



Available online at [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 4 (2005) 151–165



<http://france.elsevier.com/direct/PALEVO/>

Paléontologie générale (Paléoécologie)

## Apport de données palynologiques à la reconstruction paléoenvironnementale de l'Albo-Cénomaniens des Charentes (Sud-Ouest de la France)

Daniel Peyrot <sup>a,b,\*</sup>, Dominique Jolly <sup>a</sup>, Eduardo Barrón <sup>c</sup>

<sup>a</sup> *Laboratoire de paléoenvironnements, Institut des sciences de l'évolution de Montpellier, université Montpellier-2, place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France*

<sup>b</sup> *Departamento de Biología Vegetal I, Facultad de Biología, Ciudad Universitaria s/n, 28040 Madrid, Espagne*

<sup>c</sup> *Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Ciudad Universitaria s/n, 28040 Madrid, Espagne*

Reçu le 29 juillet 2004 ; accepté le 17 novembre 2004

Disponible sur internet le 31 décembre 2004

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

### Résumé

L'Albo-Cénomaniens des Charentes est marqué par le fort développement de faciès paraliqes argileux, sableux et ligniteux, comportant localement des niveaux propices à la préservation d'assemblages palynologiques. Cette étude concerne le contenu palynologique de six sites préalablement étudiés sur le plan sédimentologique et macropaléontologique et ayant déjà livré d'importants gisements d'ambre fossilifère. Les échantillons étudiés présentent des assemblages dominés par des grains de pollen de conifères (*Araucariacites*, *Classopollis* et *Inaperturopollenites*) et par des spores de Gleicheniaceae et de Schizaeaceae. La présence de grains de pollen d'Angiospermes primitives est décelable dès le début de la série et l'apparition de Normapollen (*Complexiopollis* sp.) est détectée au début du Cénomaniens supérieur. Deux grands types de formations végétales ont pu être envisagés pour décrire la végétation côtière des Charentes à l'Albo-Cénomaniens. D'une part, des forêts dominées par des conifères xérophytes (Cheirolepidiaceae), avec des strates herbacées et arbustives composées par des Bennettiales, des Cycadales et des fougères, comme les Gleicheniaceae et les Schizaeaceae, et, d'autre part, des forêts plus humides, dominées par des Araucariaceae et des Cupressaceae, avec un sous-bois composé majoritairement par des fougères. Une troisième formation végétale riparienne, composée de Ginkgoales et d'Angiospermes primitives, pouvait aussi tenir un rôle important dans les écosystèmes charentais de l'époque. La palynoflore étudiée présente de nombreuses similarités avec celles, datées de la même époque, décrites en Provence, Vendée, Aquitaine ou Sarthe. Cette étude est la première reconstruction de la biodiversité et des changements des paléovégétations en Charentes entre l'Albien terminal et le Cénomaniens supérieur. **Pour citer cet article : D. Peyrot et al., C. R. Palevol 4 (2005).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [daniton@free.fr](mailto:daniton@free.fr) (D. Peyrot).

## Abstract

**Palynological contributions for the palaeoenvironmental reconstruction of the Albo-Cenomanian from the Charentes (SW France).** The Albo-Cenomanian deposits from the Charentes region (SW France) are characterized by the strong development of brackish and estuarine facies with amberiferous lignitic clays and sands. These facies, which occur in six localities previously studied from a sedimentological and macropalaeontological point of view, exhibit well-preserved palynological assemblages. The studied samples have yielded assemblages dominated by pollen grains of conifers of the genera *Araucariacites*, *Classopollis* and *Inaperturopollenites*, as well as fern spores of Gleicheniaceae and Schizaeaceae. The presence of pollen grains of primitive angiosperms is remarkable in Upper Albian and Lower Cenomanian samples. Furthermore, genus *Complexiopollis*, which belongs to the Normapolles Group, has been identified in the Upper Cenomanian sample. The picture of the vegetation of the Charentes was determined by two types of coniferous forests. On the one hand, the coastal areas were inhabited by xerophytic trees belonging to the Cheirolepidiaceae, with a rich undergrowth constituted by bennettitales, cycads and ferns of the families Gleicheniaceae and Schizaeaceae. On the other hand, open formations of Araucariaceae and Cupressaceae developed in wetter places presenting an understory mainly integrated by ferns. A third plant community composed of ginkgoales in association with primitive angiosperms could develop in riparian places. The studied palynoflora has similarities with other ones from Provence, Vendée, Aquitaine, and Sarthe. This study presents the first reconstruction of palaeovegetation biodiversity and changes between the Uppermost Albian and the basal Upper Cenomanian in the Charentes (SW France). **Pour citer cet article :** D. Peyrot et al., C. R. Palevol 4 (2005).

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

**Mots clés :** Palynologie ; Albien–Cénomanien ; Charentes ; Angiospermes primitives ; Paléovégétation ; Paléoenvironnement

**Keywords:** Palynology; Albian–Cenomanian; Charentes; Primitive angiosperms; Palaeovegetation; Palaeoenvironment

## Abridged english version

### Introduction

In the last decade, the Mid-Cretaceous of Charentes (Fig. 1) has been the focus of numerous studies [29–31,33] that have provided new data concerning both marine and terrestrial flora and fauna [31,50,51]. Recently, the discovery of amber yielding a rich palaeobiota [32,36,37] has revealed the Mid-Cretaceous deposits of Charentes as ‘Fossil-Lagerstätten’ [40]. Furthermore, the region has also been the subject of palynological studies [4,5,10], establishing a useful palaeobotanical framework. However, they were focused on the knowledge of the biodiversity of the region during the Cenomanian, though no palaeoenvironmental reconstructions were carried out. Using an up-to-date taxonomy, the present work investigates the palynoflora over a period spanning more than ten millions years (from the Late Albian to the Late Cenomanian), which are considered by various authors as a key period in the evolution of modern ecosystems [9,25,26]. The combination of palynological data presented in this work and the studies of plant megaremaines [19,32,36] allow accurate palaeoenvironmental reconstructions. Moreover,

we emphasize the taxonomical changes of pollen grains of primitive angiosperms during the Late Albian–Late Cenomanian interval.

### Geological setting

The Mid-Cretaceous of the Charentes has been divided in seven lithological units [29–31]. Only four of these (from A to D) have been studied in this work (Fig. 2).

The unit A corresponds to paralic and lagoonal-continental deposits overlying Jurassic sediments attributed to Tithonian age or older. This unit, mainly constituted by sandstones and lignitic clays, can be subdivided in two sub-units, A1 and A2, dated as Upper Albian and Lower Cenomanian, respectively [32]. Unit A has provided woody and leafy remains as well as palynomorphs and is rich in amber [19,32,36].

The unit B, which is divided in three sub-units (B1, B2, B3), is constituted by limestones with several clay intercalations and lignite lenses that present a rich palaeobotanical content [33]. The occurrence of the foraminifera *Orbitolina plana concava* and *O. conica* allowed us to attribute this unit to the Lower Cenomanian [29].

The Middle Cenomanian is characterized by limestones (subunits C1, C2, C3) with rudists, echinoderms, oysters and brachiopods but without plant remains (apart from rare small wood remains).

The lower mid part of the Upper Cenomanian presents two facies: the sub-unit C4 is formed by a sandy and silty limestone with abundant vertebrate and wood remains; the younger unit D, which is formed by marls, contains at its base numerous wood remains, leaves of *Frenelopsis* and palynomorphs. Finally, the upper mid part of the Upper Cenomanian corresponds to oyster and rudist accumulations [50], which do not present plant micro- and megaremaines.

### Results

Sixty-two different sporomorphs have been identified in the samples examined [38,45] in this study. The inferred palynological assemblages are dominated by pollen of conifers (Figs. 3 and 4): *Classopollis* (Cheirolepidiaceae), *Araucariacites* (Araucariaceae) and *Inaperturopollenites* (Cupressaceae). In contrast, bisaccate pollen grains (*Alisporites* or *Podocarpicidites*) have a very small representation. Furthermore, the spores of vascular cryptogams present a good diversity and various families of ferns are well represented (Fig. 3). This is the case of the Gleicheniaceae by *Gleicheniidites* and *Ornamentifera* and Schizaeaceae by the genera *Appendicisporites*, *Cicatricosisporites*, and *Reticulosporis*.

The presence of pollen grains of primitive angiosperms in all the studied samples is relevant. Indeed, an increase in their representation is noticeable in the Charentes between the Late Albian and the Late Cenomanian. The presence of *Clavatipollenites* and *Brenneripollis* as well as a marked increase of tricolpate grains (*Tricolpites*, *Psilatricolpites*, *Striatopollis*) along the series illustrates clearly this trend.

In addition, *Afropollis* [13] and *Stellatopollis*, two genera related to angiosperms with Gondwanian affinities, have been identified in various samples. In the unit D of the Île Madame, the presence of Normapolles has been detected.

### Discussion

The palynoflora of Charentes (Table 1) is similar to other ones observed elsewhere for the Mid-Cretaceous

period [6,8,11,21–23,27,28,34,35,42–44,47,49]. The presence of *Microreticulatisporites* spp. and *Camaronosporites insignis* has allowed us to confirm the Albian–Cenomanian age of the studied outcrops [24]. In addition, the palynological assemblages described in Charentes, and particularly the representation of pollen grains of angiosperms, could be correlated with the North American palynofloras from the Potomac Formation [8,11,12]. Thus, the presence of a high diversity of tricolpate (*Tricolpites*, *Psilatricolpites*) as well as monosulcate (*Clavatipollenites*, *Brenneripollis*) pollen grains [52] at the bottom of the series (sub-unit A1 of Cadeuil and sub-unit A1 of Archingeay) related it to the zone II defined by Brenner [8,11,12]. In the same way, the unit D of Île Madame, with representatives of Normapolles [16,17,34,41], correlated with the zone IV.

