



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 2 (2003) 197–204



Systematic Palaeontology
(Palaeobotany)

Santonian Angiosperm-dominated leaf-assemblage from Piolenc (Vaucluse, Sud-Est de la France)

Bernard Gomez ^{a,*}, Georges Barale ^b, Dory Saad ^c, Vincent Perrichot ^d

^a School of Earth Sciences, University of Leeds, Leeds LS2 9JT, UK

^b Paléobotanique et UMR 5125, Université Lyon 1, 7, rue Dubois, 69622 Villeurbanne cedex, France

^c Université libanaise, faculté des sciences, département de sciences naturelles, Fanar, Beyrouth, Liban

^d Géosciences et UMR 6118, université Rennes-1, 263 av. du Général-Leclerc, 35042 Rennes cedex, France

Received 28 October 2002; accepted 17 March 2003

Presented by Philippe Taquet

Abstract

Lower Santonian sandy to coaly-clayey beds, collected near the village of Piolenc (Vaucluse) contain amber bearing insects and extremely well-preserved leaf cuticle compressions of Corystospermales, Cycadales, Bennettitales, Gymnosperms and mostly Angiosperms. The sedimentological and taphonomic studies indicate that the clays bearing the fossil cuticles were deposited along the Alpine Sea shore into supratidal ponds or marshes around which the plants studied herein grew. Moreover, the 'nearest living relative' and 'foliar physiognomy' methods, and the sedimentological and palaeontological studies agree with the occurrence of a warm and humid, tropical climate, including a dry season. **To cite this article: B. Gomez et al., C. R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Published by Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. All rights reserved.

Résumé

Assemblage foliaire à dominante angiospermienne du Santonien de Piolenc (Vaucluse, Sud-Est de la France). Des niveaux sableux à argilo-ligniteux du Santonien inférieur, étudiés près du village de Piolenc (Vaucluse, Sud-Est de la France) contiennent de l'ambre insectifère et des compressions foliaires, avec des cuticules extrêmement bien préservées de Corystospermales, Cycadales, Bennettitales, Gymnospermes et surtout d'Angiospermes. Les études sédimentologiques et taphonomiques indiquent que les argiles contenant ces cuticules fossiles furent déposées en bordure de la mer Alpine dans des mares supratidales, autour desquelles poussaient ces végétaux. De plus, les méthodes de « l'homologue vivant le plus proche », de la « physiognomie foliaire » et les études sédimentologiques et paléontologiques concordent quant à l'existence d'un climat tropical chaud et humide avec une saison sèche. **Pour citer cet article : B. Gomez et al., C. R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Published by Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. All rights reserved.

* Corresponding author.

E-mail address: bernard@earth.leeds.ac.uk (B. Gomez).

Keywords: plant cuticles; Late Cretaceous; Angiosperms; Piolenc; southeastern France

Mots clés : cuticules végétales ; Crétacé supérieur ; Angiospermes ; Piolenc ; Sud-Est de la France

Version française abrégée

Introduction

Les travaux paléobotaniques sur des taphoflores du Crétacé supérieur français ont surtout concerné des impressions [10–12, 15, 17, 28–34]. Les localités ayant fait l'objet d'études micro-morphologiques de compressions foliaires avec cuticules préservées sont plus rares [4–6, 22, 24–26].

Les compressions végétales collectées à Piolenc (Vaucluse) constituent un registre exceptionnel en France, de par l'âge Santonien inférieur de cet assemblage floristique et l'excellent état de préservation des feuilles, dont l'étude micro-morphologique des cuticules montre la richesse et l'abondance en Angiospermes. De plus, une analyse taphonomique est conduite et un cadre paléogéographique, écologique et environnemental est proposé. Finalement, une étude préliminaire du paléoclimat est réalisée à partir de deux approches paléobotaniques : (1) la « méthode de l'homologue vivant le plus proche » et (2) la « méthode de physiologie foliaire ».

Cadre géologique

Les affleurements du Santonien sont relativement rares dans le Sud-Est de la France et ne présentent de belles coupes que dans le massif d'Uchaux [16]. Des niveaux sableux à argilo-ligniteux affleurent au nord de Piolenc, dans le quartier Saint-Louis (Fig. 1). Ces couches, datées du Santonien inférieur par une analyse palynologique des lignites [18, 19], se sont déposées en bordure d'une dépendance de la mer Alpine, le domaine Rhodanien, en provenance d'une zone continentale correspondant à l'actuel Massif central, lors d'une régression générale qui amena l'émersion définitive du Sud-Est de la France à la fin du Santonien [9, 16, 23].

