

Paléontologie systématique (Paléobotanique)

# La flore autunienne du site de l'étang de Martenet (Blanzky–Montceau-les-Mines, Bourgogne, France) : description, étude taphonomique et implications paléoenvironnementales

Antoine Bercovici<sup>a,\*</sup>, Jean Broutin<sup>b</sup>

<sup>a</sup> UMR 6118 du CNRS, Géosciences Rennes, université Rennes-1, campus de Beaulieu, 35042 Rennes cedex, France

<sup>b</sup> UMR 5143 du CNRS, Paléobiodiversité, systématique, évolution des embryophytes/Laboratoire de paléobotanique et paléoécologie, université Pierre-et-Marie-Curie, département « Histoire de la Terre », MNHN, bâtiment de géologie, CP48, 57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France

Reçu le 20 juillet 2007 ; accepté après révision le 14 janvier 2008

Disponible sur Internet le 3 mars 2008

Présenté par Philippe Taquet

## Résumé

Ce travail présente une première analyse du site fossilifère de l'étang du Martenet, dans le bassin de Blanzky–Montceau-les-Mines, et propose une reconstitution des conditions de transport et de fossilisation à partir d'un matériel de collection uniquement. Le matériel fossile collecté révèle une macroflore « autunienne » typique, dominée à 90 % par les *Walchiaceae*. Une étude taphonomique et sédimentologique détaillée des spécimens de la collection a permis d'évaluer les modalités de transport des débris végétaux et de caractériser le paléoenvironnement du site fossilifère du Martenet, malgré les très mauvaises conditions d'affleurement sur le terrain. Le degré de fragmentation des fossiles, souvent élevé, est très variable, ce qui indique un transport plus ou moins important des débris végétaux jusqu'au site de fossilisation. Cela implique que la taphocénose du Martenet résulte de l'accumulation de débris végétaux provenant d'une vaste superficie. Des comparaisons effectuées avec d'autres études paléobotaniques sur des bassins permien proches montrent que, bien que les flores du Permien inférieur fussent souvent dominées par les conifères, l'espèce dominante n'est pas toujours la même. Cette observation pourrait indiquer qu'il existe des préférences paléoécologiques et/ou paléogéographiques chez les peuplements de conifères « autuniens ». **Pour citer cet article : A. Bercovici, J. Broutin, C. R. Palevol 7 (2008).**

© 2008 Publié par Elsevier Masson SAS pour l'Académie des sciences.

## Abstract

**The Autunian flora of the Martenet site (Blanzky–Montceau-les-Mines, Burgundy, France): Description, taphonomic study and palaeoenvironmental implications.** This work presents the first analysis of the Martenet fossiliferous site in the Blanzky – Montceau-les-Mines basin, as well as a proposition for transport and fossilisation conditions based on the sole collection material. Description of the megaflore revealed a classical 'Autunian' flora, out of which 90% is dominated by Walchian conifers. The taphonomical and sedimentological prospective based on the collection specimens allowed us to evaluate the transportation modalities of plant remains and to have an idea of the palaeoenvironment surrounding the Martenet fossiliferous site. Fragmentation is present on most plant remains, suggesting that a fair amount of transport has occurred prior to final deposition. This implies that the Martenet fossil site is the result of plant material accumulation sampled from a broad area. Comparisons done with previous palaeobotanical

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [antoine.bercovici@univ-rennes1.fr](mailto:antoine.bercovici@univ-rennes1.fr) (A. Bercovici).

studies in other Permian basins show that even if all Permian plant assemblages are conifer dominated, the dominant species is not the same. This suggests that within a similar sedimentological context, paleoecological and/or palaeogeographical preferences can be observed within 'Autunian' conifers. **To cite this article:** A. Bercovici, J. Broutin, C. R. Palevol 7 (2008).

© 2008 Publié par Elsevier Masson SAS pour l'Académie des sciences.

*Mots clés* : Autunien ; Permien inférieur ; Paléoenvironnement ; Taphonomie ; *Walchia*

*Keywords*: Autunian; Early Permian; Palaeoenvironment; Taphonomy; *Walchia*

## Abridged English version

Megafloral remains from the Blanzay–Montceau-les-Mines basin are well known and were studied for over 150 years, since the beginning of the coal industry. A megafloral collection from the small Martenet locality is catalogued at the collection of the Laboratory of Palaeobotany of the Paris-6 University. After a description of the fossil flora collection, a sedimentological and taphonomical study, carried out on specimens of the collection, has been tested to reconstruct the depositional environment of the fossiliferous site and the palaeoenvironmental conditions.

### *Study area*

The Blanzay–Montceau-les-Mines basin is a large graben structure located south of the Morvan massif, in Burgundy, France (Fig. 1). The post-Hercynian extension and subsidence of this structure as well as the active erosion of the remaining Hercynian topography allowed the deposition and preservation of a well-developed Carboniferous to Lower Permian continental sedimentary succession. This very active sedimentary context also favoured the preservation of numerous fossil plant compressions. The present collection of fossils was recovered from a locality superficially outcropping on the shore of the Martenet pond, where no section can be studied: fossils are recovered by removing overburden on a grass-covered plain. This context is not ideal for a detailed study of the sedimentological context, which would be necessary for a good understanding of the palaeoenvironment. However, a detailed study of the collected materials may reveal sedimentological features that are not visible on site due to such a poor exposure.

### *Material and methods*

Even if no description of the Martenet site was mentioned, Zeiller, in 1906 [22], and Doubinger, in 1956 [6], previously published short floral lists, reported here in Table 1. However, this occurrence data is accompa-

nied by very scarce descriptions and only two specimens figured by Zeiller. The collection studied in this work is featuring over 400 specimens preserved as fossil compressions. Most specimens are fragmentary, but the preservation state is often very good, and minute details can be observed. The fossiliferous matrix is a laminated, light-grey to dark-grey mudstone. Some slabs show coarser infingering, with siltstone and, more rarely, fine sandstone lenses.

The large majority of specimens are *Walchiaceae* vegetative shoots, whose implication on transport modalities will be studied in this work. Initial work on Palaeozoic conifers was undertaken by Florin [12], and, whereas the main genera were revised recently [17,19], Florin's monograph still remains a stepping-stone for any study on Permian conifers. However, the illustrations provided by Florin were not sufficient to identify successfully the conifers of the Martenet collection: very precise three-dimensional reconstructions are presented, but fossils are preserved as compressions. It is not obvious to compare the structure of the flattened sterile shoots preserved as a two-dimensional fossil compression and Florin's reconstructions. In addition, morphological variations occurring in the same species are frequent and can mislead identification. An example can be seen on specimen MART 131 (Plate 4(16), and schematic interpretation in Fig. 2). Other published descriptions of Autunian megafloras [1,13,14] were used to help in the identification process.

Palynological extraction was carried out on the fossiliferous matrix. Standard methods were used to dissolve the mineral fraction of the rock [21]. No reducing process or dyeing was used, and the residue was mounted directly on a microscope slide.

## *Results*

### *Megaflora*

The identification of the specimens is compiled in Table 1. The four photographic plates at the end of this paper display some of the remarkable specimens found among the collection. These specimens are:

- numerous vegetative shoot fragments of Walchian conifers, some complete enough to show the two ramification orders (Plates 3(6); 5(17));
- numerous seeds and ovules such as *Samaropsis* sp. (Plate 3(8)) or very typical ovules of *Otovicia hypnoides* (Plate 3(9));
- *Gomphostrobus bifidus* biphid scales with two distinct lanceolate forms, borne by sterile first-order branching, and an oboval form, which consists of isolated cone scales (Plate 3(7));
- several immature pollen-bearing and ovule-bearing cones, attached on fertile shoots (*Culmitzshia speciosa*, Plate 4(11) and *Otovicia hypnoides*, Plate 4(15)) or not (*Walchianthus* Plate 5(18));
- beside conifers, Plate 3(10) shows a *Peltaspermum* sp. ovuliferous disk with radial symmetry. This is the first occurrence of such a specimen, unknown until now in both the Autun and Blanzky–Montceau-les-Mines basins. It also states the presence of ‘evolved’ callipterids [15] in the Lower Autunian of the French Massif Central.