This preliminary palynological study has provided a picture of the Mid-Cretaceous coastal palaeovegetation from Charentes. During the Late Albian–Late Cenomanian interval, the environments were dominated by two different types of plant communities:

- the coastal and xeric zones were occupied by forests of xerophytic conifers (Cheirolepidiaceae) [2,3,7,18,23,53], with an understory composed of bennettitales, cycads and ferns adapted to these stressful conditions;
- the wetter environments were dominated by open forests of conifers (Araucariaceae and Cupressaceae) [1,6] with the development of a rich understory composed of ferns and cycads [48].

Finally, a third plant community constituted by ginkgoales [14,39] and primitive angiosperms [15,46] could develop in riparian places, presenting an undergrowth composed of ferns and lycophytes.

## 1. Introduction

Le Crétacé est une période clé pour comprendre l'évolution des écosystèmes modernes [9]. Cette période est en effet caractérisée par un renouvellement floristique majeur, se traduisant par l'émergence et la diversification des plantes à fleurs, au détriment d'autres grands groupes de plantes, tels que les conifères et les fougères. La diminution du rôle joué dans les écosystèmes par les représentants de ces groupes, voire la disparition de nombre d'entre eux (Bennettitales, Czeka-

novskiales, Cheirolepidiaceae...), s'insère dans un processus qui a abouti à la mise en place d'une végétation moderne, dominée par les Angiospermes. Selon Lidgard et Crane [25] et Lupia et al. [26], la première grande diversification des Angiospermes est survenue durant l'Albo-Cénomaniens et s'avère être une étape décisive dans l'évolution de la végétation et des écosystèmes terrestres. Ce changement est très bien documenté d'un point de vue palynologique et l'on observe, ainsi, l'augmentation tant quantitative que qualitative de la représentation des grains de pollen d'Angiospermes dans les différents assemblages étudiés tout au long de la période. Cette tendance s'accompagne, de plus, d'un changement progressif de la morphologie des grains de pollen d'Angiospermes, les formes primitives (telles que *Afropollis*, *Clavatipollenites*) étant graduellement remplacées par des formes dérivées (*Tricolpites*, *Normapollen*).

L'Albo-Cénomaniens des Charentes apparaît comme un registre privilégié pour appréhender la structuration des écosystèmes végétaux crétacés, et notamment le développement des Angiospermes. En effet, au cours

de ces dix dernières années, les terrains albiens supérieurs et cénomaniens des Charentes ont fait l'objet de nombreuses études [29–33], qui apportent des informations complémentaires sur les faunes et les flores de l'Albo-Cénomaniens. À ce titre, les études des faunes marines et terrestres [31,33,50,51] ainsi que des macrorestes ligneux et des cuticules [19,36] ont fourni une masse conséquente de données paléoenvironnementales. La région a, de plus, fait l'objet d'études palynologiques préliminaires, qui ont posé les bases du contexte paléobotanique [5,10], mais n'ont pas abordé l'aspect paléoenvironnemental.

Les sites charentais qui font l'objet de la présente caractérisation palynologique sont, de surcroît, exceptionnels, pour avoir livré une quantité remarquable d'ambre fossilifère. En effet, un nombre très réduit de gisements de ce type est actuellement connu [20,36]. Datés de l'Albo-Cénomaniens, les gisements charentais se comptent donc parmi les plus vieux sites à ambre décrits à ce jour [32,36,37]. De par leur exceptionnelle valeur taphonomique, les sites à ambre insectifère de

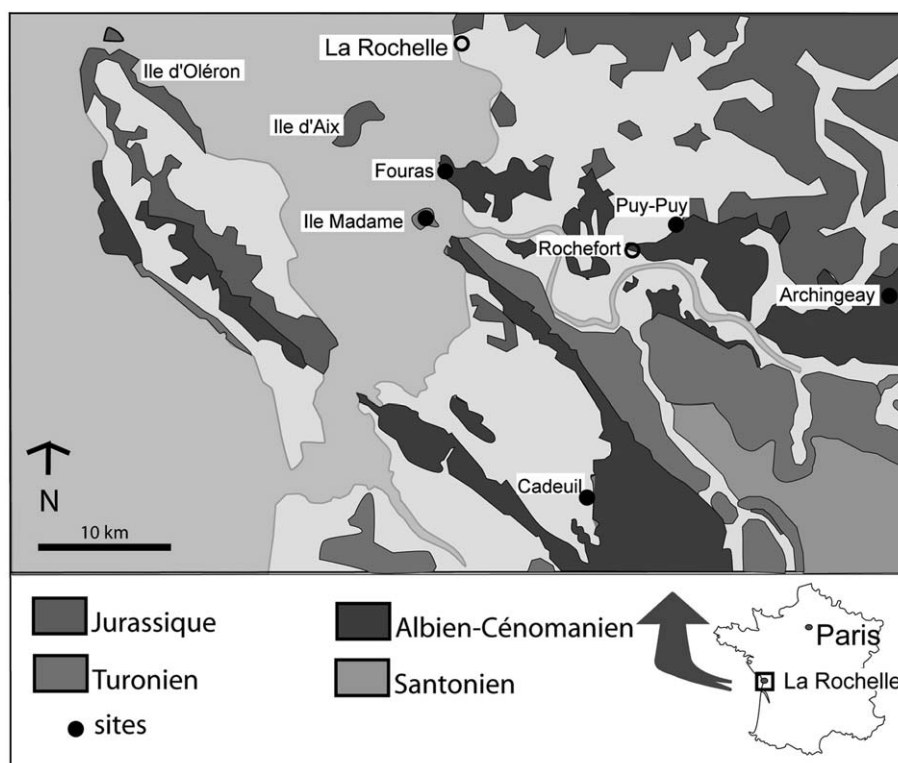


Fig. 1. Cadre géologique simplifié du domaine nord occidental de Charente-Maritime (modifié de [36]).

Figure 1. Simplified geological setting of northwestern Charente-Maritime, France (adapted from [36]).

Charentes méritent ainsi la dénomination de « Fossil-Lagerstätten », introduite par Seilacher [40].

La présente étude apporte un regard synthétique sur la biodiversité des flores albo-cénomaniennes des Charentes, et notamment sur l'évolution de la part des Angiospermes dans les assemblages palynologiques de l'intervalle Albien supérieur–Cénomaniens supérieur.

## 2. Cadre géologique et macropaléontologique

La Charente maritime (bordure septentrionale du Bassin aquitain) est une région privilégiée pour l'étude des affleurements albo-cénomaniens (Fig. 1).

Moreau [29,30] a séparé la série sédimentaire de Charentes en sept unités lithologiques : les unités A et B correspondant à l'Albien supérieur et au Cénomaniens inférieur, l'unité C au Cénomaniens moyen et les unités D à G au Cénomaniens supérieur (Fig. 2). De la même façon, les différentes unités se voient elles-mêmes subdivisées en sous-unités, selon les conditions lithologiques localement rencontrées. Plus récemment, Néraudeau et al. [31] ont affiné le découpage lithostratigraphique de la série, qui se divise désormais en 20 niveaux lithologiques.

L'unité A, la plus basale, correspond à des dépôts paraliques reposant en discordance sur un substrat jurassique plus ou moins érodé, daté du Tithonien et quelquefois plus âgé (Kimméridgien, voire Oxfordien). Cette unité est un complexe argilo-sableux lignitifère et a déjà délivré de nombreux macrorestes terrestres et marins. Elle se divise en deux sous-unités A1 et A2, qui se différencient en fonction de leur granulométrie. La sous-unité inférieure (A1), à granulométrie hétérométrique, est caractérisée par une base lignitifère et par sa richesse en ambre, bois et fragments de feuilles [19,32,36]. La sous-unité A2 est composée de sables à granulométrie plus homogène, avec localement des bancs gréseux bioturbés, mais toujours avec une teneur en bois et en ambre beaucoup moins importante que la sous-unité A1. Au sommet de cette seconde sous-unité, se trouve généralement un niveau lenticulaire de marnes feuilletées, de taille variable, pouvant contenir divers micro- et macrorestes végétaux. La sous-unité A1 a été datée de l'Albien terminal et la sous-unité A2 du Cénomaniens inférieur [32]. Au-dessus de l'unité A, la nature carbonatée et biodétritique des sédiments permet de distinguer clairement l'unité B. Cette dernière

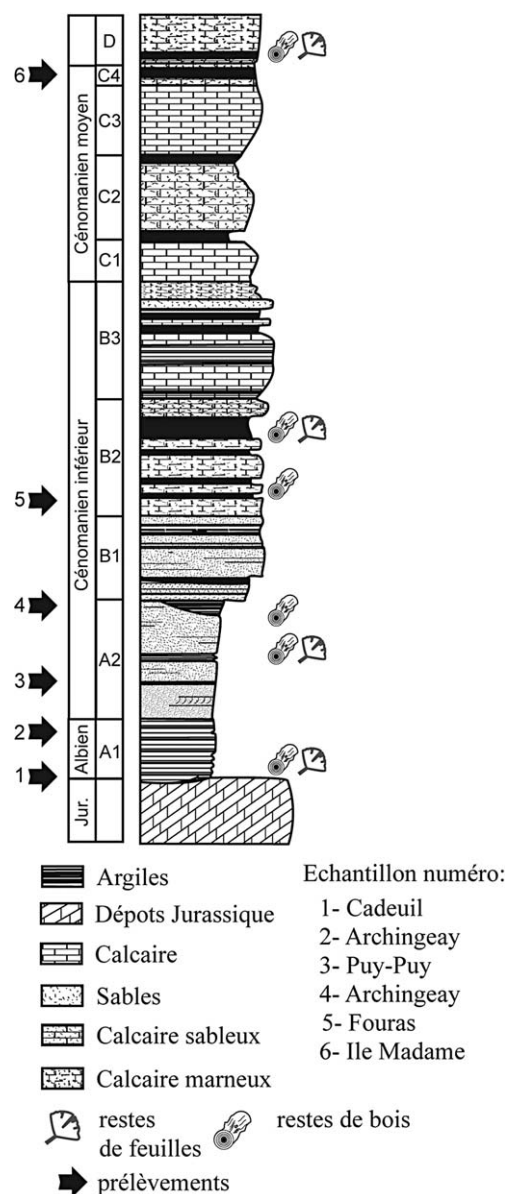


Fig. 2. Coupe stratigraphique synthétique.