L'affleurement de Piolenc St-Louis montre neuf unités, parmi lesquelles deux niveaux d'argiles sableuses comprennent des compressions végétales avec cuticules préservées (Fig. 1). Leur succession peut s'interpréter en termes de variations relatives du niveau

marin. Les sables blancs présentent des stratifications obliques tangentielles à drapages argileux, qui correspondraient à des barres sableuses subtidales d'avant-plage [16]. Cependant, un des niveaux de ces sables contient des traces de racines, qui seraient plutôt en faveur d'un environnement supratidal. Les sables orangés, avec des rides de courant, seraient des faciès de platier (intertidal), cependant que les lignites représenteraient des faciès de marécages côtiers propres aux milieux margino-littoraux. Ainsi, la succession (1) sables blancs subtidaux – (2) faciès de platier (intertidal) – (3) marécages côtiers supratidaux formerait un motif élémentaire complet [16].

Résultats paléobotaniques

L'inventaire préliminaire des mégarestes des niveaux de Piolenc (Tableau 1) montre la richesse et l'abondance des Angiospermes. Contrairement à l'analyse palynologique [36], aucun représentant de Ptéridophytes ou de Chlamydospermes n'a été reconnu. Ce découplage apparent entre les micro- et mégarestes devrait être examiné dans une étude plus détaillée, pour en expliquer les raisons écologiques, environnementales ou climatiques.

Taphonomie

Dans les deux niveaux d'argiles, la densité en cuticules par rapport au volume de sédiment est élevée. Les végétaux sont préservés sous forme de compressions, pour lesquelles l'enveloppe cuticulaire a été parfaitement préservée. Si un transit par la litière a existé vraisemblablement, d'après certaines traces non cicatrises de nutrition par des organismes détritivores (probablement des arthropodes) sur les cuticules, l'humification est restée très limitée.

L'accumulation, dans les deux niveaux, de feuilles de petite taille (Bennettitale type A), de feuilles de grande taille (*Laurus* cf. *primigenia*) et de rachis ramifiés (*Pachypteris* et *Ctenozamites*) indiquent qu'il n'y a pas eu une sélection du matériel lors de l'étape biostratigraphique. L'occurrence de rachis encore ramifiés, la forme variable des feuilles (oblongues, orbicu-

lares ou linéaires), la présence de feuilles de très grande taille paraissent confirmer la proximité entre la source de production et la zone de dépôt. L'absence d'association à des racines ou des traces édaphiques va également dans le sens de la parautochtonie probable des assemblages.

Par ailleurs, l'enfouissement fut probablement rapide, impliquant un contact limité avec l'air. Les particules sédimentaires sont constituées par des argiles sableuses très fines, qui n'ont permis qu'une faible percolation d'eau oxydante durant la diagenèse fossile, cependant que, compte tenu de la quantité en matière organique par rapport au volume de sédiments, la zone d'accumulation était probablement anaérobie. L'ensemble de ces facteurs a concouru à une altération diagénétique réduite et, donc, à une excellente préservation des cuticules végétales.

Paléoclimatologie

D'après leur étude palynologique et sédimentologique, Triat et Médus [35, 36] interprètent le Santonien de Piolenc comme une phase d'altération tropicale, avec un optimum de chaleur et d'humidité. Le développement des faciès récifaux dans le domaine Rhodanien et le domaine Pyrénéo-Provençal constituent d'autres témoins d'une mer chaude durant cette période [23].

Pour tester l'adéquation entre ce climat et les végétaux fossiles, deux approches paléobotaniques ont été appliquées.

1. La « méthode de l'homologue vivant le plus proche » consiste à trouver le taxon actuel le plus proche du taxon fossile, en considérant qu'ils ont des tolérances climatiques similaires [1, 7, 20, 21]. Les Anonaceae, Lauraceae, Moraceae, Sapindaceae, Tiliaceae ont en commun d'avoir des représentants dans les régions tropicales [13]. Les Cycadales actuelles sont trouvées dans les régions équatoriales et surtout tropicales sans fluctuations climatiques importantes [14]. Les Bennettiales (Bennettiale type A) sont d'excellents indicateurs climatiques, puisqu'elles étaient restreintes aux régions tropicales et subtropicales [37]. L'absence dans les zones tempérées chaudes de *Pachypteris* (*P. cf. specifica* et *P. sp.*), présent dans les régions tropicales à subtropicales, indiquerait une sensibilité aux variations thermiques. Par ailleurs, la présence de *Pagio-*

phyllum et de marges révolutes chez plusieurs feuilles d'Angiospermes suggèrent un climat tropical chaud, avec une saison sèche.