### Palynology

Palynomorphs retrieved from the matrix are very poorly preserved. Pyrite crystallisation occurred in the sediment during deposition and damaged the walls of the palynomorphs, rendering their identification at the species’ level very difficult. Some representative specimens are depicted in Plate 1. The relative abundances of every main morphological group were counted; the palynological assemblage is dominated by monosaccate pollen grains: mainly *Potonieisporites* spp. (thought to be produced by Walchian conifers) and *Florinites* spp. are identified. Numerous unidentified spores are also present, as well as a few bisaccate pollen grains.

Comparison with other palynological studies (Fig. 3) shows that the relative abundance of the main morphological groups seems to be controlled, partly, by lithology: in coarse sediments (sandstones – ‘grès du gourd du Diable’ in the Brives basin as well as ‘Charmoy’ in the Blanzky–Montceau-les-Mines basin), the polyplicate pollen grain *Vittatina* sp. is significantly present (about 20%). This may imply preservation conditions that are favoured in fluvial environment, or an ecological preference of the *Vittatina*-producing plant for near-stream environments.

### Age

Both the palynoflora dominated by monosaccate pollen grains and the megaf flora dominated by Walchian conifers tend to attribute the fossiliferous site

of the Martenet pond to the Lower Permian or to the Carboniferous–Permian transition. The palynological association (similar to the Lower Autunian ‘association palynologique A’ described by Doubinger [10]), as well as the *Peltaspermum* ovuliferous disc, is more in favour of a basal Permian age. The usual Palaeozoic subdivisions used in western Europe are the ‘Stephanian’ (Late Carboniferous), the ‘Autunian’ (Lower Permian), the ‘Saxonian’ (Middle Permian), and the Thuringian (Upper Permian). However, these terms are used to describe ‘floristic ages’ (except for the Saxonian, which represents only a sedimentary facies). These subdivisions are very difficult to correlate with the standard marine stages. This problem arose with the study of the Stephanian/Autunian boundary, when ‘Autunian’-like floras were discovered in Late ‘Stephanian’ facies [11], and ‘Stephanian’ floras were found persisting in ‘Autunian’ facies [2,3]. This issue is mainly due to palaeoecological conditions changing across the boundary, and affecting the distribution of a hygrophilous ‘Stephanian’ floral association versus a meso-xerophyte ‘Autunian’ floral association. With this observation in mind, the Martenet flora can be likely described as an ‘Autunian’ flora of basal Permian age.

### Palaeoenvironment and taphonomy

#### Palaeobiology

As Walchian conifers share many common morphological characters with the present-day *Araucariaceae*, it is possible to assume that biological aspects are also comparable. Fossil compressions of Walchian sterile shoots are showing an excision of the last-order ramification shoots, and it can be assumed that these last-order ramifications could shed easily, just as modern *Araucariaceae* do. This fact can explain the large representation of last-order sterile shoots in the fossil assemblage of the Martenet site (and of any other localities where Walchian conifers are found).

#### Transport and deposition of plant debris

Four different taphofacies were defined on the fossiliferous slabs collected from the Martenet site, giving a transport and deposition model for the plant debris. Diagrams representing the different depositional environment and the transport processes associated with each taphofacies are presented in Figs. 4 and 5. The transport process necessarily started in the air, when branches and leaves were falling down from the plant and ended under water in the deposition area. Transport processes involved in-between those two steps can be either aeolian or aquatic, but it is difficult to estimate the proportion of

either transport circuit. It is however possible to estimate the residence time in the aquatic transport circuit and the hydrodynamism of the depositional environment by studying plant remain disposition and fragmentation degree as well as matrix grain size:

- ‘taphofacies 1’, presented in Plate 3(6) and in Plate 5(17), consists of compressions of branches associated with last-order shoots still in organic connexion. This suggests a short transportation time, almost exclusively aeolian, from the moment when the branch detached itself from the tree to reach the depositional environment;
- ‘taphofacies 2’ presented in Plate 2(1) shows an early stage of fragmentation: fragments only measuring a couple of centimetres display some ripping action on leaves (see the fragments of *Ernestiodendron filiciforme* shoots, Plate 2(1a)). The ripping action would require significant energy as the leaves are not deciduous and thus last-order shoots are very resistant to mechanical stress. This is implying a longer residence time in an aquatic transportation circuit, and/or a strong enough hydrodynamism;
- ‘taphofacies 3’, presented in Plate 2(2) and Plate 3(4, 5), shows the most advanced state of plant matter degradation, implying a long residence time in the transportation circuit, with high hydrodynamism. The specimen MART82 (Plate 3, (5)) displays the alignment of the main axis of the plant debris, implying that the deposition was made under a significant water flow. MART 16 (Plate 2(2)) and MART 132 (Plate 3(4)) show random orientation and represent a deposition in standing water;
- ‘taphofacies 4’ (Plate 2(3)) does not display any fossils. The mud crack present on the surface indicates a period of drought with open-air exposure, where preservation of organic plant remains cannot occur.

### Conclusions

The numerous Walchian conifers fossils found at the Martenet site can be explained by differential preservation: being very resistant to erosion, the chance of having them fossilised after transport action is greater than for other plant remains, like pteridophytes and pteridosperms pinnules. Aeolian transport is also favoured by the fact that Walchian conifers are trees, and the very resistant deciduous vegetative shoots have more chances of forming fossil assemblages by transport action without being destroyed. Accumulation may also be favoured by the weather, with storms or strong winds

ripping branches and bringing the plant remains directly into the depositional environment (Fig. 5).

This study shows that precise information about the Martenet fossil site can be retrieved from the study of the sedimentological and palaeobotanical criteria on the sole collection material.

## 1. Introduction

L’exploitation des grands bassins houillers français a fourni, depuis plus de 150 ans, une importante quantité de fossiles végétaux, qui peuvent nous renseigner sur la biologie et sur l’écologie des grands groupes floristiques du Paléozoïque, ainsi que sur les environnements passés dans lesquels ont vécu ces flores. Il y a une trentaine d’années, une collection de végétaux fossiles prélevés sur le site de l’étang de Martenet dans le bassin de Blanzay–Montceau-les-Mines par l’équipe du laboratoire de botanique–paléobotanique du Pr.É. Boureau est venue enrichir la collection de paléobotanique de l’université Paris-6. Ces fossiles comprennent de très nombreux spécimens, dont l’étude donne une idée précise de l’environnement d’un site dont les « affleurements », le plus souvent recouverts de prairies ou de bois, ne permettent de lever aucune coupe lithologique ou sédimentologique (Fig. 1A).

Après un bref descriptif de la collection et son remplacement dans le contexte géologique et sédimentologique, une étude taphonomique sur les échantillons collectés eux-mêmes amènera à proposer une reconstitution des modalités de dépôt ayant abouti à l’accumulation de plantes fossiles dans le gisement de Martenet.

## 2. Le bassin de Blanzay–Montceau-les-Mines

### 2.1. Cadre géomorphologique et stratigraphique

Le bassin permien de Blanzay–Montceau-les-Mines, situé au sud du massif du Morvan (Fig. 1), fait partie des grands bassins sédimentaires du Paléozoïque terminal. Il correspond au remplissage d’un graben formé lors de mouvements d’extension et de subsidence post-hercyniens. Le matériel détritique, provenant de l’érosion de la chaîne hercynienne, est venu combler cette dépression de manière progressive, en même temps que le bassin subissait une lente subsidence due au poids de la colonne sédimentaire [4]. Ce paysage, dont les reliefs subissaient une érosion très active, a produit d’importants dépôts continentaux, renfermant une quantité importante de restes de végétaux fossiles. Les dépôts paléozoïques du bassin de Blanzay–Montceau-les-Mines s’étendent du Carbonifère supérieur au Permien.

