. *L. giganteus* Singh, 1983 (Pl. 15, fig. F)1983 *Liliacidites giganteus* n. sp. Singh, p. 66, pl. 12, figs. 1–4 ; pl. 13, fig. 1.Occurrence : La Buzinie.Distribution temporelle de *L. giganteus* : ?Albien terminal–Cénomanién (Singh, 1983 ; Leckie et al., 1992). Leckie et al. (1992) indiquent la présence de l'espèce au sein de dépôts de l'Albien terminal ou du Cénomanién d'Alberta, mais ne précisent pas le niveau dans lequel ils l'ont observée ; espèce peu mentionnée dans la littérature.Comparaisons : cette espèce diffère des autres formes du genre par sa grande taille (52–84µm), ses lumina comparativement grandes, et par la présence d'une double rangée de granules sur les muri. Le spécimen observé à La Buzinie ne présente pas cette dernière caractéristique morphologique, et a donc uniquement été conféré à l'espèce.*Liliacidites* sp. 1 *sensu* Ward, 1986 (Pl. 15, fig. G)1986 *Liliacidites* species 1. Ward, pp. 31–32, pl. 3, figs. 11, 12.Occurrence : Saint-Nadeau.Distribution temporelle : Albien–Cénomanién basal (Ward, 1986 ; cette étude).

Comparaisons : cette forme diffère des autres espèces de *Liliacidites* par sa réticulation dont la taille diminue du pôle proximal au pôle distal, et vers les extrémités du grain, par la présence de muri courts et assez fins (0,6µm). D'après Ward (1986), cette forme est similaire à *Liliacidites* sp. D *sensu* Doyle et Robbins, 1977 (Doyle et Robbins, 1977, pl. 3, figs. 27, 28), mais diffère par sa taille moins importante.

**Classe**: ?Liliopsida (monocotylédones)/ ?Magnoliopsida (dicotylédones)

**Clade** : ? Magnoliidae / ? Monocotylédones

Genre **MONOSULCITES** (part.) Cookson, 1947 ex Couper, 1953

Espèce type : *Monosulcites minimus* Cookson, 1947 ex Couper, 1953

Remarque : le genre *Monosulcites* inclut des formes très variées, présentant des tailles, des sulci, et des exines aux caractéristiques morphologiques diverses. Certaines espèces sont considérées comme proches des gymnospermes, alors que d'autres présentent des affinités angiospermiennes (voir pp. 107, 108).

***Monosulcites chaloneri*** Brenner, 1963 (Pl. 15, fig. H)

1963 *Monosulcites chaloneri* n. sp. Brenner, p. 73, pl. 24, figs. 9–11.

Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Albien inférieur–Cénomaniens (Brenner, 1963 ; Azéma et al., 1990).

Comparaisons : *Monosulcites chaloneri* diffère des autres espèces du genre par son ornementation, composée de petites verrues (1,5–4µm d'épaisseur) assez serrées.

Genre **STELLATOPOLLIS** Doyle in Doyle, Van Campo, et Lugardon, 1975

Espèce type : *Stellatopollis barghoornii* Doyle in Doyle, Van Campo, et Lugardon, 1975

***Stellatopollis barghoornii*** Doyle in Doyle, Van Campo, et Lugardon, 1975

(Pl. 15, figs. I, J)

1975 *Stellatopollis barghoornii* n. sp. Doyle in Doyle, Van Campo, et Lugardon, pp. 462–470, pl. 7, figs. 1–8 ; pl. 8, figs. 1–5 ; pl. 9, figs. 1–4.

Occurrence : Longueville ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Barrémien supérieur–Cénomanién (Burden et Hills, 1989).

Comparaisons : *Stellatopollis barghoornii* diffère de *S. largissimus* par sa taille considérablement moins importante (36–73µm, *S. largissimus* = 91–125µm ; Singh, 1983), par ses projections supratactales (formant un pattern « crotonoïde ») proportionnellement moins nombreuses et plus larges, et par son sulcus elliptique (Singh, 1983).

Remarque : la présence de *Stellatopollis barghoornii* au sein des dépôts de Longueville en fait la plus ancienne forme enregistrée en France à ce jour (Pl. 15, fig. I).

***Stellatopollis largissimus*** Singh, 1983 (Pl. 15, fig. K)

1983 *Stellatopollis largissimus* n. sp. Singh, pp. 69–70, pl. 14, figs. 5–8 ; pl. 15, figs. 1, 2.

Occurrence : Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : ?Aptien supérieur/Albien–Cénomanién (Singh, 1983 ; Heimhofer et Hochuli, 2010) ; peu de mentions de cette espèce dans la littérature.

Comparaisons : voir *Stellatopollis barghoornii*.

Remarque : Un spécimen présentant des projections supratactales fines et nombreuses, observé au sein de l'assemblage de Jaunay-Clan, a uniquement été conféré à cette espèce, du fait de sa taille légèrement inférieure à celle de la fourchette proposée par Singh (voir « comparaisons » *Stellatopollis barghoornii*).

**Classe** : Magnoliopsida (dicotylédones)

**Clade** : ? Magnoliidae

**Ordre** : Chloranthales

**Famille** : Chloranthaceae

Genre **CLAVATIPOLLENITES** Couper, 1958

Espèce type : *Clavatipollenites hughesii* Couper, 1958

***Clavatipollenites hughesii*** Couper, 1958 (Pl. 15, fig. L)

1958 *Clavatipollenites hughesii* n. sp. Couper, pp. 159–160, pl. 31, figs. 19–22.

Occurrence : Longueville ; Bully ; Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Barrémien–Campanien (Burden et Hills, 1989 ; Dettmann, 1989).

Comparaisons : *Clavatipollenites hughesii*, monosulquée, se distingue par son ectexine, composée de projections claviformes (« *clavate* », voir « Clava »), dont les extrémités peuvent fusionner pour former un microréticulum à lumina polygonales. Il diffère de *C. rotundus* Kemp par sa forme souvent plus allongée que subcirculaire, et par l'absence de margo bordant le sulcus (Kemp, 1968).

***Clavatipollenites* sp. A** *sensu* Doyle et Robbins, 1977 (Pl. 15, figs. M, N)

1977 *Clavatipollenites* sp. A. Doyle et Robbins, pl. 1, figs. 4, 5.

Occurrence : Bully.

Distribution temporelle : Barrémien supérieur/Aptien inférieur–Albien (Doyle et Robbins, 1977 ; cette étude).

Comparaisons : cette forme est caractérisée par un réticulum columellaire grossier, dont les clavae se projettent légèrement au-delà du réticulum pour former des intersections bombées.

**Clade** : ?Magnoliidae/ ?

**Ordre** : ?Chloranthales/ ?Cératophyllales

**Famille** : ?Chloranthaceae/ ?Ceratophyllaceae

Genre ***PENNIPOLLIS*** Friis, Pedersen, et Crane, 2000

Espèce type : *Pennipollis peroreticulatus* (Brenner, 1963) Friis, Pedersen, et Crane, 2000

***Pennipollis peroreticulatus*** (Brenner, 1963) Friis, Pedersen, et Crane, 2000

(Pl. 15, fig. O)

1963 *Peromonolites peroreticulatus* n. sp. Brenner, p. 94, pl. 41, figs. 1, 2.

1971 *Liliacidites peroreticulatus* (Brenner) n. comb. Singh, pp. 188–189.

1975 *Retimonocolpites peroreticulatus* (Brenner) n. comb. Doyle in Doyle et al., p. 456, pl. 5, figs. 1–4, 9, 10.

1985 *Brenneripollis peroreticulatus* (Brenner) n. comb. Juhász et Góczán, p. 150

2000 *Pennipollis peroreticulatus* (Brenner) n. comb. Friis, Pedersen, et Crane, p. 237.

Occurrence : Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Barrémien–Cénomanien (Singh, 1971 ; Laing, 1975).

Comparaisons : *Pennipollis peroreticulatus* diffère de *P. reticulatus* par sa taille moins importante, ses lumina plus larges, et ses muri plus épais.

***Pennipollis reticulatus*** (Brenner, 1963) Friis, Pedersen, et Crane, 2000

(Pl. 15, figs. P, Q-cf.)

1963 *Peromonolites reticulatus* n. sp. Brenner, p. 94, pl. 41, figs. 3, 4.1971 *Liliacidites reticulatus* (Brenner) n. comb. Singh, pp. 189–190, pl. 28, figs. 12–14.1975 *Retimonocolpites reticulatus* (Brenner) n. comb. Doyle in Doyle et al., p. 456, pl. 5, figs. 5–8.1985 *Brenneripollis reticulatus* (Brenner) n. comb. Juhász et Góczán, p. 151.2000 *Pennipollis reticulatus* (Brenner) n. comb. Friis, Pedersen, et Crane, p. 237.Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.Distribution temporelle : Barrémien–Cénomannien (Singh, 1971 ; Azéma et al., 1990). Hargrove et Engelhardt (1997) notent la présence de *Liliacidites reticulatus* au sein de dépôts du Maastrichtien/Danien de Caroline du Sud, mais n'illustrent pas leur spécimen.Comparaisons : voir *Pennipollis peroreticulatus*.Remarque : un spécimen observé au sein de l'assemblage de Jaunay-Clan a uniquement été conféré à l'espèce, affichant un contour fusiforme et non subcirculaire, et des lumina moins larges que la forme *reticulatus* (Pl. 15, fig. Q).***Pennipollis* sp. A** (Pl. 15, fig. R)Occurrence : Saint-Nadeau.Description : Grain de pollen monocolpé de grande taille, semi-tecté-réticulé, présentant un réticulum grossier et très lâche, composé par des muri assez épais (ca. 1,5µm), formant des lumina très larges (ca. 10µm), au contour irrégulier, vaguement polygonal.

Taille : 45µm (un seul spécimen observé)

Comparaisons ; cette forme diffère des autres espèces de *Pennipollis* par sa taille considérablement plus importante, ses lumina très larges, et par son réticulum plus lâche.Genre **TRANSITORIPOLLIS** Góczán et Juhász, 1984Espèce type : *Transitoripollis anulisulcatus* [*anulisulcata*] Góczán et Juhász, 1984***Transitoripollis anulisulcatus*** Góczán et Juhász, 1984 (Pl. 15, fig. S)1984 *Transitoripollis anulisulcata* n. sp. Góczán et Juhász, p. 307, pl. 9, figs. 44–51.Occurrence : Bully ; Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.



Distribution temporelle : Albien inférieur–Cénomanién (Góczán et Juhász, 1984 ; Peyrot et al., 2019 ; cette étude) ; peu de mentions de l'espèce dans la littérature, celle-ci pouvant alors présenter une distribution plus étendue.

Comparaisons : cette espèce se distingue par son exine épaisse, dont les deux couches présentent la même épaisseur, son ectexine globalement lisse, sa forme circulaire, et son sulcus large, bordé par une margo (plus ou moins visible selon le spécimen).

**Clade** : Eudicotylédones

Genre *CUPULIFEROIDAEPOLLENITES* Potonié, Thomson, et Thiergart, 1950 ex Potonié, 1960

Espèce type : *Cupuliferoidaepollenites liblarensis* (Thomson in Potonié, Thomson, et Thiergart, 1950) Potonié, 1960

*Cupuliferoidaepollenites parvulus* (Groot et Penny, 1960) Dettmann, 1973

(Pl. 15, fig. T)

1960 *Tricolpopollenites parvulus* n. sp. Groot et Penny, p. 232, pl. 2, figs. 8, 9.

1967 *Psilatricolpites parvulus* (Groot et Penny) n. comb. Norris, p. 107, pl. 17, figs. 5–7.

1973 *Cupuliferoidaepollenites parvulus* (Groot et Penny) n. comb. Dettmann, p. 12, pl. 2, figs. 11–15.

Occurrence : Archingeay ; Hucheloup.

Distribution temporelle : Albien supérieur–Turonien (Dettmann, 1973). Farabee et Canright (1986) noteraient la présence de l'espèce au sein de dépôts maastrichtiens du Wyoming, mais je n'ai pas eu accès à la publication pour vérification.

Comparaisons : cette espèce se distingue des autres formes par sa petite taille (7–14µm), ses colpi droits et peu prononcés, et par son exine lisse ou finement scabré (« *scabrate* »).

Genre *FOVEOTRICOLPITES* Pierce, 1961

Espèce type : *Foveotricolpites sphaeroides* Pierce, 1961

*Foveotricolpites concinnus* Singh, 1971 (Pl. 15, figs. U, V-cf.)

1971 *Foveotricolpites concinnus* n. sp. Singh, pp. 195–196, pl. 29, figs. 11, 12.

Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau.

Distribution temporelle : Albien moyen–Cénomaniens (Singh, 1971).

Comparaisons : *Foveotricolpites concinnus* diffère de l'espèce type par sa taille plus grande (25–33 $\mu$ m), ses lumina plus larges et sa forme plus ellipsoïdale. Cette forme tricolpée peut se reconnaître par ses lumina de taille uniforme, sa grande taille, et ses bacula courtes et rapprochées.

Remarque : certains spécimens présents dans l'assemblage de Saint-Nadeau ont uniquement été conférés à l'espèce, car ils sont plus petits que la forme décrite par Singh, présentent un contour plus circulaire, et des lumina plus serrées (Pl. 15, fig. V). Ils pourraient potentiellement correspondre à des formes intermédiaires entre *Foveotricolpites concinnus* et *F. sphaeroides* Pierce.

Genre *NYSSAPOLLENITES* Thiergart, 1937 ex Potonié, 1960

Espèce type : *Nyssapollenites pseudocruciatus* (Potonié, 1931) Thiergart, 1937

Comparaisons : le genre *Nyssapollenites* est caractérisé par des formes tricolporées subcirculaires à circulaires, présentant des colpi assez longs et des pores larges.

*Nyssapollenites albertensis* Singh, 1971 (Pl. 15, fig. W)

1971 *Nyssapollenites albertensis* n. sp. Singh, p. 213, pl. 32, figs. 20, 21.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Albien supérieur–Coniacien/ ?Maastrichtien (Singh, 1971 ; Mohsen, 1987 ; Nichols, 1995).

Comparaisons : cette espèce se distingue des autres formes du genre par son exine scabré (« *scabrata* ») et fine, sa petite taille (15–17 $\mu$ m), et par ses colpi proportionnellement longs.

*Nyssapollenites lanosus* Dettmann, 1973 (Pl. 15, fig. X ; Pl. 16, fig. A-cf.)

1973 *Nyssapollenites lanosus* n. sp. Dettmann, p. 19, pl. 5, figs. 5–8.

Occurrence : Archingeay.

Distribution temporelle : Albien supérieur–Turonien (Dettmann, 1973 ; Burger, 1993).

Comparaisons : *Nyssapollenites lanosus* diffère de *N. albertensis* par ses colpi plus courts, ses pores très discrets, et son exine finement ponctuée, présentant des « sillons » peu profonds, et par sa fourchette de tailles plus étendue (12–20 $\mu$ m ; Dettmann, 1973).

Remarque : un spécimen présentant une exine plus épaisse et des pores plus marqués a été observé au sein de l'assemblage d'Archingeay, et conféré à l'espèce (Pl. 16, fig. A). Il se rapproche également de *Nyssapollenites squamosus* Dettmann.

Genre **PHIMOPOLLENITES** Dettmann, 1973

Espèce type : *Phimopollenites pannosus* Dettmann, 1973

Comparaisons : *Phimopollenites*, tricolporé, se distingue des autres genres de grains d'eudicotylédones par la présence de longs pores, bordés par des « membranes operculoïdes » résultant de l'association entre la nexine colpoïde et la columelle, couplés à une ornementation finement réticulée, homogène. Les zones mésocolpiales sont parfois caractérisées par la présence de « columelle libre ».

***Phimopollenites pannosus*** (Dettmann et Playford, 1968) Dettmann, 1973 (Pl. 16, fig. B)

1968 *Tricolpites pannosus* n. sp. Dettmann et Playford, p. 84, pl. 8, figs. 5–8.

1970 *Psilatricolpites pannosus* (Dettmann et Playford) n. comb. Burger, p. 6, pl. 1, figs. 2, 3, 6.

1973 *Phimopollenites pannosus* (Dettmann et Playford) n. comb. Dettmann, pp. 16–17, pl. 3, figs. 1–11.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Albien moyen–Campanien/Maastrichtien (Dettmann, 1973 ; Stoian, 2002).

Comparaisons : *Phimopollenites pannosus* diffère de *P. augathellaensis* par sa taille, plus petite, et par sa réticulation plus fine.

***Phimopollenites augathellaensis*** (Burger, 1970) Dettmann, 1973 (Pl. 16, fig. C)

1970 *Tricolpites augathellaensis* n. sp. Burger, p. 7, pl. 2, figs. 1, 2.

1973 *Phimopollenites augathellaensis* [sic] (Burger) n. comb. Dettmann, p. 17, pl. 3, figs. 12–17.

Occurrence : La Buzinie.

Distribution temporelle : Albien moyen–Turonien inférieur (Dettmann, 1973 ; Norvick et Burger, 1975).

Comparaisons : voir *Phimopollenites pannosus*.

Genre **RETITRESCOLPITES** Sah, 1967

Espèce type : *Retitrescolpites typicus* Sah, 1967

Comparaisons : les grains de *Retitrescolpites*, tricolpés, se distinguent par leur réticulation très grossière, dont l'aspect des mailles rappelle celles de *Pennipollis*.

***Retitrescolpites kempiae*** Ward, 1986 (Pl. 16, figs. D–G ; F, G=cf.)

1972 *Retitricolpites* sp. 2. Azéma et al., pl. 24, figs. 10–12.

1977 *Tricolpites* sp. B. Doyle et Robbins, pl. 4, figs. 12, 13.

1986 *Retitrescolpites kempiae* n. sp. Ward, p. 44, pl. 10, figs. 11–18.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Albien moyen–Cénomaniens moyen (Ward, 1986).

Comparaisons : cette forme diffère de l'espèce type par sa taille moins importante (17–23µm), l'absence de projections fines (papilles), et par son réticulum plus épais.

Remarque : un spécimen, présentant une réticulation légèrement plus grossière que celle de l'espèce (en comparaison avec la taille du corps central), a été observé au sein de l'assemblage de Saint-Nadeau, et nommé *Retitrescolpites* sp. cf. *R. kempiae* (Pl. 16, figs. F, G).

Genre **RETITRICOLPORITES** (Van der Hammen, 1956) Van der Hammen, 1964

Espèce type : *Retitricolporites normalis* (Van der Hammen, 1956) Van der Hammen, 1964

***Retitricolporites decorosus*** Singh, 1983 (Pl. 16, fig. H)

1983 *Retitricolporites decorosus* n. sp. Singh, p. 87, pl. 19, fig. 11.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Cénomaniens–Turonien inférieur (Singh, 1983) ; espèce peu mentionnée dans la littérature, pouvant présenter une distribution plus étendue.

Comparaisons : *Retitricolporites decorosus* diffère des autres formes tricolporées réticulées par les marges de ses colpi moins prononcées, et par une exine fine sur laquelle les éléments columellés de l'ectexine ne sont presque pas discernables (Singh, 1983).

Genre **ROUSEA** Srivastava, 1969

Espèce type : *Rousea subtilis* Srivastava, 1969

Comparaisons : *Rousea* diffère des formes réticulées associées à *Tricolpites* par sa réticulation : plus large au niveau des mesocolpia, et plus fine au niveau des apocolpia (= zones polaires) et des zones bordant les colpi.

***Rousea brenneri*** Singh, 1983 (Pl. 16, fig. I)

1983 *Rousea brenneri* n. sp. Singh, p. 76, pl. 17, fig. 5.

Occurrence : Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Aptien–Cénomanién (Singh, 1983).

Comparaisons : cette espèce diffère des autres formes de *Rousea* par ses muri, dont la structure apparaît segmentée ou « perlée » (« *beaded* » ; Singh, 1983).

***Rousea georgensis*** (Brenner, 1963) Dettmann, 1973 (Pl. 16, fig. J)

1963 *Retitricolpites georgensis* n. sp. Brenner, p. 91, pl. 38, fig. 6.

1970 *Tricolpites georgensis* (Brenner) n. comb. Burger, p. 7, pl. 3, figs. 2, 4.

1973 *Rousea georgensis* (Brenner) n. comb. Dettmann, pp. 14–15, pl. 2, figs. 16, 17.

Occurrence : Archingeay ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Albien–Turonien inférieur (Dettmann, 1973 ; Ibrahim, 1996).

Comparaisons : *Rousea georgensis* diffère de *R. brenneri* par la structure homogène de ses muri, et par une diminution plus prononcée de la taille des lumina en direction des apocolpia et des abords des colpi.

Remarque : un spécimen mal conservé, présentant des collumellae plus marquées que celles de l'espèce a été observé au sein de l'assemblage palynologique d'Archingeay (non illustré). Il a été conféré à *R. georgensis*.

Genre ***STRIATOPOLLIS*** Krutzsch, 1959c

Espèce type : *Striatopollis sarstedtensis* Krutzsch, 1959c

Comparaisons : les grains de *Striatopollis* correspondent à des formes tricolpées, présentant une ornementation grossièrement striée, dont les stries sont séparées par des sillons plus ou moins larges.

***Striatopollis paraneus*** (Norris, 1967) Singh, 1971 (Pl. 16, fig. K)

1967 *Retitricolpites paraneus* n. sp. Norris, p. 109, pl. 18, figs. 15–20.

1971 *Striatopollis paraneus* (Norris) n. comb. Singh, pp. 206–207, pl. 32, figs. 1–3.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Albien moyen–Turonien inférieur (Singh, 1971 ; Norvick et Burger, 1975).

Comparaisons : *Striatopollis paraneus* diffère de *S. sarstedtensis* par ses stries beaucoup plus fines, plus nombreuses, qui se développent obliquement (et non parallèlement) aux colpi (Singh, 1971).

***Striatopollis sarstedtensis*** Krutzsch, 1959c (Pl. 16, fig. L)

1959c *Striatopollis sarstedtensis* n. sp. Krutzsch, pp. 143–144, pl. 34, figs. 1–24.

Occurrence : Archingeay.

Distribution temporelle : Albien supérieur–Paléocène (Krutzsch, 1959c ; Laing, 1975).

Comparaisons : voir *Striatopollis paraneus*.

***Striatopollis trochuensis*** (Srivastava, 1966) Ward, 1986 (Pl. 16, fig. M)

1967 *Salixipollenites trochuensis* n. sp. Srivastava, p. 529, pl. 7, figs. 13, 15.

1986 *Striatopollis trochuensis* (Srivastava) n. comb. Ward, p. 51, pl. 13, figs. 7–11.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Albien–Maastrichtien (Srivastava, 1966 ; Ward, 1986) ; peu de mentions de l'espèce dans la littérature.

Comparaisons : cette espèce peut être aisément distinguée des autres formes de *Striatopollis* par son ornementation, caractérisée par des muri qui s'anastomosent.

Genre ***TRICOLPITES*** Cookson, 1947 ex Couper, 1953 emend. Potonié, 1960

Espèce type : *Tricolpites reticulatus* Cookson, 1947 ex Couper, 1953

***Tricolpites crassimurus*** (Groot et Penny, 1960) Singh, 1971 (Pl. 16, figs. N, O)

1960 *Tricolpopollenites crassimurus* n. sp. Groot et Penny, p. 232, pl. 2, figs. 4, 5.

1971 *Tricolpites crassimurus* (Groot et Penny) Singh, pp. 207–209, pl. 32, figs. 4–6.

Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau.

Distribution temporelle : Albien moyen–Coniacien (Singh, 1971 ; Hochuli et al., 2006).

Comparaisons : cette espèce se distingue par ses colpi longs, son exine scabrée (« *scabrate* »), et des bacula courtes, nombreuses et serrées, formant un tectum dense. Voir *Tricolpites sagax*.

***Tricolpites nemejcii* Pacltová, 1971 (Pl. 16, figs. P, Q-cf.)**

1971 *Tricolpites nemejci* n. sp. Pacltová, pp. 113–114, pl. 4, figs. 1–5 ; pl. 5, figs. 1–12 ; pl. 6, figs. 1–12.

Occurrence : Archingeay (cf.) ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Cénomaniens inférieur– ?Santonien (Pacltová, 1971 ; Takahashi et Sugiyama, 1990 ; Hochuli et al., 2006).

Comparaisons : *Tricolpites nemejcii* diffère des autres espèces de *Tricolpites* par sa fine et grande columelle (ca 1µm), composée de clavae formant un réticulum parfait. Cette forme est importante pour reconnaître les assemblages cénomaniens des assemblages albiens.

Remarque : plusieurs spécimens rencontrés au sein de l'assemblage d'Archingeay s'avèrent très proches de *T. nemejcii*, mais différent par la taille de leur columelle, très légèrement plus courte (d'après J. Doyle, comm. pers.). Ils ont donc uniquement été conférés à l'espèce (Pl. 16, fig. Q).

***Tricolpites sagax* Norris, 1967 (Pl. 16, fig. R)**

1967 *Tricolpites sagax* n. sp. Norris, pp. 107–108, pl. 17, figs. 12–19.

Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Albien moyen–Campanien (Braman, 2001 ; Hochuli et al., 2006).

Comparaisons : *Tricolpites sagax* est similaire à *T. crassimurus*, mais diffère par sa plus petite taille (13–22µm), son contour plus circulaire et son ornementation plus finement réticulée (Norris, 1967 ; Ward, 1986).

***Tricolpites vulgaris* (Pierce, 1961) Srivastava, 1969 (Pl. 16, fig. S)**

1961 *Retitricolpites vulgaris* n. sp. Pierce, p. 50, pl. 3, figs. 101, 102.

1969 *Tricolpites vulgaris* (Pierce) n. comb. Srivastava, p. 57, pl. 1, figs. 20–22.

1971 *Tricolpites vulgaris* (Pierce) n. comb. Pacltová, p. 113, pl. 3, figs. 6–13.

Occurrence : Bully ; Jaunay-Clan (cf.).

Distribution temporelle : Albien moyen–Maastrichtien (Médus et Berthou, 1980 ; Srivastava, 1969).

Comparaisons : *Tricolpites vulgaris* est similaire à *T. nemejcii*, mais diffère par sa columelle beaucoup moins haute (0,3µm), son microréticulum plus irrégulier aux lumina de largeurs et de formes variables. Cette forme se distingue par ses colpi longs, et ses lumina irrégulières.

Remarque : quelques spécimens de l'assemblage de Jaunay-Clan, présentant une columelle légèrement plus longue, ont été uniquement conférés à cette espèce (Pl. 16, fig. T). Ils pourraient appartenir à des formes intermédiaires entre *T. vulgaris* et *T. nemejcii*.



***Tricolpites* sp. cf. *T. amplifissus*** (Laing, 1975) Ward, 1986 (Pl. 16, fig. U)

1975 *Retitricolpites amplifissus* n. sp. Laing, p. 786, pl. 90, figs. 13–16 ; pl. 91, figs. 1, 2.

1986 *Tricolpites amplifissus* (Laing) n. comb. Ward, p. 53, pl. 13, figs. 30–34.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle de *T. amplifissus* : Albien inférieur–Cénomaniens (Ward, 1986) ; espèce peu mentionnée dans la littérature, pouvant potentiellement présenter une distribution plus étendue.

Remarque : Le spécimen observé à Jaunay-Clan a uniquement été conféré à l'espèce, car, bien que présentant les colpi évasés caractéristiques des spécimens illustrés par Ward, celui-ci diffère par sa réticulation, beaucoup plus fine.

***Tricolpites* sp. cf. *T. parvus*** Stanley, 1965 (Pl. 16, figs. V, W)

1965 *Tricolpites parvus* n. sp. Stanley, p. 322, pl. 47, figs. 28–31.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle de *T. parvus* : Albien inférieur/moyen–Paléocène (Stanley, 1965 ; Singh, 1971).

Remarque : le spécimen observé à Jaunay-Clan présente des colpi moins développés (ressemblant presque à des pores) que ceux de l'espèce décrite par Stanley. Il affiche cependant le microréticulum régulier et l'exine assez épaisse typiques de *Tricolpites parvus*. Ce spécimen s'avère très similaire au grain de pollen également appelé *Tricolpites* sp. cf. *T. parvus* par Barrón et al. (2015, Fig. 10M–O), observé dans des niveaux datés de l'Albien supérieur en Espagne.

***Tricolpites* sp. A** (Pl. 16, fig. X ; Pl. 17, figs. A, B)

Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau.

Description : Grain de pollen tricolpé, trilobé, de forme aplatie (« *oblate* ») à sub-ellipsoïdale (« *subprolate* »), et de contour circulaire à subcirculaire. Les colpi sont fins, assez discrets, parfois à peine discernables, donnant au grain un aspect tricolporé. Exine épaisse (ca. 2,5µm), présentant deux couches distinctes, correspondant à l'ectexine et à l'endexine, d'épaisseur équivalente. L'ectexine est densément baculée (« *baculate* »), formant un microréticulum assez homogène, composé de lumina polygonales de 0,4–0,6µm de largeur.

Taille : 18–25µm (5 spécimens).

Comparaisons : cette forme est particulière, dans le sens où elle paraît être transitionnelle entre les formes distinctement tricolpées, comme *Tricolpites crassimurus* ou *T. nemejcii*, et

les forme tricolporées, comme *Tricolporoidites bohemicus* Pacltová, avec laquelle elle partage de nombreuses similarités. Elle diffère cependant de *T. bohemicus* par sa taille, plus importante, et par la présence de colpi discrets.

#### MAGNOLIOPHYTA : Affinités incertaines

Genre ***DICHASTOPOLLENITES*** May, 1975

Espèce type : *Dichastopollenites reticulatus* May, 1975

Comparaisons : les grains appartenant au genre *Dichastopollenites* sont similaires à ceux de *Pennipollis*. Contrairement à ces derniers, les grains de *Dichastopollenites* présentent une scission équatoriale, se séparant complètement ou partiellement en deux hémisphères.

***Dichastopollenites ghazalatensis*** Ibrahim, 1996 (Pl. 17, fig. C)

1996 *Dichastopollenites ghazalatensis* n. sp. Ibrahim, pp. 149, 151, pl. 3, figs. 3–8 ; pl. 9, figs. 1–4.

Occurrence : Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan.

Distribution temporelle : Aptien inférieur/moyen–Cénomaniens supérieur (Ibrahim, 1996, 2002) ; peu de mentions de l'espèce dans la littérature.

Comparaisons : *Dichastopollenites ghazalatensis* est considérée comme une forme intermédiaire entre *D. reticulatus* et *D. dunveganensis*. Elle diffère de *D. reticulatus* par ses lumina plus larges, et de *D. dunveganensis* par sa taille moins importante, et par ses lumina moins larges (Ibrahim, 1996).

***Dichastopollenites reticulatus*** May, 1975 (Pl. 17, figs. D, E)

1975 *Dichastopollenites reticulatus* n. sp. May, pp. 532–533, pl. 1, figs. 1–9 ; pl. 2, figs. 1–6.

Occurrence : Archingeay ; Saint-Nadeau ; Jaunay-Clan ; La Buzinie.

Distribution temporelle : Cénomaniens (May, 1975 ; Ibrahim, 2002) ; espèce peu mentionnée dans la littérature, pouvant potentiellement présenter une distribution plus étendue. May (1975) considère cependant cette forme comme un potentiel marqueur stratigraphique indicatif du Cénomaniens. Al-Ameri et Khoshaba (1989) notent sa présence au sein de dépôts santoniens d'Iraq, mais le spécimen qu'ils illustrent (pl. 3, fig. 9) paraît trop dégradé pour permettre de confirmer leur identification.

Comparaisons : voir *Dichastopollenites ghazalatensis* et *D. dunveganensis*.

***Dichastopollenites* sp. cf. *D. dunveganensis* Singh, 1983 (Pl. 17, fig. F)**

1983 *Dichastopollenites dunveganensis* n. sp. Singh, p. 70, pl. 15, figs. 3–8.

Occurrence : Jaunay-Clan.