Figure 2. Synthetic stratigraphic section.

est constituée à sa base par des faluns et des calcaires gréso-bioclastiques parfois lignitifères et devient plus calcaire vers son sommet, mais est régulièrement interrompue par des feuilletés argileux. L'unité B peut être subdivisée en trois sous-unités, selon l'importance relative des carbonates. L'unité B1 correspond à un calcaire sableux et bioclastique et a été datée du Cénomaniens inférieur par Moreau [29], grâce à la présence de

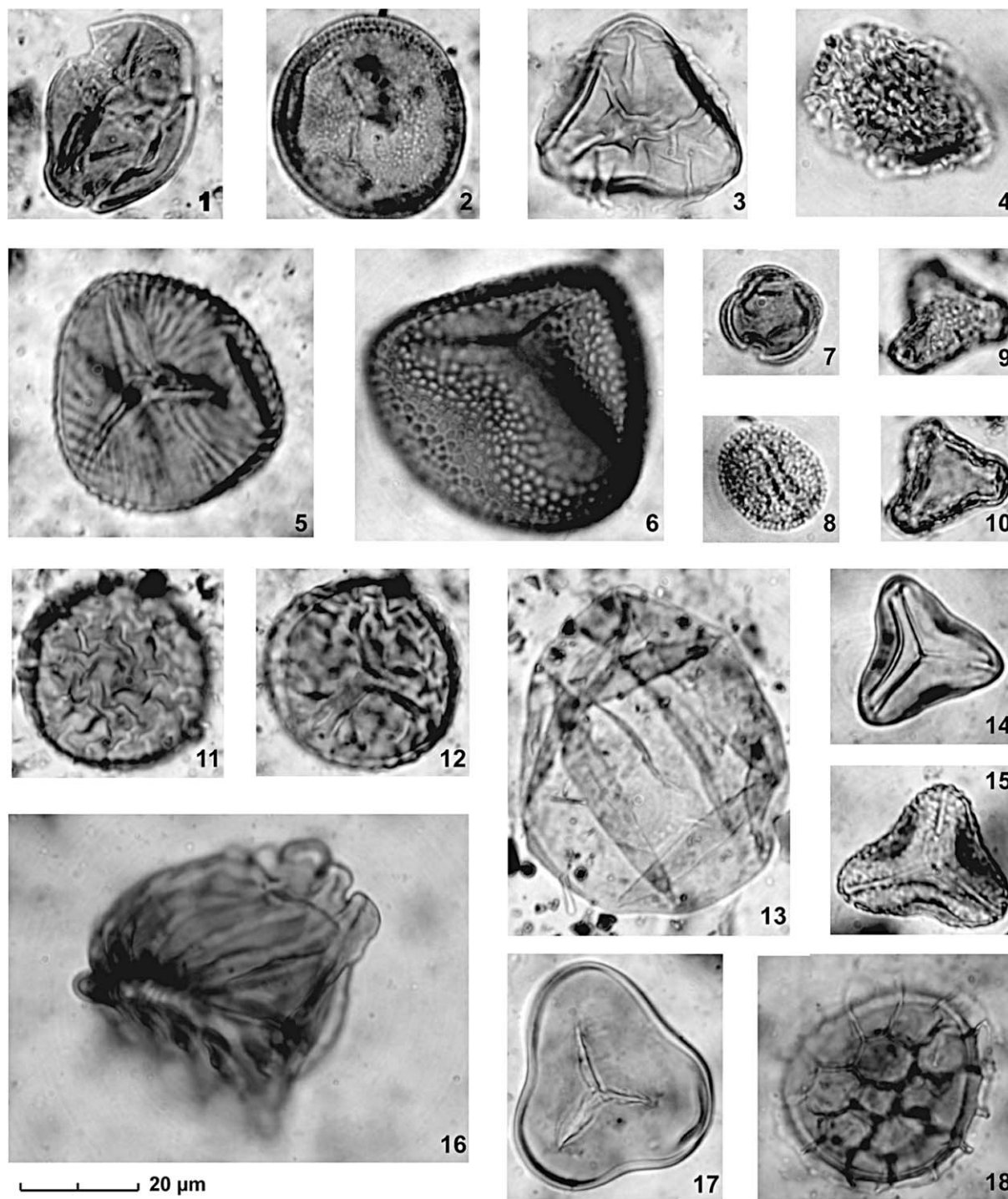


Fig. 3. 1. *Classopollis classoides* Pflug 1953, lame CM501, sous-unité A1, Cadeuil. 2. *Classopollis major* Groot & Groot 1962, lame CM505, Fouras. 3. *Retitriletes anulatus* Pierce 1961. Mise au point superficielle, lame CM502, sous-unité A1, Archingeay. 4. *Afropollis jardinus* (Brenner) Doyle, Jardin & Doerenkamp 1982, lame CM501, sous-unité A1, Cadeuil. 5. *Cicatricosisporites venustus* Deák 1963, lame CM502,

deux foraminifères (*Orbitolina plana concava* et *O. conica*). L'unité B2 est définie à sa base par des argiles feuilletées et des sables glauconieux, et devient plus carbonatée à son sommet. Cette sous-unité est caractérisée par une teneur élevée en débris végétaux, généralement rencontrés dans des lentilles lignitifères. La sous-unité B3, plus hétérogène, consiste en une alternance de bancs calcaires métriques et d'interbancs argileux, peu épais.

Ensuite, le Cénomaniens moyen se trouve caractérisé par d'épais dépôts carbonatés (sous-unité C1, C2, C3), à cachet plus ou moins récifal, comprenant une forte représentation de bivalves marins et, notamment, de très nombreux rudistes. La partie moyenne du sous-étage, à la base de la sous-unité C2, est marquée par un niveau plus marneux et bioturbé, comprenant de petits fragments de bois.

Le Cénomaniens supérieur montre une grande diversité de faciès, depuis les niveaux basaux silto-gréseux à bioclastiques des sous-unités C4 et D, relativement riches en macrorestes végétaux (bois d'Araucariaceae, rameaux de *Frenelopsis*), jusqu'aux calcaires crayeux et aux argilites du Cénomaniens terminal de la sous-unité G2, en passant par plusieurs niveaux lumachelliques d'huîtres (exogyres, pycnodontes, alectryonies) dans les sous-unités E et F et dans la sous-unité G1 [50].

Les études paléontologiques menées sur l'Albo-Cénomaniens charentais ont mis en évidence une riche faune fossile composée, d'invertébrés marins (en particulier échinides [31] et huîtres [50]), de nombreux vertébrés marins et terrestres (reptiles, sélaciens [33,51]), ainsi qu'une grande variété d'arthropodes, préservés dans l'ambre [32,33,36].

Parallèlement, si les études palynologiques restent peu nombreuses [5,10,30,32], différentes études paléobotaniques ont été menées sur des feuilles conservées en compression et en impression [19], ainsi que sur des cuticules et des bois fossiles [19,36]. Ces derniers, très abondants dans les milieux albiens et cénomaniens inférieurs, sont caractérisés par la prédominance des genres *Podocarpoxylon* (Podocarpaceae ?), *Protopodocarpoxylon* et *Brachyoxylon* (Cheirolepidiaceae ?). Outre les conifères, le genre *Gingkoxylon* est également signalé par un seul échantillon [36].

Tous ces résultats ont permis d'établir un cadre préliminaire à la reconstruction des paléovégétations de l'époque.