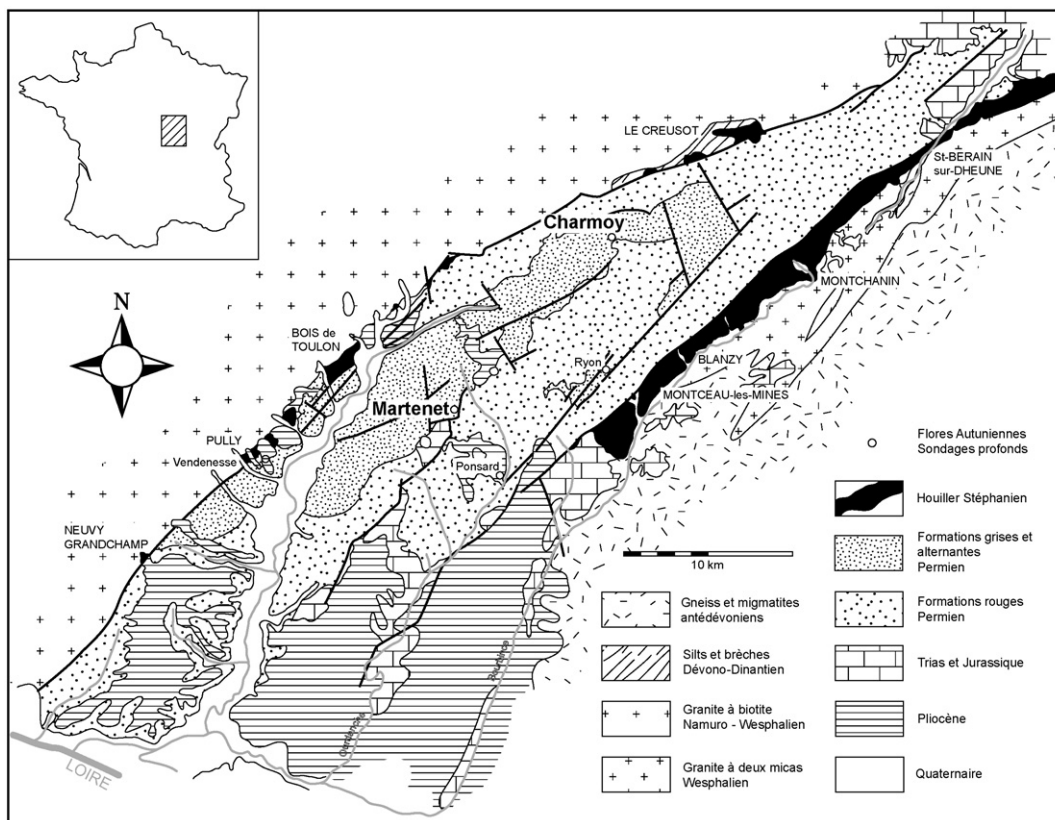


Fig. 1. Les principaux bassins « autuniens » (Permien inférieur) de la bordure nord-est du Massif central. Carte géologique simplifiée du bassin de Blanzay–Montceau-les-Mines, d'après Langiaux [16], modifiée. Étang de Martenet, seuls affleurements accessibles : berge de l'étang à proximité de la digue, voir GoogleMaps [46.675531, 4.207399].

Fig. 1. Main 'Autunian' basins (Lower Permian in the northeastern French Massif Central). Simplified geological map of the Blanzay–Montceau-les-Mines basin, modified after Langiaux [16]. Martenet pond, only accessible outcrops: near the pond dam, see GoogleMaps [46.675531, 4.207399].

De très nombreux sondages ont été réalisés ; aussi la structure du bassin est-elle bien connue.

### 3. Matériel étudié et méthodes

Bien que le site de l'étang du Martenet soit connu depuis longtemps, aucune description n'en est faite dans la littérature. Seul de courtes listes floristiques des espèces identifiées provenant de ce site existent : Zeiller [22] est le premier, en 1906, à mentionner l'existence d'empreintes fossiles près de la digue de l'étang de Martenet ; il dresse une liste de dix espèces, accompagnée de la figuration de deux spécimens seulement. Par la suite, Doubinger [6] donne en 1956 une nouvelle liste intégrant quelques espèces additionnelles, sans donner de description des affleurements ni d'indication d'origine ou de collecteur des échantillons, dont aucun n'est figuré. Ces deux listes sont reportées dans le Tableau 1. La collection de l'université Paris-6 comporte plus de 400 spécimens d'empreintes et de compressions

de plantes fossiles identifiables. L'état de conservation, souvent très bon, permet de distinguer des détails assez fins sur nombre de spécimens. La matrice de conservation est une pélite fine gris clair à gris foncé, témoignant d'un sédiment riche en matière organique. Certains échantillons présentent des passées plus gréseuses, avec parfois de nombreux micas blancs. Les termes « schistes » et « ardoises » sont souvent utilisés par les carriers pour désigner ces pélites, du fait de leur litage très fin et de leur débit en plaques.

#### 3.1. Identification de la macroflore

La plupart des spécimens sont des fragments de rameaux stériles de *Walchiaceae*. Ce sont essentiellement eux qui retiendront notre attention. L'étude la plus complète portant sur les conifères du Paléozoïque est sans conteste la monographie de Florin [12]. Bien que les genres qui y sont définis aient été révisés depuis [17,19], elle reste aujourd'hui la référence pour tout travail sur les

Tableau 1  
Listes floristiques du gisement fossilifère de l'étang de Martenet  
Table 1  
Floristic lists for the Martenet pond outcrops

Zeiller 1906	Doubinger 1956	This work
<i>Sphenophyta</i>		
<i>Annularia stellata</i>	<i>Annularia stellata</i>	<i>Calamites</i> sp.
<i>Pteridospermopsida</i>		
<i>Callipteris conferta</i>	<i>Callipteris conferta</i>	<i>Peltaspermum</i> sp. (F)
<i>Mixoneura subcrenulata</i>	<i>Callipteris raymondii</i>	<i>Rhachiphyllum schenkii</i> (Heyer) Kerp 1988 (F)
	<i>Odontopteris obtusa</i>	
	<i>Odontopteris subcrenulata</i>	
	<i>Taeniopteris</i> cf. <i>abnormis</i>	
	<i>Taeniopteris fallax</i>	
<i>Ginkgoaceae</i>	<i>Taeniopteris multinervis</i>	
<i>Ginkgo</i> (?) <i>martenensis</i> (F)	cf. <i>Ginkgo martenensis</i>	
	<i>Baiera raymondi</i>	
<i>Walchiaceae</i>	<i>Trichopitys heterophylla</i>	
<i>Walchia piniformis</i>	<i>Lebachia piniformis</i>	<i>Walchia piniformis</i> (Sternberg) Florin 1938 (F)
<i>Walchia schneideri</i> (F)	<i>Lebachia schneideri</i>	<i>Otovicia</i> (al. <i>Walchia</i> ) <i>hypnoides</i> (Brongniart) Kerp et al. 1990 (F)
<i>Walchia hypnoides</i>	<i>Lebachia hypnoides</i>	<i>Ernestiodendron filiciforme</i> (Sternberg) Florin 1934 (F)
<i>Walchia filiciformis</i>	<i>Ernestiodendron filiciforme</i>	<i>Culmitschia</i> (al. <i>Lebachia</i> ) <i>speciosa</i> (Florin) Clement-Westerhoff 1984 (F)
		<i>Gomphostrobus bifidus</i> (Geinitz) Zeiller and Potonié 1990 (F)
		<i>Walchianthus</i> sp. Florin 1939 (F)
		<i>Walchiostrobus</i> sp. Florin 1939
Others		
<i>Samaropsis moravica</i>	Seeds	<i>Samaropsis</i> sp. Goeppert 1934 (F)
<i>Codonospermum anomalum</i>		

Les noms suivis d'un « F » indiquent la figuration d'un spécimen.  
Names followed by an 'F' indicate that the specimen was figured.

conifères paléozoïques. Malgré la grande précision des illustrations de ces ouvrages, il est difficile d'identifier un fragment de rameau stérile, car, dans les sédiments, les fossiles ont subi les effets de la diagenèse et ont été compressés sur un plan. La disposition spatiale des feuilles est donc difficile à apprécier. La structure des branches de *Walchiaceae* est bien connue : elles comportent seulement deux ordres de rameaux feuillés portés par le tronc, des rameaux de deuxième ordre s'insérant en disposition alterne distique sur des branches en disposition « pseudo vertillée » (rameaux de premier ordre) portées par le tronc (Planche 5(17)). Les rameaux ultimes sont caducs.

