



Available online at www.sciencedirect.com



ScienceDirect

C. R. Palevol 7 (2008) 135–144



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

Systematic palaeontology

Diversity and histology of a plant litter bed from the Cenomanian of Archingeay–Les Nouillers (southwestern France)

Bernard Gomez ^{a,*}, Clément Coiffard ^a, Éric Dépré ^b,
Véronique Daviero-Gomez ^a, Didier Néraudeau ^c

^a Université Lyon-1 (Claude-Bernard), UMR 5125 (PEPS) CNRS, Paléobotanique, campus de la Doua,
bâtiment Darwin A, boulevard du 11-Novembre-1918, F-69622 Villeurbanne, France

^b GIP-GEVES (Groupement d'étude et de contrôle des variétés et semences), Le Magneraud, F-17700 Surgères, France

^c Université Rennes-1, UMR 6118 (Géosciences Rennes) CNRS, campus de Beaulieu, bâtiment 15, 263,
avenue du Général-Leclerc, F-35042 Rennes, France

Received 17 September 2007; accepted after revision 10 December 2007

Available online 20 March 2008

Presented by Philippe Taquet

Abstract

The exploitation of a third part of the sand quarry of Font-Benon (Archingeay–Les Nouillers, southwestern France) has exposed a clay lens bearing a massive accumulation of plant macro- and mesoremain. From the stratigraphic point of view, this lens corresponds to sub-unit A2sm1–2 dated as Lowermost Cenomanian in age. The plant assemblage is remarkable by low fragmentation, association of vegetative and reproductive organs of the same taxa, and by the quality of histological cuticle preservations. The plant remains were accumulated close to the producing plants and deposited in paralic, calm and brackish environment, probably of conifer-dominated type mangrove. *To cite this article: B. Gomez et al., C. R. Palevol 7 (2008).*

© 2008 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Résumé

Diversité et histologie d'un horizon à litière végétale du Cénomanien d'Archingeay–Les Nouillers (Sud-Ouest de la France). L'exploitation d'une troisième tranche dans la carrière de sable de Font-Benon (Archingeay–Les Nouillers, Sud-Ouest de la France) a mis à jour une lentille argileuse contenant une accumulation massive de macro- et mésorerestes végétaux. Stratigraphiquement, cette lentille correspond à la sous-unité A2sm1–2, datée du Cénomanien basal. Cet assemblage floristique est remarquable par la faible fragmentation, l'association d'organes végétatifs et reproducteurs des mêmes taxa, ainsi que par la qualité de la préservation histologique des cuticules. Ces restes végétaux se sont accumulés à peu de distance des plantes productrices et se sont déposés dans un environnement paralique, calme et saumâtre, probablement de type mangrove à conifères dominants.

Pour citer cet article : B. Gomez et al., C. R. Palevol 7 (2008).

© 2008 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Keywords: Fossil plants; Cuticles; Cretaceous; Cenomanian; Southwestern France

Mots clés : Plantes fossiles ; Cuticules ; Crétacé ; Cénomanien ; Sud-Ouest de la France

* Corresponding author.

E-mail address: bernard.gomez@univ-lyon1.fr (B. Gomez).

Version française abrégée

Introduction

Au début des années 1980, la paléobotanique connaît l'émergence d'un nouveau champ disciplinaire, avec l'étude d'organes entiers ou fragmentaires, de tailles comprises entre 0,1 et 20 mm : les mésorestes [4]. Avec le recours croissant aux microscopies électroniques à balayage et à transmission, ces études se sont très rapidement focalisées sur les organes reproducteurs, en particulier du Crétacé, avec les innovations structurales et fonctionnelles des fleurs d'Angiospermes (voir [6] pour une synthèse). Paradoxalement, les inventaires exhaustifs de la diversité des assemblages floristiques fossiles ont donné lieu à des développements nettement plus limités (par exemple, [20]). Cependant, ces compressions d'organes ou de fragments d'organes, souvent avec leurs cuticules préservées [13], permettent des préparations qui révèlent l'ampleur de la qualité de préservation, aussi bien histologique qu'ultrastructurale (par exemple, [10,16]).

Nous proposons dans ce travail une illustration de la qualité de cette préservation au travers d'une étude préliminaire d'un niveau à accumulation de macrorestes et mésorestes végétaux. Cette étude est réalisée à la fois sur les aspects morphologique (par exemple, intégrité des organes, degré élevé d'articulation) et micromorphologique, avec l'utilisation de la microscopie électronique à balayage.

Matériel et méthodes

Les dépôts de l'Albien terminal et du Cénomanien basal des carrières de Font-Benon, à la limite des communes d'Archingeay et des Nouillers, ont déjà fait l'objet de descriptions lithologiques et paléontologiques détaillées par Moreau [14,15], Néraudeau et al. [17] et Vullo et al. [21]. L'essentiel de ces descriptions concerne une première carrière, dont les niveaux crétacés les plus anciens, en contact direct et discordant sur le Jurassique supérieur (Kimméridgien à Tithonien), ont livré de grandes quantités de bois ligniteux [19], de plantes fossiles en compression [9] et d'ambre insectifère [19]. Ces premiers dépôts crétacés ont été datés de l'Albien terminal à partir des associations de dinoflagellés [3]. La poursuite de l'exploitation des sablières a mené à l'ouverture d'une seconde carrière, à quelques dizaines de mètres de la précédente, dans laquelle les faciès sableux et argileux présentent globalement la même succession que dans la carrière précédente, mais avec parfois d'importantes variations d'épaisseur, de litho-

faciès et de contenu paléontologique. À ce titre, alors que les fossiles de plantes en compression et l'ambre étaient cantonnés dans les dépôts basaux, plutôt albiens (sous-unité lithologique A1sl) dans la première carrière, ils sont également présents dans des dépôts plus récents (sous-unité A2sm), clairement cénomaniens dans la seconde carrière. Dans le détail, la coupe de cette nouvelle carrière d'Archingeay–Les Nouillers (Fig. 1) peut être décrite comme suit :

