



Imagerie de plantes fossiles par la tomographie synchrotron : cas de préservations exceptionnelles et de fleurs du Cénomaniens de Charente-Maritime et du Gard

Jean-David Moreau

► To cite this version:

Jean-David Moreau. Imagerie de plantes fossiles par la tomographie synchrotron : cas de préservations exceptionnelles et de fleurs du Cénomaniens de Charente-Maritime et du Gard. Paléontologie. Université de Rennes 1, 2014. Français. NNT : . tel-01609973

HAL Id: tel-01609973

<https://insu.hal.science/tel-01609973>

Submitted on 4 Oct 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie

Ecole doctorale Vie-Agronomie-Santé

présentée par

Jean-David MOREAU

Préparée à
ID19-ESRF et Géosciences Rennes (CNRS UMR 6118)
UFR SPM

**Imagerie de plantes
fossiles par la
tomographie synchrotron :
cas de préservations
exceptionnelles et de
fleurs du Cénomaniens de
Charente-Maritime et du
Gard (France)**

**Thèse soutenue à Rennes
le 11/12/2014**

devant le jury composé de :

Else Marie FRIIS

Professeur, Swedish Museum of Natural
History, Suède/ *rapporteur*

Brigitte MEYER-BERTHAUD

Directeur de recherche CNRS, Univ.
Montpellier 2, France/ *rapporteur*

Michel BALLÈVRE

Professeur, Univ. Rennes 1/ *examineur*

Dario DE FRANCESCHI

Maître de conférences, Muséum National
d'Histoire Naturelle de Paris/ *examineur*

Sophie SANCHEZ

Enseignant-Chercheur, Univ. Uppsala, Suède/
examineur

Didier NÉRAUDEAU

Professeur, Univ. Rennes 1/ *directeur de thèse*

Bernard GOMEZ

Maître de conférences, Univ. Lyon 1/ *co-
directeur de thèse*

Paul TAFFOREAU

Chercheur ESRF/ *co-directeur de thèse*

REMERCIEMENTS

« Après ces trois années de travail, il est l'heure pour moi de remercier toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à cette thèse et sans qui ce projet n'aurait pas pu aboutir :

Je tiens à remercier en premier lieu mes directeurs.

J'adresse toute ma gratitude à Didier NÉRAUDEAU, qui m'a fait confiance en me proposant un sujet aussi original que passionnant. Malgré l'éloignement géographique imposé par la thèse, il a su être disponible au quotidien, qu'il s'agisse d'une simple question ou d'un problème majeur. Ses conseils et son excellente connaissance de la géologie et de la paléobiologie de l'Ouest de la France m'ont été d'une très grande aide. J'ai pu apprécier les divers moments passés sur le terrain en sa compagnie. Son humeur égale et son extrême sympathie ont permis des rapports scientifiques et humains des plus agréables et des plus constructifs.

Un grand merci à Paul TAFFOREAU, pour toute l'énergie qu'il a mise à ce que mes conditions de travail soient les meilleures au Synchrotron de Grenoble (ESRF). Je lui suis également très reconnaissant pour la formation qu'il m'a inculquée en matière d'imagerie. Paul a toujours été d'un soutien immense, ne comptant ni les nuits ni les week-ends qu'il a consacrés à nos expériences. Outre ses performances scientifiques et techniques, la promiscuité m'a permis d'apprécier ses qualités humaines des plus remarquables.

Je remercie Bernard GOMEZ pour tout le temps qu'il a passé à m'enseigner les bases de la botanique et de la paléobotanique. Mon absence d'expérience dans ces domaines ne lui a pas rendu la tâche aisée. C'est avec la plus grande rigueur qu'il s'est attelé aux critiques et aux corrections de mes dires et mes écrits. Je lui suis reconnaissant pour nos nombreuses discussions et son accueil lors de mes visites à Lyon.

J'adresse mes sincères remerciements aux membres du jury qui ont accepté d'examiner ce travail de thèse : Else Marie FRIIS, Brigitte MEYER-BERTHAUD, Michel BALLÈVRE, Dario DE FRANCESCHI, et Sophie SANCHEZ.

Je tiens à remercier Éric DÉPRÉ du Groupement d'Étude et de Contrôle des Variétés et Semences (GIP-GEVES). Éric, merci pour ces passionnants moments passés sur le terrain en ta compagnie. Je ne peux être qu'admiratif devant tes performances de paléontologue autodidacte, ta gentillesse spontanée, et surtout ta modestie. Tu as mis à ma disposition des échantillons remarquables de ta collection personnelle, et ceci sans aucune réserve. Je te suis extrêmement reconnaissant pour la confiance que tu m'as accordée. Je vous remercie également toi, ta femme et tes filles pour l'accueil chaleureux que vous m'avez toujours réservé lors de mes visites en Charente-Maritime.

Un grand merci à toute la sympathique équipe de la ligne de lumière ID19 de l'ESRF qui m'a ouvert ses portes pendant ces trois années. Je pense notamment à Elodie BOLLER, Anne BONNIN, Julio CESAR DA SILVA, Pei DONG, Vincent FERNANDEZ, Pierre-Jean GOUTTENOIRE, Lukas HELFEN, Bernhard HESSE, Max LANGER, Adeline LE CABEC, Cécile OLIVIER, Françoise PEYRIN, Alexander RACK, Maite RUIZ YANIZ, Sophie SANCHEZ, et Carmen SORIANO. Adeline, merci pour tes conseils, tes encouragements du quotidien, et tes corrections, cela m'a été d'un énorme soutien. Vincent, merci pour ton aide, tes recommandations et les corrections que tu as apportés sur la partie technique de ce mémoire. Anne, Carmen, et Sophie, merci pour l'aide que vous avez su me donner lors de certaines expériences. Je remercie également Peter CLOETENS et Tamzin A. LAFFORD respectivement issus des lignes de lumières ID22 et BM05, pour l'aide technique.

J'ai une pensée particulière pour l'équipe du laboratoire Géosciences Rennes. J'ai pu apprécier son dynamisme et sa sympathie, lors des diverses sorties terrains dans l'Ouest de la France, et lors de mes visites à Rennes.

J'adresse également mes sincères remerciements à :

- Clément COIFFARD du Muséum d'Histoire Naturelle de Berlin pour tous ses conseils de valeur, ses nombreuses corrections, et toute son aide en matière de phylogénie ;*
- Véronique DAVIERO-GOMEZ du Laboratoire de Géologie de Lyon (LGLTPE) pour les discussions d'ordre paléobotanique que nous avons eues, ainsi que pour ses corrections ;*
- Sabine ROLLAND DU ROSCOAT et le laboratoire 3SR de Grenoble pour l'accueil et l'accès à leur tomographe conventionnel ;*
- David L. DILCHER des départements de géologie et de biologie, de l'Université d'Indiana pour ses corrections concernant un des manuscrits en cours de finalisation ;*
- Timothy A.M. EWIN du Muséum d'Histoire Naturelle de Londres pour ses corrections.*

Bien évidemment, tout le chemin parcouru n'aurait pas été envisageable sans les encouragements perpétuels de ma famille. J'adresse mes plus profonds remerciements à mes parents et mes frères qui ont toujours été d'un soutien incroyable depuis l'enfance et tout au long de cette aventure. Sonia, outre la confiance aveugle que tu as placée en moi, en finançant mes études universitaires sans compter, tu m'as permis l'accès aux formations qui m'avaient toujours tant fait rêver. Rien n'aurait été faisable sans toi, je t'en suis éternellement reconnaissant. Dominique, tu as été celui qui m'a transmis l'amour de la géologie et de la paléontologie...tu as été une source d'inspiration, merci pour tout. Angéline, merci pour ton soutien, tes encouragements et surtout bravo, car tu as su me supporter pendant la longue période de rédaction. Je te remercie également pour tout le temps où tu as pris soin de relire les différents chapitres de cette thèse.

J'ai également une pensée chaleureuse pour mes ami(e)s, géologues de formation ou géologues d'adoption, qui ont toujours été là pour partager une passion commune, depuis l'enfance ou bien depuis les bancs de la FAC. Je ne peux pas tous les nommer, mais je pense

tout particulièrement à Louis BARET, Guillaume BESSIÈRE, Sébastien BLANCHARD, Joachim JEANNEAU, Marielle PACREAU, Pierre SAINT-MARC et Vincent TRINCAL.

Pour finir, je remercie l'école doctorale Vie-Agro-Santé (VAS) pour le financement qu'elle m'a accordé ces trois années.

Merci à l'European Synchrotron Radiation Facility (ESRF) pour l'accueil, le soutien matériel et financier.

Je suis très reconnaissant, pour les fonds que Géosciences Rennes m'a accordés tout au long de ma thèse. Ils m'ont permis la participation à de nombreux congrès ou réunions scientifiques, et la mise en place de plusieurs missions de terrain.

Je remercie l'Association Paléontologique Française (APF) qui a financé une partie de mes déplacements grâce au Prix Depéret qu'elle m'a remis lors de son congrès annuel. Merci au Groupe Français du Crétacé (GFC) pour la bourse qu'il m'a accordée pour ma participation à la 9th European Palaeobotany and Palynology Conference en Italie.

Puis, j'adresse mes remerciements à Monsieur CHAUVET, propriétaire de l'ancienne carrière de Puy-Puy et la société MARCHAND exploitante de l'ancienne carrière de Font-de-Benon, qui nous ont laissé libre accès aux secteurs d'études, nous permettant ainsi de mener nos recherches dans les meilleures conditions. »

ABSTRACT

The Lower Cretaceous-Upper Cretaceous transition (about 100 million years ago) stands as a crucial period for the evolution of some seed plants. It consists of the brutal radiation of flowering plants and an ecological reorganisation of Angiosperms and conifers. However, our knowledge of mid-Cretaceous Laurasian seed plants remains partial. During the last decade, synchrotron microtomography has successfully been employed for non-destructively imaging inner structures of various types of fossil remains. To date, the applications of this technique in palaeobotany are still limited.

This thesis focuses on: (1) developing new tomographic imaging approaches at the European Synchrotron Radiation Facility (ESRF, Grenoble, France), relevant to palaeobotany, and especially for investigating various kinds of plant preservations; (2) applying these approaches to improve our knowledge about the morpho-anatomy, the systematics, the diversity, and the ecology of Laurasian seed plants during the mid-Cretaceous. Hundreds of unique or rare mid-Cretaceous fossil plant specimens (e.g. inflorescences, flowers, fruits, and pollen grains of Angiosperms; cones and leafy axes of conifers) from French Cretaceous deposits were imaged and investigated using several new synchrotron tomographic protocols.

For the first time, abundant and diverse fossil flowers are described from the Cenomanian deposits of Gard (southeastern France). Some flowers are exquisitely well-preserved in three dimensions. In some cases, all floral units of the perianth, the androecium, and the gynoecium are preserved. A new tomographic approach combining propagation phase contrast X-ray microtomography and nano-holotomography was developed to image those small and isolated plant specimens such as charcoalified/lignitized fossil flowers (up to 50 nm of voxel size). This allows the description of fossil flowers, from their gross morphology to the micromorphology of the exine of *in situ* pollen grains inside stamens. Some of these flowers show uncommon floral features. They are mainly and unambiguously ascribed to Lauraceae.

In addition, large, opaque and dense silica-rich flint nodules containing plant inclusions are reported from the Cenomanian deposits of Charente-Maritime (western France). They contain abundant hidden conifer (e.g. *Brachyphyllum*, *Frenelopsis*, *Geinitzia* and *Glenrosa*). These Cenomanian conifers are exceptionally well-preserved in three dimensions and consist of siliceous permineralisation. Most of the tissues and cells are preserved. We propose a multiscale, high resolution and high energy tomographic protocol useful for the study of plant inclusions contained inside large rocky nodules. We study the partially unexplored extinct conifer *Glenrosa*, from the gross morphology to the histology of its vegetative and reproductive structures. We discuss systematics and palaeoecophysiology of the genus. Xeromorphic features of *Glenrosa* suggest that this conifer was adapted to tolerate harsh conditions induced by coastal marine environments. This work supports that during the Cenomanian and in coastal areas, on the one hand, palaeoenvironments which were highly influenced by marine inputs were probably dominated by conifers. On the other hand, innermost and protected palaeoenvironments showed Angiosperm-dominated floras.

Finally, this doctoral research highly contributes to our knowledge of Laurasian Angiosperm and conifers during the mid-Cretaceous. In addition, the new tomographic approaches proposed in this work could be applied for future research on other floras or other palaeontological specimens from various geographical and stratigraphic origins.

RÉSUMÉ

La transition Crétacé inférieur-Crétacé supérieur (environ 100 millions d'années) marque une période cruciale pour l'évolution de certaines plantes à graines. Elle correspond à la rapide radiation des plantes à fleurs et à la réorganisation écologique des Angiospermes et des conifères. Cependant, notre connaissance des plantes à graines durant le Crétacé moyen et en Laurasie reste encore très partielle. Pendant la dernière décennie, la microtomographie synchrotron s'est avérée une technique d'imagerie très performante pour l'étude des structures internes de divers fossiles. Jusqu'à maintenant, les applications de cette technique n'ont été que très limitées en paléobotanique.

C'est dans ce contexte que cette thèse s'est intéressée : (1) au développement de nouvelles approches d'imagerie par tomographie, utiles en paléobotanique, et sur différents types de préservation ; (2) à l'utilisation de ces nouvelles approches pour compléter notre connaissance de la morpho-anatomie, la systématique, la diversité, et l'écologie des plantes à graines laurasiatiques du Crétacé moyen. Ainsi, un peu plus d'une centaine de spécimens (e.g. inflorescences, fleurs, fruits, et grains de pollen d'Angiospermes ; cônes and axes feuillés de conifères) provenant de gisements paléontologiques français ont été étudiés par tomographie synchrotron.

Pour la première fois, de nombreuses fleurs très diversifiées sont décrites dans les dépôts cénomaniens du Gard (Sud-Est de la France). Elles montrent une remarquable préservation en trois dimensions. Dans certains cas, toutes les unités florales du périanthe, de l'androcée, et du gynécée sont préservées. Un nouveau protocole combinant microtomographie par contraste de phase de propagation et nanoholotomographie a été développé pour étudier des petits spécimens isolés tels que des fleurs préservées sous forme de fusain ou de lignite (taille de voxel proche de 50 nm). Les données tomographiques permettent de décrire les fleurs de la morphologie générale à la paroi des grains de pollen, *in situ*, dans les étamines. Certaines de ces fleurs montrent des structures florales inédites. Elles sont majoritairement attribuées à des Lauraceae.

De plus, des nodules siliceux, opaques, denses, et contenant des inclusions végétales sont ici signalés dans les dépôts cénomaniens de Charente-Maritime (Ouest de la France). Ils contiennent d'abondants restes de conifères (e.g. *Brachyphyllum*, *Frenelopsis*, *Geinitzia* et *Glenrosa*). Ils sont préservés sous forme de perminéralisation siliceuse et en trois dimensions. L'essentiel des tissus est préservé. Ce travail propose un protocole tomographique multi-échelles, haute résolution et haute énergie, utile à l'étude d'inclusions végétales contenues à l'intérieur de nodules rocheux de grande dimension. Le conifère *Glenrosa* est décrit pour la première fois, de la morphologie générale des structures végétatives et reproductives à l'histologie. Nous discutons la systématique et la paléoécophysiologie de ce genre. Les caractéristiques xéromorphes de *Glenrosa* suggèrent que ce conifère était probablement adapté pour tolérer des conditions difficiles induites par les milieux côtiers. Ce travail soutient que pendant le Cénomaniens, les environnements les plus ouverts sur la mer étaient dominés par les

conifères alors que les milieux littoraux plus internes et protégés montraient quant à eux des flores à dominante angiospermienne.

Pour conclure, cette recherche doctorale contribue considérablement à notre connaissance des Angiospermes et des conifères de la Laurasia, pendant le Crétacé moyen. De plus, les nouvelles approches tomographiques proposées dans ce travail pourront être reproductibles pour l'étude d'autres flores, ou d'autres spécimens paléontologiques, quelle que soit leur origine géographique et stratigraphique.

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	13
I.1. OBJECTIFS	17
I.2. CONTENU ET ORGANISATION DE LA THÈSE.....	17
II. CONTEXTE GÉOGRAPHIQUE ET GÉOLOGIQUE	19
II.1. LE CRÉTACÉ DE CHARENTE-MARITIME.....	21
II.2. LE CRÉTACÉ SUPÉRIEUR DU GARD	29
III. MATÉRIEL ET PRÉSERVATIONS DES PLANTES FOSSILES DU CÉNOMANIEN CHARENTAIS ET GARDOIS	37
III.1. GÉNÉRALITÉS ET DÉFINITIONS SUR LES PRÉSERVATIONS VÉGÉTALES	39
III.1.1. Compressions	40
III.1.2. Impressions et moulages.....	42
III.1.3. Perminéralisations et pétrifications	45
III.2. FLEURS ET FRUITS DU CÉNOMANIEN DU GARD	47
III.3. FLEURS ET FRUITS DU CÉNOMANIEN DE LA CARRIÈRE DE PUY-PUY.....	53
III.4. CONIFÈRES DES NODULES SILICEUX DE LA CARRIÈRE DE FONT-DE- BENON	57
IV. MÉTHODOLOGIE	61
IV.1. LAVAGE, EXTRACTION ET TRI DES MÉSTORESTES.....	63
IV.2. LOUPE BINOCULAIRE	65
IV.3. MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE À BALAYAGE	67
IV.4. IMAGERIE SYNCHROTRON	71
IV.4.1. STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT D'UN SYNCHROTRON	72
IV.4.2. GÉNÉRALITÉS ET FONDAMENTAUX SUR LA TOMOGRAPHIE SYNCHROTRON.....	75
IV.4.2.1. Caractéristiques du faisceau	75
IV.4.2.2. Principe de la tomographie, installations techniques dans la cabine expérimentale et acquisition des données.....	77
IV.4.2.3. Reconstructions des images tomographiques	80

IV.4.2.4. Les différentes techniques d'acquisition utilisées en tomographie synchrotron.....	84
IV.4.3. BILAN EXPÉRIMENTAL	86
IV.4.4. LA TOMOGRAPHIE EN BOTANIQUE ET PALÉOBOTANIQUE : ÉTAT DE L'ART	89
IV.5. TERMINOLOGIE MORPHO-ANATOMIQUE.....	95
V. CONTRIBUTION DE LA TOMOGRAPHIE POUR L'ÉTUDE DE MÉSOESTES ISOLÉS : CAS DES INFLORESCENCES ET FLEURS CÉNOMANIENNES DU GARD	99
V.1. INTÉRÊT DE LA MICRO- ET DE LA NANOTOMOGRAPHIE SYNCHROTRON POUR L'ÉTUDE DES FLEURS FOSSILES.....	101
V.2. INFLORESCENCES À FLEURS PISTILLÉES ET STAMINÉES	119
V.3. INFLORESCENCES À FLEURS HERMAPHRODITES (GROUPE FRÈRE DES PLATANACEAE)	141
V.4. INFLORESCENCES ET FRUITS DE <i>MAULDINIA</i> SP. (LAURACEAE)	181
VI. CONTRIBUTION DE LA TOMOGRAPHIE POUR L'ÉTUDE D'INCLUSIONS VÉGÉTALES SILICIFIÉES : CAS DES SILEX CÉNOMANIENS DE CHARENTE-MARITIME.....	205
VI.1. ASSOCIATION VÉGÉTALE DES SILEX D'ARCHINGEAY - LES NOUILLERS.....	207
VI.2. NOUVELLES DONNÉES SUR LE CONIFÈRE <i>GLENROSA</i> J. WATSON ET H.L. FISHER : MORPHOLOGIE, HISTOLOGIE ET PALÉOÉCOPHYSIOLOGIE.....	229
VII. CONCLUSIONS GÉNÉRALES	263
RÉFÉRENCES	269
ANNEXE	301

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

I. INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les niveaux d'âge Crétacé livrant des plantes fossiles affleurent abondamment à la surface du globe. Ces dépôts sont particulièrement bien représentés en France et s'accompagnent souvent de lignites. En 1817, Fleuriau de Bellevue compare les niveaux ligniteux qui affleurent sur l'estran de l'île d'Aix (Charente-Maritime) à une « *forêt souterraine et sous-marine* ». Ce site historique sera mentionné dans la littérature ancienne à de multiples reprises (Cuvier, 1823 ; Humboldt, 1826 ; Brongniart, 1823, 1828, 1828-1836 ; Manès, 1853 ; Fig. 1). Coquand (1860) indiqua la présence d'algues (e.g. *Rhodomelites strictus* Sternberg), de conifères (e.g. *Brachyphyllum orbigny* Brongniart) ou encore d'autres plantes dont la position systématique reste incertaine (e.g. *Zosterites bellovisana* Brongniart). Par ailleurs, des végétaux crétacés ont été mentionnés dès le XIX^{ème} siècle dans le Calvados, la Dordogne, le Maine-et-Loire, la Normandie, et les Pyrénées-Atlantiques (Brongniart, 1828, 1849 ; Morière, 1869 ; Crié, 1884 ; Lignier, 1894). Dans le Sud-Est de la France, Brongniart (1828), Saporta (1862, 1890), Zeiller (1882), ou encore Marion (1890) signalèrent des gisements dans les Bouches-du-Rhône, le Gard et le Vaucluse. Le XX^{ème} siècle est marqué par de multiples études paléobotaniques, principalement menées dans l'Ouest (e.g. Lignier, 1913 ; Lecointre & Carpentier, 1938 ; Desplats, 1976a, 1976b, 1978, 1979 ; Pons *et al.*, 1976 ; Koeniguer, 1977 ; Azema, 1979 ; Pons, 1979 ; Álvarez-Ramis *et al.*, 1981 ; Pons & Vozenin-Serra, 1992 ; Berthelin & Pons, 1999) et le Sud du pays (e.g. Laurent, 1913 ; Carpentier, 1937 ; Defretin, 1943 ; Ducreux, 1982 ; Ducreux *et al.*, 1982 ; Ducreux & Gaillard, 1986 ; Pons *et al.*, 1993). Compte tenu d'un registre fossile particulièrement riche en Charente-Maritime et dans le Gard, dès le début du XXI^{ème} siècle, les paléontologues ont multiplié les campagnes de prospection, permettant la découverte de nouveaux sites et la mise en place de nombreuses études spécifiques, sur les cuticules, les bois, et les grains de pollen crétacés (Néraudeau *et al.*, 2002, 2003, 2005, 2009 ; Gomez *et al.*, 2004, 2008 ; Dejax & Masure, 2005 ; Perrichot, 2005 ; Peyrot *et al.*, 2005 ; Philippe *et al.*, 2008 ; Coiffard *et al.*, 2009 ; Girard *et al.*, 2012 ; Kvaček *et al.*, 2012). Alors que les premiers travaux du XIX^{ème} siècle ne mentionnaient que de rares plantes continentales (e.g. Coquand, 1860 ; Crié, 1890), les investigations menées ces dernières décennies ont permis d'attribuer des restes à diverses Angiospermes, Bennettiales, Coniférales, et Ptéridophytes. Celles-ci sont majoritairement rattachées à l'intervalle stratigraphique de l'Albien-Cénomanién (transition Crétacé inférieur-Crétacé

supérieur ; environ -113 à -94 millions d'années). Plusieurs constats peuvent être faits concernant l'état de préservation de ces plantes fossiles : (i) elles sont fortement compactées, majoritairement préservées sous forme de compressions ou d'impressions/compressions ; (ii) les tissus ne sont que très rarement préservés, les cas généraux ne montrent qu'une préservation de l'enveloppe externe de la plante, la cuticule ; (iii) les structures reproductrices sont souvent inconnues, ou ne sont que très rarement retrouvées en connexion avec les parties végétatives.

C'est dans ce contexte que des structures florales inédites et préservées de manière exceptionnelle ont dernièrement été mises à jour dans les dépôts cénomaniens de Charente-Maritime et du Gard. Il s'agit de fleurs et de fruits (Angiospermes), ainsi que d'axes feuillés et de cônes de conifères (Gymnospermes). Dans certains cas, ils préservent l'intégralité de leurs microstructures internes et de leurs tissus. La transition Crétacé inférieur-Crétacé supérieur est une période cruciale dans l'évolution des plantes à graines. Alors que les plus anciennes structures reproductrices connues chez les Angiospermes sont datées du Crétacé inférieur (*Archaeofructus* ; Sun *et al.*, 1998, 2002), de nombreux auteurs interprètent la transition Crétacé inférieur-Crétacé supérieur comme la première et abrupte radiation des plantes à fleurs (Lidgard & Crane, 1988). Pendant que les Angiospermes colonisaient de nouvelles niches écologiques, les conifères déclinaient dans certains environnements (Coiffard *et al.*, 2012). L'évolution et les caractéristiques de ces plantes à graines durant l'Albien-Cénomaniens ne restent encore que très partiellement documentées. Par exemple, les fleurs fossiles sont anecdotiques et restent rares dans le registre paléontologique mondial. Comme elles sont porteuses de nombreux caractères taxonomiques, leur étude permet en général de mieux comprendre la composition des paléoflores angiospermiennes. Par ailleurs, la connaissance de l'histologie des Gymnospermes crétacées est très réduite, sinon nulle. Son étude permet de mieux comprendre l'écophysiologie des conifères et les innovations auxquelles ils ont eu recours pour faire face aux contraintes environnementales et climatiques.

Depuis maintenant plusieurs décennies, l'étude des plantes fossiles se fait classiquement à l'aide de loupes binoculaires ou de microscopes électroniques à balayage. Cependant, ces dernières années, le développement des techniques d'imagerie 3D permet d'explorer les structures internes des fossiles avec une précision toujours

plus remarquable et de manière non destructive. C'est particulièrement le cas de la tomographie synchrotron dont les résultats ne cessent de surprendre en paléontologie (Tafforeau, 2004 ; Tafforeau *et al.*, 2006 ; Matzke-Karasz *et al.*, 2014). Cependant, cette technique n'est que rarement utilisée en paléobotanique et ses applications ont jusqu'ici été limitées à des spécimens isolés et de petites dimensions (Friis *et al.*, 2014).

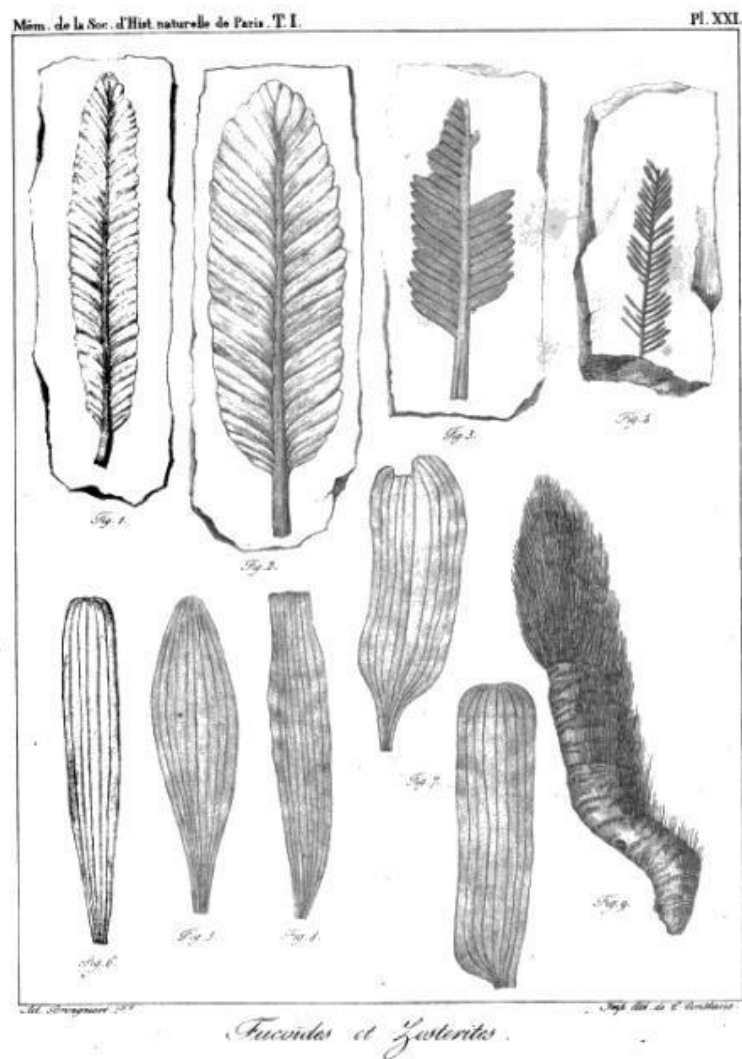


Figure 1. Une des plus anciennes planches illustrant les plantes fossiles des lignites de l'Ile d'Aix (entre autres). Il s'agit de cinq spécimens en bas à gauche. Tirée de Brongniart, 1823 (Planche XXI.).

I.1. OBJECTIFS

Le caractère inédit et la préservation exceptionnelle des fossiles étudiés dans cette thèse, combinés à l'utilisation de l'imagerie 3D, permettent ici d'aborder divers aspects de l'évolution et des innovations des plantes à fleurs et des conifères pendant la transition Crétacé inférieur-Crétacé supérieur. Ainsi, cette thèse a un double objectif : (1) développer et tester de nouvelles approches tomographiques utiles en paléobotanique, et sur différents types de préservation végétale ; (2) compléter nos connaissances encore très partielles sur la diversité, la systématique, la morpho-anatomie, et l'écologie de la flore laurasiatique du Crétacé ; ceci, principalement grâce à la tomographie synchrotron.

I.2. CONTENU ET ORGANISATION DE LA THÈSE

Le **Chapitre II.** aborde le cadre géographique et géologique général des sites paléontologiques de l'Ouest puis du Sud-Est de la France.

Le **Chapitre III.** présente le matériel étudié dans cette thèse, par localité et par type de préservation. Un rappel de généralités sur les préservations végétales est proposé dès le début de ce chapitre.

Le **Chapitre IV.** détaille la démarche méthodologique employée. Un accent particulier est mis sur la tomographie synchrotron, présentant des généralités techniques et un état de l'art concernant ses applications en botanique et en paléobotanique. À la fin de ce chapitre, quelques pages sont consacrées à la terminologie morpho-anatomique utilisée dans cette thèse.

Le **Chapitre V.** présente les résultats obtenus concernant l'étude d'inflorescences préservées sous forme de fusains/lignites des argiles cénomaniennes du Gard. La tomographie synchrotron est ici utilisée pour l'étude de restes isolés de leur matrice rocheuse. Le **Sous-Chapitre V.1.** a fait l'objet d'une publication dans le journal *Microscopy and Microanalysis* (Moreau *et al.*, 2014a). Il présente une nouvelle approche micro- et nanotomographique, utile à l'étude des fleurs fossiles et des grains de pollen qu'elles contiennent. Le **Sous-Chapitre V.2.** est consacré à la description de fragments d'inflorescences à fleurs pistillées ou staminées. Ils sont comparés au registre fossile crétacé. Le **Sous-Chapitre V.3.** est un manuscrit soumis au journal *Taxon*. Il s'agit de l'étude d'une nouvelle inflorescence appartenant à un groupe frère des Platanaceae. Le

Sous-Chapitre V.4. est un manuscrit qui a été soumis au journal *Cretaceous Research*. Il décrit la première occurrence du genre *Mauldinia* (Lauraceae) en France et apporte des données histologiques inédites.

Le **Chapitre VI.** présente les résultats obtenus concernant l'étude de conifères silicifiés et perminéralisés du Cénomaniens de Charente-Maritime. La tomographie synchrotron est ici utilisée pour la caractérisation d'inclusions fossiles, à l'intérieur de nodules siliceux, denses, opaques, et de dimensions non-négligeables. Le **Sous-Chapitre VI.1.** est un article qui a été publié dans le journal *Lethaia* (Moreau *et al.*, 2014b). Il propose une nouvelle approche, multi-échelles et haute énergie, qui permet pour la première fois de caractériser de manière non-destructive la diversité végétale cachée à l'intérieur de silex. Le **Sous-Chapitre VI.2.** est un manuscrit qui a été soumis au journal en ligne *PloS ONE*. Ce sous-chapitre est un exemple d'application de la technique proposée dans le sous-chapitre précédent. Ici, la tomographie permet de décrire une nouvelle espèce du genre *Glenrosa*, de sa morphologie générale, aux cellules qui composent ses tissus. Ces résultats permettent de discuter la paléoécophysologie de ce conifère aux caractéristiques morpho-anatomiques remarquables. Par ailleurs, un article complémentaire au **Chapitre VI.** est disponible en **Annexe**. Celui-ci a été publié dans le journal *Comptes-Rendus Palevol* et démontre également l'utilité de la tomographie synchrotron pour la caractérisation des inclusions animales silicifiées, associées à cette flore des silex charentais (Moreau *et al.*, 2014c). Il propose une discussion sur la nature du milieu de dépôt.

CHAPITRE II

CONTEXTE GÉOGRAPHIQUE ET GÉOLOGIQUE

II. CONTEXTE GÉOGRAPHIQUE ET GÉOLOGIQUE

Les végétaux fossiles étudiés dans le cadre de cette thèse proviennent de plusieurs gisements localisés dans les départements de la Charente-Maritime (Poitou-Charentes, Ouest de la France) et du Gard (Languedoc-Roussillon, Sud de la France ; Fig. 2.1). Le matériel provient de dépôts sédimentaires d'âge exclusivement Cénomaniens (c. - 100,5 Ma à -93,9 Ma selon la *International Chronostratigraphic Chart* de février 2014). Deux gisements fossilifères ont été étudiés en Charente-Maritime, la carrière de « Font-de-Benon », à Archingeay-Les Nouillers, et la carrière de « Puy-Puy », à Tonnay-Charente. Deux gisements ont été étudiés dans le Gard, celui de Saint-Laurent-la-Vernède, puis celui de Saint-André-d'Olérargues. Du point de vue paléogéographique, durant la transition Crétacé inférieur-Crétacé supérieur, l'Europe occidentale se positionnait au niveau de la partie centrale de la Laurasia.



Figure 2.1. Carte de France indiquant les localités des différentes zones d'étude. Zone 1 : gisements des carrières de Font-de-Benon (communes d'Archingeay et de Les Nouillers) et Puy-Puy (commune de Tonnay-Charente), Charente-Maritime, Poitou-Charentes ; Zone 2 : gisements de Saint-Laurent-la-Vernède et Saint-André-d'Olérargues, Gard, Languedoc-Roussillon.

SOUS-CHAPITRE II.1.

LE CRÉTACÉ DE CHARENTE-MARITIME

II.1. Le Crétacé de Charente-Maritime

▪ Contexte structural et géodynamique

Les dépôts crétacés des Charentes sont positionnés sur la marge septentrionale du Bassin Aquitain, au Sud du Massif Armoricaire (Fig. 2.2). Au niveau de la terminaison Nord du Bassin Aquitain se trouve le Seuil du Poitou, transition avec le Bassin Parisien qui s'étend plus au nord-est (Fig. 2.2). Les dépôts crétacés du Bassin Aquitain affleurent de la côte Atlantique à l'ouest, jusqu'au Massif Central à l'est, formant un ensemble sédimentaire qui suit globalement un axe NO-SE (Fig. 2.2). Ils correspondent au cœur de l'anticlinal de Jonzac, au flanc nord du synclinal de Saintes, puis à une flexure faillée dans la région de Cognac (Moreau, 1996).

Les deux gisements étudiés sont positionnés sur le synclinal de Saintes. À la faveur des falaises côtières et de très nombreuses carrières, les dépôts crétacés affleurent particulièrement bien en Charente-Maritime (Néraudeau & Moreau, 1989). La série crétacée de Charente-Maritime forme un ensemble quasi-continu depuis l'Albien terminal jusqu'au Campanien et repose en discordance sur les dépôts du Jurassique terminal (Kimméridgien-Tithonien).

Pendant le Crétacé inférieur et à la faveur de l'ouverture du Golfe de Gascogne, une phase de surrection associée à l'épaulement du rift provoque la rupture des communications entre les bassins Aquitain et de Paris (Lasseur *et al.*, 2008). Après une longue émergence des terres qui débute au Jurassique terminal et perdure durant la fin du Barrémien, l'Aptien et l'Albien inférieur, la plate-forme nord-aquitaine connaît un retour progressif des influences marines dès l'Albien terminal-Cénomaniens basal. Cette transgression est marquée par une incursion marine qui démarre à l'Albien terminal et progresse du sud-ouest vers le nord et l'est dans le domaine charentais (Moreau, 1993a, 1993b, 1993c ; Moreau, 1996). La transgression marque la réinstallation de conditions littorales puis franchement marines. La marge nord-aquitaine est complètement noyée au Cénomaniens supérieur (Moreau, 1993a). Moreau (1996) distingue cinq phases transgressives, dont certaines ont entraîné le franchissement du Seuil du Poitou en direction du Bassin Parisien (Cénomaniens inférieur et moyen). La pulsation transgressive la plus importante se déroule quant à elle à la fin du Cénomaniens (Moreau, 1996). L'individualisation des bassins Aquitain et de Paris a été accentuée par des

déformations intracontinentales au cours du Tertiaire, sous l'influence des compressions alpines et pyrénéennes (Lasseur *et al.*, 2008).

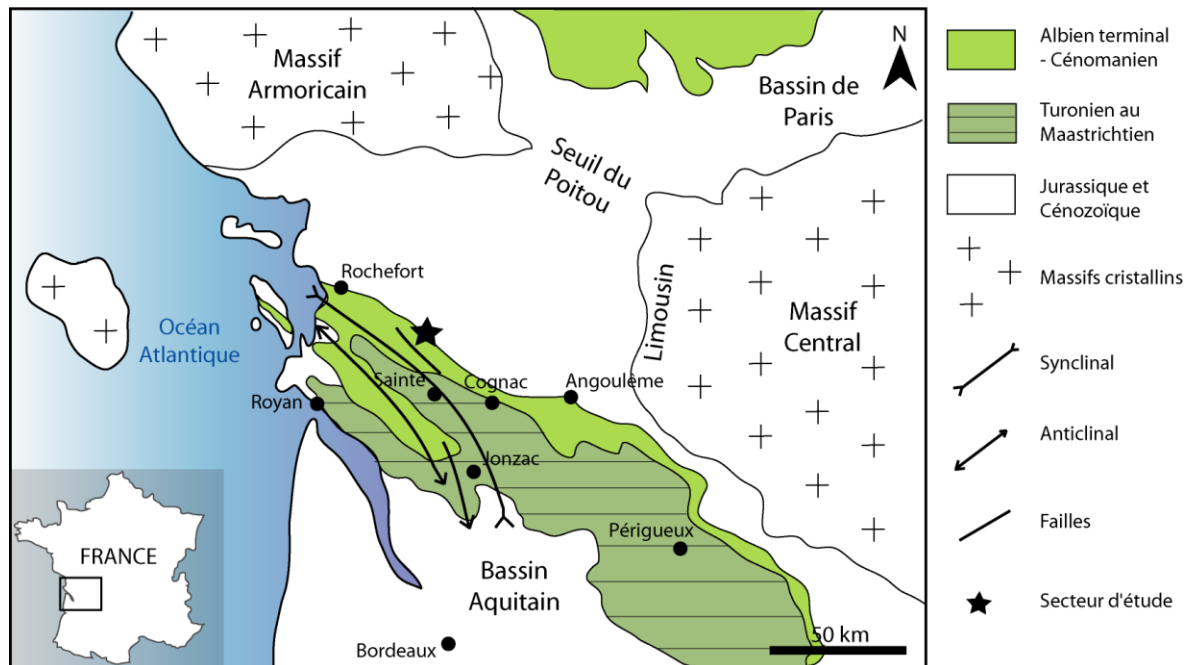


Figure 2.2. Carte géologique synthétique des Charentes (modifiée à partir de Moreau, 1996).

▪ Cadre stratigraphique du Cénomaniens charentais

Moreau (1976, 1977, 1993a, 1993b, 1993c, 1996), puis Néraudeau *et al.* (1997), divisèrent le Cénomaniens charentais en sept unités biolithostratigraphiques (nommées A à G), visibles sur toute la bordure nord-aquitaine (Fig. 2.3) :

- **Unité A** : complexe sablo-argileux lignitifère montrant une puissance décroissante de la côte atlantique vers Cognac ; épaisseur < 1 m à 15 m ;
Sous-unité A1 : sables quartzeux hétérométriques associés en corps lenticulaires avec argiles feuilletées, noires et lignitifères.
Sous-unité A2 : sables fins à moyens micacés, interstratifiés avec des argiles grises à noires, lignitifères, en dépôts souvent rythmés.
- **Unité B** : calcaires bioclastiques et gréseux à orbitolines et sables glauconieux ;

Sous-unité B1 : barre carbonatée inférieure à orbitolines (*Orbitolina concava* Lamarck, *Orbitolina conica* d'Archiac) et rudistes (*Ichthyosarcolithes* Desmarest), avec intercalations lenticulaires de marnes et d'argiles ; épaisseur : 1,5 à 7,0 m.

Sous-unité B2 : argiles et sables glauconieux, indurés au sommet.

Sous-unité B3 : barre carbonatée supérieure à orbitolines (*Orbitolina conica* d'Archiac) et rudistes (*Ichthyosarcolithes* Desmarest et *Sphaerulites* Lamarck) ; épaisseur : 5,5 à 15,0 m.

- **Unité C** : calcaires à rudistes et *Prealveolina cretacea* d'Archiac; épaisseur : $\approx$ 12 m ;

Sous-unité C1-C2 : calcaires micritiques et argileux à stratifications amygdalaires.

Sous-unité C3-C4 : calcaires micritiques et microsparitiques silteux.

- **Unité D** : calcaires argileux et marnes silteuses à gréseuses ; épaisseur : 1,7 à 5,0 m.

- **Unité E** : grès et sables quartzeux et glauconieux, à huîtres (*Pycnodonte biauriculatum* Lamarck et *Rhynchostreon suborbiculatum* Lamarck) ; épaisseur : 2 à 8 m.

- **Unité F** : calcaires supérieurs à rudistes (*Ichthyosarcolithes* Desmarest) ; épaisseur : $\approx$ 3 m.

- **Unité G** : calcaires et calcaires argileux à huîtres et ammonites ;

Sous-unité G1 : grès et calcaires détritiques (glauconieux à la base) à *Rhynchostreon suborbiculatum* Lamarck et *Calycoceras naviculare* Mantell ; épaisseur : 3 m.

Sous-unité G2 : calcaires argileux à échinides et *Metoicoceras geslinianum* d'Orbigny ; épaisseur : 3,5 m.

Cette subdivision est aujourd'hui très largement adoptée par la communauté scientifique et a été suivie dans de nombreux travaux paléontologiques régionaux (Néraudeau & Moreau, 1989 ; Néraudeau *et al.*, 1997, 2002, 2005, 2008, 2009 ; Vullo *et al.*, 2003, 2010, 2013 ; Gomez *et al.*, 2004, 2008). Néanmoins, la position de la limite

Albien supérieur-Cénomanién basal a été l'objet de débats. En effet, l'âge de l'unité A a été défini dans un premier temps comme le Cénomanién basal par Moreau (1993*a*, 1993*b*, 1993*c*, 1996). Par ailleurs, l'examen de l'assemblage palynologique présent à la base de la sous-unité A1 a révélé un âge Albien terminal probable (Néraudeau *et al.*, 2002).

- **Localisation géographique, position stratigraphique et conditions d'affleurement des gisements à plantes**

La carrière de Font-de-Benon

La carrière de Font-de-Benon est localisée à 20 km à l'est de Rochefort et est positionnée sur les communes d'Archingeay et de Les Nouillers. L'ancienne carrière de Font-de-Benon est aujourd'hui partiellement ennoyée (Fig. 2.4A). Celle-ci a fait l'objet de nombreuses études paléontologiques (Néraudeau *et al.*, 2002, 2008 ; Gomez *et al.*, 2004 ; Nel *et al.*, 2004 ; Perrichot *et al.*, 2008 ; Girard *et al.*, 2009 ; Vullo *et al.*, 2010). Par ailleurs, une seconde carrière a été plus récemment ouverte (Fig. 2.4B). Celle-ci est encore accessible, mais partiellement remblayée. La présente étude ne s'est intéressée qu'à la seconde carrière qui livre des plantes silicifiées (Fig. 2.4C–D). Les fronts de taille de cette sablière couvrent un intervalle stratigraphique s'étendant de la sous-unité A1 à la sous-unité B1. La description détaillée des faciès et de leur contenu paléontologique est développée dans le **Sous-Chapitre VI.1**. Localement, dans la nouvelle carrière, le sommet de coupe montre un niveau silicifié riche en inclusions fossiles. La nature et l'origine de cette silicification sont discutées dans le **Sous-Chapitre VI.1**.

La carrière de Puy-Puy

La carrière de Puy-Puy est localisée à un peu plus de 5 km à l'est de Rochefort, sur la commune de Tonnay-Charente, et est partiellement ennoyée (Fig. 2.5A). Les fronts de taille couvrent un intervalle stratigraphique s'étendant de la sous-unité A1 à la sous-unité B1. La carrière n'étant plus exploitée, les niveaux à plantes ne sont que très difficilement accessibles et leur fouille a nécessité au préalable un lourd travail de terrassement (Fig. 2.5).

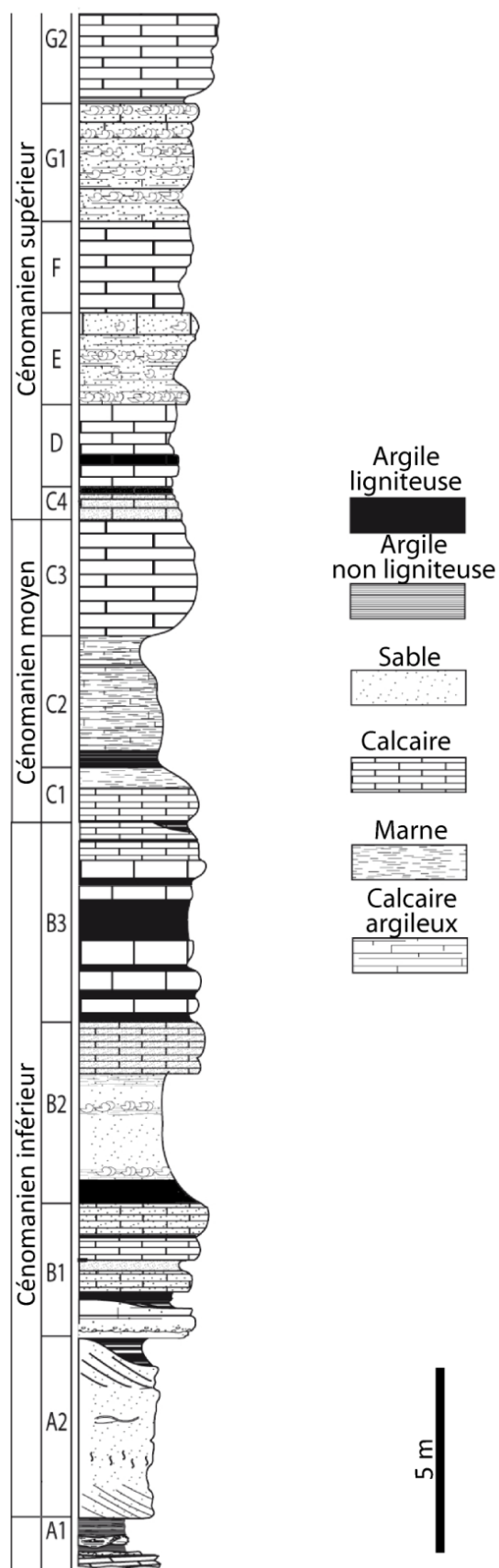


Figure 2.3. Coupe lithostratigraphique synthétique du Cénomanien charentais. (D. Néraudeau)



Figure 2.4. Carrières de Font-de-Benon. A, ancienne carrière de Font-de-Benon aujourd'hui ennoyée. B–C, front de taille de la nouvelle carrière avec un niveau orange en sommet de coupe, riche en silex. D, fragments de nodules siliceux montrant des inclusions végétales. A et D, clichés de J.-D. Moreau. B et C, clichés de D. Néraudeau.