2. La « méthode de physiologie foliaire » est fondée sur les résultats de Bailey et Sinnott [2, 3], qui ont montré que le pourcentage des espèces végétales à marges foliaires entières diminue avec la température (i.e., altitude ou latitude). Wolfe [38] et Dilcher [7] ont calculé que 86% des espèces de forêts tropicales humides ont des marges entières, contre seulement 10% dans les forêts boréales de feuillus. D'autres caractères morphologiques (surface foliaire, organisation des feuilles, nervation, densité de nervures, forme de la base foliaire, forme de l'apex et texture de la feuille) ont permis de perfectionner cette méthode [8], mais la marge foliaire demeure le caractère le plus analysé, car il est accessible même sur des spécimens fragmentaires [39, 40]. Sur les vingt unités taxonomiques inventoriées, douze (60%) présentent des marges entières. Selon Dilcher [7], il s'agirait d'un climat tropical humide, avec une saison sèche. Un tel climat peut expliquer la présence de marges révolutes chez huit taxa fossiles, et qui est connue dans l'Actuel comme une adaptation à une sécheresse climatique ou édaphique (e.g., Ericaceae [13]).

Conclusions

La taphonomie et la sédimentologie permettent d'établir que le Santonien inférieur de Piolenc correspond à des biocénoses locales à dominante angiospermienne poussant autour de mares côtières sur la zone supratidale de la mer Alpine et s'y accumulant. Ces mares évoluaient dans le temps et dans l'espace à la faveur des phases de régressions marines et de stabilité de la marge continentale, ainsi que de leur propre atterrissement. Une productivité organique importante est probable sous un climat tropical chaud et humide, avec une saison sèche, sur lequel paraissent s'accorder les données sédimentologiques, paléontologiques et paléobotaniques. De plus, cette forte production organique pouvait conduire à l'anoxie au fond des mares, créant d'excellentes conditions de préservation. Étant donné le cadre paléogéographique (i.e., bordure de la mer Alpine), l'hypothèse d'un stress édaphique ou halique ne peut être définitivement écartée pour expliquer les caractères cuticulaires xéromorphes. Cepen-

dant, aucune évidence d'une végétation de marécage ou de plage (i.e., halophytes) n'a pu être établie dans cette étude, contrairement à ce que Triat et Médus [37] et Malartre [16] ont proposé d'après la présence des lignites dans les sables orangés intertidaux.

1. Introduction

Palaeobotanical studies dealing with French Upper Cretaceous taphofloras mainly concerned macro-morphological descriptions of impressions as from the Upper Turonian of the 'Bouches-du-Rhône' department at Martigues [17] and in the 'Massif d'Allauch' [15], of the 'Gard' department at Bagnols-sur-Cèze [32] and at Sabran [10], of the 'Var' department at Beausset [33, 34] and from the Senonian of the 'Bouches-du-Rhône' department at Fuveau [11, 12, 28–31]. Micro-morphological studies of leaf cuticle compressions were performed from a few localities. Carpentier [6] worked on the micro-morphology of the leafy axes of a conifer, *Frenelopsis*, collected from the Lower Campanian of the 'Massif de la Sainte-Baume' (Bouches-du-Rhône). More recently, Pons and colleagues [5, 24–26] described under light and scanning electron microscopes some species from the Cenomanian of the Clays of Beaujois (Anjou), but this well-diversified flora needs further studies (e.g., [4, 22]).

The plant cuticle compressions collected near the village of Piolenc ('Vaucluse' department) constitute an exceptional fossil record for France from the point of view of the Early Santonian age, because of the exquisite preservation of the cuticles the micro-morphological study of which shows the richness and abundance in Angiosperms. In addition, taphonomic analysis is conducted to infer the palaeogeography, ecology and environment of this floristic assemblage. Finally, a preliminary study of the palaeoclimate is attempted from two palaeobotanical approaches: (1) the 'nearest living relative method' and (2) the 'foliar physiognomy method' [16].