Distribution temporelle de *D. dunveganensis* : Cénomaniens–?Santonien (Singh, 1983 ; Koppelhus et Pedersen, 1993 ; Nichols et Sweet, 1993).

Comparaisons : *Dichastopollenites dunveganensis* diffère de *D. reticulatus* par sa taille plus importante (31–42µm ; *D. reticulatus* = 24–29µm), et par ses lumina plus larges et de formes moins homogènes (Singh, 1983).

Remarque : le spécimen observé à Jaunay-Clan a uniquement été conféré à cette espèce, car il présente une taille inférieure à la fourchette de tailles proposée par Singh (21µm), et les muri formant son réticulum sont plus fins. Il présente cependant les lumina larges caractéristiques de l'espèce.



## **CHAPITRE II**

**REFLEXIONS TAXONOMIQUES  
ET BIOLOGIQUES APPLIQUEES  
AUX SPORES VERRUQUEES DU  
CRETACE INFERIEUR :  
APPROCHE STATISTIQUE**



## 1. Introduction

Du fait de leur ressemblance morphologique avec les spores actuelles produites par les fougères tropicales appartenant au genre *Lygodium*, les spores verruquées du Mésozoïque ont été rapprochées des Schizaeales, et plus particulièrement de la famille des Lygodiaceae (Bolchovitina, 1961 ; Fensome, 1987), bien que certains auteurs les associent cependant aux Cyatheaceae/Dicksoniaceae (Abbink et al., 2004). Elles sont, à l'échelle mondiale, très abondantes dans les assemblages du Crétacé Inférieur, et la diversité des formes peut potentiellement fournir des informations stratigraphiques ou paléoenvironnementales précieuses.

Entre les années 1950 et 1980, des dizaines d'espèces et sept genres (*Concavissimisporites*, *Converrucosisporites*, *Impardecispora*, *Rubinella*, *Trilobosporites*, *Tuberositriletes*, et *Varirugosisporites*) ont été créés pour accommoder ces spores verruquées, les caractéristiques génériques se basant principalement sur la taille, la forme, et plus superficiellement sur l'ornementation des spores. L'établissement de ces diagnoses trop nombreuses et souvent imprécises ont induit l'existence d'une multitude d'espèces morphologiques très semblables, présentant souvent des caractères spécifiques qui se recoupent, et dont l'utilisation finit par engendrer des confusions taxonomiques et stratigraphiques (e.g. Potonié et Kremp, 1954; Delcourt et Sprumont, 1955; Döring, 1964 ; Venkatachala et al., 1969 ; Dörhöfer, 1977). En effet, si trois morpho-espèces très semblables sont décrites par des auteurs différents dans des couches d'âges divers, chacune de ces trois espèces, certainement synonymes, aura une distribution temporelle potentiellement erronée.

Ces problèmes ont déjà été soulevés par Batten (1986), Fensome (1987), et Waksmundzka (1992), ces deux derniers auteurs tentant d'y répondre en mettant de nombreux genres en synonymie de *Concavissimisporites* (Fensome) ou de *Verrucosisporites* (Waksmundzka). Cependant, l'excès inverse, consistant à synonymiser un trop grand nombre d'espèces, peut également engendrer des biais stratigraphiques. En incluant des spores morphologiquement différentes au sein d'une même morpho-espèce, il est en effet possible de sous-estimer l'intérêt stratigraphique que certaines formes auraient pu présenter, si elles avaient été considérées comme des espèces distinctes.

Ainsi, afin d'entreprendre la maximisation du potentiel stratigraphique, et éventuellement paléoenvironnemental/biologique des spores verruquées du Crétacé Inférieur, des analyses statistiques se basant sur la caractérisation morphologique de spores verruquées fossiles et

actuelles ont été effectuées, et leur analyse est l'objet de ce dernier chapitre. Une partie des résultats a déjà été publiée par Polette et al. (2018 ; voir Tome 1, Chapitre IV), et est redéveloppée dans les sections 2 et 4, mais une étude plus approfondie est proposée ici. Trois principaux objectifs ont été établis afin de répondre au mieux à la problématique soulevée :

- déterminer le nombre de genres pertinents à la caractérisation morphologique des spores verruquées du Crétacé Inférieur, et discuter les propositions de Fensome (1987) et de Waksmundzka (1992) ;
- tester la validité des morpho-espèces décrites par Fensome, et identifier les caractères morphologiques les plus déterminants quant à leur différenciation ;
- tester la potentielle réalité biologique de ces caractères diagnostiques, en se basant sur la morphologie de spores actuelles de Lygodiaceae.

## 2. Matériel et méthodes

### 2.1. Matériel étudié

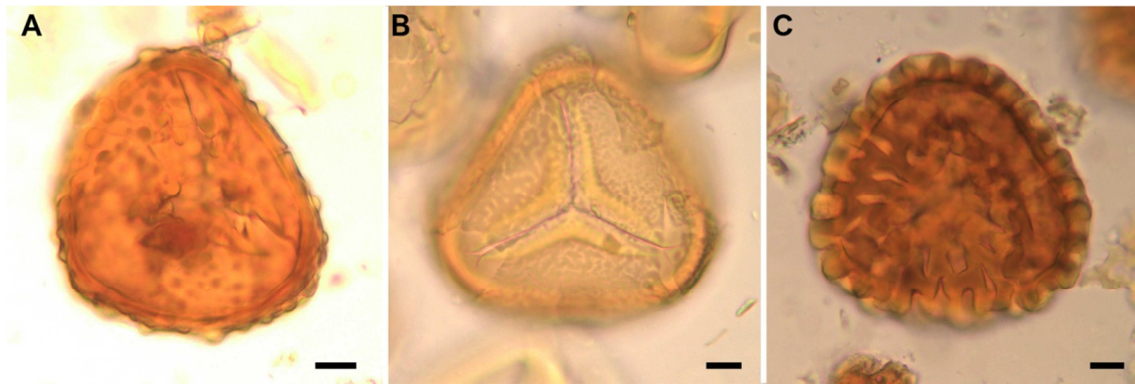
#### Matériel fossile

Les analyses statistiques portant sur le matériel fossile sont basées sur des mesures effectuées sur 120 spores verruquées provenant des échantillons argileux des unités lithologiques An2, An3, et An4 du site d'Angeac (voir Tome I, Chapitre IV). Les spores ont été sélectionnées aléatoirement, devant cependant présenter un état de conservation suffisamment bon pour permettre de mesurer les paramètres choisis.

#### Matériel actuel

Les spores actuelles analysées ici appartiennent à trois espèces de *Lygodium* (*L. palmatum*, *L. scandens*, et *L. conforme* ; Figure II.1). Le matériel a été prêté par la palynothèque du MNHN, qui a fourni toutes les spores de *Lygodium* à sa disposition. Des mesures morphologiques identiques à celles effectuées sur les spores fossiles ont été entreprises sur 150 spécimens présentant un état de conservation suffisant (50 par espèce).





**Figure II.1.** Spores appartenant aux trois espèces du genre actuel *Lygodium* utilisées ici pour la réalisation d'ACP. **A.** *Lygodium conforme.*, **B.** *L. palmatum.*, **C.** *L. scandens.* Echelle = 10µm. Les spores de *L. scandens* se rapprochent davantage des spores fossiles réticulo-fovéolées appartenant au genre *Ischyosporites* (Lygodiaceae) qu'aux spores verruquées caractéristiques des genres *Concavissimisporites* et *Trilobosporites*. Cependant, ces espèces étaient les seules disponibles à la palynothèque du MNHN.

## 2.2. Méthode statistique

Trois Analyses en Composantes Principales (ACP) ont été effectuées pour traiter les données associées aux 270 spores prises en compte. Dix variables portant sur les caractères morphologiques des spécimens ont été prises en compte (Figure II.2) :

**S** : Diamètre maximal du spécimen (*Size*).

**SA** : valeur minimale de l'angle aigu ou obtu formé par l'arc de courbure de la spore en région interradiale (*Smallest Angle*).

**LA** : valeur maximale de l'angle aigu ou obtu formé par l'arc de courbure de la spore en région interradiale (*Largest Angle*).

**MiD/MaD** =  $D_{min}/D_{max}$  : ratio entre la distance minimum et la distance maximum du barycentre de la spore à son extrémité (excl. ornementation).

**mDV** : diamètre moyen des verrues (ou de l'ornementation) sur une spore (32 mesures effectuées par spore si possible).

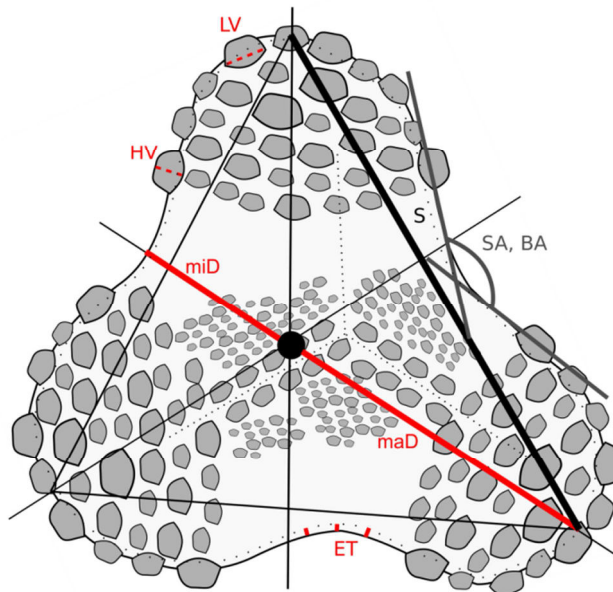
**mHV** : hauteur moyenne des verrues sur une spore.

**STDV** : écart type des valeurs correspondant au diamètre des verrues sur une spore (*Standard Deviation of Diameter of Verrucae*).

**STHV** : écart type des valeurs correspondant à la hauteur des verrues sur une spore (*Standard Deviation of Height of Verrucae*).

**ET** : épaisseur moyenne de l'exine (hors apex ; *Exine Thickness*).

**PC** : pourcentage de recouvrement de verrues sur la face proximale de la spore (*Percent Cover*). 0.15 = 0–30% ; 0.45 = 31–60% ; 0.75=61–94% ; 0.95=95–100%.



**Figure II.2.** Représentation schématique d'une spore verruquée, associée aux dix variables morphologiques mesurées (voir haut de page pour signification des sigles).

Les données ont été lissées, et traitées sur le logiciel *Past*. Les mesures sur les spores actuelles de *Lygodium* ont été effectuées par R. Fleury.

### 3. Validité des genres fossiles associés aux spores verruquées du Mésozoïque

Afin de tester la validité taxonomique des sept genres créés pour accommoder les spores verruquées du Mésozoïque, les 120 spécimens d'Angeac ont été identifiés au niveau générique, en se basant sur les diagnoses originelles des genres, souvent très imprécises, dont les principales (parfois les seules) caractéristiques sont rappelées ici (voir Jansonius et Hills, 1976 pour les diagnoses détaillées):

*Tuberositriletes* Döring, 1964 : spores triangulaires, à apex arrondis, présentant une exine assez épaisse, et une ornementation verruquée ou granuleuse.

*Converrucosporites* Potonié et Kremp, 1954 : spores triangulaires, à apex aigus, présentant une ornementation verruquée, dont les verrues fusionnent parfois entre elles.

*Concavissimisporites* Delcourt et Sprumont, 1955 emend. Delcourt et al., 1963 : spores à côtés interradiaux distinctement concaves, présentant une ornementation verruquée.

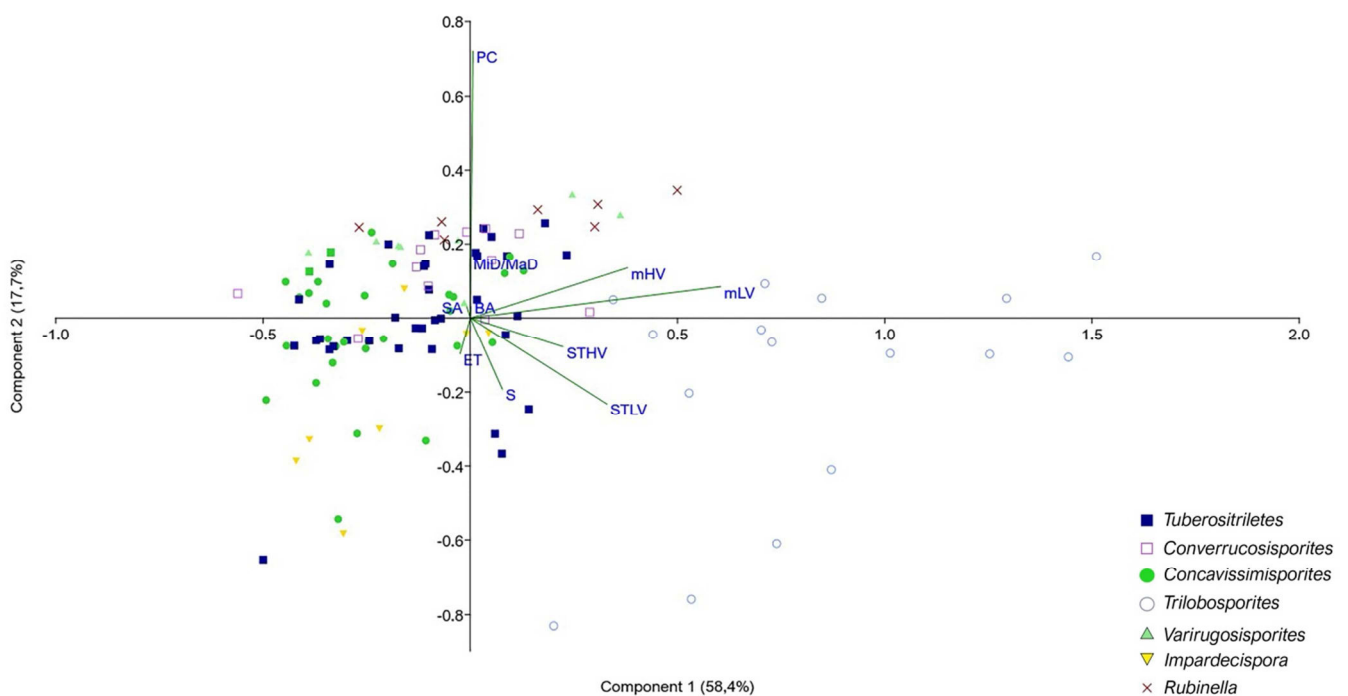
*Trilobosporites* Pant, 1954 ex Potonié, 1956 : spores triangulaires ou présentant des côtés interradiaux concaves, verruquées à granuleuses, présentant des protubérances apicales appelées valvae.

*Varirugosisporites* Döring, 1965 : spores presque circulaires, à côtés interradiaux convexes, présentant des verrues massives parfois fusionnées.

*Impardecispora* Venkatachala et al., 1969 : spores triangulaires ou présentant des côtés interradiaux concaves, à apex arrondis ; éléments structuraux divers (verrues, granules etc.) principalement concentrés aux apex.

*Rubinella* Maljavkina, 1949 ex 1953 : spores généralement de petite taille, rondes, entièrement couvertes de verrues très serrées.

Après avoir identifié les spécimens, une ACP a été créée pour observer la répartition des spores en fonction de leur genre (Figure II.3).



**Figure II.3.** ACP créée à partir des mesures effectuées sur les 120 spores verruquées d'Angeac, classées par genres.

A l'exception de *Trilobosporites*, dont les spécimens apparaissent bien séparés du reste du groupe, et cantonnés à une même zone, tous les genres se confondent au sein d'un nuage principal. Ainsi, les spécimens attribués à *Tuberositriletes* se mêlent à ceux de *Concavissimisporites*, et à ceux des genres moins représentés. Les individus identifiés comme *Impardecispora* sont particulièrement désordonnés. Les spécimens de *Rubinella*, appartenant à l'extrémité du nuage principal, sont cependant distinctement réunis.

Les variables morphologiques les plus discriminantes s'avèrent être liées à l'ornementation (taille, hauteur des verrues, différence de taille des verrues sur un même spécimen, et pourcentage de recouvrement), les variables liées à la taille (S), à la forme (miD/maD ; SA, LA), ou encore à l'épaisseur de l'exine (ET), influençant peu la représentation finale. Il n'est donc pas étonnant d'obtenir un nuage de points au niveau duquel seul *Trilobosporites* se distingue, étant le seul genre clairement défini par une caractéristique liée à l'ornementation. Les genres principalement définis par leur forme ou par leur taille ne représentent donc pas un outil taxonomique approprié pour séparer les spores verruquées du Crétacé Inférieur.

Ces conclusions avaient déjà été établies plus intuitivement par Fensome (1987), qui avait alors éméndé la diagnose de *Concavissimisporites* pour y inclure des formes triangulaires ou subcirculaires, comprenant les spores appartenant à *Impardecispora* et à *Tuberositriletes*. Les spores de *Varirugosisporites* et la plupart des spores de *Rubinella* correspondent également très bien à la diagnose éméndée de Fensome (Polette et al., 2018). Ce test statistique permet ainsi de confirmer que l'utilisation de plus de deux genres pour caractériser les spores verruquées du Crétacé n'est pas pertinente, et, suivant les recommandations et les nouvelles descriptions de Fensome (1987), seuls *Concavissimisporites* et *Trilobosporites* sont retenus.

Waksmunzka (1992) était arrivée à une conclusion similaire, et avait fait le choix de ne considérer valide que le genre *Verrucosisporites*, y plaçant en synonymie de nombreux autres genres et espèces. Cependant, *Verrucosisporites* avait été créé par Ibrahim (1933), puis notamment éméndé par Potonié et Kremp (1954), puis par Krutzsch (1959a), pour décrire des spores paléozoïques subcirculaires, présentant de petites verrues ou des petites protubérances irrégulières, ressemblant plus aux spores actuelles d'Osmundaceae qu'à celles des Lygodiaceae. Le choix de Waksmunzka correspond précisément à une synonymisation trop poussée qui, si elle est adoptée, peut nuire à la caractérisation stratigraphique et paléoenvironnementale d'un assemblage palynologique. Ses éméndations taxonomiques ne sont donc pas retenues ici.

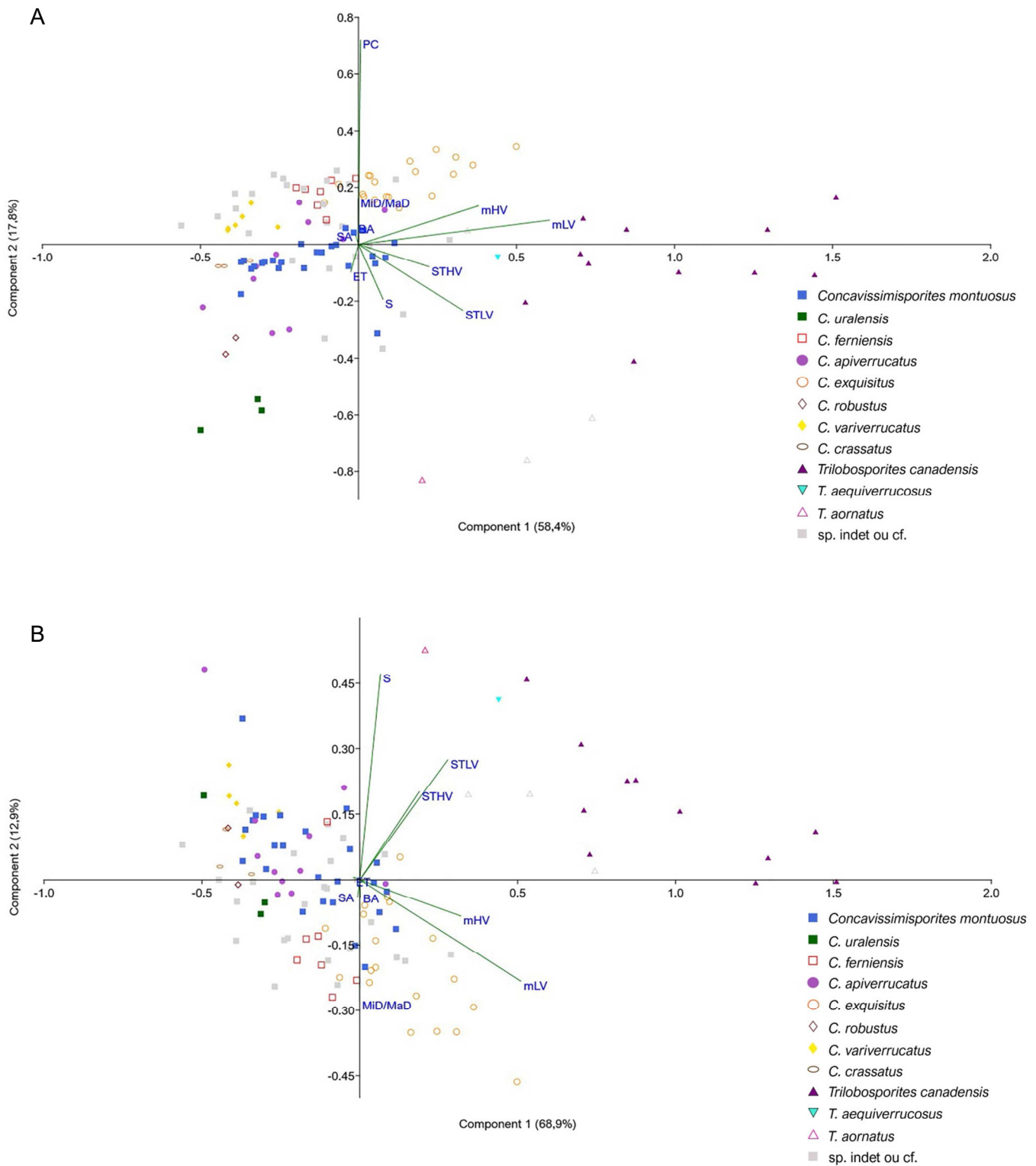
#### 4. Validité des espèces de *Concavissimisporites* et de *Trilobosporites*

L'utilisation des deux seuls genres *Concavissimisporites* et *Trilobosporites* pour caractériser les spores verruquées du Crétacé ayant désormais été validée, il est nécessaire de vérifier si les morpho-espèces associées à ces deux genres présentent des caractéristiques morphologiques suffisamment distinctes pour être valides. Les spores précédemment associées aux sept genres ont donc été identifiées en utilisant uniquement les genres *Concavissimisporites* et *Trilobosporites*, en se basant principalement sur le travail d'uniformisation taxonomique effectué par Fensome (1987).

La variable qui correspond au pourcentage de recouvrement des verrues sur une spore (PC) est semi-quantitative. Par conséquent, les valeurs associées peuvent potentiellement biaiser l'ACP, et former des groupes artificiels. Ainsi, deux versions de la même ACP sont présentées ici, une prenant en compte la variable PC, et l'autre sans (Figure II.4A-B).

L'ACP ainsi générée présente les mêmes caractéristiques que celle associée à la section précédente, les mêmes spécimens ayant été utilisés pour les deux analyses. Cependant, la répartition des espèces apparaît plus ordonnée que celle des genres, les spécimens rapprochés de plusieurs espèces de *Concavissimisporites* formant des groupes distincts (Figure II.4A). Les variables les plus discriminantes restent celles liées à l'ornementation, distribuant aux deux extrémités du nuage de points des espèces fortement ornementées, présentant des verrues proportionnellement grandes, comme *Concavissimisporites exquisitus*, d'une part, et des espèces très peu ornementées comme *C. uralensis*, d'autre part. Contrairement aux autres espèces, *Concavissimisporites apiverrucatus* ne semble pas présenter des caractéristiques morphologiques assez distinctes pour objectivement la séparer d'autres formes. Une émendation de sa diagnose s'avère peut être nécessaire. Il est difficile de comparer les espèces de *Trilobosporites*, deux d'entre elles n'étant représentées que par un spécimen. Les deux points correspondants se trouvent cependant en dehors du nuage associé à *Trilobosporites canadensis*, suggérant qu'elles peuvent présenter des diagnoses suffisamment distinctes.

La suppression de la variable PC modifie légèrement la disposition relative des spécimens sur le nuage de points, les limites morphologiques entre *Concavissimisporites uralensis*, *C. robustus* et les autres espèces devenant moins claires (Figure II.4B). Les variables principales régissant l'arrangement des points restent cependant celles associées à l'ornementation, bien que la taille (S) devienne plus discriminante.



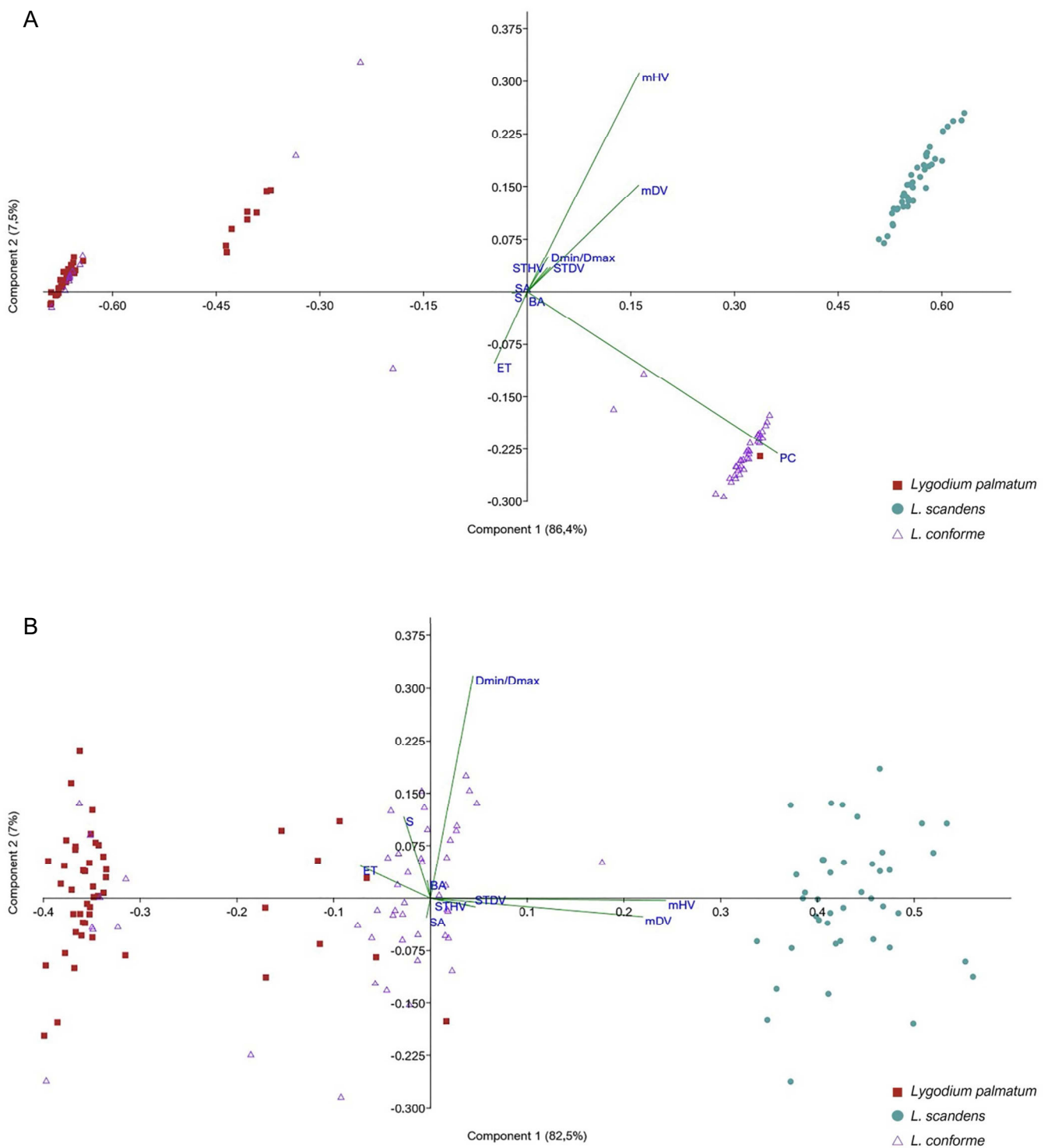
**Figure II.4.** A. ACP créée à partir des mesures effectuées sur les 120 spores verruquées d'Angeac, classées par espèce. B. ACP créée à partir des mesures effectuées sur les 120 spores verruquées d'Angeac, classées par espèce, ne prenant pas en compte la variable PC.

### 5. Réalité biologique des espèces verruquées du Crétacé : comparaisons avec les spores actuelles de *Lygodiaceae*

La plupart des espèces de *Trilobosporites* et de *Concavissimisporites* s'associant en groupes bien distincts, leur validité taxonomique est alors avérée. Afin d'étoffer les connaissances sur les écosystèmes végétaux du Crétacé, et de renforcer les potentielles interprétations paléoenvironnementales qui en découlent, il est désormais intéressant de s'interroger sur la potentielle réalité biologique de ces morpho-espèces. Pour ce faire, les mêmes observations morphométriques ont été appliquées à 150 spores actuelles appartenant à trois espèces de *Lygodium*. Le but est ici de vérifier si des spores appartenant à plusieurs espèces présentent des caractéristiques morphologiques suffisamment différentes pour être distinguées statistiquement, et potentiellement déterminer ces caractères diagnostiques, pour a posteriori les appliquer aux espèces fossiles. Similairement à la section précédente, deux ACP ont été générées, une prenant en compte la variable PC, et l'autre non (Figure II.5A-B).

Les spores appartenant aux trois espèces apparaissent clairement dissociées, composant trois nuages de points distincts (Figure II.5A). Les variables discriminantes sont, ici aussi, liées à l'ornementation de la spore (PC, mDV, mHV), la taille et la forme générale des spécimens étant, une fois de plus, associées aux variables les moins importantes. La suppression de la variable PC permet de surcroît d'obtenir une information supplémentaire (Figure II.5B). Dmin/Dmax (forme de la spore) devient la variable la plus discriminante de l'axe vertical, et la disposition des points confirme que la forme générale de la spore ne doit pas être considérée comme un caractère taxonomique diagnostique (Figure II.5B). Il doit cependant être noté que les spores étudiées ici présentent toutes une forme subcirculaire ou triangulaire, et rarement interradialement concave. Des analyses supplémentaires incluant des spores aux formes plus variées sont nécessaires pour permettre de confirmer définitivement le caractère non diagnostique de la forme.