Figure 2.5. Carrière de Puy-Puy. A, vue d'ensemble de la carrière partiellement ennoyée. B, affleurement de la carrière de Puy-Puy montrant des alternances de sables blancs à oranges et de niveaux argileux gris (unité A2, Cénomanien basal), les flèches blanches indiquent les niveaux à plantes. C, dégagement des niveaux à plantes par Éric Dépré durant la fouille de 2012. D, clivage des argiles fossilifères. Clichés de J.-D. Moreau.

SOUS-CHAPITRE II.2.

LE CRÉTACÉ SUPÉRIEUR DU GARD

II.2. Le Crétacé supérieur du Gard

▪ Contexte structural et géodynamique

Le Crétacé supérieur marque le morcellement du Bassin du Sud-Est de la France. À cette période, le bassin est contraint à une tectonique compressive nord-sud (Ducreux, 1986). Elle entraîne l'individualisation du Bassin Vocontien au Nord et du Bassin Sud-Provençal au Sud, tous deux séparés par un isthme, le Bombement Durancien (Fig. 2.6). Les rides anticlinales du Bombement Durancien se sont mise en place dès l'Albien supérieur (Ducreux, 1982). À l'ouest du bombement Durancien se trouve le Golfe Rhodanien aussi appelé Sillon Rhodanien. Il suit globalement un axe NNE-SSE et est interprété comme un fossé d'effondrement dont l'individualisation remonte au Vraconien-Cénomaniens (Ducreux, 1982). Il s'agit d'une extension de la mer alpine qui s'étendait au Crétacé supérieur au sud de Privas (Malartre, 1994). Sa bordure nord-ouest correspond aux failles cévenoles associées à la marge continentale du Massif Central (Ducreux, 1982). Au Sud-Est, le Golfe Rhodanien est limité par la faille de Nîmes. Certains auteurs n'excluent pas que momentanément ce sillon aurait permis une communication entre les Bassins Vocontien au Nord et Sud-Provençal au Sud (Malartre, 1994). L'isthme Durancien n'aurait alors pas été une barrière continue tout au long du Crétacé.

La zone d'étude se localise dans le domaine rhodanien sur la bordure ouest du Bassin Vocontien (Fig. 2.6). Les dépôts crétacés du domaine rhodanien sont définis comme une série clastique déposée dans un domaine de plate-forme alors que ceux du domaine vocontien sont d'origine plus profonde (Sornay, 1950 ; Malartre, 1994). Dans le Gard, la compression nord-sud du Crétacé amène la formation de nombreuses structures synclinales plus ou moins confinées et progressivement comblées par une sédimentation littorale de types cônes deltaïques ou laguno-lacustres. Cette compression est associée à la collision entre le continent européen, le continent ibérique et le microcontinent corso-sarde (Malartre, 1994). La compression s'accélère durant le Santonien et entraîne l'émersion de la majeure partie du Golfe Rhodanien dès le Santonien inférieur (Ducreux, 1986). La fin du Mésozoïque est marquée par l'émersion quasi-totale de tout le Sud-Est de la France (Malartre, 1994). Les phases tectoniques majeures à l'origine de la structuration actuelle des dépôts datent de l'Eocène supérieur (compression pyrénéenne) et de l'Oligocène supérieur (phase alpine) (Ducreux, 1982).

Sur la rive droite du Rhône, entre Pont-Saint-Espirit et Uzès, la série stratigraphique du Crétacé supérieur affleure au sein de plusieurs structures synclinales d'axe majoritairement ESE-ONO (Fig. 2.7). Il s'agit, du nord au sud, du Synclinal de la Basse Ardèche, du Synclinal de Vénéjean, du Synclinal de Bagnols, du Synclinal de la Tave, du Synclinal de la Capelle, puis du Synclinal de Serviers. Cette étude s'est intéressée aux dépôts cénomaniens du Synclinal de Bagnols et du Synclinal de la Tave (Figs 2.7, 2.8).

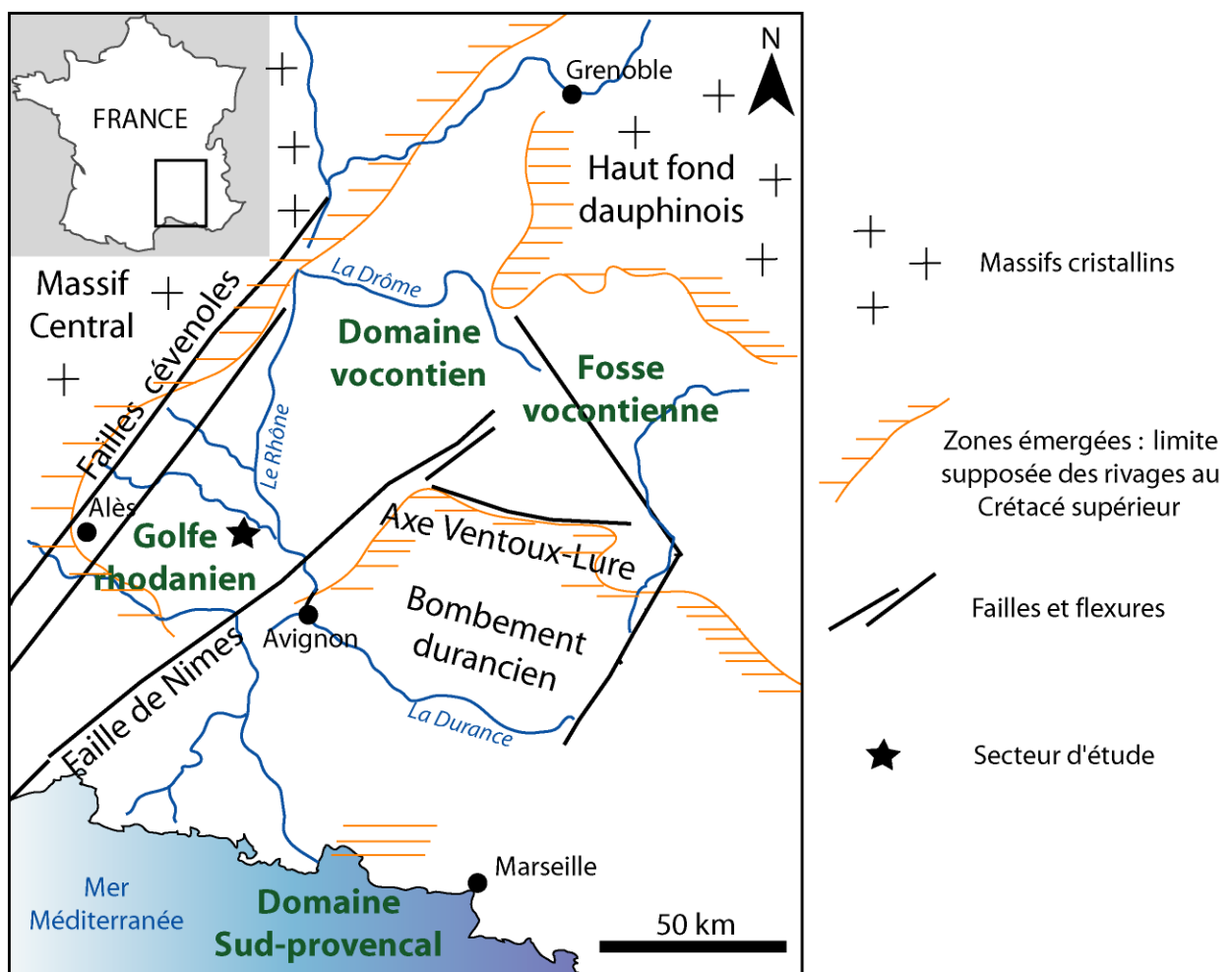


Figure 2.6. Cadre structural du Bassin Vocontien au Crétacé supérieur. Modifiée à partir de Ducreux (1982).

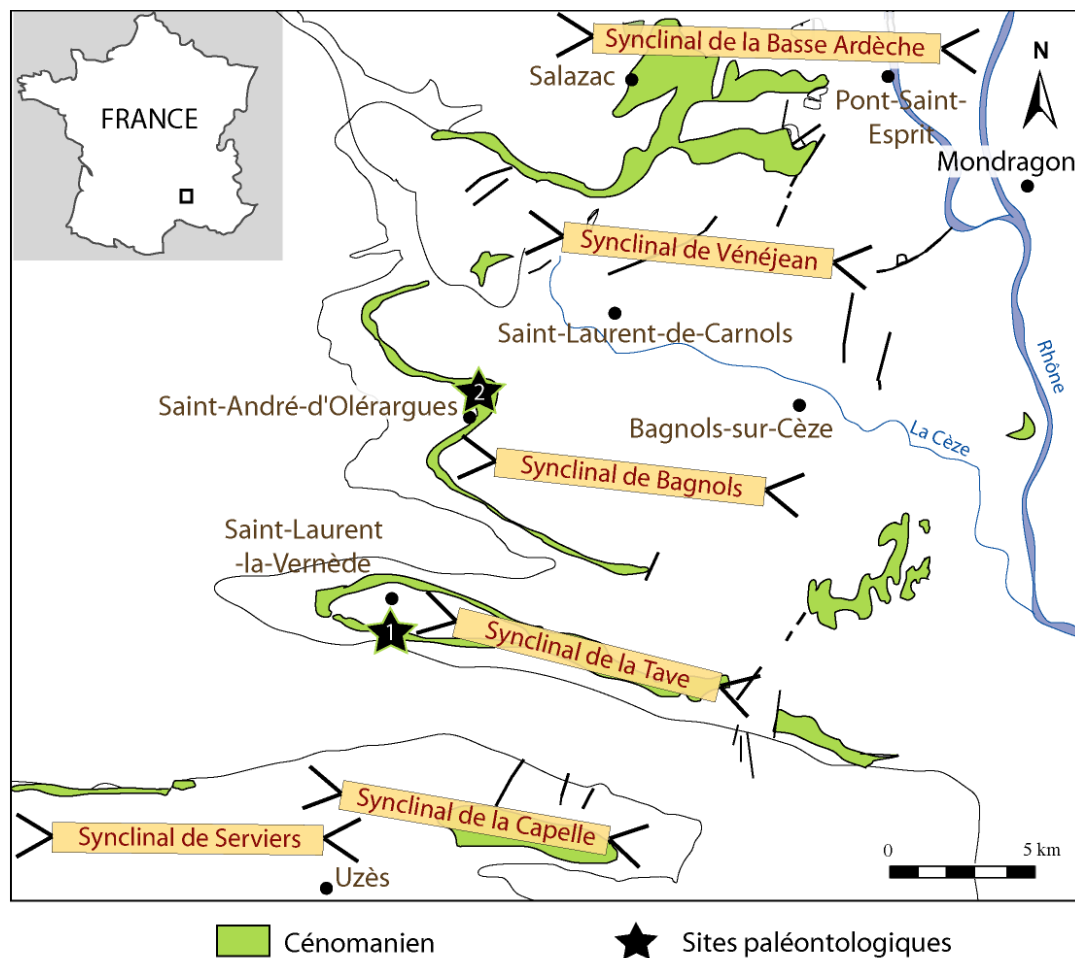


Figure 2.7. Carte du secteur d'étude avec la position des différents synclinaux favorables à l'affleurement des dépôts cénomaniens. 1, site de Saint-Laurent-la-Vernède ; 2, site de Saint-André-d'Olérargues. Modifiée à partir de Ducreux (1982).

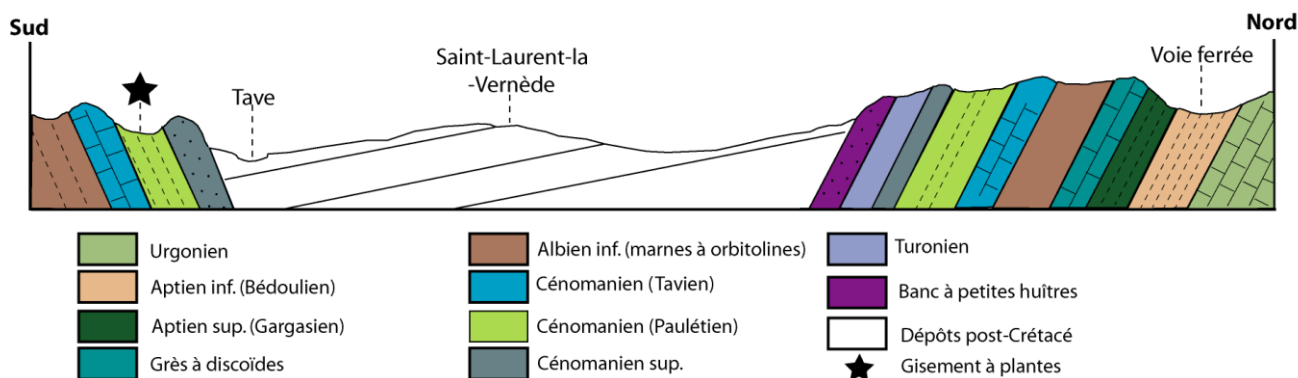


Figure 2.8. Coupe géologique synthétique du Synclinal de la Tave (nord-sud) proposée par Chabaud. Modifiée à partir de Chabaud (1966).

▪ Cadre stratigraphique du Cénomaniens gardois

Localement, le Cénomaniens gardois montre une puissance totale pouvant atteindre 155 m (données du forage de Mondragon ; Malartre, 1994). Il est divisé en 4 unités biolithostratigraphiques (Ducreux, 1982 ; Ducreux & Gaillard, 1986 ; Malartre, 1994 ; Fig. 2.9) :

- **Unité C1** : grès verts à foraminifères (*Orbitolina concava* Lamarck) ; épaisseur : quelques mètres.
- **Unité C2a** : grès ferrugineux, quartzites et argiles bariolées (ou « Tavien ») ; épaisseur : 0 à 30 mètres.
- **Unité C2b** : calcaires, grès et argiles ligniteuses ou « Paulétien », à characées (aussi appelé « Gardonien ») ; épaisseur 50 à 70 mètres.
- **Unité C2c et Unité C2d** : grès et calcaires à silex et à huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum* Lamarck) ; épaisseur 40 mètres.

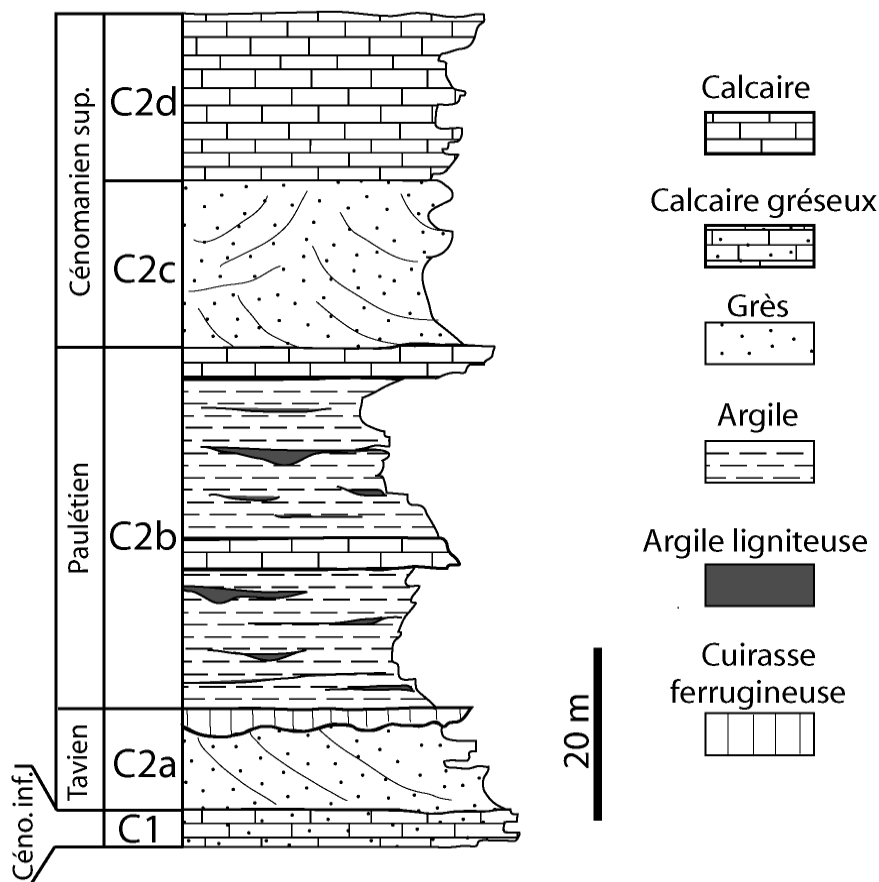


Figure 2.9. Coupe lithostratigraphique synthétique du Cénomaniens gardois. Modifiée à partir de Ducreux (1982).

Le matériel étudié provient du faciès Paulétien (Unité C2b). L'âge du faciès Paulétien a longtemps été débattu (Ducreux, 1982). D'abord attribué au Cénomanién moyen à supérieur, puis au Cénomanién supérieur, l'étude palynologique des lignites de Saint-Laurent-de-Carnols lui attribue finalement un âge Cénomanién moyen (Ducreux, 1982 ; Ducreux & Gaillard, 1986). Le Paulétien correspond à la première des trois régressions majeures enregistrées régionalement dans le Crétacé supérieur. Celle-ci semble principalement liée à un contrôle tectonique (Ducreux, 1986). Ce faciès est caractérisé par des niveaux argilo-ligniteux intercalés de bancs gréseux (Ducreux, 1982 ; Gaillard, 1982 ; Malartre, 1994). Dans certaines localités comme Mondragon, l'importante quantité de lignite a motivé l'exploitation du minerai (Malartre, 1994). Ducreux (1982) a défini le Paulétien comme un faciès transgressif, les membres à dominantes marines se trouvant au sommet, tandis que les membres fluviatiles à lacustres sont plus à la base.

▪ **Localisation géographique, position stratigraphique et conditions d'affleurement des gisements à plantes de Saint-Laurent-la-Vernède et Saint-André-d'Olérargues**

Le matériel étudié provient du faciès Paulétien affleurant à Saint-Laurent-la-Vernède et Saint-André-d'Olérargues, environ 35 et 40 km au SSE de Nîmes. Le village de Saint-Laurent-la-Vernède est positionné dans le synclinal de la Tave (Figs 2.7, 2.8). Saint-André-d'Olérargues est quant à lui situé dans la synclinal de Bagnols (Fig. 2.7). Le site paléontologique de Saint-Laurent-la-Vernède se localise moins d'un kilomètre au sud du village et correspond à un affleurement de surface réduite. Il s'agit d'un ensemble de dépressions topographiques et de buttes argileuses, en sous-bois, dont les argiles ont probablement et anciennement été exploitées (Fig. 2.10). Les argiles du faciès Paulétien ne montrent ici aucun front de taille au sens propre. Le site de Saint-André-d'Olérargues correspond quant à lui à un affleurement de bord de route (D23), près d'un kilomètre au nord du village. Le contenu paléontologique du faciès Paulétien est détaillé dans le **Chapitre V**.



Figure 2.10. Faciès Paulétien (Unité C2b). A, secteur d'étude au sud du village de Saint-Laurent-la-Vernède. B, argiles grises du faciès Paulétien. Clichés de J.-D. Moreau.

CHAPITRE III.

MATÉRIEL ET PRÉSERVATIONS DES PLANTES FOSSILES DU CÉNOMANIEN CHARENTAIS ET GARDOIS

III. MATÉRIEL ET PRÉSERVATIONS DES PLANTES FOSSILES DU CÉNOMANIEN CHARENTAIS ET GARDOIS

Le matériel étudié dans le cadre de cette thèse est constitué de méga- et mésorestes d'Angiospermes et de conifères. Les Angiospermes sont essentiellement représentées par des structures reproductrices telles que des fleurs, des inflorescences, des fruits, et des infructescences. Les restes de conifères sont quant à eux majoritairement constitués d'axes feuillés, alors que les structures reproductrices (cônes mâles) sont peu fréquentes.

Par ailleurs, tous ces restes sont caractérisés par des types de préservation très variés. La classification et la nature des types de préservation végétale sont des sujets très débattus. La nomenclature utilisée ici est celle synthétisée par Schopf (1975) et reprise par Martín-Closas & Gomez (2004). Les auteurs ont distingué cinq types de préservation : (i) cémentations autigéniques, (ii) conservations duripatriques, (iii) compressions, (iv) impressions et moulages, puis (v) perminéralisations et pétrifications.

Suivant cette nomenclature, le matériel provenant du Cénomanien de Charente-Maritime et du Gard est composé de : compressions incluant des charbons, des lignites et des cuticules ; des impressions, incluant empreintes/contre-empreintes ; puis des perminéralisations siliceuses (voir **Sous-Chapitre III.1.**).

SOUS-CHAPITRE III.1.

GÉNÉRALITÉS ET DÉFINITIONS SUR LES PRÉSERVATIONS VÉGÉTALES

III.1. GÉNÉRALITÉS ET DÉFINITIONS SUR LES PRÉSERVATIONS VÉGÉTALES

III.1.1. Compressions

Les « compressions » représentent la forme la plus commune de préservation végétale dans le registre fossile (Schopf, 1975 ; Taylor *et al.*, 2009 ; Figs 3.1, 3.2). Elles sont d'une manière générale mieux préservées dans les argiles que dans les grès (Taylor *et al.*, 2009). L'importante compression de certains restes de végétaux s'explique majoritairement par une compaction diagénétique de la roche encaissante. Notons que la compaction est fonction de la nature lithologique. Cette compression dépend également de la nature des restes enfouis. Par exemple, un charbon de bois produit lors d'un feu de forêt sera beaucoup plus difficile à compacter qu'une structure délicate comme une fleur. La qualité de préservation des compressions dépend non seulement des processus taphonomiques (e.g. dégradations mécaniques et biogènes, rapidité d'enfouissement, taux d'oxygénation du milieu, nature du sédiment), mais aussi de l'intensité et de la nature des processus/facteurs diagénétiques (e.g. pression/dissolution, température, profondeur, percolation).

Charbons, fusains et lignites :

L'exposition des végétaux au feu et leur combustion dans un milieu pauvre en oxygène induisent la production de charbon (aussi appelé « fusain » quand il est fossile ; Scott, 2000 ; Fig. 3.1A). Cette carbonisation par incendie entraîne une disparition des composés les plus volatiles (eau, matière organique, hydrogène, oxygène), au profit d'un enrichissement en carbone. La carbonisation par incendie produit des méga- et mésorestes qui ont une résistance accrue face à la compaction diagénétique. Ainsi, les restes de plantes issues d'une carbonisation par incendie montrent souvent des structures en trois dimensions peu à modérément compactées et d'aspect très noir. Par ailleurs, les charbons de bois ont la particularité d'être cassants (Fig. 3.1A), ce qui explique pourquoi certaines formations géologiques livrent une multitude de petits fragments alors que les gros spécimens sont rares (Martín-Closas & Gomez, 2004 ; Friis *et al.*, 2011). Il est intéressant de noter que ce type de préservation est extrêmement fréquent chez les bois fossiles, mais concerne également des structures très délicates, complexes et petites telles que des organes reproducteurs (Friis *et al.*, 2011). La carbonisation par incendie livre parfois des informations histologiques remarquables.

Par ailleurs, notons que le degré de préservation des tissus dépend de la température à laquelle ils ont été exposés. À partir d'expériences menées sur des bois actuels de conifères, Scott (2000) a montré qu'à partir d'un seuil (280 à 320 °C), il y a une homogénéisation des parois des cellules. Au-delà de 370°C, les parois des cellules commencent à se fissurer pour se fragmenter jusqu'à 600°C. Dans le cas des charbons fossiles, Friis *et al.* (2011) ont noté que l'enveloppe la plus externe de la plante (la cuticule) est souvent non dissociable, plus ou moins homogène avec le reste de la structure.

Les dépôts dits ligniteux sont couramment observés dans le registre fossile, notamment dans le Crétacé. Souvent, ils livrent une association de charbons/fusains et d'autres restes d'aspects carbonisés, mais n'ayant pas subi de combustion par le feu. Ces restes sont parfois dits « lignitized » en anglais, nous les appellerons ici « lignites ». Bien que la différence de genèse entre les charbons/fusains et les lignites ne soit pas toujours claire dans la littérature, les premiers résultent d'une carbonisation par combustion (Scott, 2000) alors que les seconds peuvent avoir subi une « carbonisation biogéochimique » aussi appelée « carbonisation diagénétique » (Martín-Closas & Gomez, 2004). Contrairement à la carbonisation par combustion qui est presque instantanée (à l'échelle des temps géologiques du moins), la carbonisation géochimique est associée à une carbonisation progressive des structures d'origine de la plante, à mesure que la diagenèse croît en intensité (augmentation avec le temps, l'enfouissement, la pression, la température). Les composants de la plante les plus résistants sont affectés en dernier (e.g. les lignines, les cutanes). Ce sont les stades les plus avancés de la carbonisation diagénétique qui sont à l'origine des gros gisements de charbons mondiaux (e.g. gisements du Carbonifère). Le lignite est un des stades les plus précoces dans la formation des charbons. Dans le cas des fusains et des lignites, les plantes ont subi un rétrécissement global des structures induit par la dessiccation, mais les premiers sont clairement noirs alors que les seconds sont plutôt brunâtres. Par comparaison avec une plante carbonisée par le feu, une plante subissant une carbonisation géochimique sera plus affectée par la compaction diagénétique. Les lignites montrent une compaction variable, fonction de la vitesse de carbonisation et de l'intensité de la diagenèse. Parfois associés, les charbons et les lignites ne sont pas toujours aisément discernables. Néanmoins, à l'inverse des restes charbonneux, les lignites montrent une cuticule assez bien isolable et étudiable (Fris *et al.*, 2011).

Compressions avec cuticule :

La cuticule correspond à l'enveloppe la plus externe d'une plante, elle joue un rôle protecteur et limite les échanges gazeux et aqueux entre le milieu extérieur et intérieur de la plante. Elle est composée de cutanes qui lui confère une très grande résistance à la fossilisation, et de cutines, des polymères hydrophobes. Dans de nombreux cas, les compressions peuvent n'être constituées que de cuticule, les tissus de la plante n'étant pas préservés (Fig. 3.1B–C). Ce type de préservation est commun dans le registre fossile. Bien que superficielle, l'enveloppe cuticulaire livre des détails remarquables concernant les appareils stomatiques ou encore les cellules épidermiques. Il arrive également que la cuticule ne soit préservée que sous forme de lambeaux de taille millimétrique à micrométrique. Quand elles sont complètement préservées les cuticules peuvent directement être décollées du substrat rocheux avec un couteau ou une spatule. Dans certains cas exceptionnels, les feuilles fossiles fraîchement récoltées et encore souples s'envolent au vent (comm. pers. Éric Dépré).

III.1.2. Impressions et moulages

Une impression est caractérisée par le moulage externe d'un végétal sur une surface rocheuse et la quasi-absence de matière organique (Fig. 3.2 ; Schopf, 1975). Il s'agit parfois d'empreintes/contre-empreintes (Martín-Closas & Gomez, 2004). Dans certains cas, les impressions résultent de la destruction/altération d'une compression (Schopf, 1975). Bien qu'il s'agisse d'empreintes, quand le sédiment est très fin (e.g. argiles ou marnes), certains détails tels que les différents niveaux de nervations des feuilles, ou les pétales de fleurs peuvent remarquablement être imprimés sur la surface de la roche. Exceptionnellement, les impressions peuvent même livrer des informations concernant la morphologie et les dimensions des cellules épidermiques (Martín-Closas & Gomez, 2004). Plus exactement, il s'agit souvent du moulage de la cuticule qui elle-même est porteuse de ces informations épidermiques. Quand les impressions montrent une préservation partielle de la compression d'origine, on parle d'« impression/compression » ou d'« adpression » (Martín-Closas & Gomez, 2004).

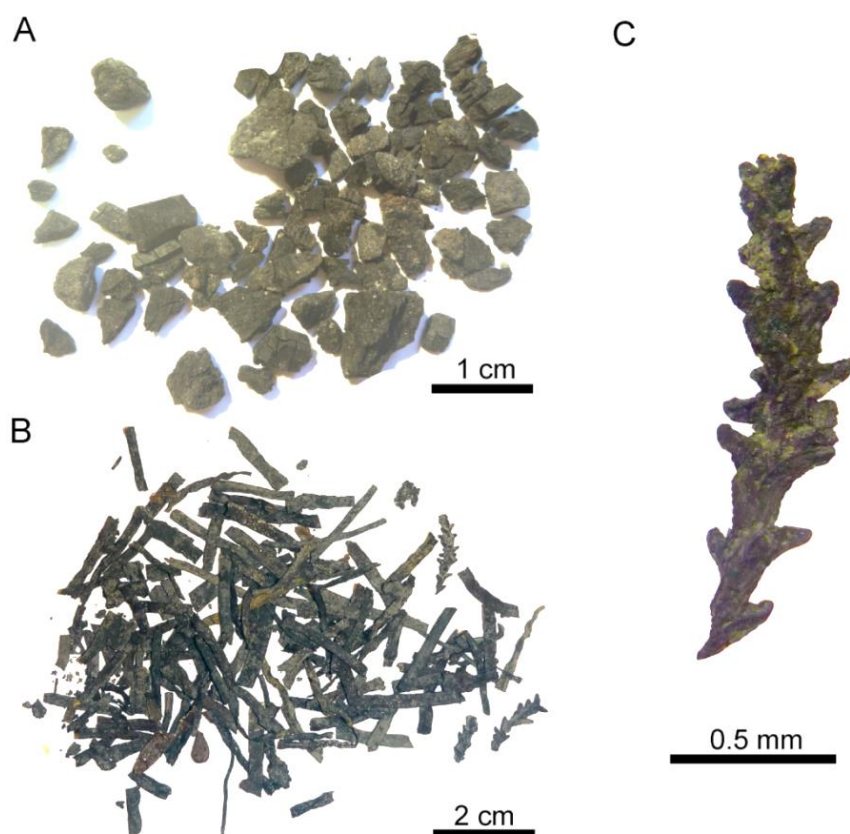


Figure 3.1. Exemples de compressions. A, bois fusinisés, Cénomaniens, Saint-Laurent-la-Vernède (faciès Paulétien, unité C2b). B–C, compressions avec cuticule, Cénomaniens, carrière de Font-de-Benon (unité A2), Charente-Maritime. B, rameaux feuillés de conifères dont *Frenelopsis alata* et *Glenrosa* sp. ; C, *Glenrosa* sp. Cénomaniens, Carrière de Font-de-Benon (Unité A2).



Figure 3.2. Exemples d'impressions/compressions. A, rameaux feuillés de *Geinitzia reichenbachii*. B–G, Feuilles d'Angiospermes, F et G montrent des détails du réseau de nervations. Cénomaniens (Unité A2), Carrière de Puy-Puy (Tonnay-Charente), Charente-Maritime.

III.1.3. Perminéralisations et pétrifications

Les perminéralisations sont caractérisées par une préservation en trois dimensions des tissus de la plante et de leurs cellules (Fig. 3.3). Dans certains cas, la cuticule et tous les tissus, des plus externes aux plus internes, sont préservés. Il s'agit du type de préservation le plus informatif pour les paléobotanistes (Schopf, 1975). Dans certains cas extrêmement rares, la préservation est telle que les noyaux des cellules ou encore les chromosomes peuvent être préservés (e.g. Bomfleur *et al.*, 2014). Les tissus perminéralisés sont caractérisés par une microcristallisation dans les espaces intercellulaires, dans les cellules ou le long de leur paroi (Martín-Closas & Gomez, 2004). Par définition, la nature des minéraux précipités peut être variée (e.g. calcite, silice, pyrite). Dans le cas où ce sont les parois cellulaires elles-mêmes qui sont minéralisées, il ne faut plus parler de perminéralisations mais de « pétrification » (Martín-Closas & Gomez, 2004). La perminéralisation n'est également pas à confondre avec la « cémentation autigénique » où la précipitation minérale est limitée à la périphérie des tissus, n'affectant pas les tissus eux-mêmes ou leurs cellules.

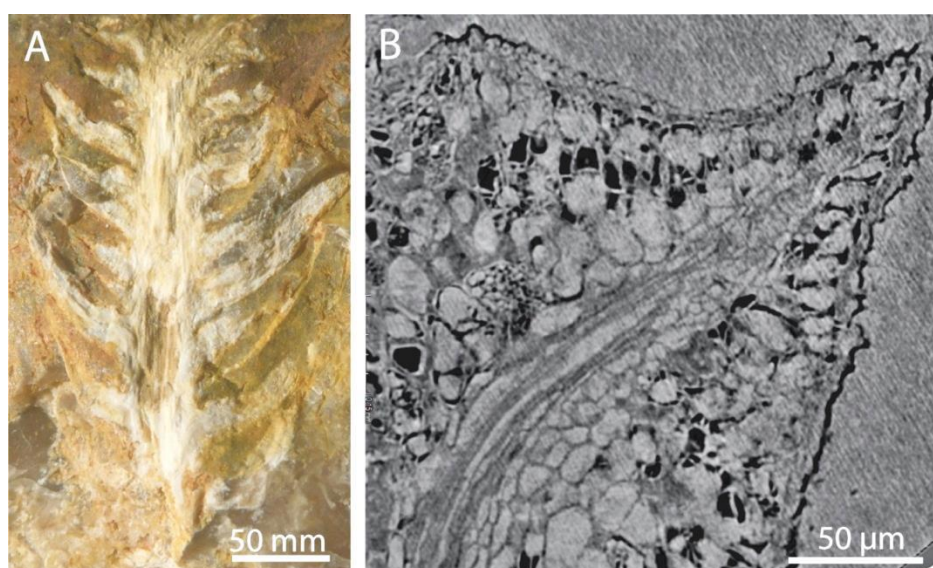


Figure 3.3. Perminéralisations/pétrifications siliceuses. Cénomaniens, Carrière de Font-de-Benon, Charente-Maritime. A, rameau feuillé de conifère préservé en 3D et piégé dans une matrice siliceuse (*Geinitzia*, SIL_ARC_1_1). B, coupe histologique virtuelle (microtomographie synchrotron) d'une feuille de conifère (*Glenrosa* sp.) montrant la préservation de tous les tissus, SIL_ARC_2_1 (taille de voxel = 0.6 µm).

SOUS-CHAPITRE III.2.

FLEURS ET FRUITS DU CÉNOMANIEN DU GARD

III.2. FLEURS ET FRUITS DU CÈNOMANIEN DU GARD

Dans les années 2004-2005, les argiles du faciès Paulétien (Unité C2b) de plusieurs gisements gardois avaient fait l'objet de premières macérations oxygénées. Le tri d'une partie du matériel macéré et lavé avait révélé d'abondants bois d'Angiospermes (données du Mémoire de Master II, Vincent Girard, 2005; et Girard *et al.*, 2012). Par ailleurs, ces macérations contenaient d'autres méga- et mésorestes, non déterminés et autres que des bois (Fig. 3.4). Le matériel a été stocké dans les collections paléontologiques de l'Université de Lyon 1, en attente d'être trié. Néanmoins, Clément Coiffard et Bernard Gomez avaient isolé une inflorescence entière, préservée en trois dimensions (Fig. 3.5.A) et plusieurs fragments de structures végétatives et reproductives d'Angiospermes. Une partie du travail de cette thèse a donc consisté à réaliser l'étude détaillée de ces spécimens (cf. **Sous-Chapitre V.3.**) et à trier du matériel additionnel en attente dans les collections. Très rapidement, le tri a livré d'abondants méga- et mésorestes d'Angiospermes dont diverses structures reproductrices (Fig. 3.5).

Par conséquent, de nouvelles campagnes de terrain et de nouveaux prélèvements de sédiments ont été réalisés à Saint-Laurent-la-Vernède de 2011 à 2014 (V. Daviero-Gomez, V. Girard, B. Gomez, J.-D. Moreau). Ces argiles alors collectées ont subi des macérations dans l'eau oxygénée (voir protocole **Sous-Chapitre IV.1.**). Le tri du matériel issu des macérations de 2004-2005 et de 2012 m'a permis de découvrir plusieurs centaines de spécimens très diversifiés (dont certains sont présentés dans les **Sous-Chapitre V.1. à V.4.**). Leur taille est souvent millimétrique. Il s'agit de fragments d'inflorescences, de fleurs, de fruits et de graines (Figs 3.4, 3.5). Compte-tenu du très grand nombre de spécimens, tous n'ont pas pu être traités durant cette thèse. Les spécimens montrant un intérêt majeur sont abordés dans le **Chapitre V**. Les structures sont parfois complètes, mais souvent fracturées. Les inflorescences entières n'excèdent pas 8 mm de diamètre et les fleurs isolées mesurent 1 à 3 mm de long. Notons également la présence de fragments et de microbilles d'ambre (Fig. 3.4). En 2004-2005, des macérations avaient également été réalisées à partir d'argiles ligniteuses du faciès Paulétien, provenant de la localité de Saint-André-d'Olérargues (un peu plus de 5 km au nord de Saint-Laurent-la-Vernède). Un tri préliminaire a été réalisé et a révélé d'autres structures reproductrices d'Angiospermes.

La préservation des plantes fossiles de Saint-Laurent-la-Vernède et Saint-André-d'Olerargues est assez variable. Il s'agit de charbons ou fusains, de lignites, ou encore de cuticules isolées. Les structures reproductrices sont préservées en trois dimensions, voire peu compressées. Certaines structures délicates telles que les fleurs possèdent encore toutes les pièces florales (périanthe, androcée, gynécée). Par ailleurs, ces dernières sont parfois retrouvées isolées. C'est le cas d'étamines, ou encore du contenu des sacs polliniques. Tous les spécimens issus des argiles de Saint-Laurent-la-Vernède et Saint-André-d'Olerargues sont stockés dans les collections paléontologiques de l'Université de Lyon 1, sous un numéro de collection possédant un préfixe « SLV_ » ou « SAO_ ».

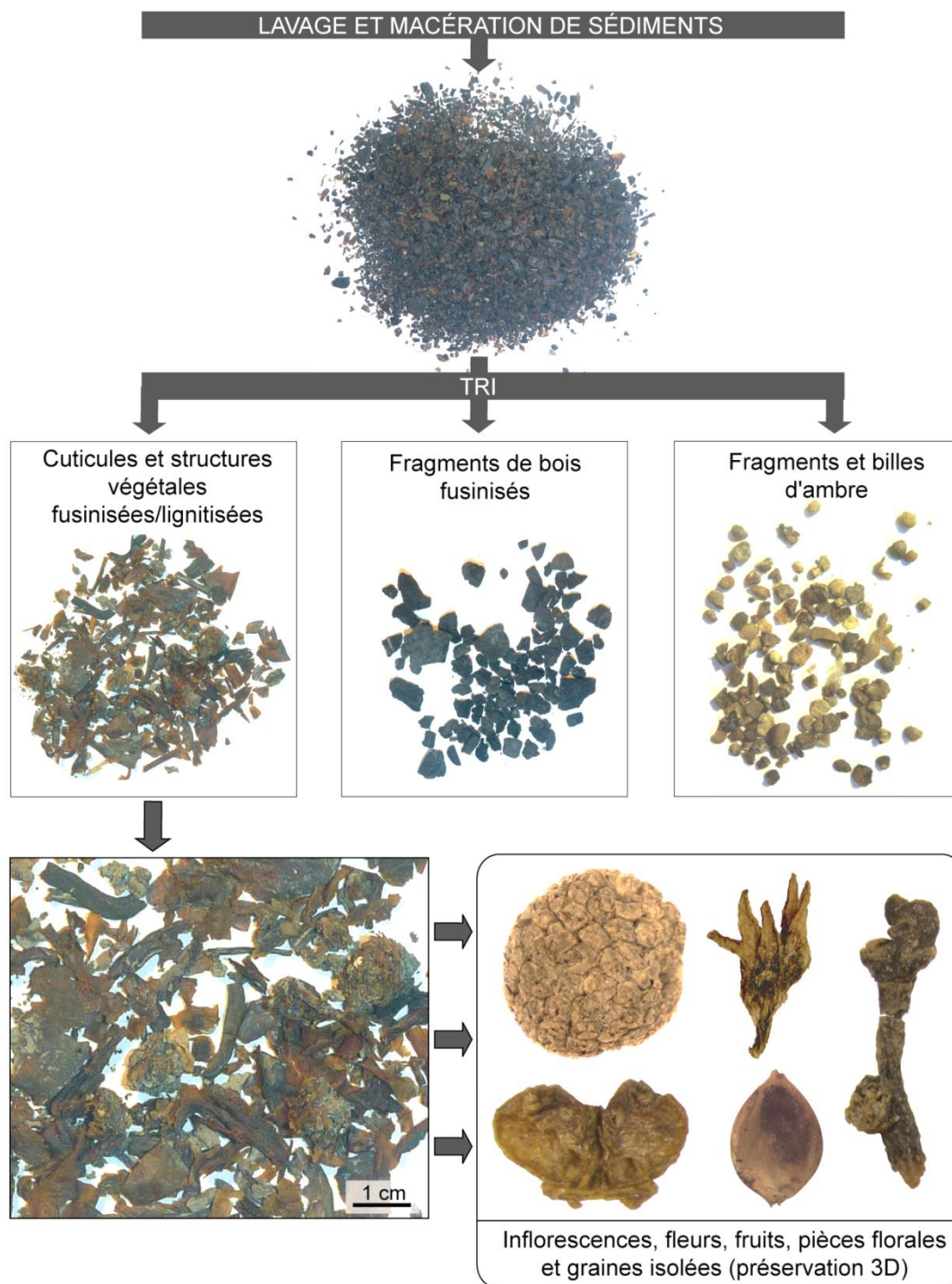


Figure 3.4. Méga- et mésorestes extraits des argiles du faciès Paulétien (Saint-Laurent-la-Vernède, Gard) à partir des macérations et lavages de sédiments.

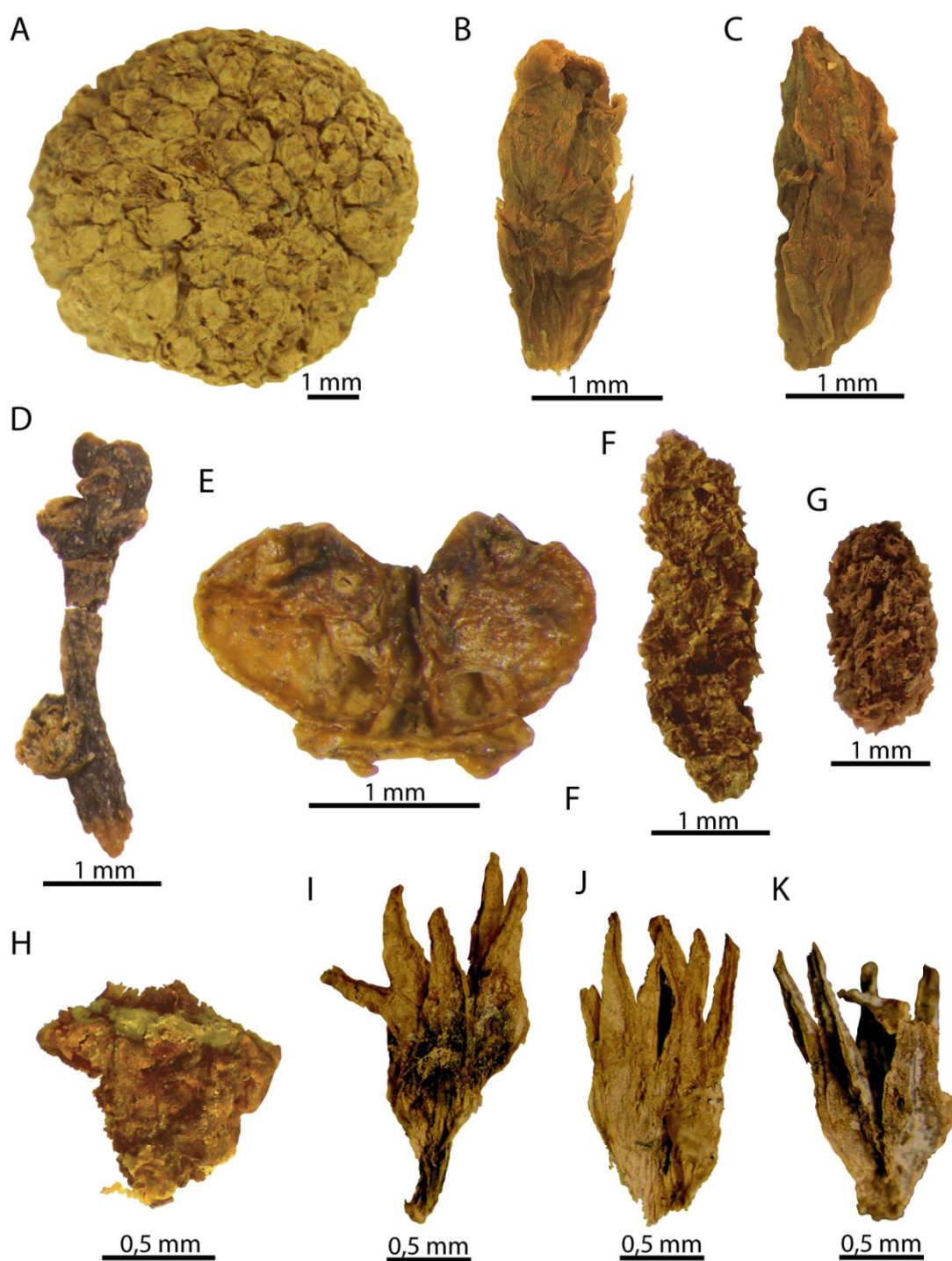


Figure 3.5. Exemples de structures reproductrices découvertes dans les dépôts cénomaniens de Saint-Laurent-la-Vernède (faciès Paulétien, Unité C2b). A, inflorescence entière de type capitule sphérique, Platanaceae (SLV_TA00). B–C, fleurs isolées, probable Platanaceae (respectivement SLV_Fleur_isolée_3 et SLV_Fleur_isolée_4). D–E, fragments d’inflorescences, Lauraceae (respectivement SLV_MA200 et SLV_MA3). F–G, probables inflorescences, indéterminées (respectivement SLV_TL1 et SLV_TL3). H, fleur isolée, indéterminée. I–J, probables fleurs ou structures florales indéterminées (I, SLV_TC1 ; J, SLV_TC3 ; K, SLV_TC2).

SOUS-CHAPITRE III.3.