2. Geological setting

The main Upper-Cretaceous exposures occur in today-eroded synclines on both sides of the Rhone River. In southeastern France, Santonian beds are quite rare and only show good exposures in the 'Massif

d'Uchaux' [16]. In particular, sandy-to-coaly clayey sediments of this age are exposed in the Saint-Louis area, to the north of Piolenc (Fig. 1). Morphological analyses of the pollen grain content established an Early Santonian age [18, 19]. These deposits were accumulated along the coast of a dependence of the Alpine Sea, the Rhodanian Land, coming from a continental area corresponding to the present Massif Central, during the regressive phase that led to the definitive emersion of the southeast France at the end of the Santonian period [9, 16, 23].

A total of nine beds is observed in the Piolenc–Saint-Louis exposure, two of which are sandy clays bearing plant cuticle compressions (Fig. 1). The stratigraphic log can be interpreted in terms of sea-level variations. The white sands show oblique, tangential stratifications and clayey draperies that may correspond to subtidal sandy bars on the shorefront [16]. However, one of these sand beds displays root tracks that may rather correspond to a supratidal environment. The orange sands with ripple marks may have been formed on the tidal flat (intertidal), while the lignite levels may have been deposited in the intertidal coastal marshes. Thus, this succession represents a complete elementary unit.

3. Palaeobotanical results

The preliminary examination of Piolenc macroremains points out a high diversity and abundance of the Angiosperms (Table 1). In contrast to palynological analysis [36], no representative of Pteridophytes or Chlamydosperms has been recognized, and this contrast between the fossil plant micro- and macroremains should be examined in detail in a further study for ecological, environmental or climatic inferences.

4. Taphonomy

Both clay beds bearing plant compressions consist of a high cuticle content in comparison with the sediment volume. The cuticular envelopes have been exquisitely preserved. The humification processes were very reduced, although the leaves probably transited through the litter according to a few unhealed nutrition tracks by detritivorous organisms (likely arthropods) on the cuticle surfaces when examined under a light microscope.