### 3. Matériels et Méthodes

Six échantillons (notés de 1 à 6) font l'objet de cette étude. Ils proviennent de cinq localités distinctes et ont été prélevés dans quatre des sous-unités lithostratigraphiques

sous-unité A1, Archingeay. **6.** *Microreticulatisporites urkuticus* (Deák 1964) Ravn 1986, lame CM504, sous-unité A2, Archingeay. **7.** *Quadricolpites* sp. A, lame CM505, sous-unité B2, Fouras. **8.** *Clavatipollenites hughesii* Couper 1958, lame CM502, sous-unité A1, Archingeay. **9.** *Complexiopollis* cf. *C. vulgaris* (Groot & Groot) Groot & Krutzsch 1967. Mise au point superficielle, lame CM506, sous-unité c4, île Madame. **10.** *Complexiopollis* cf. *C. vulgaris* (Groot & Groot) Groot & Krutzsch 1967. mise au point médiane, lame CM506, sous-unité c4, île Madame. **11.** *Camarazonosporites* cf. *C. insignis* Norris 1967. Mise au point superficielle sur la face distale, lame CM502, sous-unité A1, Archingeay. **12.** *Camarazonosporites* cf. *C. insignis* Norris 1967. Mise au point profonde sur la face proximale, lame CM502, sous-unité A1, Archingeay. **13.** *Inaperturopollenites limbatus* Balme 1957, lame CM505, sous-unité B2, Fouras. **14.** *Gleicheniidites senonicus* Ross 1949, lame CM502, sous-unité A1, Archingeay. **15.** *Concavissimisporites subgranulosus* (Couper) Pocock 1970, lame CM501, sous-unité A1, Cadeuil. **16.** *Appendicisporites matesovae* (Bolkovitina) Norris 1967, lame CM505, sous-unité B2, Fouras. **17.** *Deltoidospora mesozoica* (Thiergart) Schuurman 1977, lame CM502, sous-unité A1, Archingeay. **18.** *Retitriletes austroclavitudites* (Cookson) Döring et al. in Krutzsch 1963, lame CM505, sous-unité B2, Fouras.

Figure 3. **1.** *Classopollis classoides* Pflug 1953, No. CM501, sub-unit A1, Cadeuil. **2.** *Classopollis major* Groot & Groot 1962, No. CM505, sub-unit B2, Fouras. **3.** *Retitriletes anulatus* Pierce 1961, No. CM502, sub-unit A1, Archingeay. **4.** *Afropollis jardinus* (Brenner) Doyle, Jardin & Doerenkamp 1982, No. CM501, sub-unit A1, Cadeuil. **5.** *Cicatricosisporites venustus* Deák 1963, No. CM502, sub-unit A1, Archingeay. **6.** *Microreticulatisporites urkuticus* (Deák 1964) Ravn 1986, No. CM504, sub-unit A2, Archingeay. **7.** *Quadricolpites* sp. A, No. CM505, sub-unit B2, Fouras. **8.** *Clavatipollenites hughesii* Couper 1958, No. CM502, sub-unit A1, Archingeay. **9.** *Complexiopollis* cf. *C. vulgaris* (Groot & Groot) Groot & Krutzsch 1967, No. CM506, sub-unit C4, Île Madame. **10.** *Complexiopollis* cf. *C. vulgaris* (Groot & Groot) Groot & Krutzsch 1967, No. CM506, sub-unit C4, Île Madame. **11.** *Camarazonosporites* cf. *C. insignis* Norris 1967, No. CM502, sub-unit A1, Archingeay. **12.** *Camarazonosporites* cf. *C. insignis* Norris 1967, No. CM502, sub-unit A1, Archingeay. **13.** *Inaperturopollenites dubius* (Potonié & Wenitz) ex Thomson & Pflug 1953. **14.** *Gleicheniidites senonicus* Ross 1949. **15.** *Concavissimisporites subgranulosus* (Couper) Pocock 1970, No. CM501, sub-unit A1, Cadeuil. **16.** *Appendicisporites matesovae* (Bolkovitina) Norris 1967, No. CM505, sub-unit B2, Fouras. **17.** *Deltoidospora mesozoica* (Thiergart) Schuurman 1977, No. CM502, sub-unit A1, Archingeay. **18.** *Retitriletes austroclavitudites* (Cookson) Döring et al. in Krutzsch 1963, No. CM505, sub-unit B2, Fouras.

phiques (A1, A2, B2, D) précédemment évoquées (Fig. 2) :

- échantillon n° 1 : sous-unité A1 de Cadeuil ; Albien terminal ;
- échantillon n° 2 : sous-unité A1 d'Archingeay ; Albien terminal ;
- échantillon n° 3 : sous-unité A2 de Puy-Puy ; Cénomanién basal ;
- échantillon n° 4 : sous-unité A2 d'Archingeay ; Cénomanién basal ;
- échantillon n° 5 : sous-unité B2 de Fouras ; Cénomanién inférieur médian ;
- échantillon n° 6 : sous-unité D de l'île Madame ; base du Cénomanién supérieur.

La préparation des échantillons a été réalisée en suivant le protocole établi par Phipps et Playford [38]. Tous les échantillons collectés ont d'abord été broyés dans un mortier, puis dissous dans une solution d'acide chlorhydrique (7%). Après 24 h de ce traitement, les échantillons ont été lavés plusieurs fois à l'eau distillée, chaque lavage étant suivi par une centrifugation (8 min à 2000 tr/mn ?). Les culots ont ensuite été placés dans des tubes plastiques pour subir un traitement à l'acide fluorhydrique (70%) durant 12 h. Les échantillons s'étant révélés lignitifères ont subi un traitement à l'hydroxyde de potassium, puis une filtration sur un filtre de 180 µm, permettant l'élimination des macrorestes. Finalement, les échantillons ont été montés entre lame et lamelle en utilisant la glycérine comme milieu de montage. Toutes les préparations ont été réalisées dans un laboratoire surpressurisé, afin d'éviter les risques de contamination par du pollen récent.

Les spécimens illustrés dans la Fig. 3 ont été photographiés avec un appareil photo numérique Nikon Coolpix 995 monté sur le tube monoculaire d'un microscope Leica DMLB.

#### 4. Résultats

Soixante-deux sporomorphes (Tableau 1) ont été identifiés dans les différents faciès margino-littoraux charentais (Fig. 3). Des six échantillons collectés dans le cadre de cette étude, les n°s 1 (A1, Cadeuil), 2 (A1, Archingeay) et 4 (A2, Archingeay) possédaient une abondance palynologique suffisante pour permettre une analyse quantitative. L'échantillon n° 3 de Puy-Puy (A2) ne contenait, quant à lui, aucun palynomorphe.

La nature des sédiments n'a pas autorisé une bonne préservation du matériel organique. De la même manière, les échantillons 5 (B2, Fouras) et 6 (D, île Madame) ont été collectés dans des couches gréseuses inadéquates. L'échantillon n° 6 (île Madame) s'est révélé ainsi d'une extrême pauvreté palynologique, mais garde cependant une importance biostratigraphique considérable, grâce à la présence de sporomorphes caractéristiques.

Les échantillons analysés dans cette étude ont révélé une palynoflore dominée par les grains de pollen de conifères. *Classopollis*, *Araucariacites* et *Inaperturopollenites* sont des genres particulièrement abondants (Fig. 3 : 1, 2, 13). En comparaison, les grains de pollen biséqués (*Alisporites* et *Podocarpidites*) sont caractérisés par leur très faible abondance. Les spores représentent sans conteste le groupe palynologique le plus diversifié en Charentes (Fig. 3 : 7, 15). Certaines familles, comme les Gleicheniaceae (*Gleicheniidites*, *Ornamentifera*, *Plicifera*) (Fig. 3 : 14) et les Schizaeaceae (*Appendicisporites*, *Cicatricosisporites*, *Contignisporites*, *Reticulosporis*) (Fig. 3 : 5, 16), sont d'ailleurs très largement représentées.

Les grains de pollen d'Angiospermes analysés sur les sites margino-littoraux charentais fournissent une bonne illustration de la diversification rapide dont les plantes à fleurs ont été l'objet. Les grains monosulqués, caractéristiques des Angiospermes primitives [52], sont les plus abondants. La présence de *Clavatipollenites* et *Brenneripollis* (Fig. 3 : 8) est d'ailleurs observée dès la partie inférieure de la série. *Afropollis* et *Stellatopollis*, deux genres attribués à des Angiospermes d'affinités gondwaniennes, ont également été identifiés au niveau des unités basales de la série (Fig. 3 : 4). De plus, une nette augmentation des grains de pollen tricolpés (*Tricolpites*, *Psilatricolpites*, *Striatopollis*) a été observée tout au long de la série. Enfin, la présence de Normapolles dans la sous-unité D de l'île Madame a aussi été remarquée.

Les résultats semi-quantitatifs sont résumés dans le Tableau 1, où les taxa se trouvent classés selon la classification donnée par Taylor et Taylor [45].