FLEURS ET FRUITS DU CÉNOMANIEN DE LA CARRIÈRE DE PUY-PUY

III.3. FLEURS ET FRUITS DU CÉNOMANIEN DE LA CARRIÈRE DE PUY-PUY

Les argiles à plantes du Cénomanien de la carrière de Puy-Puy (unité A2) avaient abondamment été fouillées en 1989, 1997, 2003 (Tiphaine Le Diouren, 2005) puis de 2005 à 2010. Elles ont livré des mégarestes de végétaux cénomaniens abondants et diversifiés, attribués à des Angiospermes, des Bennettitales, des conifères, des fougères et des Ginkgoales (Gomez *et al.*, 2004). Néanmoins, seule une nouvelle espèce de feuille de Lauraceae a jusqu'ici été décrite, *Eucalyptolaurus depreii* (Coiffard *et al.*, 2009). Par ailleurs, une unique inflorescence avait été documentée (Gomez *et al.*, 2004). La majorité des spécimens étudiés dans cette thèse ont été collectés par Éric Dépré et des chercheurs des Universités de Lyon 1 et Rennes 1, notamment dans le cadre des programmes ECLIPSE sur le Crétacé et du projet ANR AMBRACE (coord. D. Néraudeau). Par ailleurs, afin d'accroître le nombre et la diversité des spécimens utiles à l'étude, de nouvelles campagnes de fouilles ciblées sur les structures reproductrices d'Angiospermes ont été engagées en 2011 et 2012 (Figs 2.5). Avec l'aide de couteaux adaptés, les argiles ont été délitées en fines plaquettes. Ces fouilles ont amené à la découverte de nouveaux types de structures reproductrices d'Angiospermes (Figs 3.6). Celles-ci montrent une grande diversité morphologique et des stades de maturité variés. Ces mégarestes sont attribués à des fleurs isolées, des inflorescences ou encore des infructescences. Les dimensions des spécimens sont très variables, les fleurs les plus petites sont de l'ordre du millimètre alors que les inflorescences les plus grandes dépassent le décimètre.

Les plantes des niveaux argileux de la carrière de Puy-Puy sont extrêmement compressées et forment souvent de véritables accumulations (Fig. 3.6). Leur préservation est assez hétérogène. Certains mégarestes sont des compressions dont la cuticule montre des détails sur les appareils stomatiques ou encore les cellules épidermiques (Gomez *et al.*, 2004). La cuticule est parfois préservée intégralement, mais peut aussi persister sous forme de lambeaux millimétriques à micrométriques, à la surface des débris fossiles. Dans de rares cas, seules les impressions sont préservées. Tous les spécimens issus des argiles à plantes de la carrière de Puy-Puy sont stockés dans les collections paléontologiques des Universités de Lyon 1 et Rennes 1 (sous le préfixe « PUY_ »), mais surtout dans la collection privée d'Éric Dépré qui regroupe aujourd'hui le plus grand nombre de spécimens.

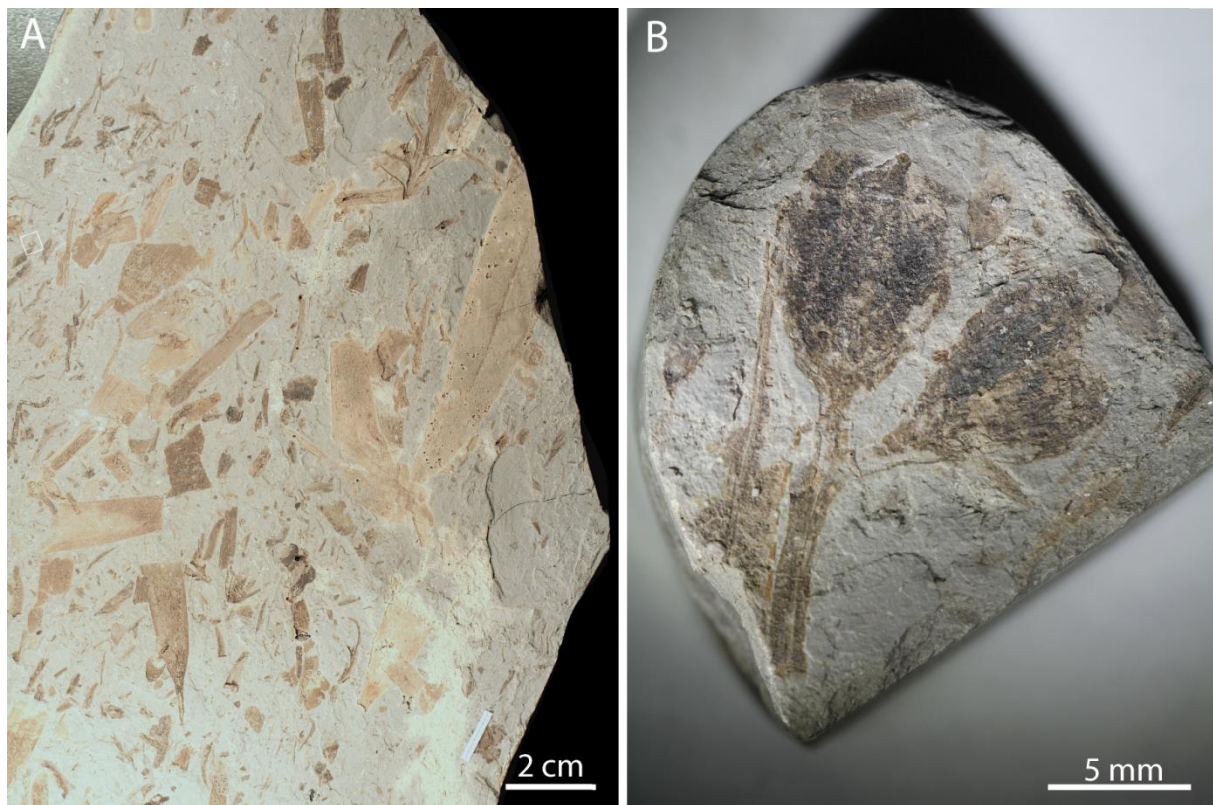


Figure 3.6. Impressions/compressions de la carrière de Puy-Puy, Cénomanién. A, surface d'une plaquette d'argiles montrant une accumulation de méga- et mésorestes de végétaux. B, inflorescence simple montrant deux fleurs pédicellées et pourvues d'un périanthe très développé, PUY_2007.

SOUS-CHAPITRE III.4.

CONIFÈRES DES NODULES SILICEUX DE LA CARRIÈRE DE FONT-DE-BENON

III.4. CONIFÈRES DES NODULES SILICEUX DE LA CARRIÈRE DE FONT-DE-BENON

Bien que les dépôts de la carrière de Font-de-Benon aient fait l'objet de nombreuses études et publications scientifiques (Néraudeau *et al.*, 2002, 2008 ; Nel *et al.*, 2004 ; Gomez *et al.*, 2008 ; Perrichot *et al.*, 2008 ; Coiffard *et al.*, 2009 ; Girard *et al.*, 2009 ; Vullo *et al.*, 2010), des silex fossilifères n'ont que très récemment été mis à jour par Didier Néraudeau, en 2012 (comm. pers. D.N. ; Fig. 3.7). Ce dernier avait dès lors noté la présence d'inclusions fossiles telles que des oursins et des plantes terrestres. Informé, Éric Dépré a très rapidement découvert de nombreux nodules renfermant des végétaux, ou encore des fragments de troncs d'arbres silicifiés et isolés (Fig. 3.7B). Ainsi, plusieurs campagnes de prélèvements ont été menées de 2012 à 2014, livrant de nombreux spécimens (Fig. 2.4C–D et 3.3). Les spécimens étudiés dans cette thèse ont essentiellement été collectés par Éric Dépré, Bernard Gomez et Didier Néraudeau.

Tous les fragments de nodules ont été collectés en place sinon directement au pied de l'affleurement (Fig. 3.7A). Les nodules ne contiennent pas tous des plantes et celles-ci sont dispersées. Notons que certains nodules peuvent atteindre des tailles conséquentes (30 à 40 cm de diamètre pour les plus gros). Près de 40 fragments de nodules contenant des plantes ont été examinés. Leur taille varie de 5 à 15 cm en moyenne. Les plus petits font 1 à 2 cm.

L'assemblage floristique des silex de la carrière de Font-de-Benon est constitué presque exclusivement de conifères (**Chapitre VI**). Il s'agit de mégarestes pouvant mesurer jusqu'à 5 cm de longueur. Certains spécimens montrent des structures végétatives et des structures reproductrices en connexion. Certains cônes mâles préservent des grains de pollen *in situ* dans les sacs polliniques. Par ailleurs, l'étude de ces plantes a révélé un assemblage fossile original qui associe invertébrés marins et plantes continentales (**Chapitre VI** et **Annexe**).

Tous les spécimens sont perminéralisés, montrant une préservation des tissus, des plus externes aux plus internes (Fig. 3.3). La morphologie générale, les tissus comme les cellules sont préservés en trois dimensions, non affectés par une compaction diagénétique. Ces blocs contenant les spécimens sont tous stockés dans les collections paléontologiques des Universités de Lyon 1 et Rennes 1 (numéro d'échantillon composé du préfixe « SIL_ARC_ »), ainsi que dans la collection privée d'Éric Dépré.



Figure 3.7. Plantes siliciifiées de la carrière de Font-de-Benon. A, collecte de nodules à plantes (indiqués par les flèches) par Didier Néraudeau, juin 2014. B, fragments d'un tronc d'arbre (collection É. Dépré). C, nodule ouvert en deux et montrant des plantes fossiles (SIL_ARC_2 et SIL_ARC_4). D, accumulation de rameaux feuillés de conifères, inclus dans la matrice siliceuse (SIL_ARC_3).

CHAPITRE IV.

MÉTHODOLOGIE

SOUS-CHAPITRE IV.1.

LAVAGE, EXTRACTION ET TRI DES LIGNITES

IV.1. LAVAGE, EXTRACTION ET TRI DES MÉSORESTES

Les méga- et mésorestes charbonneux/ligniteux et les cuticules du Gard ont été extraits et collectés par macération et lavage des argiles du faciès Paulétien. Afin de dissocier les végétaux de leur matrice argileuse, sans les altérer, les sédiments ont été plongés en masse dans un mélange d'eau et d'eau oxygénée (H₂O₂). Le résidu végétal de la macération a été rincé à l'eau claire et passé dans une colonne composée de plusieurs tamis pour dissocier les différentes fractions végétales (mailles de 1,0-0,5 et 0,1 mm). Le tri de la fraction grossière (> 2mm) a été réalisé à l'œil nu. Les fractions intermédiaires et fines (< 2 mm) ont été triées avec des loupes binoculaires de types Leica MZ12.5 et Leica WILD M3Z (Solms, Allemagne).

SOUS-CHAPITRE IV.2.

LOUPE BINOCULAIRE

IV.2. LOUPE BINOCULAIRE

La loupe binoculaire est munie d'un éclairage uni- ou pluridirectionnel et permet d'apprécier la morphologie générale des végétaux. Les cuticules, l'agencement ou la forme générale des appareils stomatiques et des cellules peuvent dans certains cas être observés. Ici, cette technique a principalement été utilisée pour réaliser les examens préliminaires et le choix des échantillons à étudier par tomographie synchrotron (Fig. 3.5). Dans certains cas, cette technique permet de distinguer les structures reproductrices des fleurs telles que le périanthe (pétales/sépales ou tépales), l'androcée (étamines) ou encore le gynécée (ovaire incluant style(s), stigmate(s) et ovule(s)).

SOUS-CHAPITRE IV.3.

MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE À BALAYAGE

IV.3. MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE À BALAYAGE

La microscopie électronique à balayage (MEB) est une technique aujourd'hui très largement utilisée par les paléobotanistes (Taylor *et al.*, 2009 ; Friis *et al.*, 2011). Cette technique est basée sur la détection des électrons secondaires émergeant sous l'impact d'électrons primaires qui balayent la surface observée. Le MEB permet d'obtenir des images avec un pouvoir séparateur souvent inférieur à 5 nm (Paqueton & Ruste, 2006). Cette technique présente un intérêt majeur, elle permet d'atteindre des grossissements sans commune mesure avec la microscopie optique. Le MEB permet de caractériser la topographie des surfaces végétales avec une remarquable précision. Il peut s'agir de la cuticule ou bien, dans de rares cas, des tissus internes affleurant en surface, s'ils sont préservés. La microscopie électronique à balayage fournit des détails concernant l'arrangement, la forme et les dimensions des cellules ou de leurs parois (Fig. 4.1).

Par ailleurs, la microscopie électronique à balayage nécessite souvent une préparation du matériel au préalable. Il peut s'agir d'un nettoyage des échantillons avec une solution acide afin d'éliminer les résidus de sédiments, ou d'une métallisation des surfaces. Afin de limiter les préparations invasives et irréversibles, les spécimens étudiés dans la présente thèse ont été observés avec des « Microscopes Electroniques à Balayage de table », aussi appelés « MEB de pailleasse ». Ainsi, aucun n'échantillon n'a été métallisé. Néanmoins, ce type de machine requiert des échantillons qui n'excèdent pas quelques millimètres de largeur. Des modèles de types Hitachi TM-1000, puis Phenom ont respectivement été utilisés sur la ligne ID-22 de l'Installation Européenne de Rayonnement Synchrotron (ESRF, Grenoble), puis au laboratoire LGLTPE de l'Université de Lyon 1.

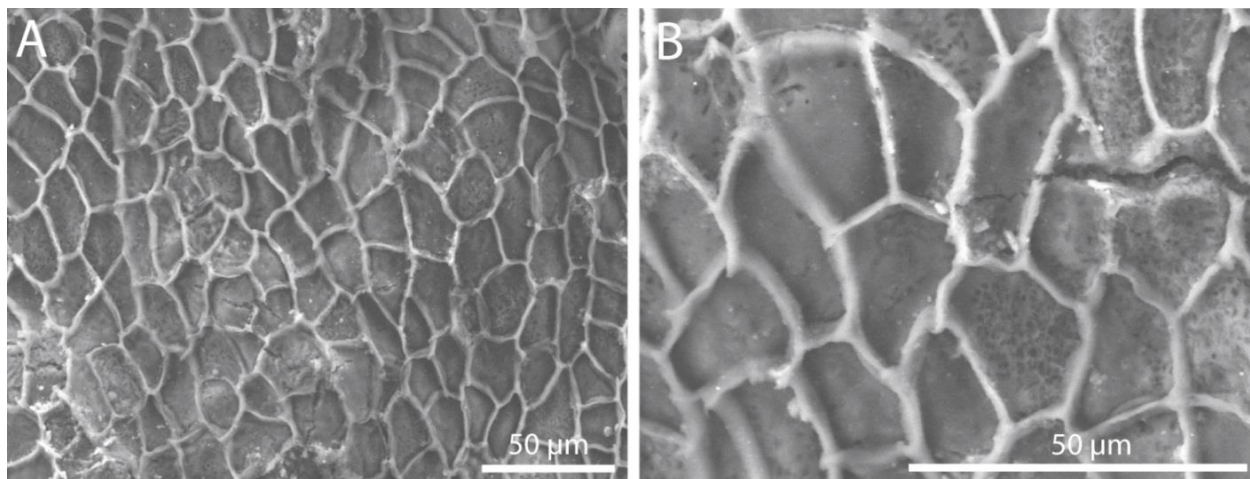


Figure 4.1. Exemples de détails cuticulaires obtenus par microscopie électronique à balayage. A-B, surface d'une cuticule végétale, livrant des informations sur les cellules de l'épiderme. Cuticule du périanthe d'une fleur, Cénomaniien, Saint-Laurent-la-Vernède. SLV_TB2.

SOUS-CHAPITRE IV.4.

IMAGERIE SYNCHROTRON

IV.4. L'IMAGERIE SYNCHROTRON

Depuis l'apparition des premiers scanners médicaux à rayons X (Hounsfield, 1972), les limites techniques ont encore et toujours été repoussées, généralisant aujourd'hui la tomographie à de nombreux domaines d'applications (archéologie, biologie, matériaux, médecine, paléontologie...). La tomographie permet de reconstruire des coupes virtuelles en 2D, qui une fois assemblées forment un volume 3D d'un objet donné. Elle permet d'étudier les structures internes d'un échantillon exposé à des rayons X, et cela de manière non-destructive (Fig. 4.2). Les expériences tomographiques peuvent être menées à partir de différentes sources de rayonnement. Par exemple, dans le cas des rayons X, les tomographes dits conventionnels utilisent un « tube à rayons X ». Il s'agit d'un système sous vide composé d'une cathode qui émet des électrons et d'une anode qui les réceptionne. Lorsque les électrons entrent en collision avec la cible, des rayons X sont émis par un phénomène de freinage appelé *Bremsstrahlung* (de l'allemand *bremsen* et *strahlung* signifiant radiation de décélération (voir Wils, 2011 pour plus d'informations)). Il existe un autre type de source beaucoup plus performante, « le rayonnement synchrotron » (Fig. 4.3). Dans le cadre de la présente thèse, l'intégralité des expériences ont été réalisées à partir de ce dernier type de source.

IV.4.1. STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT D'UN SYNCHROTRON

Les synchrotrons sont souvent définis comme des accélérateurs de particules. Dans un synchrotron, des électrons (particules chargées négativement) sont accélérés dans une structure circulaire de grande dimension. Cette accélération est induite par un champ magnétique qui contraint les particules à une trajectoire courbe. Toutes les expériences tomographiques menées dans le cadre de la présente étude ont été réalisées à l'Installation Européenne de Rayonnement Synchrotron (ESRF : European Synchrotron Radiation Facility ; Fig. 4.3), située à Grenoble (France). La construction de l'ESRF débuta en 1988 et son accès a été possible par les utilisateurs dès 1994.

Cette machine est subdivisée en quatre types de structures (Fig. 4.3) : (i) un « LINAC », (ii) un « booster », (iii) un anneau de stockage, (iv) puis des lignes de lumières. Le LINAC est un accélérateur linéaire de 16 mètres de long où les électrons circulent dans un tube sous ultra-vide, avant d'être injectés dans le booster. Dans le

LINAC, les électrons sont accélérés de 0 à 200 MeV. Le booster est un accélérateur circulaire de près de 300 mètres de circonférence qui injecte les électrons avec une accélération de 6 GeV dans l'anneau de stockage. Ce dernier mesure quant à lui près de 844 mètres de circonférence. À l'intérieur, le faisceau d'électrons circule dans un circuit fermé. L'intensité du faisceau étant décroissante avec le temps, des électrons sont réinjectés régulièrement afin de garantir un flux élevé de rayonnement synchrotron. Dans l'anneau, le faisceau d'électrons est contraint à une courbure par des structures appelées « aimants de courbure » ou « aimants de déviation ». Il s'agit de dispositifs bipolaires influençant la direction des paquets d'électrons par l'action d'un champ magnétique. Lorsque les électrons sont contraints à une courbure, ceux-ci subissent une perte d'énergie associée à la libération de photons (particules non chargées) : c'est ce qui est appelé le « rayonnement synchrotron ». Dans les synchrotrons de troisième génération comme l'ESRF, d'autres composants ont été incorporés, les « éléments d'insertion ». Ils sont composés de nombreux aimants accolés qui vont entraîner une forte ondulation du faisceau d'électrons. Ceci a pour conséquence de produire plus de rayonnement synchrotron qu'en produiraient les aimants de courbures à eux seuls. Les photons émis au niveau des éléments d'insertion rejoignent ensuite les laboratoires aussi appelés « lignes de lumière ». Les expériences sont réalisées aux extrémités des lignes de lumière dans un espace clos et sécurisé, la « cabine expérimentale ». En amont de cette dernière se trouve une cabine dédiée à l'instrumentation optique. Les expériences sont dirigées à partir d'une salle de contrôle attenante. À l'ESRF, il existe 32 lignes de lumières opérationnelles dont certaines sont dédiées à des domaines scientifiques et techniques spécifiques (exemples : diffraction, spectroscopie, fluorescence, imagerie, etc.). Parmi les lignes dédiées à l'imagerie, la ligne ID19 est en partie consacrée à la paléontologie. Toutes les expériences de cette thèse ont été réalisées sur les lignes de lumière BM05, ID19 et ID22-NI.

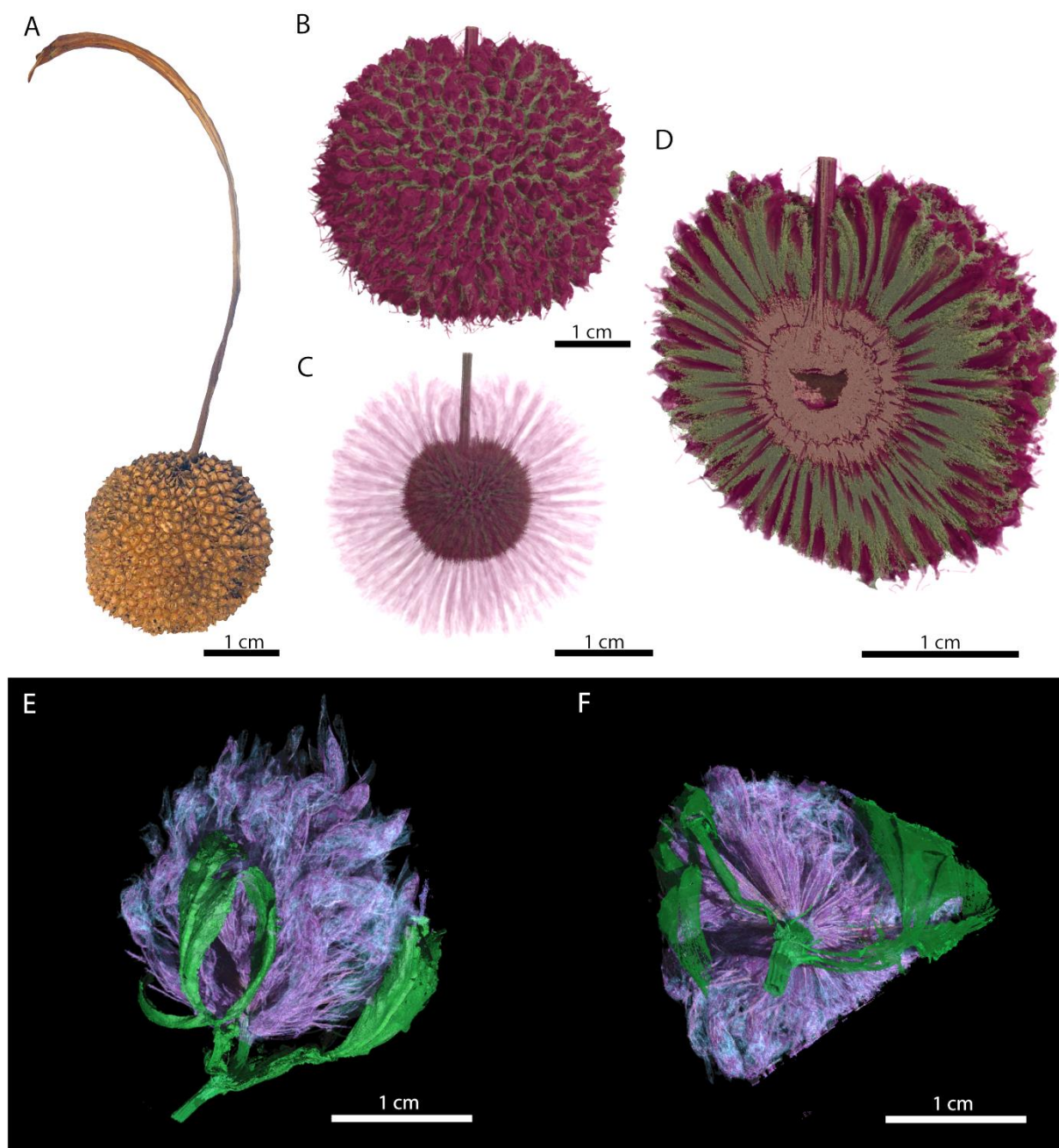


Figure 4.2. Exemples d'images tomographiques obtenues avec un tomographe conventionnel (Laboratoire 3SR, Université Joseph Fourier, Grenoble). Inflorescences actuelles. A, photographie d'une inflorescence de Platane (*Platanus*). B–D, reconstitutions tomographiques 3D de cette même inflorescence. E–F, reconstitutions tomographiques 3D de la morphologie générale d'une inflorescence de Trèfle (*Trifolium*). Taille de voxel = 13 μm . Expériences et images J.-D. Moreau, S. Rolland du Roscoat, P. Tafforeau.

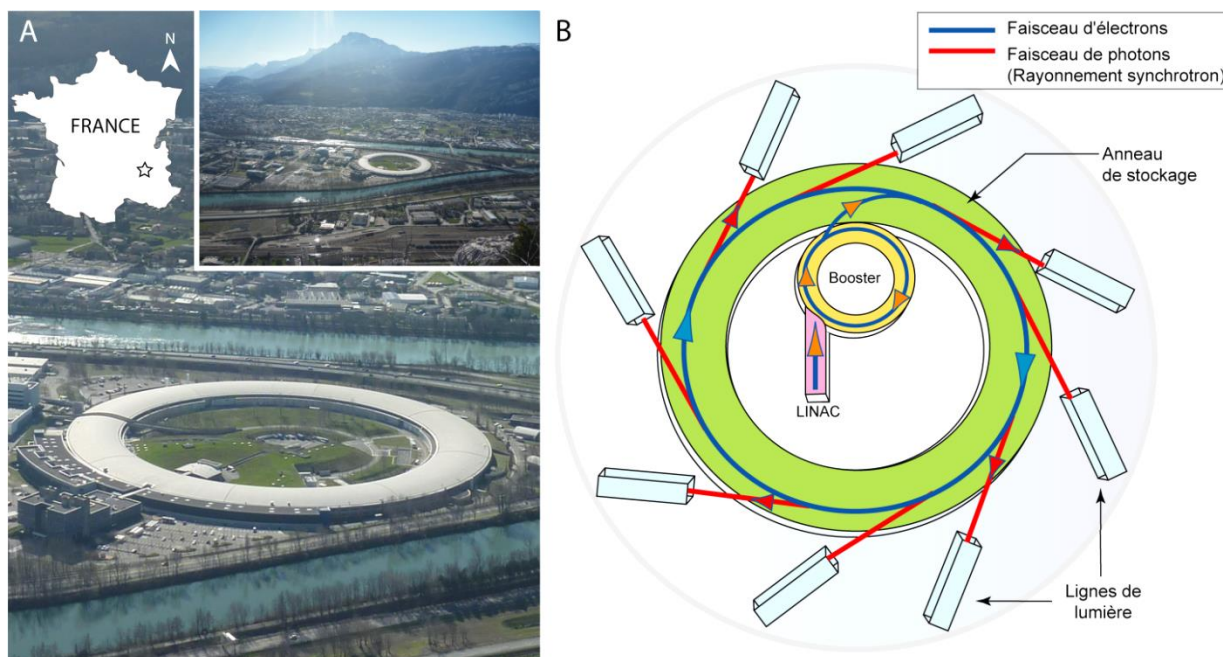


Figure 4.3. A, installation Européenne de Rayonnement Synchrotron (ESRF : European Synchrotron Radiation Facility), Grenoble, France (clichés J.-D. Moreau). B, structure d'un synchrotron, comprenant, un LINAC, un Booster, un anneau de stockage, puis des lignes de lumière.

IV.4.2. GÉNÉRALITÉS ET FONDAMENTAUX SUR LA TOMOGRAPHIE SYNCHROTRON

IV.4.2.1. Caractéristiques du faisceau

Une tomographie peut être réalisée à partir de faisceaux de rayons X monochromatiques comme polychromatiques. Ce dernier type est couramment utilisé par les tomographes conventionnels et médicaux. Les tomographies par faisceaux polychromatiques ont la particularité de produire des artéfacts d'image, appelée « beam hardening » ou « durcissement du faisceau ». Cela se caractérise par l'apparition d'une frange blanche sur les pourtours des images. Ce type d'artéfacts peut induire des difficultés pour l'analyse et les traitements des données. Afin de réduire le phénomène de "durcissement de faisceau", la tomographie synchrotron utilise souvent un faisceau monochromatique ou pseudo-monochromatique. L'une des techniques qui permet de rendre monochromatique un faisceau polychromatique est l'utilisation d'un monochromateur (ou bien d'une multi-couche). Celui-ci est composé d'un double cristal de silicium. Initialement, le faisceau polychromatique (appelé faisceau blanc) est diffracté par le premier cristal du monochromateur qui permet de sélectionner une gamme donnée de longueur d'onde. Ainsi, le faisceau diffracté est monochromatique.

Quand les rayons X frappent un cristal avec un angle incident spécifique, seule une partie du spectre peut être diffractée. Le second cristal du monochromateur permet de diriger le faisceau, horizontalement, vers la cabine expérimentale.

Cependant, la position et la nature des cristaux du monochromateur conditionnent l'énergie du faisceau. Ainsi, la ligne de lumière ID19 utilisait il y a encore peu de temps un monochromateur qui imposait une énergie n'excédant pas 60 keV. Ceci limitait donc la taille et la densité des échantillons. Ainsi, depuis quelques années, ID19 développe de nouvelles configurations tomographiques qui utilisent un faisceau dit « rose » (Boller *et al.*, 2010 ; Fernandez, 2010). C'est ce type de faisceau qui a essentiellement été utilisé dans le cadre des expériences menées durant cette thèse. Le spectre d'un faisceau de rayons X dépend de la nature de l'élément d'insertion utilisé. Sur ID19 (wiggler de type W150, ou onduleurs de types U32 et U 17.6), les spectres brutes sont caractérisés par la présence de pics (ou harmoniques) correspondant chacun à une gamme étroite de longueurs d'ondes (et donc d'énergies). En utilisant des filtres, il est possible de produire un faisceau caractérisé par un seul pic et donc d'obtenir un faisceau pseudo-monochromatique (dont la majeure partie des photons vont couvrir une gamme d'énergie réduite). Cette approche permet d'obtenir un faisceau rose qui couvre une bande passante bien particulière et fournit donc l'énergie requise pour le scan d'un échantillon donné. Dans ce cas, le monochromateur n'est plus indispensable. L'absence de cette optique sur le chemin des rayons X assure une meilleure stabilité du faisceau au cours du temps, limite les artéfacts et surtout permet de travailler avec un flux de photons bien plus important. Ainsi, l'utilisation d'un faisceau rose, permet l'acquisition de données haute résolution, et dont le phénomène de durcissement du faisceau est négligeable. De plus, elle permet de développer des configurations très haute énergie pour le scan de gros objets denses, ce qui était initialement incompatible avec le monochromateur de ID19.

Une des différences majeures entre source conventionnelle et source synchrotron concerne la géométrie du faisceau. La première montre une géométrie conique alors que celle de la seconde est parallèle. La spécificité du faisceau à géométrie parallèle est de limiter les artéfacts souvent induits par la géométrie conique des faisceaux conventionnels (distorsion de l'objet sur l'image projetée).

IV.4.2.2. Principe de la tomographie, installations techniques dans la cabine expérimentale et acquisition des données

Dans la cabine expérimentale, l'échantillon est positionné sur le chemin des rayons X. Comme les radiographies sont acquises pour une position donnée de l'objet, ce dernier est placé verticalement sur un support rotatif qui tourne selon un axe perpendiculaire au faisceau (Figs 4.4, 4.5). Une série de radiographies 2D appelées « projections » est enregistrée pour différentes positions angulaires entre 0 et 360°. En général, pour obtenir de meilleurs résultats, le nombre de projections doit être très important (de l'ordre de 1500 à 8000). La durée d'acquisition est définie par le nombre de radiographies et le temps de pose (ou d'exposition) pour chacune d'elles. Après avoir traversé l'échantillon, le faisceau est réceptionné par un système de détection (Figs 4.4, 4.5). Il passe dans un premier temps au travers d'un "scintillateur". Son rôle est d'absorber les rayons X qui le traversent et de les convertir en lumière visible. À l'intérieur du système de détection, la lumière visible est réfléchiée par un miroir puis focalisée et agrandie grâce à un système de lentilles, avant d'être réceptionnée par une caméra de type CCD (Charged Coupled Device) ou CMOS (Complementary Metal–Oxide–Semiconductor) qui assure la numérisation. Le miroir permet un montage perpendiculaire de la caméra et des optiques par rapport au faisceau et ainsi les protège des interactions directes avec le rayonnement.

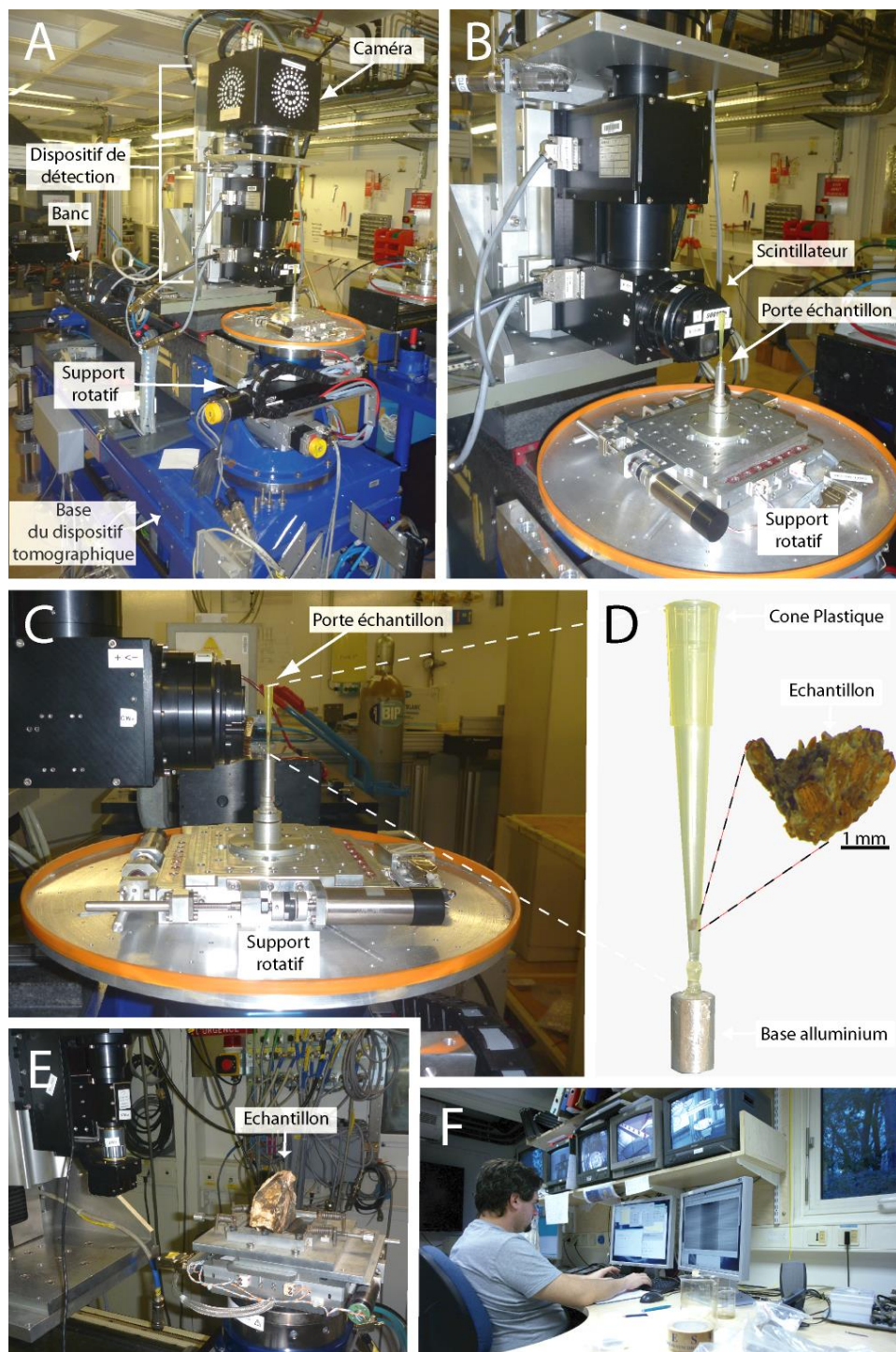


Figure 4.4. A, système de détection tomographique porté par un banc pouvant effectuer des translations horizontales, puis support rotatif portant l'échantillon. B, échantillon positionné sur le support rotatif et base du système de détection dont le scintillateur, vu de face. C, vue latérale du dispositif tomographique incluant le porte-échantillon et le scintillateur, vu de profil. D, exemple de porte-échantillon utilisé pour les échantillons de petite dimension (inférieur à 5 mm). E. exemple d'un échantillon de grande dimension (bloc de roche de 20 cm de long) directement positionné sur le support rotatif. F, salle de contrôle, Paul Tafforeau. A-C and F, ID19 ; E, BM05.

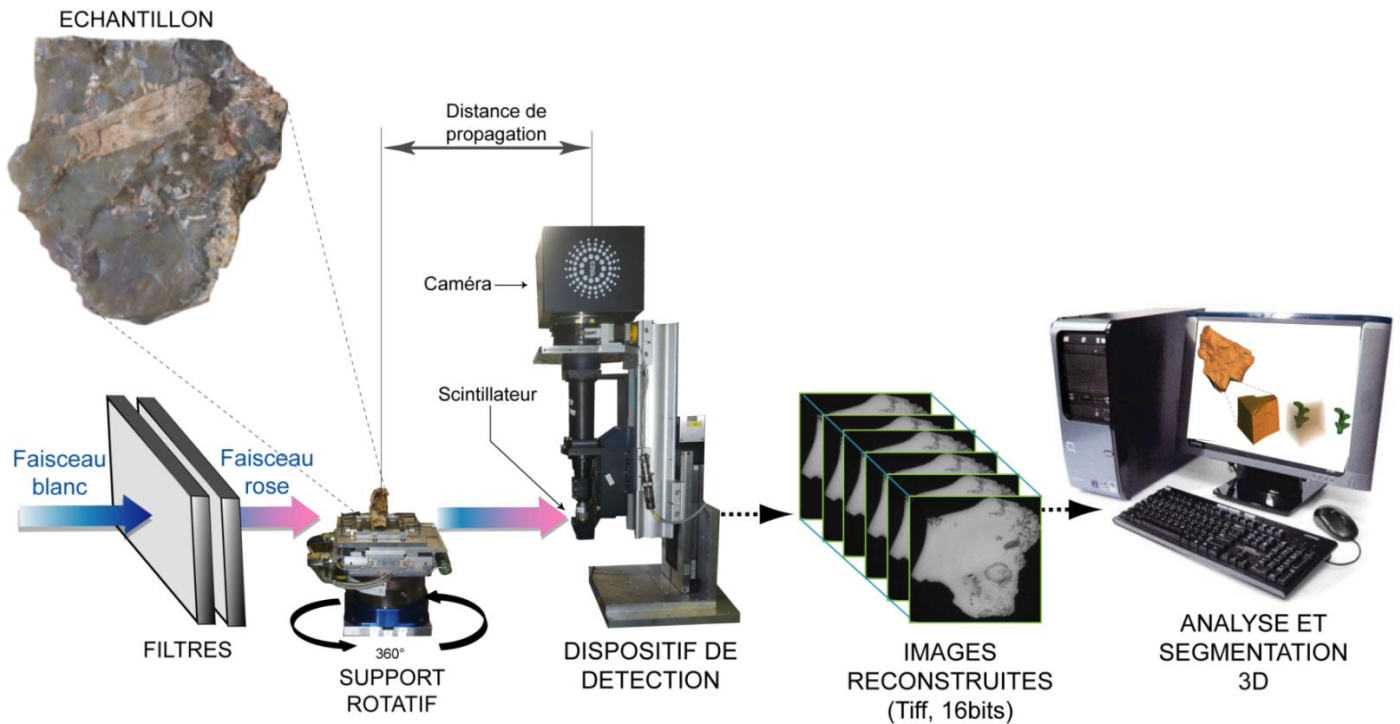


Figure 4.5. Schéma synthétique de dispositif tomographique utilisant un faisceau rose.

L'atténuation augmente exponentiellement avec l'épaisseur de l'échantillon. Soit $\mu(x, y)$, l'image du coefficient d'atténuation linéaire en chaque point de coordonnées (x, y) de l'objet. Dans le cas d'un faisceau monochromatique d'intensité I_0 , traversant un objet d'épaisseur d sur une droite D , l'intensité I atténuée après avoir traversé l'objet s'écrit selon la loi de Beer-Lambert (Fig. 4.6) :

$$I = I_0 \exp(-\mu d)$$

, pour les matériaux homogènes.

$$I = I_0 \exp\left(-\int_D \mu(x, y) ds\right)$$

, pour les matériaux non-homogènes (ds = élément différentiel).

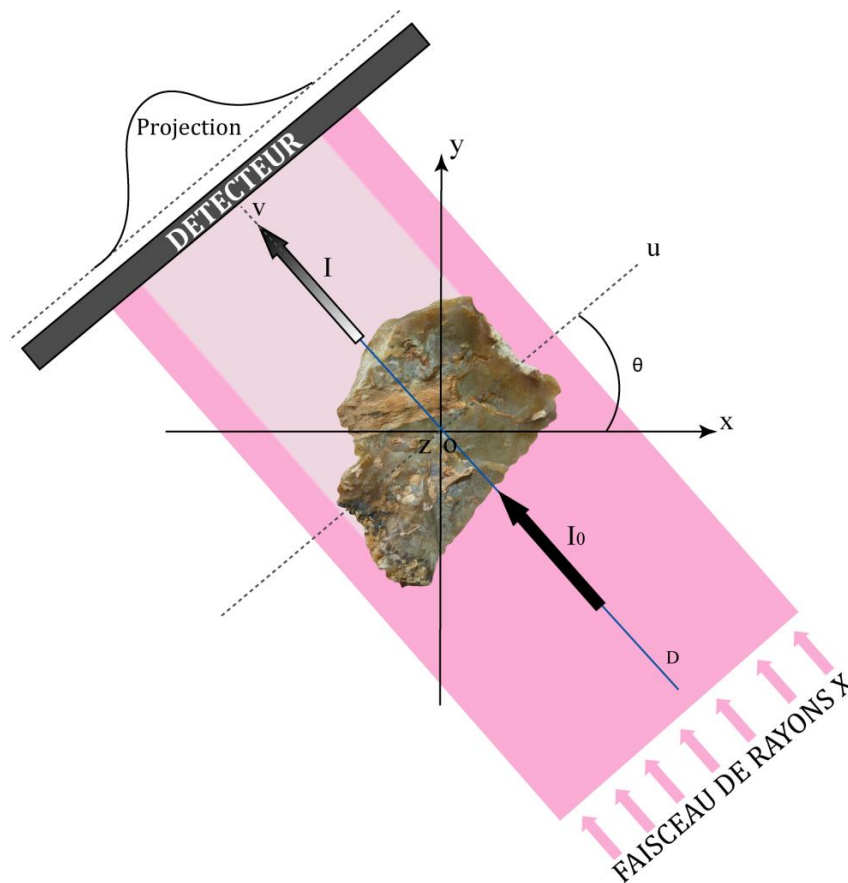


Figure 4.6. Schéma illustrant le principe d'acquisition de la microtomographie.

IV.4.2.3. Reconstructions des images tomographiques

Avant toute explication, il est nécessaire de préciser que l'obtention de données tomographiques abouties et exploitables n'est pas immédiate au cours de l'expérience. En effet, les données acquises nécessitent un lourd processus de reconstruction post-expérience. Plus particulièrement, elles sont réceptionnées par un système informatique utilisant des algorithmes appropriés pour reconstruire les images appelées « reconstructions tomographiques ».

Quand le faisceau traverse l'échantillon, les variations d'intensité du faisceau traduisent des variations de structure à l'intérieur de l'objet. Néanmoins, le faisceau qui traverse l'objet n'est jamais parfaitement homogène et les imperfections présentes sur les différentes structures du système d'appareillage (monochromateur, scintillateur, caméra...) peuvent affecter les données et être à l'origine d'artéfacts d'image. Afin de

minimiser ces derniers et d'obtenir des images de qualité, homogènes et reflétant au mieux le signal absorbé (donc les variations de densité de l'objet), les données acquises sont corrigées. Ces images sont appelées « flat field ». Pour réaliser une correction de champ plat, trois types d'images sont nécessaires : (i) les radiographies, (ii) les images de référence, (iii) les images noires. Celles-ci sont conjointement enregistrées durant l'expérience aussi appelée un « scan ». Les radiographies correspondent aux images brutes, acquises avec le faisceau et l'échantillon. Les images de référence correspondent à des images brutes acquises avec le faisceau, mais sans l'échantillon. Le « flat field » est obtenu en appliquant une fonction logarithmique sur le rapport [radiographies / images de référence]. L'utilisation des images de référence permet d'annuler ou de diminuer les artéfacts induits par les fluctuations du faisceau et les imperfections du monochromateur (ou des filtres) et du scintillateur. Les images noires sont acquises en absence du faisceau. Ainsi celles-ci n'enregistrent que les imperfections induites par la caméra seule (bruit électronique de la caméra). Afin d'annuler les artéfacts associés à la caméra, les « images noires » sont avant tout soustraites aux radiographies et aux images de référence.

$$\text{Flat field} = - \ln \left\{ \frac{[\text{Radiographies} - \text{Images noires}]}{[\text{Images de référence} - \text{Images noires}]} \right\}$$

Par ailleurs, des artéfacts persistants sur les reconstructions tomographiques (e.g. « ring artefacts ») peuvent s'expliquer par diverses perturbations durant l'acquisition et/ou la reconstruction des données : mouvement de l'échantillon, problème de centre de rotation... Un diagnostic et l'utilisation d'algorithmes spécifiques peuvent dans certains cas permettre une correction des images.

Résolution spatiale des reconstructions tomographiques :

La résolution d'image est exprimée en « voxel », équivalent du pixel, mais pour exprimer la résolution d'un volume dans les trois dimensions de l'espace. À l'ESRF, les reconstructions microtomographiques atteignent des tailles de voxel allant de 350 µm à 0,28 µm (Fig. 4.7). Par ailleurs, la nanotomographie développée sur la ligne de lumière ID22-NI (et prochainement sur ID16b) permet d'atteindre des tailles de voxel de l'ordre de quelques dizaine de nanomètres (Fig. 4.8). Dans le cas de la tomographie synchrotron, la taille de voxel dépend de la configuration optique du détecteur

(agrandissement obtenu par les objectifs), ainsi que la taille physique de chaque élément du détecteur chargé de collecter le signal. Le choix de la résolution dépend quant à lui de la taille de la zone à imager et du type de structure à mettre en évidence. La figure 4.8 montre l'effet de la résolution sur la qualité des données tomographiques.