Les fragments ne dépassant souvent pas quelques centimètres de long n'expriment pas toute la variabilité morphologique et peuvent donc être aisément assimilés à des espèces différentes, bien qu'originellement portés par le même arbre. En décidant de ne prendre en compte que les rameaux ultimes à maturité, et en comparant avec les spécimens bien conservés d'autres collections, une bonne résolution est cependant obtenue. Concernant la taxinomie des *Walchiaceae*, un « système de nomenclature flexible » a été proposé, permettant de s'affranchir de

la création d'une multitude de genres pour des spécimens dont l'affinité est problématique [19].

Pour ce qui est des spécimens du Martenet, certains d'entre eux ont pu être identifiés facilement par comparaison avec des descriptions et photographies de flores autunniennes publiées [1,13,14], mais l'affinité de certains spécimens est restée difficile à établir. Une des causes majeures perturbant l'identification des différentes espèces de *Walchiaceae* est la grande variabilité intraspécifique des caractères de morphologie foliaire sur les rameaux de dernier ordre [5]. Cette variabilité peut être due à plusieurs facteurs, comme la position du rameau dans l'arbre, ou son âge, ce que montre le spécimen MART 131 (Planche 4(16)), reproduit de manière schématique sur la Fig. 2.

### 3.2. Extraction de la microflore

Une extraction palynologique a été effectuée sur la matrice fossilifère du Martenet. Les méthodes classiquement employées pour séparer la fraction organique de la roche ont été appliquées [21], sans utilisation de traitement d'éclaircissement par oxydation, ni colora-

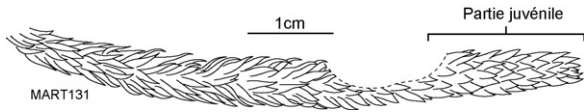


Fig. 2. Fragment de rameau terminal de *Walchia piniformis*, montrant une différence de morphologie foliaire marquée entre la base et l’apex.  
 Fig. 2. *Walchia piniformis* ultimate shoot fragment showing foliar morphological differences associated with growth.

tion. L’observation s’est faite sur un montage direct entre lame et lamelle de la fraction inférieure à 160 µm dans du baume du Canada.

#### 4. Résultats

##### 4.1. Inventaire de la macroflore

L’identification des spécimens du Martenet rencontrant quelques difficultés, l’inventaire n’a souvent pas pu être fait au niveau spécifique, mais permet cependant de rendre compte de la proportion des taxons représentés. Quels que soient les biais engendrés par les collectes, cette association, peu diversifiée, est très largement dominée par les *Walchiaceae* (85 à 90 % des spécimens). Deux espèces prédominent : *Culmitzschia speciosa* (42 %) et *Walchia piniformis* (29 %); *Ernestiodendron filiciforme* (6 %) et *Otoviccia hypnoides* (3 %)

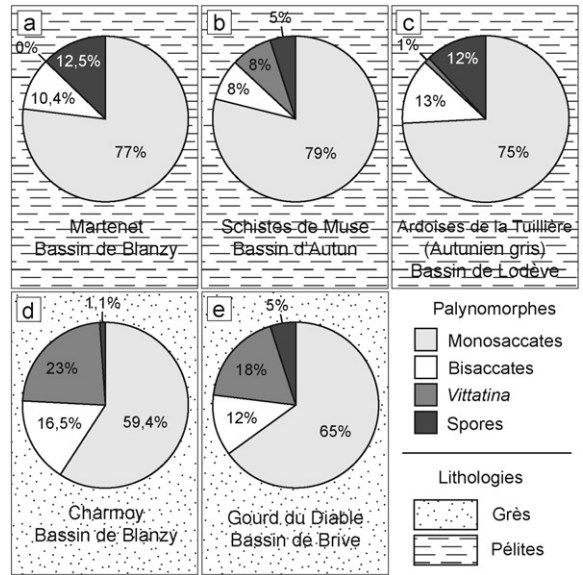


Fig. 3. Inventaire en pourcentages relatifs de la microflore du site de Martenet et d’autres sites dans les bassins permien du Sud de la France [7–10].

Fig. 3. Relative occurrence percentages for the Martenet microflora. Data from other sites in southern France Permian basins are presented as well [7–10].



Planche 1. Quelques spores et grains de pollen du site du Martenet. La paroi des palynomorphes a été corrodée par la pyritisation du sédiment. 1–3 : Grains de pollen monosaccates (*Potonieisporites* sp.); 4,5 : grains de pollen bisaccates ; 6 : ?*Vittatina* sp. ; 7 : microspore ; 8 : appendice d’insecte.  
 Plate 1. Palynomorphs from the Martenet locality. Heavy corrosion is due to pyrite crystals growth in the sediment. 1–3: Monosaccate pollen grains (*Potonieisporites* sp.); 4, 5: bisaccate pollen grains; 6: ?*Vittatina* sp.; 7: microspore; 8: insect limb.

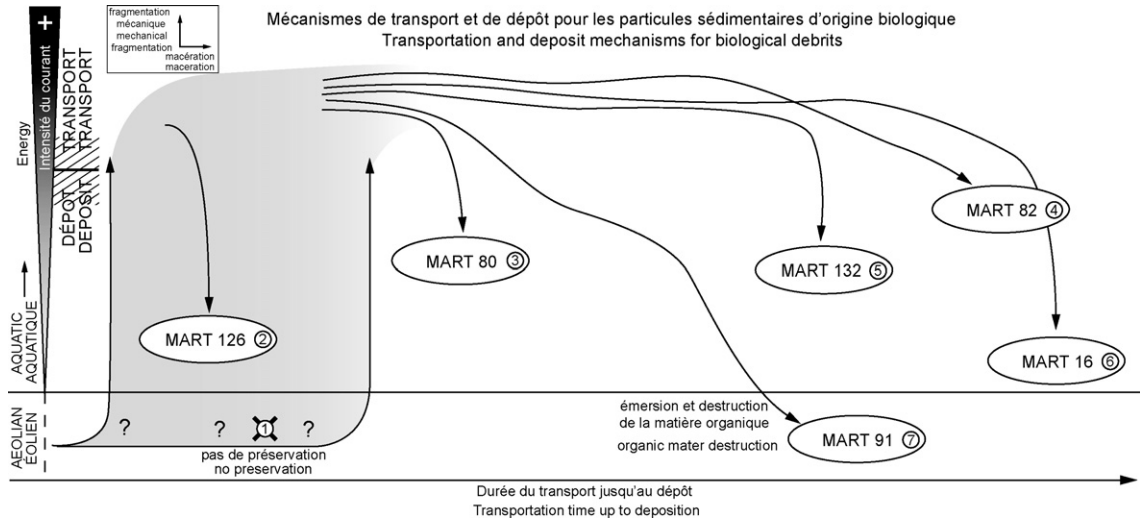


Fig. 4. Proposition des processus de transport aboutissant aux différents taphofaciès observés sur les échantillons de la collection du Martenet. MART 126 (cf. Planche 3(6)); MART 80 (cf. Planche 2(1)); MART 91 (cf. Planche 2(3)); MART 132 (cf. Planche 3(1)); MART 82 (cf. Planche 3(4)); MART 16 (cf. Planche 2(2)). 2(7): cf. Fig. 5.

Fig. 4. Proposition for transport processes associated with each taphofacies observed on the fossiliferous samples from the Martenet locality. (MART 126, cf. Plate 3(6)); MART 80 (cf. Plate 2(1)); MART 91 (cf. Plate 2(3)); MART 132, (cf. Plate 3(1)); MART 82 (cf. Plate 3(4)); MART 16 (cf. Plate 2(2)). 2(7): cf. Fig. 5.