#### 5. Discussion

##### 5.1. Corrélations palynologiques

Les assemblages palynologiques provenant des différents faciès margino-littoraux charentais présentent



Tableau 1

Étude semi-quantitative des taxa décrits. Localités d'échantillonnage : **1**, Cadeuil ; **2**, Archingeay ; **3**, Puy-Puy ; **4**, Archingeay ; **5**, Fouras ; **6**, île Madame. Pourcentages : sporomorphe non rencontré —, ponctuel ✓, rare  $\delta$  (< 5%), commun  $\lambda$  (5–15%), abondant  $\lambda\lambda$  (> 15%)

Table 1

Semiquantitative analysis of the determined taxa. Sampling localities: **1**, Cadeuil ; **2**, Archingeay ; **3**, Puy-Puy ; **4**, Archingeay ; **5**, Fouras ; **6**, Île Madame. Percentages : non encountered sporomorph —, punctua ✓, rare  $\delta$  (< 5%), common  $\lambda$  (5–15%), abundant  $\lambda\lambda$  (> 15%)

	1	2	3	4	5	6
<b>Lycophyta</b>						
<i>Camarazonosporites</i> cf. <i>C. insignis</i> Norris 1967	—	$\delta$	—	$\delta$	$\delta$	✓
<i>Densoisporites velatus</i> Weyland & Krieger 1953	—	—	—	—	✓	—
<i>Retitriletes anulatus</i> Pierce 1961	✓	✓	—	✓	✓	—
<i>Retitriletes austroclavitudites</i> (Cookson) Döring et al. in Krutzsch 1963	—	—	—	—	✓	—
<b>Division Pteridophyta</b>						
<i>Appendicisporites baconicus</i> (Deák) Srivastava 1975	—	—	—	—	✓	—
<i>Appendicisporites matesovae</i> (Bolkovitina) Norris 1967	—	—	—	—	✓	—
<i>Appendicisporites</i> cf. <i>A. tricornitatus</i> Weyland & Greifeld 1953	—	$\delta$	—	✓	—	—
<i>Appendicisporites stylosus</i> (Thiegart) Déak 1963	—	✓	—	—	✓	—
<i>Biretisporites potonieii</i> Delcourt & Sprumont 1955	$\delta$	$\delta$	—	$\delta$	$\delta$	—
<i>Cicatricosisporites venustus</i> Deák 1963	$\delta$	$\delta$	—	$\delta$	$\delta$	✓
<i>Contignisporites</i> sp.	—	—	—	—	✓	—
<i>Concavissimisporites subgranulosus</i> (Couper 1958) Pocock 1970	$\delta$	—	—	—	—	✓
<i>Deltoidospora mesozoica</i> (Thiegart) Schuurman 1977	$\delta$	$\delta$	—	$\delta$	$\delta$	—
<i>Deltoidospora minor</i> (Couper) Pocock 1970	—	—	—	✓	—	—
<i>Dictyophyllidites harrisii</i> Couper 1958	$\delta$	$\delta$	—	$\delta$	$\delta$	✓
<i>Gleicheniidites</i> cf. <i>G. circinidites</i> (Cookson) Dettmann 1963	—	✓	—	—	—	—
<i>Gleicheniidites senonicus</i> Ross 1949	$\lambda$	$\lambda$	—	$\lambda$	$\lambda$	$\delta$
<i>Klukisporites</i> sp.	—	—	—	—	✓	—
<i>Laevigatosporites</i> sp.	$\delta$	$\delta$	—	$\delta$	$\delta$	✓
<i>Microreticulatisporites sacali</i> (Deák and Combaz) Ravn 1986	$\delta$	—	—	$\delta$	$\delta$	✓
<i>Microreticulatisporites urkuticus</i> (Deák 1964) Ravn 1986	—	—	—	✓	—	—
<i>Punctatisporites</i> sp.	—	—	—	✓	—	—
<i>Ornamentifera</i> sp.	$\delta$	$\delta$	—	$\delta$	$\delta$	—
<i>Osmundacidites wellmanii</i> Couper 1953	✓	$\delta$	—	✓	✓	—
<i>Peromonolites allenensis</i> Brenner 1963	$\delta$	$\lambda$	—	$\delta$	$\delta$	—
<i>Pilososporites</i> sp. Delcourt & Sprumont 1955	—	—	—	✓	—	—
<i>Plicifera</i> sp.	$\delta$	$\delta$	—	$\delta$	$\delta$	—
<i>Reticulosporis gallicus</i> Deák & Combaz 1968	$\delta$	$\delta$	—	$\delta$	$\delta$	—
<i>Sestrosporites</i> (al. <i>Foveotriletes</i> ) <i>irregularatus</i> (Couper 1958) Dettmann 1963	$\delta$	$\delta$	—	$\delta$	$\delta$	—
<i>Todisporites minor</i> Couper 1958	$\delta$	$\delta$	—	$\delta$	$\delta$	—
<i>Undulatisporites</i> sp.	—	—	—	✓	—	—
<b>Coniferophyta</b>						
<i>Alisporites</i> sp.	—	$\delta$	—	$\delta$	✓	✓
<i>Araucariacites australis</i> Cookson 1947	$\lambda\lambda$	$\delta$	—	$\lambda$	$\lambda$	—
<i>Circulina parva</i> Brenner 1963	—	$\delta$	—	—	—	—
<i>Classopollis classoides</i> Pflug 1953	$\delta$	$\lambda\lambda$	—	$\lambda\lambda$	$\lambda\lambda$	✓
<i>Classopollis major</i> Groot & Groot 1962	—	—	—	—	✓	—
<i>Classopollis torosus</i> (Reissinger) Couper 1958	—	—	—	✓	—	—
<i>Eucommiidites minor</i> Groot & Penny 1960	—	—	—	✓	—	—
<i>Eucommiidites troedssonii</i> (Erdtman) Couper 1958	✓	$\delta$	—	$\delta$	$\delta$	—
<i>Inaperturopollenites limbatus</i> Balme 1957	—	$\delta$	—	—	—	—
<i>Inaperturopollenites</i> sp.	$\lambda\lambda$	$\lambda\lambda$	—	$\lambda\lambda$	$\lambda\lambda$	$\delta$
<i>Podocarpidites potomacensis</i> Brenner 1963	—	—	—	✓	✓	—

(suite page suivante)

Tableau 1  
(suite)

	1	2	3	4	5	6
<b>Cycadophyta/Ginkgophyta</b>						
<i>Monosulcites</i> sp./ <i>Cycadopites</i> sp.	λ	λ	—	λ	λ	—
<b>Gnetophyta</b>						
<i>Ephedripites</i> sp.	—	δ	—	—	—	—
<b>Magnoliophyta</b>						
<i>Afropollis</i> sp.	✓	✓	—	✓	✓	—
<i>Asteropollis</i> sp.	—	✓	—	—	—	—
<i>Brenneripollis</i> cf. <i>B. pellitus</i> Juhász & Góczán 1984	—	δ	—	δ	δ	—
<i>Brenneripollis</i> cf. <i>B. reticulatus</i> (Brenner 1963) Juhász & Góczán 1984	—	—	—	✓	—	—
<i>Brenneripollis</i> sp. cf. <i>Clavatricolpites</i> sp.	δ	✓	—	✓	✓	✓
<i>Clavatiipollenites</i> cf. <i>C. rotundus</i> (Kemp) Laing 1975	—	—	—	—	—	✓
<i>Clavatiipollenites hughesii</i> Couper 1958	δ	δ	—	—	δ	✓
<i>Complexiipollis</i> cf. <i>C. vulgaris</i> (Groot & Groot) Groot & Krutzsch 1967	—	—	—	—	—	δ
<i>Foveomonocolpites</i> sp.	—	—	—	✓	—	—
<i>Liliacidites</i> sp.	—	—	—	δ	δ	—
<i>Psilatricolpites</i> sp. cf. <i>Psilatricolporites</i> sp.	—	✓	—	δ	δ	—
<i>Quadricolpites</i> sp.	—	—	—	—	✓	—
<i>Stellatopollis</i> cf. <i>S. barghoornii</i> Doyle 1976	—	—	—	✓	—	—
<i>Striatopollis</i> cf. <i>S. sarstedtensis</i> Krutzsch 1959	—	—	—	—	δ	—
<i>Tricolpites</i> cf. <i>T. exiguiexemplum</i> Laing 1975 cf. <i>Tricolpites</i> sp. In Azéma, Durand & Médus 1962	✓	δ	—	—	—	—
	—	—	—	✓	—	—

de nombreuses similarités avec les assemblages français contemporains, décrits par Médus et Pons en Provence [27], par Médus et Triat au niveau de Laudun (Gard) [28] et par Azéma et al. [4,5] pour les sites de Vendée, d'Aquitaine et de Sarthe. On dénote ainsi la présence de spores muronnées ou réticulées comme *Cicatricosisporites venustus*, *Appendicisporites* spp. ou *Microreticulatisporites* spp. (Fig. 3 : 5, 6, 16) et de spores trilètes lisses telles que *Gleicheniidites senonicus* ou *Deltoidospora mesozoica* (Fig. 3 : 14, 17) dans tous ces assemblages.

De grandes similitudes existent aussi avec d'autres palynoflores européennes. Ainsi, les assemblages palynologiques décrits dans le Bassin lusitanien (Portugal) [21,47], au niveau du Maestrazgo (Espagne) [42–44] et dans le Bassin basco-cantabrique (Espagne) [6] indiquent la présence des mêmes taxa durant le Crétacé inférieur. Dans une moindre mesure, les assemblages charentais se rapprochent aussi de ceux décrits pour l'Albien–Cénomani en Hongrie [23] et au niveau du bassin de Bohême [34].

D'un point de vue qualitatif, on dénote l'absence de genres tels que *Trilobosporites* ou *Patellasporites*, habi-

tuellement bien représentés dans tout le Crétacé Inférieur européen.

Les spores de Schizaeaceae sont importantes d'un point de vue biostratigraphique. Selon Leereveld et al. [24], *Cicatricosisporites venustus* et *Appendicisporites baonicus* possèdent une distribution stratigraphique s'étendant du Barrémien supérieur au Cénomani en Europe. De la même façon, la présence de *Microreticulatisporites* spp. ou *Camarozonosporites insignis* (Fig. 3 : 11, 12) caractérise cette période, et plus particulièrement l'Albo-Cénomani européen.