- à la base, une formation sableuse claire, à stratifications entrecroisées (A1sl-S), visible sur au moins 3 m d'épaisseur, et surmontant les argiles qui, dans la première carrière, ont livré du bois ligniteux et de l'ambre (essentiellement faciès A1sl1 et A1sl2, Fig. 2, in [17] ; ces sables sont ici non fossilifères) ;
- au-dessus des sables se développe un premier ensemble argileux (A2sm1–2), parfois entrecoupé de fins lits sableux, qui comporte dans sa partie moyenne un niveau lenticulaire (faciès P) très riche en macrorestes et mésorestes végétaux avec cuticules préservées et en ambre ; il semble que cet ensemble à dominante argileuse soit l'équivalent latéral des faciès plus sableux A2sm1 et A2sm2 décrits dans la coupe de la première carrière (cf. [17]) ;
- vient ensuite un épisode sableux roux, à litage plutôt horizontal (A2sm3–4), dépourvu de fossile ; cela correspond en totalité ou en partie aux sables A2sm3 et A2sm4 de la première carrière (cf. [17]) ;
- ces sables roux sont coiffés par un second ensemble argileux (A2a) qui, bien que très variable en épaisseur, montre une continuité latérale, non seulement entre les deux carrières d'Archingeay–Les Nouillers, mais aussi avec d'autres sablières distantes de quelques dizaines de kilomètres (cf. Puy-Puy à Tonnay-Charente, in [18]) ; du point de vue paléontologique, ces argiles comportent essentiellement de fins débris végétaux ;
- la coupe de la nouvelle carrière d'Archingeay–Les Nouillers se termine par 2 à 3 m de sables beiges homogènes (B1cs), sans stratification ni litage prédominants, dont les derniers centimètres sous le sol actuel comportent quelques huîtres *Rynchostreon suborbiculatum* et des orbitolines, qui permettent de dater clairement ce faciès marin côtier du Cénomanien inférieur [21].

Dans le faciès P, des spécimens de conifères présentant un haut degré d'articulation et des feuilles entières ont été récoltées par clivage *in situ* des argiles par l'un d'entre nous (E.D.).

Des sédiments ont fait l'objet de macérations en volume dans de l'eau oxygénée à 35 %, suivies d'un tamisage à grande eau (du robinet) dans des tamis de mailles 1 mm, 500 µm et 100 µm. Le contenu organique avoisine les 70 % par rapport au volume initial de roche. Le matériel organique est ensuite laissé à sécher à l'air. Le tri, encore en cours, est effectué à l'œil nu pour la fraction supérieure à 1 mm.

Diversité et histologie

La matière organique recueillie est constituée, pour les deux tiers, de bois préservés sous forme de jayets ou de fusains. Les jayets sont émuossés et ont donc apparemment subi un transport et/ou une flottaison, tandis que les fusains sont généralement de petites dimensions et à cassures nettes. Plusieurs bois présentent des couleurs allant du marron clair au beige, qui rappellent l'aspect de fragments de bois contenus dans les litières actuelles.

Parmi les restes foliaires avec cuticules préservées, les plus abondants sont représentés par l'espèce *Frenelopsis alata* (K. Feistmantel) E. Knobloch. Macroscopiquement, le genre est reconnaissable à des entre-nœuds cylindriques, présentant dans leur partie distale un verticille de trois petites pointes (Fig. 2.1). Plusieurs spécimens encore ramifiés, typiquement constitués d'une succession d'entre-nœuds avec des verticilles foliaires décalés de 60° d'un nœud à l'autre, ont aussi été collectés *in situ* (Fig. 2.2 et 2.3). À une échelle microscopique, des files longitudinales et parallèles d'appareils stomatiques se distinguent, larges d'un seul appareil stomatique (Fig. 3). Ces derniers sont protégés par des papilles externes et internes, portées par les cellules subsidiaires et les plaques dorsales des cellules de garde (Fig. 3.4 et Fig. 3.5). La surface de la cuticule est marquée par des sillons plus ou moins profonds au niveau des contacts entre les cellules épidermiques et par de petites papilles épidermiques, pouvant être coalescentes par cellule épidermique (Fig. 3.1 et 3.2).

Par ordre d'abondance viennent ensuite des axes portant des feuilles d'environ 1 à 2 mm de longueur et 1 mm de large, à disposition spiralée (Fig. 2.4). Plusieurs spécimens présentent encore des ramifications (Fig. 2.5 et 2.6). L'étude en microscopie permet d'observer, sur les feuilles, la présence de cryptes stomatiques qui permettent d'identifier ces fragments foliaires de conifères comme appartenant au genre *Glenrosa* Watson et Fisher (Fig. 3.6). Ces cryptes sont des chambres dont l'ouverture est réduite par des papilles interdigitées, tapissées en interne de poils entrecroisés et au fond desquelles sont cantonnés des appareils stomatiques

(Figs. 3.7–3.9). Le reste de la surface cuticulaire rappelle beaucoup celle de *F. alata*, décrit ci-dessus. Une observation à la loupe binoculaire de possibles cryptes stomatiques de feuilles à insertion spiralée sur les axes, mais à morphologie très dissemblable de celle de la précédente (feuilles longues de 3–5 mm, étroites de 1 mm), nous laisse à penser que les spécimens des Figs. 2.12–2.14 seraient également à attribuer au genre *Glenrosa*. Une étude au MEB devrait nous permettre de préciser s'il s'agit de deux espèces différentes ou de la même espèce, mais avec une large gamme de variations morphologiques.

D'autres axes de conifères portant des feuilles à phyllotaxie hélicoïdale diffèrent des précédents par l'existence d'un cylindre central partiellement aplati, transformé en jayet et recouvert d'une très fine cuticule (Fig. 2.10 et 2.11). Les feuilles sont très fortement appliquées contre l'axe, et la partie libre de chacune est de longueur égale ou inférieure à celle de la partie fixée, ce qui conduit à les ranger provisoirement dans le morphogenre *Brachyphyllum*. Toutefois, des alignements de points correspondant à des appareils stomatiques se voient clairement à la loupe binoculaire et laissent espérer une détermination plus assurée après étude au MEB.

Plusieurs types d'écaillles de cônes femelles présentent deux traces de graines de forme ovale (Fig. 2.7A, 2.7 B, 2.8A, 2.8B, 2.9A, 2.9B). Plusieurs montrent une forme générale et une superposition de couches de cuticules fines de quelques micromètres (Fig. 2.9A et B), qui les rapprochent des écaillles ovulifères associées aux *Frenelopsis alata* : *Alvinia bohemica* (Velenovský) Kvaček [11].