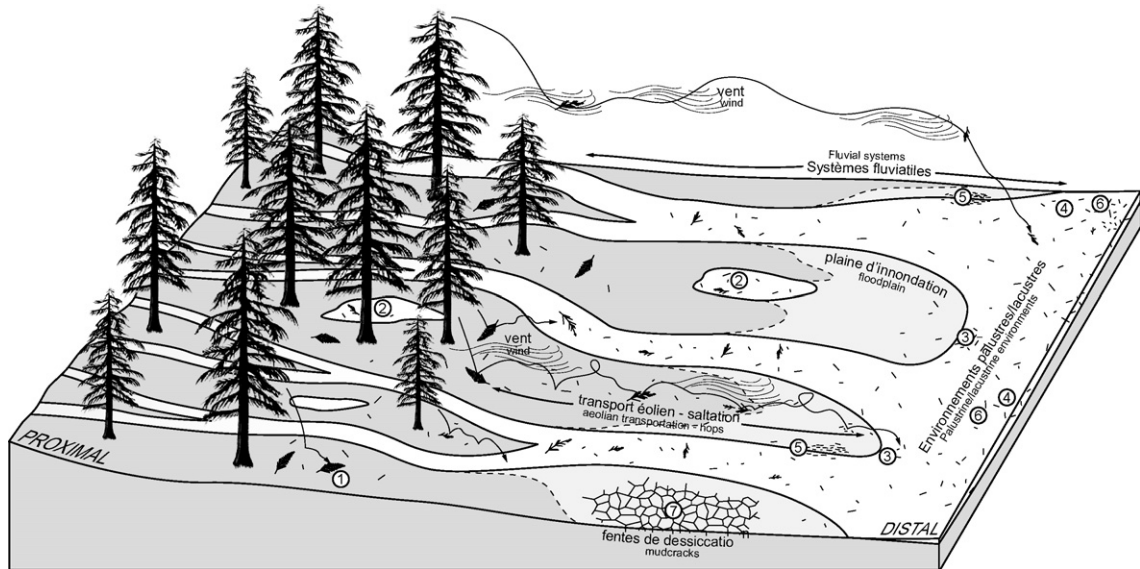
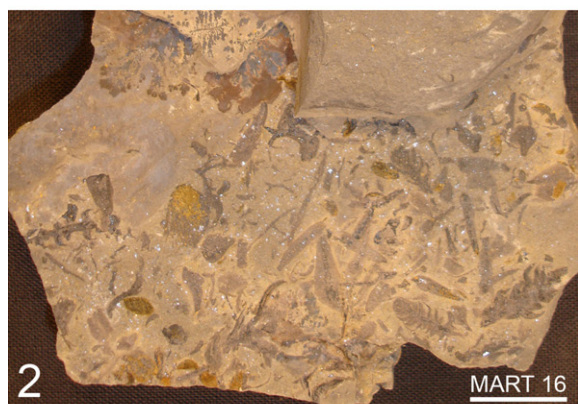


Fig. 5. Reconstitution des différents modes de transport expliquant les différences de préservation observées dans les échantillons de la collection du Martenet. (1) Surface à l'air libre: pas de préservation. (2) Dépôt après un transport sur une courte distance. (3) Dépôt après décantation et macération en milieu calme. (4) & (6) Dépôt en milieu calme après un long transit dans le circuit de transport. (5) Dépôt sous un faible courant avec alignement des débris. (7) Émersion: pas de préservation—destruction des débris organiques.

Fig. 5. Reconstitution of the different transport modes, explaining the different types of preservation observed on the fossils. (1) Open-air surface: no preservation. (2) Deposition after a short residence time in the transportation circuit. (3) Deposition after maceration in standing water. (4) & (6) Deposition in standing water after maximum residence time in the transportation circuit. (5) Deposition under slow moving water, showing alignment of the debris. (7) Emersion: no preservation—destruction of organic debris.





sont aussi présents. Il faut y associer un grand nombre de graines. Les 10 à 15 % restant sont constitués par des débris foliaires beaucoup plus fragmentaires de ptéridophytes et ptéridospermaphytes correspondant plus ou moins aux formes citées par Zeiller [22] et Doubinger [6]: fragments de *Calamites* spp., de *Taeniopteris*, de calliptérides etc. – il est impossible de savoir si la quasi-absence de figurations par ces deux auteurs est également due au caractère trop fragmentaire des empreintes.

Les listes d'espèces identifiées dans le gisement du Martenet sont présentées dans le [Tableau 1](#).

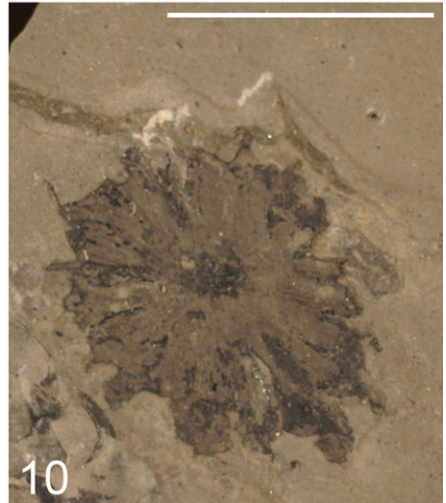
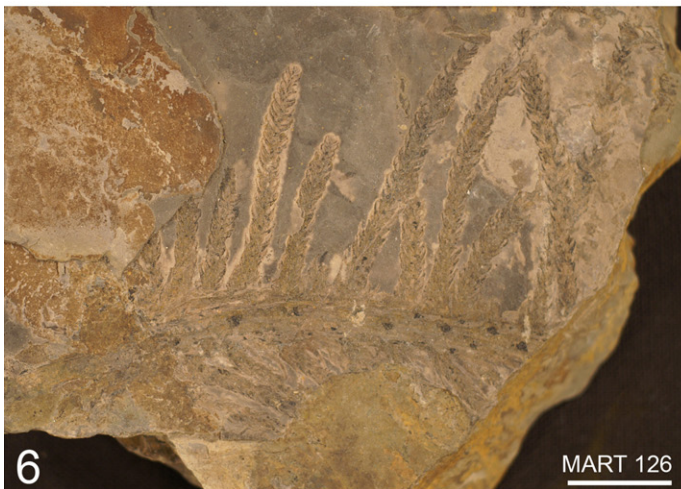
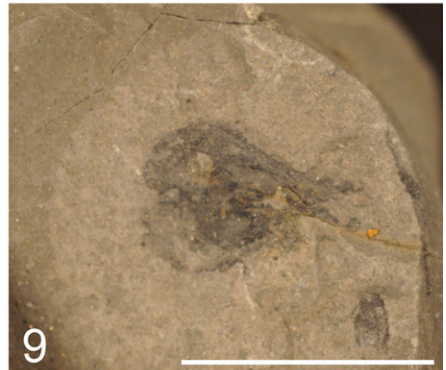
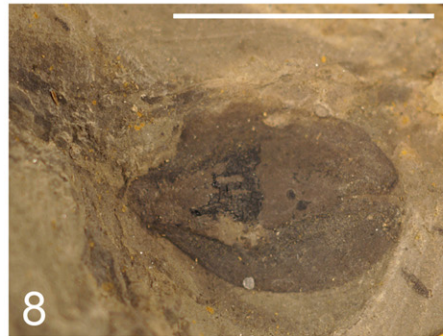
#### 4.1.1. *Spécimens remarquables*

Les quatre planches photographiques reproduites à la fin de l'article illustrent la diversité du matériel collecté. Parmi ces spécimens, sont à remarquer :

- les nombreux fragments de rameaux de *Walchiaceae*, dont certains montrant les deux ordres de ramification ([Planches 3\(6\)](#) ; [5\(17\)](#)) ;
- de nombreuses graines et ovules tels que *Samaropsis* sp. ([Planche 3\(8\)](#)) ou des ovules d'*Otovicia hypnoides* très caractéristiques ([Planche 3\(9\)](#)) ;
- des écailles bifides de *Gomphostrobus bifidus* avec deux formes bien distinctes : une forme laciniée associée aux rameaux d'avant-dernier ordre et une forme ovale, assez large, dans les cônes ([Planche 3\(7\)](#)) ;
- de nombreux cônes immatures (comme chez les *Araucariaceae* actuelles, les cônes des *Walchiaceae* se démantelaient en perdant leurs écailles une à une) d'affinités diverses, en connexion avec l'appareil végétatif (*Culmitzschia speciosa*, [Planche 4\(11\)](#) et *Otovicia hypnoides*, [Planche 4\(15\)](#)) ou non (*Walchianthus* sp., [Planche 5\(18\)](#)) ;
- en dehors des conifères, la [Planche 3\(10\)](#) montre un disque ovulifère à symétrie radiale de *Peltaspermum* sp., inconnu jusqu'à maintenant à Autun et Blanzay–Montceau-les-Mines. Ce spécimen revêt une importance biostratigraphique, attestant la présence de calliptérides dites « évoluées » dans le Permien basal du Massif central français [[15](#)].