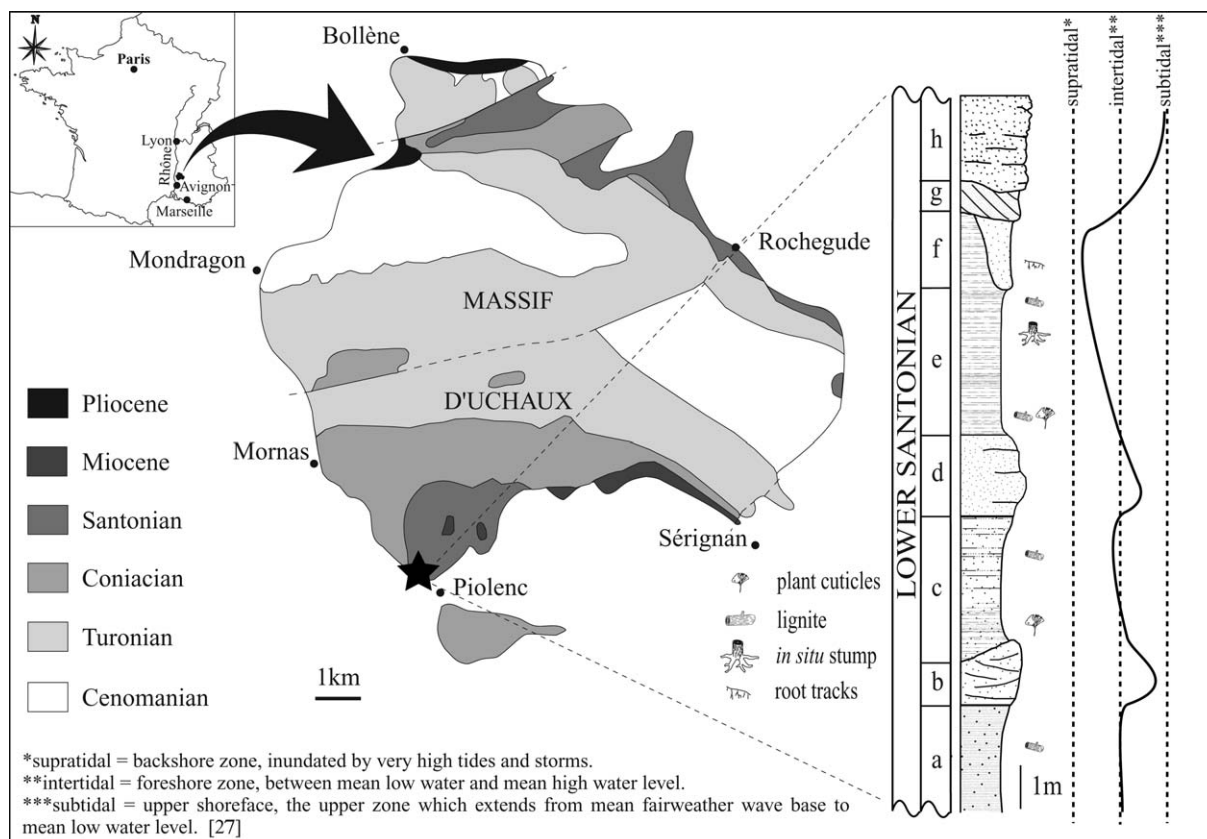


Fig. 1. Simplified geological map of the 'Massif d'Uchaux' (modified from [23]) with location and stratigraphic log of the Piolenc–Saint-Louis exposure. (a) Sandy laminated clay, with lignite and insectiferous amber, intertidal, coastal marshes; (b) sands/sandstones with tangential stratifications, subtidal; (c) sandy laminated clays, with lignite and cuticles, intertidal, coastal marshes; (d) sandstones, subtidal; (e) laminated clays (black shales?), with cuticles and lignite (in situ trunks and stumps), intertidal to supratidal, coastal marshes; (f) sands with root tracks, supratidal; (g) sands, with tangential clayey stratifications, deltaic; (h) sandstones.

Fig. 1. Carte géologique simplifiée du 'Massif d'Uchaux' (modifiée d'après [23]) avec localisation et log stratigraphique de l'affleurement de Piolenc–Saint-Louis. (a) Argiles sableuses feuilletées, à lignite et ambre insectifère, intertidal, marécages côtiers; (b) sables/grès à stratifications obliques, subtidal; (c) argiles sableuses feuilletées, à lignite et cuticules, intertidal, marécages côtiers; (d) grès, subtidal; (e) argiles noires feuilletées, à cuticules et lignite (trons et souches in situ), intertidal à supratidal, marécages côtiers; (f) sables avec niveaux de racines, supratidal; (g) sables interstratifiés de lits argileux obliques, deltaïque; (h) grès.

The presence in the two beds of small leaves (Bennettitale type A: $L = 9$ mm, $w = 1.5$ mm), large leaves (*Laurus* cf. *primigenia*: $L = 98$ mm, $w = 45$ mm), and *Pachypteris* and *Ctenozamites* ramified leafy rachis indicates that there was not or just a low selection during the biostratigraphical processes. The co-occurrence of still branched fronds, of variable (oblong, orbicular or linear) leaf forms, and of very large leaves appears to confirm the proximity between the production and deposit areas. The absence of association with roots or edaphic tracks agree with the

probable parautochthony of the two cuticle assemblages.

Otherwise, the burying was probably rapid, implying a limited contact with the atmosphere. The very fine sandy clays only allowed for a weak percolation of oxidative water during the fossil diagenesis, while, given the content in organic matter in comparison with the sediment volume, the accumulation area was probably anaerobic. The conjunction of these factors led to a reduced diagenetic alteration and, so, to an exquisite preservation of the plant cuticles.

Table 1

Preliminary list of taxa from the Lower Santonian beds of Piolenc (Vaucluse, Sud-Est de la France).

Tableau 1

Liste préliminaire des taxa des niveaux Santonien inférieur de Piolenc (Vaucluse, southeastern France).

Prespermatophytes			Spermatophyta		
Pteridospermatophytina		Cycadophytina	Gymnosperms	Angiosperms	
Corystospermales	Cycadales	Bennettitales		Dicotyledons	Angiosperm types
<i>Pachypteris</i> cf. <i>specifica</i>	<i>Ctenozamites</i> cf. <i>cycadea</i>	Bennettitale type A	<i>Pagiophyllum</i> sp.	Dicotyledon type A	Angiosperm type A
<i>Pachypteris</i> sp.	<i>Ctenis</i> sp.		Gymnosperm type A	cf. <i>Grewia</i> Dicotyledon type B Dicotyledon type C Dicotyledon type D Dicotyledon type E Dicotyledon type F <i>Anonophyllum</i> sp. <i>Sapindus</i> sp. <i>Ficus</i> cf. <i>fredericksburgensis</i> <i>Laurus</i> cf. <i>primigenia</i>	Angiosperm type B Angiosperm type C

5. Palaeoclimatology

From a palynological and sedimentological study, Triat and Médus [35, 36] interpreted the Santonian of Piolenc as a period of tropical alteration under a warmth and humidity optimum. The reef facies development in the Rhodanian and Pyrenean-Provençal Lands consist of other witnesses of a warm sea during this period [23].