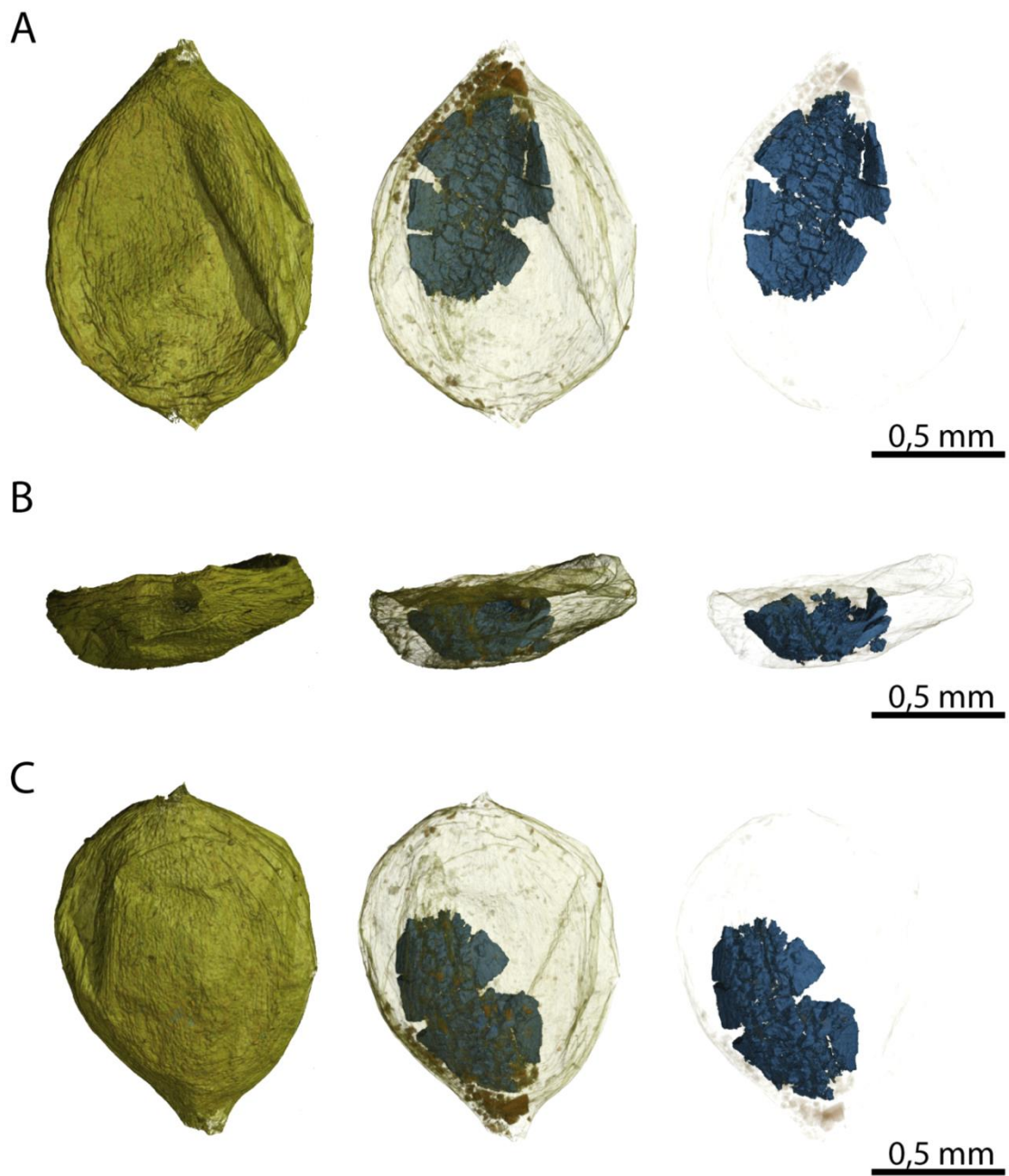


Figure 4.7. Reconstitutions 3D et segmentation d'un fossile étudié par microtomographie synchrotron à l'ESRF (ID19). A-C, probable graine, Cénomaniens (faciès Paulétien, Unité C2b), Saint-Laurent-la-Vernède. Taille de voxel = 0,7 μm . SLV_SEED_3

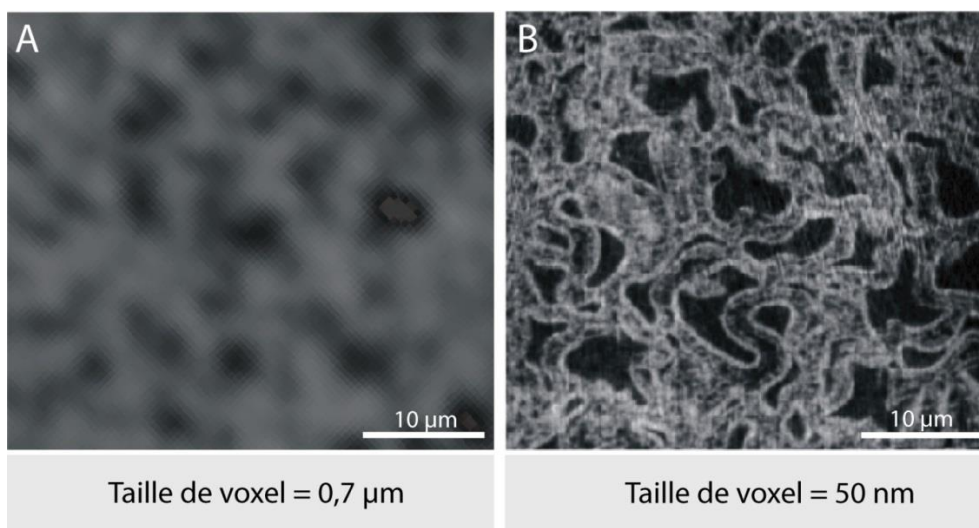


Figure 4.8. Influence de la taille de voxel et de la résolution sur la qualité des données tomographiques. Exemple de deux jeux de données provenant des scans de grains de pollen à l'intérieur d'un même sac pollinique, fleurs staminées du Cénomaniens de Saint-Laurent-la-Vernède. A, données microtomographiques acquises sur la ligne de lumière ID19, ESRF. B, données nano-holotomographiques acquises sur la ligne de lumière ID22-NI, ESRF. SLV_TP1.

IV.4.2.4. Les différentes techniques d'acquisition utilisées en tomographie synchrotron

- « Edge detection »

La tomographie en « absorption » est principalement basée sur l'absorption des rayons X dans la matière en première approximation. L'absorption augmente avec la densité et l'épaisseur de l'échantillon (exemple des scanners médicaux). Si l'objet scanné est caractérisé par une faible variation de densité, il y aura peu de contraste dans l'image produite. Le faisceau synchrotron a la particularité d'avoir un degré de cohérence spatiale assez important, permettant l'utilisation d'autres techniques. Cette cohérence induit notamment des interférences au niveau des bordures de structures. En augmentant la distance entre l'échantillon et le détecteur (caméra), ces interférences sont mises en évidence sur les radiographies. Puisque ces interférences sont visibles sous la forme de franges au niveau des bordures de structures (Salvo *et al.*, 2003), on parle de « Edge detection ». Cette technique utilise le décalage de phase de l'onde lorsque cette dernière rencontre deux structures de nature différente et est appelée tomographie synchrotron par contraste de phase en propagation (*Propagation Phase*

Contrast Synchrotron Radiation micro-Computed Tomography ou PPC-SR μ CT). Baruchel *et al.* (2001) expliquent que ces interférences dépendent des différences d'indice de réfraction au sein de l'échantillon. La distance de propagation dépend de divers paramètres tels que la taille, la nature, la composition chimique, la densité de l'objet, mais aussi de l'énergie utilisée pour le scan et de la résolution du détecteur. Ainsi, en utilisant le type de détecteur couramment utilisé en tomographie synchrotron, la PPC-SR μ CT permet de révéler des différences de densité inférieures à 1% (Tafforeau, 2004 ; Tafforeau *et al.*, 2006). Une telle variation ne pourrait pas être imagée en absorption. La technique par contraste de phase requiert une haute cohérence spatiale du faisceau.

▪ **« Phase retrieval » avec plusieurs distances de propagation : l'holotomographie**

Le contraste de phase étant lié à l'indice de réfraction, il est possible d'utiliser l'information obtenue en « Edge detection » pour la reconstruction tomographique. Une des techniques utilisant la reconstruction de phase est l'holotomographie. L'échantillon est scanné plusieurs fois, à plusieurs distances du détecteur et avec un faisceau à géométrie parallèle (Cloetens *et al.*, 1999). En utilisant des algorithmes spécifiques, une distribution quantitative de la densité électronique peut être reconstituée (Cloetens *et al.*, 1999 ; Salvo *et al.*, 2003). L'holotomographie permet de révéler des contrastes entre des structures ayant de faibles différences de densité ainsi qu'un contraste d'absorption faible, voire nul. Cependant, dans le cas d'un faisceau à géométrie parallèle, la résolution des données holotomographiques est directement liée à la résolution du détecteur. Dans ce cas, la résolution d'image est limitée à environ 1 μ m.

Nano-holotomographie. Afin de réaliser des scans de zones très réduites au sein d'un échantillon et avec une extrême précision, l'holotomographie peut être combinée à la nanotomographie. La résolution du détecteur étant un facteur limitant, un système composé d'une optique spécifique a été installé sur la ligne ID22-NI (dispositif de type Kirkpatrick-Baez). Il permet de passer d'un faisceau à géométrie parallèle à un faisceau à géométrie conique. Ainsi, ce dispositif focalise le faisceau en un nano-focus anisotrope (40 nm X 80 nm). Similairement à l'approche holotomographique classique, l'échantillon est scanné plusieurs fois. La nano-holotomographie permet une meilleure

caractérisation des très petits échantillons avec une très haute résolution (taille de voxel de l'ordre de plusieurs dizaines de nanomètres). Le protocole expérimental utilisé pour les expériences nano-holotomographiques est détaillé dans le **Sous-Chapitre V.1**.

▪ **« Phase retrieval » utilisant une seule distance du détecteur**

Contrairement à l'approche holotomographique, l'échantillon peut n'être scanné qu'une fois, avec une seule distance de propagation. Une reconstruction des données utilisant un algorithme particulier par rétroprojection filtrée (logiciel PyHST, ESRF) couplé à l'algorithme de Paganin (Paganin *et al.*, 2002 ; Sanchez *et al.*, 2012) permet dans certains cas des résultats aussi satisfaisants que ceux obtenus par holotomographie (à résolution comparable). Ceci, avec un temps d'acquisition plus court, et des étapes de reconstruction beaucoup moins lourdes et moins nombreuses. Le détail des configurations tomographiques combinant l'utilisation d'un faisceau rose, d'une unique distance de propagation et une reconstruction de données selon l'approche Paganin est présenté dans les **Sous-Chapitres V.1. et VI.1.**

IV.4.3. BILAN EXPÉRIMENTAL

Un peu plus d'une centaine d'échantillons de dimensions et de nature très variées ont été scannés durant ces trois années de thèse. Compte tenu des différents types de préservation végétale (e.g. fusains/lignites, impressions/compressions avec ou sans cuticule, perminéralisations/pétrifications) il a été nécessaire d'utiliser des configurations tomographiques extrêmement diversifiées pour garantir des images de qualité. Les expériences et les choix des paramètres expérimentaux ont été réalisés sous la direction de Paul Tafforeau. Un peu moins d'une vingtaine de configurations tomographiques ont été utilisées. Les tableaux 4.1 à 4.3 synthétisent les différents paramètres expérimentaux utilisés pour chaque configuration.

Quarante-sept spécimens fusains/lignites du faciès Paulétien de Saint-Laurent-la-Vernède et Saint-André-d'Olerargues (Gard) ont été étudiés par PPC-SR μ CT. Bien qu'ils soient de tailles très réduites (de moins de 1 mm à 8 mm de diamètre), les expériences ont livré des données tomographiques de qualité (taille de voxel de 5,0 à 0,7 μ m ;

Tableau 4.1). La quantité de données acquises étant considérable, tous les spécimens n'ont pas pu être exploités durant cette thèse. Ceux d'intérêt majeur ont été étudiés de manière approfondie et sont présentés dans le **Chapitre V**. Les autres spécimens donneront lieu à de prochaines reconstitutions et descriptions. Un unique fragment d'inflorescence à fleurs staminées du faciès Paulétien de Saint-Laurent-la-Vernède (Gard) a été étudié par nano-holotomographie. Le protocole expérimental détaillé et les résultats de l'étude sont présentés dans le **Sous-Chapitre V.1**. Une quarantaine de fragments de silex à plantes de la carrière de Font-de-Benon ont été investigués par PPC-SR μ CT (taille de voxel de 30,0 à 0,3 μ m ; Tableau 4.2 ; **Chapitre VI**).

Bien que la grande majorité des expérimentations ait permis l'obtention de résultats surprenants, certains tests n'ont pas abouti aux résultats escomptés. Ce cas concerne les expériences de PPC-SR μ CT menées sur les impressions/compressions de la carrière de Puy-Puy (détail des paramètres expérimentaux Tableau 4.3). Celles-ci sont partiellement incluses dans une matrice argileuse. Bien que certaines zones des spécimens montrent une préservation partielle de la matière (visible à la loupe binoculaire et au MEB), la grande majorité des fossiles sont limités à une empreinte externe des structures. Les coupes virtuelles 2D n'ont pas permis de révéler des structures internes clairement discernables. Seules des reconstitutions 3D très générales des spécimens ont été tentées, mais les résultats se sont avérés non exploitables et moins informatifs qu'un examen à la loupe binoculaire (Fig. 4.9). Seize spécimens ont été scannés sans succès. L'intense compaction et la préservation partielle des restes s'avèrent être un facteur limitant pour la qualité des données tomographiques.

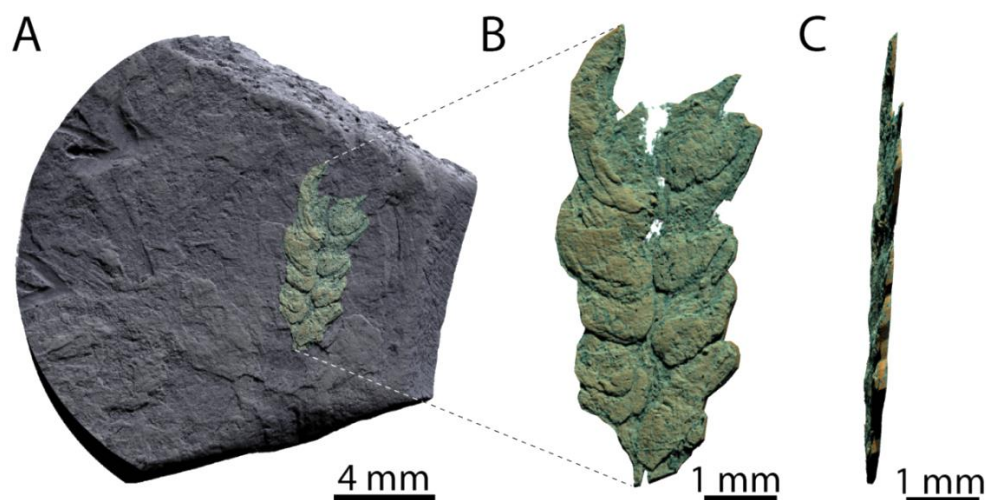


Figure 4.9. Microtomographie synchrotron (PPC-SR μ CT), reconstitution 3D d'une impression/compression. A, fragment d'inflorescence/infructescence sur une plaquette d'argiles. B, même spécimen virtuellement extrait, vue de face. C, vue latérale. Cénomaniens, Carrière de Puy-Puy (Unité A2). Taille de voxel = 5 μ m.

Taille de voxel (μ m)	5	1,75	1,28	0,75	0,75	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7
Energie effective (keV)	25	25	19	25	20	19	19	19	19	20
Filtres (mm)	Al 2,0 ; W 0,25	Al 0,5	Pas de filtre	Al 0,5	Pas de filtre	Pas de filtre	Pas de filtre	Pas de filtre	Pas de filtre	Al 4
Distance de propagation (cm)	40	5	2	6	2	5	2	2	2	3
Caméra	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD
Scintillateur	LuAG200	GGG10	GGG10	LS08.7	LS08.8	GGG10	GGG10	GGG10	GGG10	GGG10
Élément d'insertion	W150	U17.6	U17.6	-	-	U17.6	U17.6	U17.6	U17.6	U17.6
Gap (mm)	66	14	18	-	-	16	18	19	20	?
Multicouche	non	non	non	oui	oui	non	non	non	non	non
Nombre de projections	5000	5000	3000	4000	4000	3000	5000	2000	5000	5000
Mode demi-acquisition	oui	oui	oui	oui	oui	non	oui	non	oui	oui
Temps de pose (s)	0,3	0,1-0,3	0,05	1,5	1,2	0,15	0,15	0,2	0,2	0,05
Ligne de lumière	ID19	ID19	ID19	BM05	BM05	ID19	ID19	ID19	ID19	ID19

Tableau 4.1. Paramètres utilisés lors des scans des fusains/lignites des sites de Saint-Laurent-la-Vernède et Saint-André-d'Olerargues, Gard.

Taille de voxel (µm)	29,88	12,73	11,88	3,47	0,66	0,63	0,28
Energie effective (keV)	122	100	131	70	70	110	26,5
Filtres (mm)	Al 23,0 ; Cu 6,0	Al 17,0 ; Cu 6,0	Al 2,0 ; Cu 4,0 ; Mo 0,5	Al 2,0 ; W 0,3	Cu 0,10 ; Mo 0,15 ; Au 0,05	Al 5,60 ; Cu 1,40 ; Mo 0,14	Al 0,7
Lentilles	-	-	-	-	-	Be 80	Be 10
Rayon de courbure (mm)	-	-	-	-	-	0,5	0,5
Distance de propagation (cm)	240	480	400	120	23	30	1,3
Caméra	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD
Scintillateur	LuAG 750	LuAG 750	LuAG 750	LuAG 750	LuAG 25	GGG24	GGG10
Élément d'insertion	-	-	W150	W150	-	W150	U13
Gap (mm)	-	-	35	45	-	40	11,5
Nombre de projections	4998	4998	3000	2500	6400	8000	6000
Mode demi-acquisition	oui	oui	oui	non	oui	oui	oui
Temps de pose (s)	0,1	0,1	0,05	0,3	1,2	2,4	0,7
Ligne de lumière	BM05	BM05	ID19	ID19	BM05	ID19	ID19

Tableau 4.2. Paramètres utilisés lors des scans des silex de la carrière de Font-de-Benon, Charente-Maritime.

Taille de voxel (µm)	5
Energie effective (keV)	Al 2
Filtres (mm)	Al 2,0 ; W 0,25
Distance de propagation (cm)	40
Caméra	FReLoN e2V CCD
Scintillateur	
Wiggler	W150
Gap (mm)	66
Nombre de projections	5000
Mode demi-acquisition	oui
Temps de pose (s)	0,3
Ligne de lumière	ID19

Tableau 4.3. Paramètres utilisés lors des scans des impressions/compressions de la carrière de Puy-Puy, Charente-Maritime.

IV.4.4. LA TOMOGRAPHIE EN BOTANIQUE ET PALÉOBOTANIQUE : ÉTAT DE L'ART

La tomographie conventionnelle

Bien que la tomographie soit couramment utilisée depuis les années 70-80 pour les diagnostics médicaux (Rowe *et al.*, 1997), l'apparition de cette technique en

botanique fut assez tardive. De premières études tomographiques se sont intéressées aux stries de croissances et à la densité du bois actuel (Onoe *et al.*, 1983 ; Taylor *et al.*, 1984 ; Funt & Bryan, 1987 ; Lindgren, 1991 ; Fromm *et al.*, 2001). Dans les années 1990 et 2000, un certain nombre d'études se sont penchées sur le cas des systèmes racinaires (Heeraman *et al.*, 1997 ; Pierret *et al.*, 1999 ; Gregory *et al.*, 2003 ; Kaestner *et al.*, 2006 ; Tracy *et al.*, 2010 ; Flavel *et al.*, 2012 ; Mairhofer *et al.*, 2012 ; Mooney *et al.*, 2012). Ces travaux ont principalement porté sur la croissance, l'arrangement spatial et volumétrique des racines et enfin sur les réponses induites par les contraintes du substrat. Néanmoins, l'utilisation de la tomographie en botanique n'est pas devenue fréquente pour autant.

Stuppy *et al.* (2003) ont imagé la morphologie générale d'inflorescences et de fleurs actuelles, permettant de distinguer clairement pétales, étamines, styles et stigmates. Ils ont également expérimenté cette technique sur du bois de chêne (*Quercus robur*), mais faute d'une résolution d'image suffisante, les tissus étaient à peine distincts et les cellules clairement non résolues (résolution de quelques dizaines de micromètres). Plus tardivement, Dhondt *et al.* (2010) ont caractérisé des structures reproductrices et végétatives d'*Arabidopsis*, de la morphologie générale jusqu'aux parois des cellules (taille de voxel = 0,8 μm). Gamisch *et al.* (2013) ont imagé la morphologie générale des fleurs de *Bulbophyllum bicoloratum* avec une remarquable précision, notamment concernant certains détails des structures florales internes (taille de voxel utilisée = 0,44 μm). Par ailleurs, les microtomographes conventionnels se sont avérés dans certains cas très efficaces pour imager les trachéides, les rayons, ou encore les champs de croisement de bois actuels (Van den Bulcke *et al.*, 2009a, 2009b)

Un des premiers tests qui révéla le potentiel de la tomographie conventionnelle pour l'étude des plantes fossiles fut réalisé par Pika-Biolzi *et al.* (2000). Ces auteurs se sont intéressés à deux spécimens isolés de grande dimension (jusqu'à 25 cm de diamètre), incluant un fragment de tronc pétrifié de *Cycadeoidea* sp. (Bennettitales) du Jurassique supérieur d'Angleterre et un cône silicifié d'*Araucaria mirabilis* (conifère) du Jurassique d'Argentine. Ces tests ont démontré qu'il devenait dès lors possible d'imager des sections transversales et longitudinales en 2D de végétaux fossiles. Ils ont permis de distinguer la morphologie très générale de structures internes telles que des graines ou certaines des interfaces entre les tissus. Cependant, notons que la faiblesse du contraste

et de la résolution ne permettait pas pour autant de distinguer clairement les microstructures internes ou les tissus. Plus tard, des fruits pyritisés de l'Eocène inférieur ont également été étudiés par DeVore *et al.* (2006) (Fig. 4.9). Bien que les détails aient été limités, cette étude permit de caractériser la morphologie générale externe comme interne des spécimens. Plus récemment, Feng *et al.* (2013) ont utilisé un tomographe conventionnel pour étudier une structure reproductrice de fougère à graines du Permien inférieur d'Allemagne. Bien que l'échantillon ait été de taille pluridécimétrique, les reconstructions 3D se sont limitées à la morphologie générale du moule externe de la plante. Dernièrement, Gee (2013) a également expérimenté la tomographie conventionnelle sur des structures reproductrices de conifères telles que des cônes isolés, silicifiés, préservés en trois dimensions et datés du Jurassique. Ces cônes étaient de dimensions pluricentimétriques. Ici, la technique s'est avérée utile pour distinguer la position et l'organisation des graines à l'intérieur des cônes, mais ne permit en aucun cas d'observer les structures histologiques des spécimens. Spencer *et al.* (2013) ont imagé la morphologie générale d'un ovule de *Stephanospermum braidwoodensis* (Medullosales) du Carbonifère des États-Unis. Le fossile était à l'origine piégé dans un nodule sidéritique, mais il a été nécessaire de l'isoler de sa matrice pour les besoins de l'expérience (taille de voxel = 12, 7 μm).

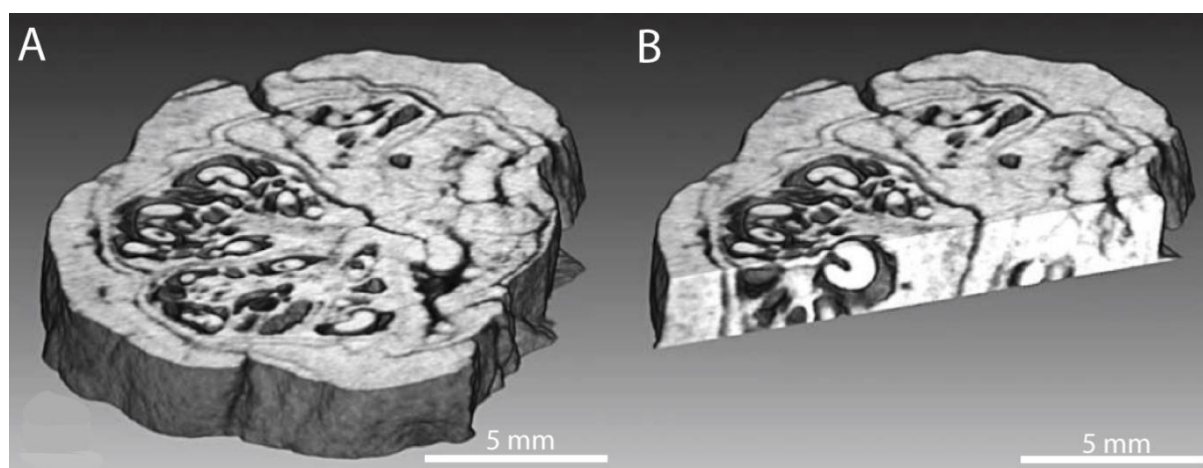


Figure 4.9. Reconstructions tomographiques réalisées à partir d'un tomographe conventionnel. A-B, fruits pyritisés de l'Eocène inférieur (London Clay Flora). Images tirées de DeVore *et al.*, 2006.

La tomographie synchrotron

La tomographie synchrotron est une technique aujourd'hui très largement répandue pour l'étude des restes de vertébrés ou d'invertébrés fossiles (Tafforeau, 2004 ; Donoghue *et al.*, 2006 ; Tafforeau *et al.*, 2006 ; Gai *et al.*, 2011 ; Dupret *et al.*, 2014). Ces dernières années, son utilisation a permis d'obtenir des résultats surprenants dans divers domaines de la paléontologie, qu'il s'agisse de paléoanthropologie (Tafforeau, 2004 ; Tafforeau *et al.*, 2006 ; Smith & Tafforeau, 2008 ; Smith *et al.*, 2010), de paléoembryologie (Donoghue *et al.*, 2006 ; Fernandez, 2010), de paléoentomologie (Lak *et al.*, 2008), ou encore de paléohistologie des vertébrés (Sanchez *et al.*, 2012 ; 2014). Par ailleurs, la tomographie synchrotron est beaucoup moins courante dans les domaines de la botanique et de la paléobotanique.

En ce qui concerne les plantes actuelles, Cloetens *et al.* (2006) ont démontré les performances de la tomographie synchrotron en testant l'holotomographie sur des graines de plantes à fleurs actuelles (ID19, ESRF, France ; Fig. 4.10A–B). L'approche a permis clairement de distinguer les différents tissus qui composent la graine d'*Arabidopsis* et leurs cellules (résolution maximale = 60 nm). Par la suite, d'autres études concluantes ont été réalisées sur des graines d'*Arabidopsis* (Smith *et al.*, 2009). Afin de comprendre les mécanismes associés aux échanges de gaz dans un fruit, Verboven *et al.* (2008) utilisèrent le contraste de phase pour étudier la disposition et l'agencement des cellules composant certains tissus d'un fruit tel qu'une pomme, *Malus domestica*. Ils réussirent à distinguer les différents tissus qui composent le fruit ou encore à isoler certaines cellules telles que celles du parenchyme avec une remarquable précision (ID19, ESRF, France). D'autres études ont également été menées sur du bois actuel (TOMCAT, SLS, Suisse : Trtik *et al.*, 2007 ; Derome *et al.*, 2011). Elles démontrent l'utilité de la tomographie par contraste de phase pour caractériser les tissus de bois de *Picea abies*. Utilisant une taille de voxel de 0,7 μm , ils ont imagé avec une assez bonne précision les trachéides, les rayons, les champs de croisements ou encore les ponctuations aréolées du xylème secondaire. Récemment, Blonder *et al.* (2012) ont démontré qu'en utilisant la tomographie synchrotron, il devenait possible d'étudier les différents niveaux de nervures sur des feuilles d'Angiospermes et avec un haut degré de précision (APS, États-Unis).

En paléobotanique, la tomographie synchrotron a été expérimentée pour la première fois par Feist *et al.* (2005), sur la ligne de lumière ID19 de l'ESRF (Fig. 4.10C–D). Cette étude a été menée sur des fructifications calcifiées de Charophytes (Algues), datées du Paléozoïque et de localités variées. Elle a permis la réalisation de rendus 3D de qualité, renseignant la morphologie générale ainsi que certains détails des parois externes et internes des fossiles. Ici la taille de voxel était de 0,7 μm . Friis *et al.* (2007) ont utilisé la tomographie par contraste de phases pour imager des petites graines de Gymnospermes (0,8 à 1,5 mm de long) d'Amérique du Nord, puis du Portugal et datées du Crétacé (TOMCAT, SLS, Suisse). Cette étude avait permis de distinguer, puis de déterminer la quasi-intégralité des structures et tissus internes des spécimens. Par la suite, une série d'études a été réalisée sur des structures florales du Crétacé telles que des fleurs, des fruits, ou encore des fragments d'inflorescences/infructescences (von Balthazar *et al.*, 2007 ; Friis *et al.*, 2009a, 2010, 2011, 2013, 2014 ; Friis & Pedersen, 2011 ; Heřmanová *et al.*, 2011 ; Schönenberger *et al.*, 2012). Toutes ces études ont été effectuées sur des restes peu compressés, carbonisés ou fusinisés. Tous avaient au préalable été isolés de leur matrice rocheuse par macération et lavage des sédiments. Notons également que Scott *et al.* (2009) a imagé des structures reproductrices plurimillimétriques de Ptéridospermales carbonifères (TOMCAT, SLS, Suisse). Malgré une résolution d'image proche du micromètre, ni les structures histologiques ni les spores n'ont pu être distingués. Seule la morphologie générale du spécimen a été caractérisée. Par ailleurs, les expériences menées par Collinson *et al.* (2013), sur les mégaspores de fougères du Paléogène ont permis de détecter des spores, mais sans pouvoir les caractériser (TOMCAT, SLS, Suisse). Dernièrement, Strullu-Derrien *et al.* (2014) ont imagé la morphologie générale des trachéides et les rayons présents dans le xylème secondaire de bois perminéralisés en pyrite, du Dévonien (ESRF, ID19, France). Ici, le spécimen a été isolé de la matrice sédimentaire et sa taille avait été diminuée par découpe, pour les besoins de l'expérience.

La tomographie synchrotron s'avère être très performante pour l'étude des plantes actuelles comme fossiles, plus particulièrement la méthode par contraste de phase qui offre des images de qualité nettement supérieure à celles des tomographes conventionnels. Plusieurs constats peuvent être faits :

- L'intégralité des études antérieures a été réalisée sur des restes fossiles préalablement isolés de leur matrice, sinon la gangue rocheuse a été taillée au plus près des spécimens.
- En paléobotanique, hormis de récentes études réalisées sur des bois, la PPC-SRμCT a jusqu'ici été essentiellement utilisée sur des organes reproducteurs.
- Les structures histologiques d'une plante actuelle peuvent à ce jour être assez bien caractérisées avec l'aide de la PPC-SRμCT, néanmoins cela ne reste que très partiellement vrai pour les plantes fossiles. Les récentes études menées sur les végétaux fossiles traitent de la morphologie générale des structures externes comme internes mais ne traitent pas ou peu de l'échelle cellulaire. Une étude histologique complète n'a jamais été réalisée pour une plante fossile. Par ailleurs, pour les organes reproducteurs, les grains de pollen n'ont jamais été caractérisés *in situ* en utilisant cette technique.

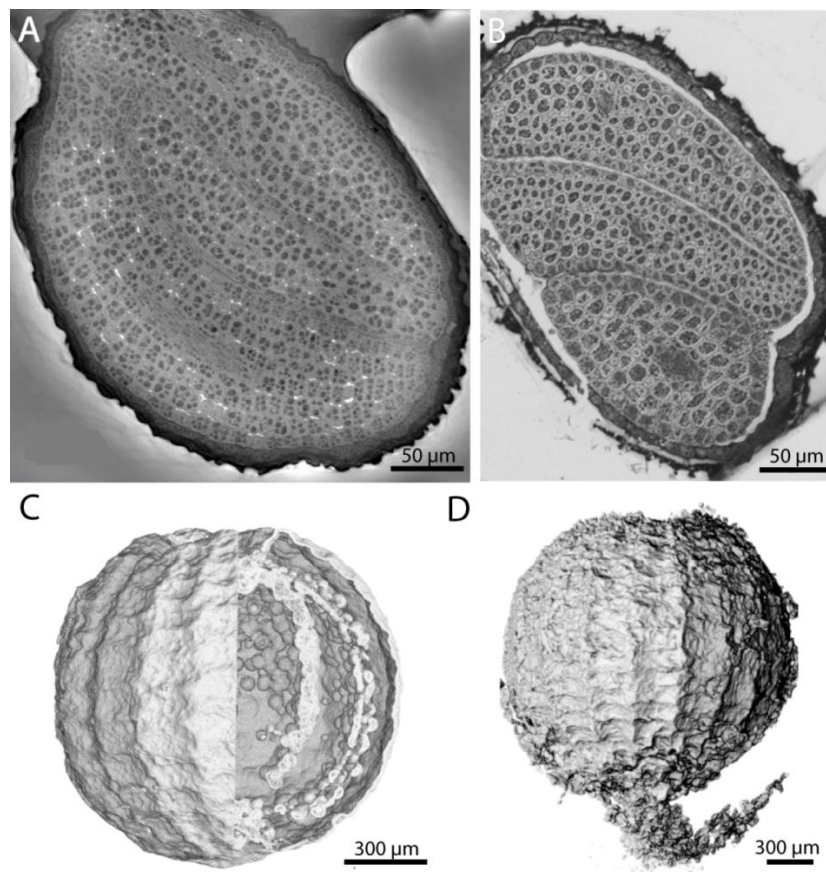


Figure 4.10. Exemples de reconstructions tomographiques réalisées à partir de plantes actuelles et fossiles. A–B, coupe virtuelle d'une graine d'*Arabidopsis* moderne, images tirées de Cloetens *et al.*, 2006. C–D, reconstructions 3D d'une fructification de charophyte fossile, images tirées de Feist *et al.*, 2005.

SOUS-CHAPITRE IV.5.

TERMINOLOGIE

IV.5. TERMINOLOGIE MORPHO-ANATOMIQUE

Les figures 4.10 et 4.11 synthétisent une partie de la terminologie utilisée pour la description morpho-anatomique des restes étudiés dans cette thèse.

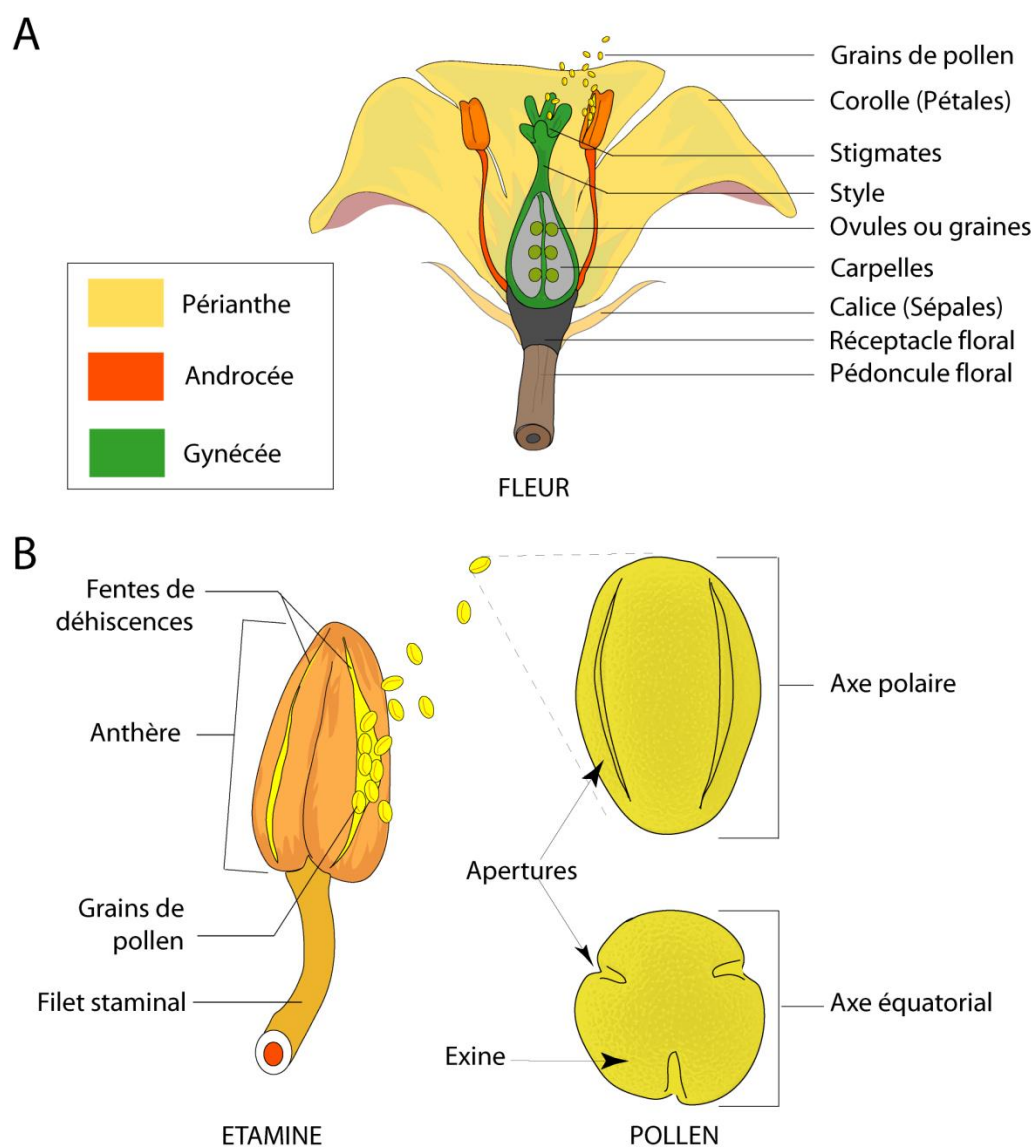


Figure 4.10. Terminologie utilisée pour les restes d'Angiospermes. A, morphologie générale d'une fleur hermaphrodite. B, terminologie d'une étamine et d'un grain de pollen (exemple d'un grain de type triaperturé).

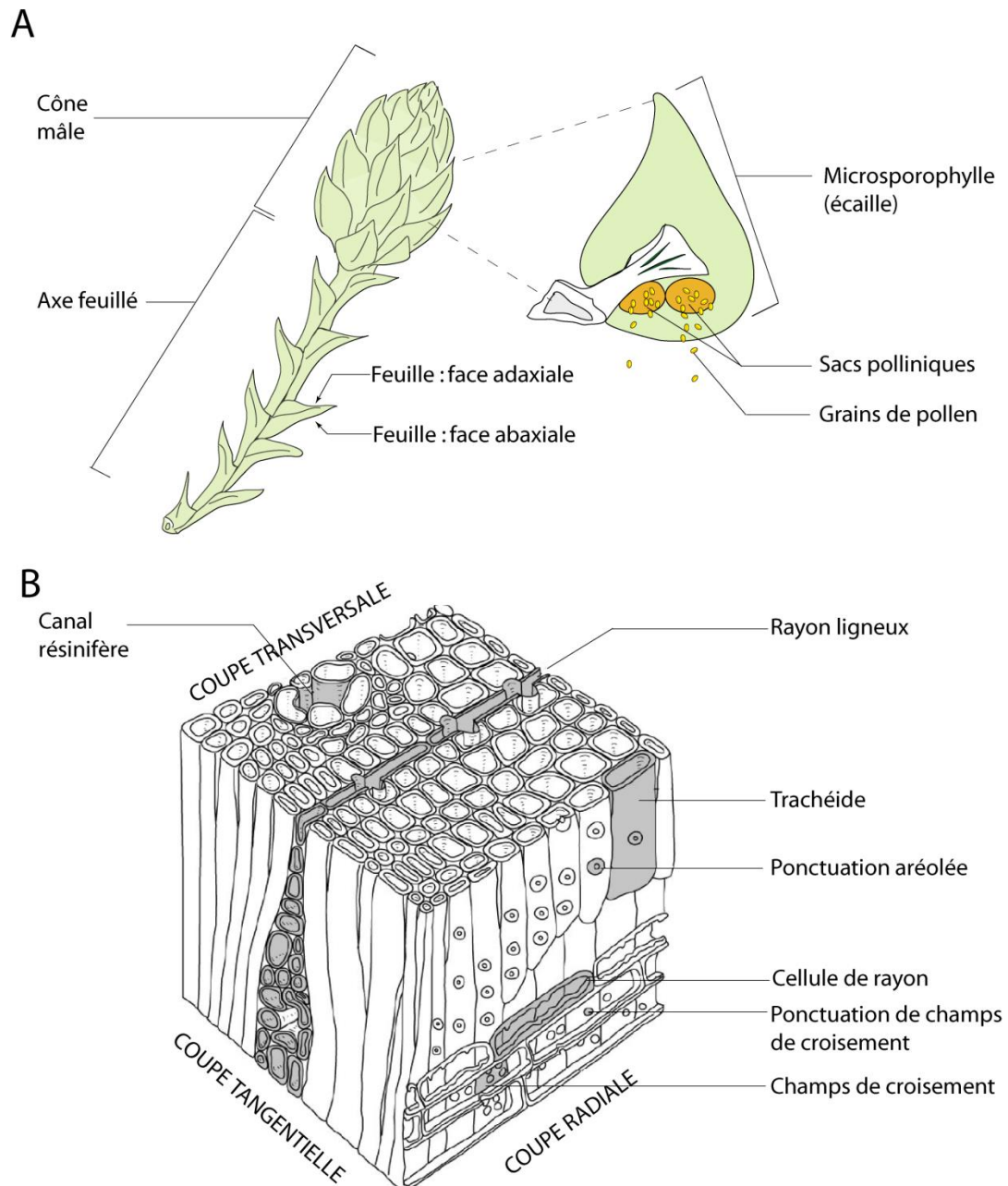


Figure 4.11. Terminologie utilisée pour les restes de conifères. A, morphologie générale d'un axe feuillé portant un cône mâle et microsporophylle portant les sacs polliniques. B, histologie du xylème secondaire d'un conifère (figure B modifiée à partir de Gaussen *et al.*, 1982 in Perrichot, 2005).

CHAPITRE V.

CONTRIBUTION DE LA TOMOGRAPHIE POUR L'ÉTUDE DE MÉSORESTES ISOLÉS : CAS DES INFLORESCENCES ET FLEURS CÉNOMANIENNES DU GARD

SOUS-CHAPITRE V.1.

INTÉRÊT DE LA MICRO- ET DE LA NANOTOMOGRAPHIE SYNCHROTRON POUR L'ÉTUDE DES FLEURS FOSSILES

Multiscale 3D virtual dissections of 100-million-year-old flowers using X-ray synchrotron micro- and nanotomography

Jean-David Moreau, Peter Cloetens, Bernard Gomez, Véronique Daviero-Gomez, Didier Néraudeau, Tamzin A. Lafford, Paul Tafforeau

Publié dans :

Microscopy & Microanalysis, Vol. 20, pp. 305–312, 2014.

Résumé : Une approche multi-échelles combinant microtomographie en contraste de phase et nanotomographie par rayons-X est utilisée pour imager une inflorescence fossile d'âge Crétacé. La résolution utilisée est de 0.75 μm à 50 nm. Les différentes échelles d'observations permettent de réaliser des reconstructions 3D de la morphologie générale du spécimen jusqu'aux détails de l'exine qui compose les grains de pollen *in situ* dans les étamines. L'approche non-invasive et non-destructive développée ici révèle la plupart des caractères généralement observés en microscopie optique ou avec un MEB ou un MET à faible grossissement. Par comparaison avec les précédentes études tomographiques réalisées sur des fleurs fossiles et actuelles, ici la résolution n'est pas limitée au micromètre : les scans locaux utilisent des voxels de 50 nm de côté.

Abstract: A multiscale approach combining phase-contrast X-ray micro- and nanotomography is applied for imaging a Cretaceous fossil inflorescence in the resolution range from 0.75 μm to 50 nm. The wide range of scale views provides three-dimensional reconstructions from the external gross morphology of the inflorescence fragment to the finest exine sculptures of *in situ* pollen. This approach enables most of the characteristics usually observed under light microscopy, or with low magnification under scanning and transmission electron microscopy, to be obtained non-destructively. In contrast to previous tomography studies of fossil and extant flowers that used resolutions down to the micron range, we used voxels with a 50 nm side in local tomography scans. This high level of resolution enables systematic affinities of fossil flowers to be established without breaking or slicing specimens.

INTRODUCTION

Isolated pollen grains have been virtually sectioned and visualized in three dimensions using scanning transmission ion microtomography and electron tomography (Bench *et al.*, 1992; Michelet & Moretto, 1999; Kovacik *et al.*, 2009) and confocal laser-scanning microscopy or fluorescence microscopy (Renneberger *et al.*, 2002; Karadaglić & Wilson, 2007; Peyrot *et al.*, 2007). However, *in situ* pollen grains have not previously been reconstructed in 3D inside pollen sacs of fossil and living taxa without using destructive techniques. High-Resolution X-ray Computed Tomography (HRXCT) was tried for 3D imaging of the morphology of extant plants (Stuppy *et al.*, 2003; Dhondt *et al.*, 2010; Gamisch *et al.*, 2013; Staedler *et al.*, 2013). However, this technique was not suitable for studying details such as epidermal features of fossil plants, the resolution being limited (DeVore *et al.*, 2006). In the last few years, propagation phase-contrast X-ray synchrotron microtomography (PPC-SR μ CT) has been demonstrated to be a powerful non-destructive technique for studying external and internal gross morphology of fossil plants. In palaeobotany, it was first used for the study of Palaeozoic charophytes, permitting histological information to be accessed (Feist *et al.*, 2005). X-ray synchrotron tomography has been applied to Carboniferous pteridosperm pollen organs (Scott *et al.*, 2009) and Cretaceous gymnosperm seeds (Friis *et al.*, 2007). Similar technical approaches were also tested on living angiosperm seeds (Cloetens *et al.*, 2006; Smith *et al.*, 2009) and some Cretaceous floral structures (von Balthazar *et al.*, 2007; Friis & Pedersen, 2011; Friis *et al.*, 2009a, 2010, 2011, 2013; Heřmanová *et al.*, 2011; Schönenberger *et al.*, 2012). These early studies demonstrated the potential value of tomographic techniques for unique or delicate structures. However, the observations were limited to images with voxel sizes in the μm range. Because of this technical limitation, although pollen can provide major information about systematic affinities of fossil flowers, *in situ* grains could not be examined inside the pollen sacs using X-ray based techniques. Generally the studies were completed using light microscopy (LM), scanning electron microscopy (SEM), and transmission electron microscopy (TEM), using invasive and/or destructive sample preparation.

We report a multiscale approach combining propagation phase contrast X-ray micro- and nanotomography for the study of fossil flowers, from the complete inflorescence, down to pollen wall ultrastructure. We applied this approach to an exceptionally well-

preserved, uncompressed fossil inflorescence from the early Late Cretaceous from southeastern France. We performed non-destructive virtual dissections and high resolution 3D renderings of flowers, stamens, pollen sacs and pollen grains.