Le nombre et l'état de préservation des feuilles entières de *Nehvizdya andegavense* extraites *in situ* ou après macération à l'eau oxygénée font de celles-ci le reste végétal le plus frappant de cette association (Figs. 2.15–2.17). Il s'agit de feuilles lancéolées à oblongues, à bases longuement atténuées (sans réels pétioles) et à apex très variables (cf. [8]). La nervation est constituée de nervures présentant 3 à 5 dichotomies successives. Les nervures convergent sensiblement entre elles à l'apex, mais ne se rejoignent jamais. De nombreux corps résineux de forme ronde à fuselée sont distribués dans le mésophylle entre les nervures. Les cuticules présentent des appareils stomatiques disposés en bande entre les nervures (Fig. 3.10 et 3.11). Ces appareils stomatiques sont formés par 5 à 8 cellules subsidiaires et sont entourés par un anneau saillant en face externe (Fig. 3.12 et 3.13).

Deux rameaux courts (brachyblastes) préservés en trois dimensions, le premier s'élargissant distalement et

latéralement pour donner naissance respectivement à une cupule distale et une cupule latérale et le second à une unique cupule distale, ont également été isolés lors du tri (Fig. 2.18 et 2.19). La cupule la mieux préservée (Fig. 2.19) porte un ovule unique et son bord porte quatre petites émergences, régulièrement espacées. Une telle organisation rappelle celle des ginkgos actuels. Malgré l'absence de connexion anatomique, ces organes reproducteurs sont clairement à associer aux feuilles de *Nehvizdya*, pour lequel Kvaček et al. [12] introduit le genre *Nehvizdyella* Kvaček, Falcon-Lang et Daškova.

Les feuilles d'Angiospermes sont nettement plus rares et très généralement fragmentaires. Le type le plus abondant, cf. *Myrtophyllum*, est caractérisé par des feuilles étroites et lancéolées, à nervure primaire pennée et nervures secondaires brochidodromes, avec une nervure intramarginale très délicate, longeant chacune des marges. La cuticule comporte de nombreuses papilles sur la face inférieure (Fig. 3.14 et 3.15). L'hypoderme peut être préservé (Fig. 3.17). Les appareils stomatiques sont de type paracytique, montrant un bourrelet autour de l'ostiole et des cellules de garde légèrement enfoncées par rapport à la cuticule (Fig. 3.16).

Origine et genèse de l'assemblage de végétaux

La lentille d'argiles du faciès P de A2sm1–2 de la nouvelle carrière de Font-Benon est particulièrement remarquable par la concentration en méso- et macrorestes végétaux, l'association d'organes végétatifs et reproducteurs correspondant aux mêmes taxa (par exemple, *Frenelopsis* vs. *Alvinia*, *Nehvizdya* vs. *Nehvizdyella*) et par les grandes dimensions (par exemple, feuilles entières de *Nehvizdya* ou cf. *Myrtophyllum*; rameaux plusieurs fois ramifiés de *Frenelopsis* et *Glenrosa*). Une telle concentration et l'absence de sélection indiquent que cet assemblage résulte principalement d'une accumulation de débris végétaux produits à proximité, mais couplant probablement des transports de faible distance aériens et aquatiques. Cependant, plusieurs bois, jayets en particulier, présentent des émoussements et perforations d'origine animale suggérant une certaine durée de flottaison.

L'association floristique concorde bien avec celles des zones parallèles de l'Albien et du Cénomanien de l'Europe [1]. Ces zones aux eaux saumâtres ou relevant franchement du domaine marin sont dominées par des conifères et des ginkgos [1,5]. Ces Gymnospermes étaient très bien adaptés à de tels environnements, comme le montrent leurs cuticules xéromorphes (e.g. cuticules épaisse, sillonnées et papilleuses, appareils

stomatiques protégés par des bourrelets, des papilles, des cryptes). Les Angiospermes sont encore limités en richesse et en abondance dans de tels environnements, ce qui correspond à l'évidence à un moment clé de leur évolution [1,2,7]. L'usage du terme *mangrove* prend ici tout son sens, car, du point de vue de la structure et du fonctionnement des écosystèmes, ces mangroves à conifères et ginkgos sont analogues aux mangroves actuelles à Angiospermes (par exemple, *Avicennia* L. et *Rhizophora* L.).

1. Introduction

At the beginning of the 1980s, a new research field emerged in palaeobotany as the study of entire or fragmentary organs of 0.1–20 mm in size: the mesoremain [4]. With the increasing use of scanning and transmission electron microscopy, these studies became quickly restricted to reproductive organs, and as a special concern described the functional and structural innovations of angiosperm flowers during the Middle Cretaceous (see [6] for a review). Otherwise, the exhaustive inventories of the diversity of fossil plant assemblages gave place to a much rarer literature (e.g., [20]). However, these compressions of organs or organ fragments are often preserved with their cuticles [13], and allow preparations that reveal exquisite histological, ultrastructural and biochemical preservations (e.g., [10,16]).

We propose in the present paper an illustration of the quality of preservations through the preliminary study of an accumulation bed bearing plant meso- and macroremains. This study is realized from both macro-morphological (e.g., integrity of organs, high degree of branching) and micromorphological aspects with scanning electron microscopy on some taxa sorted.

2. Material and methods

The lithological and palaeontological settings from the Uppermost Albian and Lowermost Cenomanian of the quarries of Font-Benon at the border between the village Archingeay and Les Nouillers were already described by Moreau [14,15], Néraudeau et al. [17], and Vullo et al. [21]. Most of these descriptions concerned the first quarry, of which the oldest Cretaceous beds in direct contact and discordant over the Upper Jurassic (Kimmeridgian to Tithonian) delivered a large quantity of compressions of fossil wood, leaves and amber bearing insect inclusions [9,19]. These first Cretaceous deposits were dated from the Latemost Albian from the Dinoflagellates assemblage [3]. The continuation of the exploitation of the sand quarry led to the opening of a

second quarry at some tens of metres from the previous one, in which the sandy and clayey facies show globally the same succession than in the previous quarry, but with laterally important variations in thickness, lithofacies, and palaeontological content. From this point of view, although compressions of fossil plants and amber were confined in the basal Albian deposits (lithological sub-unit A1sl) in the first quarry, they also occur in clearly Cenomanian more recent deposits (sub-unit A2sm) in the second quarry. The exposure of the new quarry of Archingeay–Les Nouillers (Fig. 1) can be described, from the base to the top, as follows:

- at the base, a clear sandy bed with cross-bedded stratifications (A1sl-S) is visible for at least 3 m in thickness, and overlying the clays that in the other site have delivered lignite and amber (mainly the facies A1sl1 et A1sl2, Fig. 2, in [17]); these sands are here fossiliferous;
- a first clayey bed (A2sm1–2), in some places intersected by fine sandy beds, develops over the sands, and includes in the middle part a lenticular level (facies P), a very rich fossil assemblage of amber and plant meso- and macroremains bearing cuticles; it appears that this clay-dominated setting is the lateral equivalent of the more sandy facies A2sm1 and A2sm2 described in the stratigraphic section of the first quarry [17];
- next comes a reddish sandy episode, with rather horizontal bedding (A2sm3–4), devoid of fossils; it corresponds totally or partially to sands A2sm3 and A2sm4 of the first quarry [17];
- these reddish sands are covered by a second clayey setting (A2a) that, though very variable in thickness, shows not only a lateral continuity between the two quarries of Archingeay–Les Nouillers, but also with other tens of kilometres distant sandy quarries (cf. Puy-Puy at Tonnay-Charente, in [18]); from the palaeontological point of view, these clays mainly comprise fine plant debris.

The exposure of the new quarry of Archingeay–Les Nouillers ends up by 2–3 m of homogenous beige sands (B1cs), without any predominant stratification or bedding, of which the last centimetres under the present soil bear a few oysters *Rhynchostreon suborbiculatum* and orbitolines that allow clearly dating back this marine costal facies to the Lowermost Cenomanian [21].

In facies P, conifer specimens showing a high degree of branching and entire leaves have been collected by splitting the clays in situ by one of us (E.D.).

Sedimentary rocks have also been bulk macerated in H_2O_2 , followed by sieving with tap water with 1-mm-,

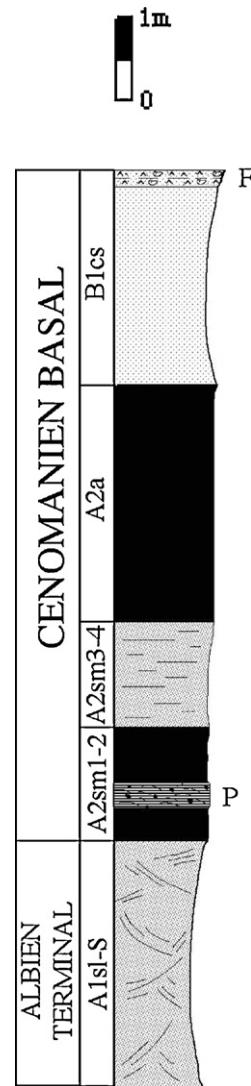


Fig. 1. Stratigraphical position of the lens bearing plant mesoremain and macroremains of the sand quarry of Font-Benon (Archingeay–Les Nouillers, Charente-Maritime, France).

Fig. 1. Position stratigraphique de la lentille à mésorestes et macrorestes de végétaux de la sablière de Font-Benon (Archingeay–Les Nouillers, Charente-Maritime).

500- μ m-, and 100- μ m-fine mesh sieves. The organic contact is nearly 70% compared to the initial volume of sediments. The organic matter has been subsequently left to dry on air. Sorting, still in progress, has been done with the naked eye; it has concerned the fraction over 1 mm.

3. Diversity and histology

Two-thirds of the retrieved organic matter consists of wood preserved as either jets or charcoals. Jets are