Planche 2.1 : MART 80 – taphofacies 2, montrant une étape de décomposition intermédiaire, 1a : arrachement de feuilles sur des fragments de rameaux ultimes d'*Ernestiodendron filiciforme* ; 2 : MART 16 – taphofacies 3, montrant une décomposition avancée ; 3 : MART 91 – fentes de dessiccation, pas de préservation de fossile. Barre d'échelle : 1 cm.

Plate 2.1: MART 80 – taphofacies 2, showing a medium stage of decomposition, 1a: ripping action on leaves of ultimate shoot fragments of *Ernestiodendron filiciforme*; 2: MART 16 – taphofacies 3, showing advanced decomposition; 3: MART 91 – mud cracks, no fossil preservation. Scale bar: 1 cm.



#### 4.1.2. Comparaison avec d'autres flores autunniennes

La flore du bassin d'Autun, très proche de celle du bassin de Blanzay–Montceau-les-Mines, a été décrite par Doubinger [7], mais n'a pas été quantifiée. Les conifères y sont abondants, et diversifiés.

La flore de la formation des Tuillières du bassin de Lodève a été décrite de manière très précise par Bertholon [1] à partir de la collection de l'université de Montpellier. Les résultats de son étude montrent que les conifères sont dominants (87 % de la macroflore). Il est intéressant de remarquer ici la très grande diversité spécifique des *Walchiaceae*, avec huit espèces. Les espèces dominantes y sont *Walchia piniformis* et *Culmitzschia frondosa*, ce qui est relativement proche des observations concernant le site du Martenet. Le faciès des Tuillières est aussi très semblable au faciès des « schistes » du Martenet.

La flore du bassin de la Sarre a été décrite par Kerp [15]. Les *Walchiaceae* sont également majoritaires (76 %), mais avec comme espèce dominante *Otovicia hypnoides*, laquelle est nettement moins abondante au Martenet et dans la formation des Tuillières du bassin de Lodève.

Cette observation pourrait indiquer qu'il aurait pu exister des différences liées à des contraintes paléoécologiques et/ou paléogéographiques chez les peuplements de conifères « autuniens ».

## 4.2. Inventaire de la microflore

### 4.2.1. Résultats de l'analyse palynologique

L'état de préservation des palynomorphes est médiocre. Des cristaux de pyrite se sont développés (Fig. 3) dans le sédiment pendant son accumulation, et ont déformé la paroi des spores et des grains de pollens. Ce type d'altération, fréquent dans les sédiments du Permien et du Trias, empêche largement l'identification. Quelques palynomorphes représentatifs de l'association sont figurés sur la Planche 1.

Le comptage des palynomorphes répartis sur les lames préparées donne la répartition suivante : les grains de pollens monosaccates sont nettement dominants

(77 %, Fig. 3a), en particulier *Potonieisporites* spp., (grains de pollen réputés produits par les *Walchiaceae*) et *Florinites* spp. On compte également un nombre non négligeable de spores et quelques grains de pollen bisaccates produits par d'autres genres de conifères ou de ptéridospermaphytes. Au sein du résidu, des débris ligneux, quelques probables spores de champignons (non représentées ici), et un palpe d'insecte (Planche 1(6)) ont également été trouvés.

### 4.2.2. Comparaison avec d'autres études palynologiques

La microflore décrite par Doubinger sur différents gisements autuniens [10] est présentée sur la Fig. 3b–e. Plusieurs points importants de comparaison sont à noter.

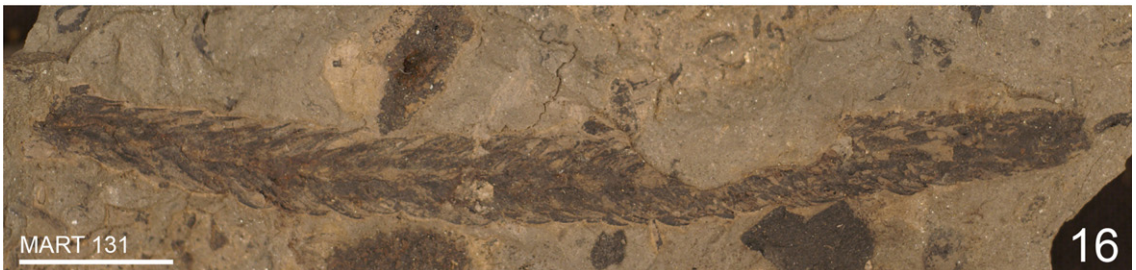
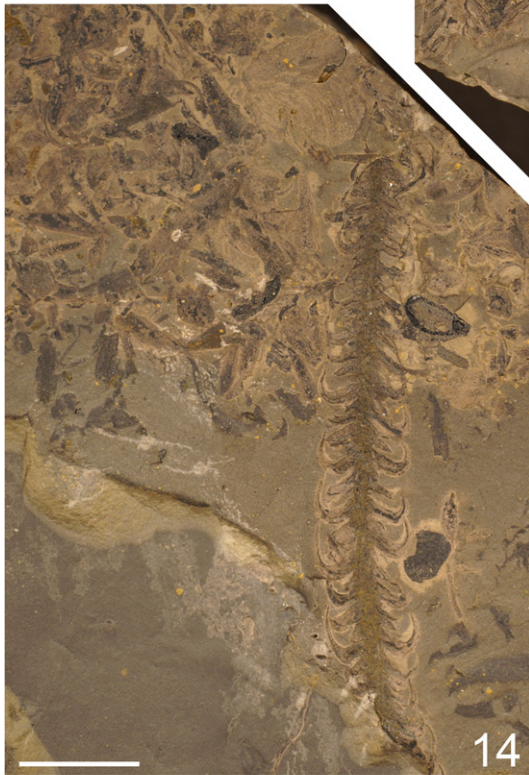
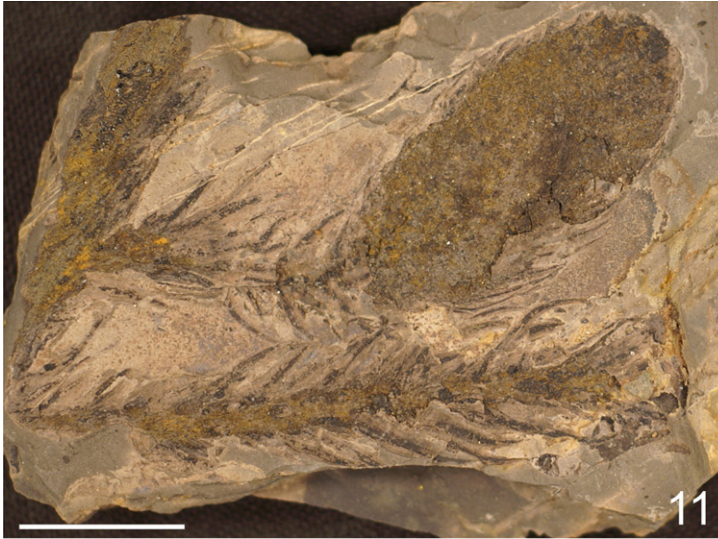
Bien que le site contemporain de Charmoy soit très proche de celui du Martenet (un peu plus d'une dizaine de kilomètres, Fig. 1, l'association palynologique y est différente. En effet, les grains de pollen monosaccates sont beaucoup moins représentés à Charmoy, tandis que les grains de pollen polypliqués représentent près du quart de l'assemblage (Fig. 3d). Ceux-ci existent bien dans le site du Martenet, mais, du fait de leur qualité médiocre de préservation, leur identification est délicate. Il est probable qu'une proportion plus importante soit présente, mais restant cependant très faible par rapport à celles des autres palynomorphes. Une association semblable a été décrite dans les sédiments gréseux d'âge Permien inférieur du bassin de Brives (gourd du Diable, Fig. 3e).

Les microflores les plus semblables à celle du site du Martenet sont celle de d'Assise de Muse (Autunien inférieur du bassin d'Autun Fig. 3), localité située à un peu plus de 50 km de l'étang du Martenet), mais surtout celle « des Tuillières » du bassin de Lodève (Fig. 3c).