In order to confront the suitability between this climate and Piolenc fossil plants, two palaeobotanical methods are used below.

1. The 'nearest living relative method' consists in choosing the extant taxon that have the most numerous features in common with the fossil plant, and considering that both taxa have the same climatic tolerances [1, 7, 20, 21]. *Ficus* cf. *fredericksburgensis* belongs to the Moraceae that are mainly distributed in the tropical to subtropical regions in the present time, but also occur in the temperate regions. The Lauraceae, represented in the assemblage by *Laurus* cf. *primigenia*, mainly grow in the tropical to subtropical regions of Brazil and southeastern Asia. Similarly, *Grewia* (Dicotyledon type A cf. *Grewia*; Tiliaceae) occupies the tropical regions of Africa and Asia. *Sapindus* sp. (Sapindaceae) lives in the tropical regions of Brazil, Australia and southern Africa. The Anonaceae (*Anonophyllum* sp.) are widespread in the tropics [13]. Cycadales grow in

the equatorial regions, almost only under tropical climates with low variations [14]. Bennettitales (Bennettitale type A) are good climatic indicators, because they were restricted to the tropical and subtropical regions [37]. *Pachypteris* (*Pachypteris* cf. *specifica* and *Pachypteris* sp.) was well represented in the tropical-to-subtropical regions, whereas the genus was absent in the warm, temperate areas, indicating a probable sensibility to the temperature variations. In addition, the presence of the genus *Pagiophyllum* and the revolute margins in several of the Angiosperm leaves suggest the occurrence of a dry season in a warm tropical climatic context.

2. The 'foliar physiognomy method' was developed from the results of Bailey & Sinnott [2, 3], who pointed out that the percentage in plant species having entire leaf margins decreases with the temperature (i.e., altitude or latitude). Wolfe [38] and Dilcher [7] established that 86% of the species in the humid tropical forests have entire margins compared to only 10% in the deciduous boreal forests. Additional leaf morphological features (e.g., surface, organization, venation, vein density, base shape, apex shape and texture) have improved the accuracy of the method [8], but the leaf margin remains the most used character because it can be analysed even on fragmentary specimens [39, 40]. From the twenty plant taxa

present, twelve (60%) show entire margins: *Pachypteris* cf. *specifica*, *Pachypteris* sp., *Ctenozamites* cf. *cycadea*, *Ctenis* sp., Bennettitale type A, *Pagiophyllum* sp., *Laurus* cf. *primigenia*, *Anomophyllum* sp., Dicotyledon type C, Dicotyledon type D, Dicotyledon type F, Angiosperm type A. According to Dilcher [7], this may correspond to a warm, humid tropical climate including a dry season. The dry period only may explain the presence of revolute margins in eight of the taxa: Gymnosperm type A, *Ficus* cf. *fredericksburgensis*, Dicotyledon type A cf. *Grewia*, *Sapindus* sp., Dicotyledon type B, Dicotyledon type E, Angiosperm type B, Angiosperm type C. Such a margin is known in many living genera adapted to climatic or edaphic dryness (e.g., *Erica*, *Calluna* and *Casiope* of the Ericaceae [13]).

6. Conclusions

Taphonomical and sedimentological data indicate that the floristic assemblages from the Lower Santonian of Piolenc originated from Angiosperm-dominated local biocoenoses growing around and accumulating in supratidal ponds or marshes on the coast of the Alpine Sea. These ponds evolved in time and space depending on the marine regressive phases, the continental margin stability and their own infillings (i.e., organic matter and sediment accumulation). A high organic productivity is probable under the warm, humid tropical climate with a dry season evidenced from sedimentological, palaeontological and palaeobotanical data. Moreover, the high organic production may lead to the anoxia even in shallow ponds, creating good preservation conditions. Owing to the palaeogeographical setting (i.e., Alpine Sea coast), edaphic or haline constraints cannot be definitively turned down to explain the xeric micro-morphological features. However, no evidence of halophytes has been established from the macroremains studied herein in contrast to the studies of lignites from the intertidal orange sands by Triat and Médus [36] and Malartre [16].