Les deux ACP mettent néanmoins en valeur l'existence d'un groupe intermédiaire, réunissant quelques spécimens appartenant à *L. palmatum* et à *L. conforme*. *Lygodium palmatum* produit des spores très faiblement verruquées à complètement lisses, alors que *L. conforme* produit des spores souvent finement verruquées. Il n'est alors pas étonnant que certaines spores très faiblement verruquées présentent des caractéristiques statistiques semblables, et soient réunies au sein d'un quatrième groupe. Il n'est pas non plus surprenant que de rares individus lisses, correspondant sans doute à des spores immatures de *L. conforme*, se confondent avec les individus globalement lisses de *L. palmatum* (Figure II.5A-B). Les spores de *Lygodium*

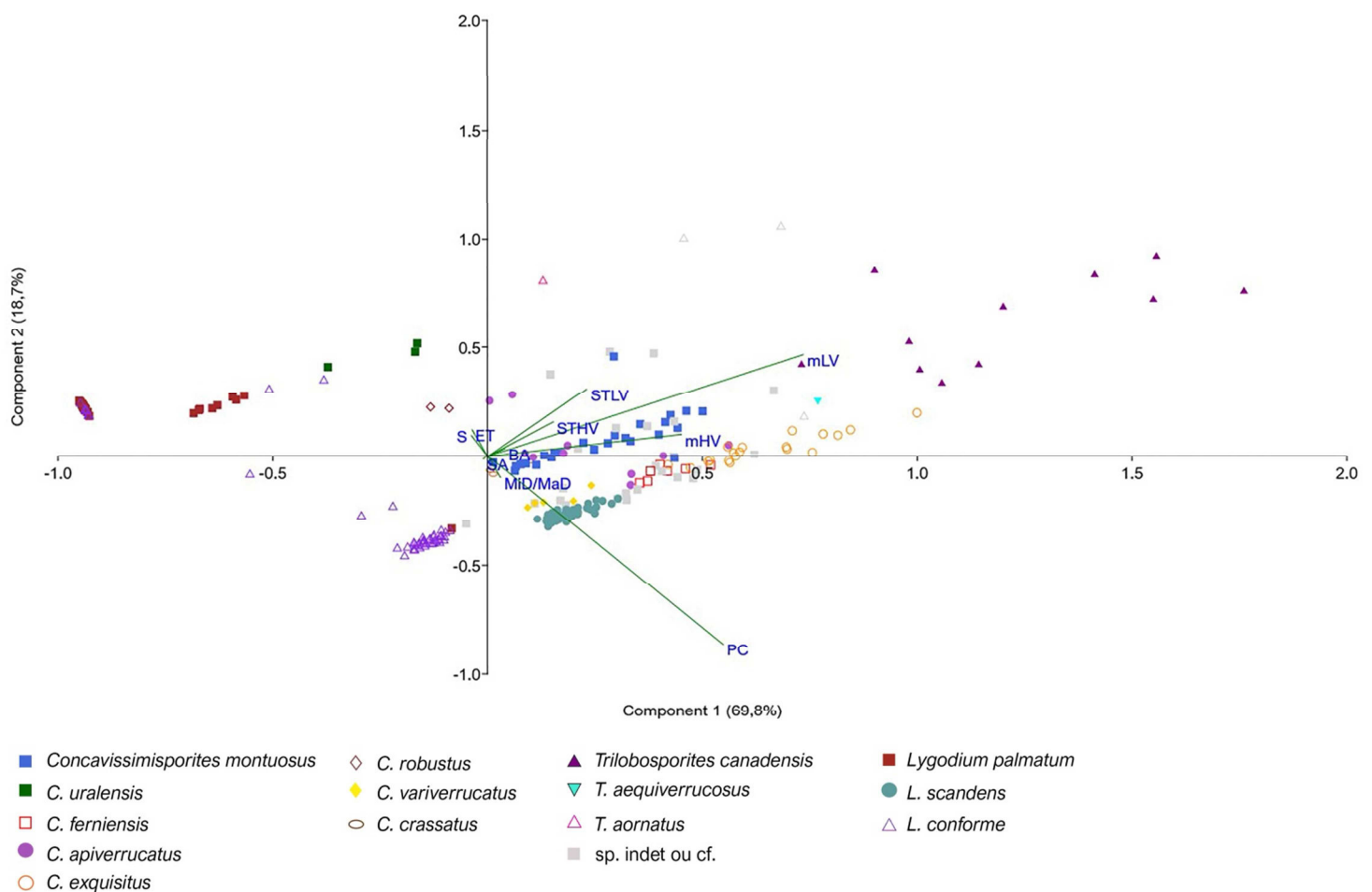


**Figure II.5.** A. ACP créée à partir des mesures effectuées sur 150 spores appartenant à trois espèces de *Lygodium*. B. ACP créée à partir des mesures effectuées sur 150 spores appartenant à trois espèces de *Lygodium*, ne prenant pas en compte la variable PC.



*scandens*, quant à elles, présentent une ornementation réticulo-fovéolée très caractéristique, et leur équivalent fossile serait certainement rapproché du morpho-genre *Ischyosporites*, associé aux Lygodiaceae, comme *Concavissimisporites* et *Trilobosporites* (Figure II.1).

Les caractères morphologiques discriminants des spores d'espèces actuelles étant équivalents à ceux des morpho-espèces fossiles, il n'est alors pas impossible que ces dernières présentent une certaine réalité biologique. En fusionnant les données des ACP des espèces fossiles (Figure II.4A) et actuelles (Figure II.5A), la distance réelle entre les morpho-espèces fossiles est mise en perspective à la lumière des formes actuelles (Figure II.6). Certains groupes fossiles apparaissent beaucoup moins clairement différenciés que les groupes actuels. C'est le cas de *Concavissimisporites ferniensis* et d'une partie du spectre de *C. exquisitus*, qui pourraient appartenir à une même entité biologique. Ces deux morpho-espèces sont par ailleurs statistiquement très similaires aux spores appartenant à *Lygodium scandens*. Cette proximité pourrait être étonnante, étant donné que les spores de *L. scandens* ressemblent



**Figure II.6.** ACP créée à partir de la réunion des ACP des figures II.3A et II.4A, prenant en compte les spores des espèces actuelles (*Lygodium*) et fossiles (*Concavissimisporites*, *Trilobosporites*).

davantage aux spores appartenant au genre fossile *Ischyosporites*. La raison tient du fait que les spores de *L. scandens*, de *C. ferniensis*, et de *C. exquisitus* présentent toutes une ornementation grossière composée par des verrues ou des foveolae massives. Les mesures de la taille des projections ornementatives (verrue ou foveola) correspondent donc à des valeurs absolues équivalentes.

Certaines espèces de *Concavissimisporites* apparaissent cependant aussi bien différenciées que les espèces biologiques actuelles. Ainsi, une distance équivalente sépare les spores de *Lygodium conforme* et *L. palmatum*, et celles de *Concavissimisporites exquisitus* et *C. robustus* par exemple. Ces deux morpho-espèces correspondent alors certainement à des espèces biologiques distinctes. Il en est de même pour *C. montuosus* et *C. uralensis*. Les mesures effectuées sur les spores de cette dernière révèlent par ailleurs une plus grande affinité avec les spores actuelles de *L. conforme* et de *L. palmatum* qu'avec les autres spores fossiles (Figure II.6). Ces trois espèces sont effectivement caractérisées par leur ornementation très discrète.

Les spores de *Trilobosporites* s'avèrent morphologiquement très distinctes des spores de *Lygodium* testées ici. Il est possible que ces spores fossiles soient plus proches d'un autre genre actuel, qui reste à définir. L'affiliation de *Trilobosporites* à la famille des Lygodiaceae ne fait par ailleurs pas l'unanimité, Abbink et al. (2004) considérant les spores de ce genre plus proches des Dicksoniaceae (voir p. 45). L'affiliation moins ambiguë des spores de *Trilobosporites* à une des deux familles botaniques (ou à une autre) nécessiterait alors l'inclusion de mesures supplémentaires portant sur des spores appartenant à d'autres espèces et à d'autres genres actuels et fossiles.

## 6. Conclusion

Trois constats peuvent être inférés de l'analyse morphologico-statistique des spores verruquées des Lygodiaceae actuelles et fossiles :

- La non pertinence d'utiliser plus de deux genres pour caractériser les spores verruquées du Crétacé Inférieur est désormais confirmée, les formes retenues appartenant à *Concavissimisporites* et à *Trilobosporites* ;
- les morpho-espèces de *Concavissimisporites*, partiellement émendées par Fensome (1987), sont pour la plupart statistiquement différenciables morphologiquement, et

peuvent être conservées telles quelles, à l'exception de *Concavissimisporites apiverrucatus*, dont la diagnose devra potentiellement être révisée ;

- les spores correspondant aux trois espèces actuelles de *Lygodium* se différencient principalement par leur ornementation, leur taille et leur forme générale ne représentant pas des caractères diagnostiques fiables. Certaines spores de *Concavissimisporites*, séparées sur les mêmes critères, pourraient alors potentiellement avoir été produites par des espèces biologiques distinctes.

Waksmundzka (1992) avait entrepris d'analyser la morphologie de certaines espèces actuelles, et avait déjà noté le caractère peu discriminant de la taille des spores. Elle ne s'était cependant pas concentrée sur les caractères diagnostiques.

Cette courte étude correspond à une première approche morphométrique actualiste associée aux spores fossiles et actuelles, mais pour permettre de réellement appréhender les critères morphologiques caractérisant une espèce biologique, de nombreuses analyses supplémentaires sont nécessaires. Un nombre plus important d'espèces, et même de genres actuels, doit être pris en compte pour réellement apprécier la diversité interspécifique et intergénérique des spores. Ces analyses doivent ensuite être suivies d'une importante révision taxonomique des spores fossiles, afin d'améliorer leur résolution environnementale, biologique, et stratigraphique. Les mesures morphométriques ont ici uniquement été associées à des spécimens provenant de dépôts d'âge équivalent (Berriasien supérieur). Afin d'observer une potentielle évolution de la morphologie des spores au cours du temps, qui fournirait une information stratigraphique précieuse, il est indispensable d'observer des assemblages couvrant un intervalle temporel plus étendu. Enfin, il pourrait également être intéressant de se concentrer sur la variabilité intraspécifique des spores de fougères actuelles. Par exemple, l'observation de spécimens provenant de plantes se développant dans des milieux écologiques variés pourrait fournir des informations utiles sur l'influence (ou l'absence d'influence) de l'environnement sur la morphologie des spores, applicables ensuite au fossile.



**REFERENCES**  
**BIBLIOGRAPHIQUES**



- Abbink, O.A., Van Konijnenburg-Van Cittert, J.H.A., Visscher, H., 2004. A sporomorph ecogroup model for the Northwest European Jurassic-Lower Cretaceous : concept and framework. *Netherlands Journal of Geosciences* 83, 17–38.
- Aboul Ela, N.M., Aly, M.F., 1988. Jurassic microflora from the coal deposits of El Maghara, North-central Sinai, Egypt. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte* 1988, 5, 263–277.
- Agasie, J.M., 1969. Late Cretaceous palynomorphs from northeastern Arizona. *Micropalaeontology* 15, 13–30.
- Aimin, F., Xiaohan, L., Weiming, W., Xiaoli, L., Liangjun, Y., Feixin, H., 2005. Preliminary study on the spore-pollen assemblages found in the Cenozoic sedimentary rocks in Grove Mountains, east Antarctica and its climatic implications. *Chinese Journal of Polar Sciences* 16, 23–32.
- Ainsworth, N.R., Horton, N.F., Penney, R.A., 1985. Lower Cretaceous micropalaeontology of the Fastnet Basin, offshore south-west Ireland. *Marine and Petroleum Geology* 2, 341–349.
- Al-Ameri, T.K., Khoshaba, B.N., 1989. Palynostratigraphy of Unit 1 of the Cretaceous Suwais Red Beds, Choarta, Northeast Iraq. *Review of Palaeobotany and Palynology* 60, 191–201.
- Alley, N.F., Clarke, J.D.A., 1992. Stratigraphy and palynology of Mesozoic sediments Australian Bight area, Southern Australia. *Journal of Australian Geology and Geophysics* 13, 113–129.
- Alvarez-Ramis, C., Doubinger, J., 1980. Los microfósiles vegetales del Cretácico superior de Torrelaguna (Madrid) . *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección geológica)* 78, 205–215.
- Ames, H. T., Spackman, W., 1981. Catalog of fossil spores and pollen, volume 42. Cretaceous spores and pollen from the U.S.A and the U.S.S.R. *Palynological Laboratories, The Pennsylvania State University*, 240 pp.
- Antonescu, E., 1973. Asociatii palinologice caracteristice unor formatiuni Cretacice din Muntii Metaliferi. *Dari de seama ale sedintelor*, 59, 115–169.
- Antonescu, E., Sandulescu, M., 1985. Quelques données palynologiques concernant la Nappe du Flysch Curbicortical de la Vallee du Trouts(Carpathes Orientales). *Dări de seamă ale şedinţelor*, Institutul de Geologie și Geofizică 4. *Stratigrafie* 69, 77–87.
- Archangelsky, S., 1977. *Balmeiopsis*, Nuevo Nombre generico Para el palinomorfo *Inaperturopollenites limbatus* Balme, 1957. *Ameghiniana* 14, 122–126.
- Archangelsky, S., Gamero, J.C., 1966. Estudio palinológico de la Formación Baqueró (Cretácico), Provincia de Santa Cruz. IV. *Ameghiniana* 4, 363–372.
- Archangelsky, S., Archangelsky, A., 2005. *Aequitridites* Delcourt & Sprumont y *Couperisporites* Pocock, esporas de hepáticas, en el Cretácico Temprano de Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 7, 119–138.
- Askin, R.A., 1990. Cryptogam spores from the Upper Campanian and Maestrichtian of Seymour Island, Antarctica. *Micropaleontology* 36, 141–156.
- Askin, R.A., Elliot, D.H., Stilwell, J.D., Zinsmeister, W.J., 1991. Stratigraphy and paleontology of Campanian and Eocene sediments, Cockburn Island, Antarctic Peninsula. *Journal of South American Earth Sciences* 4, 99–117.

- Avram, E., Szasz, L., Antonescu, E., Baltres, A., Iva, M., Melinte, M., Neagu, T., Radan, S., Tomescu, C., 1993. Cretaceous terrestrial and shallow marine deposits in northern South Dobrogea (SE Roumania). *Cretaceous Research* 14, 265–305.
- Azéma, C., Ters, M., 1971. Étude palynologique préliminaire du gisement cénoomanien de la Bironnière, Vendée (France). *Review of Palaeobotany and Palynology* 11, 267–282.
- Azéma, C., Durand, S., Médus, J., 1972. Des miospores du Cénomanien moyen. *Paléobiologie Continentale* 3, 1–54.
- Azéma, C., Fauconnier, D., Neumann, M., 1990. Apport de données palynologiques à l'étude du Cénomanien de part et d'autre du seuil du Poitou (France). *Revue de Micropaléontologie* 33, 3–23.
- Backhouse, J., 1978. Palynological zonation of the Late Jurassic and Early Cretaceous sediments of the Yarragadee Formation, Central Perth Basin, Western Australia. *Geological Survey of Western Australia* 7, 1–53.
- Balme, B.E., 1957. Spores and pollen grains from the Mesozoic of Western Australia. Australian Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization., Fuel Research, Physical and Chemical Survey of the National Coal Resources, 1–48, 11 pls.
- Barale, G., Courtinat, B., 1980. Relations megarestes, microrestes et paléogéographie du gisement Kimmeridgien supérieur de Creys (France). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 31, 179–191.
- Barrón, E., Peyrot, D., Rodríguez-López, J.P., Meléndez, N., López del Valle, R., Najarro, M., Rosales, I., Comas-Rengifo, M.J., 2015. Palynology of Aptian and upper Albian (Lower Cretaceous) amber-bearing outcrops of the southern margin of the Basque-Cantabrian basin (northern Spain). *Cretaceous Research* 52, 292–312.
- Barss, M.S., Bujak, J.P., Williams, G.L., 1979. A palynological zonation and correlation of Sixty-Seven wells, Geological Survey of Canada, Paper 78, 1–118.
- Batten, D. J., 1973. Use of palynologic assemblage-types in Wealden correlation. *Palaeontology* 16, 1–40.
- Batten, D.J., 1986. Systematics of pre-Quaternary palynomorphs. *In*: Thomas, B.A., Spicer, R.A. (Eds.), *Systematic and Taxonomic Approaches in Palaeobotany*. Systematics Association, Special Vol. 31, pp. 253–262.
- Batten, D.J., 1996. Chapter 20E. Upper Jurassic and Cretaceous miospores. *In*: Jansonius, J., McGregor, D.C. (Eds.), *Palynology: principles and applications*; American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Vol. 2, 807–830.
- Batten, D. J., Wenben, L., 1987. Aspects of Palynomorph Distribution, Floral Provinces and Climate during the Cretaceous. *Geologisches Jahrbuch Reihe A* 96, 219–237.
- Batten, D. J., Koppellus, E. B., 1996. Chapter 20D. Biostratigraphic significance of uppermost Triassic and Jurassic miospores in Northwest Europe. *In*: Jansonius, J., McGregor, D.C. (Eds.), *Palynology: principles and applications*; American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Vol. 2, pp. 795–806.
- Bebout, J.W., 1981. An Informal Palynologic Zonation for the Cretaceous System of the United States Mid-Atlantic (Baltimore Canyon Area) Outer Continental Shelf. *Palynology* 5, 159–194.
- Bergad, R.D., 1974. Palynology of the Hell Creek Formation (Maastrichtian) in South-Central North Dakota. Thèse de doctorat de l'Université de Minnesota, 451pp. [inédit]



- Bolchovitina, N.A., 1953. Caractéristiques des spores et pollen des dépôts du Crétacé, dans les régions centrales de l'URSS. Akademiya Nauk S.S.S.R., Moscou, Travaux de l'Institut de Géologie 145, 1–150. [En Russe]
- Bolchovitina, N.A., 1956. Atlas des spores et des grains de pollen dans les houilles du Jurassique et du Crétacé du Bassin de Viliusik. Akademiya Nauk S.S.S.R., Moscou, Travaux de l'Institut de Géologie 2, 185 pp. [En Russe]
- Bolchovitina, N.A., 1959. Complexe spore-pollen des dépôts du Mésozoïque du Bassin de Viliusik, et leur importance stratigraphique. Akademiya Nauk S.S.S.R., Moscou, Travaux de l'Institut de Géologie 24, 1–185 [En Russe]
- Bolchovitina, N. A., 1961. Spores fossiles et modernes de la famille des Schizaeaceae. Akademiya Nauk S.S.S.R., Moscou, Travaux de l'Institut de Géologie, 1–176, 41 pls. [En Russe]
- Bolchovitina, N.A., 1966. Les spores fossiles des fougères de la famille des Gleicheniaceae (taxonomie et distribution). *In*: Neustadt (Ed.), L'importance de l'analyse palynologique pour les investigations stratigraphiques et paléofloristiques. Nauka, Moscow, 65–75. [En Russe]
- Boulter, M.C., Windle, T., 1993. A reconstruction of some Middle Jurassic vegetation in northern Europe. *In*: Collinson et Scott (Eds.), Studies in Palaeobotany and Palynology in Honour of Professor W.G. Chaloner, Special Papers in Palaeontology 49, 125–154.
- Braman, D.R., 2001. Terrestrial palynomorphs of the Upper Santonian - ?Lower Campanian Milk River Formation, southern Alberta, Canada. *Palynology* 25, 57–107.
- Brenner, G.J., 1963. The spores and pollen of the Potomac Group of Maryland. State of Maryland, Department of Geology, Mines and Water Resources, Bulletin 27, 215 pp.
- Brenner, G.J., 1968. Middle Cretaceous spores and pollen from northeastern Peru. *Pollen et Spores* 10, 341–383.
- Brideaux, W.W., Fisher, M.J., 1976. Upper Jurassic-Lower Cretaceous dinoflagellate assemblages from Arctic Canada. Geological Survey of Canada, Bulletin 259, 1–53.
- Burden, E.T., 1984. Terrestrial palynomorph biostratigraphy of the Lower Part of the Mannville Group (Lower Cretaceous), Alberta and Montana. *In*: Stott, D.F., Glass, D.J. (Eds), The Mesozoic of Middle North America. Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 9, 249–269.
- Burden, E.T., Langille, A.B., 1991. Palynology of Cretaceous and Tertiary strata, northeast Baffin Island, Northwest Territories Canada; Implications for the history of rifting in Baffin Bay. *Palynology* 15, 91–114.
- Burden, E.T., Hills, L.V., 1989. Illustrated key to genera of Lower Cretaceous terrestrial palynomorphs (excluding megaspores) of western Canada. AASP Contributions Series 21, 146 pp, 20 pls.
- Burger, D., 1965. Some new species of *Classopollis* from the Jurassic of the Netherlands. *Leidse Geologische Mededelingen* 33, 63–69.
- Burger, D., 1966. Palynology of uppermost Jurassic and lowermost Cretaceous strata in the eastern Netherlands. *Leidse Geologische Medelingen* 35, 209–276, 39 pls.
- Burger, D., 1970. Early Cretaceous angiospermous pollen grains from Queensland. Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics, Bulletin 116, 1–15.

- Burger, D., 1973. Spore zonation and sedimentary history of the Neocomian, Great Artesian Basin, Queensland. *In: Glover (Ed.), Mesozoic and Cainozoic palynology; Essays in honour of Isabel Cookson*. Geological Society of Australia, Special Publication 4, 87–118.
- Burger, D., 1982. Palynology of the Eromanga Basin and its applications. Petroleum Exploration Society of Australia/Geological Society of Australia. Eromanga Basin Symposium, 174–183.
- Burger, D., 1989. Stratigraphy, palynology and palaeoenvironments of the Hooray Sandstone, Eastern Eromanga Basin, Queensland and New South Wales. Queensland Department of Mines, Report 3, 1–28.
- Burger, D., 1993. Early and Middle Cretaceous angiosperm pollen grains from Australia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 78, 183–234.
- Chlonova, A.F., 1976. Palynological characteristic of Cretaceous deposits of Zeya-Bureya depression. *Trudy Instituta Geologii i Geofiziki, Sibirskoye Otdelenie, Akademiya Nauk SSSR, Novosibirsk* 312, 102pp.
- Cookson, I.C., 1947. Plant Microfossils from the Lignites of the Kerguelen Archipelago. B.A.N.Z. Antarctica Research Expedition (1929-1931), Rep. A. 2, 129–142.
- Cookson, I.C., 1953. Difference in microspore composition of some samples from a bore at Comaum, South Australia. *Australian Journal of Botany* 1, 462–473.
- Cookson, I.C., 1954. A palynological examination of No. 1 bore, Birregurra, Victoria. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 5, 119–128.
- Cookson, I.C., Dettmann, M.E., 1958. Some Trilete spores from Upper Mesozoic deposits in the eastern Australian Region. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 70, 95–128.
- Cookson, I.C., Dettmann, M.E., 1961. Reappraisal of the Mesozoic microspore genus *Aequitriradites*. *Palaeontology* 4, 425–427.
- Cornet, B., Traverse, A., 1975. Palynological contributions to the chronology and stratigraphy of the Hartford Basin in Connecticut and Massachusetts. *Geoscience and Man* 11, 1–33.
- Couper, R.A., 1953. Upper Mesozoic and Cainozoic spores and Pollen grains from New Zealand. New Zealand Geological Survey, *Palaeontological Bulletin* 22, 2–77, 9 pls.
- Couper, R.A., 1958. British Mesozoic Microspores and Pollen grains: a Systematic and Stratigraphic Study. *Palaeontographica Abteilung B* 103, 75–179, 17 pls.
- Couper, R.A., Hughes, N.F., 1963. Jurassic and Lower Cretaceous palynology of the Netherlands and adjacent areas. *Verhandelingen van het Geologisch-Mijnbouwkundig Genootschap voor Nederland en Kolonien, Geologische Serie* 21, 105–108.
- Courtinat, B., 1984. Palynologie et Paléoenvironnement des Calcaires Lithographiques de la Pedrera de Rubies Espagne. *Revista Ilerda-Instituto de Estudios Ilerdenses de la Diputacion Provincial de Lleida* 45, 93–108.
- Courtinat, B., 1989. Les organoclastes des formations lithologiques du Malm dans le Jura méridional. *Systématique, biostratigraphie et éléments d'interprétation paléoécologique*. Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, Documents 105, 1–361.
- de Jersey, N.J., 1964. Triassic spores and pollen grains from the Bundamba Group Geological Survey of Queensland, Publication 321, 1–21.
- de Jersey, N.J., Hamilton, M., 1967. Triassic spores and pollen grains from the Moolay Member Formation. Geological Survey of Queensland, Publication 336, 1–61.

- de Lima, M.R., 1990. Estudo palinológico de sedimentos da Bacia de Icó, Cretáceo do estado do Ceará, Brasil. Boletim IG-USP, Serie Cientifica, Instituto de Geoscience 21, 35–46.
- Deák, M.H., 1962. Deux nouveaux genres de spores de la série d'argiles et de marnes aptiennes. Földtani Közlöny 92, 230–235.
- Deák, M.H., 1963. Quelques spores striées de l'étage Aptien. Revue de Micropaléontologie 5, 251–256.
- Deák, M. H., 1964. Contribution à l'étude palynologique du groupe d'argiles à Munieria de l'étage Aptien. Acta Botanica 10, 95–126, 10 pls.
- Deák, M.H., Combaz, A., 1967. "Microfossiles organiques" du Wealdien et du Cénomaniens dans un sondage de Charente-Maritime. Revue de Micropaléontologie 10, 69–96.
- Del Rio, M., 1976. Analisi palinologica del Giurese della Sardegna Centrale. Bollettino della Società Geologica Italiana 95, 619–631.
- Delcourt, A., Sprumont, G., 1955. Les spores et grains de pollen du Wealdien du Hainaut. Mémoires de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie, nouvelle série 4(5), 1–73, 4 pls.
- Delcourt, A., Sprumont, G., 1959. Spores, grains de pollen, Hystrichosphères et Péridiniens dans le Wealdien de Féron-Glageon. Annales de la société géologique du Nord 79, 29–64, 5pls.
- Delcourt, A., Dettmann, M.E., Hughes, N.F., 1963. Revision of some Lower Cretaceous microspores from Belgium. Palaeontology 6, 282–292.
- Deng, S., 1998. Relationship between the Early Cretaceous *Ruffordia goepperti* and dispersed spores *Cicatricosisporites*. Geological Review 44, 243–248.
- Dettmann, M.E., 1963. Upper Mesozoic microfloras from south-eastern Australia. Proceedings of the Royal Society of Victoria 77, 1–149, 27 pls.
- Dettmann, M.E., 1973. Angiospermous pollen from Albian to Turonian sediments of eastern Australia. In: Glover, J.E. et al. (Eds.), Mesozoic and Cainozoic palynology ; Essays in honour of Isabel Cookson. Geological Society of Australia, Special Publication 4, 3–34, 6 pls.
- Dettmann, M.E., 1989. Antarctica Cretaceous: Cradle of Austral temperate rainforests? In: Crame, J.A. (Ed.), Origins and Evolution of the Antarctic Biota. Geological Society Special Publication 47, 89–105.
- Dettmann, M.E., Playford, G., 1968. Taxonomy of some Cretaceous spores and pollen grains from Eastern Australia. Proceedings of the Royal Society of Victoria 81, 69–93, 3 pls.
- Dettmann, M.E., Thomson, M.R.A., 1987. Cretaceous palynomorphs from the James Ross Island area, Antarctica. A pilot study. British Antarctic Survey, Bulletin 77, 13–59.
- Dev, S., 1961. The fossil flora of the Jabalpur Series. 3. Spores and pollen grains. The Palaeobotanist 8, 43–56.
- Dinis, J.L., Trincão, P., 1995. Recognition and stratigraphical significance of the Aptian unconformity in the Lusitanian Basin, Portugal. Cretaceous Research 16, 171–186.
- Dino, R., 1994. Algumas espécies Novas de Grãos de pólen do Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. Boletim de Geociências da PETROBRAS 8, 257–273.
- Dörhöfer, G., 1977. Palynologie und Stratigraphie der Bückeberg-Formation (Berriasium--Valanginium) in der Hilsmulde (NW- Deutschland). Geologisches Jahrbuch Reihe A, Heft 42, 122 pp.
- Dörhöfer, G., 1979. Distribution and stratigraphic utility of Oxfordian to Valanginian miospores in Europe and North America. American Association of Stratigraphic Palynologists, Contributions Series 2, 101–132.

- Dörhöfer, G., Norris, G., 1977. Discrimination and Correlation of Highest Jurassic and Lowest Cretaceous Terrestrial Palynofloras in North-West Europe. *Palynology* 1, 79–93.
- Döring, H., 1964. Trilete Sporen aus dem Oberen Jura und dem Wealden Norddeutschlands. *Geologie* 13, 1099–1130.
- Döring, H., 1965. Die sporenpalaontologische Gliederung des Wealden im Westmecklenburg (Struktur Werle). *Geologie* 14, Beihefte 47, 1–117.
- Döring, H., 1966. Die sporenstratigraphische Gliederung der Unter Kreide im Nordlichen Mitteleuropa. *Abhandlungen des Zentralen Geologischen Instituts* 8, 1–200.
- Doyle, J.A., 1979. Palynostratigraphic zonation. *In*: Edwards et Hansen (Eds.), New data bearing on the structural significance of the Upper Chesapeake Bay magnetic anomaly. Maryland Geological Survey, Report of Investigations 30, 34–42.
- Doyle, J. A., Robbins, E. I., 1977. Angiosperm Pollen Zonation of the Continental Cretaceous of the Atlantic Coastal Plain and its application to Deep Wells in the Salisbury Embayment. *Palynology* 1, 43–78.
- Doyle, J.A., Van Campo, M., Lugardon, B., 1975. Observations on exine structure of *Eucommiidites* and Lower Cretaceous angiosperm pollen. *Pollen et Spores* 17, 429–486.
- Doyle, J. A., Jardiné, S., Doerenkamp, A., 1982. *Afropollis*, a new genus of early Angiosperm pollen, with notes on the Cretaceous palynostratigraphy and paleoenvironments of Northern Gondwana. *Bulletin des Centres de Recherche Exploration-Production Elf-Aquitaine* 6, 39–117.
- Dyman, T.S., Nichols, D.J., 1988. Stratigraphy of Middle Cretaceous Blackleaf and Lower Part of the Frontier Formations in parts of Beaverhead and Madison Counties, Montana. United States Geological Survey, Bulletin 1773, 1–31.
- Erdtman, G., 1948. Did Dicotyledonous Plants exist in Early Jurassic times? *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar* 70, 265–271.
- Falcon-Lang, H.J., Fensome, R.A., Gibling, M.R., Malcolm, J., Fletcher, K.R., Holleman, M., 2007. Karst-related outliers of the Cretaceous Chaswood Formation of Maritime Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 44, 619–642.
- Farabee, M.J., Canright, J.E., 1986. Stratigraphic palynology of the lower part of the Lance Formation (Maestrichtian) of Wyoming. *Palaeontographica Abteilung B*. 199, 1–89.
- Fauconnier, D., 1979. Les dinoflagellés de l'Albien et du Cénomanién inférieur du Bassin de Paris. Répartition stratigraphique et relations avec la nature du dépôt. *Documents du Bureau des Recherches Géologiques et Minières* 5, 1–150, 16 pls.
- Fechner, G.G., Dargel, C., 1989. Die Cenoman-Ablagerungen Nordlich von Simeyrols (Dept. Dordogne, Sw-Fankreich): sedimentoologie, Palaontologie, Palynologie. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Paläontologie* 106, 73–97.
- Felix, C.J., Burbridge, P.P., 1973. A Maestrichtian age microflora from Arctic Canada. *Geoscience and Man* 7, 1–29.
- Fensome, R.A., 1983. Miospores from the Jurassic-Cretaceous boundary beds, Aklavik Range, Northwest Territories, Canada (Incorporating taxonomic reviews of several Groups of Mid-Late Mesozoic miospores). Thèse de doctorat de l'Université de Saskatchewan, 762pp. [inédit]

- Fensome, R.A., 1987. Taxonomy and biostratigraphy of schizaealean spores from the Jurassic-Cretaceous boundary beds of the Aklavik Range, District of Mackenzie. *Palaeontographica Canadiana* 4, 1–49.
- Filatoff, J., 1975. Jurassic palynology of the Perth Basin, Western Australia. *Palaeontographica Abteilung B* 154, 1–113.
- Fleury, R., Polette, F., Batten, D.J., Durand, M., Moreau, J-D., Néraudeau, D., Strullu-Derrien, C., Redois, F., 2017. Palaeobotanical investigation of a Cenomanian clay lens in Hucheloup Quarry, Maine-et-Loire, NW France : Taxonomic, stratigraphic and palaeoenvironmental implications. *Annales de Paléontologie* 103, 235–250.
- Fradkina, A.F., Kiseleva, A.V., 1964. New palynological data on the precise boundary between the Lower and Upper Cretaceous in central districts of Yaku. *Uchen. Zap. nauchno-issled. Institut. Geol. Arkt. (Paleont. Biostrat.)* 4, 65–81. [En Russe]
- Frederiksen, N.O., 1969. Stratigraphy and palynology of the Jackson Stage (Upper Eocene), and adjacent strata of Mississippi and Western Alabama. Thèse de doctorat de l'University du Wisconsin, 712pp. [inédit]
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., 1996. *Eucommiitheca hirsuta*, a new pollen organ with *Eucommiidites* pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana* 35, 104–112.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2000. Fossil floral structures of a basal angiosperm with monocolpate, reticulate-acolumellate pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana* 39, 226–239.
- Góczán, F., Juhász, M., 1984. Monosulcate pollen grains of angiosperms from Hungarian Albian sediments. I. *Acta Botanica Hungarica* 30, 289–319.
- Góczán, F., Siegl-Farkas, A., 1990. Palynostratigraphical zonation of Senonian sediments in Hungary. *Review of Palaeobotany and Palynology* 66, 361–377.
- Gradstein, F.M., Williams, G.L., Jenkins, W.A.M., Ascoli, P., 1976. Mesozoic and Cenozoic stratigraphy of the Atlantic Continental Margin, eastern Canada. *Memoirs of the Canadian Society of Petroleum Geologists* 4, 103–131.
- Groot, J.J., Penny, J.S., 1960. Plant microfossils and age of nonmarine Cretaceous sediments of Maryland and Delaware. *Micropaleontology* 6, 225–236.
- Groot, J.J., Groot, C.R., 1962. Plant microfossils from Aptian, Albian and Cenomanian deposits of Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 46, 133–176.
- Guy-Ohlson, D., 1986. Jurassic palynology of the Vilhelmsfält Bore No.1, Scania, Sweden, Toarcian-Aalenian. *Swedish Museum of Natural History, Section of Palaeobotany*, 1–127.
- Habib, D., 1970. Middle Cretaceous palynomorph assemblages from clays near the Horizon Beta deep-sea outcrop. *Micropaleontology* 16, 345–379.
- Habib, D., 1978. Sedimentary origin of North Atlantic Cretaceous palynofacies. *In: Talwani et al. (Eds). Deep Drilling Results in the Atlantic Ocean: Continental Margins and Paleoenvironment. Maurice Ewing Series, American Geophysical Union* 3, 420–437.
- Hargrove, D.C., Engelhardt, D.W., 1997. Palynology of the Maestrichtian/Danian boundary at Savannah River Site, South Carolina. *Sedimentary Geology* 108, 121–140.
- Hedlund, R.W., 1966. Palynology of the Red Brance Member of the Woodbine Formation (Cenomanian), Bryan County, Oklahoma. *Oklahoma Geological Survey* 112, 69 pp., 10 pls.