En ce qui concerne les grains de pollen, la présence des genres de conifères *Inaperturopollenites*, *Classopollis* et *Araucariacites* est commune en Europe durant la période étudiée et ne permet pas l'établissement de correspondances palynostratigraphiques. En revanche, les grains de pollen d'Angiospermes permettent d'établir de bonnes corrélations biostratigraphiques. Selon Leereveld et al. [24], la présence de *Brenneripollis* spp. n'est observé en Europe qu'à partir de l'Albien moyen/supérieur et celle d'*Afropollis* se trouve restreinte à une période s'étendant de l'Aptien au Cénomani inférieur [13].

De façon plus générale, les gisements charentais présentent des assemblages palynologiques comparables à ceux rencontrés dans la région sino-européenne (sensu Vakhrameev [49]). En particulier, la flore nord-américaine provenant de la formation Potomac et la flore charentaise présentent de nombreuses similitudes par les associations de grains de pollen d'Angiospermes primitives. Ainsi, la présence d'une grande diversité de grains de pollen tricolpés (*Tricolpites*, *Psilatricolpites*...) et celle de nombreux grains monocolpés (*Clavatipollenites*, *Brenneripollis*) permettent de corréler la sous-unité A1 de Cadeuil avec la palynozone II définie par Brenner [8] et adaptée par Doyle et Robbins [12] et Doyle [11]. De la même façon, la présence de Normapollen au niveau de l'unité D de l'île Madame serait à mettre en correspondance avec la zone de type IV définie par ces auteurs.

D'un point de vue quantitatif, il convient de noter que les sites charentais se différencient très nettement des autres sites européens par la très faible teneur en grains de pollen biséqués que présentent leurs assemblages. Le faible pourcentage observé (bien inférieur à 5%) est d'ailleurs similaire aux résultats obtenus par Deák et Combaz pour les niveaux supérieurs du sondage de Saint-Romain-de-Benêt [10] et par Azéma et al. [4] en ce qui concerne le gisement de la Bironnière (Vendée).

### 5.2. Aspects paléoenvironnementaux

Les données palynologiques sont un outil de premier ordre pour reconstruire des paléoenvironnements. Cependant, à ce jour, peu de reconstructions basées sur des assemblages palynologiques datés du Mésozoïque ont été publiées [1]. Différentes raisons peuvent expliquer cette situation. Tout d'abord, l'attribution d'un sporomorphe particulier à un taxon de catégorie supérieure dont la paléoécologie est connue n'est pas toujours évidente (cas de *Microreticulatisporites*).

Ensuite, dans le cas où les fossiles rencontrés se trouvent apparentés à un groupe possédant encore des représentants dans la flore actuelle, il est toujours possible, en suivant une ligne de conduite actualiste, de déduire la paléoécologie des plantes étudiées. Cependant, la distribution moderne des représentants de ce groupe peut ne pas refléter l'amplitude écologique atteinte par les types fossiles [39]. Par ailleurs, les sporomorphes étudiés peuvent aussi appartenir à des groupes actuelle-

ment éteints (cas des Cheirolepidiaceae). Dans ce cas, la déduction de la paléoécologie du groupe ne peut être réalisée qu'en fonction de données paléontologiques ou lithologiques traditionnelles.

Enfin, il convient de préciser que la nature du matériel étudié, en l'occurrence des palynomorphes terrestres possédant un comportement taphonomique particulier, doit être prise en compte. À ce titre, deux catégories principales peuvent être distinguées dans les assemblages charentais étudiés : d'une part, les spores et grains de pollen provenant de plantes occupant des zones plus arides ; d'autre part, les sporomorphes provenant de plantes tributaires d'habitats plus humides.

La présente étude propose un essai de reconstruction paléoenvironnementale basée sur l'abondance relative de sporomorphes ou de groupements de sporomorphes (Fig. 4) et la présence de macrorestes végétaux décrits par ailleurs dans d'autres travaux sur les sites charentais [19,32,36].

La flore cryptogamique est très bien représentée en Charentes (Fig. 4). Durant l'Albien supérieur et le Cénomanién inférieur, la famille dominante de Filicales est celle des Gleicheniaceae. *Gleicheniidites senonicus*, *G. cf. circiniidites*, *Ornamentifera* sp., et *Plicifera* sp. ont été observées dans les différents assemblages (Fig. 2). Les représentants de cette famille sont associés habituellement à des milieux arides et/ou salins [7,53].

Numériquement moins importante, mais manifestant une grande diversité taxonomique, la famille des Schizaeaceae est très bien représentée en Charentes. *Appendicisporites baconicus*, *A. stylosus*, cf. *A. tricorinitatus*, *A. matesovae*, *Cicatricosisporites venustus*, *Contignisporites* sp. et *Reticulosporites gallicus* ont ainsi été observées dans différents faciès charentais (Fig. 2).

Certains auteurs associent cette famille à des milieux relativement secs [7,35]. Selon Tryon et Tryon [48], les Schizaeaceae modernes montrent une distribution tropicale et se rencontrent sur des sols souvent oligohalins et bien drainés et des habitats ouverts, de type savane.

Les Gleicheniaceae et, dans une moindre mesure, les Schizaeaceae représenteraient le peuplement de sous-bois des forêts de conifères ouvertes occupant les zones sèches et/ou salines (zones supratidales, tourbières marécageuses salées).

Par ailleurs, il n'a pas été rencontré de sporomorphes de Bryophytes dans les différents gisements cha-

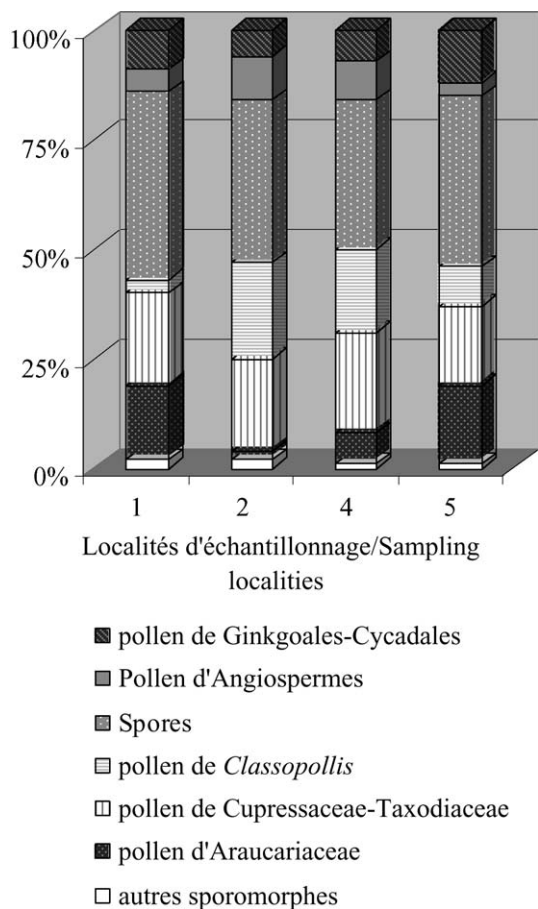


Fig. 4. Comparaison des différents regroupements des sporomorphes rencontrés dans l'Albo-Cénomaniens des Charentes. Localités d'échantillonnage : 1, Cadeuil ; 2, Archingéay ; 4, Archingéay ; 5, Fouras.

Figure 4. Comparison of different microflora groups found in the Albian-Cenomanian of Charentes. Sampling localities: 1, Cadeuil; 2, Archingéay; 4, Archingéay; 5, Fouras.

rentais. Cette absence de représentation semble confirmer l'existence de zones soumises à un climat relativement sec.

Inversement, les représentants d'autres familles, comme les Osmundaceae, les Lycopodiaceae (*Camazonosporites*, *Retitriletes*, *Sestrosporites*) (Fig. 3 : 3, 18) ou les Selaginellaceae (*Densoisporites*), présentes de façon plus ponctuelle dans les Charentes (Fig. 2), auraient occupé des zones plus humides et/ou régulièrement inondées [7].

Dans cette étude, les grains monosulqués sont assez bien représentés (Fig. 4). Ce type de grains de pollen est produit par au moins trois ordres de plantes durant

le Crétacé : les Bennettiales, les Cycadales et les Ginkgoales. Par ailleurs, les études préliminaires des macrorestes rencontrés dans les différents affleurements des Charentes [19,32,36] ont permis de déceler la présence de ces trois groupes.

D'un point de vue paléoenvironnemental, il convient de distinguer les Ginkgoales préférant des conditions humides [14,39], des Bennettiales et des Cycadales préférant des conditions plus arides [53]. Cette distinction ne peut malheureusement pas être réalisée de manière fiable à partir de grains de pollen fossiles présentant tous une même morphologie monosulquée.

La prédominance des conifères a été détectée dans presque tous les niveaux étudiés (Fig. 4). Les grains de pollen de conifères représentent entre 40% et 50% du total des sporomorphes observés dans les différents échantillons. De façon similaire, les macrorestes de conifères sont très largement distribués en Charentes [19,32,36].

Le genre *Inaperturopollenites*, possédant des affinités avec les Cupressaceae-Taxodiaceae, est fortement représenté. Il est dominant dans la sous-unité A1 de Cadeuil, la sous-unité A2 d'Archingéay et la sous-unité B2 de Fouras (Fig. 4).

Les assemblages décrits révèlent aussi une bonne représentation du genre *Classopollis* (Fig. 4). Ce genre représente près de 22% au niveau de la sous-unité A1 d'Archingéay. La paléoécologie des plantes productrices de pollen de *Classopollis* est encore débattue. Alors que certains auteurs [7] considéraient les Cheirolepidiaceae comme des plantes dominantes des communautés côtières, d'autres [2,3,18] voient ces plantes comme étant adaptées à une plus grande variété d'habitats, allant des environnements côtiers euryhalins aux environnements plus arides.