MATERIAL AND METHODS

Material

The fossil specimen was collected from the Pauletian facies of Gard, in the Languedoc Roussillon region, south-western France (Fig. 5.1.1A). The Pauletian facies is exposed at the syncline of the Tave, which is in the western area of the Vocontian basin, and is middle Cenomanian in age, based on pollen analysis (Ducreux & Gaillard, 1986). Regionally, the Cenomanian is divided into four lithostratigraphic units (Ducreux, 1982): (1) Green sandstones with Orbitolinidae foraminifers, (2) Ferruginous sandstones of the Tavian facies, (3) Limestones and sandstones with coaly clays of the Pauletian facies, and (4) Limestones with *Rhynchostreon* oysters. In the syncline of the Tave, the Pauletian consists of anisopach clays intercalated with grainstone beds (Sornay, 1950; Parron, 1975). The specimen consists of a fragment of inflorescence of 3.1 mm long and 2.8 mm wide. Plants from the Pauletian facies are charcoalfied or lignitized and some preserved the cuticle. It is uncompressed, and shows fine external and internal microstructures. Inflorescences, flowers and fruits preserved as charcoal were previously reported from other Cretaceous deposits of America, Europe and Asia (Friis *et al.*, 2011 and reference therein). The specimen is housed in the collections of the Université de Lyon 1 (Claude Bernard).

Extraction of the specimen

Clays were bulk macerated for a few hours in tap water mixed with hydrogen peroxide. The disaggregated sediments were rinsed with tap water through a column of sieves with meshes of 1.0 mm, 0.5 mm and 0.1 mm. The specimen was selected with a Leica MZ12.5 stereomicroscope (Leica, Solms, Germany). Pictures were taken with a Moticam 1000 camera, 1.3 megapixels (Moticam, Hong Kong, China), and were processed using the software MOTIC Image Plus 2.0.

Synchrotron tomography method

Multiscale approach. The examinations at several resolutions of fossils using synchrotron tomography were originally developed for dental palaeoanthropology (Smith & Tafforeau, 2008; Tafforeau & Smith, 2008; Smith *et al.*, 2010). In the present study, the fragment of inflorescence was scanned combining propagation phase-contrast X-ray synchrotron microtomography (Tafforeau *et al.*, 2006; Lak *et al.*, 2008) and nanotomography (Mokso *et al.*, 2007; Langer *et al.*, 2012) at the European Synchrotron Radiation Facility (ESRF), Grenoble, France. After reconstruction of the data and first 3D analyses of the microtomographic results using a single distance phase retrieval approach (Paganin *et al.*, 2002; Sanchez *et al.*, 2012), nanotomography was performed in local tomography mode. The nanotomography technique we used is based on a multi-propagation distance holotomography scan, implying a robust phase retrieval approach (Cloetens *et al.*, 1999). The holotomography reconstruction allows us to reveal the contrast of faint structures having small differences in density and low absorption contrast. Holotomography has been previously carried out in some palaeontological studies involving microtomography in the 1 μm to 10 μm resolution range (Tafforeau *et al.*, 2006; Matzke-Karasz *et al.*, 2009; Pradel *et al.*, 2009; Perrichot *et al.*, 2008; Sanchez *et al.*, 2012).

Microtomography: acquisition parameters and processing of data. Microtomography data were acquired at beamline BM05 at the ESRF. The distance between the sample stage and the source is 55 m. It ensures sufficient coherence of the X-ray beam to enable high quality propagation phase contrast imaging. The scans of the complete specimen were performed using a voxel of 0.75 μm side. Three scans were necessary to cover the total height of the specimen. The radiographs were acquired using a beam set at energy of 20 keV using a double Ru/B₄C multilayer monochromator. A spinning cardboard disk was inserted in the beam 20 m before the sample in order to obtain a homogeneous beam profile while keeping a high enough coherence level to perform high quality propagation phase contrast (Sanchez *et al.*, 2012). A propagation distance of 20 mm between the specimen and the detector was chosen to optimize the phase contrast contribution in edge detection mode. The detector was based on a 8.8 μm thick LSO (lutetium oxyorthosilicate) single crystal scintillator coupled with a FReLoN e2V CCD camera

developed at the ESRF (Labiche *et al.*, 2007), through a microscope system that resulted in an isotropic voxel of 0.75 μm side. Each of the three sub-scans was performed using 4000 projections in continuous rotation mode over 360° , with an exposure time of 1.2 s per projection. The centre of rotation was put on the right side of the radiographs (half-acquisition mode) to extend the field of view laterally by a factor of almost two. PPC-SR μ CT scans were reconstructed using the filtered back-projection algorithm implemented in PyHST software (High Speed Tomography in python version 2.6, ESRF), coupled with a single distance phase retrieval process (Paganin *et al.*, 2002) and an unsharp mask applied to the retrieved phase maps (Sanchez *et al.*, 2012). Data were finally converted into a 16 bit tiff stack of slices corrected for residual ring artefacts and cropped.

Nanotomography: acquisition parameters and processing of data. Nano-holotomography was performed at beamline ID22-NI at the ESRF using a divergent beam geometry (Mokso *et al.*, 2007; Langer *et al.*, 2012). An 80 nm X-ray nanofocus is obtained with a Kirkpatrick-Baez focusing system involving two orthogonal curved multilayer mirrors. The sample is set in the divergent beam downstream of this secondary source and magnified phase contrast images are recorded on a two-dimensional detector set at a fixed focus-to-detector distance of 704 mm. In order to obtain high resolution and robust phase retrieval, four different effective propagation distances are selected by changing the focus-to-sample distance (47, 48, 52 and 62 mm). As absorption is generally detrimental for phase nanotomography, the beam was set up at energy of 29.5 keV to limit the absorption by the specimen as much as possible and to approximate the pure phase object condition. The detector was a microscope system coupling a 20 μm thick LSO: Tb scintillator crystal with a FReLoN F_K4320 camera. The pixel size of the detector was 0.76 μm , but as the beam has a conical geometry, the reconstructed voxel size depends on the position of the sample between the nanofocus and the specimen. After the complete phase retrieval and reconstruction processes, the final voxel had 50 nm side. Each scan was performed with 2000 projections with an exposure time of 0.8 s in continuous rotation mode over 360° . The phase retrieval was carried out with inhouse software using the GNU Octave programming environment (<http://www.octave.org>) and the public domain image analysis program ImageJ (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>).

3D segmentation of data. The three-dimensional analysis of specimens was achieved with the software VG Studio Max 2.2 (Volume Graphics, Heidelberg, Germany). The virtual dissections and segmentations of the specimen were performed using 3D region growing and manual selections.

RESULTS: Multiscale and high resolution 3D reconstructions

This approach was conducted without any damage to the fossil inflorescence. The combination of micro- and nanotomography scans provides virtual dissections of each floral unit. The 3D reconstructions show internal parts and histology. Due to the phase contrast properties, the various structures of the reproductive organ appear with a wide gradient of contrast. Using the single distance phase retrieval reconstruction mode, PPC-SR μ CT reconstructions revealed the presence of sediment on the inflorescence surface and inside the inflorescence, among flowers. The sediment and the densest inflorescence structures appear in white and light gray (Fig. 5.1.1B–D). The sediment and the floral units are easy to distinguish using 3D segmentation of the data volume with region growing (Fig. 5.1.2).

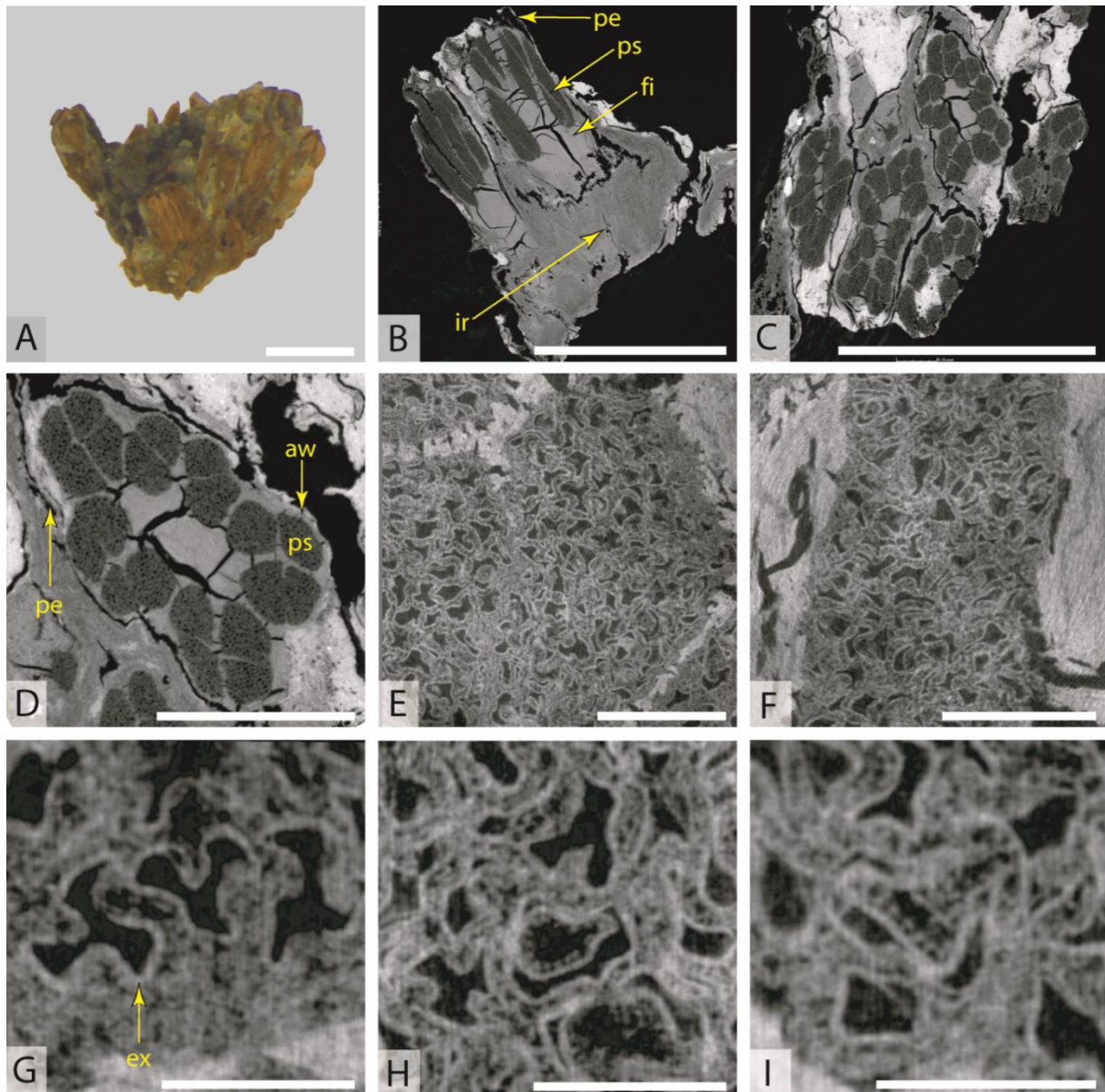


Figure 5.1.1. A, Stereomicroscopic image of the fossil. B–D, Reconstructed images (using single distance phase retrieval) of microtomographic scans at an energy of 25 keV with voxels of 0.749 μm side; B, C, longitudinal and transversal sections of the inflorescence fragment; D, transversal section of a flower showing stamens and its pollen sacs. E–I, Reconstructed images of nanotomographic scans at energy of 29.5 keV with voxel size 50 nm side; E, F transversal and longitudinal sections of a pollen sac showing numerous compacted *in situ* pollen grains; G, H, I, pollen grains sections showing details of exine. Aw, anther wall; ex, exine; fi, filaments; ir, inflorescence receptacle; pe, perianth; ps, pollen sacs. A–C, scale bar = 1 mm; D, scale bar = 300 μm ; E–F scale bar = 30 μm ; G–I scale bar = 10 μm . B–D, voxel size = 0.75 μm ; E–I, voxel with 50 nm side.

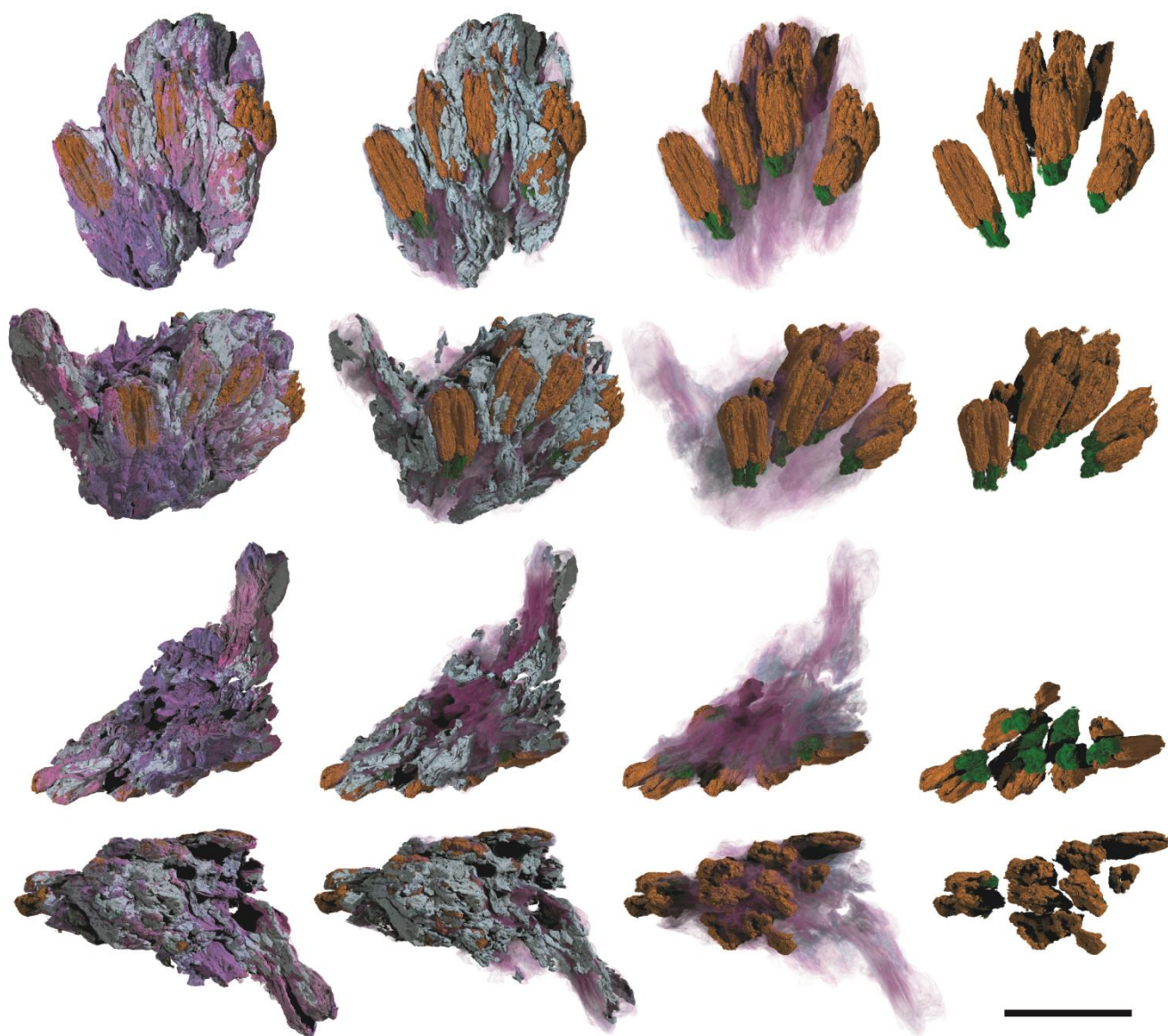


Figure 5.1.2. PPC-SR μ CT, 3D rendering of the inflorescence. Grey, sediment; purple, inflorescence receptacle and perianth units; orange, pollen sacs; green, staminal filaments. Scale bar = 1.0 mm; Voxel with 0.75 μ m side.



Figure 5.1.3. PPC-SR μ CT, 3D rendering of one flower of the inflorescence fragment in several views. Purple, perianth; orange, pollen sacs; green, staminal filaments. Scale bar = 1.0 mm; Voxel with 0.75 μ m side.

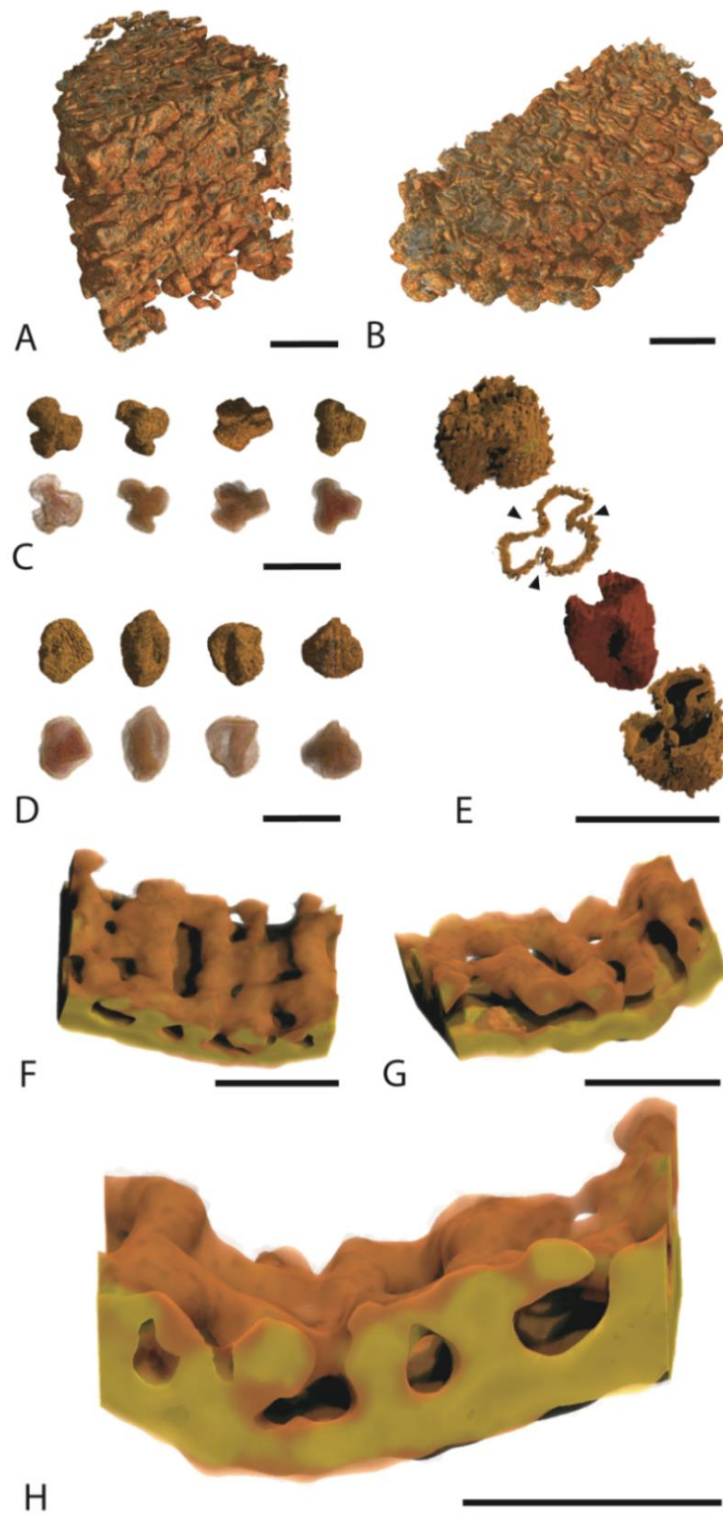


Figure 5.1.4. X-ray nanotomography, 3D rendering. A, longitudinal section of a pollen sac. B, transversal section of a pollen sac. C, four pollen grains in polar view. D, four pollen grains in equatorial view. E, virtual dissection of a pollen grain in the equatorial axis, the red unit corresponding to internal empty space. The arrows indicate the positions of the three apertures. F–G, transversal section of exine, semitectate tectum, reticular sculpture, columellar infratectum. A–B, scale bar = 20 μm ; C–E scale bar = 10 μm ; F–H, scale bar = 1.5 μm . Voxel with 50 nm side.

The darkest structures correspond to the pollen sacs of stamens (Fig. 5.1.1B–D). The perianth, the anther wall, and the staminal filaments appear in light to dark gray (Fig. 5.1.1B–D). Microtomography scans give information concerning the spatial organisation of flowers (Fig. 5.1.2). With an entire specimen, the inflorescence type could have been certainly determined using an even larger scale for the scanning, but this specimen is not sufficiently complete. Transverse and longitudinal sections of flowers can be performed on a multitude of planes. Flowers are sessile, not pedunculate, actinomorphic and pentamerous. We observe the floral symmetry, the merosity (number of units in each whorl of floral part) and the sex of the flowers, showing the presence of the androecium (pollen bearing structure) with a single whorl of fertile, elongated and tetrasporangiate stamens. We also observe the absence of ovary or gynoecium (ovules bearing structure), demonstrating that it was a functionally staminate flower (Fig. 5.1.3). Details are observed of the nature, organisation, connection, size and shape of perianth, stamens, and pollen sacs. The microtomography allows pollen sacs less than 100 μm in diameter to be imaged. *In situ* pollen grains are also observed inside the pollen sacs (Fig. 5.1.4A–B). However, the resolution of the PPC-SR μ CT did not reveal details of the pollen grains. Nanotomography provides a higher level of detail on small parts of the specimen, providing observations which are complementary to the microtomography. These pollen grains are single or monad (see Punt *et al.*, 2007), i.e. not grouped by two, three, four or more (dyad, tetrad, polyad). Grains can be characterized in polar to equatorial views (Fig. 5.1.4C–E). The shape and size of pollen grains, and the number, type and size of their apertures can be determined (Fig. 5.1.4). In this case, grains are less than 10 μm in diameter and bear three elongated apertures (triaperturate type). Also, nanotomography reveals exine wall details such as thickness, type, and the tectal sculpture and perforation. A semitectate tectum, a reticular sculpture and a columellar infratectum are clearly identified (Fig. 5.1.4F–H). Thus, although the resolution is still lower than that obtained with the SEM, it was possible to virtually dissect the microstructures and develop a 3D rendering of *in situ* pollen grains with some details of exine already sufficient to furnish much information about this inflorescence.

DISCUSSION

Comparison with other methods: the benefits of combining micro- and nanotomography

A combination of SEM and TEM is commonly used to study fossil flowers and their pollen grains (Friis *et al.*, 2011 and numerous references therein). However, these techniques usually require sample cleaning with an acid solution and a metal sputter coating of the samples. Pollen grains within anthers can be observed on broken surfaces with SEM (Mendes *et al.*, 2010; Friis & Pedersen, 2011; Maslova *et al.*, 2012). Otherwise, pollen grains on the outer surfaces of flowers or fruits are studied (Schönenberger *et al.*, 2001; Zhou *et al.*, 2001; Wang, 2008; Heřmanová *et al.*, 2011; Maslova *et al.*, 2011; Maslova & Tekleva, 2012). However, in some cases the pollen grains may not belong to the reproductive organ that bears them. Thus, internal, hidden structures of fossil flowers were and are accessed by breaking some parts, or by making thin sections using a suitable resin and polished surfaces (Endress & Friis, 1991; Hernández-Castillo & Cevallos-Ferriz, 1999; Schönenberger & Friis, 2001; Schönenberger, 2005; Schönenberger *et al.*, 2001; Smith & Stockey, 2007; Little *et al.*, 2009; Dettmann *et al.*, 2009; Maslova *et al.*, 2012). Contrary to these methods, our approach gives non-destructively access to an infinite number of sections of arbitrary planes and orientations.

In some cases, pollen grains were extracted and isolated with a needle, and prepared for SEM examinations and LM or TEM serial sections (Maslova *et al.*, 2011, 2012; Tekleva & Denk, 2012). In contrast, X-ray micro- and nanotomography do not require extraction or preparation of small isolated fossil flowers. We have shown that our approach can be applied to specimens still externally covered and internally filled by sediment. LM, SEM and TEM preparations irreversibly damage or even completely destroy the original specimens. Flowers are quite rare in the fossil record, they are only exceptionally complete and very well-preserved, and particular types are represented by only one or a few specimens. Destructive preparations should thus be avoided for unique, rare and outstanding specimens when possible. Additionally localities or beds that are the sources of fossil remains can become unavailable for study and might only be represented by collected archival material.

The gross morphology of pollen can be revealed by the transparency of the exine using LM and by surface examination of grains using SEM. Compared to SEM, nanotomography also allows the external surface of the pollen grain and the type of exine sculpture to be observed. Compared to TEM, nanotomography enables observation of sections of the pollen wall with a good resolution. The ultrastructure of the pollen wall as observed under TEM cannot be resolved with the current nanotomography configuration. The interfaces between sub-layers such as sexine, nexine, and intine commonly observed with TEM are not visible herein (see Punt *et al.*, 2007). X-ray nanotomography can however non-destructively provide several diagnostic characteristics such as organization, shape and size of *in situ* pollen grains, of their aperture(s), and of their exine.

Systematic interests of the method

A large part of the classification of living flowering plants is based on flower and pollen grain characteristics (APG III, 2009). Most Cretaceous flowers are only partially or poorly documented (Friis *et al.*, 2011). Such fossils are also rare, rarely well-preserved, and difficult to study as essential internal structures are most often hidden. The shape and organization of inflorescence, the merosity of the flower, the number and the arrangement of perianth, androecium and gynoecium units, the type of fixation and dehiscence(s) of stamens, the number of microsporangia, the type of pollen grains and the structure of the aperture(s) and of the wall are essential characteristics for discussing the systematic affinities.

Early angiosperm pollen is not frequent (Hughes, 1994; Brenner, 1996; Zhang, 1999) and isolated pollen grains that are obtained from a rock matrix cover a broader stratigraphic and geographical range than reproductive organs of flowering plants. Our knowledge of the geographical distribution of the early angiosperm families is very limited. The approach presented here could enable comparison of, or linking of, *in situ* and isolated pollen grains, and thus it could contribute to inferring the palaeogeographic distribution of early angiosperms.

CONCLUSION

In all previous palaeobotanical studies using X-ray microtomography, the voxel was limited to 0.7 μm side for the highest resolution, compared to the 50 nm performed here. They provided 3D imaging only of the gross morphology of flowers and their constitutive parts, being limited by the resolution. The present study shows that the combination of microtomography and nanotomography allows most limitations of other conventional microscopy techniques to be overcome. It appears to be an efficient approach allowing non-destructive access to a wide range of external and internal features of isolated fossil flowers. The 50 nm resolution combined with the holotomographic technique gives access to details of small *in situ* structures such as angiosperm pollen grains. The association of inflorescence, *in situ* flowers and *in situ* pollen grains provides crucial and relevant information for discussing the systematics of early angiosperms. This non-destructive approach could be applied to other kinds of rare fossils in palaeobotany.

Acknowledgements. We thank the ESRF and particularly beamlines BM05, ID19 and ID22 for the beamtime and the material support. We thank the Editor responsible, Dr. Rosemary White and the two anonymous reviewers who provided useful comments and suggestions. J.-D.M and D.N. received financial support from the CNRS-UMR6118, while B.G. and V.D.-G. were financially supported by the CNRS-UMR5276. This publication is a contribution to the projects CGL2009-11838/BTE, CGL2011-27869, CGL2011-23948 3 and CGL2012-35199 funded by the “Ministerio de Ciencia e Innovación” of the Spanish government, and project SGR2009-1451 funded by the Catalan government.

SOUS-CHAPITRE V.2.

INFLORESCENCES À FLEURS PISTILLÉES ET STAMINÉES

VI.1. INFLORESCENCES À FLEURS PISTILLÉES ET STAMINÉES

Résumé : Des fragments d'inflorescences à fleurs pistillées et staminées ont été découverts dans les dépôts cénomaniens de Saint-Laurent-la-Vernède. À cause d'une fragmentation trop importante, la morphologie des inflorescences n'est pas totalement résolue. Les fleurs sont serrées les unes aux autres et semblent être disposées de manière radiaire. Les fleurs femelles et les fleurs mâles montrent des dimensions et des morphologies générales externes, très comparables. Elles sont actinomorphes, pentamères, non pédonculées et montrent un périanthe bien développé, formé par plusieurs verticilles de tépales. Les dimensions et les parois sinueuses des cellules épidermiques du périanthe sont similaires. Les fleurs staminées montrent un androcée composé d'un verticille de cinq étamines allongées, basifixées et tétrasporangées. Les grains de pollen *in situ* sont tricolpés et montrent une sculpture réticulée à microréticulée. Les fleurs pistillées montrent un gynécée eusyncarpe à cinq carpelles et cinq structures allongées ayant une allure de stigmates. Ces fragments d'inflorescences montrent d'importantes similitudes avec les Platanaceae fossiles et actuelles.

Abstract: Fragments of pistillate and staminate inflorescences were discovered in the Cenomanian deposits of Saint-Laurent-la-Vernède. Although inflorescences are highly fragmented, flowers seem to show a radial arrangement. Pistillate and staminate flowers show similar dimensions and external gross morphologies. Flowers are actinomorphic, pentamerous, non pedunculate, and show a well-developed perianth consisting of several whorls of tepals. Androecium of staminate flowers consists of one whorl of five elongated, basifixed and tetrasporangiate stamens. *In situ* pollen grains are tricolpate and show a reticular to microreticular sculpture. Gynoecium of pistillate flowers is eusyncarpous and shows five carpels and five elongated pistil-like structures. These fragments of inflorescence show many similarities with extinct and living Platanaceae.

INTRODUCTION

Des inflorescences composées de nombreuses fleurs pistillées ou staminées, actinomorphes, non pédonculées, et pentamères ont été décrites dans les dépôts crétacés du Kazakhstan, de Sibérie et des États-Unis (Crane *et al.*, 1986, 1993 ; Friis *et al.*, 1988 ; Pedersen *et al.*, 1994 ; Maslova & Herman, 2006 ; Maslova *et al.*, 2011 ; Maslova & Tekleva, 2012). Toutes ont été attribuées à des Hamamelidaceae et des Platanaceae et ont une architecture de type capitule sphérique. Leurs structures reproductrices montrant certaines similitudes, ces deux familles avaient auparavant été incluses dans les Hamamelidales (Takhtajan, 1966, 1987 ; Cronquist, 1981). Cependant, leur phylogénie a été reconsidérée ces dernières décennies. Sur la base de données moléculaires, les Hamamelidaceae ont été placées dans les Saxifragales, alors que les Platanaceae ont quant à elles été incluses dans les Proteales (APG II, 2003 ; APG III, 2009). Dans les dépôts crétacés d'Europe, leurs structures reproductrices sont peu communes. Des inflorescences de Platanaceae à fleurs unisexuées ont été signalées dans les dépôts santoniens d'Allemagne (*Platanus quedlinburgensis* ; Tschan *et al.*, 2008). Des fleurs hermaphrodites ont été décrites dans le Santonien supérieur-Campanien inférieur de Suède et montrent de probables affinités avec les Hamamelidaceae (*Archamamelis bivalvis* ; Endress & Friis, 1991). Dans le Maastrichtien d'Allemagne, des capsules pourvues de graines ont également été rattachées aux Hamamelidaceae (e.g. *Rhodoleia cretacea* ; Knobloch & Mai, 1986).

Récemment, des fragments d'inflorescences ont été découverts dans le Cénomaniens du Gard, Languedoc Roussillon, Sud-Est de la France. Ces inflorescences portent soit des fleurs pistillées, soit des fleurs staminées. La morphologie générale et la micromorphologie interne des spécimens sont ici caractérisées en utilisant la tomographie synchrotron.

CONTEXTE GÉOGRAPHIQUE, GÉOLOGIQUE ET PALÉOENVIRONNEMENTAL

Les spécimens ont été collectés dans les argiles du faciès Paulétien affleurant à proximité du village de Saint-Laurent-la-Vernède, Gard (Fig. 2.7). Dans le département du Gard, à Mondragon, Saint-André-d'Olerargues et Salazac, le faciès Paulétien est composé de lentilles d'argiles ligniteuses intercalées avec des bancs gréseux à calcaires

(Ducreux, 1982 ; Gaillard, 1982 ; Malartre, 1994). Des variations latérales de faciès importantes ont été observées dans plusieurs de ces localités. C'est le cas de la coupe de Saint-André-d'Olerargues où des calcaires à huîtres passent latéralement à des paléosols (Ducreux, 1982). A Saint-Laurent-la-Vernède, le faciès Paulétien fait plus d'une cinquantaine de mètres d'épaisseur et est essentiellement argileux (Sornay, 1950 ; Parron 1975). Il devient plus sableux vers l'ouest du village. D'une manière générale, le Paulétien est marqué par une intense bioturbation. Ducreux (1982) mentionne de nombreux terriers dans les niveaux sablo-ligniteux. Les surfaces d'émersion sont marquées par d'abondantes traces de racines témoignant de « *sols de végétation* » et d'un important couvert végétal (Pruvost, 1942 ; Ducreux, 1982). En 1962, Faure mentionne des stromatolithes à la base du faciès Paulétien. Leur structure « *concentrique avec des filaments regroupés en colonne* » a été interprétée par Ducreux (1982) comme typique de milieux fluviatiles.

Le faciès Paulétien a livré de riches malacofaunes (Repelin, 1902), de milieux très variés, marins, saumâtres et dulcaquicoles (Defretin, 1943 ; Ducreux, 1982 ; Malartre, 1994). Malartre (1994) et Sornay (1950) ont mentionné des faunes de bivalves composées essentiellement de *Gervillia renauxi*, *Ostrea lignitorium*, *Ostrea vardonensis* et des faunes de gastéropodes dont *Glaucania cureti*, *Glaucania dumortieri*, *Glaucania matheroni*, et *Nerinea* sp. Parallèlement, les restes de végétaux ont été assez peu documentés. A Saint-Laurent-de-Carnols, Ducreux & Gaillard, 1986 ont signalé d'abondants fragments de cuticules, puis des débris ligneux non-identifiés et de petites dimensions (c. 100 à 200 µm et 30 à 50 µm respectivement). Le faciès Paulétien a aussi livré des mégarestes tels que des rameaux de conifères (e.g. *Araucaria* sp.) et des fusains (Defretin, 1943 ; Ducreux, 1982). Les études palynologiques ont révélé un assemblage dominé par des Ptéridophytes et des Gymnospermes (Ducreux & Gaillard, 1986). Seules de rares impressions foliaires de Lauraceae ou d'Angiospermes non identifiées ont été mentionnées à Salazac et Saint-Laurent-de-Carnols (Ducreux, 1982 ; Ducreux & Gaillard, 1986). Par ailleurs, Ducreux & Gaillard (1986) ont signalé la présence de grains de pollen tricolpés d'Angiospermes. Puis, plus récemment, Philippe *et al.* (2008) et Girard *et al.* (2012) ont décrit plusieurs types de bois d'Angiospermes provenant de divers gisements, dont celui de Saint-Laurent-la-Vernède.

C'est dans un contexte de régression majeure que le faciès Paulétien s'est formé. Il a sédimenté dans des vasières côtières associé à un bassin paralic. Ducreux (1982) a interprété la morphologie lenticulaire des argiles comme des « *remplissages de flaques* ». Le climat était globalement chaud et humide et les forêts côtières étaient cycliquement détruites (Pruvost, 1942 ; Ducreux, 1982 ; Ducreux & Gaillard, 1986 ; Malartre, 1994). Ducreux (1982) et Ducreux & Gaillard (1986) ont suggéré que les deltas étaient occupés par des mangroves tandis que la ligne de côte était localement couverte par des forêts humides.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les spécimens correspondent à dix fragments d'inflorescences, dont six fleurs isolées. Aucune inflorescence complète n'a été observée, toutes sont fragmentées. Les plantes étudiées ici sont préservées sous forme de lignites et de cuticules. Les fleurs sont préservées en trois dimensions et montrent généralement une excellente préservation des microstructures externes comme internes (Figs 5.2.1–5.2.7). Les spécimens ont été découverts en 2012, et sont stockés dans les collections paléontologiques de l'UMR 5276 LGL-TPE, Université de Lyon 1 (Claude Bernard), sous les numéros de collection SLV_TP1 à SLV_TP4 et SLV_Fleur_isolée1 à SLV_Fleur_isolée 6.

Tous les spécimens ont été examinés avec la tomographie synchrotron par contraste de phase de propagation (PPC-SRμCT), sur les lignes de lumière ID19 et BM5 (Tafforeau *et al.*, 2006) et par nano-holotomographie sur la ligne de lumière ID22-NI (Cloetens *et al.*, 1999) à l'European Synchrotron Radiation Facility (ESRF), Grenoble, France. Les informations techniques concernant les paramètres expérimentaux, la reconstruction des données et l'analyse 3D sont détaillées dans le **Sous-Chapitre V.1**. En complément, les spécimens ont été examinés avec un microscope électronique à balayage de type Hitachi TM-1000.

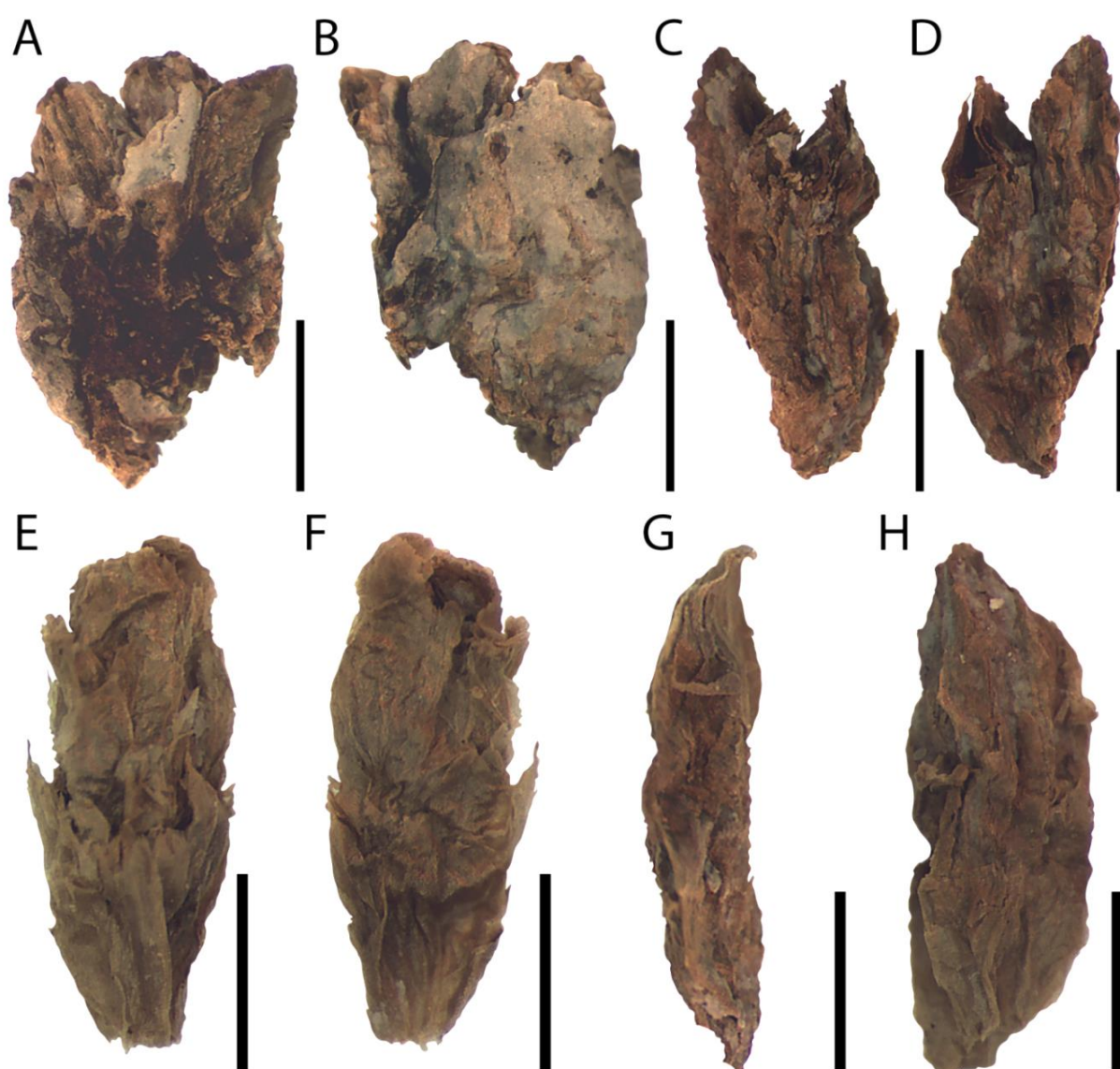


Figure 5.2.1. Images stéréomicroscopiques, fragments d'inflorescences. A-B, fragment d'inflorescence composé de cinq fleurs staminées (SLV_TP2). C-D, fragment d'inflorescence composé de deux fleurs pistillées (SLV_TP4). E-H, fragments d'inflorescences composés de fleurs pistillées isolées (E-F, SLV_Fleur_isolée_3 ; G-H, SLV_Fleur_isolée_4). Bares d'échelle = 1 mm.

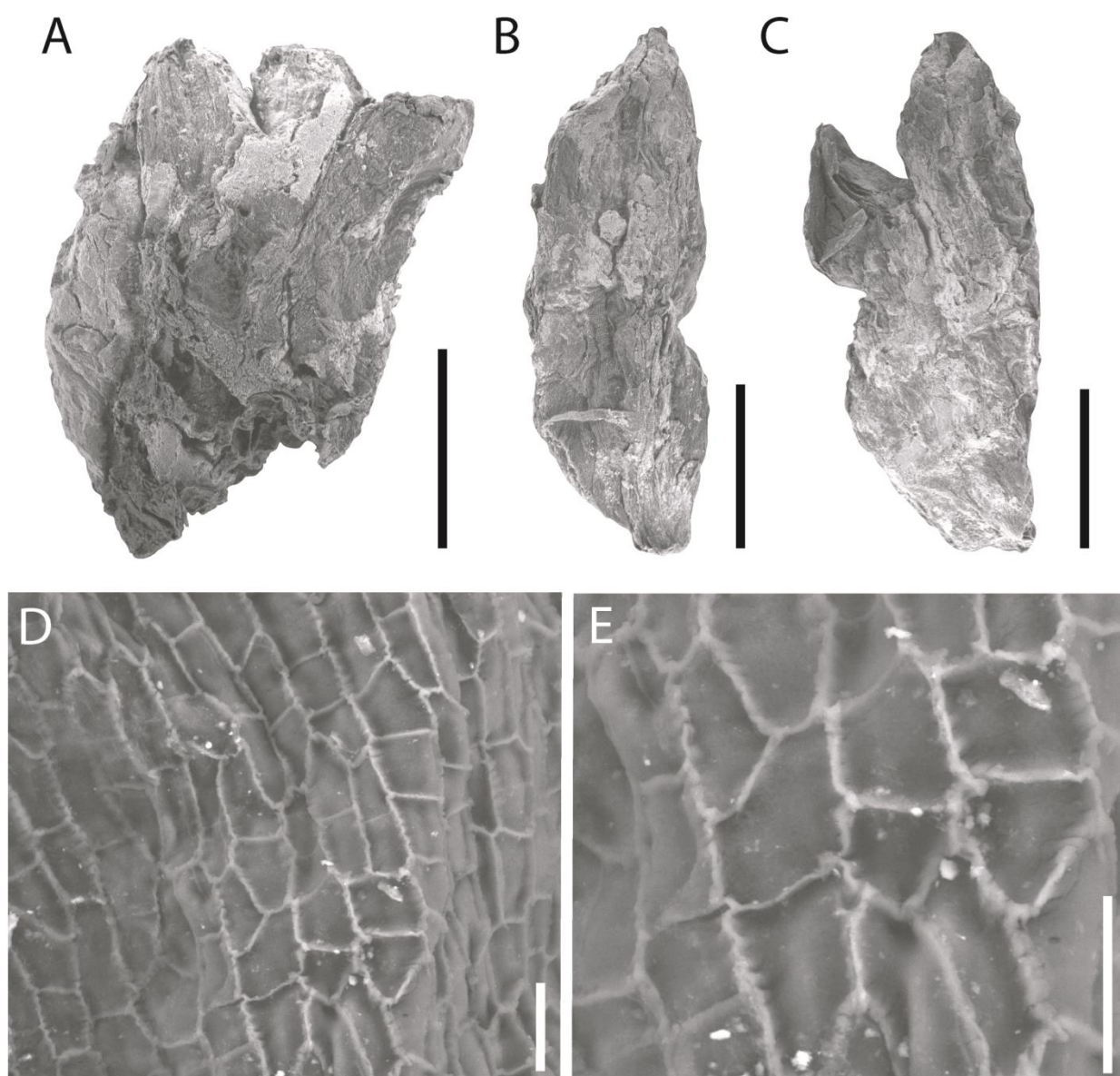


Figure 5.2.2. Images MEB. A, fragment d'inflorescence avec cinq fleurs staminées (SLV_TP2). B, fleur pistillée isolée (SLV_Fleur_isolée_4). C, fragment d'inflorescence avec deux fleurs pistillées (SLV_TP4). D-E, détails de la cuticule du périanthe (SLV_Fleur_isolée_4). Barre d'échelle A-C = 1 mm ; D-E = 20 μ m.

DESCRIPTION

Morphologie de l'inflorescence. Le fragment d'inflorescence le plus grand fait 3,5 mm de long et 3 mm de large. Les fragments d'inflorescences montrent jusqu'à dix fleurs unisexuées (voir Fig. 5.1.2 du **Sous-Chapitre V.1**). Elles sont serrées les unes aux autres sur toute leur longueur, et semblent fixées de manière radiaire autour d'un réceptacle

(Figs 5.2.1A, 5.2.2A, 5.2.3, 5.2.4). Les fragments d'inflorescences sont soit composés de fleurs uniquement pistillées (femelles), soit de fleurs uniquement staminées (mâles).

Morphologie des fleurs. Les fleurs sont allongées et légèrement plus larges au niveau de leur partie médiane. Elles sont actinomorphes, pentamères, et non pédonculées (Figs 5.2.4, 5.2.5). Les fleurs font 1,1–2,5 mm de long et 0,3–1,4 mm de diamètre. La morphologie générale externe et la dimension des fleurs femelles et mâles sont similaires (Figs 5.2.1A–H, 5.2.2A–C).

Périanthe. Le périanthe des fleurs pistillées et des fleurs staminées montre une morphologie et une organisation similaires (Fig. 5.2.1). Calice et corolle ne sont pas différenciés. Le périanthe forme plusieurs verticilles dont le nombre est incertain (au moins trois). Les tépales sont entièrement libres sur toute leur longueur. Les verticilles les plus externes montrent des pièces du périanthe plus courtes que celles les plus internes. Les tépales les plus internes recouvrent l'androcée ou le gynécée sur toute la longueur. Ils forment une extrémité distale plus ou moins appointée chez certaines fleurs. Le périanthe est caractérisé par une cuticule très fine (c. 8–15 μm d'épaisseur). Les cellules épidermiques sont allongées (Fig. 5.2.2D–E). Elles mesurent 6–30 μm de long et 3–20 μm de large. Ces cellules sont organisées en rangées longitudinales. Les fleurs femelles et les fleurs mâles montrent des cellules semblables, caractérisées par des parois anticlinales sinueuses. Ces dernières font 0,6–2,0 μm d'épaisseur. Aucun appareil stomatique n'est observé.