- Heimhofer, U., Hochuli, P.A., 2010. Early Cretaceous angiosperm pollen from a low-latitude succession (Araripe Basin, NE Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology* 161, 105–126.
- Helenes, J., Somoza, D., 1999. Palynology and sequence stratigraphy of the Cretaceous of eastern Venezuela. *Cretaceous Research* 20, 447–463.
- Herngreen, G.F.W., 1971. Palynology of a Wealden section (Lower Cretaceous) in the "Carrière de Longueville", the Boulonnais (France). *Review of Palaeobotany and Palynology* 12, 271–302.
- Herngreen, G.F.W., 1973. Palynology of Albian-Cenomanian strata of borehole 1-QS-1-MA, State of Maranhao, Brazil. *Pollen et Spores* 15, 515–555.
- Herngreen, G.F.W., Wong, T.H.E., 1989. Revision of the « Late Jurassic » stratigraphy of the Dutch Central North Sea Graben. *Geologie en Mijnbouw* 68, 73–105.
- Herngreen, G.F.W., Felder, W.M., Kedves, M., Meessen, J.P.M.T., 1986. Micropaleontology of the Maestrichtian in borehole Bunde, the Netherlands. *Review of Palaeobotany and Palynology* 48, 1–70.
- Hochuli, P.A., Heimhofer, U., Weissert, H., 2006. Timing of early angiosperm radiation: recalibrating the classical succession. *Journal of the Geological Society, London* 163, 587–594.
- Hughes, N.F., Moody-Stuart, J.C., 1966. Descriptions of Schizaeaceous spores taken from Early Cretaceous macrofossils. *Palaeontology* 9, 274–289, 5 pls.
- Ibrahim, A., 1933. Sporenformen des Aegirhorizonts des Ruhr-Reviers. Dissertation. Druck K. Triltsch, Würzburg, 48 pp.
- Ibrahim, M.I.A., 1996. Aptian-Turonian palynology of the Ghazalat-1 Well (GTX-1), Qatta Depression, Egypt. *Review of Palaeobotany and Palynology* 94, 137–168.
- Ibrahim, M.I.A., 2002. New angiosperm pollen from the upper Barremian - Aptian of the Western Desert, Egypt. *Palynology* 26, 107–133.
- Jansonius, J., Hills, L.V., 1976. Genera File of Fossil Spores and Pollen. 3287 cards; Special Publication, Department of Geology, University of Calgary, Calgary, Canada.
- Johnson, R.C., May, F., Hansley, P.L., Pitman, J.K., Fouch, T.D., 1980. Petrography, X-Ray mineralogy, and palynology of a measured section of the Upper Cretaceous Mesaverde Group in Hunter Canyon, Western Colorado. United States Geological Survey, Oil and Gas Investigations Chart OC-91, 1p.
- Juhász, M., 1983. Palynostratigraphic zonation of the Transdanubian middle Cretaceous. *Acta Geologica Hungarica* 26, 41–68.
- Juhász, M., Góczán, F., 1985. Comparative study of Albian monosulcate angiosperm pollen grains. *Acta Biologica Szegediana* 31, 147–172.
- Kara-Murza, E.N., 1954. Spores et pollens des sédiments mésozoïques de la région septentrionale de l'Iéniséi-Léna (Jurassique-Crétacé). *Trud. N. Inst. Geol. Arktiki* 54, 3–191. [en Russe]
- Kedves, M., 1997. Upper Cretaceous pollen grains from Egypt I. *Plant Cell Biology and Development* 8, 10–33.
- Kedves, M., Simoncsics, P., 1964. Microstratigraphy of the carbonate manganese ore layers of the Shaft III of Urkut on the basis of palynological investigation. *Acta Mineralogica-Petrographica* 16, 3–48.
- Kemp, E.M., 1968. Probable angiosperm pollen from British Barremian to Albian strata. *Palaeontology* 11, 421–434, 3 pls.
- Kemp, E.M., 1970. Aptian and Albian miospores from Southern England. *Palaeontographica Abteilung B*. 131, 73–143.

- Kimyai, A., 1966. New Plant Microfossils from the Raritan Formation (Cretaceous) in New Jersey. *Micropaleontology* 12, 461–476.
- Kirillova, G.L., Kiriyanova, V.V., 2003. J/K Boundary in Southeastern Russia and possible analogue of the Tetori Group, Japan. *Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum*, 75–102.
- Klaus, W., 1960. Sporen des karnischen Stufe der ostalpinen Trias. *Geologische Jahrbuch BA 5*, 107–184.
- Koppelhus, E.B., Pedersen, G.K., 1993. A palynological and sedimentological study of Cretaceous floodplain deposits of the Atane Formation at Skansen and Igdlunguaq, Disko, West Greenland. *Cretaceous Research* 14, 707–734.
- Krutzsch, W., 1959a. Mikropaläontologische (sporen-paläontologische) Untersuchungen in der Braunkohle des Geiseltales. *Geologie, Beiheft* 22, 425pp.
- Krutzsch, W., 1959b. Sporen vom "*Schizaea*-pusilla-Charakter" Im Pliozan von Ruterberg (Wendisch-Wehningen). *Archiv der Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg* 5, 36–55.
- Krutzsch, W., 1959c. Einige neue Formgattungen und -Arten von Sporen und Pollen aus der mitteleuropäischen Oberkreide und dem Tertiär. *Palaeontographica Abteilung B*. 105, 125–157.
- Krutzsch, W., 1963. Atlas der Mittel- und Jungtertiären Dispersen sporen- und pollen- sowie der Mikroplanktonformen des Nordlichen Mittel-Euroas. *Abhandlungen des Zentralen Geologischen Instituts* 2, 1–141.
- Kumar, A., 1980. Palynostratigraphy and paleoecology of the Navarro Group (Maastrichtian) of Texas, USA. *Fourth International Palynology Conference, Lucknow, 1976-1977, Proceedings Vol. 2*, 429–435.
- Laing, J.F., 1975. Mid-Cretaceous angiosperm pollen from southern England and northern France. *Palaeontology* 18, 775–808.
- Lam, K., Porter, R., 1977. The distribution of palynomorphs in the Jurassic rocks of the Brora Outlier, Northeast Scotland. *Journal of the Geological Society* 134, 45–55.
- Langille, A.B., Burden, E.T., Sears, W.B., Holloway, D.C., 1986. Geological investigation of Cretaceous? strata beneath Cape Dyer Basalts, (Paleocene), Baffin Island, District of Franklin. *Geological Survey of Canada, Paper* 86, 483–488.
- Lawton, T.F., Olmstead, G.A., 1995. Stratigraphy and structure of the lower part of the Bisbee Group, northeastern Chiricahua Mountains, Arizona. In: Jacques Ayala et al. (Eds.), *Studies on the Mesozoic of Sonora and adjacent areas*. Geological Society of America, Special Paper 301, 21–39.
- Leckie, D.A., Singh, C., Bloch, J.D., Wilson, M., Wall, J., 1992. Anoxic events at the Albian-Cenomanian boundary: the Fish Scale Marker Bed, northern Alberta, Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 92, 139–166.
- Lenk, G., 1966. Sporenpaläontologischer nachweis von Maastricht auf der Scholle von Calvorde. *Geologie* 15, Beiheft 55, 90–101.
- Leschik, G., 1955. Die Keuperflora von Neuwelt bei Basel, II. Die Iso- und Mikrosporen. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 72, 1–10.
- Lister, J. K., Batten, D. J., 1995. Palynostratigraphy of the Barremian-Aptian succession in the Wiechendorf 1/86 and Hoheneggelsen KB 9 Boreholes in the Lower Saxony Basin, North Germany. *Geologische Jahrbuch Reihe A* 141, 367–395.

- Lupia, R., Schneider, H., Moeser, G.M., Pryer, K.M., Crane, P.R., 2000. Marsileaceae sporocarps and spores from the Late Cretaceous of Georgia. *International Journal of Plant Sciences* 161, 975–988.
- Maljavkina, W.S., 1949. Clé de détermination des pollens et spores du Jurassique et du Crétacé. Moscou, Trudy VNIGRI, N.S 33, 1–138. [En Russe]
- Mamczar, J., 1968. The Jurassic-Cretaceous boundary in the Polish lowland in the light of spores-and-pollen analysis. *Review of Palaeobotany and Palynology* 7, 11–23.
- Martin, H.A., 1998. Late Cretaceous-Cainozoic palynology of the Poonarunna No. 1 Well, Central Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 122, 89–138.
- Mas, J.R., 1981. El Cretacico Inferior de la Region Noroccidental de la Provincia de Valencia. *Seminarios de Estratigrafia. Serie Monografias* 8, 1–408.
- May, F.E., 1972. A survey of palynomorphs from several coal-bearing horizons of Utah. *Utah Geological and Mineralogical Survey, Monograph Series* 3, 497–542.
- May, F.E., 1975. *Dichastopollenites reticulatus*, Gen. et sp. nov.- Potential Cenomanian guide fossil from southern Utah and northeastern Arizona. *Journal of Paleontology* 49, 528–533.
- McIntyre, D.J., Brideaux, W.W., 1980. Valanginian miospore and microplankton assemblages from the northern Richardson Mountains, District of MacKenzie, Canada. *Bulletin of the Geological Survey of Canada* 320, 1–57.
- McLachlan, I.R., Pieterse, E., 1978. Preliminary palynological results: site 341, leg 40, Deep Sea Drilling Project. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project* 40, 857–881.
- Médus, J., 1982. Palynofloristic correlations of two Albian sections of Portugal. *Cuadernos Geología Ibérica* 8, 781–809.
- Médus, J., Berthou, P.Y., 1980. Palynoflores dans la coupe de l'Albien de Foz Do Folcao (Portugal). *Geobios* 13, 263–269.
- Médus, J., Boch, A., Parron, C., Lauverjat, J., Triat, J.M., 1980. Turonian Normapolles from Portugal and southern France; correlations. *Review of Palaeobotany and Palynology* 31, 105–153.
- Méon, H., 1990. Palynologic studies of the Cretaceous-Tertiary boundary interval at El Kef Outcrop, northwestern Tunisia; Paleogeographic implications. *Review of Palaeobotany and Palynology* 65, 85–94.
- Mohr, B.A.R., 1987. Mikroflora aus Vertebraten-Führenden unterkreide-Schichten bei Galve und Uña (Ostspanien). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Paleontologie* 86, 69–85.
- Mohr, B.A.R., Gee, C.T., 1992. Late Cretaceous palynofloras, (sporomorphs and dinocysts) from the Kerguelen Plateau, Southern India Ocean (Sites 748 and 750). *Proceedings of the Ocran Drilling Program, Scientific Results* 120, 281–306.
- Mohsen, S.A., 1987. Palynological studies of the Lower Esna Shale Formation (Cretaceous) in the Tushka Basin, southern Egypt. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte Vol. 1987* (6), 357–370.
- Naumova, S.N., 1937. The Spores and Pollen of Coals of the USSR. 17th International Geological Congress, *Absts. Papers, USSR*, 60–61.
- Nichols, D.J., 1995. Palynostratigraphy in relation to Sequence Stratigraphy, Straight Cliffs Formation (Upper Cretaceous), Kaiparowits Plateau, Utah. *United States Geological Survey, Bulletin* 2115, B1–B21.



- Nichols, D.J., Sweet, A.R., 1993. Biostratigraphy of Upper Cretaceous non-marine palynofloras in a north-south transect of the Western Interior Basin. *In*: Caldwell, W.G.E., Kauffman, E.G. (Eds.), *Evolution of the Western Interior Basin: Geological Association of Canada, Special Paper 39*, 539–584.
- Nilsson, T., 1958. Über das Vorkommen eines mesozoischen Sapropelgesteins in Schonen. *Lunds Universitets årsskrift. N.F. avd. 2. bd. 54*, 111pp., 8 pls.
- Norris, G., 1967. Spores and pollen from the Lower Colorado Group (Albian-? Cenomanian) of central Alberta. *Palaeontographica Abteilung B. 120*, 72–115.
- Norris, G., 1969. Miospores from the Purbeck Beds and marine Upper Jurassic of southern England. *Palaeontology 12*, 574–620, 12 pls.
- Norris, G., 1977. Palynofloral evidence for terrestrial Middle Jurassic in the Moose River Basin, Ontario. *Canadian Journal of Earth Sciences 14*, 153–158.
- Norris, G., 1997. Paleocene-Pliocene Deltaic to inner Shelf palynostratigraphic zonation, depositional environments and paleoclimates in the Imperial ADGO F-28 Well, Beaufort-MacKenzie Basin. *Geological Survey of Canada, Bulletin 523*, 71pp.
- Norvick, M.S., Burger, D., 1975. Palynology of the Cenomanian of Bathurst Island, Northern Territory, Australia. *Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics, Bulletin 151*, 169pp., 34 pls.
- Ogg, G., 1992. Early Cretaceous palynomorphs of the Western Pacific Ocean. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results 129*, 221–228.
- Olaru, L., 1978. Cercetări asupra distribuției stratigrafice a microflorei în flișul paleogen dintre văile Bistrița și Trotuș. *Institut de géologie et de géophysique, Bucharest, Mémoires 27*, 5–111.
- Pačtová, B., 1961. On some plant microfossils from freshwater sediments of the Upper Cretaceous, (Senonian), in the South Bohemian Basin. Part 1. *Sborník ústředního ústavu geologický, oddíl paleontologický (Prague)*, 47–102.
- Pačtová, B., 1971. Palynological study of Angiospermae from the Peruc Formation (?Albian-Lower Cenomanian) of Bohemia. *Sborník geologických věd / Řada P, Paleontologie 13*, 105–141.
- Paden Phillips, P., Felix, C.J., 1971a. A study of Lower and Middle Cretaceous spores and pollen from the southeastern United States. 1. Spores. *Pollen et Spores 13*, 279–348.
- Paden Phillips, P., Felix, C.J., 1971b. A study of Lower and Middle Cretaceous spores and pollen from the southeastern United States. 2. Pollen. *Pollen et Spores 13*, 447–473.
- Payenberg, T.H.D., Braman, D.R., Davis, D.W., Miall, A.D., 2002. Litho- and chronostratigraphic relationships of the Santonian-Campanian Milk River Formation in southern Alberta and Eagle Formation in Montana utilising stratigraphy, U-Pb geochronology, and palynology. *Canadian Journal of Earth Sciences 39*, 1553–1577.
- Peyrot, D., Barrón, E., Polette, F., Batten, D.J., Néraudeau, D., 2019. Early Cenomanian palynofloras and inferred resiniferous forests and vegetation types in Charentes (southwestern France). *Cretaceous Research 94*, 168–189.
- Pflug, H.D., 1953. Zur Entstehung und Entwicklung des Angiospermiden-Pollens in der Erdgeschichte. *Palaeontographica Abteilung B. 95*, 61–171.
- Pierce, R.L., 1961. Lower Upper Cretaceous plant microfossils from Minnesota. *Minnesota Geological Survey, Bulletin 42*, 86pp.

- Playford, G., 1971. Palynology of Lower Cretaceous (Swan River) strata of Saskatchewan and Manitoba. *Palaeontology* 14, 533–565, pls. 103–107.
- Playford, G., Haig, D.W., Dettmann, M.E., 1975. A Middle Cretaceous microfossil assemblage from the Great Artesian Basin, Northwestern Queensland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 149, 333–362.
- Pocock, S.A.J., 1962. Microfloral analysis and age determination of strata at the Jurassic-Cretaceous boundary in the Western Canada Plains. *Palaeontographica Abteilung B.* 111, 1–95.
- Pocock, S.A.J., 1964a. Pollen and Spores of the Chlamydospermidae and Schizaeaceae from Upper Mannville Strata of the Saskatoon Area of Saskatchewan. *Grana Palynologica* 5, 129–209.
- Pocock, S.A.J., 1964b. Palynology of the Kootenay Formation at its type section. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology* 12, 500–512.
- Pocock, S.A.J., 1970. Palynology of the Jurassic sediments of Western Canada, Part 1. Terrestrial species. *Palaeontographica Abteilung B.* 130, 12–136.
- Polette, F., Batten, D.J., Néraudeau, D., 2018. Re-examination of the palynological content of the Lower Cretaceous deposits of Angeac, Charente, south-west France: Age, palaeoenvironment and taxonomic determinations. *Cretaceous Research* 90, 204–221.
- Polette, F., Licht, A., Cincotta, A., Batten, D.J., Depuydt, P., Néraudeau, D., Garcia, G., Valentin, X., 2019. Palynological assemblage from the lower Cenomanian plant-bearing Lagerstätte of Jaunay-Clan Ormeau-Saint-Denis (Vienne, western France): Stratigraphic and paleoenvironmental implications. *Review of Palaeobotany and Palynology* 271, 21pp.
- Popa, E., Năstăseanu, S., Antonescu, E., 1977. Nouvelles données concernant la biostratigraphie du Jurassique Inferieur de la Zone de Sirinia (Banat). *Dări de seamă ale ședințelor* 63, 7–24.
- Porter, R., 1988. Palynological evidence for Jurassic microplankton Provinces in Great Britain. *Review of Palaeobotany and Palynology* 56, 21–39.
- Potonié, R., 1931. Pollenformen aus Tertiären Braunkohlen. *Jahrbuch der Preussischen Geologischen Landesanstalt zu Berlin* 52, 1–7.
- Potonié, R., 1956. Synopsis der Gattungen der Sporae Dispersae. Teil I. Beihefte zum Geologischen Jahrbuch 23, 1–103.
- Potonié, R., 1958. Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. Teil II : Sporites (Nachträge), Saccites, Aletes, Praecolpates, Polyplicates, Monocolpates. Beihefte zum Geologischen Jahrbuch 31, 114pp.
- Potonié, R., 1966. Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. Teil IV: Nachträge zu allen Gruppen (Turmae). Beihefte zum Geologischen Jahrbuch 72, 244pp., 15pls.
- Potonié, R., Venitz, H., 1934. Zur Mikrobotanik des Miozänen Humodils der Niederrheinischen Bucht. *Arbeiten aus dem Institut für Paläobotanik und Petrographie der Brennsteine* 5, 5–54.
- Potonié, R., Kremp, G., 1954. Die Gattungen der paläozoischen Sporae dispersae und ihre Stratigraphie. *Geologisches Jahrbuch* 69, 111–194.
- Punt, W., Hoen, P.P., Blackmore, S., Nilsson, S., Le Thomas, A., 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 143, 1–81.
- Raine, J.I., de Jersey, N.J., Ryan, K.G., 1988. Ultrastructure and Lycopsid affinity of *Densoisporites psilatus* (de Jersey) comb.nov., from the Triassic of New Zealand and Queensland. *In: Balme et al. (Eds.),*

- Palynological and Palaeobotanical Studies in Honour of Basil E. Balme. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists* 5, 79–88.
- Rajeshwar-Rao, P.V., Ramanujam, C.G.K., Varma, Y.N.R., 1983. Palynology of the Gangapur Beds, Pranhita-Godavari Basin, Andhra Pradesh. *Geophytology* 13, 22–45.
- Ravn, R.L., 1986. *Microreticulatisporites sacalii* (Deák and Combaz) n. comb., a stratigraphically significant miospore from the Cenomanian of the United States. *Journal of Paleontology* 60, 772–777.
- Ravn, R.L., 1995. Miospores from the muddy sandstone (upper Albian), wind river basin, Wyoming, USA. *Palaeontographica Abteilung B* 234, 41–91.
- Ravn, R.L., Witzke, B.J., 1995. The palynostratigraphy of the Dakota Formation, (?Late Albian-Cenomanian) in its type area, northwestern Iowa and northeastern Nebraska, USA. *Palaeontographica Abteilung B*. 234, 93–171.
- Reille, M., 1990-2013 (1993). *Leçons de palynologie et d'analyse pollinique*. 163pp.
- Reissinger, A., 1939. Die «Pollenanalyse» ausgedehnt auf alle Sedimentgesteine der geologischen Vergangenheit. *Palaeontographica Abteilung B*. 84, 1–20.
- Reissinger, A., 1950. Die «Pollenanalyse» ausgedehnt auf alle Sedimentgesteine der geologischen Vergangenheit. Zweiter Teil. *Palaeontographica Abteilung B*. 90, 99–126.
- Ricketts, B.D., Sweet, A.R., 1986. Stratigraphy, sedimentology and palynology of the Kootenay-Blairmore transition in southwestern Alberta and southeastern British Columbia. *Geological Survey of Canada, Paper* 84, 1–41.
- Robaszynski, F., Bless, M.J.M., Felder, P.J., Foucher, J.C., Legoux, O., Manivit, H., Meessen, J.P.M.T., Tuuk, L.A., Van der., 1985. The Campanian-Maestrichtian boundary in the chalky facies close to the type-Maestrichtian area. *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine* 9, 1–113.
- Robbins, E.I., Perry, W.J., Doyle, J.A., 1975. Palynological and stratigraphic investigations of four deep wells in the Salisbury Embayment of the Atlantic Coastal Plain. *United States Geological Survey, Open-File Report* 75-307, 1–120.
- Rogalska, M., 1976. Stratygrafia Jury Dolnej i Srodkowej na Obszarze Nizu Polskiego na Podstawie badan sporowo-pylkowych. *Prace Instytut Geologiczny, (Warsaw)* Vol. 78, 5–61.
- Ross, N.E., 1949. On a Cretaceous Pollen and Spore bearing Clay of Scania, a preliminary report. *Bull. Geol. Inst. Uppsala* 34, 25–43, 3pls.
- Rouse, G.E., 1957. The application of a new nomenclatural approach to Upper Cretaceous plant microfossils from western Canada. *Canadian Journal of Botany* 35, 349–375.
- Rouse, G.E., 1959. Plant microfossils from Kootenay coal-measures strata of British Columbia. *Micropaleontology* 5, 303–324.
- Rouse, G.E., Srivastava, S.K., 1972. Palynological Zonation of Cretaceous and Early Tertiary rocks of the Bonnet Plume Formation, northeastern Yukon, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 9, 1163–1179.
- Samoilovitch, S. R., Mtchedlishvili, N.D. (Eds.), 1961. Pollen and spores of western Siberia, Jurassic-Paleocene. *Transactions of All-Union Petroleum Science-Research and Geological Exploration Institute (VNIGRI)* 177, 657 pp., 84 pls. [En Russe]

- Sarjeant, W.A.S., Volkheimer, W., Zhang, W.-P., 1992. Jurassic palynomorphs of the Circum-Pacific Region. *In*: Westermann, G.E.G. (Ed.), The Jurassic of the Circum-Pacific. International Geological Correlation Programme, Project 171, Cambridge University Press, 273–292.
- Schrank, E., 1994. Palynology of the Yesomma Formation in northern Somalia; a study of pollen, spores and associated phytoplankton from the Late Cretaceous Palmae Province. *Palaeontographica Abteilung B.* 231, 63–112.
- Schrank, E., Ibrahim, M.I.A., 1995. Cretaceous (Aptian-Maestrichtian) palynology of foraminifera-dated wells (KRM-1, AG-18) in Northwestern Egypt. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Paläontologie* 177, 1–44.
- Schulz, E., 1967. Sporenpalaontologische untersuchungen Ratoliassischer Schichten im Zentralteil des Germanischen Beckens. *Palaeontographica Abteilung B.* 2, 543–644.
- Semenova, E.V., 1970. Spory i pyl'tsa iurskikh otlozhenii i pogramichnykh sloev triasa Donbassa. *Akademiya Nauk Ukrainskoi SSR, Institut Geologicheskikh Nauk, "Naukova Dumka", Kiev, U.R.S.S.,* 1–142.
- Shane, J.D., 1984. The palynology, biostratigraphy and paleoecology of the Umiat Delta Complex, (Middle Albian-Early Cenomanian), North Slope, Alaska. Thèse de doctorat de l'Université d'Arizona, 359pp. [inédit]
- Sierotin, T., 1961. Sporae dispersae im Rhät und Lias von Grossbellhofen (Mittelfranken). Diss., Berlin, 75 pp., 5pls.
- Sinanoglu, E., Erkmen, U., 1980. Güneydoğu Anadolu Apsiyen-Albiyen palinostratigrafisi Ve Bölgenin Alt Kretase palinoprovensleri Icindeki Yeri. Türkiye beşinci petrol kongresi: jeoloji-jeofizik bildirileri= Fifth petroleum congress of Turkey: proceedings, 51–59.
- Singh, C., 1964. Microflora of the Lower Cretaceous Mannville Group, East—Central Alberta. *Bulletin of the Research Council of Alberta* 15, 238 pp., 29 pls.
- Singh, C., 1971. Lower Cretaceous Microfloras of the Peace River area, Northwestern Alberta. *Bulletin of the Research Council of Alberta* 28 (1), 542 pp.
- Singh, H.P., 1974. Mesozoic gymnospermous pollen grains. *In*: Surange, K.R. (Ed.), Aspects and Appraisal of Indian Palaeobotany. Birbal Sahni Institute of Palaeobotany, Lucknow, India, 270–277.
- Singh, C., 1983. Cenomanian microfloras of the Peace River area Northwestern Alberta. *Research Council of Alberta, Bulletin* 44, 322pp.
- Skarby, A., 1978. Optical properties of fossil *Schizaea* spores from the Upper Cretaceous of Scania. *Grana*, 17, 111–123.
- Solé de Porta, N., 1978. Palinología de dos secciones del Cenomaniense de los alrededores de Oviedo (España). *Palinología* 1, 435–439.
- Srivastava, S.K., 1966. Upper Cretaceous microflora, (Maestrichtian), from Scollard, Alberta, Canada. *Pollen et Spores* 8, 497–552.
- Srivastava, S.K., 1967. Palynology of Late Cretaceous Mammal Beds, Scollard, Alberta (Canada). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 3, 133–150.
- Srivastava, S.K., 1968. Ephedralean pollen from the Upper Cretaceous Edmonton Formation of Alberta, (Canada), and their paleoecological significance. *Canadian Journal of Earth Sciences* 5, 211–221.

- Srivastava, S.K., 1969. Some angiosperm pollen from the Edmonton Formation (Maestrichtian), Alberta, Canada. *J. Sen Memorial Volume. Special Publication J. Sen Memorial Committee and Botanical Society of Bengal, Calcutta, India*, 47–67.
- Srivastava, S.K., 1972. Systematic description of some spores from the Edmonton Formation (Maestrichtian), Alberta, Canada. *Palaeontographica Abteilung B*. 139, 1–46.
- Srivastava, S.K., 1975. Microspores from the Fredericksburgh Group (Albian) of the southern United States. *Paléobiologie Continentale* 6, 119pp.
- Srivastava, S.K., 1979. Stratigraphic ranges of selected spores and pollen from the Fredericksburg Group, (Albian), of the southern United States. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Annual Meeting (Dallas), Abstracts and Programs*, p.24.
- Srivastava, S.K., 1987. Jurassic spore-pollen assemblages from Normandy (France), and Germany. *Geobios* 20, 5–79.
- Stanley, E.A., 1965. Upper Cretaceous and Paleocene plant microfossils and Paleocene dinoflagellates and hystrichosphaerids from northwestern South Dakota. *Bulletin of American Paleontology* 49 (222), 179–384.
- Stoian, L.M., 2002. Palynological analyses and dating of McNamara 1, Gambier-Otway Basins, South Australia. Department for Primary Industries and Resources. Report Book, 2002/009., 22pp.
- Stover, L.E., 1962. *Tauocusporites*, a new trilete spore genus from the Lower Cretaceous of Maryland. *Micropaleontology* 8, 55–58.
- Suneby, L.B., Hills, L.V., 1988. Palynological zonation of the Heiberg Formation (Triassic-Jurassic) eastern Sverdrup Basin, Arctic Canada. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology* 36, 347–361.
- Svobodová, M., Hradecká, L., Skupien, P., Švábenická, L., 2004. Microfossils of the Albian and Cenomanian Shales from the Stramberk Area (Silesian Unit, Outer Western Carpathians, Czech Republic). *Geologica Carpathica* 55, 371–388.
- Sweet, A.R., McIntyre, D.J., 1988. Late Turonian marine and nonmarine palynomorphs from the Cardium Formation, North Central Alberta Foothills, Canada. In: James, D.P. et Leckie, D.A. (Eds.), *Sequences, stratigraphy, sedimentology; surface and subsurface*. Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir 15, 499–516.
- Takahashi, K., Sugiyama, R., 1990. Palynomorphs from the Santonian Uge Member of the Taneichi Formation, Northeast Japan. *Bulletin of the Faculty of Liberal Arts, Nagasaki University, Natural Science* 30, 133–573.
- Taugourdeau-Lantz, J., Donze, P., 1971. Un aperçu de l'environnement végétal pendant l'épisode régressif du Berriasien terminal dans le Jura méridional (France). *Revue de Micropaléontologie* 14, 102–120.
- Thomson, P.W., Pflug, H.D., 1953. Pollen und Sporen des mitteleuropäischen Tertiärs. *Palaeontographica Abteilung B*. 94, 1–138.
- Timmcke, T.A., 1981. Palynology of the Lower Cretaceous Pebble Shale Unit, Point Barrow, Alaska. United States Geological Survey, Open-File Report 81, 2–115.
- Traverse, A., 2007. *Paleopalynology*, Second edition, Springer, Dordrecht, 813pp.
- Tschudy, R.H., 1965. An Upper Cretaceous deposit in the Appalachian Mountains. United States Geological Survey, Professional Paper 525, B64–B68.