Acknowledgements

We are most grateful to M. Christian Devalque and Dr André Nel (MNHM) for the discovery of the mac-

rofossil plant beds. Our research was financially supported by UMRs 5125 and 6118 of the French CNRS, ECLIPSE program ('Effets du climat sur la biodiversité et les transferts sédimentaires au Jurassique et Crétacé') and of projects Nos. BTE2001-0185-C02-01 and BOS2001-0173 of the Spanish Government.

References

- [1] D.I. Axelrod, H.P. Bailey, Paleotemperature analysis of Tertiary floras, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol* 6 (1969) 163–195.
- [2] I.W. Bailey, E.W. Sinnott, A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates, *Science* 41 (1915) 831–834.
- [3] I.W. Bailey, E.W. Sinnott, The climatic distribution of certain types of Angiosperm, *Am. J. Bot* 3 (1916) 24–39.
- [4] M. Berthelin, D. Pons, Signification des caractères partagés entre Bennettitales et Cycadales. Implications de la découverte d'une Cycadale nouvelle du Cénomaniens de l'Anjou (France), *Ann. Paléontol* 85 (1999) 227–239.
- [5] J. Broutin, D. Pons, Nouvelles précisions sur la morphologie et la phytodermatologie de quelques rameaux de *Frenelopsis* Schenk, C. R. 100^e Congr. Nat. Soc. Sav. Paris sciences 2 (1975) 29–46.
- [6] A. Carpentier, Remarques sur des empreintes de *Frenelopsis* trouvées dans le Campanien inférieur du massif de la Sainte-Baume, *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille* 28 (1937) 5–14.
- [7] D.L. Dilcher, A paleoclimate interpretation of the Eocene Floras of southeastern North America, in: A. Graham (Ed.), *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, London, New York, 1973, pp. 39–59.
- [8] G.E. Dolph, D.L. Dilcher, Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate, *Paleontographica B* 170 (1979) 151–172.
- [9] J.-L. Ducreux, Concentrations uranifères dans des kaolinites et des lignites du Crétacé supérieur rhodanien (France, Sud-Est) : un double modèle d'accumulation syngénétique et de remobilisation épigénétique, *C. R. Acad. Sci. Paris Sér. II* 303 (1986) 1661–1664.
- [10] J.-L. Ducreux, M.-G. Gaillard, E. Samuel, Un gisement à plantes du Turonien supérieur de la Carrière de Sabran, à l'ouest de Bagnols-sur-Cèze (Gard, France). Stratigraphie, sédimentologie, macrorestes végétaux et palynologie, Colloque sur le Turonien, octobre 1981, Paris, *Mém. Mus. Hist. Nat., n.s., sér. C, Science de la Terre* 49 (1982) 71–80.
- [11] P.-H. Fritel, La flore aturienne de Fuveau d'après les matériaux de la collection de Saporta, *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris* 33 (1927) 404–410.
- [12] P.-H. Fritel, Sur deux fruits nouveaux de la flore aturienne de Provence, *C. R. somm. Soc. géol. France* 4–6 (1927) 117–119.
- [13] V.H. Heywood, *Les plantes à fleur* (306 familles de la flore mondiale) 336 p. Nathan, Paris, 1996.
- [14] D.L. Jones, *Cycads of the world, Ancient plants in today's landscape*, The New York Botanical Garden, New York, 312 p.