L'androcée des fleurs staminées. L'androcée est caractérisé par un unique verticille composé de cinq étamines allongées, serrées les unes par rapport aux autres (Figs 5.2.6, 5.2.7C–D). Elles ne sont pas soudées aux tépales. Les anthères mesurent 560–800 μm de long. Elles sont tétrasporangiées, basifixées et supportées par de courts filaments. Ces derniers mesurent jusqu'à 250 μm de long. Les filaments sont extrêmement proches les uns des autres. Les étamines ne montrent pas d'extension apicale du connectif. Les fentes de déhiscences n'ont pas été observées. Les quatre sacs polliniques sont clairement individualisés. Leur diamètre est assez constant tout le long de l'anthère et n'excède pas 200 μm . À l'intérieur d'une même anthère, les deux sacs polliniques les

plus externes sont plus courts que les deux plus internes. La paroi de l'anthere mesure 5–28 μm d'épaisseur. Toutes les étamines sont fertiles.

Grains de pollen. Les grains de pollen ont uniquement été observés à l'intérieur des microsporanges. Les grains *in situ* sont densément agglomérés (Fig. 5.1.4 du **Sous-Chapitre V.1**). Les reconstructions 3D des microsporanges montrent une absence de dyade, tétrade ou polyade, chaque grain forme une monade. Les grains sont prolates à prolates-sphéroïdes (voir Fig. 5.1.4 du **Sous-Chapitre V.1**). Dans le plan équatorial, la forme des grains est circulaire à triangulaire. Les grains sont petits, mesurent 10–13 μm de diamètre en vue polaire et 8–12 μm de diamètre en vue équatoriale. Ils sont triaperturés et montrent des sillons allongés (jusqu'à 5 μm de long ; Fig. 5.2.8). La surface externe de l'exine montre une sculpture microréticulée à réticulée (muri = 0,35–0,50 μm , laminas = 0,1–1,6 μm d'épaisseur maximum). L'exine mesure 0,7–1,3 μm d'épaisseur et montre un infratectum columellaire et un tectum perforé. Les tectums et les columelles mesurent 0,22–0,30 μm et 0,18–0,28 μm d'épaisseur respectivement.

Gynécée des fleurs pistillées. Le gynécée est de forme allongée, légèrement élargi dans sa partie médiane et étroit dans sa partie distale (Figs 5.2.3C, 5.2.5). La partie apicale montre cinq structures allongées et étroites ayant une allure de stigmates. Celles-ci sont étroitement accolées les unes aux autres, pointant vers l'apex de la fleur. Elles sont clairement distinctes de la base de l'ovaire, mais aucune différenciation entre style et stigmate n'est ici observée. Le gynécée mesure jusqu'à 1,7 mm de long et 0,4 mm de diamètre. Le gynécée est eusyncarpe et est composé de cinq carpelles non stipités (Fig. 5.2.5). Leur distinction au sein de l'ovaire n'est pas toujours évidente et aucun ovule ou graine n'est ici observé.

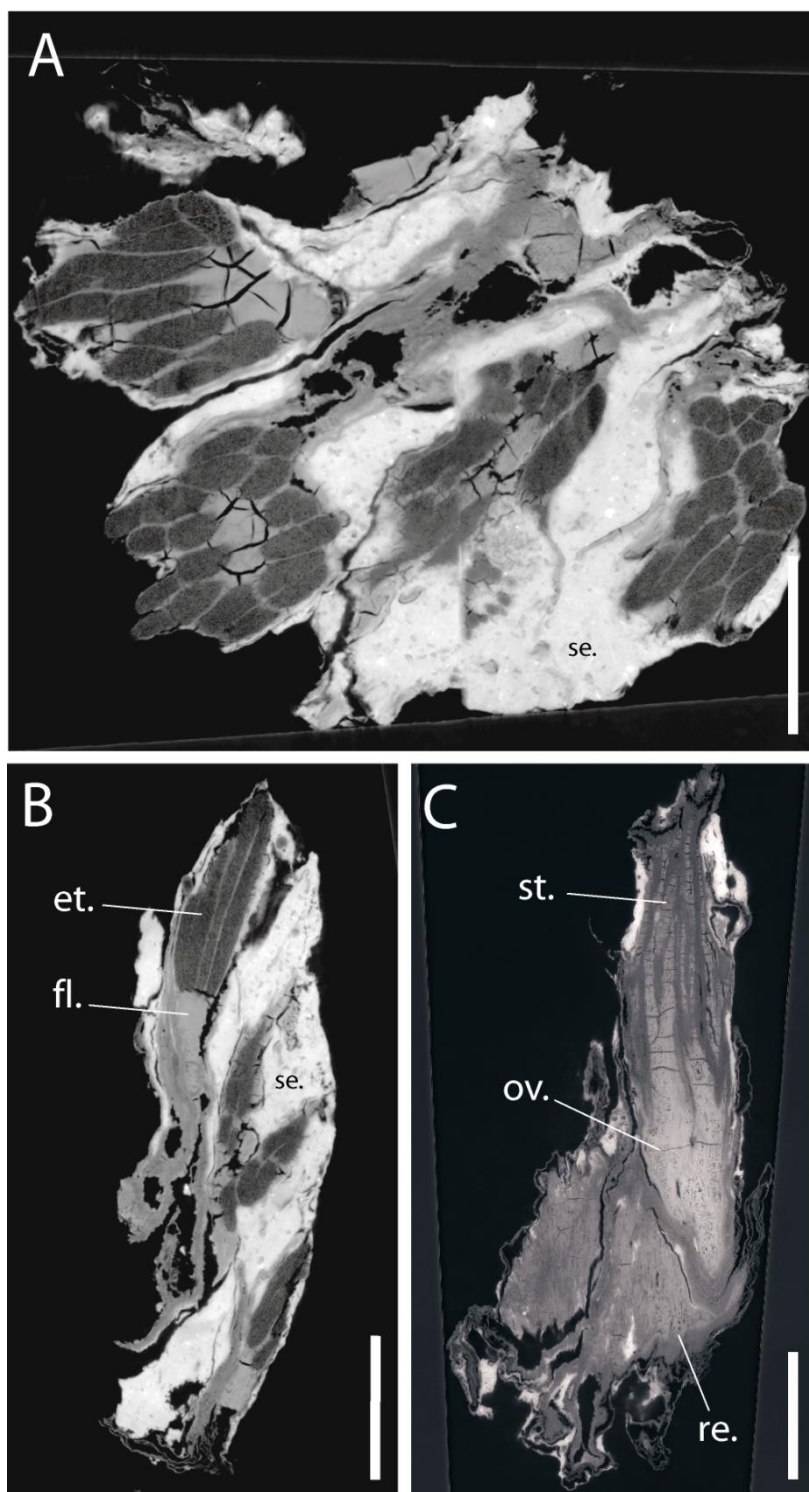


Figure 5.2.3. PPC-SR μ CT, fragments d'inflorescences. A, coupe transversale montrant des fleurs staminées (SLV_TP2). B, coupe longitudinale montrant des fleurs staminées (SLV_TP2). C, coupe longitudinale montrant une fleur pistillée (SLV_TP4). fl., filaments ; ov., ovaire ; re., réceptacle ; se. sédiment ; et., étamines ; st., stigmates. Taille de voxel = 0,7 μ m. Barres d'échelle = 0,5 mm.

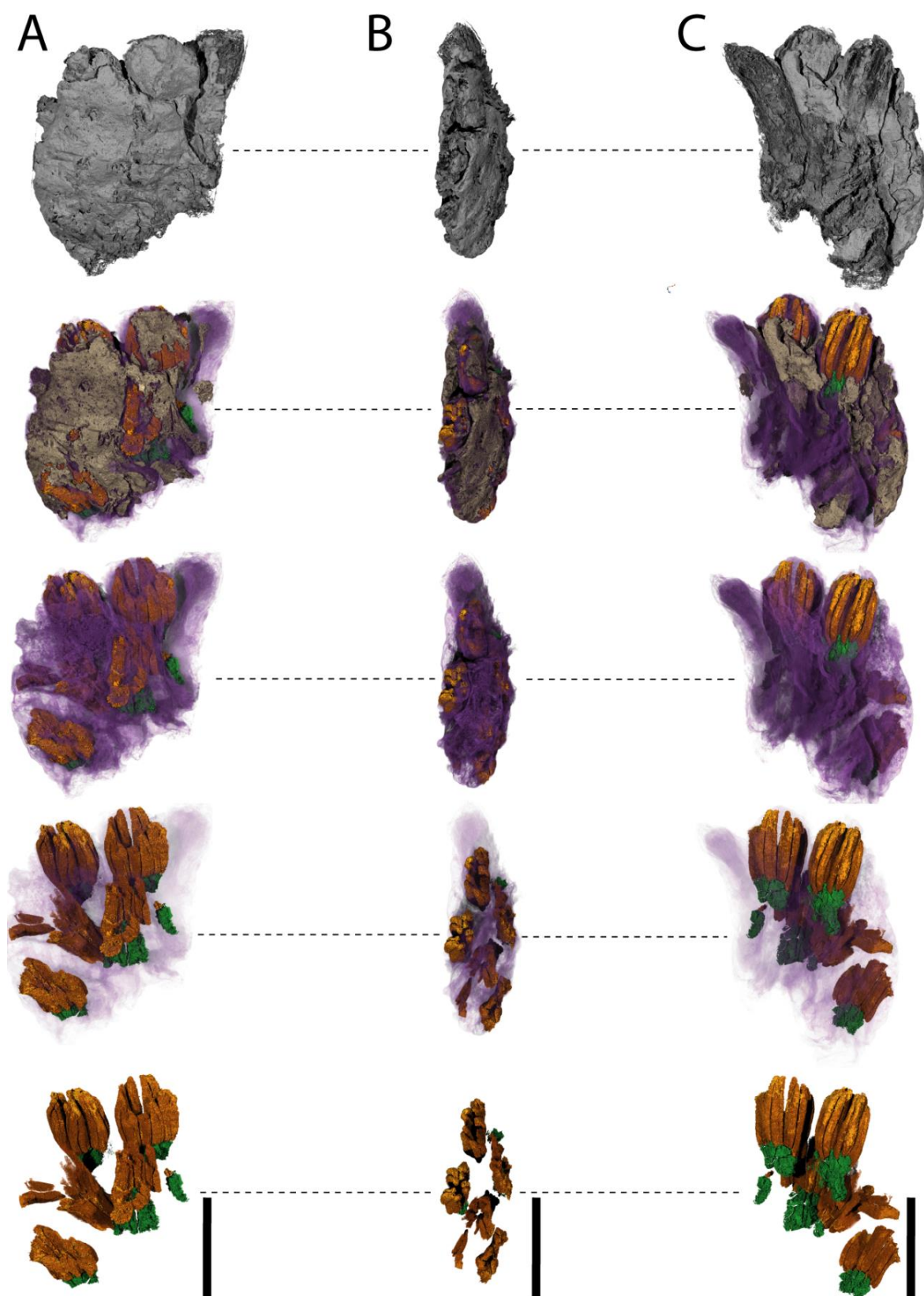


Figure 5.2.4. PPC-SR μ CT, reconstruction 3D d'un fragment d'inflorescence à fleurs staminées (SLV_TP2). Gris/Brun, sédiment ; violet, périanthe ; orange, sacs polliniques ; vert, filets staminaux. Taille de voxel = 0,75 μ m. Barres d'échelle = 1 mm.

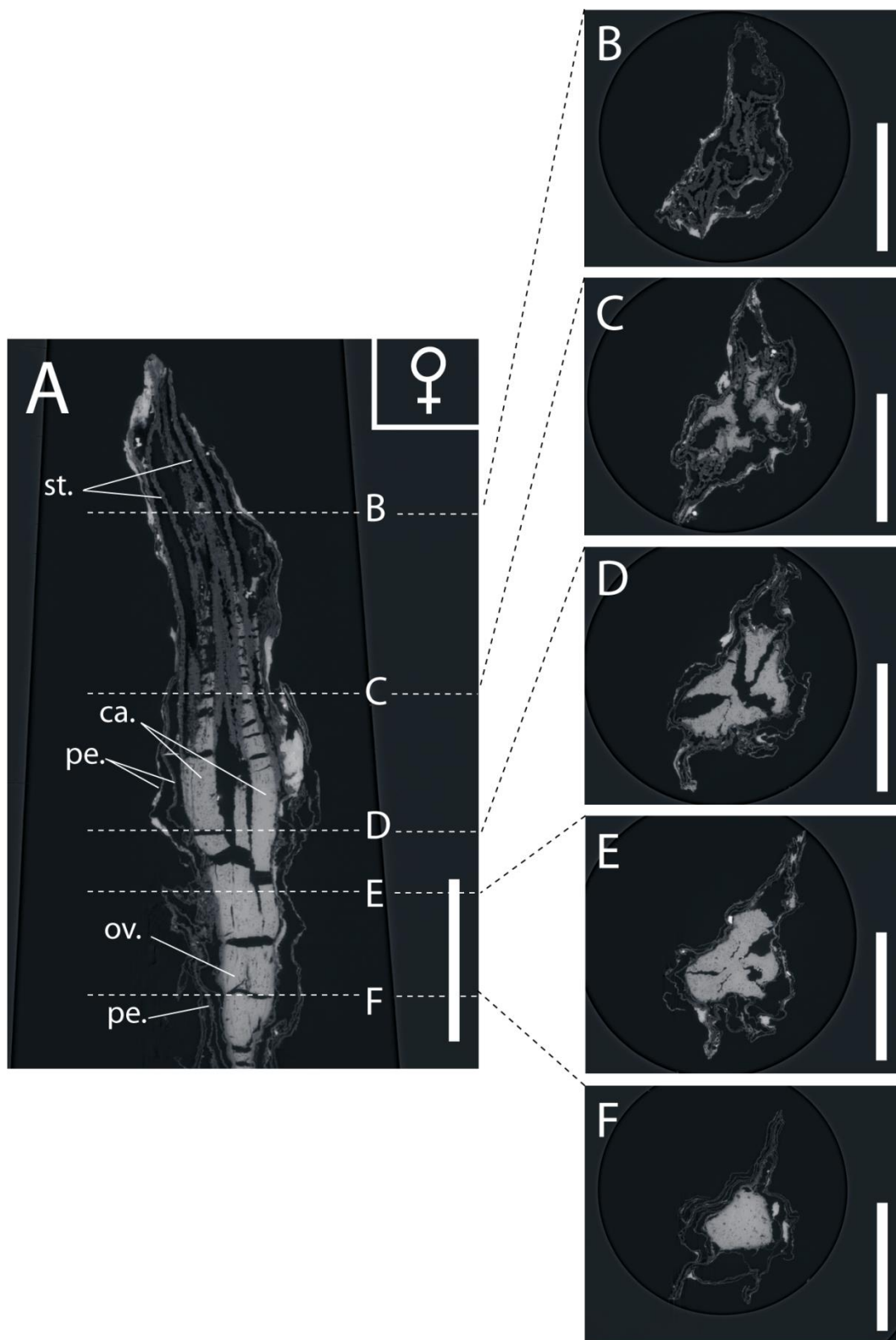


Figure 5.2.5. PPC-SRμCT, fleur pistillée (SLV_Fleur isolée_4). A, coupe longitudinale ; B–F, coupe transversale. ca., carpelles ; ov., ovaire ; pe., périanthe ; st., stigmates. Taille de voxel = 0,7 μ m. Barres d'échelle = 0,25 mm.

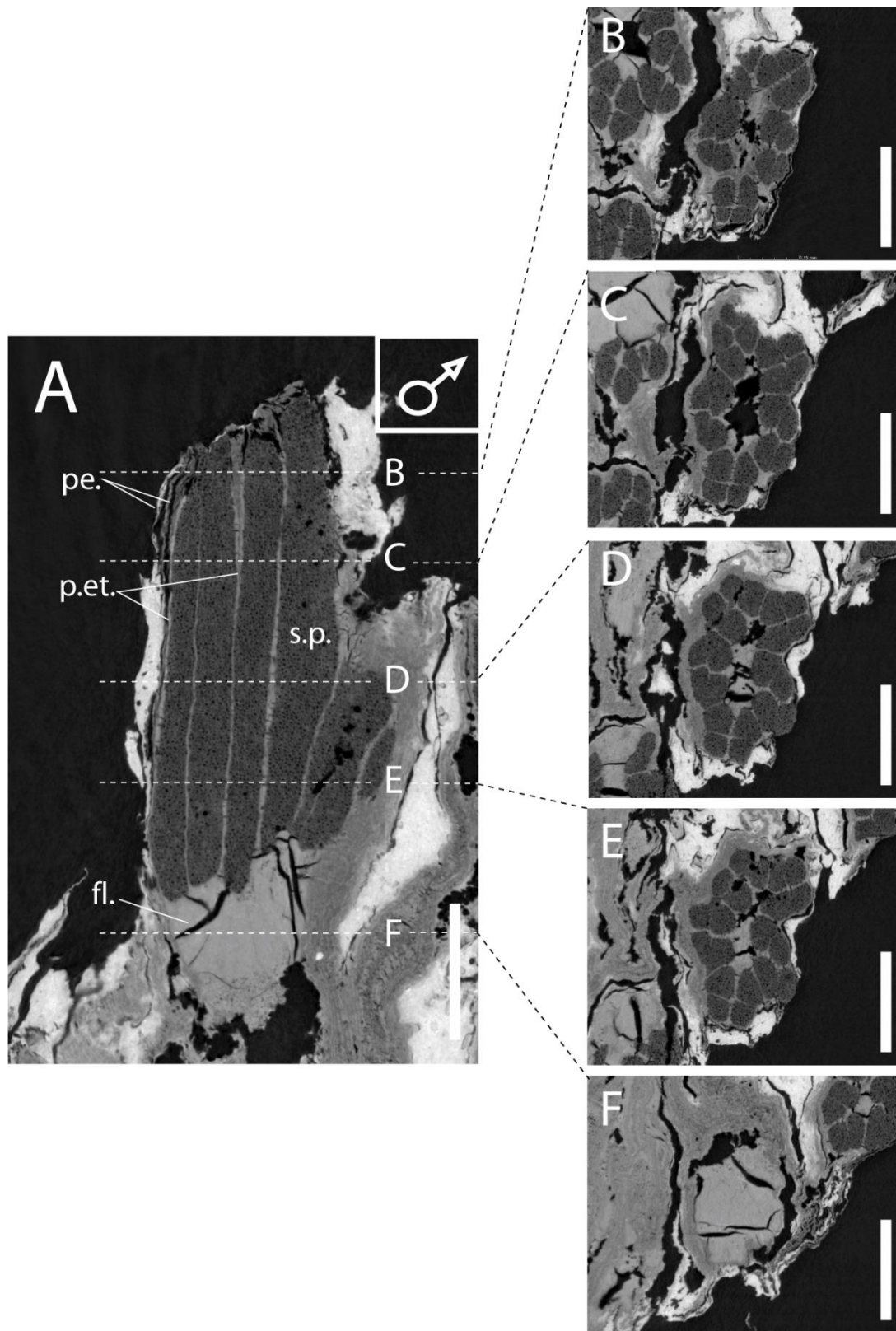


Figure 5.2.6. PPC-SRμCT, fleur staminée (SLV_TP1). A, coupe longitudinale ; B-F, coupes transversales. fl., filaments ; pe., périanthe ; s.p., sacs polliniques ; p.et., paroi des étamines. Taille de voxel = 0,7 μ m. Barres d'échelle = 0,25 mm.

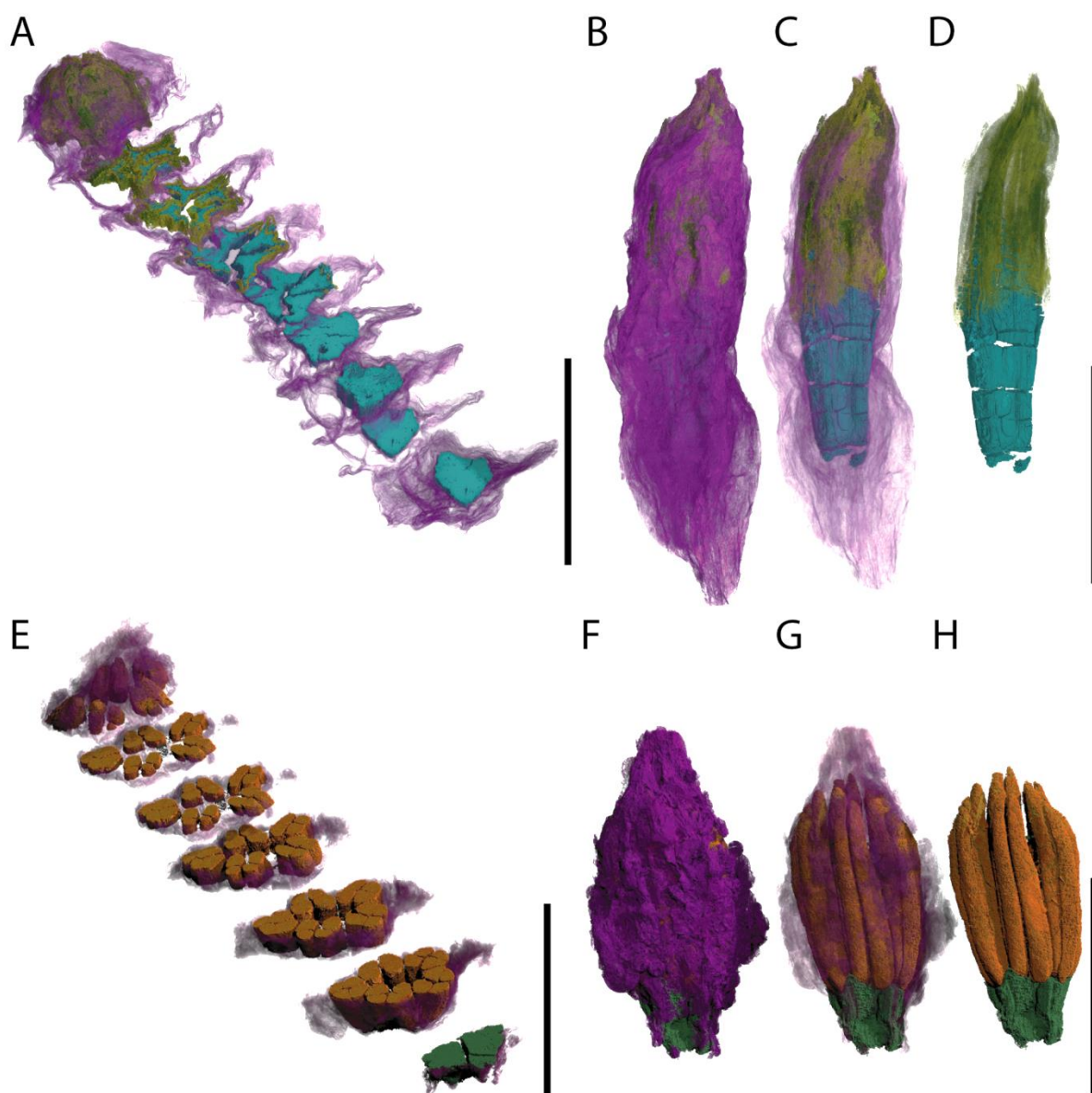


Figure 5.2.7. PPC-SRμCT, reconstruction 3D de fleurs unisexuées. A–D, fleurs pistillées (SLV_Fleur_isolée_4) ; violet, périanthe ; bleu, base de l’ovaire ; jaune, stigmates. E–H, fleurs staminées (SLV_TP1) ; violet, périanthe ; orange, sacs polliniques ; vert, filets staminaux. Barres d’échelle = 1 mm. Taille de voxel = 0,75 μm.

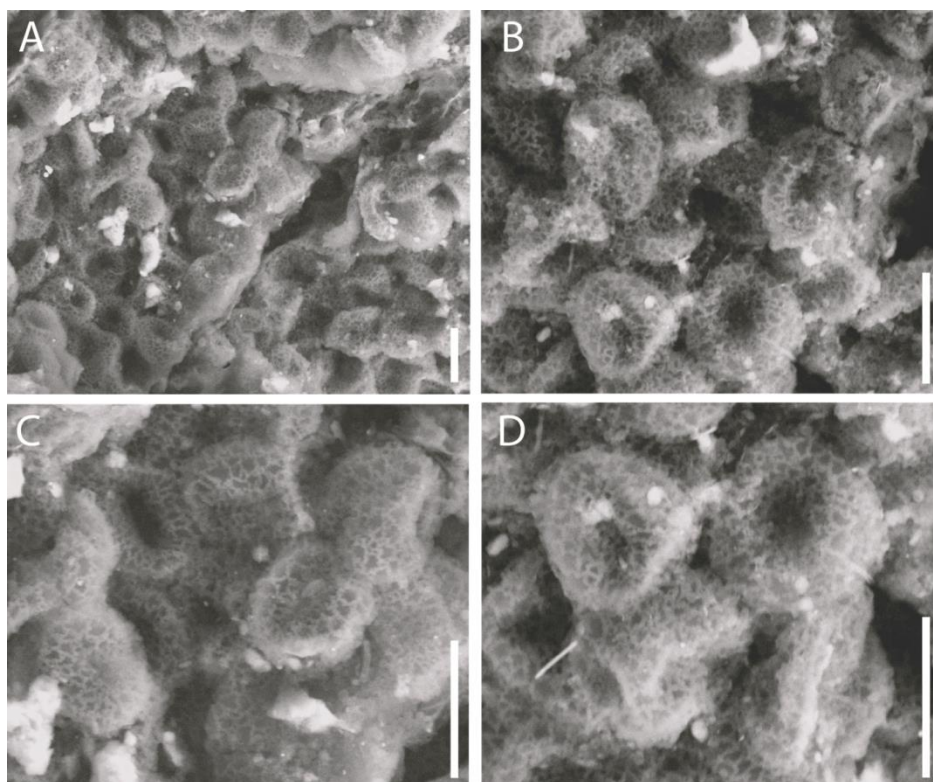


Figure 5.2.8. MEB A–D, grains de pollen à la surface d’une fleur, au niveau d’une cassure de la paroi de l’anthere (SLV_TP1). Barres d’échelle = 10 μm .

DISCUSSION

Les caractères communément observés chez beaucoup de Platanaceae du Crétacé (nombreuses références dans Friis *et al.*, 2011) sont : des inflorescences, composées de nombreuses fleurs pistillées ou staminées, non pédonculées, allongées, pentamères, actinomorphes ; un périanthe développé et non différencié ; un androcée pourvu d’étamines longues, fertiles et tétrasporangées ; des grains de pollen triaperturés à exine réticulée ; un gynécée pourvu de styles et des stigmates non différenciés (Tableau. 5.2.1). Chez les Platanaceae fossiles, comme actuelles, les inflorescences ont une forme de capitule sphérique ou globuleuse aussi appelée « tête » (Crane *et al.*, 1986, 1993 ; Friis *et al.*, 1988 ; Pedersen *et al.*, 1994 ; Maslova *et al.*, 2011 ; Maslova & Tekleva, 2012). Bien que cela ne puisse pas être observé sur les spécimens de Saint-Laurent-la-Vernède, l’organisation radiale des fleurs autour du réceptacle ne permet pas d’exclure une telle architecture. Cette morphologie de l’inflorescence est aussi typique des Hamamelidaceae, dont les fleurs montrent certaines similitudes avec les Platanaceae. Ceci à tel point que les Hamamelidaceae et les Platanaceae ont par le passé été

rapprochées ou étroitement liées. Certains fossiles du Crétacé montrent une mosaïque de caractères présents chez ces deux familles (e.g., *Kasicarpa* et *Krassilovianthus* ; Maslova *et al.*, 2005, 2012).

Contrairement aux fleurs fossiles de Saint-Laurent-la-Vernède, la majorité des genres actuels d'Hamamelidaceae ont des fleurs hermaphrodites (Endress, 1993 ; Friis *et al.*, 2011). *Archamamelis bivalvis* du Santonien supérieur-Campanien inférieur de Suède en est un exemple (Endress & Friis, 1991). Les Hamamelidaceae du Crétacé sont rarement pentamères. *Archamamelis bivalvis* est hexa- ou heptamère (Endress & Friis, 1991). Le périanthe manque fréquemment chez les Hamamelidaceae actuelles (Endress, 1993). Ceux d'âge Crétacé montrent souvent une différenciation des pièces du périanthe. Par exemple, une couronne de sépales a été décrite sur des fleurs (restées non nommées) du Turonien-Coniacien du New Jersey (Crepet *et al.*, 1992). Contrairement aux fleurs de Saint-Laurent-la-Vernède, les Hamamelidaceae crétacées connues par ailleurs sont parfois pourvues de plusieurs verticilles d'étamines. Par exemple, deux verticilles de cinq étamines ont été décrites chez *Allonia decandra* et *Androdecidua endressii* du Santonien de Géorgie (Magallón-Puebla *et al.*, 1996, 2001 ; Herendeen *et al.*, 1999). Bien que *Allonia decandra* et *Androdecidua endressii* aient des anthères tétrasporangées (Magallón-Puebla *et al.*, 1996, 2001 ; Herendeen *et al.*, 1999), la majorité des Hamamelidaceae fossiles comme actuelles ont des anthères bisporangées, voire rarement monosporangées (Schoemaker, 1905 ; Endress & Friis, 1991 ; Endress, 1993). Leur gynécée est souvent constitué de deux carpelles, voire trois, mais rarement d'un seul (Endress, 1993), tel *Sarbaicarpa* du Cénomaniens-Turonien du Kazakhstan, qui est unicarpellé (Maslova, 2009).

Similairement aux fleurs cénomaniennes de Saint-Laurent-la-Vernède, toutes les fleurs de Platanaceae du registre fossile sont unisexuées. Ceci à l'exception d'une espèce récemment décrite dans le Crétacé supérieur du Canada, *Ambiplatanus washingtonensis* (Mindell *et al.*, 2014) et *Verneda hermaphroditica* gen. et sp. nov. (**Sous-Chapitre V.3**), qui montre des fleurs bisexuées. *Platanus*, l'unique genre de Platanaceae actuel est composé d'espèces exclusivement monoïques. Chez cette famille et dans le registre crétacé les fleurs sont habituellement pentamères. C'est le cas de *Platanocarpus elkneckensis* (renommée *Friisicarpus elkneckensis* par Maslova & Herman, 2006) de l'Albien supérieur du Maryland (Pedersen *et al.*, 1994), *Platanocarpus brookensis* de

l'Albien de Virginia (renommée plus tard *Friisicarpus brookensis*; Crane *et al.*, 1993 ; Maslova & Herman, 2006), *Friisicarpus* sp. (ex *Platanocarpus* sp., voir Maslova & Herman, 2006) de l'Albien supérieur du Kansas (Wang, 2004), *Friisicarpus kubaensis* de l'Albien-Cénomanién de Russie (Maslova *et al.*, 2011), *Friisicarpus marylandensis* de l'Albien du Maryland (Maslova & Herman, 2006), *Friisicarpus sarbaensis* du Cénomanién-Turonien du Kazakhstan (Maslova & Tekleva, 2012), et *Hamatia elkneckensis* de l'Albien supérieur du Maryland (Pedersen *et al.*, 1994). Les fleurs pistillées et staminées du Gard montrent des dimensions proches de celles observées chez *Friisicarpus elkneckensis* de l'Albien supérieur du Maryland (Pedersen *et al.*, 1994 ; Maslova & Herman, 2006), *Friisicarpus kubaensis* de l'Albien-Cénomanién du Kazakhstan (Maslova *et al.*, 2011), *Friisicarpus sarbaensis* du Cénomanién-Turonien du Kazakhstan (Maslova & Tekleva, 2012) et *Kasicarpa* du Turonien de Russie (Maslova *et al.*, 2005).

Le périanthe des Platanaceae crétacées est généralement bien développé, montrant une indifférenciation entre pétales et sépales (Pedersen *et al.*, 1994 ; Krassilov & Shilin, 1995 ; Magallón-Puebla *et al.*, 1997 ; Maslova *et al.*, 2011 ; Maslova & Tekleva, 2012). Similairement aux fleurs de Saint-Laurent-la-Vernède, chez la majorité des Platanaceae crétacées, la cuticule du périanthe montre des cellules épidermiques allongées (Maslova & Tekleva, 2012 ; Maslova *et al.*, 2011).

A l'instar des fleurs mâles de Saint-Laurent-la-Vernède, l'androcée de *Platananthus potomacensis* de l'Albien supérieur du Maryland montre un unique verticille composé de cinq étamines (Crane *et al.*, 1986 ; Friis *et al.*, 1988). Les anthères des Platanaceae crétacées sont souvent allongées et tétrasporangées (Friis *et al.*, 1988 ; Pedersen *et al.*, 1994 ; Magallón-Puebla *et al.*, 1997). Le caractère basifixé est fréquent, comme chez *Hamatia elkneckensis* de l'Albien terminal du Maryland (Pedersen *et al.*, 1994) et *Quadriplatanus georgianus* du Coniacien-Santonien de Géorgie (Magallón-Puebla *et al.*, 1997).

Similairement aux fleurs femelles de Saint-Laurent-la-Vernède, les grains de pollen tricolpés dont la taille est proche de 10 µm, et montrant une sculpture réticulée à microréticulée, sont typiquement observés chez les Platanaceae du Crétacé (Crane *et al.*, 1986, 1993 ; Pedersen *et al.*, 1994 ; Magallón-Puebla *et al.*, 1997 ; Tschan *et al.*, 2008 ; Maslova & Tekleva, 2012). Un nombre de cinq carpelles est également typique de cette famille durant le Crétacé. C'est le cas de *Friisicarpus* (Crane *et al.*, 1993; Pedersen *et al.*, 1994; Wang, 2004 ; Maslova & Herman, 2006 ; Maslova & Tekleva, 2012). Les

Platanaceae actuelles montrent cinq carpelles ou plus. L'absence de différenciation du style et du stigmate ou l'absence de style sont des caractères observés sur les fleurs de *F. brookensis* de l'Albien de Virginia (Crane *et al.*, 1993; Maslova & Herman, 2006), *F. elkneckensis* de l'Albien supérieur du Maryland (Pedersen *et al.*, 1994 ; Maslova & Herman, 2006), et *Friisicarpus marylandensis* de l'Albien du Maryland (Maslova & Herman, 2006).

Ces fossiles montrent d'importantes similitudes avec les fleurs de Platanaceae fossiles comme actuelles. Ceci est vrai pour le périanthe, l'androcée ou encore le gynécée. Par ailleurs, les comparaisons menées avec les Hamamelidaceae, montrent de nettes différences morphologiques. Les Platanaceae sont aujourd'hui assez peu représentées en Europe et peu diversifiées dans le monde (seulement 8 espèces pour un genre). Cependant, cette nouvelle occurrence de probable Platanaceae soutient l'idée d'une rapide et précoce diversification de cette famille pendant la transition Crétacé inférieur-Crétacé supérieur.

Age	Albien inf. à moy.	Albien inf. à moy.	Albien sup.	Albien sup.	Albien sup.
Taxon	<i>Aquia brookensis</i>	<i>Friisicarpus brookensis</i>	<i>Friisicarpus dakotensis</i>	-	<i>Platananthus potomacensis</i>
Localité	Virginie	Virginie	Kansas	Maryland	Maryland
Type de structures reproductrices	Inflorescences staminées	Inflorescences pistillées, carpelles et follicules isolatés	Inflorescences pistillées	Fleurs pistillées et Inflorescences	Inflorescences staminées
Dimension inflorescence	2,5 mm	5–6 mm	7–10 mm	-	?
Dimension fleur/fruit	-	Longueur : 1,2–2,0 mm ; largeur : 0,7–1,0 mm	-	-	?
Nombre de fleurs/fruits par inflorescence	Nombreuses	Plus de 50	au moins 20	-	?
Mérosité fleur	-	Pentamère	-	Pentamère	?
Périanthe	-	Bien développé ; indifférencié	Indifférencié	Indifférencié	Bien développé
Nombre d'étamines	plus 100	-	-	-	4 ou 5
Morphologie des étamines	Courtes ; quatre sacs polliniques	-	-	-	Allongées ; quatre sacs polliniques
Dimension étamine	1,2–2,0 mm	-	-	-	?
Fixation des anthères	Basifixées	-	-	-	?
Filets staminaux	Longs	-	-	-	Courts
Type des grains de pollen	Tricolpés ; exine fovéolés à réticulés	-	-	-	Tricolpés ; exine réticulés
Dimension des grains de pollen	Diamètre axe polaire : 12 µm ; diamètre axe équatorial : 10–11 µm	-	-	-	8,5–12,0 µm de longueur
Style(s) et stigmat(s)	-	Style pas discernable	-	Style pas discernable	-
Nombre de carpelles	-	5	5	5	-
Placentation	-	-	-	-	-
Nombre d'ovule(s) ou graine(s) par carpelle	-	1	-	-	-
Source	Crane <i>et al.</i> , 1993	Crane <i>et al.</i> , 1993; Maslova & Herman, 2006	Wang 2008 ; Wang <i>et al.</i> , 2011	Crane <i>et al.</i> , 1986	Crane <i>et al.</i> , 1986 ; Friis <i>et al.</i> , 1988

Tableau 5.2.1 (1/3) : Synthèse des caractères présents chez des structures reproductrices de Platanaceae crétacées.

Age	Albien sup.	Albien sup.	Albien-Cénomanien	Cénomanien-Turonien	Cénomanien	Cénomanien
Taxon	<i>Friisicarpus elkneckensis</i>	<i>Hamatia elkneckensis</i>	<i>Friisicarpus kubaensis</i>	<i>Sarbaya</i>	-	-
Localité	Maryland	Maryland	Russie	Kazakhstan	France	France
Type de structures reproductrices	Inflorescences pistillées	Inflorescences staminées	Inflorescences de type capitules	Inflorescences staminées	Inflorescences staminées	Inflorescences pistillées
Dimension inflorescence	6mm	3–4 mm	3–8 mm	5 mm	-	-
Dimension fleur/fruit	Longueur : 0,8–1,1 mm	Longueur : 0,8–1,1 mm ; largeur : 0,4–0,6 mm	Longueur : 1,2–2,0 mm ; largeur 0,45–0,75 mm	-	Longueur : 1,0–2,5 mm ; largeur 0,3–1,4 mm	Longueur : 1,0–2,5 mm ; largeur : 0,3–1,4 mm
Nombre de fleurs/fruits par inflorescence	60	Nombreuses	60–100	8–12	-	-
Mérosité fleur	Pentamère	Pentamère	Pentamère	-	Pentamère	Pentamère
Périanthe	Bien développé	Bien développé	Bien développé	Bien développé ; périanthe plus court que les étamines	Bien développé	Bien développé
Nombre d'étamines	-	5?	-	4	5	-
Morphologie des étamines	-	Allongées ; quatre sacs polliniques	-	-	Allongées ; quatre sacs polliniques	-
Dimension étamine	-	0,4–0,6 mm long	-	Longueur : 1,5 mm ; Largeur : 0,4 mm	Longueur : 650–800 µm ; Largeur : 90–280 µm	-
Fixation des anthères	-	Basifixées	-	-	Basifixées	-
Filets staminaux	-	Très courts	-	Très courts	Courts	-
Type des grains de pollen	-	Tricolpés ; exine réticulés	Tricolpés	Tricolpés	Tricolpés ; exine réticulés à microréticulés	-
Dimension des grains de pollen	-	12 µm	10,2 to 13,2 µm	13,5 to 16,5 µm	Diamètre axe polaire : 10–13 µm ; diamètre équatorial : 8–12 µm	-
Style(s) et stigmat(s)	Pas de style, pas de surface stigmatique discernable	-	-	-	-	Styles et stigmates pas distincts
Nombre de carpelles	5	-	-	-	-	5
Placentation	-	-	-	-	-	?
Nombre d'ovule(s) ou graine(s) par carpelle	-	-	1	-	-	?
Source	Pedersen <i>et al.</i> , 1994 ; Maslova & Herman, 2006	Pedersen <i>et al.</i> , 1994	Maslova <i>et al.</i> , 2011	Krassilov & Shilin, 1995	CETTE ÉTUDE	CETTE ÉTUDE

Tableau 5.2.1 (2/3) : Synthèse des caractères présents chez des structures reproductrices de Platanaceae crétacées.

Age	Coniacien	Coniacien-Santonien	Coniacien-Santonien	Santonien	Santonien	Cenomanien-Turonien	Campanien	Campanien
Taxon	<i>Ambiplatanus washingtonensis</i>	<i>Quadriplanatus georgianus</i>	<i>Quadriplanatus georgianus</i>	<i>Platanus quedlinburgensis</i>	<i>Platanus quedlinburgensis</i>	<i>Friisiscarpus sarbaensis</i>	<i>Kunduricarpus longistylum</i>	<i>Kundurianthus mirabilis</i>
Localité	Canada	Géorgie (États-Unis)	Géorgie (États-Unis)	Allemagne	Allemagne	Kazakhstan	Russie	Russie
Type de structures reproductrices	Capitules avec fleurs unisexuées et bisexuées	Inflorescences pistillées	Inflorescences staminées	Inflorescences pistillées	Inflorescences staminées	Capitule	Capitule	Inflorescences staminées
Dimension inflorescence	4–5 mm	1,1–2,4 mm	0,9–2,5 mm	8–12 mm	9–12 mm	8–10 mm	jusqu'à 15 mm	5–10 mm
Dimension fleur/fruit	Largeur : jusqu'à 0,5 mm	Longueur : 0,82–0,97 mm ; largeur 0,47–0,94 mm	Longueur : 0,48–0,74 mm ; Largeur : 0,28–0,97 mm	3,5–6,0 mm	3,5–6,0 mm	Longueur : 1,2 mm ; largeur : 0,4 mm	Longueur : 1,7 mm ; largeur : 0,8 mm	-
Nombre de fleurs/fruits par inflorescence	30	40	40	-	50	60	30	30
Mérosité fleur	Pentamère	Tétramère	Tétramère	-	-	Pentamère	Tétramère ou pentamère	Tétramère ou pentamère
Périanthe	Indifférencié ; 2 verticilles ou plus	Bien développé ; 2 verticilles	Indifférencié	-	Bien développé ; 2 verticilles	Bien développé ; 3 à 4 verticilles	Absent	Absent
Nombre d'étamines	5	-	4+ 4 staminodes	-	6 ou 8?	-	-	-
Morphologie des étamines	Allongées ; quatre sacs polliniques ; 1 verticille	-	Allongées ; quatre sacs polliniques	-	Deux sacs polliniques	-	-	Quatre sacs polliniques?
Dimension étamine	Longueur : jusqu'à 1 mm	-	Longueur : 0,86–1,34 mm ; largeur : 0,34–0,63 mm	-	Longueur : 0,7–0,8 mm	-	-	-
Fixation des anthères	-	-	Basifixées	-	-	-	-	-
Filets staminaux	Courts et larges	-	Courts	-	-	-	-	-
Type de grains de pollen	Tricolpés ; exine réticulés	-	Tricolpés ; exine réticulés	-	Tricolpés, exine microréticulés	Tricolpés ; exine réticulés	-	Tricolpés, exine finement réticulés
Dimension des grains de pollen	Diamètre axe polaire : 11–13 µm ; diamètre équatorial : 8–9 µm	-	Diamètre axe polaire : 11,0–16,9 µm ; diamètre équatorial : 7,7–16,5 µm	-	22 µm max	8,59 to 14,59 µm	-	15,5–17,5 µm dans l'axe polaire
Style(s) et stigmat(s)	Styles et stigmates présents	-	-	Styles et stigmates pas distincts	-	Styles et stigmates pas distincts	Style long	-
Nombre de carpelles	5	2 verticilles de 8	-	-	-	5	-	-
Placentation	-	Apicale	-	-	-	-	-	-
Nombre d'ovule(s) ou graine(s) par carpelle	1	1	-	-	-	-	-	-
Source	Mindell <i>et al.</i> , 2014	Magallón-Puebla <i>et al.</i> , 1997	Magallón-Puebla <i>et al.</i> , 1997	Tschan <i>et al.</i> , 2008	Tschan <i>et al.</i> , 2008 ; Tekleva & Denk, 2012	Masolva & Tekleva, 2012	Kodrul <i>et al.</i> , 2013	Kodrul <i>et al.</i> , 2013

Tableau 5.2.1 (3/3) : Synthèse des caractères présents chez des structures reproductrices de Platanaceae crétacées.

SOUS-CHAPITRE V.3.

INFLORESCENCES À FLEURS HERMAPHRODITES (GROUPE FRÈRE DES PLATANACEAE)

Verneda hermaphroditica gen. et sp. nov.: A new flower
head from the early Late Cretaceous (middle Cenomanian)
of southeastern France

*Jean-David Moreau, Bernard Gomez, Clément Coiffard, Véronique Daviero-
Gomez, Paul Tafforeau, Didier Néraudeau*

Manuscrit soumis au journal Taxon

Résumé : Des inflorescences sphériques de type capitule ont souvent été signalées dans le Crétacé inférieur et le Crétacé supérieur d'Amérique du Nord et d'Asie. Cependant, elles sont rares en Europe. Les paléobotanistes ont inclus ces fossiles dans les Altingiaceae et les Hamamelidaceae (Saxifragales), comme dans les Platanaceae (Proteales). Nous signalons des inflorescences sphériques récemment collectées dans le Cénomaniens du Sud-Est de la France. Elles sont étudiées en utilisant la microscopie électronique à balayage et la microtomographie synchrotron par contraste de phase, avec une taille de voxel allant jusqu'à 0.7 μm . Les inflorescences sont décrites et comparées avec 95 angiospermes actuelles, à partir d'une analyse cladistique qui inclut 64 caractères. *Verneda hermaphroditica* gen. et sp. nov. correspond à une sphère composée d'environ une centaine de fleurs actinomorphes, pentamères et bisexuées. L'androcée montre une base avec des filets staminaux soudés alors que les anthères sont libres et tétrasporangées. Les grains de pollen sont tricolpés et montrent une sculpture réticulée. Le gynécée est eusyncarpe et montre cinq carpelles. Chaque carpelle contient un unique ovule. L'analyse cladistique suggère que *Verneda hermaphroditica* appartient à un groupe frère des Platanaceae. Cependant, elle ne peut pas être incluse dans cette famille car certains caractères (fusion basale des filets staminaux, gynécée eusyncarpe) sont absents chez les Platanaceae actuelles.

Abstract: Spherical flower heads have often been reported from the late Early and Late Cretaceous of Asia and North America, but are rare in Europe. Palaeobotanists have included them in Altingiaceae and Hamamelidaceae (Saxifragales, basal core eudicots), and Platanaceae (Proteales, basal eudicots). We report newly collected flower heads from the Cenomanian of southeastern France. They are examined using scanning electron microscopy and propagation phase-contrast X-Ray microtomography with a voxel size down to 0.7 μm . They are described and compared with 95 living angiosperms, which include basal eudicots, basal rosids and basal asterids, based on a cladistic analysis of 64 characters. *Verneda hermaphroditica* gen. et sp. nov. consists of flower heads with around one hundred actinomorphic, pentamerous, bisexual flowers. The androecium has united filaments but free tetrasporangiate anthers. Pollen grains are tricolpate and reticulate. The gynoecium is eusyncarpous and pentalocular. Each of the five carpels contains a single ovule/seed. Cladistic analysis suggests that *Verneda hermaphroditica* is sister to Platanaceae. It cannot, however, be included in this family because characters such as basally fused stamen filaments and eusyncarpous gynoecium are absent in living Platanaceae.