- Tschudy, B.D., 1973. Palynology of the Upper Campanian, (Cretaceous) Judith River Formation, north-central Montana. United States Geological Survey, Professional Paper 770, 1–42, 11pls.
- Van Amerom, H.W.J., 1965. Upper Cretaceous pollen and spores assemblages from the so-called “Wealden” of the province of Leon (Northern Spain). *Pollen et Spores* 7, 93–133.
- Van Itterbeeck, J., Markevich, V.S., Codrea, V., 2005. Palynostratigraphy of the Maastrichtian dinosaur- and mammal sites of the Râul Mare and Barbat Valleys (Hateg Basin, Romania). *Geologica Carpathica* 56, 137–147.
- Venkatachala, B. S., Kar, R. K., Raza, S., 1969. Palynology of the Mesozoic sediments of Kutch, W. India – 3. Morphological study and revision of the spore genus *Trilobosporites* Pant ex Potonié 1956. *The Palaeobotanist* 17, 123–126.
- Voronova, M.A., 1984. Miospores of the Early Cretaceous of Ukraine. *Akademiya Nauk Ukrainskoi SSR, Institut Geologicheskikh Nauk, "Naukova Dumka", Kiev*, 1–120.
- Voronova, M.A., Teslenko, Y.V., 1977. Caractérisation palynologique de la transition Jurassique-Crétacé en Crimée. *Izvestiya Akademii Nauk SSSR, Seriya Geologicheskaya* Vol. 1977(4), 62–66. [En Russe]
- Waanders, G.L., 1974. Palynology of the Monmouth Group (Maestrichtian) from Monmouth County, New Jersey, USA. Thèse de doctorat de l'Université du Michigan, 204pp. [inédit]
- Waksmundzka, M., 1992. Revision of taxonomy of the Lower Cretaceous miospores in the Polish Lowland. *Prace Instytutu Geologicznego* 136, 1–64, 41 pls.
- Ward, J.V., 1986. Early Cretaceous angiosperm pollen from the Cheyenne and Kiowa formations (Albian) of Kansas. *U.S.A. Palaeontographica Abteilung B.* 202, 1–81.
- Weyland, H., Greifeld, G., 1953. Über strukturbietende Blätter und pflanzliche Mikrofossilien aus den Untersenonen Tonen der Gegend von Quedlinburg. *Palaeontographica Abteilung B.* 95, 29–52.
- Weyland, H., Krieger, W., 1953. Die Sporen und Pollen der Aachener Kreide und ihre Bedeutung für die Charakterisierung des mittleren Senons. *Palaeontographica Abteilung B.* 95, 6–29, 5 pls.
- Williams, G.L., 1975. Dinoflagellate and spore stratigraphy of the Mesozoic-Genozoic, offshore eastern Canada. *Geological Survey of Canada, Paper* 75, 107–161.
- Williams, G.L., Jansa, L.F., Clark, D.F., Ascoli, P., 1974. Stratigraphy of the Shell Naskapi N-30 Well, Scotian Shelf, Eastern Canada. *Geological Survey of Canada, Paper* 74, 1–12.
- Wilson, M.A., 1978. Palynology of three sections across the Uppermost Cretaceous/Paleocene boundary in the Yukon Territory and District of MacKenzie, Canada. *Palaeontographica Abteilung B.* 166, 99–183.
- Wilson, L.R., Webster, R.M., 1946. Plant microfossils from a Fort Union Coal of Montana. *American Journal of Botany* 33, 271–278.
- Wingate, F.H., 1980. Plant microfossils from the Denton Shale Member of the Bokchito Formation, (Lower Cretaceous, Albian) in southern Oklahoma. *Oklahoma Geological Survey, Bulletin* 130, 1–93.
- Yorath, C.J., Cook, D.G., 1981. Cretaceous and Tertiary stratigraphy and paleogeography northern Interior Plains, District of MacKenzie. *Memoirs of the Geological Survey of Canada* 398, 1–76.
- Zavattieri, A.M., 1990. Palinologia de la Formacion las Cabras (Triasico) en su Localidad Tipo, cuenca Cuyana (Provincia de Mendoza, Argentina). *Parte 2. Esporas Triletes y Monoletes. Ameghiniana* 27, 207–224.

- Zhang, W.P., 1978. Mesozoic spores and pollen. *In*: Yichang Institute of Geology and Mineral resources, Ministry of Geology and Mineral Resources (Eds.), Palaeontological atlas of south-central China. 4. Microfossil volume. Beijing, 440–513. [en chinois avec résumé en anglais]
- Zippi, P.A., Bajc, A.F., 1990. Note; Recognition of a Cretaceous Outlier in northwestern Ontario. *Canadian Journal of Earth Sciences* 27, 306–311.



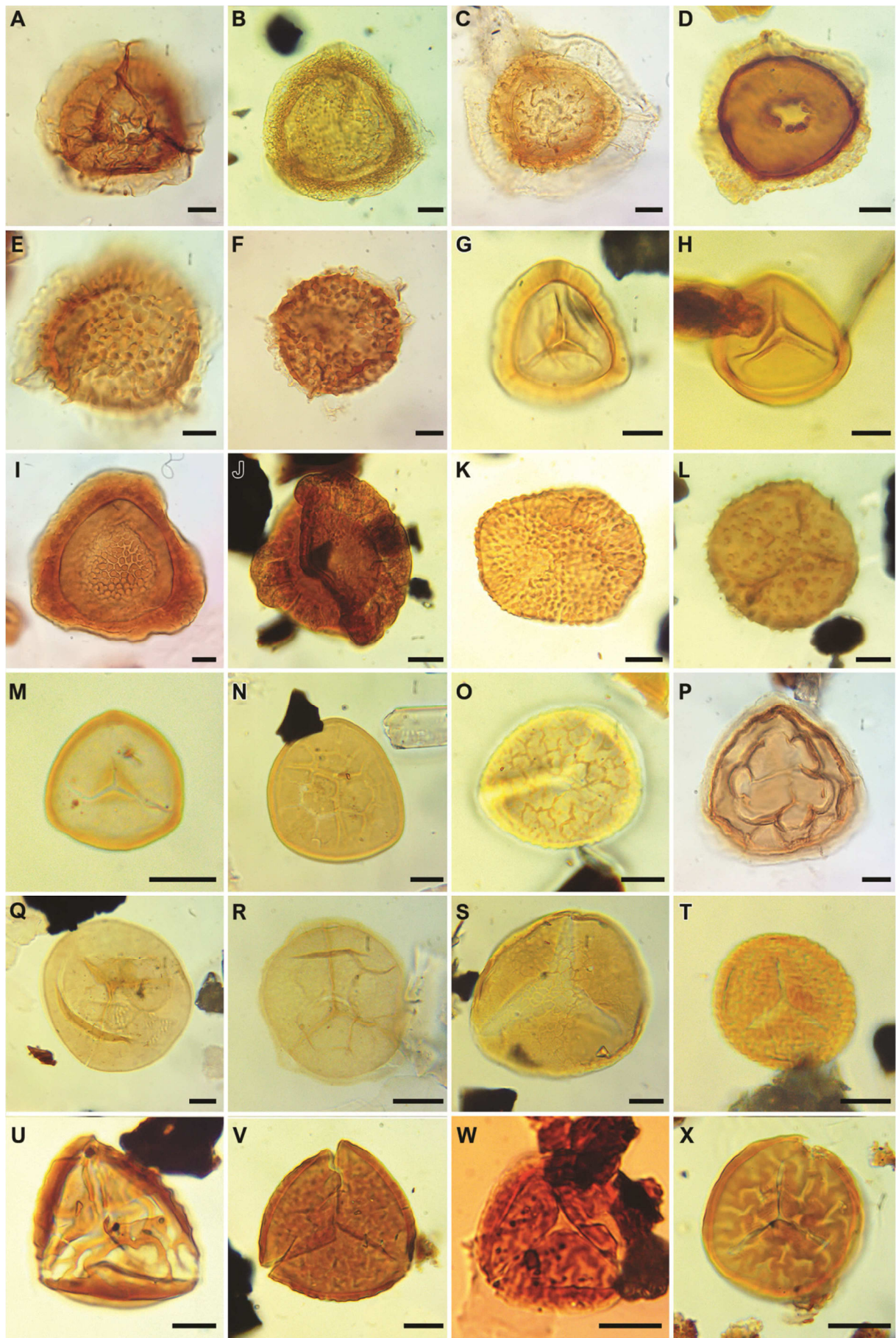


# PLANCHES

# Planche 1

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A. *Aequitriradites longispinosus* Archangelsky et Archangelsky, 2005 ; MCP273 ; H29.0.
- B. *Aequitriradites spinulosus* (Cookson et Dettmann, 1958) Cookson et Dettmann, 1961 ; 72 RAM89; G41.0.
- C. *Aequitriradites variabilis* Pocock, 1962 ; MCP706 ; V27.1.
- D. *Aequitriradites verrucosus* (Cookson et Dettmann, 1958) Cookson et Dettmann, 1961; 75 RAM46 ; W36.0.
- E. *Aequitriradites* sp. cf. *A. spinulosus* ; MCP527 ; W38.2.
- F. *Aequitriradites* sp. ; MCP273 ; F15.0.
- G. *Cingutritetes congruens* Pierce, 1961 ; MPR0055 ; Q36.4.
- H. *Cingutritetes* sp. cf. *C. clavus* (Balme, 1957) Dettmann, 1963 ; QPR3680 ; N23.4.
- I. *Cooksonites variabilis* Pocock, 1962 ; MCP527 ; F32.4.
- J. aff. *Cooksonites* sp. ; BRGM13277 ; H44.1.
- K. *Foraminisporis asymmetricus* (Cookson et Dettmann, 1958) Dettmann, 1963 ; MPR0055 ; O46.3.
- L. *Foraminisporis wonthaggiensis* (Cookson et Dettmann, 1958) Dettmann, 1963 ; BRGM13278 ; M44.0.
- M. *Stereisporites antiquasporites* (Wilson et Webster, 1946) Dettmann, 1963 ; JCO 12 ; W50.0.
- N. *Triporoletes cenomanianus* (Agasie, 1969) Srivastava, 1975 ; JCO 8 ; H42.4.
- O. *Triporoletes incertus* McIntyre et Brideaux, 1980 ; BRGM13278 ; N37.3.
- P. *Triporoletes reticulatus* (Pocock, 1962) Playford, 1971 ; MCP706 ; N20.3.
- Q. *Triporoletes simplex* (Cookson et Dettmann, 1958) Playford, 1971 ; JCO 8 ; J34.0.
- R. *Triporoletes* sp. 1 *sensu* Ravn 1995 ; JCO 12 ; R30.2.
- S. *Triporoletes* sp. ; 72 RAM135 ; X41.4.
- T. *Camarozonosporites ambigens* (Fradkina, 1964) Playford, 1971 ; JCO 12 ; S38.2.
- U. *Camarozonosporites anulatus* (Pierce, 1961) Ravn, 1995 ; JCO D ; E41.4.
- V. *Camarozonosporites cerniidites* (Ross, 1949) Krutzsch, 1959a ; BRGM13277 ; D46.0.
- W. *Camarozonosporites hammenii* Van Amerom, 1965 ; JCO A ; V36.1.
- X. *Camarozonosporites insignis* Norris, 1967 ; JCO B ; N44.4.

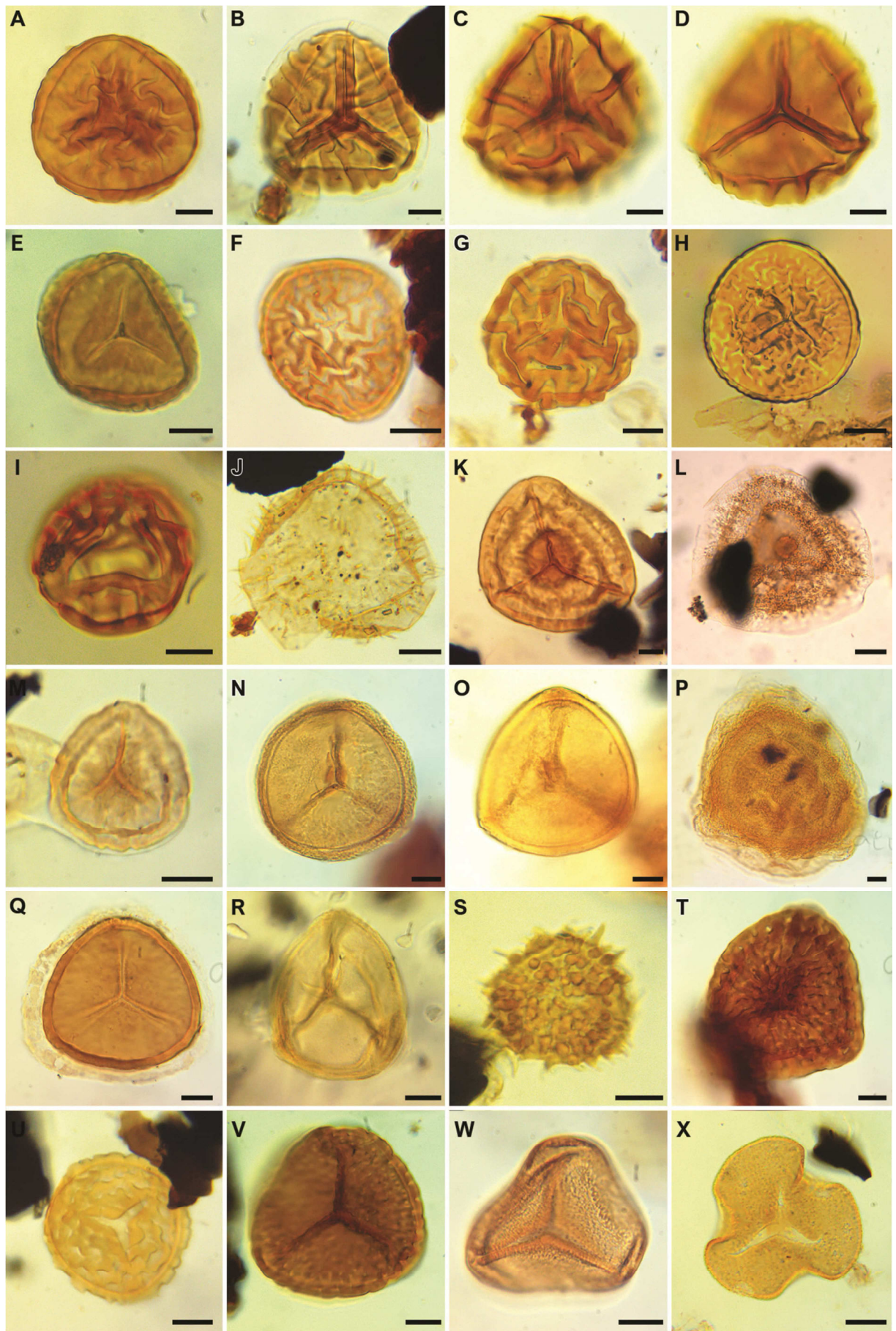


## Planche 2

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A. *Camarozonosporites rudis* (Leschik, 1955) Klaus, 1960 ; QPR3680 ; S42.0.
- B. *Camarozonosporites triradius* (Pierce, 1961) Azéma et Ters, 1971; QPR3759 ; M24.3.
- C, D. *Camarozonosporites triradius* (Pierce, 1961) Azéma et Ters, 1971 ; QPR3680 ; W39.2.
- E. *Camarozonosporites wrennii* Ravn, 1995 ; 72 RAM89 ; Y34.3.
- F. *Camarozonosporites* sp. A ; JCO A ; H42.3.
- G. *Camarozonosporites* sp. B ; JCO B ; H37.2.
- H. *Camarozonosporites* sp. cf. *C. cerniidites* (Ross, 1949) Krutzsch, 1959a ; QPR3759 ; J56.3.
- I. *Camarozonosporites* sp. cf. *C. triradius* ; JCO 13 ; F38.2.
- J. *Ceratosporites* sp. cf. *C. equalis* Cookson et Dettmann, 1958 ; JCO 12 ; C31.0.
- K. *Coronatispora valdensis* (Couper, 1958) Dettmann, 1963; MPR0055 ; S37.3.
- L. cf. *Coronatispora valdensis* ; L3424 ; K48.3.
- M. *Coronatispora* sp. ; C53 ; H39.0.
- N. *Densoisporites microrugulatus* Brenner, 1963 ; MPR0025 ; V40.3.
- O. *Densoisporites psilatus* (de Jersey, 1964) Raine et de Jersey, 1988 ; MPR0025 ; R59.0.
- P. *Densoisporites velatus* Weyland et Krieger, 1953; 75 RAM142 ; U38.1.
- Q. aff. *Densoisporites* sp. ; MPR0055 ; J21.1.
- R. *Densoisporites* sp. ; 72 RAM183 ; N39.0.
- S. *Echinatisporis varispinosus* (Pocock, 1962) Srivastava, 1975 ; MPR0056 ; B36.0.
- T. *Foveosporites canalis* Balme, 1957 ; MPR0025 ; W37.4.
- U. *Foveosporites labiosus* Singh, 1971 ; BRGM13277 ; Y36.4.
- V. *Foveosporites subtriangularis* (Brenner, 1963) Döring, 1966 ; 72 RAM92 ; T37.4.
- W. *Foveotriletes parviretus* (Balme, 1957) Dettmann, 1963 ; MPR0025 ; W37.0.
- X. *Foveotriletes* sp. cf. *F. parviretus* ; JCO 13 ; M29.0.



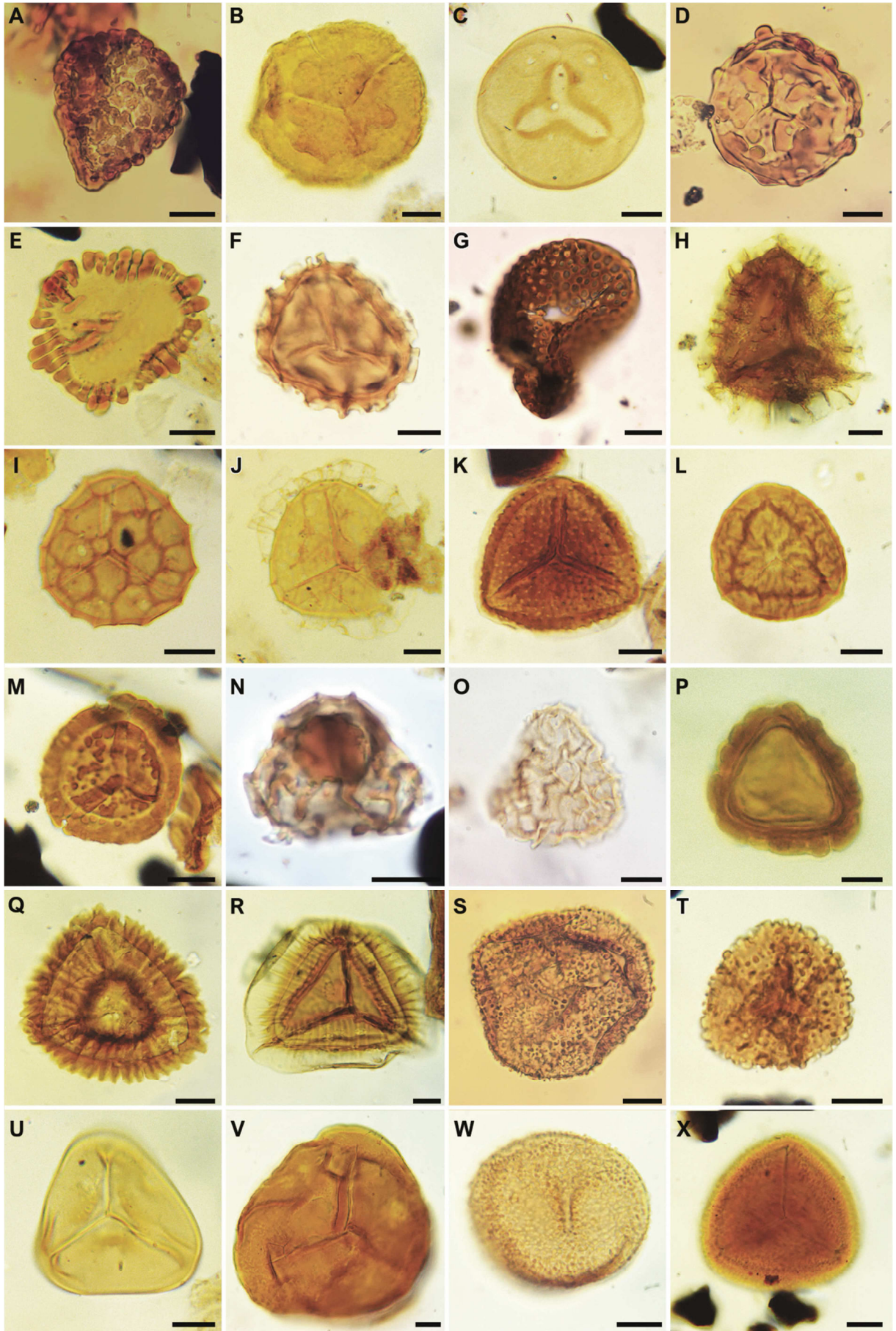


## Planche 3

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A. *Lycopodiacidites ambifoveolatus* Brenner, 1963 ; MPR0055 ; R38.1.
- B. *Lycopodiacidites triangularis* Brenner, 1963 ; QPR3680 ; L33.3.
- C. *Lycopodiacidites wardii* Ravn, 1995 ; JCO 13 ; V43.0.
- D. *Lycopodiacidites* sp. cf. *L. irregularis* Brenner, 1963 ; MPR0055 ; G46.3.
- E. aff. *Lycopodiacidites tortus* sensu Peyrot et al., 2019 ; JCO 13 ; V34.2.
- F. *Neoraistrickia truncata* (Cookson, 1953) Potonié, 1956 ; MPR0025 ; U65.1.
- G. *Retitriletes circolumenus* (Cookson et Dettmann, 1958) n. comb. ; 72 RAM100 ; L34.0.
- H. *Retitriletes crassatus* (Singh, 1971) Srivastava, 1975 ; 72 RAM95 ; N53.3.
- I. *Retitriletes dupliexinous* (Brenner, 1963) n. comb. ; JCO 13 ; W33.2.
- J. *Retitriletes expansus* (Singh, 1971) Srivastava, 1975 ; JCO 13 ; R36.1.
- K. *Sestrosporites pseudoalveolatus* (Couper, 1958) Dettmann, 1963 ; MPR0056 ; W53.0.
- L. *Staplinisporites caminus* (Balme, 1957) Pocock, 1962 ; BRGM13277 ; T41.0.
- M. *Taurocusporites segmentatus* Stover, 1962 ; BRGM13277 ; U42.0.
- N. *Tigrisporites reticulatus* Singh, 1971 ; 72 RAM109 ; Y46.0.
- O. *Tigrisporites scurrandus* Norris, 1967 ; MCP368 ; W26.0.
- P. *Uvasporites glomeratus* Döring, 1965 ; 75 RAM46 ; Z54.3.
- Q. *Wilsonisporites coronarius* (Pierce, 1961) Ravn et Witzke, 1995 ; QPR3680 ; L19.0.
- R. *Wilsonisporites woodbridgei* Kimyai, 1966 ; QPR3680 ; H31.0.
- S. *Baculatisporites comaumensis* (Cookson, 1953) Potonié, 1956 ; MPR0055 ; M52.1.
- T. *Baculatisporites* sp. cf. *B. comaumensis* ; MPR0055 ; L40.0.
- U. *Biretisporites potoniaei* Delcourt et Sprumont, 1955 ; QPR3759 ; G40.4.
- V. *Biretisporites* sp. cf. *B. potoniaei* ; MCP273 ; T30.0.
- W. *Osmundacidites wellmanii* Couper, 1953 ; MPR0055 ; S25.1.
- X. *Osmundacidites major* Döring, 1965 ; BRGM13278 ; O45.1.



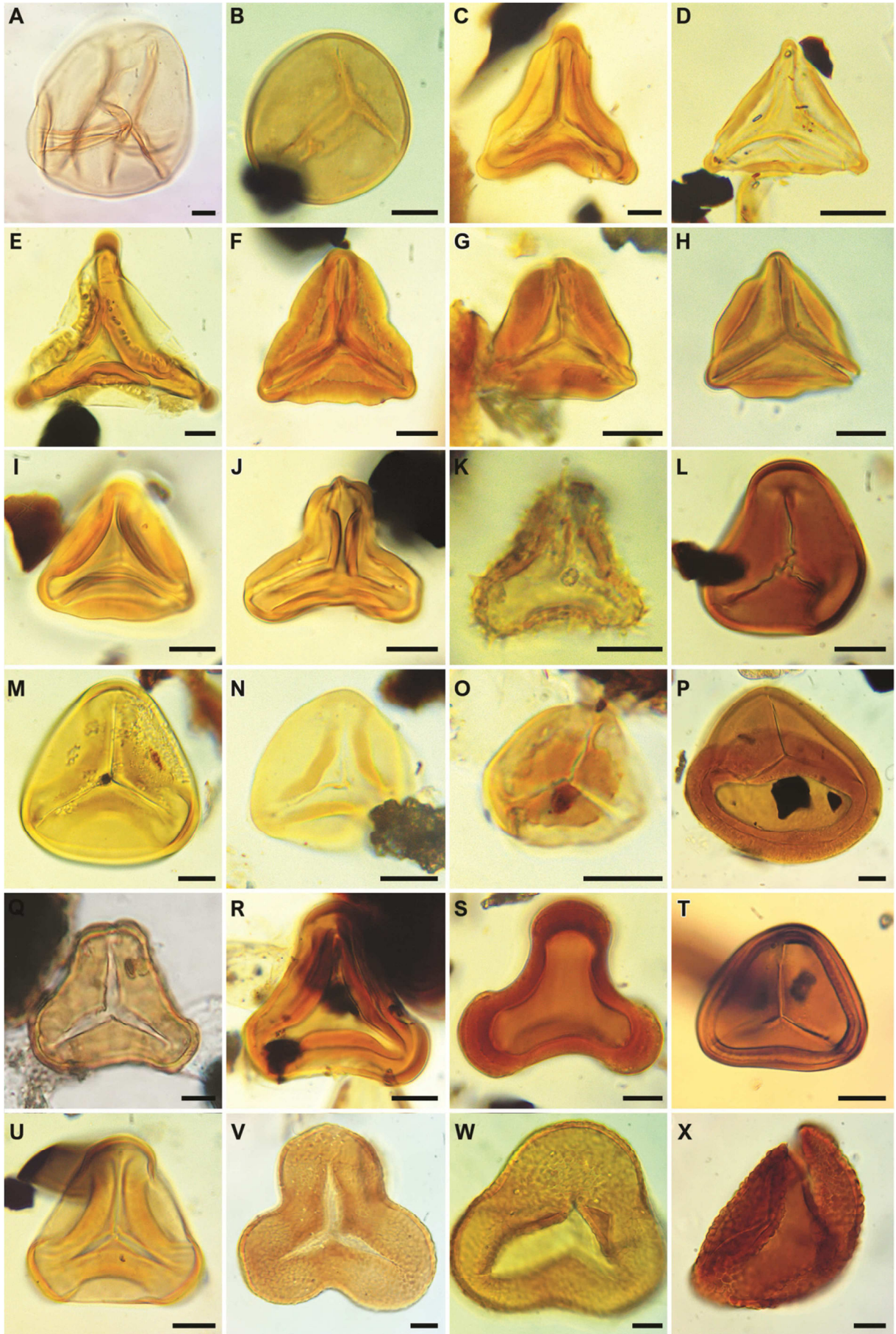


## Planche 4

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A. *Todisporites major* Couper, 1958; MCP706 ; X42.1.
- B. *Todisporites minor* Couper, 1958 ; 75 RAM46 ; Y28.0.
- C. *Clavifera triplex* (Bolchovitina, 1953) Bolchovitina, 1966 ; MPR0093 ; E54.0.
- D. cf. *Clavifera triplex* ; JCO D ; Q27.3.
- E. *Clavifera* sp. ; QPR3680 ; X29.0.
- F. *Gleicheniidites bolchovitinae* Döring, 1965 ; 72 RAM135 ; N33.0.
- G. *Gleicheniidites bulbosus* Kemp, 1970 ; MPR0056 ; Q62.1.
- H. *Gleicheniidites circinidites* (Cookson, 1953) Dettmann, 1963 ; BRGM8177 ; Y32.0.
- I. *Gleicheniidites senonicus* Ross, 1949 ; BRGM13277 ; R33.1.
- J. *Gleicheniidites* sp. cf. *Cyathidites concavus* (Bolchovitina, 1953) Dettmann, 1963 ; MPR0055 ; U39.1.
- K. *Ornamentifera echinata* (Bolchovitina, 1953) Bolchovitina, 1966 ; 72 RAM95 ; W58.0.
- L. *Dictyophyllidites crenatus* Dettmann, 1963 ; BRGM13277 ; W55.0.
- M. *Dictyophyllidites equixinus* (Couper, 1958) Dettmann, 1963 ; QPR3759 ; P33.3.
- N. *Dictyophyllidites harrisii* Couper, 1958 ; JCO 5 ; S48.0.
- O. *Dictyophyllidites trianguliformis* Ravn, 1995 ; JCO D ; W33.1.
- P. cf. *Dictyophyllidites equixinus* ; 72 RAM142 ; U53.0.
- Q. *Matonisorites crassiangularatus* (Balme, 1957) Dettmann, 1963 ; Bu42.
- R. *Matonisorites* sp. cf. *M. cooksoniae* Dettmann, 1963; JCO A ; P32.0.
- S. *Matonisorites* sp. A ; L3434 ; N50.0.
- T. aff *Matonisorites* sp. ; MPR0025 ; V34.4.
- U. *Toroisporis mesozoicus* Döring, 1965 ; 72 RAM135 ; D40.4.
- V. *Concavissimisorites crassatus* Delcourt et Sprumont, 1955; MCP527 ; X23.0.
- W. *Concavissimisorites crassatus* Delcourt et Sprumont, 1955 ; 75 RAM46 ; X27.3.
- X. *Concavissimisorites* sp. cf. *C. crassatus* ; MCP273 ; L39.4.