- [15] L. Laurent, Une empreinte de plante fossile du Turonien d'Allauch, *Bull. Soc. Linn. Provence* 2 (1913) 35–36.
- [16] F. Malartre, Stratigraphie séquentielle du Crétacé supérieur du bassin Vocontien occidental (Sud–Est France), comparaison avec d'autres bassins, *Doc. Lab. Géol. Univ. Claude-Bernard Lyon-1* 131 (1994) 1–219.
- [17] A.-F. Marion, Sur la flore turonienne des environs de Martigues (Bouches–du–Rhône), *C. R. Acad. Sci. Paris* 110 (1890) 1052–1055.
- [18] J. Médus, Une analyse morphologique de quelques populations polliniques du Santonien de Piolenc (France), *Paleontographica B* 130 (1970) 1–11.
- [19] J. Médus, Contribution à la connaissance des associations polliniques du Crétacé terminal dans le Sud–Est de la France et le Nord–Est de l'Espagne, *Rev. Micropaléontol.* 13 (1970) 45–50.
- [20] V. Mosbrugger, The nearest living relative method, in: T.P. Jones, N.P. Rowe (Eds.), *Fossil Plants and Spores: Modern Techniques*, Geol. Soc., London, 1999, pp. 261–265.
- [21] A. Nel, The probabilistic inference of unknown data in phylogenetic analysis, *Mém. Mus. natn. Hist. nat* 173 (1997) 305–327.
- [22] T.T. Nguyen Tu, H. Bocherens, A. Mariotti, F. Baudin, D. Pons, J. Broutin, S. Derrenne, C. Largeau, Ecological distribution of Cenomanian terrestrial plants based on $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol* 145 (1999) 79–93.
- [23] J. Philip, Chapitre Crétacé supérieur, Synthèse géologique du Sud–Est de la France, *Mém. BRGM* 125 (1984) 340–385.
- [24] D. Pons, Les organes reproducteurs de *Frenelopsis alata* (K. Feistm.) Knobloch, Cheirolepidiaceae du Cénomanien de l'Anjou, France, *C. R. 104^e Congr. Nat. Soc. Sav. Bordeaux Sciences* 1 (1979) 209–231.
- [25] D. Pons, C. Vozenin-Serra, Un nouveau bois de Ginkgoales du Cénomanien de l'Anjou, France, *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 147 (1992) 199–213.
- [26] D. Pons, E. Boureau, J. Broutin, Nouvelles études paléobotaniques des environs d'Angers (d'Anjou). I. *Eretmophyllum andegavense* nov. sp., Ginkgoale fossile du Cénomanien de l'Anjou, *Actes 97^e Congr. Nat. Soc. Sav. Nantes Sciences* 4 (1976) 357–369.
- [27] H.G. Reading, J.D. Collinson, Clastic coasts, in: H.G. Reading (Ed.), *Sedimentary environments: processes, facies and stratigraphy*, 3rd edition, Blackwell Science, Oxford, UK, 1996, pp. 160–161.
- [28] G. De Saporta, Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire, *Ann. Sci. nat. Bot., Masson, Paris I* 4^e sér 16 (1862) 309–345.
- [29] G. De Saporta, Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire, *Ann. Sci. nat. Bot., Masson, Paris I* 4^e sér 17 (1862) 191–311.
- [30] G. De Saporta, Sur quelques types de végétaux récemment observés à l'état fossile, *C. R. Acad. Sci. Paris* 94 (1882) 922–924.
- [31] G. De Saporta, Le *Nelumbium provinciale* des lignites crétacés de Fuveau en Provence, *Mém. Paléontol. Soc. géol. France, Paris, t. 1, fasc. 3, mém. 5* (1890) 1–10.
- [32] G. De Saporta, Revue des travaux de paléontologie végétale parus en 1888 ou dans le cours des années précédentes. III, Ère néophytique, *Rev. Gén. Bot* 2 (1890) 176–192 & 225–338.
- [33] A. Toucas, Note sur la succession des zones du terrain crétacé du Beausset et sur leur comparaison avec celle de Martigues, *Bull. Soc. géol. France sér. 3* 19 (1891) 1042–1043.
- [34] A. Toucas, Compte rendu de l'excursion du 29 septembre du Beausset au Castellet et à la Cadière, *Bull. Soc. géol. France sér. 3* 19 (1891) 1057–1062.
- [35] J.-M. Triat, Paléoaltérations dans le Crétacé supérieur de Provence rhodanienne, *Sciences Géologiques, Strasbourg* 68 (1982) 1–202.
- [36] J.-M. Triat, J. Médus, Données sédimentologiques et palynologiques sur le Santonien inférieur gréseux à lignites de Piolenc (Vaucluse), *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser D* 271 (1970) 1256–1259.
- [37] V.A. Vakhrameev, Phytogeography, palaeoclimates and position of continents in the Mesozoic, in: N.F. Hughes (Ed.), *Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth*, Cambridge University Press, Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney, 1991, pp. 242–269.
- [38] J.A. Wolfe, Tertiary climatic fluctuations and method of analysis of Tertiary floras, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 9 (1971) 27–57.
- [39] J.A. Wolfe, A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages, *US Geol. Surv. Bull.* 2040 (1993) 1–71.
- [40] J.A. Wolfe, R.A. Spicer, Fossil leaf character states: multivariate analyses, in: T.P. Jones, N.P. Rowe (Eds.), *Fossil plants and spores: modern techniques*, Geol. Soc. London, 1999, pp. 233–239.