INTRODUCTION

Altingiaceae, Hamamelidaceae and Platanaceae are three conspicuous angiosperm families in the eudicots having a diverse fossil record and wide palaeogeographical distributions by the Cretaceous. Reproductive structures have been well-documented from the late Early and Late Cretaceous in Asia (Krassilov & Shilin, 1995; Maslova & Golovneva, 2000a, b; Maslova *et al.*, 2005, 2011, 2012; Maslova & Herman, 2006; Maslova, 2009; Maslova & Tekleva, 2012) and in North America (Crane *et al.*, 1986, 1993; Friis *et al.*, 1988; Crepet *et al.*, 1992; Pedersen *et al.*, 1994; Magallón-Puebla *et al.*, 1996, 1997; Herendeen *et al.*, 1999; Magallón-Puebla *et al.*, 2001; Zhou *et al.*, 2001; X Wang, 2004, 2008; H Wang *et al.*, 2011; Mindell *et al.*, 2014), but they are rare in Europe (Friis *et al.*, 1988; Endress & Friis, 1991; Tschan *et al.*, 2008; Tekleva & Denk, 2012). At present, these families are well-represented in eastern Asia and North America, but they are almost absent from Europe.

Altingia Noronha, *Liquidambar* L. and *Semiliquidambar* H.T. Chang (now Altingiaceae) have often been included in Hamamelidaceae, and the latter family and Platanaceae have been included in Hamamelidales (e.g. Cronquist, 1981; Takhtajan, 1997). A close relationship has been suggested between Hamamelidaceae and Platanaceae (Schwarzwalder & Dilcher, 1991; Maslova, 2010). In the APG system, based on a molecular phylogeny, Altingiaceae and Hamamelidaceae were included in Saxifragales (basal core eudicots), whilst Platanaceae were included in Proteales (basal eudicots; e.g. APG III, 2009). Proteales and Saxifragales probably radiated rapidly during the late Early and early Late Cretaceous (Fishbein *et al.*, 2001; Jian *et al.*, 2008).

Maslova (2010) proposed a classification of hamamelids and platanoids based on reproductive characters shared by fossils and living Altingiaceae, Hamamelidaceae and Platanaceae. She also suggested that Hamamelidaceae and Platanaceae evolved from a common polymorphic ancestral group which was widespread in the Cretaceous and subsequently split into several lineages. Several Cretaceous and Cenozoic flower heads combine characters of Hamamelidaceae and Platanaceae (Crepet *et al.*, 1992; Maslova *et al.*, 2005, 2012; Maslova, 2009).

We report new flower heads, *Verneda hermaphroditica* gen. et sp. nov., from the middle Cenomanian of southeastern France. This is the first record of such heads in western Europe and the earliest in Europe. We describe their gross morphology, micromorphology and histology using both scanning electron microscopy (SEM) and propagation phase-contrast X-ray synchrotron microtomography (PPC-SR μ CT).

GEOGRAPHICAL, GEOLOGICAL AND PALAEOENVIRONMENTAL SETTINGS

The fossil inflorescences (flower heads) were collected from clays of the Pauletian facies exposed around 1 km south of the village of Saint-Laurent-la-Vernède, Gard, southeastern France (Fig. 5.3.1A). Saint-Laurent-la-Vernède is located in the Tave syncline, which is in the western part of the Vocontian Basin. In this area, the Cenomanian is divided into four lithostratigraphic units (Ducreux, 1982): (1) green sandstones with orbitolinid foraminifers, (2) ferruginous sandstones of the Tavian facies, (3) limestones and sandstones with coaly clays of the Pauletian facies, and (4) limestones with *Rhynchostreon* Lam. oysters. Based on palynology, the Pauletian deposits were dated as middle Cenomanian (Ducreux & Gaillard, 1986). At Saint-Laurent-la-Vernède, the lower part of the middle Cenomanian consists of yellow to orange channelized sandstones and sands (Fig. 5.3.1B). They show cross stratifications and local ferruginous crusts. Regionally, this detrital facies yields spherical cyanobacteria concretions and trunk imprints (Ducreux, 1989). At Saint-Laurent-la-Vernède, the upper part of the middle Cenomanian consists of grey to black coaly clays with plant beds containing wood, cuticle remains, and amber (Fig. 5.3.1B). Abundant angiosperm-dominated floras with several types of wood, inflorescences and flowers have been reported from the coaly clays of this locality (Philippe *et al.*, 2008; Girard *et al.*, 2012; Moreau *et al.*, 2014a). Coeval deposits from other regional localities have yielded a few impressions of gymnosperm leafy shoots and angiosperm leaves (Ducreux, 1982; Ducreux & Gaillard, 1986). *In situ* root casts, charophyte fructifications, and shelly beds have also been reported (Ducreux, 1989; Feist, 1981). Shelly beds show mixed assemblages of freshwater, mesohaline and marine malacofaunas (Faujas de Saint-Fond, 1809; Defretin, 1943; Sornay, 1950; Ducreux, 1982, 1989; Malartre, 1994). Ducreux (1989) proposed that the lower part of the Pauletian was deposited in a fluvial context

during a low sea level episode linked to a strong regression, whereas the upper part of the Pauletian was deposited in marginal-littoral environments such as deltas, tidal mudflats, and continental swamps.

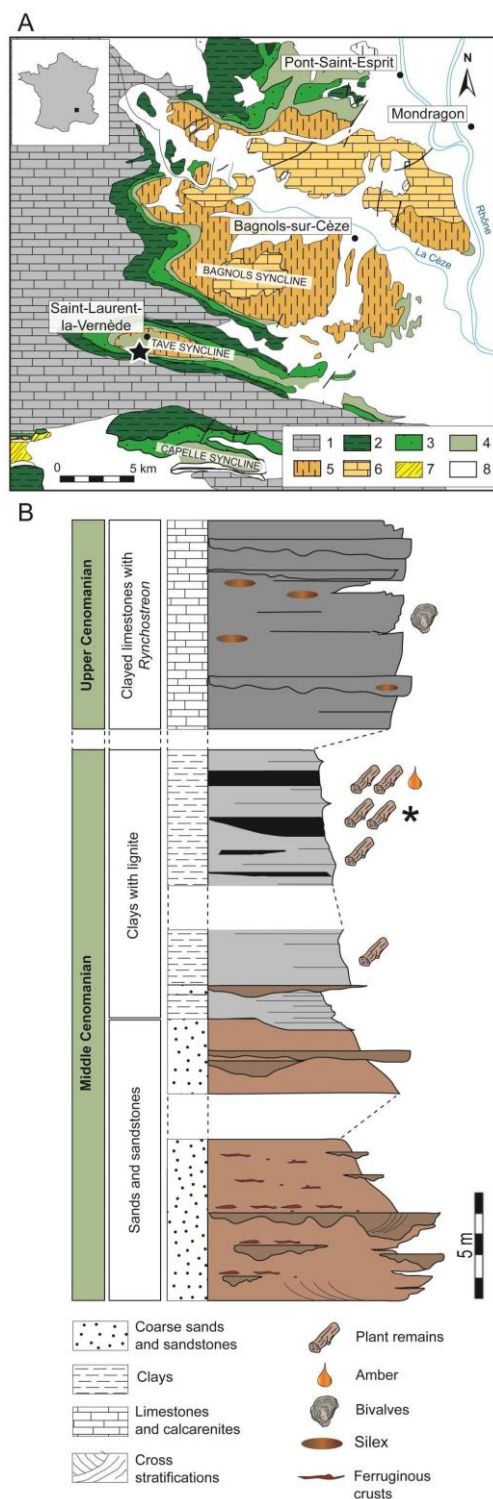


Figure 5.3.1. A, Geological map of the western Vocontian basin (modified from Ducreux, 1982). The star indicates the fossil locality. 1, Urgonian Facies (Barremian–Aptian); 2,

Aptian; 3, Albian; 4, Cenomanian; 5, Turonian; 6, Coniacian; 7, Santonian; 8, Cenozoic. B, Synthetic stratigraphic section from the Cenomanian deposits of Saint-Laurent-la-Vernède. The asterisk indicates the plant beds studied.

MATERIALS AND METHODS

The fossil specimens consist of one complete flower head (UCBL-FSL 750119) and twelve fragments of flower heads (UCBL-FSL 750120 to UCBL-FSL 750131). They are mummified, mostly 3-dimensional, and show well-preserved external and internal microstructures.

The clays were bulk macerated for a few hours in tap water mixed with hydrogen peroxide. The disaggregated sediment was rinsed with tap water through a column of 1.0 mm, 0.5 mm and 0.1 mm sieves. Specimens larger than 2.0 mm were selected with the naked eye, whereas smaller specimens were sorted under a Leica MZ12.5 stereomicroscope. Pictures were taken with a Moticam 1000 camera, and were processed using the MOTIC Image Plus 2.0 software.

A few specimens were examined under a Hitachi TM-1000 scanning electron microscope (SEM). Specimens were also examined using Propagation phase-contrast X-ray synchrotron microtomography (PPC-SR μ CT; Tafforeau *et al.*, 2006) on the ID19 Tomography-Microtomography beamline at the European Synchrotron Radiation Facility (ESRF), Grenoble, France. The experimental protocol, the reconstruction process, and the three dimensional analysis we used are based on a multiscale and high-resolution approach described in Moreau *et al.* (2014a). Twenty-six scans were made with different isotropic voxel sizes: 5.0, 1.7 and 0.7 μ m. Scans were made with an energy of 20–25 keV. A propagation distance of 3–40 cm was used. The detector was a FreLon 2K CCD camera mounted on a lens-based optical system coupled with a 200- μ m-thick LuAG scintillator or a 10- μ m-thick GGG scintillator. We used different thicknesses of aluminium and molybdenum filters.

In the cladistic analyses, the character matrix by Hufford (1992) was expanded with selected additional taxa (see Appendix and Table 5.3.1). This dataset is the most complete for eudicots despite the absence of some critical taxa (e.g. *Nelumbo* Adans.).

Also, some advances in the understanding of floral morphology of early diverging eudicots have been made (Endress & Igersheim, 1999). However, updating this matrix is out of the scope of the present paper. In addition, reproductive structures of *Nelumbo* appear to be highly derived and it may probably behave as a “wild card” (*sensu* Rudall, 2002) in the cladistic analysis. A first analysis was performed without a backbone constraint tree using PAUP* v.4.0b10 (Swofford, 1999). All characters were unordered and heuristic searches were made using 100 random-addition replicates with tree-bisection-reconnection (TBR) branch swapping with MULTREES on. This analysis resulted in 768 most parsimonious trees with a length of 844, a consistency index (CI) of 0.15 and a retention index (RI) of 0.51. A second analysis was performed to establish the relationship between the fossil and living taxa with the arrangement of the latter held constant using a molecular backbone tree. The backbone tree is derived from the APG III (2009) supplemented with the results by Shi *et al.* (1998) for the intrafamilial relationships within Hamamelidaceae, and with the results by Bradford and Barnes (2001) for intrafamilial relationships within Cunoniaceae. This analysis was performed using MESQUITE. The resulting single most parsimonious tree had a length of 1029, a consistency index (CI) of 0.12 and a retention index (RI) of 0.39.

Table 5.3.1. Matrix combining characters of *Verneda hermaphrodica* gen. et sp. nov. and those of 95 living taxa of basal Eudicots, basal Rosids and basal Asterids. X= characters; Y = taxa (see Appendix).

⇒

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32		
1	0	0	0	0	0	0	0	{0,2}	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	{0,1}	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
2	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	1	0	1	?	0	1	1	?	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	0	?	0	
3	{0,1}	{0,2}	0	0	0	0	1	0	0	1	2	{1,2}	{0,2}	4	2	4	1	?	?	0	0	{0,1}	1	1	?	{2,3}	{0,1}	0	{0,1}	{0,2}	5	0	0	
4	{0,1,2}	{0,1,2}	{0,1}	0	{0,1}	0	1	0	0	1	2	2	{1,2}	4	0	{2,4}	1	?	?	0	0	{0,2}	{0,1}	{0,1}	{0,1}	?	3	{0,1}	{0,1}	0	2	5	0	
5	1	0	0	0	0	0	0	{0,2}	0	1	1	1	{1,2}	4	0	4	{0,1}	{1,2}	0	0	0	1	1	1	1	1	{0,1}	0	0	0	2	1	1	
6	2	0	0	0	1	1	1	?	0	1	?	1	1	2	1	0	0	0	?	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	
7	0	0	{0,1}	0	0	0	2	2	0	1	2	2	{1,2}	4	1	1	0	4	0	0	0	{0,1}	{0,1}	{0,1}	1	{1,2}	1	?	?	0	2	1	0	
8	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	?	?	?	?	?	0	0	{0,1}	?	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
9	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	
10	1	1	0	0	0	0	3	0	1	0	2	0	2	1	0	1	1	0	0	0	1	1	{0,1}	{0,1}	?	0	2	0	0	0	1	1	0	
11	2	0	0	0	{0,1}	{0,1}	{0,2}	0	0	1	2	?	?	0	?	3	?	?	?	0	0	{1,2}	1	1	1	{0,1}	3	0	0	0	0	1	{0,1}	
12	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	2	0	2	1	0	1	6	0	0	2	1	0	1	0	2	0	0	0	?	?	1	0	
13	0	0	0	0	?	0	2	?	0	1	0	0	2	3	1	1	0	{0,1}	?	0	0	0	1	?	1	1	0	0	0	{0,2}	5	0	0	
14	0	0	0	0	0	0	{0,3}	{0,2,3}	0	1	2	1	?	{2,4}	1	3	1	?	?	0	0	0	1	1	1	?	1	1	0	1	2	1	1	
15	{0,1,2}	{0,1,2}	0	0	0	0	0	{0,2,3}	0	1	0	1	{1,2}	4	1	3	1	{0,1,2}	1	0	{0,1}	{0,1,2}	{0,1}	{0,1}	{0,1}	?	3	1	{0,1}	{0,1}	1	1	{0,1}	
16	0	{0,1}	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	{0,4}	1	0	0	0	0	0	2	1	1	1	?	1	0	0	0	0	1	0	0	
17	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	{0,4}	0	0	0	0	0	0	0	{0,1}	1	1	1	1	3	0	0	0	2	?	0	
18	1	{0,1,2}	0	0	{0,1}	0	0	?	0	1	2	2	0	3	0	3	1	?	?	0	0	{0,1,2}	{0,1}	1	1	1	{1,2}	{0,1}	0	1	{0,2}	{1,4}	{0,1}	
19	?	0	0	1	0	0	?	?	0	0	1	2	2	2	4	0	0	2	4	0	0	2	1	1	1	1	2	0	0	0	3	{2,4}	0	
20	1	0	0	0	0	?	0	0	0	1	2	2	0	4	1	2	1	4	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	{2,4}	0	
21	1	{0,1}	0	0	1	0	0	0	0	1	2	2	0	4	2	2	2	1	0	0	0	{0,1}	{0,1}	{0,1}	1	1	1	1	0	2	1	1	1	
22	1	0	0	0	0	0	?	?	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	?	1	1	{0,1}	{0,1}	0	2	5	0	0	
23	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	?	2	{0,1}	0	?	?	0	0	2	{0,1}	1	1	1	{1,2}	1	0	0	0	0	3	0	0
24	?	0	0	1	0	?	?	?	0	0	1	0	2	0	0	1	0	1	4	0	0	{0,1}	1	1	1	1	1	0	0	0	2	{2,4}	0	
25	1	0	0	0	0	0	0	?	0	1	0	0	0	2	0	2	{0,1}	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	4	0	
26	{0,1}	{0,1}	0	0	1	0	0	0	1	0	2	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	{0,1}	{0,1}	{0,1}	1	1	0	1	0	1	0	2	4	0
27	0	1	0	0	0	1	3	0	0	1	0	0	1	2	1	0	{0,1}	0	0	0	0	{0,1}	{0,1}	{0,1}	1	2	1	0	0	0	2	1	0	
28	0	0	0	0	0	1	3	0	0	1	1	0	2	4	2	4	0	{0,1}	0	0	0	1	1	1	1	{1,2}	1	1	0	2	1	0	0	
29	0	0	0	0	0	1	3	2	0	1	0	0	1	2	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	4	0	
30	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	2	2	1	0	0	2	{1,2}	4	0	0	0	{0,1}	{0,1}	1	1	1	0	0	0	0	2	3	0	0
31	0	1	0	0	0	2	0	2	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	{0,1}	{0,1}	1	{1,2}	1	0	1	2	4	0	0	
32	0	1	0	0	0	2	2	?	0	1	0	1	0	3	1	1	1	0	0	0	0	{0,1}	1	1	1	1	1	0	0	0	2	4	0	
33	0	1	0	0	0	1	{0,2}	0	0	1	0	1	0	3	1	1	1	0	0	0	0	1	{0,1}	{0,1}	1	2	1	0	0	0	2	4	0	
34	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	{1,2}	0	3	0	0	0	1	2	0	1	2	1	1	0	?	?	?	?	{0,3}	0	0	0	
35	0	1	0	0	0	1	3	2	0	1	1	2	0	{2,4}	1	1	1	4	0	0	2	1	1	1	0	2	1	0	0	0	0	1	0	
36	1	1	0	0	1	0	0	2	0	1	2	1	1	4	1	1	{0,1}	4	0	0	0	{0,1}	{0,1}	{0,1}	1	1	1	1	0	2	1	1	1	
37	1	1	0	0	1	0	0	?	0	1	2	1	1	4	2	1	{0,1}	{1,5}	0	0	0	{0,1}	1	1	1	1	1	1	0	0	{0,2}	1	1	1
38	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	?	?	2	1	1	{4,5}	0	0	0	{0,1}	1	1	1	{1,2}	1	1	0	2	1	1	1	
39	1	{0,1}	0	0	1	0	2	0	0	1	2	2	1	4	2	3	1	{0,4}	0	0	0	{0,1}	{0,1}	{0,1}	1	1	1	1	0	2	1	1	1	
40	{0,1}	{0,1,2}	0	0	{0,1}	0	1	0	0	1	{0,1}	{1,2}	0	2	2	2	{0,1}	0	0	0	0	{0,1,2}	{0,1}	1	?	{1,2}	1	{0,1}	0	2	{1,2}	{0,1}	0	0
41	1	0	0	0	0	0	?	?	0	0	1	2	2	1	4	1	4	?	5	0	0	0	{0,1}	{0,1}	{0,1}	1	{1,2}	1	1	0	2	1	0	
42	0	0	0	0	0	0	{0,2}	0	0	1	0	1	0	3	1	4	1	?	?	?	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	2	1	{0,1}	
43	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2	2	1	4	2	4	1	{1,2}	0	0	{0,1}	1	0	0	?	?	?	?	1	0	2	1	1	
44	1	0	0	0	1	0	{0,2}	0	0	1	0	2	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	0	
45	?	0	0	0	0	?	?	?	?	0	1	0	0	1	1	0	1	{1,4}	0	0	0	{0,1}	{0,1}	{0,1}	1	1	0	0	0	2	1	0	0	
46	1	1	0	0	0	?	?	?	0	0	1	1	1	0	4	0	0	1	6	0	0	{0,1}	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	1	
47	2	0	1	0	0	0	?	?	0	1	2	2	1	3	1	4	?	2	1	0	0	1	{0,1}	0	1	3	0	0	0	2	1	0	0	
48	2	0	1	0	0	0	?	?	2	0	1	?	1	?	2	4	1	{1,2}	1	0	0	1	{0,1}	{0,1}	1	1	0	0	0	2	2	0	0	
49	0	0	0	0	0	0	2	2	0	1	2	{1,2}	0	?	2	3	1	1	0	0	{0,1}	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	0	0	
50	?	1	0	0	1	0	2	0	0	1	0	1	1	4	0	0	{0,1}	4	0	0	0	{0,1}	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	1	
51	?	1	0	0	0	0	0	2	0	1	2	1	1	4	0	0	{0,1}	0	0	0	0	{0,1}	{0,1}	{0,1}	1	1	1	1	0	2	1	1	1	
52	0	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	{0,1}	1	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	?	4	0	0	
53	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	{0,1}	{0,1}	{0,1}	1	1	1	0	0	0	2	4	0	
54	{0,1}	0	0	0	0	0	2	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	{0,1}	1	1	1	{1,2}	{0,1}	{0,1}	0	2	4	{0,1}	0	
55	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	0	4	1	2	1	4	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	?	4	0	
56	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	0	1	1	0	2	2	0	0	0	1	1	1	1	2	0	0	0	0	0	{1,4}	0	
57	0	0	1	0	0	?	?	?	0	0	1	1	2	0	3	1	1																	

	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	
2	1	0	1	0	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	3	1	0	0	2		
3	0	0	0	{0,4}	0	{0,1}	{2,3}	{1,2}	1	{0,3}	{0,1}	0	0	0	?	1	0	0	0	0	0	1	0	2	1	0	{0,3}	?	{0,1}	1	{0,2}		
4	{0,1}	?	{0,1}	{0,3,5}	0	0	0	{1,2}	1	1	0	0	{0,1}	0	?	0	0	0	0	0	{0,1}	1	0	2	1	1	{0,1,4,5,7}	0	{0,1}	2	{0,2,3}		
5	1	?	1	4	0	0	3	1	1	1	3	0	1	0	?	?	1	0	0	0	1	1	1	2	0	1	0	0	{0,1}	0	{2,3}		
6	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	2		
7	{0,1}	0	0	5	{0,2}	{0,1}	?	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	0	{0,1}	{0,1}	1	?	0	0	1	?	
8	1	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0		
9	1	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0		
10	1	1	0	{2,3}	1	0	2	0	0	1	3	0	0	0	?	0	0	0	?	0	0	0	1	0	2	0	1	3	1	0	0	1	
11	1	?	0	4	3	0	{2,3}	1	0	1	2	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	1	0	{6}	0	?	2	{2,3}	
12	{0,1}	0	1	{2,3}	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	1	0	?	0	
13	0	0	0	{0,6}	0	{0,1}	{0,1}	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	{0,1}	8	0	0	1	0	
14	1	?	0	3	{0,2}	0	{2,3}	1	?	1	2	0	1	1	?	0	0	0	0	0	0	?	1	1	2	1	1	0	{0,1}	1	3		
15	{0,1}	0	{2,3,4}	{0,2}	0	3	1	1	1	2	0	0	{0,1}	{0,1}	?	0	0	0	0	0	1	?	1	{0,1}	{0,1,2}	{0,1}	1	{0,7}	0	1	1	{2,3}	
16	1	?	0	4	0	0	3	1	1	1	3	0	0	0	?	?	0	0	0	0	?	?	1	1	2	1	?	6	?	?	?	2	
17	{0,1}	?	0	3	0	0	3	1	1	3	0	{0,1}	0	0	?	1	0	0	0	0	0	1	1	{0,1}	?	?	?	{1,3,8}	?	0	{0,2}	3	
18	1	{0,1}	0	{1,4}	0	0	2	{0,1}	1	2	{0,1}	0	1	0	?	1	0	0	0	0	0	{0,1}	0	0	{0,2}	{0,1}	?	{0,2,4,6}	?	{0,1}	1	2	
19	0	?	0	2	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	1	1	?	?	?	?	4	0	?	?	1	
20	1	1	0	3	0	0	3	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	2	1	1	0	0	0	0	1	
21	2	1	0	3	0	0	3	1	1	0	{0,1}	0	1	1	0	1	0	0	0	{0,1}	0	1	1	0	0	0	1	{0,1}	0	0	0	1	
22	{0,1}	1	0	6	0	0	{2,3}	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	4	0	0	1	0	
23	1	1	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	?	0	1	1	2	1	1	{6,7}	0	0	2	{1,4}	
24	{0,1}	0	0	3	0	0	3	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	1	7	0	?	1	1	
25	1	1	0	3	0	0	3	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	1	6	0	0	2	1	
26	1	1	0	1	0	0	3	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	2	1	1	6	0	0	2	{0,1}	
27	1	1	0	4	3	0	3	1	1	0	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2	1	1	8	0	0	1	3	
28	1	0	0	4	3	0	3	1	1	3	2	0	1	0	0	{0,1}	0	1	0	0	0	1	1	0	2	1	1	{0,3}	0	0	1	3	
29	1	0	0	4	3	0	3	1	0	1	2	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	2	1	1	8	0	0	1	3	
30	1	0	0	3	3	0	3	1	1	3	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	?	2	1	1	1	0	0	1	1
31	{0,1}	1	0	6	3	0	2	1	1	{0,3}	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	1	
32	1	?	0	2	3	0	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	1	
33	{0,1}	0	0	2	3	0	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	?	1	8	0	0	1	1		
34	1	0	0	4	0	0	3	1	0	1	3	0	1	0	?	0	0	1	0	0	0	1	1	0	2	1	?	6	?	{0,1}	2	2	
35	1	0	0	4	3	0	2	1	1	3	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	2	1	1	0	1	0	0	3	
36	{0,1}	1	0	4	3	0	3	1	1	0	1	0	1	1	0	{0,1}	{0,2}	1	0	1	0	0	1	0	2	1	1	0	1	0	0	{0,4}	
37	1	1	0	{3,4}	0	0	3	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	
38	1	1	0	4	0	0	3	1	1	0	0	0	1	1	0	{0,1}	0	0	{0,1}	0	0	1	1	0	1	1	1	{1,4}	0	0	1	{0,4}	
39	{0,1}	1	0	4	0	0	3	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	1	0	0	0	1	0	
40	1	?	0	{0,4}	0	0	3	{1,2}	1	1	{2,3}	0	1	{0,1}	?	0	0	0	0	0	0	{0,1}	1	0	2	1	1	{0,2}	0	0	0	3	
41	{0,1}	?	0	6	3	0	3	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	2	1	1	{6,8}	0	0	1	0	
42	1	1	0	4	3	0	3	1	1	0	1	0	1	1	0	?	0	0	0	0	?	?	1	0	2	1	1	6	0	0	2	4	
43	1	1	0	4	3	0	3	1	1	2	4	0	1	1	0	{0,1}	2	0	1	0	0	1	1	0	{0,1}	{0,1}	1	{0,4}	0	0	0	2	
44	1	1	0	4	3	0	3	1	1	{0,3}	0	0	1	1	0	1	?	1	0	0	0	0	1	1	2	1	1	3	0	0	1	0	
45	1	1	0	4	3	0	2	1	1	0	{2,3}	0	1	0	0	?	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	1	0	0	0	0	2	
46	1	1	0	4	3	0	3	1	1	{0,3}	0	0	1	1	0	?	0	0	0	0	0	?	0	1	0	2	1	1	0	0	0	?	0
47	0	1	0	4	3	0	2	1	1	1	2	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	2	1	1	0	{0,1}	1	4	
48	1	1	0	6	3	0	2	1	1	1	2	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	2	1	1	0	{0,1}	0	{3,4}	
49	{0,1}	?	0	4	0	0	3	1	1	3	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	1	1	0	0	0	0	1	
50	1	1	0	3	3	0	3	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	?	?	1	?	2	1	1	0	0	0	0	3	
51	1	1	0	6	3	0	3	1	1	{0,3}	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2	1	1	4	0	0	2	4
52	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	1	0	2	1	1	3	0	0	1	0	
53	1	0	0	{3,4}	{1,2}	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	?	2	1	1	{0,1}	0	0	1	0	
54	{0,1}	?	0	{1,2}	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	?	2	1	1	1	0	0	1	0	
55	1	0	0	{0,1}	2	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	0	0	1	0	
56	0	0	0	{1,2}	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	?	0	1	1	2	1	1	5	0	0	1	0	
57	1	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	
58	1	0	1	4	3	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
59	1	0	1	5	0	1	?	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	3					

RESULTS

Systematic description

Order **Proteales**

Verneda Moreau, Gomez, Coiffard et Daviero-Gomez, **gen. nov.** – Type: *Verneda hermaphroditica* Moreau, Gomez, Coiffard et Daviero-Gomez

Generic diagnosis. – Flower heads consisting of a central receptacle bearing numerous tiny flowers. Flowers actinomorphic, pentamerous, bisexual. Perianth with more than three whorls of five tepals. Androecium monadelphous with five stamens. Anthers tetrasporangiate with fused filaments. Pollen grains tricolpate and reticulate. Gynoecium eusyncarpous, pentalocular. Five carpels, each with axile placentation and a single ovule.

Derivatio nominis. – *Verneda* is derived from the first known name in 1122 of the village « villa Sancti-Laurentii de Verneda ».

Verneda hermaphroditica Moreau, Gomez, Coiffard et Daviero-Gomez, sp. nov. –Type: France, the village of Saint-Laurent-la-Vernède, Gard, south-eastern France (holotype: UCBL-FSL 750119) (Repository: Université de Lyon 1, Claude Bernard)

Type stratum: Coaly clays of the Pauletian facies,

Age: Middle Cenomanian (early Late Cretaceous)

Species diagnosis. – As for the genus. (Figs. 5.3.2–5.3.8)

Species description. –Inflorescences consist of spherical flower heads (Figs. 5.3.2A–B, 5.3.3A–B). They are 6.0–9.5 mm in diameter. The most complete inflorescence is borne on a very short peduncle broken very near the inflorescence receptacle. The peduncle is 0.8–1.8 mm in diameter. It ends in a spherical receptacle up to 2.5 mm in diameter. The

receptacle consists of an inner tissue covered by an outer layer. This outer layer bears 90–100 tightly aggregated sessile flowers (Figs. 5.3.2A–B, 5.3.3A–B).

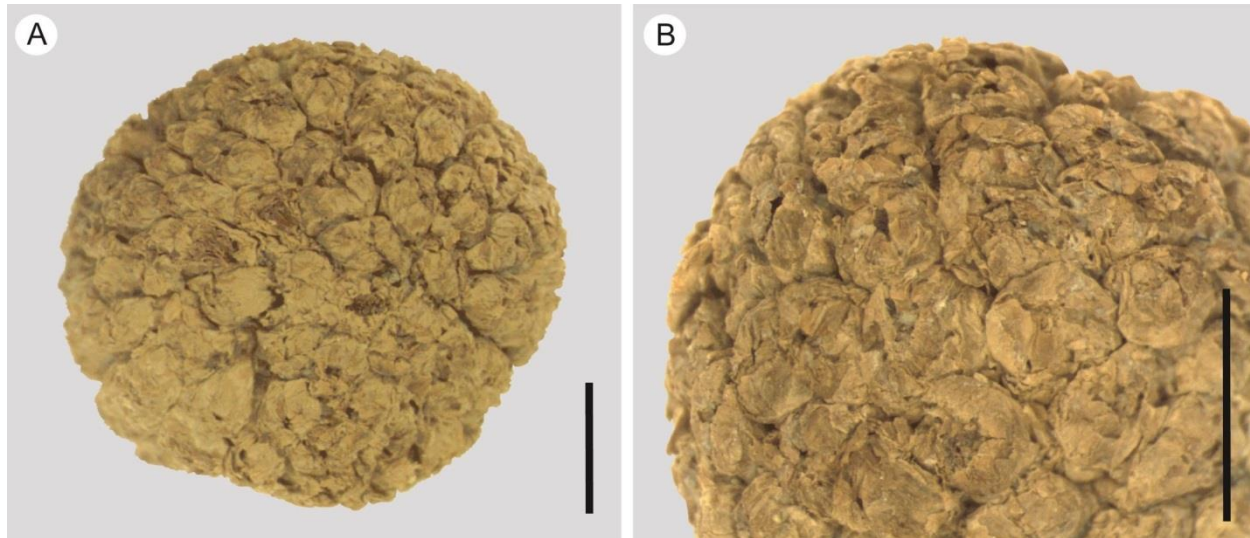


Figure 5.3.2. *Verneda hermaphroditica* gen. et sp. nov., stereomicroscopy. A, Complete flower head. B, Surface of flower head showing tightly crowded tiny flowers with a well-developed perianth. Scale bars = 2 mm. UCBL-FSL 750119 (holotype).

Flowers are sessile, elongated and slightly flared distally (Figs. 5.3.3A–D, 5.3.6, 5.3.8). They are actinomorphic and pentamerous. They are 1.1–1.7 mm long and 0.3–0.9 mm in diameter (Figs. 5.3.3A–J, 5.3.5A–B). Perianth consists of several, at least three, whorls of very delicate tepals (Figs. 5.3.2B, 5.3.3C–J, 5.3.4I, 5.3.5A–B). Tepals are attached to the flower receptacle below the gynoecium. Tepals are free from one another. They differ in size, the innermost being the longest. Ordinary epidermal cells of tepals are polygonal, square to rectangular and elongated (Fig. 5.3.5C). They are 10–22 μm long and 5.5–9.5 μm wide. Anticlinal walls of epidermal cells are sinuous, and are 0.8–1.4 μm thick.

Androecium is monadelphous. It consists of five stamens (Figs. 5.3.3E–F, 5.3.4A, 5.3.4D, 5.3.4G–H, 5.3.6A–C, 5.3.7, 5.3.8). Filaments are fused, forming a ring 300–450 μm high, 350–500 μm in external diameter, and 30–90 μm thick (Figs. 5.3.3C–D, 5.3.3G–H, 5.3.4A, 5.3.4G). Anthers are 550–750 μm long and 70–150 μm wide. They always stand below the stigma. The position of anther openings has not been observed. Anthers are tetrasporangiate (Figs. 5.3.3E–F, 5.3.4B–D, 5.3.5D). Anther wall is 5–35 μm thick. Pollen

sacs are 480–600 μm long and 30–80 μm in diameter. In all anthers, the two inner pollen sacs are 60–80 μm longer than the two outer ones. A given pollen sac has a constant diameter.

Pollen grains are prolate and tricolpate (Fig. 5.3.5E–F). They are 12.6–14.1 μm in polar diameter and 8.4–12.4 μm in equatorial diameter. Exine is reticulate. Muri are 0.37–0.53 μm thick. Lumina are usually polygonal, and rarely square to rectangular. They are up to 1.6 μm wide.

Gynoecium is unstalked, elongated and pentagonal (Figs. 5.3.3C–J, 5.3.4G, 5.3.6D–F, 5.3.7). It is 0.9–1.1 mm long and 0.20–0.35 mm in diameter. It is eusyncarpous. Ovary is superior, consists of five carpels, and is pentalocular. Pericarp is 4–20 μm thick. Intercarpellary septa extend from the bottom to the top of carpels, they are 10–25 μm thick. Locally, a space of up to 6 μm separates adjacent intercarpellary walls at the base of ovary. In cross section, loculi are triangular, and are 160–310 μm long and 60–130 μm wide. Each carpel contains a single almond-shaped ovule or seed (Figs. 5.3.3G–H, 5.3.4G–H, 5.3.6D–F, 5.3.7). Placentation is axile. Styles are fused together, and divided distally into five hollow stigmas (Figs. 5.3.3C–F, 5.3.4E–F).

Derivatio nominis. – The species name derives from the bisexual character of the flowers.

Phylogenetic placement of *Verneda hermaphroditica* — In the unconstrained analysis, the consensus tree obtained from the enlarged matrix is similar to that of Hufford (1992). For example, the "Corniflorae-asterid group" also forms a monophyletic group, whereas the "core rosid group" forms a grade. The consensus tree shows some congruence with molecular phylogenies. For example, the asterids are nearly monophyletic (Fig. 5.3.9).

Verneda hermaphroditica shares four synapomorphies with the Platanaceae and a "Hamamelidales" clade (i.e., Altingiaceae plus Hamamelidaceae): (1) sessile flower (ch23); (2) short inflorescence axes (ch24); (3) pentamerous perianth merism (ch26); and (4) reticulate primary tectal sculpture (ch60). It also shares two synapomorphies with the Platanaceae: (1) one ovule per carpel (ch43); and (2) pollen grains smaller than 20 μm (ch56). Three characters are autapomorphic in the reconstructed phylogenetic position: (1) the presence of five carpels (ch36); (2) stigma positioned at the stylar apex (ch41); and (3) stamens connate (ch33).

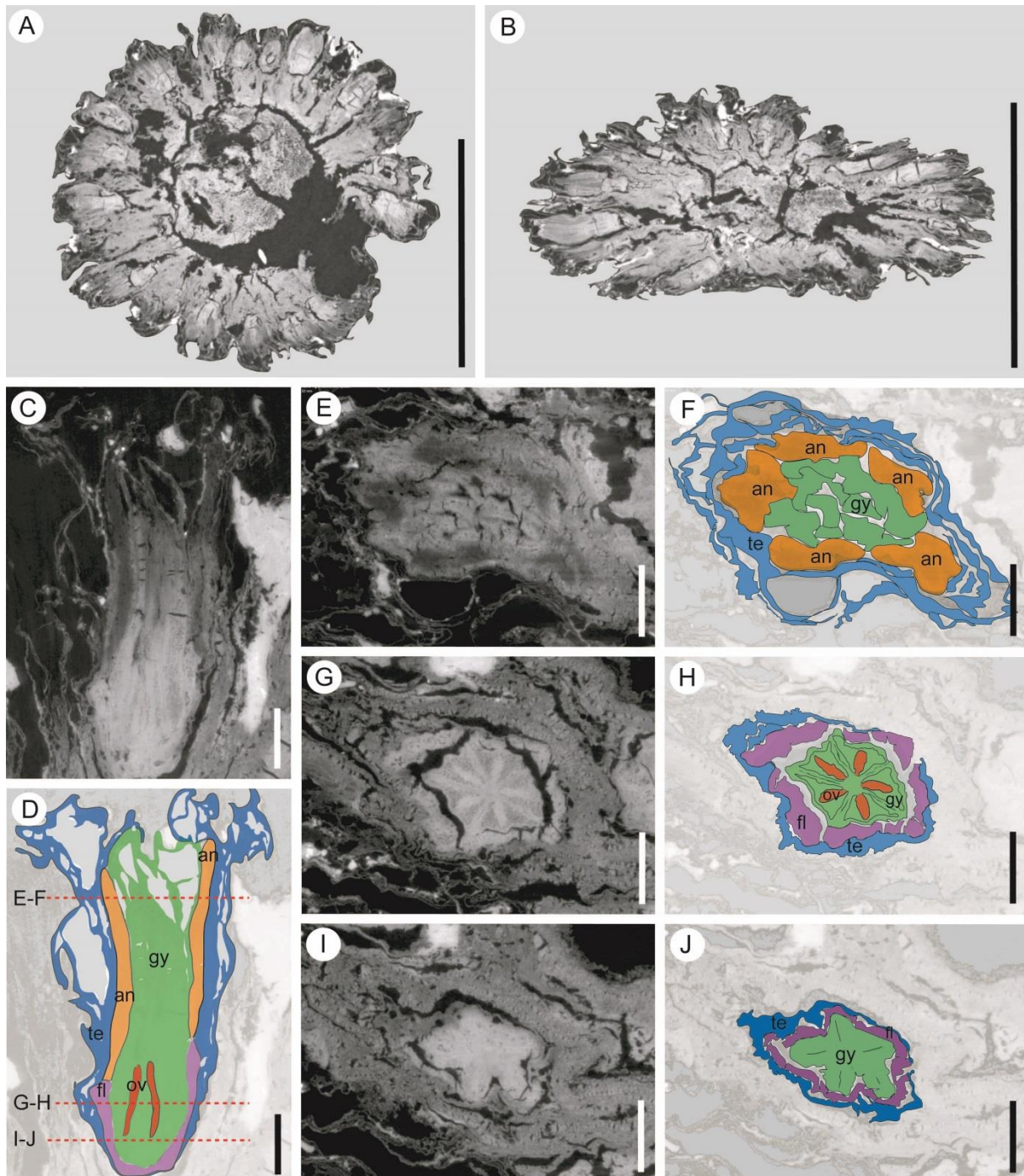


Figure 5.3.3. *Verneda hermaphroditica* gen. et sp. nov., PPC-SRμCT. A, Longitudinal section of inflorescence showing a central receptacle bearing numerous tiny flowers. B, Cross section of inflorescence showing a central receptacle bearing numerous tiny flowers. C–D, Longitudinal section of flower showing well-developed perianth, fused filaments with elongated anthers, and gynoecium containing ovules or seeds developed vertically. E–F, Transversal section in the upper part of flower, showing several whorls of delicate tepals, one whorl of five stamens, and the several partially individualized lobes of the stigma. G–H, Transversal section in the lower part of flower, showing perianth, fused filaments surrounding the syncarpous gynoecium, and each of the five carpels

containing a single ovule. I–J, Transversal section in the lowermost part of flower, showing perianth and fused filaments surrounding the base of the gynoecium. te, tepals; fl, fused filaments; an, anthers; gy, gynoecium; ov, ovules. A–B, Scale bars = 5 mm, voxel size = 5.0 μm ; C–J, scale bars = 0.2 mm. voxel size = 0.7 μm . UCBL-FSL 750119 (holotype).

In the constrained analysis, the most parsimonious tree indicates that *Verneda hermaphroditica* is sister to Platanaceae (Fig. 5.3.10). One step less parsimonious positions are still among Proteales, sister to either Proteaceae or Proteaceae plus Platanaceae. Two step less parsimonious trees place *Verneda hermaphroditica* outside Proteales, being either sister to Nepenthaceae or at various positions within the clade consisting of *Cercidiphyllum* Siebold et Zucc., Altingiaceae and Hamamelidaceae.

Verneda hermaphroditica shares three synapomorphies with Proteales: (1) styles intercalated (ch40, excl. Platanaceae); (2) stigma positioned at stylar apex (ch41, excl. Platanaceae); and (3) pollen grains smaller than 20 μm (ch56). However, the first and second synapomorphies are also shared by most Pentapetalae, Gunneraceae (ch40) and Ranunculales (excl. Eupteleaceae; ch41). The third synapomorphy is more homoplasious, occurring in Pentapetalae and Gunneraceae.

Verneda hermaphroditica shares four synapomorphies with Platanaceae: (1) sessile flowers (ch23); (2) short inflorescence axis (ch24); (3) one ovule per carpel (ch43); and (4) pointed ectoaperture termini (ch58). These synapomorphies are homoplasious in some other parts of the tree. The three last synapomorphies (ch23, ch24 and ch58) are also shared by Proteaceae, which Hufford (1992) scored as polymorphic for these characters. However, the ancestral condition for Proteaceae pollen aperture is now considered as round pores (Weston, 2014). *Bellendena* R. Br., and Persoonioideae, which are early diverging members of Proteaceae (Weston, 2014), have racemose inflorescences (Kubitzki *et al.*, 2007), indicating the inflorescence characters ch23 and ch24 cannot be synapomorphic for Platanaceae plus Proteaceae.

Verneda hermaphroditica also has three autapomorphic characters in the reconstructed phylogenetic position: (1) stamens connate (ch33); (2) the presence of five carpels (ch36); and (3) carpels connate except for the styles (ch39).

Four characters common to the two analyses support the position of *V. hermaphroditica* as sister to Platanaceae: (1) one ovule per carpel (ch43) and (2) the small size of the pollen grain (ch56) are synapomorphies with Platanaceae; and (3&4) the inflorescence characters ch23 and ch24 are synapomorphies of the clade Platanaceae plus "Hamamelidales" (Hamamelidoideae through Rhodoleioideae in Fig. 5.3.9) in the unconstrained analysis and of Platanaceae in the constrained analysis. Two characters are autapomorphies or plesiomorphies depending on the analysis: (1) the stigma localized on stylar apex (ch41) is an autapomorphy of *V. hermaphroditica* in the unconstrained analysis and a synapomorphy of Proteales in the constrained analysis with a reversion in Platanaceae; and (2) carpels connate except for the styles (ch39) is a plesiomorphy in the unconstrained analysis and an autapomorphy of *V. hermaphroditica* in the constrained analysis. The presence of five carpels (ch36) and stamens connate (ch33) are autapomorphies in both analyses. The congruence between the two analyses strongly supports the placement of *V. hermaphroditica* as sister to Platanaceae.

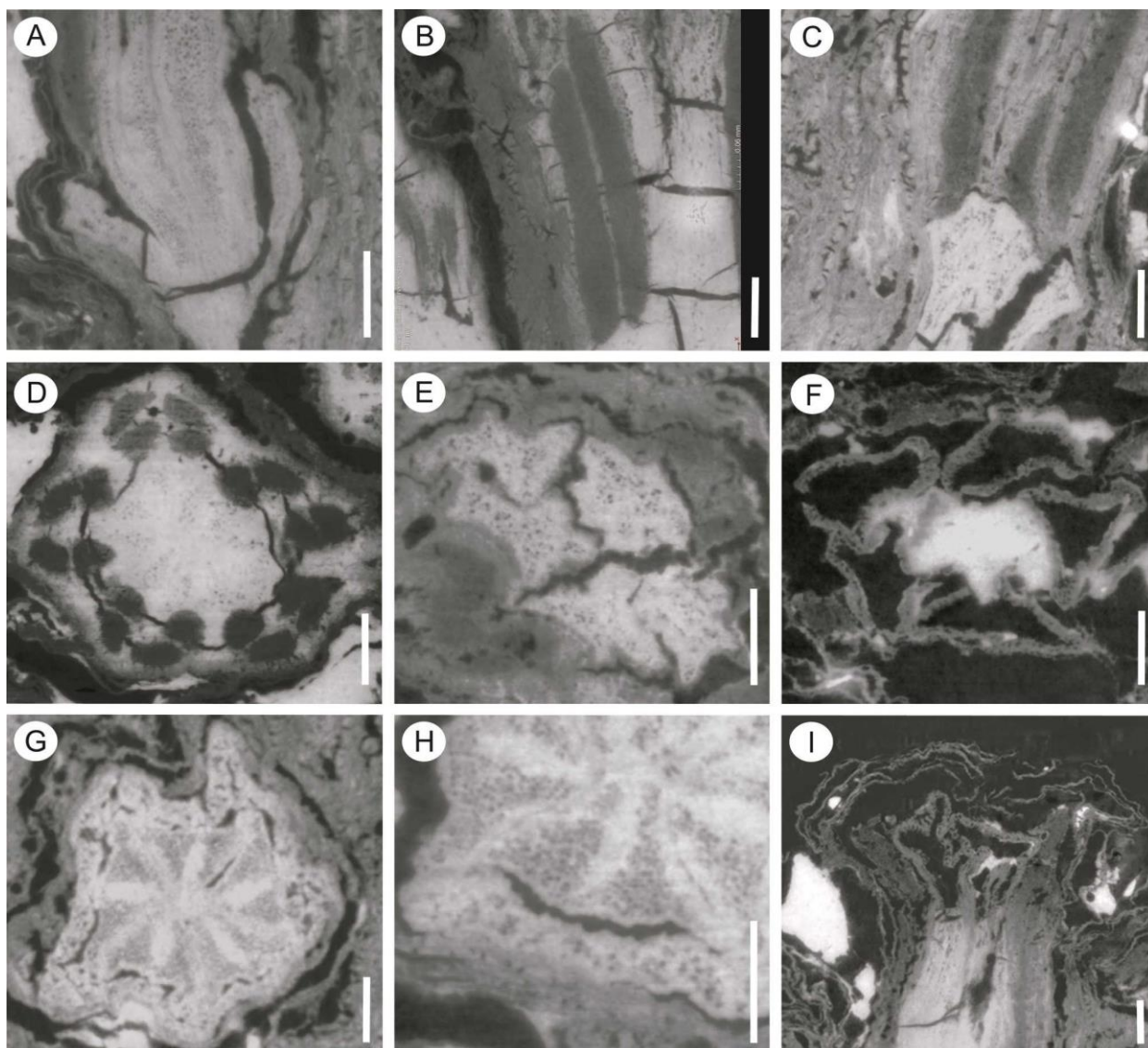


Figure 5.3.4. *Verneda hermaphroditica* gen. et sp. nov., PPC-SRμCT. A, Longitudinal section of a flower showing the insertion of the fused stamen filaments on the flower receptacle. B, Longitudinal section of a flower showing one anther and two pollen sacs. C, Longitudinal section of a flower showing the transition area from the fused filaments to the anthers. D, Transversal section of a flower showing one whorl of five stamens and four pollen sacs per anther. E, Transversal section in the upper part of the gynoecium showing the five well-individualized lobes of the stigma. F, Transversal section in the uppermost part of the gynoecium showing the five well-individualised lobes of the stigma and internal cavities. G, Transversal section in the lower part of a flower showing the fused stamen filaments surrounding the syncarpous gynoecium, each of the five carpels containing a single ovule or seed. H, Transversal section in the lower part of a flower showing details of the carpels. I, Longitudinal section at the top of one flower showing numerous thin layers of tepals and wrinkled cavities in the upper part of the style. Scale bars = 0.1 mm, Voxel size = 0.7 μm. UCBL-FSL 750119 (holotype).