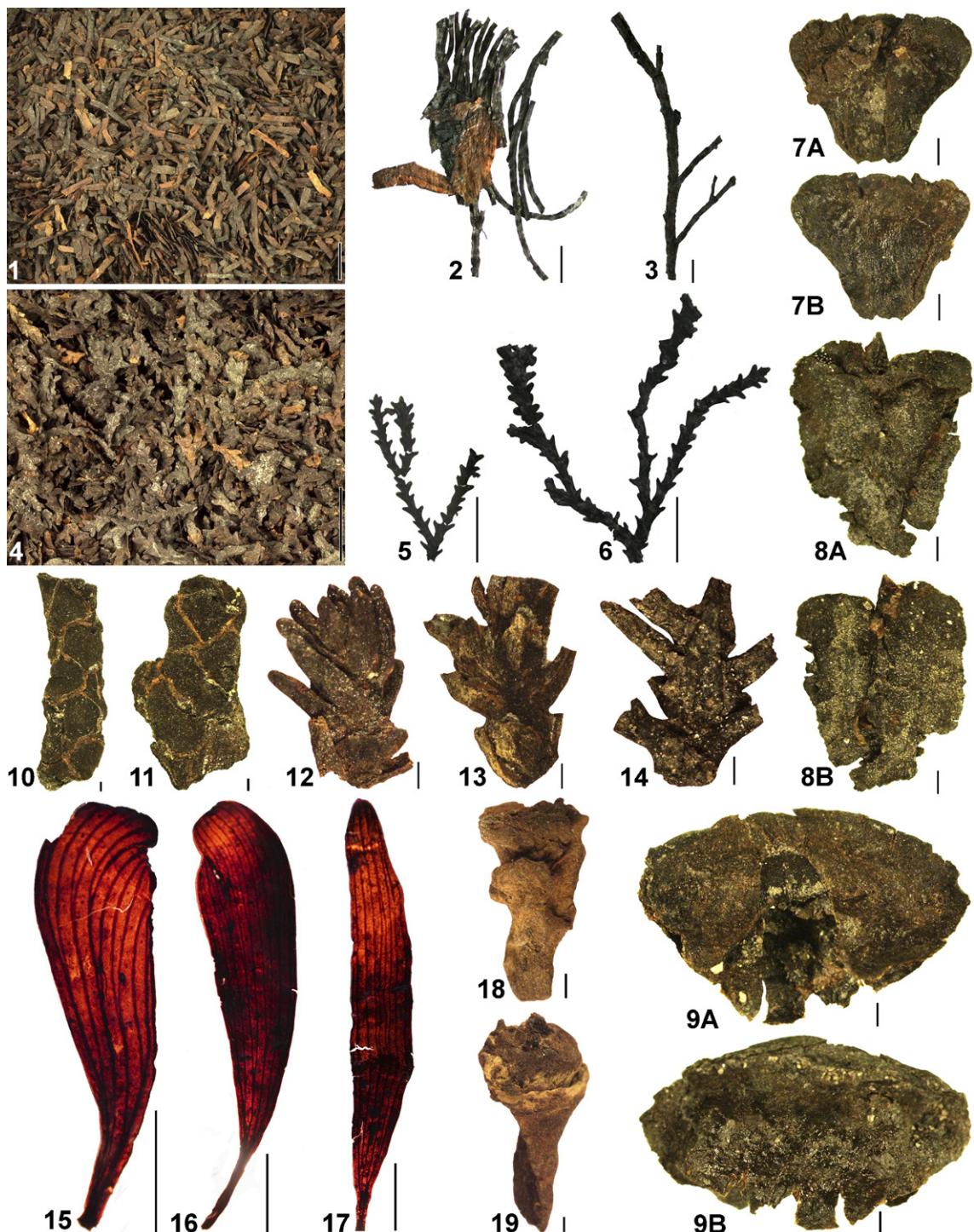


Fig. 2. Cuticle plant meso- and macroremains from the Lowermost Cenomanian of Font-Benon (Archingeay–Les Nouillers, Charente-Maritime). **1.** *Frenelopsis alata*, numerous fragments of internodes sorted. **2, 3.** *Frenelopsis alata*, shoots showing several branches. **4.** *Glenrosa* sp., numerous fragments of axes bearing small leaves with spiral arrangement. **5, 6.** *Glenrosa* sp., shoots showing several branches. **7A, 8A, 9A.** Isolated ovuliferous scales of female cones in adaxial (upper) view showing the positions of seeds (the insertion area of the scale is figured at the bottom). **7B, 8B, 9B.** Isolated ovuliferous scales of female cones in abaxial (lower) view (the insertion area of the scale is figured at the bottom). **10.** ‘*Brachiphyllum*-type’, axis showing adpressed leaves in helicoidal arrangement. **11.** ‘*Brachiphyllum*-type’, apex of an axis showing adpressed leaves in helicoidal arrangement and a very short tip of a branch. **12, 13, 14.** *Glenrosa* sp., axis showing narrow and long leaves in spiral arrangement. **15, 16, 17.**

large and blunted; so they have apparently undergone aquatic transport and/or flotation, whereas charcoals are generally small and display sharp cracks. Several woods exhibit beige to clear brown colours that remind the aspect of woody fragments found in modern litters.

Among the cuticle compressions, by far the most abundant leafy remains are the conifer *Frenelopsis alata* (K. Feistmantel) E. Knobloch. In gross morphology, the genus is well recognisable by cylindrical internodes showing distally whorls of three tips (Fig. 2.1). Several still-branched specimens, typically built with successive internodes shifted one to the following of 60 degrees, have also been collected during fieldwork in the sand quarry (Fig. 2.2 and 2.3). At a microscopic scale, longitudinal and parallel one-stoma-wide rows are seen (Fig. 3.3). The stomatal apparatuses are protected by outer and inner papillae borne by the subsidiary cells and the dorsal plates of the guard cells (Fig. 3.4 and 3.5). The cuticle's surface is marked by more or less deep grooves between the epidermal cells and by several small blunt papillae on each epidermal cell, which may or not fuse together (Fig. 3.1 and 3.2).

Come next by order of abundance axes bearing spirally arranged leaves of about 1–2 m in length and 1 mm in width (Fig. 2.4). Several specimens show several branches (Fig. 2.5 and 2.6). The microscopy study allows us to examine the stomatal crypts borne by the leaves, which are typical for identifying the conifer genus *Glenrosa* Watson et Fisher (Fig. 3.6). These stomatal crypts correspond to chambers whose openings are reduced by interdigitated papillae or sealed with wax plugs (Fig. 3.7). The inside of the crypts is filled with intertwined hairy projections. Stomatal apparatuses are restricted at the deep bottom of crypts and are devoid of accessory protections (Fig. 3.8 and 3.9). The rest of the cuticular surface reminds much that of *F. alata*, described above.

The observation under the stereomicroscope of probable stomatal crypts in leaves of spirally leafy axes, but having very dissimilar morphology as far as the length (up to 5 mm) and the width (about 1 mm) of the leaves are concerned, let us think that the specimens shown in Figs. 2.12–2.14 could be also ascribed to the genus *Glenrosa*. The SEM study should provide evidence of whether they belong to two different species or to the same species, but exhibiting a wide range of gross morphology.

Other conifer axes with spirally arranged leaves differ from those previously described by the occurrence of a central, partially flattened cylinder, transformed as jet and covered by a very thin cuticle (Fig. 2.10 and 2.11). These leaves are very strongly adpressed against the axis and the length of the free part of each leaf is equal to or lower than the length of the basal cushion that anchors the leaf to the axis, which leads us to temporarily classify them into the morphogenus *Brachiphyllum*. Nevertheless, stomatal rows are recognizable under the stereomicroscope, and let us hope a more confident identification after examination under the SEM.

At least three types of female cone scales can be distinguished, and all show the locations of two pine-nut-shaped traces (Figs. 2.7A, 2.7B, 2.8A, 2.8B, 2.9A, and 2.9B). Several of them resemble, by their gross morphology and the superposition of a few millimetre thin cuticle layers (Fig. 2.9A and 2.9B), the ovuliferous scales of *Alvinia bohemica* (Velenovský) Kvaček related to *Frenelopsis alata* [11].