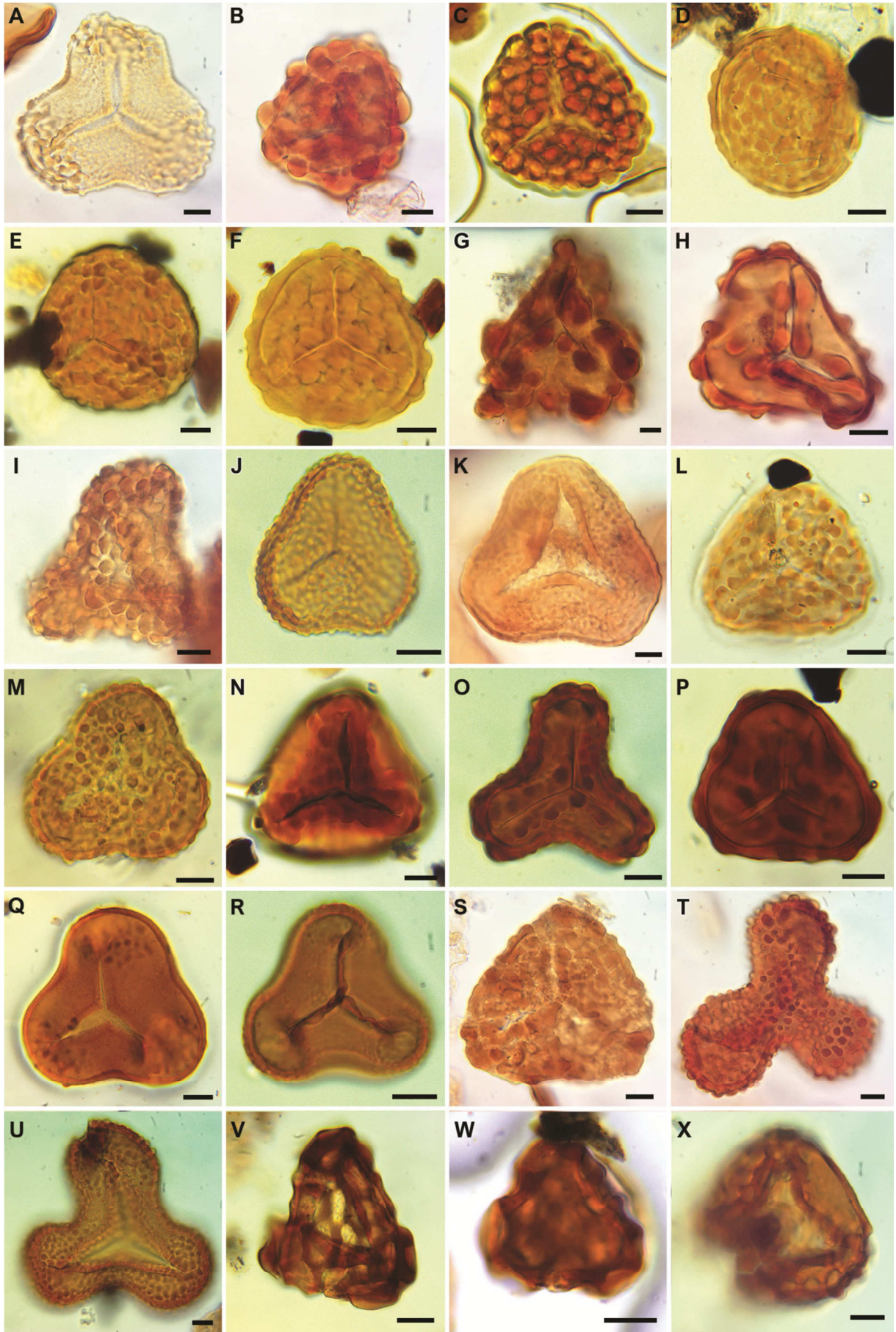


## Planche 5

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A. *Concavissimisorites apiverrucatus* (Couper, 1958) Döring, 1965 ; MCP706 ; W44.3.
- B. *Concavissimisorites exquisitus* (Singh, 1971) Fensome, 1987 ; MCP527 ; U20.0.
- C. *Concavissimisorites exquisitus* (Singh, 1971) Fensome, 1987 ; BRGM13278 ; U45.0.
- D. *Concavissimisorites ferniensis* (Pocock, 1970) Fensome, 1987 ; OLE1100 ; U49.0.
- E. *Concavissimisorites ferniensis* (Pocock, 1970) Fensome, 1987 ; BRGM13278 ; P29.1.
- F. *Concavissimisorites* sp. cf. *C. ferniensis* ; BRGM13278 ; S51.0.
- G. *Concavissimisorites gibberula* (Kara-Murza, 1951) n. comb. ; MPR0060 ; O55.1.
- H. *Concavissimisorites gibberula* (Kara-Murza, 1951) n. comb. ; MCP706 ; X50.0.
- I. *Concavissimisorites informis* Döring, 1965 ; MCP527 ; Y49.4.
- J. *Concavissimisorites irroratus* Paden Phillips et Felix, 1971a ; 75 RAM46 ; W37.0.
- K. *Concavissimisorites irroratus* Paden Phillips et Felix, 1971a ; MCP527 ; Y51.2.
- L. *Concavissimisorites montuosus* (Döring, 1964) Fensome, 1987 ; OLE1100 ; K42.2.
- M. *Concavissimisorites montuosus* (Döring, 1964) Fensome, 1987 ; 72 RAM183 ; W34.1.
- N. *Concavissimisorites pulcher* Dörhöfer, 1977 ; BRGM13278 ; N33.0.
- O. *Concavissimisorites robustus* Dörhöfer, 1977 ; 75 RAM46 ; P42.3.
- P. *Concavissimisorites robustus* Dörhöfer, 1977 ; BRGM13277 ; N46.0.
- Q. *Concavissimisorites uralensis* (Bolchovitina, 1961) Fensome, 1987 ; BRGM13277 ; K27.1.
- R. *Concavissimisorites* sp. cf. *C. uralensis* ; 75 RAM46 ; V32.1.
- S. *Concavissimisorites variverrucatus* (Couper, 1958) Brenner, 1963 ; MCP368 ; W32.0.
- T. *Concavissimisorites verrucosus* Delcourt et Sprumont, 1955 ; MCP527 ; V39.1.
- U. *Concavissimisorites verrucosus* Delcourt et Sprumont, 1955 ; 75 RAM46 ; Q32.3.
- V. *Ischyosporites crateris* Balme, 1957 ; QPR3759 ; K41.2.
- W. *Ischyosporites* sp. cf. *I. crateris* 72 RAM109 ; O52.2.
- X. *Ischyosporites disjunctus* Singh, 1971 ; MPR0025 ; F31.0.



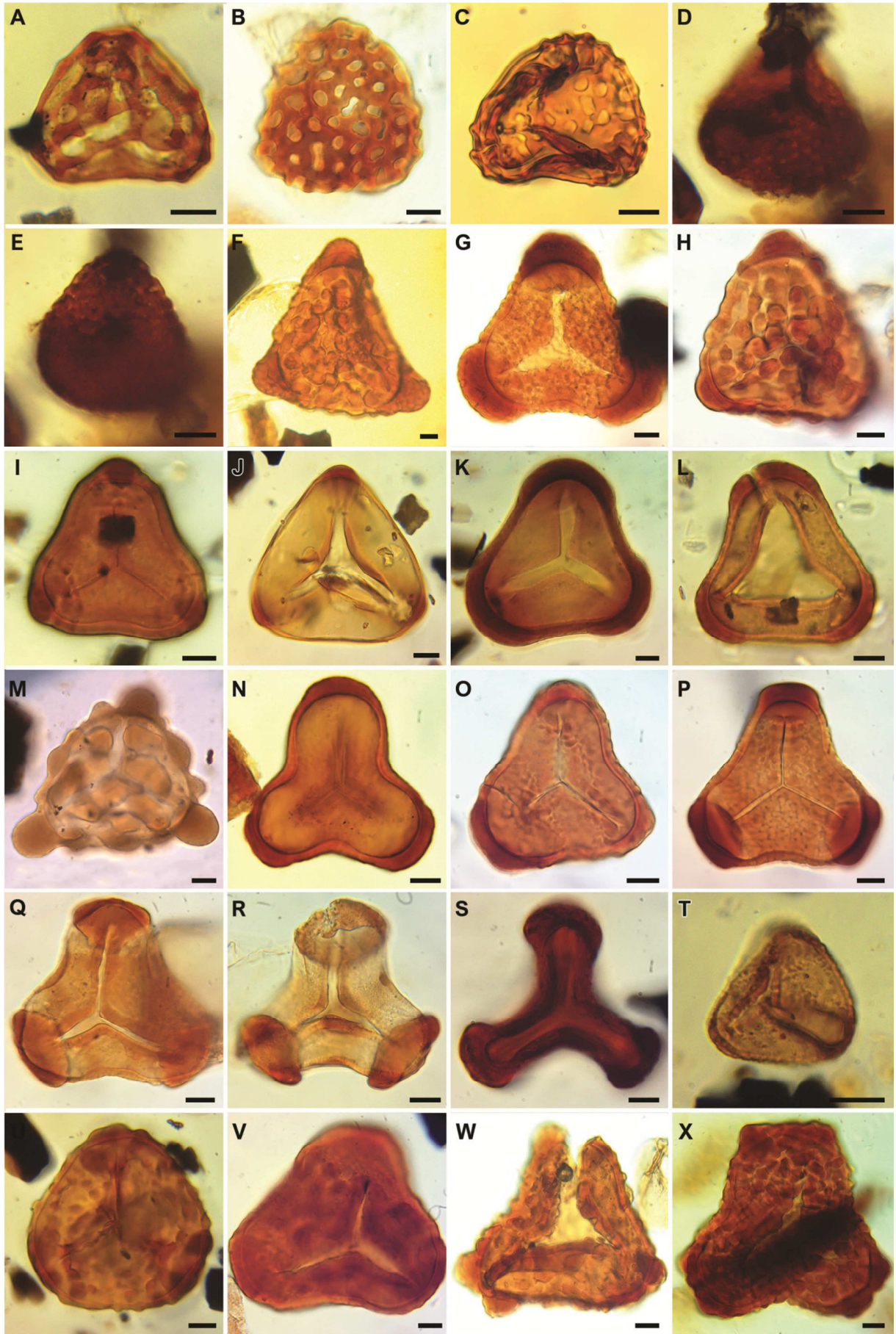


## Planche 6

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A. *Ischyosporites* sp. cf. *I. disjunctus* Singh, 1971 ; JCO 13 ; V33.3.
- B. *Ischyosporites pseudoreticulatus* (Couper, 1958) Döring, 1965; MCP368 ; X31.4.
- C. *Ischyosporites punctatus* Cookson et Dettmann, 1958 ; MPR0025 ; L54.1.
- D, E. *Ischyosporites* sp. cf. *I. foveolatus* (Pocock, 1964a) Fensome, 1987 ; MPR0056 ; T64.0.
- F. *Trilobosporites aequiverrucosus* Dörhöfer, 1977 ; An4 ; S30.0.
- G. *Trilobosporites* sp. cf. *T. aequiverrucosus* ; MPR0025 ; F54.4.
- H. *Trilobosporites canadensis-aequiverrucosus* ; MCP527 ; E37.1.
- I. *Trilobosporites aornatus* Döring, 1965; BRGM13278 ; T34.2.
- J. *Trilobosporites* sp. cf. *T. aornatus* ; 72 RAM135 ; V32.1.
- K. *Trilobosporites bolchovitinae* Dörhöfer, 1977 ; 72 RAM142 ; S34.3.
- L. *Trilobosporites* sp. cf. *T. bolchovitinae* ; 72 RAM183 ; L35.0.
- M. *Trilobosporites canadensis* Pocock, 1962 ; LEM1-2; G28.0.
- N. *Trilobosporites domitus* Norris, 1969 ; MPR0025 ; J33.2.
- O. *Trilobosporites granulatus* Döring, 1965 ; MCP527 ; V45.1.
- P. *Trilobosporites hannonicus* (Delcourt et Sprumont, 1955) Potonié, 1956 ; MCP706 ; V18.4.
- Q. *Trilobosporites hannonicus* (Delcourt et Sprumont, 1955) Potonié, 1956 ; MCP706 ; S32.4.
- R. *Trilobosporites* sp. cf. *T. hannonicus* ; MCP706 ; S56.3.
- S. *Trilobosporites* sp. (forme aberrante de *hannonicus* ou plus proche de *Matonisporites* sp. A ?); MCP706 ; U20.1.
- T. *Trilobosporites humilis* Delcourt et Sprumont, 1959 ; MPR0056 ; T63.4.
- U. *Trilobosporites obsitus* Norris, 1969 ; BRGM13277 ; Y37.4.
- V. *Trilobosporites* sp. cf. *T. obsitus* ; MCP273 ; N26.3.
- W. *Trilobosporites valanjinensis* (Kara-Murza, 1954) Dörhöfer, 1977 ; MPR0025 ; O45.0.
- X. *Trilobosporites valanjinensis* (Kara-Murza, 1954) Dörhöfer, 1977 ; MCP273 ; S20.4.



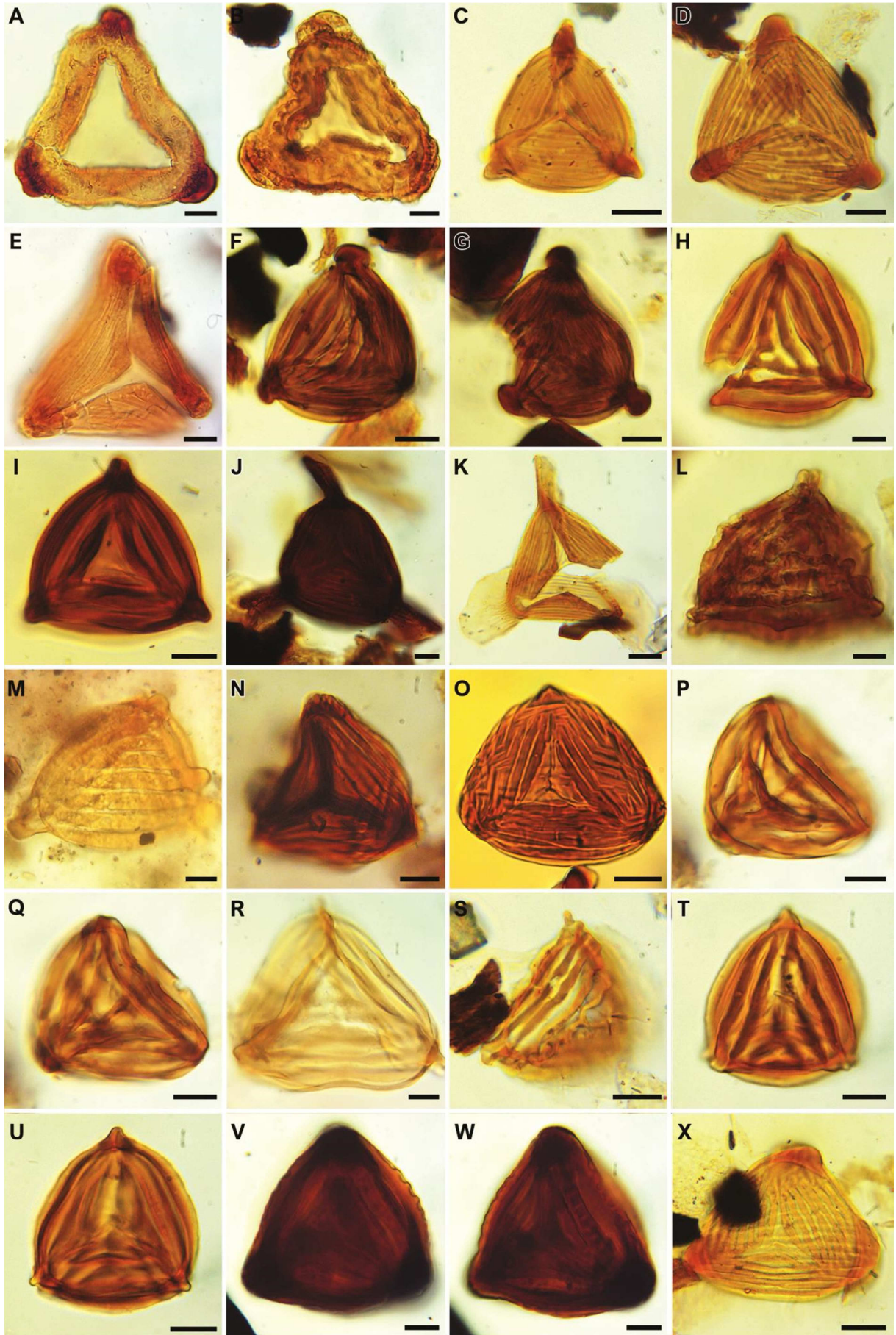


## Planche 7

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A. *Trilobosporites* sp. A ; MPR0025 ; M39.3.
- B. *Trilobosporites* sp. A ; MPR0025 ; B52.0.
- C. *Appendicisporites bifurcatus* Singh, 1964 ; JCO 8 ; H46.0.
- D. *Appendicisporites bifurcatus* Singh, 1964 ; JCO 13 ; R37.0.
- E. *Appendicisporites crickmayii* Pocock, 1964a ; MCP706 ; W37.4.
- F. *Appendicisporites crimensis* (Bolchovitina, 1961) Pocock, 1964a ; MPR0056 ; N58.0.
- G. *Appendicisporites crimensis* (Bolchovitina, 1961) Pocock, 1964a ; MPR0056 ; S56.1.
- H. *Appendicisporites erdtmanii* Pocock, 1964a ; QPR3759 ; X56.0.
- I. *Appendicisporites erdtmanii* Pocock, 1964a ; JCO 13 ; X31.3.
- J. *Appendicisporites fucosus* Vavrdová, 1964 *sensu* Azéma et Ters, 1971 ; QPR3759 ; N54.4.
- K. *Appendicisporites fucosus* Vavrdová, 1964 *sensu* Azéma et Ters, 1971 ; JCO 5 ; H50.3.
- L. *Appendicisporites insignis* (Markova, 1961) Chlonova, 1976 ; QPR3680, D22.3.
- M. *Appendicisporites* sp. cf. *A. insignis* ; MPR0094 ; L59.0.
- N. *Appendicisporites jansonii* Pocock, 1962 ; MPR0056 ; X42.0.
- O. *Appendicisporites* sp. cf. *A. jansonii* ; MPR0055 ; M44.3.
- P, Q. *Appendicisporites parviangulatus* Döring, 1966 ; QPR3759 ; O48.3.
- R. *Appendicisporites potomacensis* Brenner, 1963 ; QPR3677 ; M38.0.
- S. *Appendicisporites* sp. cf. *A. potomacensis* ; JCO 5 ; H35.4.
- T, U. *Appendicisporites problematicus* (Burger, 1966) Singh, 1971 ; MPR0025 ; F32.1.
- V, W. *Appendicisporites robustus* Kemp, 1970 ; MPR0055 ; M32.2.
- X. *Appendicisporites selligii* Pocock, 1964a ; JCO 15 ; P32.0.



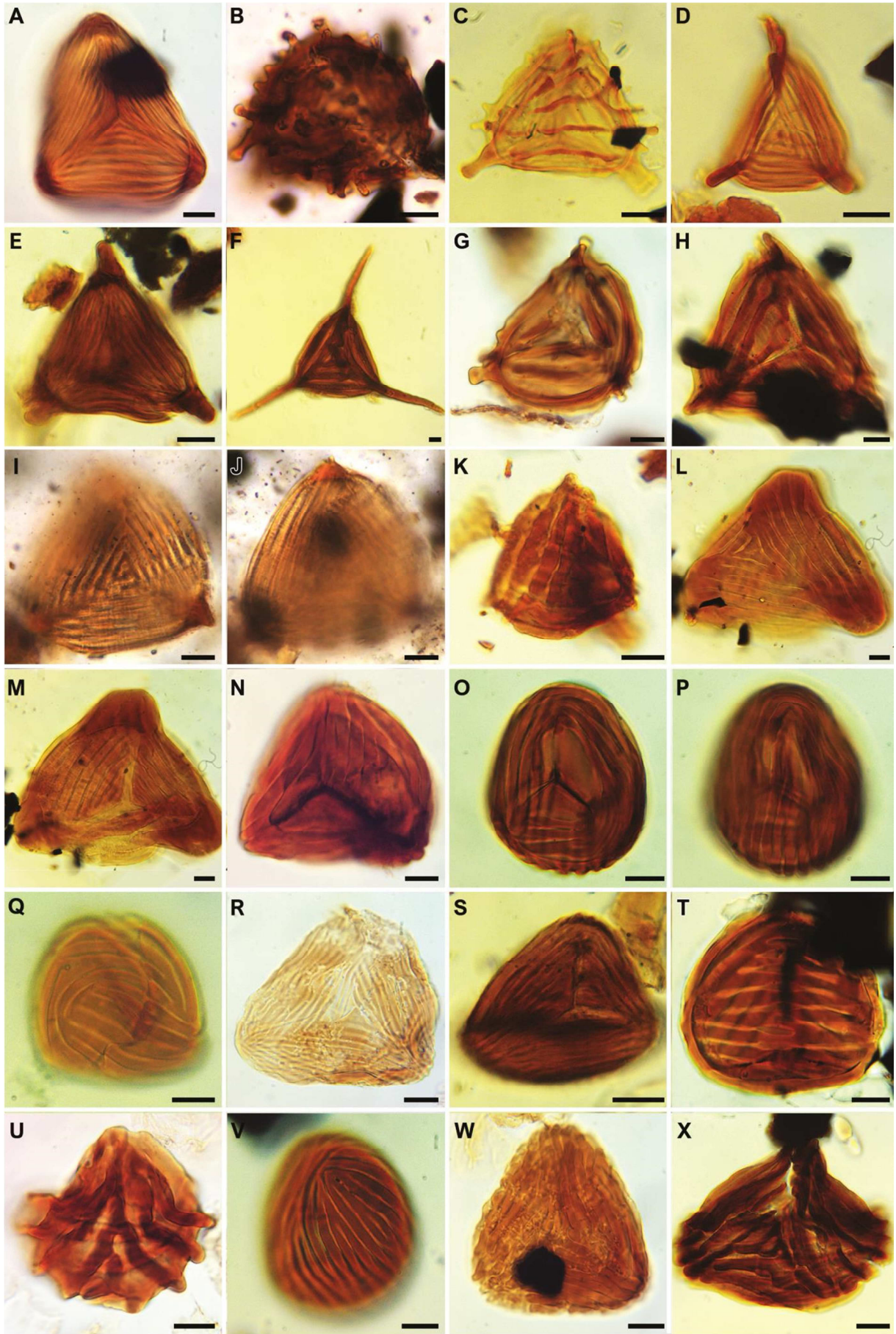


## Planche 8

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A. *Appendicisporites selligii* Pocock, 1964a ; MCP706 ; X39.2.
- B. *Appendicisporites spinosus* Pocock, 1964a ; 72 RAM105 ; V24.2.
- C. *Appendicisporites* sp. cf. *A. spinosus* ; JCO 15 ; U38.0.
- D. *Appendicisporites tricornitatus* Weyland et Greifeld, 1953 ; JCO 13 ; H33.1.
- E. *Appendicisporites tricornitatus* Weyland et Greifeld, 1953 ; MPR0056 ; O36.2.
- F. *Appendicisporites tricuspидatus* Weyland et Greifeld *in* Weyland et Krieger, 1953 ; QPR3680 ; G27.2.
- G. *Appendicisporites undosus* Hedlund, 1966 ; QPR3759 J36.1.
- H. *Appendicisporites undosus* Hedlund, 1966 ; JCO 12 ; K44.1.
- I, J. *Appendicisporites witzkei* (Ravn, 1995) n. comb. ; MPR0094 ; O36.2.
- K. *Appendicisporites* sp. cf. *A. bilateralis* Singh, 1971 ; JCO B ; O32.1.
- L, M. *Appendicisporites* sp. cf. *A. concentricus* Kemp, 1970 ; 72 RAM142 ; E45.3.
- N. *Cicatricosisporites abacus* Burger, 1966 ; MCP273 ; N43.1.
- O, P. *Cicatricosisporites annulatus* Archangelsky et Gamarro, 1966 ; 75 RAM46 ; T49.1.
- Q. *Cicatricosisporites annulatus* Archangelsky et Gamarro, 1966 ; 75 RAM46 ; Z55.0.
- R. *Cicatricosisporites australiensis* (Cookson, 1954) Potonié, 1956 ; MCP368 ; W19.0.
- S. *Cicatricosisporites australiensis* (Cookson, 1954) Potonié, 1956 ; MPR0056 ; N33.4.
- T. *Cicatricosisporites brevilaesuratus* Couper, 1958 *sensu* Norris, 1969 ; OLE1100 ; J48.1.
- U. *Cicatricosisporites crassistriatus* Burger, 1966 ; MCP368 ; R39.0.
- V. *Cicatricosisporites exilioides* (Maljavkina, 1949) Dörhöfer, 1977 ; 75 RAM46 ; J52.3.
- W. *Cicatricosisporites exilioides* (Maljavkina, 1949) Dörhöfer, 1977 ; MCP368 ; X41.4.
- X. *Cicatricosisporites grabowensis* Döring, 1965 ; BRGM13277 ; K42.0.



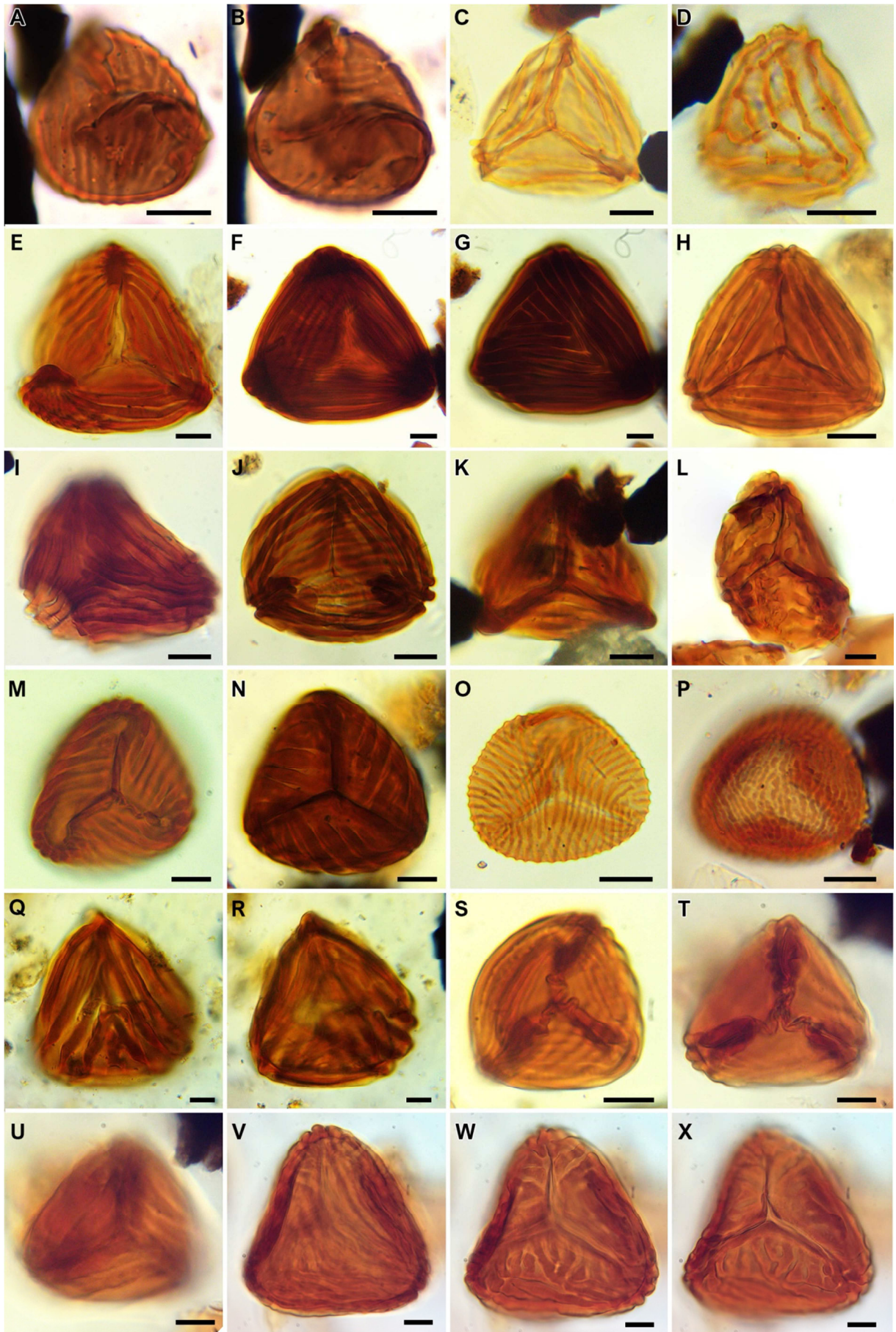


## Planche 9

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A, B. *Cicatricosisporites hallei* Delcourt et Sprumont, 1955 ; 72 RAM105 ; U24.0.
- C. *Cicatricosisporites hughesi* Dettmann, 1963 ; JCO 13 ; P42.4.
- D. *Cicatricosisporites hughesi* Dettmann, 1963 ; JCO 8 ; R33.3.
- E. *Cicatricosisporites ludbrooki* Dettmann, 1963 ; JCO 13 ; H46.0.
- F, G. *Cicatricosisporites magnus* Döring, 1965 ; BRGM13277 ; K41.1.
- H. *Cicatricosisporites mohrioides* Delcourt et Sprumont, 1955 ; MCP273 ; W44.1.
- I. *Cicatricosisporites mohrioides* Delcourt et Sprumont, 1955 ; MCP273 ; L33.0.
- J. *Cicatricosisporites mohrioides* Delcourt et Sprumont, 1955 ; BRGM13277 ; 39,5-110,9.
- K. *Cicatricosisporites pseudotripartitus* (Bolchovitina, 1961) Dettmann, 1963 ; JCO D ; P31.3.
- L. *Cicatricosisporites purbeckensis* Norris, 1969 ; MCP273 ; O24.0.
- M. *Cicatricosisporites subrotundus* Brenner, 1963 ; BRGM8177 ; X47.1.
- N. *Cicatricosisporites subrotundus* Brenner, 1963 ; MPR0056 ; R55.0.
- O. *Cicatricosisporites venustus* Deák, 1963 ; JCO 12 ; W49.3.
- P. *Cicatricosisporites* sp. cf. *C. venustus* ; JCO A ; K35.0.
- Q, R. *Cicatricosisporites* sp. cf. *C. imbricatus* (Markova, 1961) Singh, 1971 ; QPR4004 ; T33.1.
- S. *Cicatricosisporites* sp. A ; MPR0055 ; U46.0.
- T, U. *Cicatricosisporites* sp. A ; MCP527 ; Y54.3.
- V–X. *Cicatricosisporites* sp. B ; MCP527 ; W44.1.



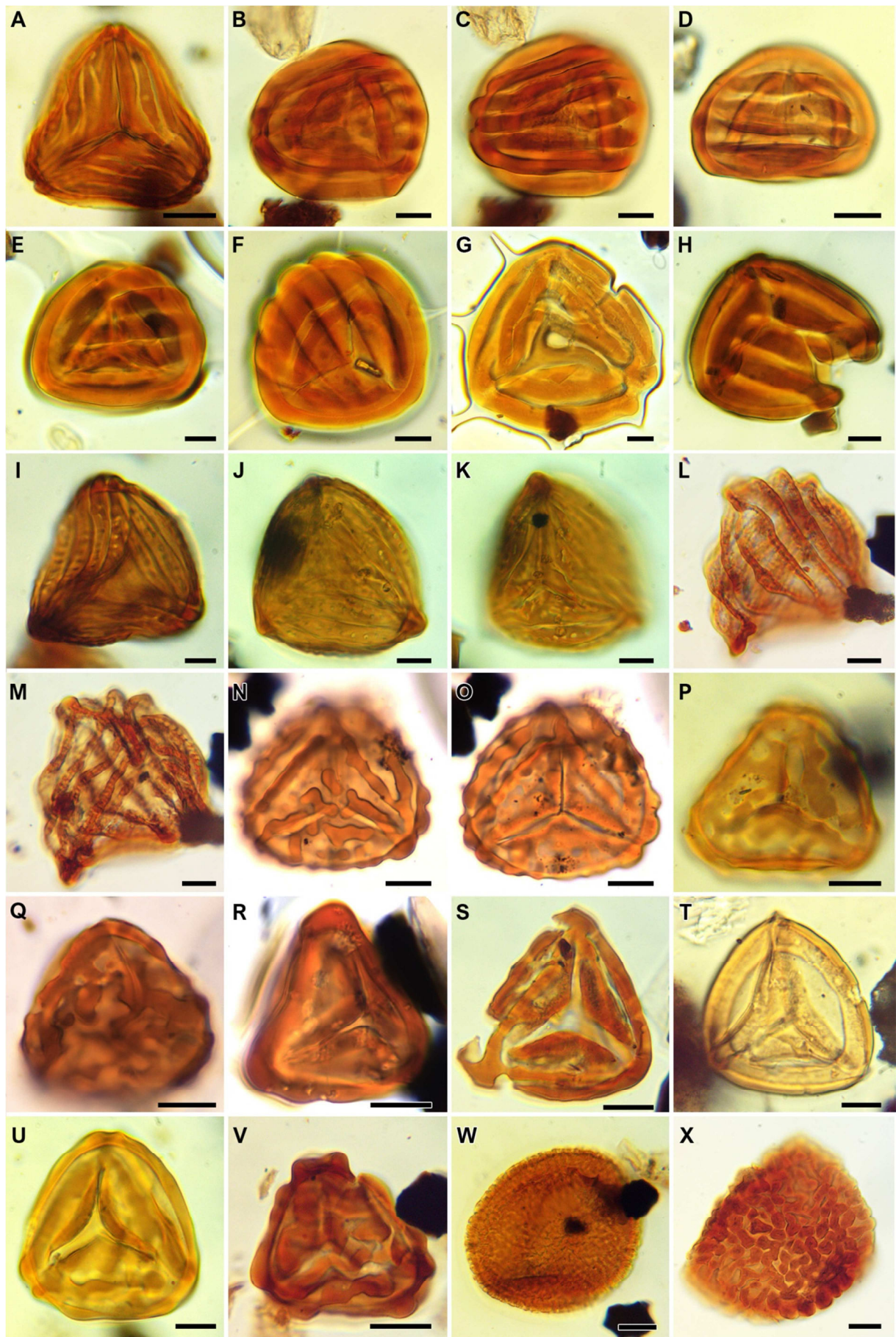


## Planche 10

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A. *Cicatricosisporites* sp. cf. *C. halleilmohrioides* ; 72 RAM135 ; U36.0.
- B, C. *Contignisporites cooksoniae* (Balme, 1957) Dettmann, 1963 ; MPR0025 ; O44.3.
- D. *Contignisporites cooksoniae* (Balme, 1957) Dettmann, 1963 ; MPR0055 ; L47.1.
- E. *Contignisporites dorsostriatus* (Bolchovitina, 1956) Dettmann, 1963 ; BRGM13278 ; R26.4.
- F. *Contignisporites dorsostriatus* (Bolchovitina, 1956) Dettmann, 1963 ; BRGRM13278 ; M23.0
- G. *Contignisporites major* Döring, 1965 ; BRGM13278 ; X51.4.
- H. *Contignisporites* sp. ; BRGM13278 ; J31.4.
- I. *Costatoperforosporites foveolatus* Deák, 1962 ; QPR3759 ; S28.3.
- J, K. *Costatoperforosporites foveolatus* Deák, 1962 ; 72 RAM92 ; P27.0.
- L, M. *Costatoperforosporites* sp. ; JCO B ; V36.1.
- N, O. *Distaltriangulisporites irregularis* Singh, 1971 ; 72 RAM105 ; Y41.4.
- P. *Distaltriangulisporites irregularis* Singh, 1971 ; 72 RAM95 ; M56.4.
- Q. cf. *Distaltriangulisporites irregularis* ; 72 RAM105 ; K37.2.
- R. *Distaltriangulisporites perplexus* (Singh, 1964) Singh, 1971 ; 72 RAM109 ; F28.4.
- S. *Distaltriangulisporites perplexus* (Singh, 1964) Singh, 1971 ; JCO D ; G37.1.
- T. *Distaltriangulisporites* sp. ; MPR0093 ; O52.2.
- U. *Distaltriangulisporites* sp. ; 72 RAM95 ; F41.2.
- V. aff. *Scopusporis lautus* ou *Distaltriangulisporites* sp. ; JCO A ; O39.1.
- W. *Rugulatisporites* sp. sensu Singh 1983 ; JCO 13 ; V39.4.
- X. *Rugulatisporites* sp. ; MCP273 ; J16.2.