Enfin, une troisième catégorie de grains de pollen de conifères, constituée par le genre *Araucariacites*, est très présente dans les Charentes (Fig. 4). L'existence de forêts plus humides d'Araucariaceae est aussi marquée par l'abondance des bois de type *Agathoxylon* et d'ambre insectifère, dont Perrichot [36] a montré l'origine araucarienne dominante et la richesse en arthropodes, marqueurs pour certains de zones humides [36]. Abbink [1] ajoute que les communautés forestières du Mésozoïque, dominées par les Araucariaceae, devaient se situer dans des zones relativement proches du littoral ou dans les plaines alluviales.

Finalement, les conifères semblent avoir composé, dans les Charentes, différentes communautés, dépen-

dant des conditions climatiques et des paramètres physiques du substrat sur lesquelles elles se développaient durant le Crétacé. Les Cheirolepidiaceae préféreraient des milieux lagunaires, euryhalins et/ou secs, les Cupressaceae composant avec les Araucariaceae des forêts de conditions plus humides.

### 5.3. Le cas des Angiospermes primitives

Dans les sites charentais du passage Albien–Cénomaniens (sous-unités A1 et A2), les Angiospermes apparaissent bien établies dans la région, puisqu'elles représentent 5 et 10%, respectivement, dans la sous-unité A1 de Cadeuil (Albien terminal) et dans la sous-unité A2 d'Archingeay (Cénomaniens basal). La présence de grains de pollen monocolpés avec une sexine tectécolumellée (comme *Clavatipollenites* sp. ou *Brenneripollis* sp.) a été observée dès le premier niveau (sous-unité A1 de Cadeuil). Dans nos données, deux processus peuvent être clairement mis en évidence. Tout d'abord, l'importance des grains tricolpés au sein des Angiospermes augmente significativement au cours de la série. En parallèle, nous assistons à une diversification des Angiospermes qui se caractérise (i) par des processus migratoires de plantes originaires du Gondwana telles que *Afropollis* [13] dans les sous-unités A1 de Cadeuil, A1 et A2 d'Archingeay et B2 de Fouras et *Stellatopollis* cf. *S. bargoornii* dans la sous-unité A2 d'Archingeay, (ii) par l'apparition de nouvelles plantes produisant des grains de pollen plus complexes, tels *Psilatricolpites* sp. (tricolpé à exine psilée) dans la sous-unité A1 d'Archingeay ou encore cf. *Psilatricolporites* sp. (grains tricolporés) dans la sous-unité A2 d'Archingeay. Dans ce dernier niveau, on détecte la présence, pour la première fois, de grains de pollen à affinité Monocotylédone (cf. *Liliacidites* et *Foveomonocolpites* sp.).

Hickey et Doyle [22], Crane [9], Taylor et Hickey [46] et Falcon-Lang et al. [15] assument que les Angiospermes primitives, produisant ces grains de pollen, occupaient des environnements lacustres/fluviaux fréquemment perturbés. Si la prédominance de feuilles d'Angiospermes parmi les macrorestes trouvés dans le faciès fluvial de Puy-Puy semble conforter cette hypothèse, la présente étude palynologique ne permet pas de la confirmer.

Le Cénomaniens supérieur (sous-unités C4 et D) est marqué par l'apparition des premiers spécimens de Nor-

mapollen. Des restes fossiles de ce groupe problématique d'Angiospermes ont été rencontrés du Cénomaniens moyen jusqu'à la fin de l'Éocène [17,34]. Selon certains auteurs [16,41], les Angiospermes produisant ce type de pollen devaient être des plantes ligneuses anémophiles, au port arbustif et arborescent.

La présence de grains de pollen attribués à *Complexiopollis* (Fig. 3 : 9, 10) dans le Cénomaniens supérieur des Charentes témoigne de l'apparition des Angiospermes ligneuses anémophiles en France, à cette époque.

## 6. Conclusions

L'étude palynologique des sites albo-cénomaniens à ambre de Charente-Maritime a pu mettre en évidence la présence de 31 types de sporomorphes de cryptogames vasculaires, 13 de Gymnospermes et 18 d'Angiospermes. D'un point de vue quantitatif, les grains de pollen de conifères (particulièrement ceux des familles Cheirolepidiaceae, Cupressaceae et Araucariaceae) et les spores de Gleicheiniaceae et Schizaeaceae dominent les associations étudiées.

Les Angiospermes représentent près de 30% du total des sporomorphes rencontrés et leur diversification est très bien illustrée tout au long de la série. L'apparition de Normapollen au niveau du Cénomaniens supérieur de l'île Madame confirme la présence de ce groupe d'Angiospermes anémophiles au début du Crétacé supérieur en France.

Les assemblages palynologiques présentés dans ce travail se rapprochent des différents assemblages contemporains décrits en Provence, Vendée, Aquitaine et Sarthe. Les types morphologiques des grains de pollen d'Angiospermes rencontrés correspondent à ceux décrits pour les palynozones II et IV de la formation Potomac (Maryland, États-Unis). L'absence de certains sporomorphes caractéristiques du Crétacé européen, tels que *Patellasporites* ou *Trilobosporites*, ainsi que le très faible pourcentage de grains de pollen biséqués nécessitent d'être mentionnés.

D'un point de vue paléoécologique, les séries étudiées ont pu être placées dans des environnements d'estuaires soumis à des influences marines ou fluviales, dominés par deux types de forêts de conifères :

- les zones côtières sous influence saline et/ou xérique étaient occupées par des conifères « xérophy-

tes » producteurs de *Classopollis* (Cheirolepidiaceae), avec un sous bois constitué de Bennettitales, de Cycadales et de fougères adaptées pouvant supporter un stress hydrique (Gleicheniaceae, Schizaeaceae) ;

- les environnements plus humides étaient dominés par des conifères appartenant aux familles des Araucariaceae et des Cupressaceae, avec un sous-bois composé de Filicales et de Cycadales.

À ces deux types d'environnements pourraient s'ajouter les forêts-galeries comprenant essentiellement des Ginkgoales aux affinités ripicoles associées aux premières Angiospermes arborées, le sous-bois étant principalement composé de Lycophytes et d'Angiospermes buissonnantes et herbacées.

## Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier tout particulièrement B. Gomez, D. Néraudeau, V. Perrichot et P. Schevin, sans qui ce travail n'aurait pas pu voir le jour. A. Boyer, G. Cambon, C. Diéguez, J. Ferrier, H. Méon et M. Moreno ont aussi contribué à l'élaboration de ce travail. Cet article est la contribution n° XXX de l'ISE-M et s'inscrit dans les projets ECLIPSE I et ECLIPSE II du CNRS, consacrés aux écosystèmes et aux climats du Crétacé.