The number and the state of preservation of the entire leaves of *Nehvizdya andegavense* retrieved in situ or after bulk maceration in hydrogen peroxide make it the more striking plant remain of this assemblage (Fig. 2.15–17). It consists of lanceolate to oblong leaves, with lengthily attenuated bases (without real petioles) and very vari-

Nehvizdya andegavense, lanceolate to oblanceolate leaves showing several times dichotomized veins and rounded to spindle-shaped resin bodies inside the mesophyll. **18.** cf. *Nehvizdyella*, short axis forming two cupulae, each one bearing one ovule (3D preserved structure). **19.** cf. *Nehvizdyella*, short axis forming one cupula bearing one ovule (3D preserved structure). Scale bars: 1 cm (**1–6, 15–17**) and 1 mm (**7–14, 18, 19**). Fig. 2. Méso- et macrorestes cuticulaires de végétaux du Cénomanien basal de la sablière de Font-Benon (Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime). **1.** *Frenelopsis alata*, nombreux fragments d'entre-nœuds triés. **2, 3.** *Frenelopsis alata*, rameaux présentant plusieurs ramifications. **4.** *Glenrosa* sp., nombreux fragments d'axes portant des feuilles petites et disposition spirale. **5, 6.** *Glenrosa* sp., rameaux présentant plusieurs ramifications. **7A, 8A, 9A.** Écailles ovulifères isolées de cônes femelles en vue adaxiale (supérieure) montrant les positions des graines (la zone d'insertion de l'écailler est figurée vers le bas). **7B, 8B, 9B.** Ecailles ovulifères isolées de cônes femelles en vue abaxiale (inférieure) (la zone d'insertion de l'écailler est figurée vers le bas). **10.** « Type *Brachiphyllum* », axe présentant des feuilles très fortement appliquées et en disposition hélicoïdale. **11.** « Type *Brachiphyllum* », apex d'un axe présentant des feuilles très fortement appliquées et en disposition hélicoïdale et une ramifications très courte. **12, 13, 14.** *Glenrosa* sp., axe présentant des feuilles longues et étroites et à disposition hélicoïdale. **15, 16, 17.** *Nehvizdya andegavense*, feuilles lancéolées à oblanceolées présentant des nervures plusieurs fois dichotomes et des corps résineux ronds à fusiformes dans le mésophylle. **18.** cf. *Nehvizdyella*, axe court formant deux cupules portant chacune un ovule (structure préservée en 3D). **19.** cf. *Nehvizdyella*, axe court formant une cupule portant un ovule (structure préservée en 3D). Barre d'échelle : 1 cm (**1–6, 15–17**) et 1 mm (**7–14, 18, 19**).

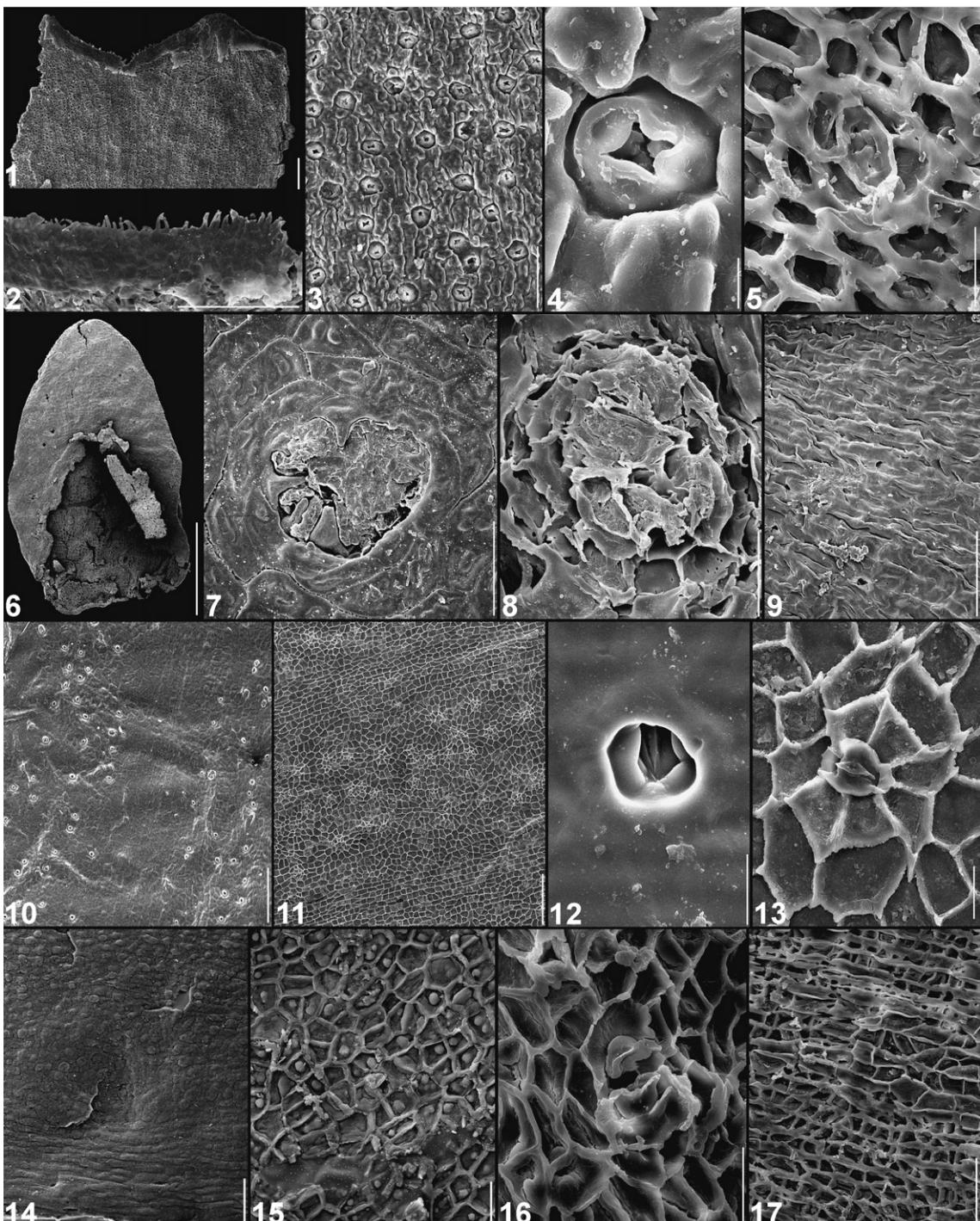


Fig. 3. Scanning electron microscopy of cuticles of some taxa. 1–5. *Frenelopsis alata*. 1. Half of the distal part of one internode showing the inner view of the abaxial cuticle and the outer view of the adaxial cuticle. 2. Detail of the hairy margin. 3. Outer view of the abaxial cuticle showing parallel stomatal rows. 4. Outer view of one stoma showing four outer and inner papillae on the throat of the stomatal pit. 5. Inner view of one stoma showing four inner papillae and four subsidiary cells. 6–9. *Glenrosa* sp. 6. Full leaf showing outer view of the adaxial cuticle and inner view of the larger abaxial cuticle. 7. Outer view of a stomatal crypt showing papillae and wax plug sealing the opening. 8. Inner view of a stomatal crypt showing at least three stomata gathered at the bottom of the chamber. 9. Inner view of the cuticle showing delicately preserved hypodermis. 10–13. *Nehvizdya andegavense*. 10. Outer view of the cuticle showing rows of stomata intercalated between veins. 11. Inner view of the cuticle

able apices (cf. [8]). The venation is constituted by 3 to 5 times successively dichotomized veins. The veins converge sensitively one to each other at the apex (whatever the shape of the apex), but never join. Numerous rounded to spindle-shaped resin bodies are distributed inside the mesophyll and between the veins. The cuticles show stomatal apparatuses arranged in row between the veins (Fig. 3.10 and 3.11). The stomatal apparatuses consist of 5–8 subsidiary cells, and they are surrounded by a protruding ring (Fig. 3.12 and 3.13).