La conclusion que suggère la comparaison de ces assemblages est que les proportions des groupes de formes peuvent aussi être contrôlées, en partie, par la lithologie : une corrélation entre le type de roche et le type d'assemblage palynologique est en effet observée. Les sédiments gréseux (grès du « gourd du Diable » du bassin de Brive, Fig. 3e, et « schistes » gréseux de Charmoy, Fig. 3d) renferment une forte proportion de *Vittatina*. L'abondance de ce taxon apparaît nettement

Planche 3.4 : MART 132 – taphofaciès 3, montrant une fragmentation avancée ; 5 : MART 82 – taphofaciès 3, montrant une fragmentation avancée et une direction d'orientation préférentielle des débris de plante ; 6 : MART 126 – taphofaciès 1, montrant un état de décomposition nul ou peu avancé, avec *Otovicia hypnoides* ; 7 : *Gomphostrobus bifidus* ; 8 : *Samaropsis* sp. ; 9 : ovule d'*Otovicia hypnoides* montrant le micropyle, avec son bec « bicorne » nucellaire typique ; 10 : *Peltaspermum* sp. Barre d'échelle : 1 cm.

Plate 3.4: MART 132 – taphofaciès 3, showing advanced fragmentation; 5: MART 82 – taphofaciès 3, showing advanced fragmentation and preferential orientation for plant debris; 6: MART 126 – taphofaciès 1, showing no or little decomposition, with *Otovicia hypnoides*; 7: *Gomphostrobus bifidus*; 8: *Samaropsis*-like seed; 9: ovule of *Otovicia hypnoides* showing the two-horn micropyle with the typical nucellar beak; 10: *Peltaspermum* sp. Scale bar: 1 cm.



moindre dans les sédiments plus fins tels que les argilites et les pélites (« schistes » de Muse du bassin d'Autun, Fig. 3b ; « ardoises » des Tuillières du bassin de Lodève, Fig. 3c, et « schistes » du site du Martenet, Fig. 3a).

Les affinités botaniques de *Vittatina* spp. sont encore mal connues, mais ce genre, réputé marqueur du Permien, a été indiqué comme étant produit par des végétaux méso-xérophytes [18,20]. Ce genre est ici principalement représenté dans des faciès gréseux, associées à des environnements proximaux fluviaux, contrairement aux pélites, associées à des environnements distaux fluviaux très calmes ou à des environnements de type lacustre.

Que la microflore de Charmoy soit riche en *Vittatina* spp., alors que celle du Martenet, située à 10 km, est dominée par les pollens monosaccates, soulève un problème, la dispersion des grains de pollen pouvant se faire sur des distances relativement importantes. L'abondance de *Vittatina* sp. pourrait être liée à une préservation favorisée par une lithologie de grès fins.

#### 4.3. Détermination de l'âge des dépôts du site du Martenet

La composition palynologique du site, dominée très largement par les grains de pollen monosaccates, ainsi que la macroflore, dominée par les *Walchiaceae*, indiquent un âge Permien inférieur ou Carbonifère terminal–Permien. L'identification de l'association palynologique « A » de Doubringer [10], ainsi que le disque ovulifère de *Peltaspermum*, permet de proposer un âge Permien basal pour les strates fossilifères de l'étang du Martenet. Les subdivisions usuelles pour décrire les étages de la fin du Paléozoïque en Europe de l'Ouest sont le « Stéphanien » (fin du Carbonifère), l'« Autunien » (Permien inférieur), le « Saxonien » (Permien moyen) et le « Thuringien » (Permien supérieur). Ces subdivisions correspondent en fait à des « âges floristiques » (excepté pour le Saxonien, qui n'est qu'un faciès), délicats à corrélés avec l'échelle standard basée sur les dépôts marins. La limite « Stéphanien »–« Autunien » a longtemps posé problème, à cause de cette confusion : on observe, en effet, des « incursions » de flores autuniennes dans le toit du Stéphanien supérieur [3,11], tout comme des associations stéphaniennes peuvent persis-

ter dans les faciès autuniens [2,3]. Le problème vient du fait que les associations « stéphaniennes », principalement dominées par les végétaux hygrophiles (avec leur cortège palynologique associé), persisteront ou se réinstalleront là où l'environnement leur sera propice, en coexistence avec les associations « autuniennes » méso-xérophiles à conifères et calliptérides dominants (avec leur cortège à grains de pollen monosaccates dominants). Une limite « paléobotanique » Carbonifère/Permien est donc difficile à définir, à cause de ces problèmes paléo-écologiques. Il est cependant possible de conclure que la flore du Martenet est une flore « autunienne » d'âge Permien inférieur ou correspondant à la transition Stéphanien/Autunien.

## 5. Étude taphonomique et paléoenvironnements

### 5.1. Paléobiologie

La paléobiologie des *Walchiaceae* peut apporter des éléments d'explication importants sur les modalités de leur préservation, leur signification paléoenvironnementale, ainsi que sur la signification de leur pourcentage de représentation dans la macroflore. Bien qu'elles possèdent des caractères que l'on ne retrouve plus de nos jours (en particulier la structure du cône femelle, à écailles bifides), il est intéressant de pouvoir comparer ces Voltziales à un groupe actuel morphologiquement très proche, le groupe des *Araucariaceae*. Bertholon [1] a mis en évidence un trait commun de la biologie des *Walchiaceae* : tout comme l'*Araucaria*, les rameaux de dernier ordre des *Walchiaceae* étaient caducs, ce qui explique leur très grand nombre dans les sédiments. Cette abondance peut aussi être expliquée par d'autres processus de nature taphonomique, qui seront exposés dans la partie suivante.

### 5.2. Transport et sédimentation des débris végétaux

L'étude détaillée des échantillons de pélites collectés sur le site fossilifère du Martenet a permis de caractériser quatre « taphofaciès » différents, permettant d'élaborer un modèle des différentes modalités de transport possibles subies par les débris végétaux. Les Figs. 4 et 5 présentent un diagramme caractérisant de manière empi-

Planche 4. 11,15 : Cônes mâles en connexion (11 : *Culmitzschia speciosa*, 15 : *Otoviccia hypnoides*) ; 12 : plusieurs rameaux de dernier ordre de *Walchia piniformis*. 13, 14 : *Ernestiodendron filiciforme* ; 16 : rameau de dernier ordre de *Walchia piniformis*, montrant une différence morphologique en fonction de l'âge des feuilles. Barre d'échelle : 1 cm.

Plate 4. 11,15: Attached polliniferous male cones; (11: *Culmitzschia speciosa*; 15: *Otoviccia hypnoides*); 12: *Walchia piniformis* vegetative shoots; 13, 14: *Ernestiodendron filiciforme*; 16: *Walchia piniformis* shoot, displaying morphological variations related to the age of leaves from the base to the apex. Scale bar: 1 cm.



rique les milieux de dépôt et les processus de transport attribués à chaque taphofaciès observé. Aucune valeur n'a été placée sur les axes, car il est difficile d'estimer la part relative réelle de l'action des différents agents de transport (une action multiple est certaine). La seule certitude que nous puissions avoir est que le début du circuit de transport est aérien, avec la chute des éléments de plantes, et qu'il s'est terminé par une sédimentation en milieu aquatique. Les processus de transport des restes de végétaux jusqu'à leur milieu de dépôt, intervenant entre ces deux étapes, ne peuvent être que fluviaux ou éoliens. Si les modalités en sont difficiles à estimer, il est cependant possible d'avoir une idée relative de la durée de transport en milieu aquatique et de l'énergie associée au milieu de dépôt au vu de l'état de préservation des fossiles végétaux.

Le « taphofaciès 1 » (Planches 3(6) et 5(17)) est caractérisé par des compressions de grandes dimensions de rameaux de dernier ordre *Walchiaceae*, en connexion organique sur les branches. Dans ce cas, on peut estimer que leur temps de résidence en milieu aquatique des fragments végétaux est court (pas d'indices de macération d'abrasion) et que leur transport, des arbres dont ils sont issus jusqu'au milieu de dépôt, a été essentiellement, voire presque exclusivement, aérien.

Le « taphofaciès 2 » (Planche 2(1)) montre exclusivement des rameaux fragmentaires : sur les fragments de quelques centimètres seulement, on observe un début d'arrachement des feuilles, notamment sur les rameaux d'*Ernestiodendron filiciforme* (Planche 2(1)). L'arrachement des feuilles nécessitant une énergie relativement importante pour ce type de conifère, très résistant, on peut donc en déduire que le temps de résidence dans le circuit de transport fluvial a été assez long et/ou qu'une action hydrodynamique suffisamment puissante est intervenue.