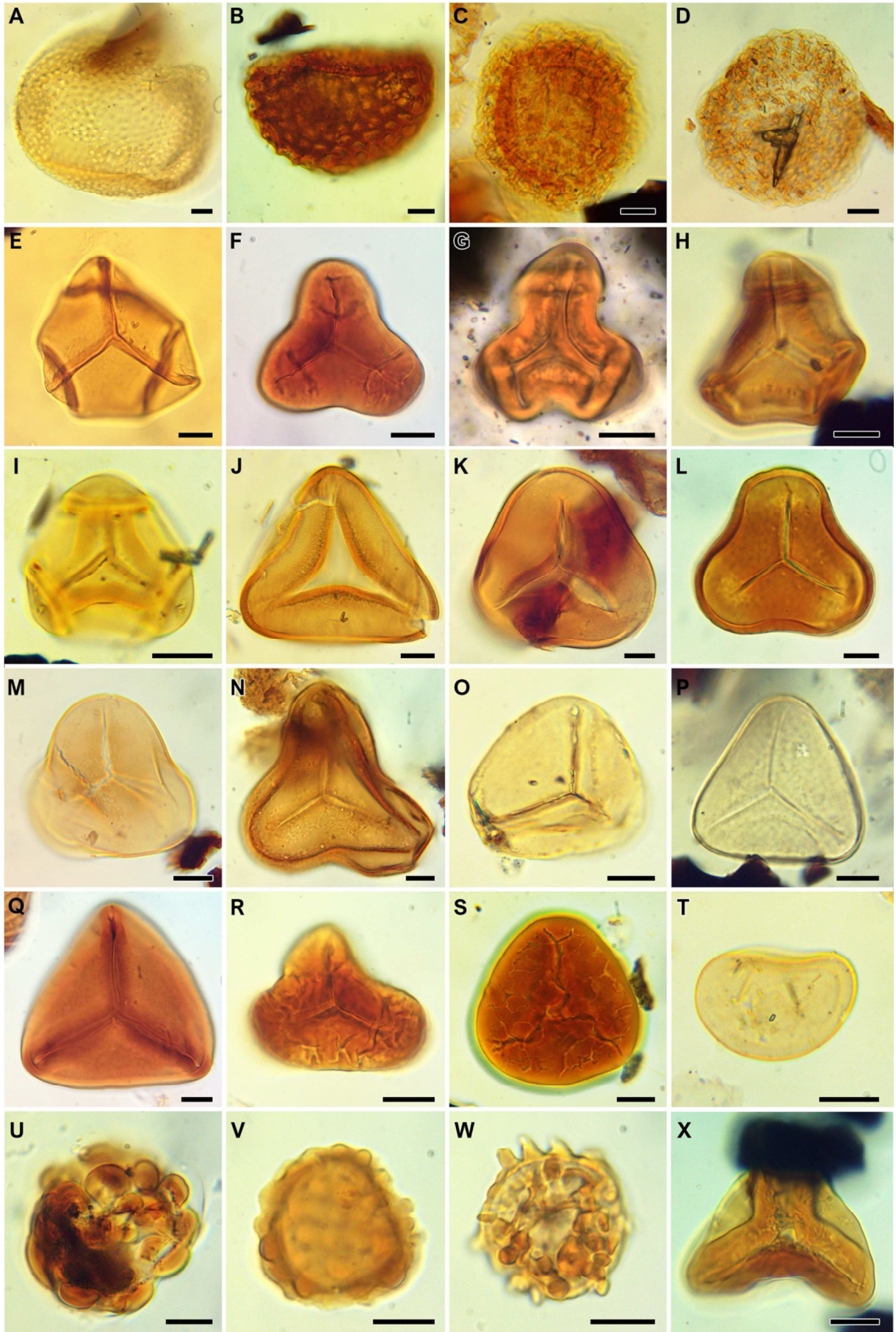


# Planche 11

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A. *Reticulosporis foveolatus* (Pierce, 1961) Skarby, 1978 ; QPR3777 ; O44.0.
- B. *Reticulosporis reticulatus* Krutzsch, 1959b ; 72 RAM95 ; T30.2.
- C. *Crybelosporites pannuceus* (Brenner, 1963) Srivastava, 1975 ; JCO 13 ; O36.4.
- D. *Crybelosporites* sp. cf. *C. pannuceus* (Brenner, 1963) Srivastava, 1975 ; JCO A ; H29.4.
- E. *Cibotiumspora juncta* (Kara-Murza, 1956) Zhang, 1978 ; An4 ; Q20.2.
- F. *Cibotiumspora juncta* (Kara-Murza, 1956) Zhang, 1978 ; MCP527 ; P24.2.
- G. *Cibotiumspora* sp. cf. *C. juncta* (Kara-Murza, 1956) Zhang, 1978 ; MPR0094 ; O35.2.
- H. *Cibotiumspora jurienensis* (Balme, 1957) Filatoff, 1975 ; L3433 ; T45.3.
- I. *Cibotiumspora jurienensis* (Balme, 1957) Filatoff, 1975 ; JCO 13 ; N29.4.
- J. *Cyathidites asper* (Bolchovitina, 1953) Dettmann, 1963 ; L3433 ; L25.3.
- K. *Cyathidites australis* Couper, 1953 ; MPR0025 ; N31.2.
- L. *Cyathidites crassiparietalis* (Döring, 1965) n. comb. ; 75 RAM46 ; M46.4.
- M. *Cyathidites minor* Couper, 1953 ; JCO B ; T47.2.
- N. *Cyathidites* sp. A ; MPR0025 ; R45.3.
- O. *Deltoidospora diaphana* Wilson et Webster, 1946 ; C53 ; P32.1.
- P. *Deltoidospora psilostoma* Rouse, 1959 ; MPR0093 ; R56.2.
- Q. *Deltoidospora* sp. A ; MCP527 ; G52.2.
- R. *Obtusisporis canadensis* Pocock, 1970 ; MPR0055 ; V35.3.
- S. *Obtusisporis* sp. ; BRGM13278 ; C23.0.
- T. *Laevigatosporites ovatus* Wilson et Webster, 1946 ; JCO D ; W43.3.
- U. *Leptolepidites psarosus* Norris, 1969 ; OLE1100 ; R47.2.
- V. *Leptolepidites verrucatus* Couper, 1953 ; MPR0025 ; G41.4.
- W. *Acanthotriletes spinellatus* (Maljavkina, 1949) Dörhöfer, 1977 ; MPR0025 ; T61.3.
- X. *Auritulinasporites* sp. cf. *A. deltaformis* ; 75 RAM46 ; Y45.0.



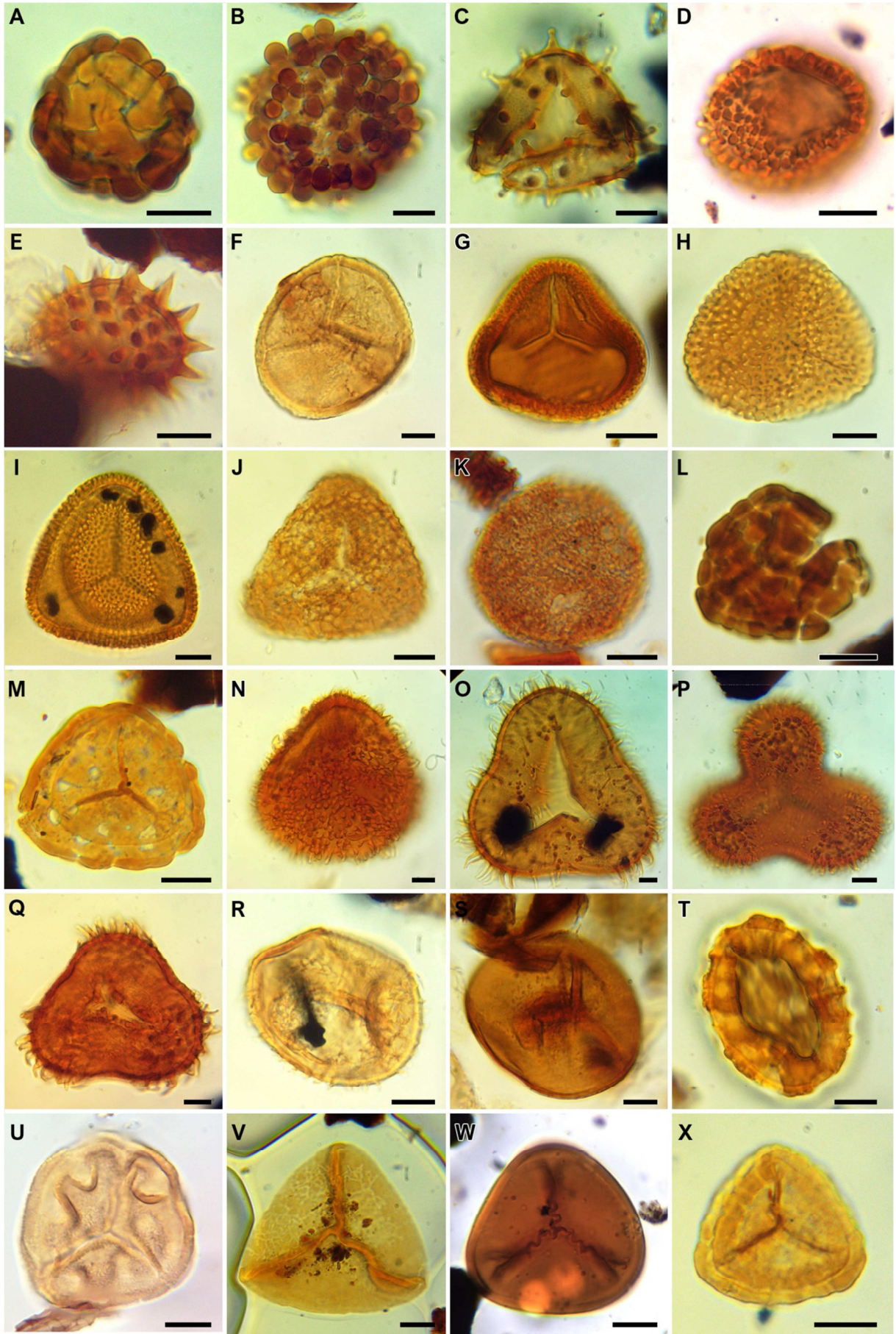


## Planche 12

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A. *Bullasporis minibullata* Dörhöfer, 1977 ; 75 RAM46 ; U27.4.
- B. aff. *Bullasporis* sp. ; 75 RAM46 ; W44.0.
- C. *Clavatisporites* sp. cf. *C. platycapitulus* Kedves et Simoncsics, 1964 *sensu* Ravn, 1995 ; 75 RAM75 ; W37.4.
- D. *Clavatisporites* sp. ; 72 RAM105 ; W28.2.
- E. cf. *Lophotriletes babsae* (Brenner, 1963) Singh, 1971 ; JCO 12 ; N35.2.
- F. *Granulatisporites* sp. cf. *G. dailyi* Cookson et Dettmann, 1958 ; MPR0025 ; D55.4.
- G. *Microreticulatisporites crassiexinous* Brenner, 1963 ; 72 RAM135 ; G37.4.
- H. *Microreticulatisporites diatretus* Norris, 1969 ; MCP527 ; Y27.4.
- I. *Microreticulatisporites sacalii* (Deák et Combaz, 1967) Ravn, 1986 ; QPR3759 ; W33.1.
- J. *Microreticulatisporites urkuticus* Deák, 1964 ; QPR3680 ; T30.3.
- K. *Natronaspora* ? sp. 1 *sensu* Ravn 1995 ; JCO B ; T36.0.
- L. *Patellasperites distaverrucosus* (Brenner, 1963) Kemp, 1970 ; BRGM13277 ; U23.0.
- M. *Patellasperites tavadensis* Groot et Groot, 1962 ; JCO 13 ; P35.1.
- N. *Pilosisorites ericius* Delcourt et Sprumont, 1955 ; MPR0025 ; T57.0.
- O. *Pilosisorites trichopapillosus* Delcourt et Sprumont, 1955 ; 75 RAM46 ; X28.3.
- P. *Pilosisorites trichopapillosus-verus* ; 75 RAM56 ; U40.2.
- Q. *Pilosisorites verus* Delcourt et Sprumont, 1955 ; MPR0055 ; V43.1.
- R. *Pilosisorites* sp. cf. *P. delicatulus* Norris, 1969 ; MPR 0025 ; V35.0.
- S. *Punctatisporites couperi* Ravn, 1995 ; QPR3759 ; N52.3.
- T. *Reticulatisporites* sp. cf. *R. arcuatus* Brenner, 1963 ; BRGM13277 ; H32.0.
- U. *Stoverisporites lunaris* (Cookson et Dettmann, 1958) Norvick et Burger, 1975 ; MCP706 ; W44.0.
- V. *Undulatisporites* sp. cf. *U. pseudobrasiliensis* Krutzsch, 1959a ; BRGM13278 ; X54.0.
- W. *Undulatisporites sinuosis* Groot et Groot, 1962 ; 72 RAM109 ; M39.4.
- X. *Undulatisporites* sp. cf. *Psilatrilletes circumundulatus* Brenner, 1963 ; JCO 13 ; Y42.4.



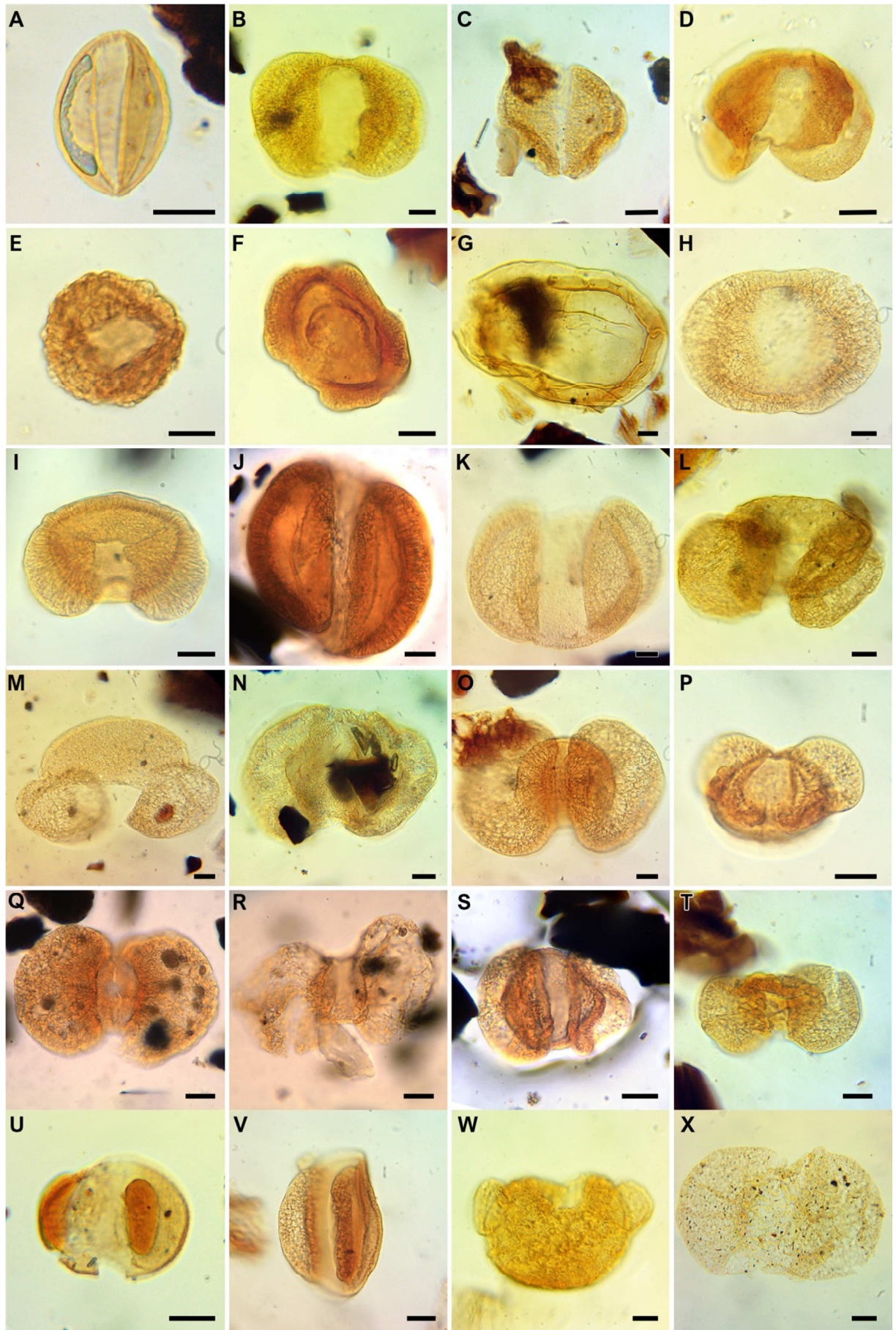


## Planche 13

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A. *Cycadopites* sp. ; JCO B ; T33.0.
- B. *Abietinaepollenites* sp. ; 72 RAM92; X30.0.
- C. *Cedripites canadensis* Pocock, 1962 ; JCO B ; L35.3.
- D. *Cedripites cretaceus* Pocock, 1962 ; OLE1150 ; Q31.0.
- E. *Cerebropollenites mesozoicus* (Couper, 1958) Nilsson, 1958 ; MPR0025; B43.4.
- F. *Dacrycarpites* sp. ; MPR0055 ; V31.3.
- G. *Laricoidites gigantus* Brenner, 1963 ; QPR3759 ; V25.4.
- H. *Parvisaccites enigmatus* Couper, 1958 ; MPR0093 ; U53.1.
- I. *Parvisaccites radiatus* Couper, 1958 ; MPR0055 ; U21.0.
- J. *Phyllocladidites* sp. ; 72 RAM105 ; R28.1.
- K. *Piceaepollenites* sp. ; MPR0093 ; B41.3.
- L. *Pinuspollenites* sp. QPR3680 ; H34.3.
- M. *Pityosporites constrictus* Singh, 1964; MPR0093 ; P57.0.
- N. *Podocarpidites biformis* Rouse, 1957 ; 72 RAM89 ; S45.1.
- O. *Podocarpidites canadensis* Pocock, 1962 ; MPR0055 ; T43.0.
- P. *Podocarpidites epistratus* Brenner, 1963 ; MPR0025 ; C39.1.
- Q. *Podocarpidites multesimus* (Bolchovitina, 1956) Pocock, 1962 ; 72 RAM109 ; B30.3.
- R. *Podocarpidites naumovai* Singh, 1964 ; 72 RAM100 ; R42.1.
- S. *Podocarpidites potomacensis* Brenner, 1963 ; 72 RAM109 ; T52.2.
- T. *Podocarpidites* sp. cf. *P. ornatus* Pocock, 1962 ; 72 RAM142 ; N39.0.
- U. *Pristinuspollenites inchoatus* (Pierce, 1961) Tschudy, 1973 ; JCO D ; T42.2.
- V. *Pristinuspollenites microsaccus* (Couper, 1958) Tschudy, 1973 ; MPR0025; E37.3.
- W. *Pristinuspollenites minimus* (Brenner, 1963) Burden et Hills, 1989 ; QPR3680 ; U25.4.
- X. *Rugubivesiculites* sp. cf. *R. convolutus* Pierce, 1961 ; JCO 8 ; T29.3.



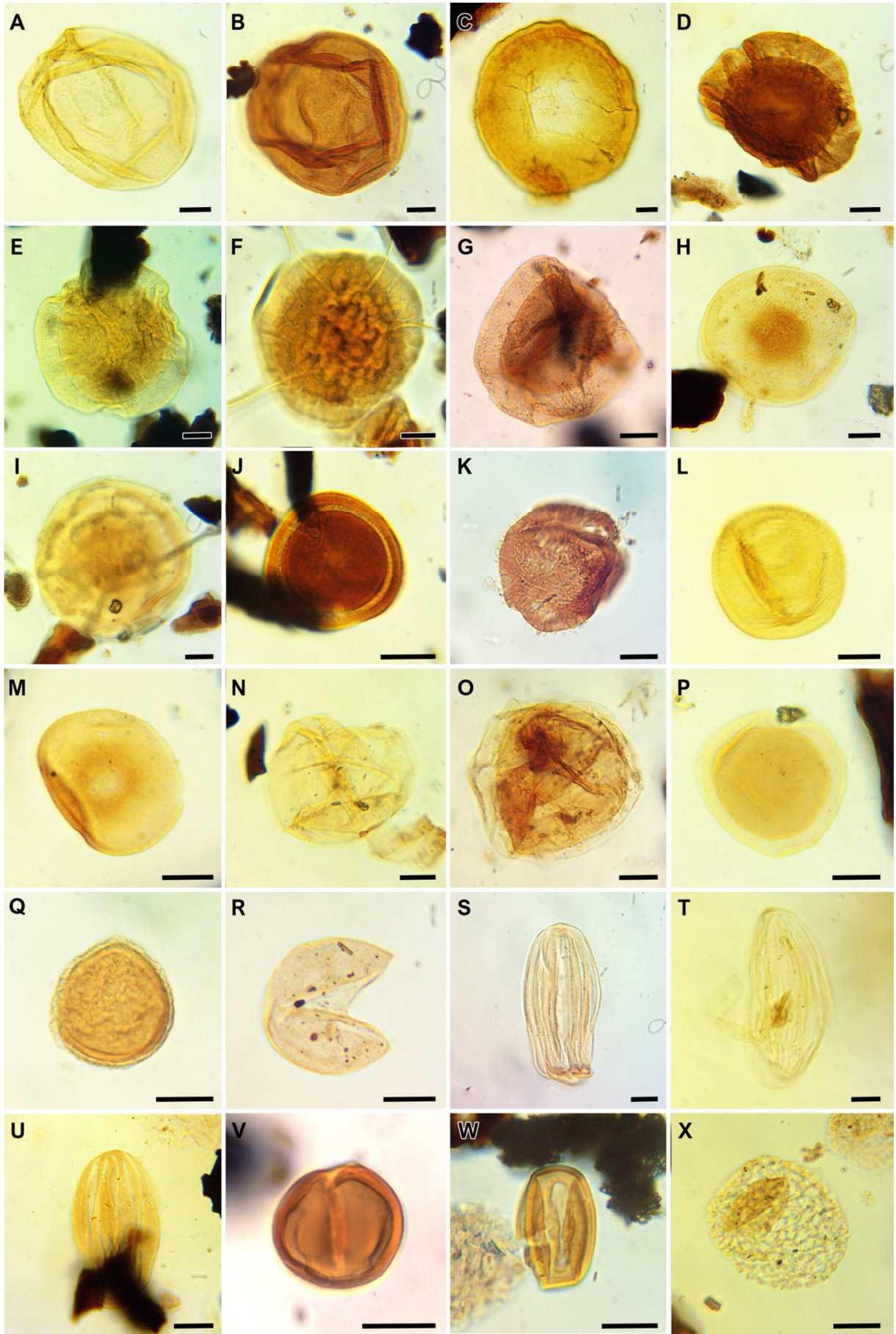


## Planche 14

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A. *Araucariacites australis* Cookson, 1947 ex Couper, 1953 ; QPR3680 ; Q45.0.
- B. *Araucariacites australis* Cookson, 1947 ex Couper, 1953 ; BRGM13277 ; R48.4.
- C. *Balmeiopsis limbata* ; QPR3680 (Balme, 1957) Archangelsky, 1977 ; V25.4.
- D. *Callialasporites dampieri* (Balme, 1957) Dev, 1961 ; BRGM13277 ; K40.0.
- E. *Callialasporites trilobatus* (Balme, 1957) Dev, 1961 ; 72 RAM89 ; E23.2.
- F. *Callialasporites trilobatus* (Balme, 1957) Dev, 1961 ; BRGM13278 ; M35.1.
- G. *Callialasporites turbatus* (Balme, 1957) Schulz, 1967 ; 72 RAM105 ; K37.2.
- H. *Uesugipollenites callosus* Dino, 1994 ; JCO 13 ; O34.0.
- I. *Uesugipollenites* sp. ; BRGM13278 ; T47.0.
- J. *Circulina parva* Brenner, 1963 ; BRGM13277 ; T44.4.
- K. *Classopollis echinatus* Burger, 1965 ; MCP273 ; R20.2.
- L. *Classopollis torosus* (Reissinger, 1950) Balme, 1957 ex Couper, 1958 ; QPR3680 ; P41.4.
- M. *Exesipollenites tumulus* Balme, 1957 ; BRGM13277 ; Y30.2.
- N. *Inaperturopollenites dubius* (Potonié et Venitz, 1934) Thomson et Pflug, 1953 ; JCO 15 ; W51.0.
- O. *Perinopollenites elatoides* Couper, 1958 ; MPR0056 ; W46.0.
- P. *Perinopollenites halonatus* Paden Phillips et Felix, 1971b ; JCO 13 ; Q44.3.
- Q. cf. *Perinopollenites halonatus* Paden Phillips et Felix, 1971b ; MPR 0025 ; B41.2.
- R. *Taxodiaceapollenites hiatus* (Potonié, 1931) Potonié, 1958 ; JCO B ; X52.0.
- S. *Equisetosporites concinnus* Singh, 1964 ; MCP706 ; W16.0.
- T. *Equisetosporites multicostatus* (Brenner, 1963) Norris, 1967 ; QPR3680 ; X19.2.
- U. *Equisetosporites ovatus* (Pierce, 1961) Singh, 1964 ; JCO 15 ; G35.3.
- V. *Eucommiidites minor* Groot et Penny, 1960 ; 72 RAM98 ; L31.4.
- W. *Eucommiidites troedssonii* Erdtman, 1948 ex Potonié, 1958 ; JCO A ; M46.1.
- X. *Afropollis jardinus* (Brenner, 1968) Doyle, Jardiné et Doerenkamp, 1982 ; JCO 13 ; V33.0.



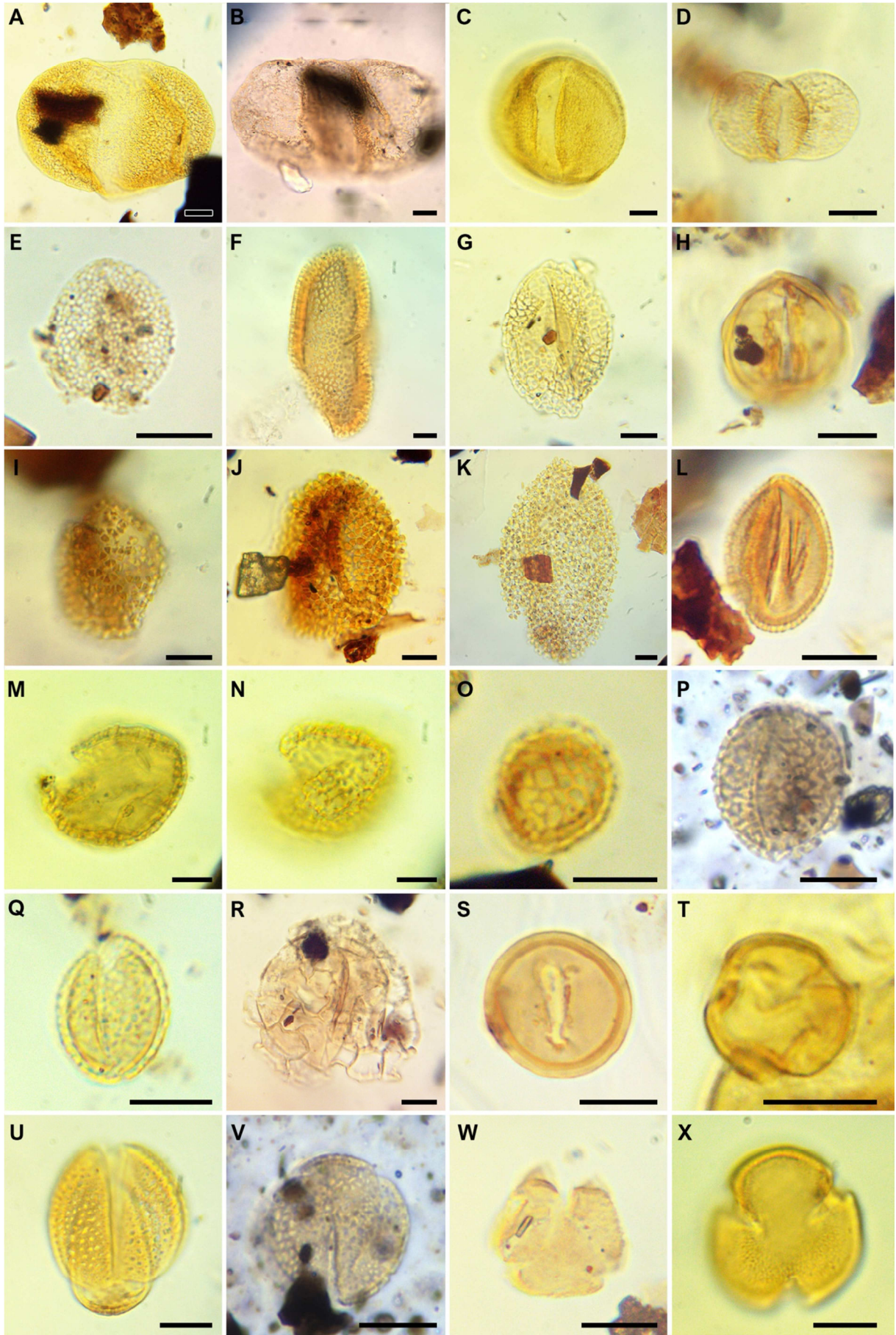


## Planche 15

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A. *Alisporites bilateralis* Rouse, 1959 ; BRGM13277 ; W42.4.
- B. *Alisporites grandis* (Cookson, 1953) Dettmann, 1963 ; 72 RAM98 ; G44.0.
- C. *Monosulcites major* Kemp, 1970 ; QPR3680 ; E17.1.
- D. *Vitreisporites pallidus* (Reissinger, 1939) Nilsson, 1958 ; MPR0056 ; V46.4.
- E. *Liliacidites crassatus* Singh, 1971 ; QPR3759 ; L43.3.
- F. *Liliacidites* sp. cf. *L. giganteus* Singh, 1983 ; QPR3677 ; B52.0.
- G. *Liliacidites* sp. 1 sensu Ward, 1986 ; MPR0093 ; G36.3.
- H. *Monosulcites chaloneri* Brenner, 1963 ; MPR0078 ; M30.3.
- I. *Stellatopollis barghoornii* Doyle in Doyle, Van Campo, et Lugardon, 1975 ; MPR0056 ; V49.0.
- J. *Stellatopollis barghoornii* Doyle in Doyle, Van Campo, et Lugardon, 1975 ; JCO A ; L36.4.
- K. *Stellatopollis largissimus* Singh, 1983 ; JCO 13 ; P49.2.
- L. *Clavatipollenites hughesii* Couper, 1958 ; JCO B ; T32.0.
- M, N. *Clavatipollenites* sp. A sensu Doyle et Robbins, 1977 ; 72 RAM92 ; V46.3.
- O. *Pennipollis peroreticulatus* (Brenner, 1963) Friis, Pedersen, et Crane, 2000 ; JCO 13 ; H34.0.
- P. *Pennipollis reticulatus* (Brenner, 1963) Friis, Pedersen, et Crane, 2000 ; MPR0094 ; V50.1.
- Q. *Pennipollis* sp. cf. *P. reticulatus* ; JCO 15 ; W25.0.
- R. *Pennipollis* sp. A ; MPR0093 ; R42.0.
- S. *Transitoripollis anulisulcatus* Góczán et Juhász, 1984 ; JCO B ; T32.3.
- T. *Cupuliferoidaepollenites parvulus* (Groot et Penny, 1960) Dettmann, 1973 ; QPR3680 ; E23.3.
- U. *Foveotricolpites concinnus* Singh, 1971 ; QPR3759 ; H28.1.
- V. cf. *Foveotricolpites concinnus* ; MPR0094 ; X56.4.
- W. *Nyssapollenites albertensis* Singh, 1971 ; JCO D ; T25.0.
- X. *Nyssapollenites lanosus* Dettmann, 1973 ; QPR3759 ; G20.4.