Two 3D-preserved short shoots (brachyblasts), the first enlarging distally and laterally to produce one distal cupula and one lateral cupula and the second one unique distal cupula, respectively, have also been separated during sorting (Fig. 2.18 and Fig. 2.19). The best-preserved specimen (Fig. 2.19) bears a unique ovule and its border exhibits four small regularly spaced emergences. Such an organization reminds those of living ginkgos. Despite the absence of anatomical connection, these reproductive organs are clearly related to *Nehvizdya*, for which Kvaček et al. [12] erected the genus *Nehvizdyella* Kvaček, Falcon-Lang et Daškova.

Angiosperm leaves are much rarer and in general very fragmentary in the assemblage. The most abundant type, cf. *Myrtophyllum*, corresponds to narrow and lanceolate leaves, showing pinnate primary venation, brochidodromous secondary venation and one very delicate intramarginal vein along the margins. The cuticle includes numerous papillae on the lower surface (Fig. 3.14 and 3.15). The hypodermis can be well preserved (Fig. 3.17). The stomatal apparatuses are of paracytic type, and show a ring around the ostiole and rather sunken guard cells compared to the cuticle surface (Fig. 3.16).

4. Origin and genesis of the plant assemblage

The clay lens of the facies P of A2sm1–2 from the new sand quarry of Font-Benon is particularly remarkable by the concentration in plant meso- and macroremains, association of vegetative and reproductive organs corresponding to the same taxa (e.g., *Frenelopsis* vs. *Alvinia*, *Nehvizdya* vs. *Nehvizdyella*) and the large dimensions (e.g., entire leaves of *Nehvizdya* and cf. *Myrtophyllum*; several time branched shoots of *Frenelopsis* and *Glenrosa*). Such a concentration and the absence of selections may indicate that the assemblage is mainly autochthonous or paraautochthonous and may result from an accumulation of plant debris produced in the vicinities of the deposit, but mixing short-distance air and water transports. However, wood, in particular jets, show blunting and animal tapper traces, suggesting certain flotation duration.

The plant association agrees well with those of paralic environments known from the Albian and Cenomanian of Europe [1]. These brackish or marine water influenced environments are understood as conifer- and ginkgo-dominated vegetations [1,5]. Gymnosperms were well adapted to such environments having a whole set of xeromorphic adaptations, as observed herein at the level of the cuticles (e.g., thick cuticles, grooved and papillose surfaces, stomatal apparatuses protected by rings, papillae, crypts). Angiosperms were still limited in richness and in abundance, which clearly corresponds at the evidence to a key moment in the plant evolution [1,2,7]. The use of the term mangrove takes here its full justification, because these conifers and ginkgos mangroves were analogue to the angiosperm living mangroves (e.g. *Avicennia* L. and *Rhizophora* L.) from the

showing rows of stomata intercalated between veins **12**. Outer view of a stomatal apparatus showing a ring around the aperture. **13**. Inner view of a stomatal apparatus showing dorsal plates and 6–7 subsidiary cells. **14–17**. cf. *Myrtophyllum*. **14**. Outer view of the abaxial cuticle showing small blunt rounded papillae that fused together in the most marginal band. **15**. Inner view of the abaxial cuticle showing protruding papillae. **16**. Inner view of the adaxial cuticle showing paracytic stomatal apparatus. **17**. Inner view of the margin fold showing well preserved hypodermis. Scale bars: 750 µm (**5**), 300 µm (**1, 10, 11**), 100 µm (**2, 3**), 75 µm (**9**), 50 µm (**7, 8, 14, 17**), 30 µm (**5, 13**), 20 µm (**15, 16**), 10 µm (**4, 12**).

Fig. 3. Microscopie électronique à balayage de cuticles de quelques taxa. **1–5.** *Frenelopsis alata*. **1.** Moitié de la partie distale d'un entre-nœud, montrant la face interne de la cuticule abaxiale et la vue interne de la cuticule adaxiale. **2.** Détail de la marge poilue. **3.** Vue externe de la cuticule abaxiale, montrant des files parallèles d'appareils stomatiques. **4.** Vue externe d'un appareil stomatique, montrant quatre papilles internes et externes au niveau de l'ostiole. **5.** Vue interne d'un appareil stomatique, montrant quatre papilles internes et quatre cellules subsidiaires. **6–9.** *Glenrosa* sp. **6.** Feuille entière, montrant la vue externe de la cuticule adaxiale et la vue interne de la cuticule abaxiale. **7.** Vue externe d'une crypte stomatique, montrant des papilles et un bouchon de cire scellant l'ouverture. **8.** Vue interne d'une crypte stomatique, montrant au moins trois appareils stomatiques rassemblés au fond de la chambre. **9.** Vue interne de la cuticule, montrant un hypoderme délicatement préservé. **10–13.** *Nehvizdya andegavense*. **10.** Vue externe de la cuticule, montrant des rangées d'appareils stomatiques intercalés entre les nervures. **11.** Vue interne de la cuticule, montrant des rangées d'appareils stomatiques intercalés entre les nervures. **12.** Vue externe d'un appareil stomatique, montrant un anneau autour de l'aperture. **13.** Vue interne d'un appareil stomatique, montrant les plaques dorsales et 6 à 7 cellules subsidiaires. **14–17.** cf. *Myrtophyllum*. **14.** Vue externe de la cuticule abaxiale, montrant de petites papilles rondes et émoussées qui fusionnent dans la bande la plus marginale. **15.** Vue interne de la cuticule abaxiale, montrant la protraction des papilles. **16.** Vue interne de la cuticule adaxiale, montrant un appareil stomatique paracytique. **17.** Vue interne du pli marginal montrant un hypoderme bien préservé. Barres d'échelle : 750 µm (**5**), 300 µm (**1, 10, 11**), 100 µm (**2, 3**), 75 µm (**9**), 50 µm (**7, 8, 14, 17**), 30 µm (**5, 13**), 20 µm (**15, 16**), 10 µm (**4, 12**).

points of views of structuring and functioning of the ecosystems.