## Références

- [1] O.A. Abbink, Palynological investigation of the Jurassic of the North Sea region, in : Laboratory of Palaeobotany and Palynology Foundation, Utrecht, Contributions Series No. 8, 1998, 191 p.
- [2] K.L. Alvin, Cheirolepidiaceae: Biology, structure and paleoecology, *Rev. Paleobot. Palynol.* 37 (1982) 71–98.
- [3] K.L. Alvin, C.J. Fraser, R.A. Spicer, Anatomy and palaeoecology of *Pseudofrenelopsis* and associated conifers in the English Wealden, *Palaeontology* 24 (1981) 759–778.
- [4] C. Azéma, S. Durand, J. Médus, Des miospores du Cénomaniens moyen, *Paléobiol. Cont.* 111 (1972) 1–54.
- [5] C. Azéma, D. Fauconnier, M. Neumann, Apport de données palynologiques à l'étude du Cénomaniens de part et d'autre du seuil du Poitou (France), *Rev. Micropaléontol.* 33 (1990) 3–23.
- [6] E. Barrón, M.J. Comas-Rengifo, L. Elorza, Contribuciones al estudio palinológico del Cretácico inferior de la cuenca Vasco-Cantábrica: Los afloramientos ambarígenos de Peñacerrada (España), *Col. Paleont.* 52 (2001) 135–153.
- [7] D.J. Batten, Wealden palaeoecology from the distribution of plant fossils, *Proc. Geol. Assoc.* 85 (1974) 433–457.
- [8] G.J. Brenner, The Spores and pollen of the Potomac Group of Maryland, Maryland Depart. Geol. Mines and Water Resources, 27, 1963, 215 p.
- [9] P.R. Crane, Vegetational consequences of angiosperm diversification, in : E.M. Friis, W.G. Chaloner, P.R. Crane (Eds.), *The origins of Angiosperms and their biological consequences*, Cambridge University Press, Cambridge, 1987, pp. 107–144.
- [10] M.H. Deák, A. Combaz, Microfossiles « organiques » du Wealdien et de Cénomaniens dans un sondage de Charente-Maritime, *Rev. Micropaléontol.* 10 (1967) 69–96.
- [11] J.A. Doyle, Revised palynological correlations of the Lower Potomac Group (USA) and the Cocobeach sequence of Gabon (Barremian–Aptian), *Cretaceous Res.* 13 (1992) 337–349.
- [12] J.A. Doyle, E.I. Robbins, Angiosperm pollen zonation of the continental Cretaceous of the Atlantic Coastal Plain and its application to deep wells in the Salisbury Embayment, *Palynology* 1 (1977) 43–78.
- [13] J.A. Doyle, S. Jardiné, A. Doerenkamp, *Afropollis*, a new genus of early angiosperm pollen, with notes on the Cretaceous palynostratigraphy of Northern Gondwana, *Bull. Centres Rech. Expl.-Prod. Elf-Aquitaine* 6 (1982) 39–117.
- [14] H.J. Falcon-Lang, A new anatomically preserved ginkgoalean genus from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of the Czech Republic, *Palaeontology* 47 (2004) 349–366.
- [15] H.J. Falcon-Lang, J. Kvaček, D. Uličný, Fire prone plant communities and palaeoclimate of a Late Cretaceous fluvial to estuarine environment, Pecínov quarry, Czech Republic, *Geol. Mag.* 138 (2001) 563–576.
- [16] E.M. Friis, Upper Cretaceous (Senonian) floral structures of juglandalean affinity containing Normapolles pollen, *Rev. Paleobot. Palynol.* 39 (1983) 161–168.
- [17] F. Góczán, J.J. Groot, W. Krutzsch, B. Pacltová, Die Gattungen des “Stemma Normapolles Pflug 1953b” (Angiospermae), *Palaeontographica B* 2 (1967) 427–633.
- [18] B. Gomez, C. Martín-Closas, H. Méon, F. Thévenard, G. Barale, Plant taphonomy and Paleoeology in the lacustrine Uña delta (Late Barremian, Iberian Ranges, Spain), *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 170 (2001) 133–148.
- [19] B. Gomez, V. Daviero-Gomez, V. Perrichot, F. Thévenard, C. Coiffard, M. Philippe, D. Néraudeau, Meso and mega-remains from the Albian-Cenomanian of Charente-Maritime (SW France), *Ann. Paléontol.* 90 (sous presse).
- [20] D.A. Grimaldi, M.S. Engel, P.C. Nascimbene, Fossiliferous Cretaceous Amber from Myanmar (Burma): Its rediscovery, biotic diversity and paleontological significance, *Am. Mus. Novit.* 3361 (2002) 1–72.
- [21] J.J. Groot, C.R. Groot, Plant microfossils from Aptian, Albian and Cenomanian deposits of Portugal, *Com. Serv. Geol. Portugal* 46 (1962) 133–171.
- [22] L.J. Hickey, J.A. Doyle, Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution, *Bot. Rev.* 43 (1977) 3–104.
- [23] M. Juhász, Palynostratigraphic zonation of the transdanubian Middle Cretaceous, *Acta Geol. Hung.* 26 (1983) 41–68.
- [24] H. Leereveld, P.J. de Haan, M. Juhász, Stratigraphic evaluation of spore/pollen assemblages from the Lower Cretaceous of the Alpine-Mediterranean realm, Laboratory of Palaeobotany and Palynology, Utrecht, The Netherlands, Special Service Report 89/07, 1989, 253 p.

- [25] S. Lidgard, P.R. Crane, Angiosperm diversification and Cretaceous floristic trends: a comparison of palynofloras and leaf macrofloras, *Paleobiology* 16 (1990) 77–93.
- [26] R. Lupia, S. Lidgard, P.R. Crane, Comparing palynological abundance and diversity: implications for biotic replacement during the Cretaceous angiosperm radiation, *Paleobiology* 25 (1999) 305–340.
- [27] J. Médus, A. Pons, Étude palynologique du Crétacé Pyrénéo-Provençal, *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2 (1967) 11–117.
- [28] J. Médus, J.M. Triat, Le Cénomaniens supérieur de la coupe de Laudun (Gard, France) : Étude palynologique et données sédimentologiques, *Rev. Palaeobot. Palynol.* 9 (1969) 213–228.
- [29] P. Moreau, La transgression cénomaniens sur la marge septentrionale du bassin d'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'État, université de Poitiers, 1993, 505 p. (inédit).
- [30] P. Moreau, La transgression cénomaniens sur la marge septentrionale du bassin d'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'État, université de Poitiers, 1993, 322 p. (inédit).
- [31] D. Néraudeau, J. Thierry, P. Moreau, Variation in echinoid biodiversity during the Cenomanian–Early Turonian transgressive episode in Charentes (France), *Bull. Soc. géol. France* 168 (1997) 51–61.
- [32] D. Néraudeau, V. Perrichot, J. Dejax, E. Masure, A. Nel, M. Philippe, et al., Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable) : Archingeay (Charente-Maritime, France), *Geobios* 35 (2002) 233–240.
- [33] D. Néraudeau, R. Allain, V. Perrichot, B. Videt, F. de Lapparent de Broin, F. Guillocheau, M. Philippe, J.-C. Rage, R. Vullo, 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), *C. R. Palevol* 2 (2003) 221–230.
- [34] B. Pacltová, Palynological study of Angiospermae from the Peruc Formation (?Albian–Lower Cenomanian) of Bohemia, *Sborn. Geol. v. Paleontol.* 13 (1971) 105–138.
- [35] B. Pacltová, Marginal facies of the Bohemian Upper Cretaceous, in : Proc. Symp. Palaeofloristic and palaeoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary, 1990, pp. 47–53.
- [36] V. Perrichot, Environnements paraliques à ambre et à végétaux du Crétacé nord-aquitain (Charentes, Sud-Ouest de la France), Rennes, thèse, université Rennes-1, 2003, 295 p. (inédit).
- [37] V. Perrichot, Early Cretaceous amber from south-western France: insight into the Mesozoic litter fauna, *Geol. Acta* 2 (2004) 9–22.
- [38] D. Phipps, G. Playford, Laboratory techniques for the extraction of palynomorphs from sediments, *Pap. Geol. Dept, Univ. Qd.* 11 (1984) 1–23.
- [39] D.L. Royer, L.J. Hickey, S.L. Wing, Ecological conservatism in the 'living fossil' *Ginkgo*, *Paleobiology* 29 (2003) 84–104.
- [40] A. Seilacher, Taphonomy of Fossil-Lagerstätten. Overview, in : E.C. Bridge, P.R. Crowther (Eds.), *Palaeobiology, a synthesis*, Blackwell Scientific Publications, Cambridge, 1990, pp. 266–270.
- [41] H.J. Sims, P.S. Herendeen, R. Lupia, R.A. Christopher, P.R. Crane, Fossil flowers with Normapollen pollen from the Upper Cretaceous southeastern North America, *Rev. Palaeobot. Palynol.* 106 (1999) 131–151.
- [42] N. Solé de Porta, Palinología del Albiense del Area de Salama (Tarragona, España, in : N. Solé de Porta, M. Suárez Cervera (Eds.), *Actas del IV Simposio de Palinología*, Barcelona, octubre de 1982, Publicacions i Edicions de la Universitat de Barcelona, Barcelona, 1983, pp. 315–335.
- [43] N. Solé de Porta, R. García Conesa, Conjuntos esporopolínicos en el Albiense del Maestrazgo (Cordillera Iberica Oriental, España), in : J. Civis Llovera, M.F. Valle Hernández (Eds.), *Actas del VI Simposio de Palinología*, A.P.L.E., Salamanca septiembre de 1986, Universidad de Salamanca, Salamanca, 1987, pp. 367–375.
- [44] N. Solé de Porta, R. Salas, Conjuntos microflorísticos del Cretácico inferior de la Cuenca del Maestrazgo. Cordillera Ibérica Oriental (NE de España), *Cuad. Geol. Ibér.* 18 (1994) 355–368.
- [45] T.N. Taylor, E.L. Taylor, *The biology and evolution of fossil plants*, Prentice Hall, New Jersey, 1993, 982 p.
- [46] D.W. Taylor, L.J. Hickey, Evidence for and implications of an herbaceous origin of angiosperms, in : D.W. Taylor, L.J. Hickey (Eds.), *Flowering Plants: Origin, Evolution & Phylogeny*, Chapman & Hall, New York, 1996, pp. 232–266.
- [47] P.R. Trincão, Esporos e granos de polen do Cretácico Inferior (Berriasiano–Aptiano) de Portugal: Paleontologia e Biostratigrafia, Lisboa, in : *Dissertação de Doutoramento*, Universidade Nova de Lisboa, 1990, 312 p.
- [48] R.M. Tryon, A.F. Tryon, *Ferns and Allied Plants*, Springer-Verlag, New York, 1982, 857 p.
- [49] V.A. Vakhrameev, *Jurassic and Cretaceous floras and climates of the earth*, Cambridge, University Press, Cambridge, 1991, 318 p.
- [50] B. Videt, Dynamique des paléoenvironnements à huîtres du Crétacé supérieur nord-aquitain (SO France) et du Miocène andalou (SE Espagne) : biodiversité, analyse séquentielle, biogéochimie, *Mém. Géosci.*, Rennes, 108, 2004, 263 p.
- [51] R. Vullo, D. Néraudeau, B. Videt, Un faciès de type falun dans le Cénomaniens basal de Charente-Maritime (France), *Ann. Paléontol.* 89 (2003) 171–189.
- [52] J.W. Walker, Comparative Pollen Morphology and Phylogeny of the Ranalean Complex, in : C.B. Beck (Ed.), *Origin and Early Evolution of Angiosperms*, Columbia University Press, New York, 1976, pp. 241–299.
- [53] J. Watson, K.A. Alvin, An English Wealden floral list, with comments on possible environmental indicators, *Cretaceous Res.* 17 (1996) 5–26.