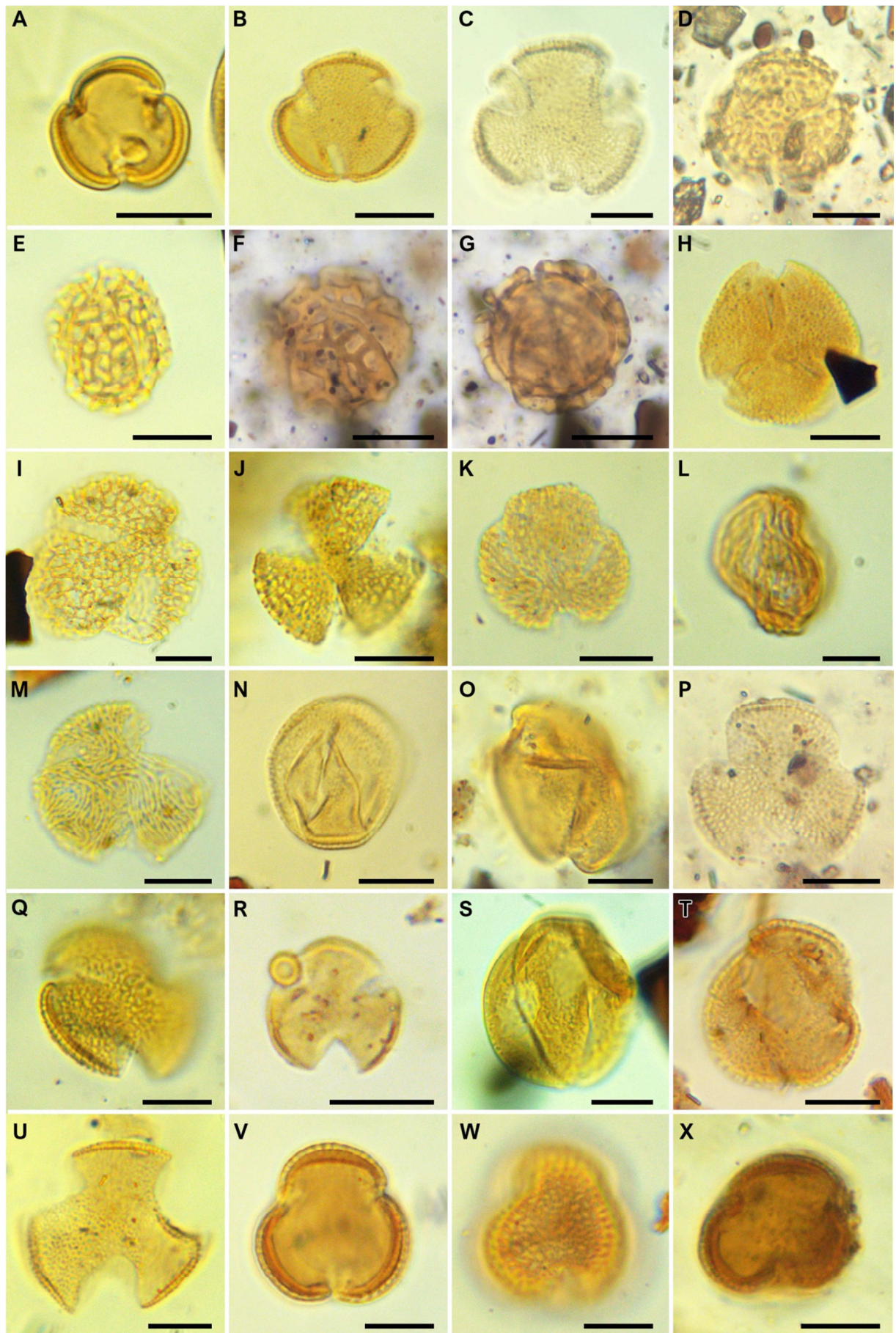




## Planche 16

Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

- A. *Nyssapollenites* sp. cf. *N. lanosus* Dettmann, 1973 ; QPR3759 ; U43.4.
- B. *Phimopollenites pannosus* (Dettmann et Playford, 1968) Dettmann, 1973 ; JCO 13 ; N43.1.
- C. *Phimopollenites augathellaensis* (Burger, 1970) Dettmann, 1973 ; QPR3677 ; M16.1.
- D. *Retitrescolpites kempiae* Ward, 1986 ; MPR0094 ; V40.1.
- E. *Retitrescolpites kempiae* Ward, 1986 ; JCO 13 ; J49.0.
- F, G. *Retitrescolpites* sp. cf. *T. kempiae* Ward, 1986 ; MPR0094 ; X59.2 (2).
- H. *Retitricolpites decorosus* Singh, 1983 ; JCO 13 ; W46.2.
- I. *Rousea brenneri* Singh, 1983 ; JCO 15 ; Q51.3.
- J. *Rousea georgensis* (Brenner, 1963) Dettmann, 1973 ; QPR4004 ; K43.3.
- K. *Striatopollis paraneus* (Norris, 1967) Singh, 1971 ; JCO 13 ; Y36.3.
- L. *Striatopollis sarstedtensis* Krutzsch, 1959c ; QPR3759 ; N23.3.
- M. *Striatopollis trochuensis* (Srivastava, 1966) Ward, 1986 ; JCO 13 ; M45.1.
- N. *Tricolpites crassimurus* (Groot et Penny, 1960) Singh, 1971 ; MPR0093 ; L47.1.
- O. *Tricolpites crassimurus* (Groot et Penny, 1960) Singh, 1971 ; QPR4004 ; U19.4.
- P. *Tricolpites nemejcii* Pacltová, 1971 ; MPR0094 ; U28.1.
- Q. *Tricolpites* sp. cf. *T. nemejcii* Pacltová, 1971 ; QPR4004 ; T23.3.
- R. *Tricolpites sagax* Norris, 1967 ; MPR0078 ; O27.4.
- S. *Tricolpites vulgaris* (Pierce, 1961) Srivastava, 1969 ; 72 RAM92 ; N40.1.
- T. *Tricolpites* sp. cf. *T. vulgaris/nemejcii* ; JCO B ; N40.1.
- U. *Tricolpites* sp. cf. *T. amplifissus* (Laing, 1975) Ward, 1986 ; JCO 15 ; V32.2.
- V, W. *Tricolpites* sp. cf. *T. parvus* Stanley, 1965 ; JCO B ; G32.4.
- X. *Tricolpites* sp. A ; QPR4004 ; L34.2.



# Planche 17

Des illustrations supplémentaires de dinokystes sont disponibles dans Polette et al. (2019 ; voir Tome I, Chapitre VI). Chaque nom d'espèce est associé au nom de l'échantillon au sein duquel a été observé le spécimen (voir Annexes, Tome I, pour localités correspondantes), ainsi qu'aux coordonnées England-Finder du spécimen. Echelles = 10µm.

A, B. *Tricolpites* sp. A ; QPR4004 ; F39.0.

C. *Dichastopollenites ghazalatensis* Ibrahim, 1996 ; JCO D ; W39.1.

D. *Dichastopollenites reticulatus* May, 1975 ; JCO B ; T46.4.

E. *Dichastopollenites reticulatus* May, 1975 ; QPR3677 ; E46.4.

F. *Dichastopollenites* sp. cf. *D. dunveganensis* Singh, 1983 ; JCO 13 ; Q52.2.

## Algues

G. *Chomotriletes minor* Pocock ; MPR0056 ; L33.4.

H. *Ovoidites parvus* (Cookson et Dettmann) Nakoman ; 75 RAM46 ; Y28.3.

I. *Pleurozonaria* sp. ; JCO 8 ; L33.3.

J. *Schizosporis reticulatus* Cookson et Dettmann ; JCO A ; U47.2.

K. *Schizosporis rugulatus* Cookson et Dettmann ; JCO A ; F35.2.

L. Aff. *Tetraporina* sp. ; QPR3759 ; P21.0.

## Dinokystes

M. *Achomospaera ramulifera* (Deflandre) Evitt ; JCO 13 ; N26.4.

N. *Apteodinium grande* Cookson et Hughes ; BRGM13277 ; H54.2.

O. *Circulodinium distinctum* Jansonius ; QPR3680 ; J22.3.

P. *Coronifera oceanica* Cookson et Eisenack ; QPR3677 ; R17.0.

Q. *Cribopteridinium orthoceras* (Eisenack) Davey ; 75 RAM56 ; F37.3.

R. *Epelidosphaeridia spinosa* Cookson et Hughes ; QPR3680 ; O53.0.

S. *Kiokansium* sp. ; QPR3680 ; U26.3.

T. *Pervosphaeridium cenomaniense* (Norvick) Below ; QPR3680 ; F19.1.

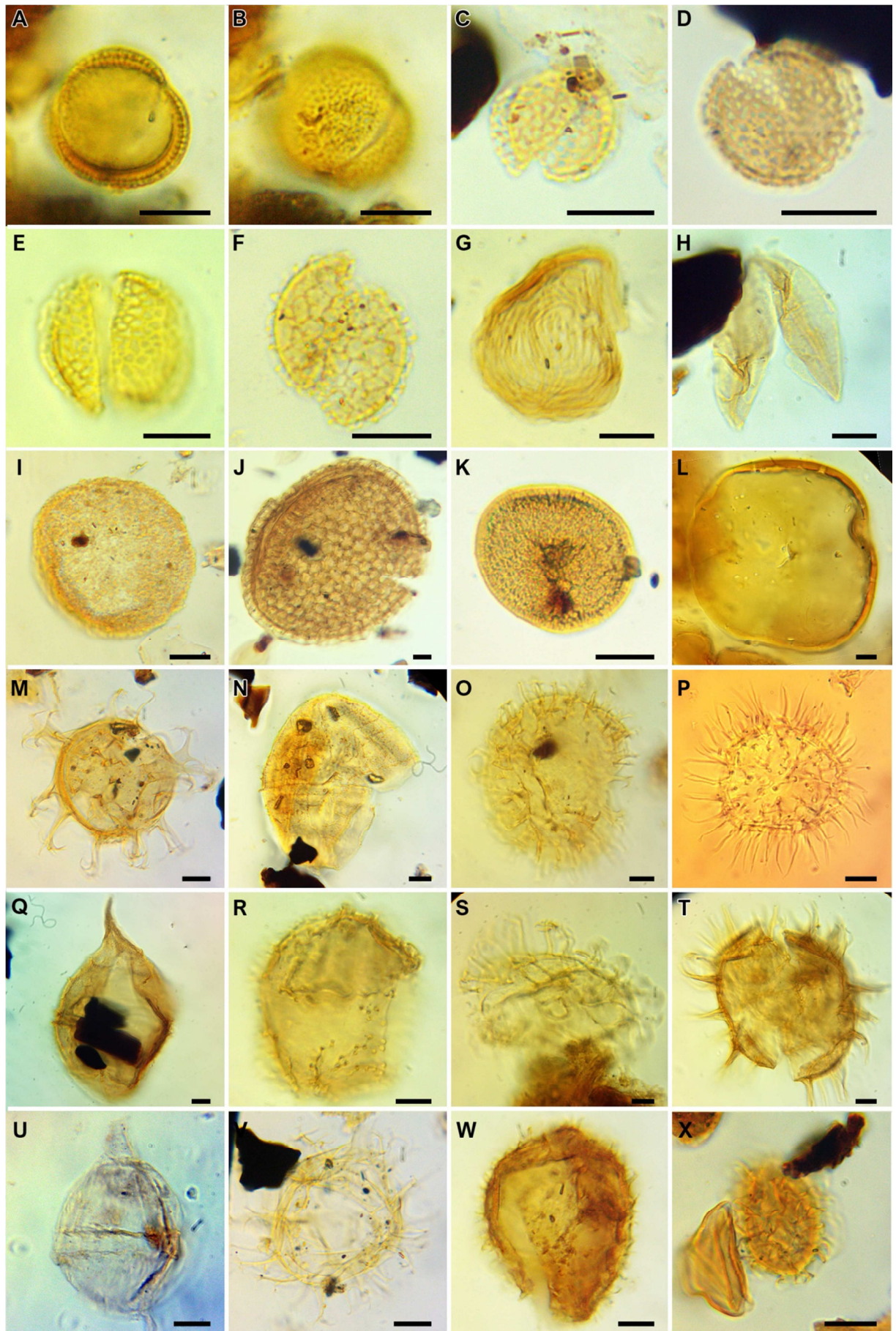
U. *Subtilisphaera* sp. ; QPR3680 ; R30.1.

V. *Spiniferites ramosus* (Ehrenberg) Mantell ; JCO 13 ; L52.0.

W. *Trichodinium castanea* Deflandre ; QPR3680 ; W40.1.

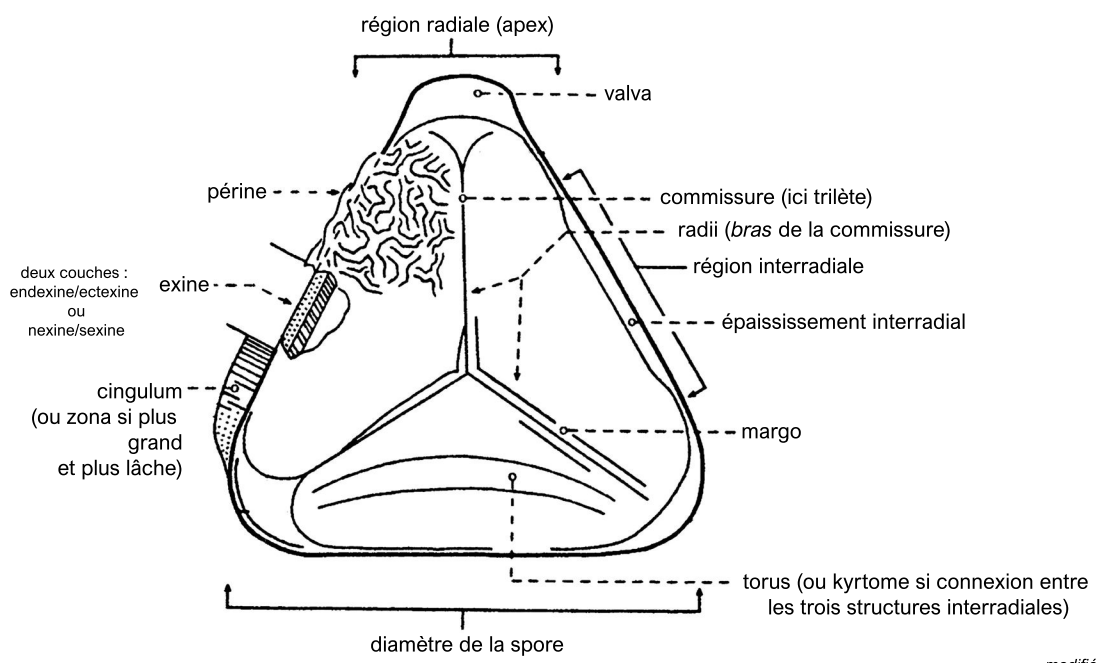
X. *Trichodinium spinosum* Singh ; JCO 13 ; W38.1.





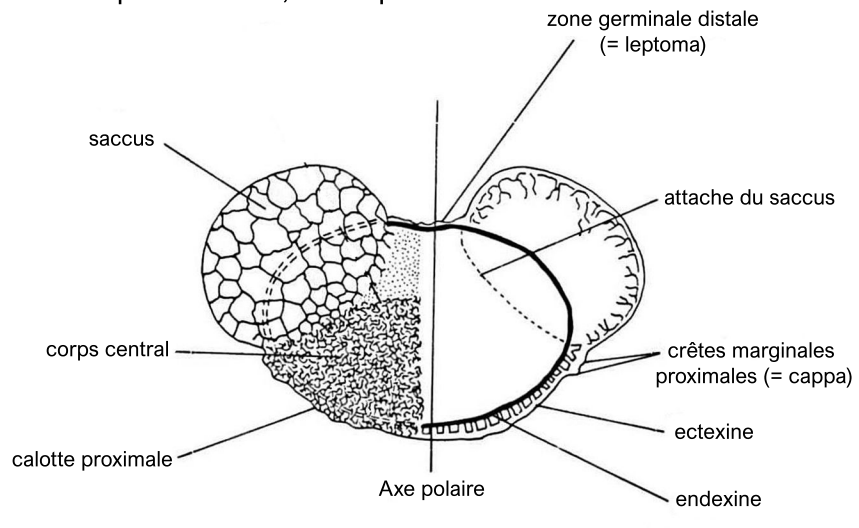


Spore, face proximale



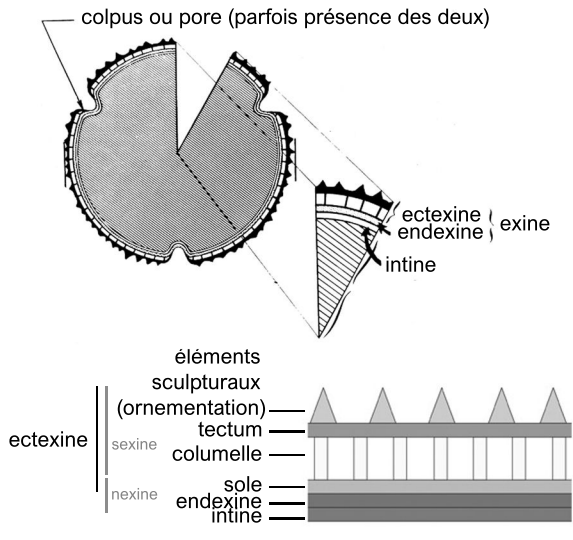
modifié d'après Traverse (2007)

Grain de pollen bi-aillé, vue équatoriale



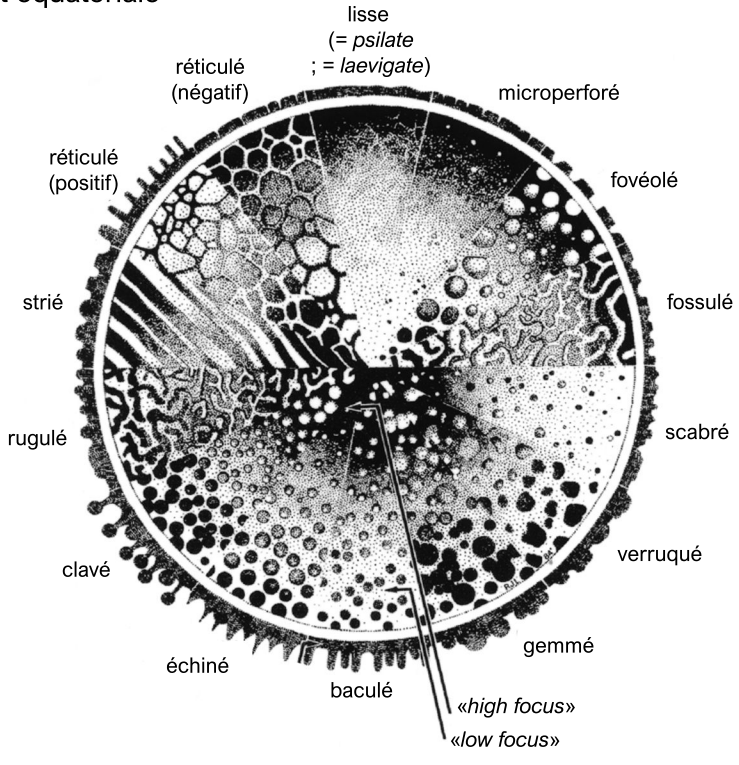
modifié d'après Reille (1993)

Grain de pollen d'angiosperme, vue polaire



modifié d'après Traverse (2007) et Punt et al. (2007)

Ornementation, vue polaire et équatoriale



modifié d'après Traverse (2007)

**Baculum** (adj. baculé ; pl. bacula) : élément sculptural vertical cylindrique, de longueur supérieure à 1µm, et de largeur inférieure à 1µm.

**Cappa** (pl. cappae) : zone épaissie du côté proximal d'un grain de pollen ailé.

**Cicatricosé** : définit les spores caractérisées par la présence de structures ressemblant à des cicatrices. (e.g. *Cicatricosisporites*).

**Cingulum** (pl. cingula) : Structure externe de l'exine, épaisse, se développant au niveau de la région équatoriale, mais ne se projetant pas au niveau des régions proximales et distales. La **zona** est similaire, mais est plus fine, souvent plus étendue, et plus lâche.

**Clava** (adj. clavé ; pl. clavae) : élément sculptural vertical, cylindrique à sa base, se terminant par une protubérance sphérique (claviforme), de longueur supérieure à 1µm. On dirait plutôt «ornementation clavée» et «projection claviforme».

**Colpus** (pl. colpi) : aperture allongée longitudinalement.

**Columelle** (adj. columellé ; pl. columelles/columellae) : élément d'ectexine en forme de bâtonnet (colonne), qui supporte la plupart du temps le **tectum** (adj. tecté). Cet arrangement de l'ectexine (tecté-columellé) différencie l'exine des grains de pollen d'angiospermes de celle des spores (exine «pleine»), et de celle des grains de pollen de gymnospermes (exine «alvéolée»).

**Crotonoïde** (n. croton) : type d'ornementation caractérisé par des éléments sculpturaux composés de 5-6 zones triangulaires d'exine épaissie, arrangées circulairement.

**Echinus** (adj. échiné ; pl. echinae) : épine de longueur supérieure à 1µm.

**Fossula** (adj. fossulé ; pl. fossulae) : sillon allongé, de forme irrégulière.

**Foveola** (adj. fovéolé ; pl. foveolae) : type d'ornementation correspondant à des lumina plus ou moins circulaires, de taille supérieure à 1µm. Contrairement au type réticulé, les muri sont ici beaucoup plus épais que les lumina.

**Gemma** (adj. gemmé ; pl. gemmae) : élément sculptural sphérique, étranglé à sa base, aussi large que haut.

**Hile** (adj. hilé ; pl. hiles) : aperture ou amincissement plus ou moins circulaire et plus ou moins bien délimité visible au niveau d'un des pôles de certaines spores ou de certains grains de pollen.

**Leptoma** : zone fine située sur le pôle distal des grains de pollen ailés, présentant une fonction d'aperture.

**Lumen** (pl. lumina) : correspond à l'espace entre les muri d'une spore ou d'un grain de pollen ; voir Reticulum.

**Margo** (pl. marges) : zone correspondant à un épaississement de l'exine, située à la bordure de la commissure trilète ou du colpus.

**Périne** (pl. pérines ?) : couche résistante enveloppant l'exine de la spore ou du grain de pollen.

**Reticulum** (adj. réticulé n. réticulation ; pl. reticula) : type d'ornementation correspondant à un réseau de muri séparés par des espaces (ou **lumina**) dont le diamètre est supérieur à celui des muris. Lorsque le diamètre des lumina est inférieur à 1µm, on parle de **microreticulum**.

**Rugula** (adj. rugulé ; n. rugulation ; pl. rugulae) : type d'ornementation correspondant à des éléments d'exine de taille supérieure à 1µm, arrangés de manière irrégulière, souvent sinueux. Intermédiaire entre strié et réticulé.

**Scabra** (adj. scabré ; pl. scabrae) : type d'ornementation composée d'éléments sculpturaux de formes diverses, dont la taille est inférieure à 1µm. Si ces éléments sont supérieurs à 1µm, l'adjectif les définissant sera fonction de leur forme (baculé, gemmé, clavé etc.).

**Sulcus** (pl. sulci) : aperture allongée latitudinalement.

**Tectum** : voir Columelle.

**Torus** (pl. tori) : protubérance ou invagination arquée de l'exine, parallèle à la commissure trilète, située au niveau des régions interradiales des spores. Lorsque ces structures fusionnent dans la région apicale, on parle de **kyrtome**.

**Valva** (pl. valvae) : épaississement marqué de l'exine, au niveau des régions radiales d'une spore.

**Verruca/verruie** (adj. verruqué ; pl. verrucae) : type d'ornementation correspondant à des verrues, éléments sculpturaux de taille supérieure à 1µm, souvent plus larges que hauts, avec une base non étranglée.

**Zona** : voir Cingulum.





## Les assemblages palynologiques continentaux du Crétacé Inférieur de France (Tithonien–Cénomanien) : paléoenvironnements, paléoclimats, stratigraphie, et taxonomie

**Mots clés :** palynologie, spores verruquées, « purbeckien », « wealdien », Crétacé Inférieur, France.

**Résumé:** Afin d'améliorer les connaissances, jusqu'alors lacunaires en France, quant à l'évolution des paléoécosystèmes végétaux durant le Crétacé Inférieur, période fondamentale de leur histoire évolutive, il est ici proposé de dresser la première synthèse bibliographique, paléoenvironnementale, paléoclimatique, stratigraphique, et taxonomique des assemblages palynologiques continentaux du Crétacé Inférieur de France. Cette étude s'appuie sur l'analyse des palynoflores provenant de 20 sites français (principalement Charentes, nord du bassin de Paris, et massifs subalpins), et de quatre sites d'Angleterre, dont l'âge des dépôts, pour la plupart continentaux, s'échelonne entre le Tithonien et le Cénomanien. L'observation de 120 échantillons a permis l'identification de 446 espèces correspondant principalement à des spores et à des grains de pollen, mais également à quelques kystes d'algues et de dinoflagellés. L'analyse morpho-statistique de spores verruquées rapprochées de la famille des Lygodiaceae, très abondantes au Crétacé Inférieur, a permis de caractériser plus précisément les caractères taxonomiques discriminants, dont l'application pourra, à terme, améliorer la résolution stratigraphique et paléoenvironnementale de ces espèces. L'évolution paléoenvironnementale et paléoclimatique inférée des observations palynologiques suggère l'existence de conditions arides à semi-arides durant la fin du Tithonien et le

début du Berriasien (environnements de type sebkhas), suivies par un changement abrupt marqué par une phase humide prononcée au Berriasien supérieur et au Valanginien inférieur, puis par une diminution progressive de l'humidité du Valanginien moyen à l'Aptien (environnements de types plaines d'inondation, forêts humides). L'Albien et le Cénomanien sont caractérisés par un retour à des conditions généralement humides, cependant moins marquées qu'à la fin du Berriasien (environnements de types mangroves). Plusieurs phases d'aridification ont été notées entre le Berriasien supérieur et l'Albien supérieur : à la fin du Valanginien inférieur, au Barrémien supérieur/Aptien inférieur (généralisée à l'Europe de l'Ouest, mais peu marquée dans le nord de la France), et à moindre échelle durant l'Albien moyen au nord du bassin de Paris.

Les palynomorphes continentaux du Crétacé Inférieur n'étant pour la plupart pas considérés comme des marqueurs stratigraphiques fiables, deux méthodes de datation complémentaires s'appuyant uniquement sur les assemblages continentaux ont été développées, afin de faciliter la datation des dépôts continentaux. Leur validité a été testée sur des assemblages de référence d'Angleterre, et elles ont ainsi permis de préciser l'âge des dépôts d'Angeac (Charente) et du pays de Bray (Normandie).

## Palynological continental assemblages from French Lower Cretaceous deposits (Tithonian-Cenomanian) : palaeoenvironments, paleoclimats, stratigraphy, and taxonomy

**Keywords :** palynology, verrucate spores, Purbeck and Wealden type facies, Lower Cretaceous, France.

**Abstract:** In order to improve our knowledge regarding the evolution of Lower Cretaceous plant paleoecosystems, being a fundamental period of their evolutionary history, here is presented the first bibliographical, paleoclimatic, palaeoenvironmental, stratigraphic, and taxonomic synthesis of continental palynological assemblages from French Lower Cretaceous deposits. This study is based on the observation of palynofloras recovered from 20 French sites (mostly Charentes, north of the Paris basin, and subalpins massifs), and four sites from England, the age of deposits, mostly continental, ranging from Tithonian to Cenomanian.

446 palynological species were identified following the observation of 120 samples, mainly corresponding to spores and pollen grains, but algae and dinocysts were also recovered. A morpho-statistical analysis of Lower Cretaceous verrucate spores was carried out in order to determine precisely the diagnostic features of the morpho-species, and improve their stratigraphic and palaeoenvironmental resolution in the long run. The palaeoenvironmental and paleoclimatic evolution inferred from palynological observations suggests the existence of arid to semi-arid climatic conditions between late Tithonian and mid-

Berriasian (sebkhas-type environments), followed by an abrupt change marked by a pronounced humid phase during late Berriasian and earliest Valanginian, and by a progressive decrease of the humidity from the mid Valanginian to early Aptian (floodplains and humid forests-types environments). Albian and Cenomanian ages are characterized by generally humid conditions, thus less so than the humid phase associated with the late Berriasian (mangrove-type environments). Several aridification phases are noted between late Berriasian and late Albian : at the end of early Valanginian, between late Barremian and early Aptian (thus not very pronounced in northern France), and to a lesser extent during the mid Albian in northern France. Lower Cretaceous continental palynomorphs are rarely considered as strong biostratigraphic markers. Thus, two complementary dating methods have been developed herein, in order to facilitate the dating process of continental deposits. Their validity was tested using Lower Cretaceous well-dated continental assemblages from Purbeck and Wealden strata of England, and they were used to determine precisely the age of deposition of strata from Angeac (Charente) and pays de Bray (Normandy).