Acknowledgements

This article is a contribution to projects Global Change IFB ‘Interactions biodiversité végétale–changements globaux à la transition Crétacé inférieur–supérieur d’Europe occidentale’ and ANR AMBRACE (No. BLAN07-1-184190) of the French ‘Agence nationale de la recherche’. The research of B. Gomez was supported by projects CGL2005-00046/BTE and CGL2005-01121 of the ‘Ministerio de Educación y Ciencia’ of the Spanish government and project 2005SGR-00890 of the Catalan government. E.D. acknowledges INRA ‘Unité expérimentale d’entomologie’ (Le Magneraud), GIP GEVES (‘Groupe d’étude et de contrôle des variétés et semences’, Le Magneraud), INRA GEPA (‘Génétique et expérimentation en production animale’, Le Magneraud), where part of the photographs were taken, for their interests, and M. Michel Dépré for great help on the field. We warmly thank M. Nicolas Labert (University of Lyon-1) who did most of the photographs of the plant mesoremain. This contribution is publication No. UMR5125-08.008.

References

- [1] C. Coiffard, B. Gomez, J. Kvaček, F. Thévenard, Early angiosperm ecology, evidence from the Albian–Cenomanian of Europe, *Ann. Bot.* 98 (2006) 495–502.
- [2] C. Coiffard, B. Gomez, F. Thévenard, Early Cretaceous angiosperm invasion of Western Europe and major environmental changes, *Ann. Bot.* 100 (2007) 545–553.
- [3] J. Dejax, E. Masure, Analyse palynologique de l’argile lignitifère à ambre de l’Albian terminal d’Archingeay, *C. R. Palevol* 4 (2005) 53–65.
- [4] D.L. Dilcher, Early angiosperm reproduction: an introductory report, *Rev. Pal. Pal.* 27 (1979) 291–328.
- [5] H. Falcon-Lang, J. Kvaček, D. Uličný, Mesozoic mangroves, *Geoscientist* 16 (2006) 4–6.
- [6] E.M. Friis, K.R. Pedersen, P.R. Crane, Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction, *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 232 (2006) 251–293.
- [7] B. Gomez, Le Crétacé, une révolution floristique et écologique, *La Garance voyageuse* 71 (2005) 47–51.
- [8] B. Gomez, C. Martín-Closas, G. Barale, F. Thévenard, A new species of *Nehvizdya* (Ginkgoales) from the Lower Cretaceous of the Iberian Ranges (Spain), *Rev. Pal. Pal.* 111 (2000) 49–70.
- [9] B. Gomez, V. Daviero-Gomez, V. Perrichot, F. Thévenard, C. Coiffard, M. Philippe, D. Néraudeau, Assemblages floristiques de l’Albian-Cénomanien de Charente-Maritime (SO France), *Ann. Paleontol.* 90 (2004) 147–159.
- [10] H. Kerp, The study of fossil gymnosperms by mean of cuticle analysis, *Palaios* 5 (1990) 548–569.
- [11] J. Kvaček, *Frenelopsis alata* and its microsporangiate and ovuliferous reproductive structures from the Cenomanian of Bohemia (Czech Republic, Central Europe), *Rev. Paleobot. Palynol.* 112 (2000) 51–78.
- [12] J. Kvaček, H.J. Falcon-Lang, J. Dašková, A new Late Cretaceous ginkgoalean reproductive structure *Nehvizdyella* gen. nov. from the Czech Republic and its whole-plant reconstruction, *Am. J. Bot.* 92 (2005) 1958–1969.
- [13] C. Martín-Closas, B. Gomez, Taphonomie des plantes et interprétations paléoécologiques. Une synthèse, *Geobios* 37 (2004) 65–88.
- [14] P. Moreau, La transgression cénomanienne sur la marge septentrionale du bassin de l’Aquitaine (Charentes), flanc nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d’une invasion marine, aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. I. Analyse stratigraphique et identification des milieux, thèse d’Etat, université de Poitiers, France, 1993.
- [15] P. Moreau, La transgression cénomanienne sur la marge septentrionale du bassin de l’Aquitaine (Charentes), flanc nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d’une invasion marine, aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. III Paléontologie stratigraphique et biochronologique. Paléogeographie et structure, thèse d’Etat, université de Poitiers, France, 1993.
- [16] B. Möslé, M.E. Collinson, P. Finch, B. Artur Stankiewicz, A.C. Scott, R. Wilson, Factors influencing the preservation of plant cuticles: a comparison of morphology and chemical composition of modern and fossil examples, *Org. Geochem.* 29 (1998) 1369–1380.
- [17] D. Néraudeau, V. Perrichot, J. Dejax, E. Mazure, A. Nel, M. Philippe, P. Moreau, F. Guillocheau, T. Guyot, Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albian terminal probable) : Archingeay (Charente-Maritime, France), *Geobios* 35 (2002) 235–240.
- [18] D. Néraudeau, R. Vullo, B. Gomez, V. Perrichot, B. Videt, Stratigraphie et Paléontologie (plantes, vertébrés) de la série parallèle Albian terminal–Cénomanien basal de Tonnay-Charente (Charente-Maritime, France), *C. R. Palevol* 4 (2005) 79–93.
- [19] V. Perrichot, Environnements parallèles à ambre et à végétaux du Crétacé nord-aquitain (Charentes, Sud-Ouest de la France), *Mém. Géosciences Rennes*, 2005, pp. 1–295.
- [20] G.R. Upchurch, Dispersed angiosperm cuticles: Their history, preparation, and application to the rise of angiosperms in Cretaceous and Paleocene coals, southern western interior of North America, *Int. J. Coal Geol.* 28 (1995) 161–227.
- [21] R. Vullo, D. Néraudeau, B. Videt, Un faciès de type falun dans le Cénomanien basal de Charente-Maritime (France), *Ann. Paleontol.* 89 (2003) 171–189.