Le « taphofaciès 3 » (Planche 2(2) et Planche 3(4) et Planche 3(5)) représente les niveaux de désagrégation les plus prononcés, indiquant un transport aquatique long sous un hydrodynamisme important. Le spécimen MART 82 (Planche 3(5)) présente un alignement significatif de l'axe des restes végétaux, indiquant un dépôt dans une tranche d'eau faible sous un courant provoquant leur alignement. Les spécimens MART 16 (Planche 2(2)) et MART 132 (Planche 3(4)) témoignent quant à eux d'une décantation finale en milieu très calme au moment de leur dépôt.

Le « taphofaciès 4 » (Planche 2(3)) est totalement dépourvu de fossiles. Un épisode d'émersion est mis en évidence par les fentes de dessiccation (*mud cracks*) qui se sont formées sur place à la surface de l'argile, en séchant.

## 6. Conclusions

La grande quantité de *Walchiaceae* retrouvés dans les pélites du Martenet peut aussi s'expliquer par des processus de préservation différentielle : les restes de conifères sont très résistants face aux agents d'érosion et ont un potentiel de préservation plus important que d'autres restes, comme les pinnules de ptéridophytes et de ptéridospermaphytes, par exemple. Ces conifères paléozoïques, grâce à leur port arborescent, facilitant un transport éolien initial pouvant être de longue portée, et à leurs rameaux coriaces, auront davantage la possibilité de dominer dans les accumulations issues des processus de transport que des pennes et pinnules, plus délicates.

Un dernier point important à souligner est la disponibilité du matériel « biodétritique », les restes végétaux n'étant pas constamment disponibles pour la sédimentation à un instant donné. Ceci s'applique tout particulièrement aux microrestes (palynomorphes), dont la disponibilité est liée au cycle de vie des végétaux [3] (par exemple, « pluies de soufre » saisonnières de grains de pollen de conifères). Quant aux macrorestes, ils peuvent être caducs, ou voir leur mobilisation dans les circuits de sédimentation influencée par des événements météorologiques (tels des orages ou des vents violents, pouvant être à l'origine de l'arrachage de jeunes rameaux, portant par exemple les cônes immatures figurés sur les Planches 4(11–15) et 5(19), et de leur transport aérien « direct » jusqu'aux environnements de dépôt lacustres, Fig. 5), ainsi que par l'étagement et la densité du couvert végétal.

Cette étude a montré que l'association des données paléobotaniques et sédimentologiques, à partir du seul matériel de collection, permet d'obtenir des informations « indirectes » sur les paléoenvironnements d'un site fossilifère aussi peu favorable que celui de l'étang de Martenet. On voit bien là l'importance de la conservation de spécimens ne portant pas forcément de fossiles « spectaculaires » par leur complétude ou par leur état de conservation, c'est-à-dire de la pré-

Planche 5.17 : *Culmitzschia speciosa*, gros fragment de branche ; 18 : *Walchianthus* sp. (cf. [15, tableau 42, Fig. 8]) ; 19 : *Culmitzschia speciosa*, rameaux fertiles mâles en connexion ; 20 : *Rhachiphyllum schenkii* (Heyer) Kerp 1988 : pinnule apicale. Barre d'échelle : 1 cm.

Plate 5. 17: *Culmitzschia speciosa*, large branch fragment; 18: *Walchianthus* sp. (cf. [15, tableau 42, Fig. 8]), 19: *Culmitzschia speciosa*, male fertile shoots; 20: *Rhachiphyllum schenkii* (Heyer) Kerp 1988: typical pinnules of the apical part of a pinna. Scale bar: 1 cm.

servation, dans de bonnes conditions, des collections paléontologiques.

## Références

- [1] S. Bertholon, Étude de la flore de l'Autunien des Tuillières (bassin de Lodève), mémoire de DEA, université de Montpellier, 1996.
- [2] J. Broutin, Étude paléobotanique et palynologique du passage Carbonifère–Permien dans le Sud-Ouest de la péninsule Ibérique, Cahiers de Paléontologie, CNRS Éd., Paris, 1986.
- [3] J. Broutin, J. Doubinger, G. Farjanel, P. Freytet, J.H.F. Kerp, J. Langiaux, M.-L. Lebreton, S. Sebban, S. Satta, Le renouvellement des flores au passage Carbonifère Permien : approches stratigraphique, biologique et sédimentologique, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II 311 (1990) 1563–1569.
- [4] J.-J. Châteauneuf, G. Gand, Synthèse géologique des bassins permien français, Mem. BRGM 128 (1989).
- [5] J.D. De Laubenfels, The external morphology of coniferous leaves, Phytomorphology 3 (1953) 1–20.
- [6] J. Doubinger, Contribution, Contribution à l'étude des flores autunio-stéphaniennes, Mem. Soc. Geol. Fr. 75 (1956) 1–180.
- [7] J. Doubinger, Notes palynologiques sur le Permien de Lodève (Hérault), C. R. Somm. Soc. Geol. Fr. 6 (1963) 201–203.
- [8] J. Doubinger, Nouvelles observations sur la flore fossile de l'Autunien de Lodève, C. R. Somm. Soc. Geol. Fr. 3 (1963) 74–75.
- [9] J. Doubinger, Études palynologiques dans le Permo-Carbonifère de l'Autunois. Les schistes de Muse, Bull. Soc. Hist. Nat. Autun 50 (1969) 14–19.
- [10] J. Doubinger, Études palynologiques dans l'Autunien, Rev. Palaeobot. Palynol. 17 (1974) 21–38.
- [11] J. Doubinger, J. Langiaux, Un faux problème, la limite Stéphanien Permien, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II 294 (1982) 333–341.
- [12] R. Florin, Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms, Viertes Heft, Palaeontographica Abt. B 85 (1939) 176–241.
- [13] J. Galtier, J. Broutin, La flore de la zone de transition de l'Autunien supérieur de Lodève, Sci. Geol. Bull. 48 (1996) 83–93.
- [14] J.H.F. Kerp, J. Fichter, Die Makrofloren des saarpfälzischen Rotliegenden (Ober-Karbon–Unter-Perm; SW-Deutschland), Mainz. Geowiss. Mitt. (1985) 159–286.
- [15] H. Kerp, J. Broutin, S. Lausberg, H. Aassoumi, Discovery of latest Carboniferous–Early Permian radially symmetrical peltaspermeaceous megasporophylls from Europe and North Africa, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA 332 (8) (2001) 513–519.
- [16] J. Langiaux, Flores et faunes des formations supérieures du Stéphanien de Blanzay–Montceau (Massif central français). Stratigraphie et paléoécologie, « La Physiophile », Rev. Soc. Sci. Nat. Hist., supplémentaire n° 100 (1984).
- [17] G. Mapes, G.W. Rothwell, Structures and Relationships of primitive conifers, Neue. Jahrb. Geol. Palaeontol. Abh. 183 (1991) 269–287.
- [18] R.H. Tschudy, R.M. Kosanke, Early Permian vesiculate pollen from Texas, USA, Palaeobotanist 15 (1966) 59–71.
- [19] H. Visscher, J.H.F. Kerp, J.A. Clement-Westerhof, Aspect of Permian palaeobotany and palynology. VI. Towards a flexible system of naming Palaeozoic conifers, Acta Bot. Neerl. 35 (1986) 87–99.
- [20] L.R. Wilson, Permian plant microfossils from the Flowerpot Formation of Greer County, Oklahoma, Oklahoma Geological Survey Circular 49, 1962.
- [21] G.D. Wood, A.M. Gabriel, J.C. Lawson, Palynological techniques – processing and microscopy, in: J. Jansonius, D.C. McGregor (Eds.), Palynology: principes and applications, vol. 1, AASP Foundation, 1996, pp. 1–879.
- [22] R. Zeiller, Bassin houiller et Permien de Blanzay et du Creusot. II. Flore fossile, Études « Gîtes minéraux de la France », ministère des Travaux Publics, Paris, France, 1906, pp. 1–265.