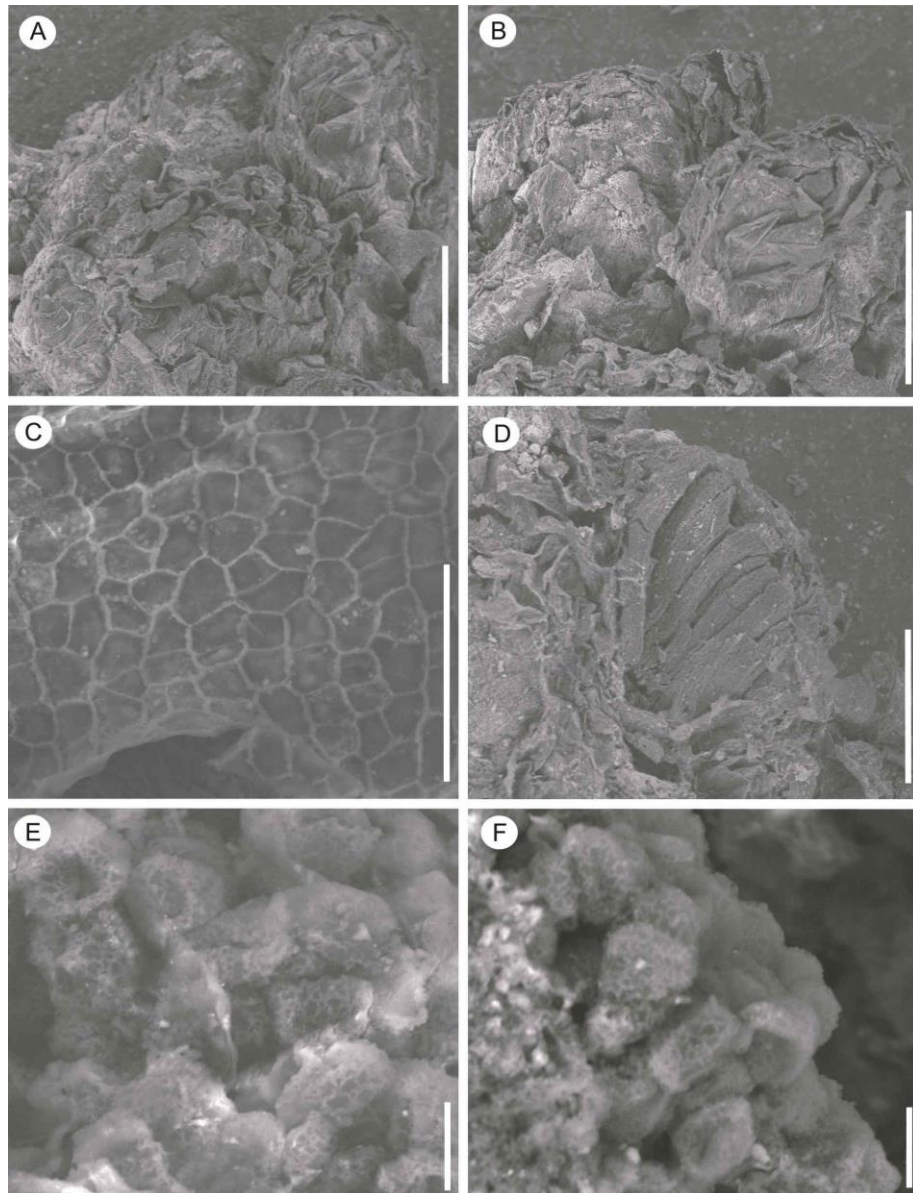


Figure 5.3.5. *Verneda hermaphroditica* gen. et sp. nov., SEM. A–B, Outer view of inflorescences showing tiny flowers with well-developed perianth and several whorls of delicate tepals. C, Inner surface of the perianth cuticle showing polygonal ordinary epidermal cells. D, Broken flower showing elongated anthers. E–F, *In situ* prolate pollen grains with reticulate exine on broken anthers. Scale bars A–B, D = 500 μm ; C, = 50 μm ; E–F = 10 μm . A and C, UCBL-FSL 750125; B, UCBL-FSL 750124; D–F, UCBL-FSL 750121.

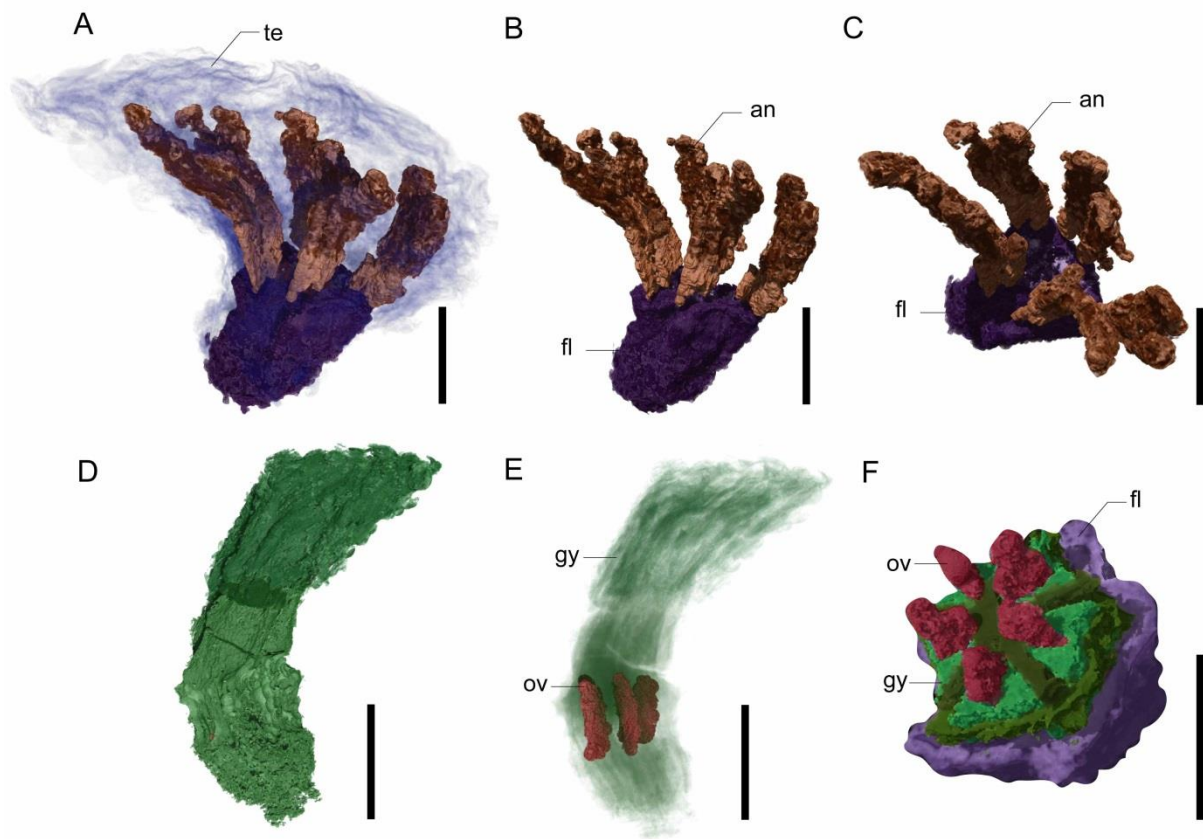


Figure 5.3.6. *Verneda hermaphroditica* gen. et sp. nov., PPC-SR μ CT, 3D rendering. A, Lateral view of a flower showing well-developed perianth and androecium consisting of fused filaments and five anthers. B, Lateral view of androecium consisting of fused filaments with five anthers. C, Top view of androecium consisting of fused filaments with five anthers. D, Lateral view of elongated gynoecium. E, Lateral view of syncarpous gynoecium showing five ovules developed vertically. F, Cross section at the base of the flower, showing fused filaments surrounding syncarpous ovary with five carpels and one ovule developed vertically in each locus, and with axile placentation. te, tepals; fl, fused filaments; an, anthers; gy, gynoecium; ov, ovules or seeds. Scale bars = 0.3 mm; Voxel size = 1.75 μ m. UCBL-FSL 750119 (holotype).

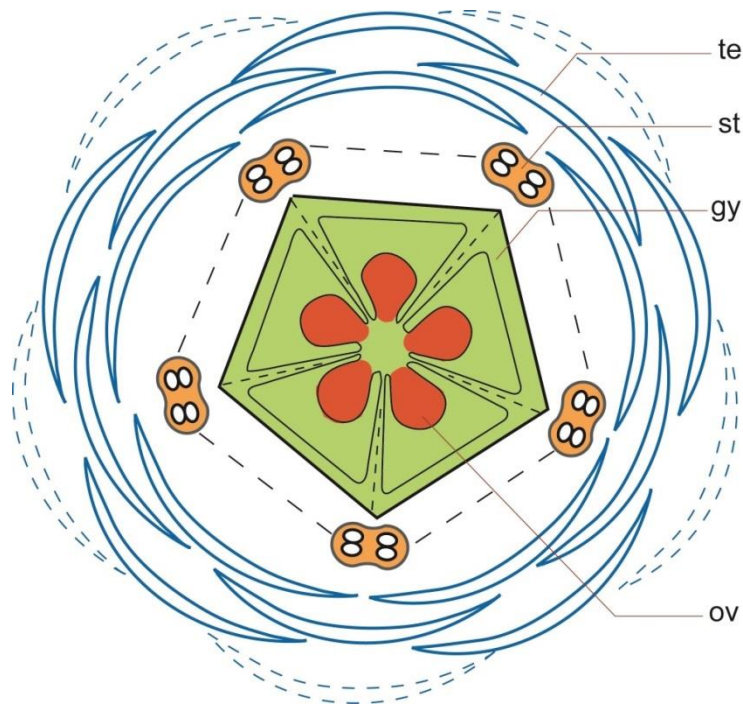


Figure 5.3.7. *Verneda hermaphroditica* gen. et sp. nov., Floral diagram showing at least three whorls of tepals, five fused stamens, a syncarpous gynoecium with five carpels and one ovule in each loculus. te, tepals; st, stamens; gy, gynoecium; ov, ovules or seeds.



Figure 5.3.8. *Verneda hermaphroditica* gen. et sp. nov., reconstruction of one flower in longitudinal section, showing the well-developed perianth with several whorls of tepals, the androecium with elongated anthers on fused filaments, and the syncarpous gynoecium with ovules developed vertically.

DISCUSSION

Verneda hermaphroditica shows a unique combination of floral characters. In both the unconstrained and constrained cladistic analyses, *V. hermaphroditica* appears most closely related to living Platanaceae, sharing sessile flower (ch23), short inflorescence axis (ch24), one ovule per carpel (ch43), and small size of the pollen grain (ch56). *Verneda hermaphroditica* also resembles some fossils assigned to Platanaceae, including in the characters: bisexual flower (ch21), pentamerous perianth (ch26), anther basifixed (ch34), five carpels (ch36), and reticulate pollen grains (ch60). *Verneda hermaphroditica* cannot, however, be included in the Platanaceae because it combines characters (e.g. fused stamen filaments (ch33), eusyncarpous gynoecium (ch39)) that are not found in any other living and fossil Platanaceae.

Inflorescences (ch22) with a radial distribution of flowers around a central receptacle, sessile flowers (ch23) and short inflorescence axis (ch24) show a wide range of size during the Cretaceous. The smallest are from the Turonian of New Jersey and from the Coniacian-Santonian (or maybe Coniacian) of Georgia being less than 1 mm in diameter (Crepet *et al.*, 1992; Magallón-Puebla *et al.*, 1997), and the largest from the Coniacian of Russia being 20 mm in diameter (Maslova & Golovneva, 2000a). The size of *V. hermaphroditica* is close to that of the platanaceous fossil *Friisicarpus dakotensis* Wang, Dilcher, Schwarzwald et Kvaček from the late Albian of Kansas (H Wang *et al.*, 2011), *F. kubaensis* Maslova, Tekleva et Sokolova from the Albian-Cenomanian of Russia (Maslova *et al.*, 2011), *F. sarbaensis* Maslova et Tekleva from the Cenomanian-Turonian of Kazakhstan (Maslova & Tekleva, 2012), and *Platanus quedlinburgensis* Pacltová from the Santonian of Germany (Tschan *et al.*, 2008). The number of flowers in *V. hermaphroditica* is similar to that in *Friisicarpus kubaensis* from the Albian-Cenomanian of Russia (Maslova *et al.*, 2011). In Cretaceous platanoid and hamamelid flower heads, most flowers are 0.5–2.5 mm long (e.g., Friis *et al.*, 1988; Crepet *et al.*, 1992; Crane *et al.*, 1993; Pedersen *et al.*, 1994; Magallón-Puebla *et al.*, 1997; Maslova *et al.*, 2005, 2012). In contrast, *Platanus quedlinburgensis* from the Santonian of Germany has larger flowers, 3.5–6.0 mm long (Tschan *et al.*, 2008; Tekleva & Denk, 2012).

Bisexual flowers (ch21) are rare in Cretaceous Platanaceae. *Ambiplatanus washingtonensis* Mindell, Karafit et Stockey from the Late Cretaceous of Canada was previously the only known taxon of Cretaceous Platanaceae with functionally bisexual flowers (Mindell *et al.*, 2014). Now, with *A. washingtonensis* and *V. hermaphroditica*, it may be more likely that bisexuality was ancestral in Platanaceae. All living representatives of the family are monoecious with functionally unisexual flowers; however, occasionally remnants of the alternative sex are

present in flowers of several *Platanus* species. Plant sex distribution may have changed from bisexual to monocious in relation to the development of anemophily.

Pentamerous flowers (ch26) are common in fossil Platanaceae such as in *Platanocarpus brookensis* Crane, Pedersen, Friis et Drinnan from the Albian of Virginia (Crane *et al.*, 1993; later renamed *Friisicarpus brookensis* by Maslova & Herman, 2006), *Platanocarpus elkneckensis* Pedersen, Friis, Crane et Drinnan from the late Albian of Maryland (Pedersen *et al.*, 1994; later renamed *Friisicarpus elkneckensis* by Maslova & Herman, 2006), and *Friisicarpus kubaensis* from the Albian-Cenomanian of Russia (Maslova *et al.*, 2011). However, flowers of the platanaceous fossil *Quadriplatanus georgianus* Magallón-Puebla, Herendeen et Crane from the Coniacian-Santonian of Georgia, USA are tetramerous (Magallón-Puebla *et al.*, 1997). In living Platanaceae perianth merism is never pentamerous, although pentamery is sometimes observed in the gynoecium (Endress & Igersheim, 1999).

Most Cretaceous Platanaceae have a well-developed perianth organized in several whorls with undifferentiated sepals and petals (Pedersen *et al.*, 1994; Magallón-Puebla *et al.*, 1997; Maslova *et al.*, 2005, 2011, 2012; Maslova & Tekleva, 2012). However, there are a few examples of a differentiated perianth in the Cretaceous fossils. The difference in size between tepals of different whorls, as seen in *V. hermaphroditica*, has been described in some platanaceous fossils such as in *Friisicarpus brookensis* from the early-middle Albian of Virginia (Crane *et al.*, 1993; Maslova & Herman, 2006) and *Platananthus potomacensis* Friis, Crane et Pedersen from the late Albian of Maryland (Crane *et al.*, 1986; Friis *et al.*, 1988). In contrast, in male flowers of living Platanaceae, there are one or two whorls of 3–4(–7) small petals (von Balthazar & Schönenberger, 2009).

The androecium merism (ch31) is somewhat variable in Cretaceous platanoids. As in *V. hermaphroditica*, there is one whorl of five stamens in the platanaceous staminate flowers from the late Albian of Maryland (Crane *et al.*, 1986; Friis *et al.*, 1988). Living Platanaceae only have three to four stamens. Anthers of Cretaceous Platanaceae are tetrasporangiate (Friis *et al.*, 1988; Crane *et al.*, 1993; Pedersen *et al.*, 1994; Magallón-Puebla *et al.*, 1997), as are those of living Platanaceae (Maslova *et al.*, 2012). Cretaceous flowers of platanoids have basifixed stamens (ch34) (Crane *et al.*, 1993; Endress & Friis, 1991; Pedersen *et al.*, 1994; Magallón-Puebla *et al.*, 1996, 1997; Herendeen *et al.*, 1999; Magallón-Puebla *et al.*, 2001). Similarly, living Platanaceae have basifixed stamens. Fusion of stamens (ch33) is extremely rare among Cretaceous flower heads. Flowers of unnamed staminate inflorescences of probable Hamamelidaceae from the Turonian-Coniacian of New Jersey (Crepet *et al.*, 1992) have anther filaments fused into a

hollow cylindrical staminal column, which is very similar to the basally fused stamen filaments of *V. hermaphroditica*. The hamamelidaceous flower *Androdecidua endressii* Magallón, Herendeen et Crane also has basally fused staminal filaments (Magallón-Puebla *et al.*, 2001). However, it is noteworthy that living representatives of Altingiaceae, Hamamelidaceae and Platanaceae show no fusion of filaments. Because our two cladistic analyses indicate that the presence of fused filaments is an autapomorphy of *V. hermaphroditica*, this character does not allow us to conclude whether or not it must be placed in Platanaceae. The smallest pollen grains (ch56) in Cretaceous Platanaceae, less than 8 µm in diameter, have been reported in *Platananthus potomacensis* from the Albian of Maryland (Friis *et al.*, 1988), whilst the largest, up to 22 µm in diameter, are known from *Platanus quedlinburgensis* from the Santonian of Germany (Tschan *et al.*, 2008; Tekleva & Denk, 2012). In living Platanaceae pollen grains are mainly less than 20 µm in diameter.

Reticulate pollen grains (ch 60) are common in Cretaceous flower heads (Crane *et al.*, 1993; Endress & Friis, 1991; Magallón-Puebla *et al.*, 1996, 1997; Magallón-Puebla *et al.*, 2001; Zhou *et al.*, 2001). Lumina of small size are often observed in the reticulate pattern of Cretaceous platanoids. This character is particularly accentuated in *Platanus quedlinburgensis* from the Santonian of Germany (Tschan *et al.*, 2008), and *Platananthus scanicus* Friis, Crane et Pedersen from the Santonian-Campanian of Sweden (Friis *et al.*, 1988), which have finely reticulate pollen grains. Living Platanaceae have reticulate pollen grains (Zavada & Dilcher, 1986; Friis *et al.*, 2011).

Five carpels (ch36) have usually been described in the Cretaceous Platanaceae such as *Friisicarpus brookensis* from the early-middle Albian of Virginia (Crane *et al.*, 1993), and *Friisicarpus sarbaensis* from the Cenomanian-Turonian of western Kazakhstan (Maslova & Tekleva, 2012). In contrast, the pistillate flowers of *Quadriplatanus georgianus* from the Coniacian-Santonian of Georgia, USA have two whorls of four carpels (Magallón-Puebla *et al.*, 1997). *Sarbaicarpa* Maslova from the Cenomanian-Turonian of Kazakhstan and the pistillate flower head *Kasicarpa* Maslova, Golovneva et Tekleva from the Turonian of Russia, which Maslova *et al.* (2005) and Maslova (2009) considered to have affinities with both Hamamelidaceae and Platanaceae, are unicarpellate (Maslova *et al.*, 2005; Maslova, 2009). Living Platanaceae usually have five or more carpels, rarely three.

In contrast to *V. hermaphroditica*, the gynoecium is apocarpous (ch39) in living Platanaceae (Watson & Dallwitz, 1992). A single seed (ch43) develops in each carpel in both *V.*

hermaphroditica and living Platanaceae. However, it should be noted that living *Platanus* sometimes has a second ovule that aborts (Endress & Igersheim, 1999). As in *V. hermaphroditica*, vertical development of ovules occurs in the carpels of living Platanaceae (Endress, 1993). Overall, the combination of characters seen in *V. hermaphroditica*, some of them unique, is highly significant for the evolution and systematics of early eudicots. Early Platanaceae or an ancestral group formed by *V. hermaphroditica* plus Platanaceae had a higher diversity of characters in the Cretaceous fossils. This provides potential keys for resolving the course of character evolution. In the future, the findings of unexpected character combinations in fossils may lead to new interpretations in character evolution of angiosperms (Mohr & Bernardes-de-Oliveira, 2004; Mohr *et al.*, 2013).

Figure 5.3.9. Tree obtained with the unconstrained analysis. $\Rightarrow$

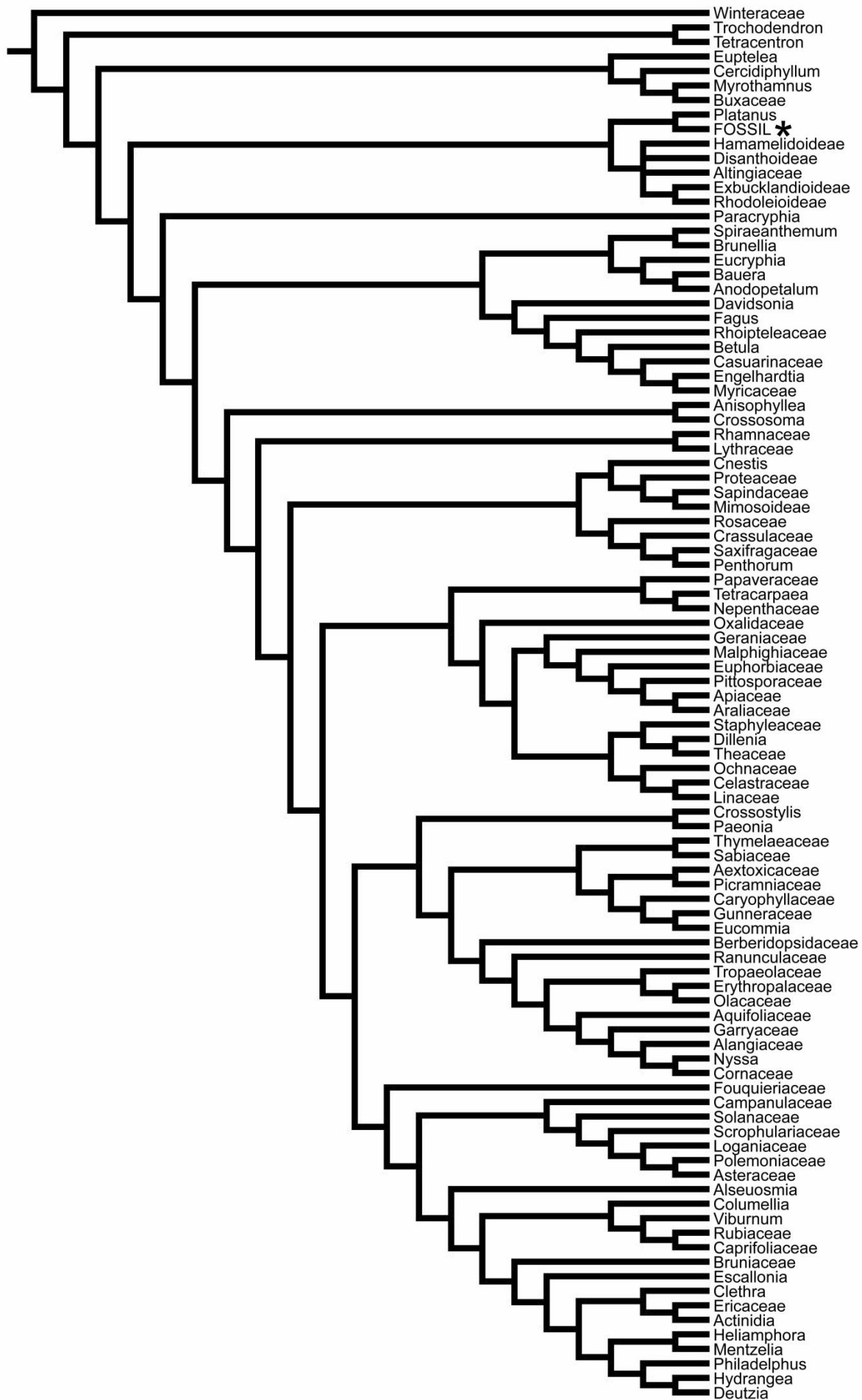
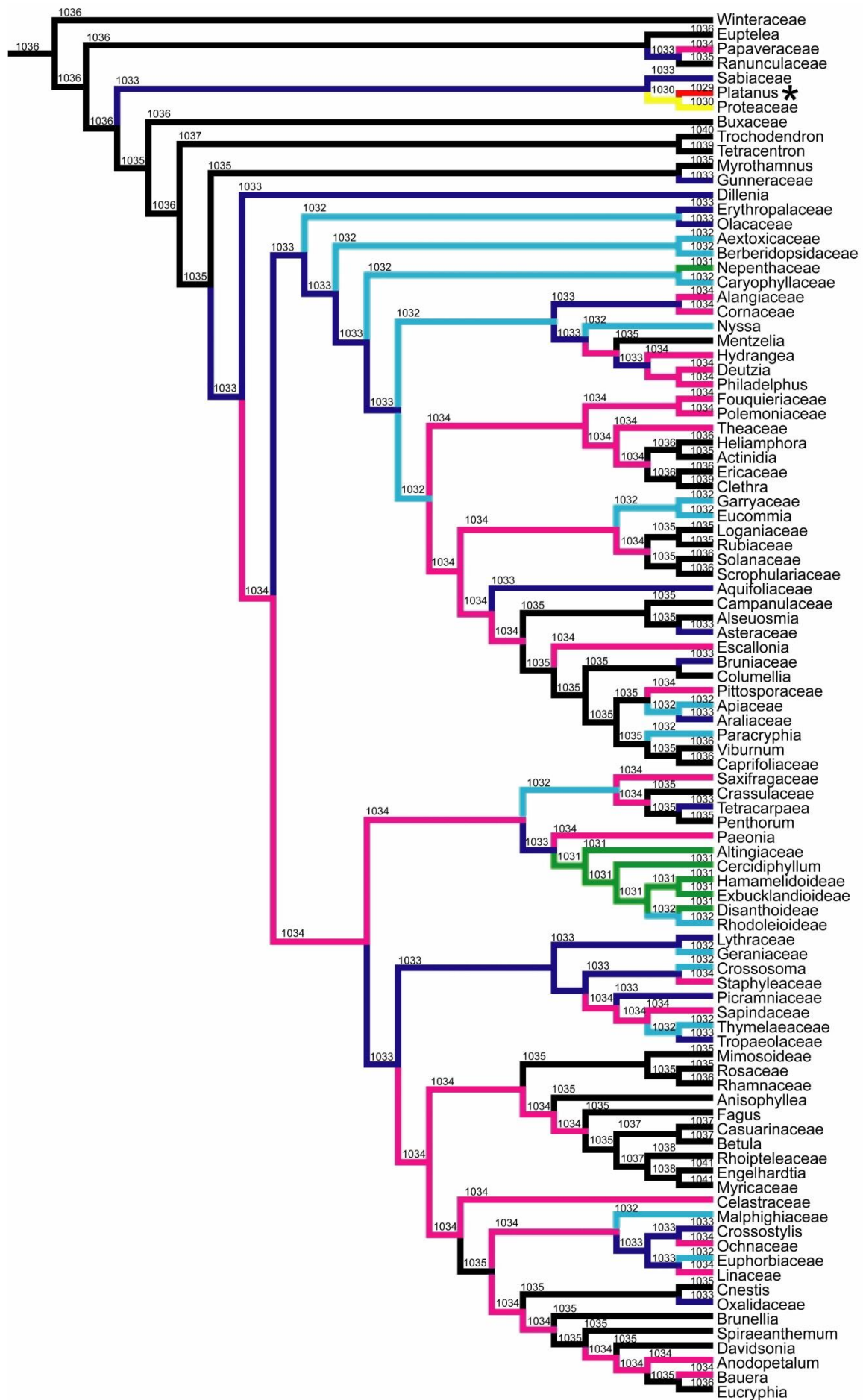


Figure 5.3.10. Tree obtained in the constrained analysis. Number of steps under parsimony that is required for attachment of *Verneda hermaphroditica* to corresponding branches is indicated by color code. The asterisk indicates the position of the fossil. $\Rightarrow$



APPENDIX 1: Taxa and characters

The choice of the taxa and characters is based on Hufford (1992). The taxa and characters not included in Hufford (1992) are marked with an asterisk (*). “H” indicates the character number in Hufford (1992). The matrix is completed combining several sources. References are indicated for each group of characters. When a source concerns a specific taxon, it is indicated in the taxa list.

Recent taxa

1. Winteraceae
2. *Euptelea* Siebold et Zucc. (Eupteleaceae)
3. *Papaveraceae
4. *Ranunculaceae
5. *Sabiaceae; see Wanntorp & Ronse De Craene (2007) for characters in group III; Furness *et al.* (2007) for characters in Group V
6. *Platanus* L. (Platanaceae); see Denk & Tekleva (2006) for characters in Group V
7. Proteaceae
8. *Trochodendron* Siebold et Zucc. (Trochodendraceae)
9. *Tetracentron* Oliv. (Trochodendraceae)
10. Buxaceae (*Buxus* L. and *Pachysandra* Siebold et Zucc.)
11. *Gunneraceae; see Wilkinson (2000) for characters in Groups I–III; Fuller & Hickey (2005) for characters in Groups I, III, and V; Wanntorp & Ronse De Craene (2005) for characters in Group III
12. *Myrothamnus* Welw. (Myrothamnaceae)
13. *Dillenia* L. (Dilleniaceae)
14. *Erythropalaceae
15. *Olacaceae; see Maguire *et al.* (1974) for characters in Group V
16. *Aextoxicaceae; see Carlquist (2003) for characters in Group II
17. *Berberidopsidaceae; see Carlquist (2003) for characters in Group II; Ronse De Craene (2004) for characters in Group III
18. *Caryophyllaceae
19. Nepenthaceae
20. Fouquieriaceae
21. Polemoniaceae

22. Theaceae
23. *Actinidia* Lindl. (Actinidiaceae)
24. *Heliamphora* Benth. (Sarraceniaceae)
25. *Clethra* L. (Clethraceae)
26. Ericaceae
27. Cornaceae
28. Alangiaceae (*Alangium* Lam. and *Conostigma* Bloemb.)
29. *Nyssa* L. (Nyssaceae)
30. *Mentzelia* L. (Loasaceae)
31. *Hydrangea* L. (Hydrangeaceae)
32. *Deutzia* Thunb. (Hydrangeaceae)
33. *Philadelphus* L. (Hydrangeaceae)
34. **Eucommia* Oliv. (Eucommiaceae); see Zhang *et al.* (1990) for characters in Groups III, IV–V; Zhang *et al.* (1998) for characters in Group V
35. Garryaceae
36. Rubiaceae
37. Loganiaceae
38. Solanaceae
39. Scrophulariaceae
40. *Aquifoliaceae
41. Campanulaceae
42. *Alseuosmia* A. Cunn. (Alseuosmiaceae)
43. Asteraceae
44. *Escallonia* Mutis ex L.f. (Escalloniaceae)
45. Bruniaceae
46. *Columellia* Ruiz & Pav. (Collumelliaceae)
47. Apiaceae
48. Araliaceae
49. Pittosporaceae
50. *Viburnum* L. (Adoxaceae)
51. Caprifoliaceae
52. *Paracryphia* Baker f. (Paracryphiaceae)
53. Saxifragaceae

54. Crassulaceae
55. *Penthorum* L. (Penthoraceae)
56. *Tetracarpaea* Hook. (Tetracarpaeaceae)
57. *Paeonia* L. (Paeoniaceae)
58. Altingiaceae
59. *Cercidiphyllum* Siebold et Zucc. (Cercidiphyllaceae)
60. Disanthoideae
61. Rhodoleioideae
62. Hamamelidoideae
63. Exbucklandioideae
64. *Geraniaceae; see Perveen & Gaiser (1999) for characters in Group V
65. Lythraceae
66. Staphyleaceae
67. *Crossosoma* Nutt. (Crossosomataceae)
68. *Picramniaceae
69. Sapindaceae
70. *Tropaeolaceae; see Ronse De Craene & Smets (2001) for characters in Group III
71. *Thymelaeaceae; see Bredenkamp & Van Wyk (1996) for characters in Group V
72. Mimosoideae
73. Rosaceae
74. Rhamnaceae
75. *Anisophyllea* R. Br. ex Sabine (Anisophylleaceae)
76. *Fagus* L. (Fagaceae)
77. *Betula* L. (Betulaceae)
78. Casuarinaceae
79. Rhoipteleaceae
80. Myricaceae
81. *Engelhardtia* Lesch. ex Blume (Juglandaceae)
82. Celastraceae
83. Malpighiaceae
84. Ochnaceae
85. *Crossostylis* J.R.Forst. & G.Forst. (Rhizophoraceae)
86. Linaceae

87. Euphorbiaceae
88. Oxalidaceae
89. *Cnestis* Jurr. (Connaraceae)
90. *Brunellia* Ruiz & Pav. (Brunelliaceae)
91. *Spiraeanthemum* A. Gray (Cunoniaceae)
92. *Anodopetalum* A. Cunn. ex Endl. (Cunoniaceae)
93. *Davidsonia* F. Muell. (Davidsoniaceae)
94. *Eucryphia* Cav. (Eucryphiaceae)
95. *Bauera* Banks ex Andrews (Baueraceae)
96. *Verneda hermaphrodica* (FOSSIL)

Characters

Group I (vegetative structures and stomatal apparatus); see Watson & Dallwitz (1992), Doyle & Endress (2000, 2010), Judd *et al.* (2002), Spichiger *et al.* (2002), Endress & Doyle (2009), Takhtajan (2009), and Botineau (2010):

- 1 (H1). Nodes (0) trilacunar, (1) unilacunar, (2) multilacunar.
- 2 (H2). Leaf arrangement (0) alternate, (1) opposite, (2) whorls.
- 3 (H3). Leaf morphology (0) simple, (1) compound.
- 4 (H4). Asciliate leaves (0) absent, (1) present.
- 5 (H5). Stipules (0) absent, (1) present.
- 6 (H6). Venation (0) pinnate, (1) actinodromous, (2) pinnate but with basal concentration of laterals.
- 7 (H7). Secondary veins (0) brochidodromous, (1) craspedodromous, (2) semicraspedodromous, (3) camptodromous.
- 8 (H8). Stomata (0) anomocytic, (1) laterocytic, (2) paracytic, (3) encyclocytic.
- 9 (H9). Reproductive short shoots with only a single leaf (0) absent, (1) present.

Group II (wood); see Metcalfe & Chalk (1957), Carlquist (1984), Watson & Dallwitz (1992), Doyle & Endress (2000, 2010), and Ronse De Craene (2010):

- 10 (H10). Conducting elements (0) only tracheids, (1) vessels or vessels and tracheids.
- 11 (H11). Vessel element perforations (0) all scalariform with many bars (>20), (1) all or most simple and those with few bars (<20), (2) all or most simple and those that are scalariform with few bars.
- 12 (H12). Vessel element length (0) long (most $>1000\text{ }\mu\text{m}$), (1) moderate (600-1000 μm), (2) short (most $<600\text{ }\mu\text{m}$).
- 13 (H13). Vessel element diameter (0) narrow (most $<60\text{ }\mu\text{m}$), (1) moderate (60-100 μm), (2) wide (most $>100\text{ }\mu\text{m}$).
- 14 (H14). Intervessel pitting (0) scalariform, (1) scalariform-opposite, (2) opposite, (3) opposite-alternate, (4) alternate.
- 15 (H15). Vessel distribution (0) solitary, (1) mostly solitary with some clusters and some pairs and/or radial multiples, (2) mostly radial multiples and clusters with few solitary.
- 16 (H16). Imperforate element (0) only true tracheids, (1) true tracheids and fiber-tracheids, (2) only fiber-tracheids, (3) fiber-tracheids and libriform fibers, (4) only libriform fibers, (5) variable with true tracheids, fiber-tracheids and libriform fibers.
- 17 (H17). Imperforate element length (0) long (most $>1500\text{ }\mu\text{m}$), (1) moderate (most 500-1500 μm), (2) short (most $<500\text{ }\mu\text{m}$).
- 18 (H18). Type of rays (0) heterogeneous type I, (1) heterogeneous type IIA, (2) heterogeneous type IIB, (3) heterogeneous type III, (4) paedomorphic type I, (5), paedomorphic type II, (6) paedomorphic type III, (7) homogeneous type I.
- 19 (H19). Ray with secretory canals (0) absent, (1) present.
- 20 (H20). Rays cells with gum deposits (0) absent, (1) present.

Group III (sex, inflorescences, and flowers); see Cronquist (1981), Watson & Dallwitz (1992), Doyle & Endress (2000, 2010), Judd *et al.* (2002), Spichiger *et al.* (2002), Bhattacharyya (2005), Kubitzki *et al.* (2007), Endress & Doyle (2009), Takhtajan (2009), and Botineau (2010):

21 (H21). Plant sex distribution (0) bisexual, (1) monoecious, (2) dioecious.

22. *Inflorescence (0) absent, (1) present.

23. *Flower (0) sessile, (1) pedunculate.

24. *Inflorescence axis (0) short, (1) long.

25 (H22). Floral phyllomes (0) monocyclic, (1) dicyclic.

26 (H23). Perianth merism (0) numerous and helical, (1) pentamerous, (2) tetramerous, (3) few and variable.

27 (H24). Calyx connation (0) absent, (1) present.

28 (H25). Corolla connation (0) absent, (1) present.

29 (H26). Hypanthium (0) absent, (1) present.

30 (H27). Nectary (0) absent, (1) abaxial gynoecial surface, (2) disc, (3) perianth.

31 (H28). Androecium pattern and merism (0) helical polyandry, (1) haplostemony, (2) complex polyandry with 11-20 stamens, (3) complex polyandry with >20 stamens, (4) diplostemony, (5) centrifugal polyandry.

32 (H29). Epipetalous stamens (0) absent, (1) present.

33. *Stamens (0) connate, (1) free.

34 (H30). Anther insertion (0) basifixed, (1) dorsifixed.

35 (H31). Stomial pattern (0) no bifurcations ("linear"), (1) bifurcated proximally and/or distally.

36 (H32). Carpel number (0) > five, (1) five, (2) four, (3) three, (4) two, (5) one, (6) variable one-five.

37 (H33). Carpel insertion (0) superior, (1) only extreme base inferior, (2) basal half inferior, (3) mostly to completely inferior.

38 (H34). Carpel stipitation (0) absent, (1) present.

39 (H35). Carpel connation (0) distinct, (1) base of ovaries connate, (2) ovaries completely connate and base of styles may be connate, (3) ovaries and styles completely connate.

40 (H36). Style (0) eccentric peak of ovary, (1) intercalated to each other, (2) absent.

41 (H37). Stigma position (0) decurrent, (1) localized on stylar apex.

42 (H38). Placentation (0) marginal and /or axile, (1) axile-apical, (2) axile-basal, (3) parietal.

43 (H39). Ovules per carpel (0) many (>10), (1) few and variable (1-10), (2) strictly one, (3) strictly two, (4) one per gynoecium (with more than one carpel).

44 (H40). Orthotropous ovules (0) absent, (1) present.

45 (H41). Integument number (0) two, (1) one.

46 (H42). Nucellus (0) crassinucellate, (1) tenuinucellate.

47 (H43). Entrance of pollen tube (0) porogamy, (1) chalazalogamy.

48 (H44). Endosperm formation (0) cellular (1) nuclear.

49 (H45). Endosperm persistence (0) persists and copious, (1) persists but scanty, (2) does not persist.

Group IV (chemistry); see Watson & Dallwitz (1992):

50 (H46). Iridoids (0) absent, (1) present.

51 (H47). Polyacetylenes (0) absent, (1) present.

52 (H48). Myricetin (0) absent, (1) present.

53 (H49). Ellagic acid (0) absent, (1) present.

54 (H50). Proanthocyanins (0) absent, (1) present.

55 (H51). Oil cells (0) absent, (1) present.

Group V (Pollen); see Erdtman (1986), Zavada & Dilcher (1986), Watson & Dallwitz (1992), Hesse *et al.* (2009), Endress & Doyle (2009), Takhtajan (2009), and Doyle & Endress (2010):

56 (H52). Pollen size (0) most 20-30 μm or $>30 \mu\text{m}$, (1) most $< 20 \mu\text{m}$.

57 (H53). Aperture length: width ratio (0) 1:1, (1) 2/3:1, (2) $>3:1$.

58 (H54). Ectoaperture termini, (0) rounded, (1) pointed.

59 (H55). Endoaperture (0) absent, (1) present.

60 (H56). Primary tectal sculpture (0) reticulate, (1) striate, (2) clavate, (3) rugate, (4) spinulose/scabrate, (5) vermiform, (6) psilate, (7) verrucate, (8) foveolate.

61 (H57). Secondary tectal sculpture (0) smooth, (1) papillate.

62 (H58). Tectal structure (0) columellate, (1) granular (poorly developed columellae).

63 (H59). Tectal perforations (0) semitectate, (1) tectate perforate, (2) imperforate.

Group VI (fruits); see Watson & Dallwitz (1992), Judd *et al.* (2002), Spichiger *et al.* (2002), Takhtajan (2009), and Botineau (2010):

64 (H60). Fruit type (0) follicle or septicidal capsule, (1) loculicidal capsule, (2) nut or samaroid nutlet (achene), (3) fleshy (berry).

SOUS-CHAPITRE V.4.

INFLORESCENCES ET FRUITS DE *MAULDINIA* SP. (LAURACEAE)

Inflorescences of *Mauldinia* sp. (Lauraceae) and associated
fruits from the Cenomanian of Languedoc Roussillon,
France

*Jean-David Moreau, Bernard Gomez, Véronique Daviero-Gomez, Didier
Néraudeau, Paul Tafforeau*

Manuscrit en préparation pour le journal :
Cretaceous Research

Résumé : Des inflorescences attribuées à *Mauldinia* (Lauraceae) sont décrites dans le faciès Paulétien (Cenomanian moyen) du Gard, Languedoc-Roussillon, Sud-Est de la France. Il s'agit de la première occurrence du genre dans cette partie de l'Europe. *Mauldinia* sp. est décrite à partir de pédoncules et d'unités latérales. De minces pédoncules isolés montrent des cicatrices arrangées de manière spiralée et portent rarement des unités latérales. Les unités latérales isolées correspondent à des structures en forme de cladode qui présentent jusqu'à sept cicatrices de fleurs ou fruits. Quelques fruits isolés ont été découverts associés avec les pédoncules et les unités latérales. Les fruits sont ovoïdes et contiennent une unique graine allongée. Le péricarpe montre un épicarpe, un mésocarpe et un endocarpe. La graine est composée de deux cotylédons contenant des cellules de réserve très développées. *Mauldinia* sp. du Gard diffère des autres espèces de *Mauldinia* par la longueur des entrenœuds au niveau des pédoncules et par la forme des unités latérales. Les données sédimentologiques et paléontologiques suggèrent que *Mauldinia* sp. du Gard vivait dans un environnement littoral protégé et aux influences marines limitées. Cette découverte apporte de nouvelles informations sur le registre des angiospermes crétacées encore peu documenté en France. Cette occurrence de *Mauldinia* dans le Gard confirme la large dispersion du genre dans les environnements marginaux littoraux pendant le Crétacé moyen.

Abstract: Inflorescences of *Mauldinia* (Lauraceae) are described from the middle Cenomanian Pauletian facies of Gard, Languedoc-Roussillon, south-eastern France. This is the first record of the genus from this part of Europe. *Mauldinia* sp. is described based on peduncles and lateral units. Isolated, slender peduncles show spirally arranged scars or rarely attached lateral units. Isolated lateral units consist of cladode-like structures showing up to seven flower/fruit scars. Some isolated fruits were found associated with peduncles and lateral units. Fruits are ovoid fruits contain a single, elongated seed. The pericarp consists of epicarp, mesocarp and endocarp. The seed consists of two cotyledons containing well-developed reserve cells. *Mauldinia* sp. from Gard differs from known *Mauldinia* species by having longer internodes along the peduncle and by the shape of the lateral units. Sedimentological and paleontological evidence suggests that *Mauldinia* sp. from Gard grew in a protected, littoral environment with limited marine influence. This report provides new information to the relatively poorly known Cretaceous record of angiosperms in France. The occurrence of *Mauldinia* in the lower Upper Cretaceous of Gard corroborates the widespread occurrence of the genus in marginal-littoral environments during the mid-Cretaceous.

INTRODUCTION

The family Lauraceae has a long fossil history with the earliest record extending back to the early-middle Albian (von Balthazar *et al.*, 2007; Friis *et al.*, 2011). One of the earliest members of the family is the extinct genus *Mauldinia* Drinnan, Crane, Friis et Pedersen with four species from the mid Cretaceous: *M. mirabilis* from the Cenomanian of Maryland, USA (Drinnan *et al.*, 1990), *M. bohémica* from the Cenomanian of Czech Republic (Eklund & Kvaček, 1998), *M. hirsuta* from the Cenomanian-Turonian of Kazakhstan (Frumin *et al.*, 2004), and *M. angustiloba* from the middle Cretaceous of Germany (Viehofen *et al.*, 2008). A further, unassigned *Mauldinia* was reported from the Santonian of Georgia, USA (Herendeen *et al.*, 1999). *Mauldinia* is known from fragments of inflorescences, complete flowers and fruits. The flowers are sessile on bilobed lateral units that are spirally arranged along elongated axes (Drinnan *et al.*, 1990). They show distinct lauraceous affinity by their bisexual and trimerous flowers with well-developed perianth, paracytic stomata, oil cells, several whorls of fertile stamens as well as staminal appendages, valvate anther dehiscence and a monocarpellate, superior ovary with a single, pendulous anatropous ovule (Drinnan *et al.*, 1990; Viehofen *et al.*, 2008).

Recently, lower Upper Cretaceous (Cenomanian) coaly clays from Gard, Languedoc Roussillon, south-eastern France, have yielded abundant angiosperm-dominated floras with numerous remains of inflorescences and flowers. These reproductive structures provide a new possibility to study the diversity and paleoenvironment of early Laurasian angiosperms in this part of Europe where they were previously poorly known. Among the fossils are well-preserved inflorescence fragments of *Mauldinia* and associated fruits. Here, we compare this additional fossil material with species of *Mauldinia* reported previously from other regions and discuss paleoenvironmental conditions of the genus in south-eastern France.

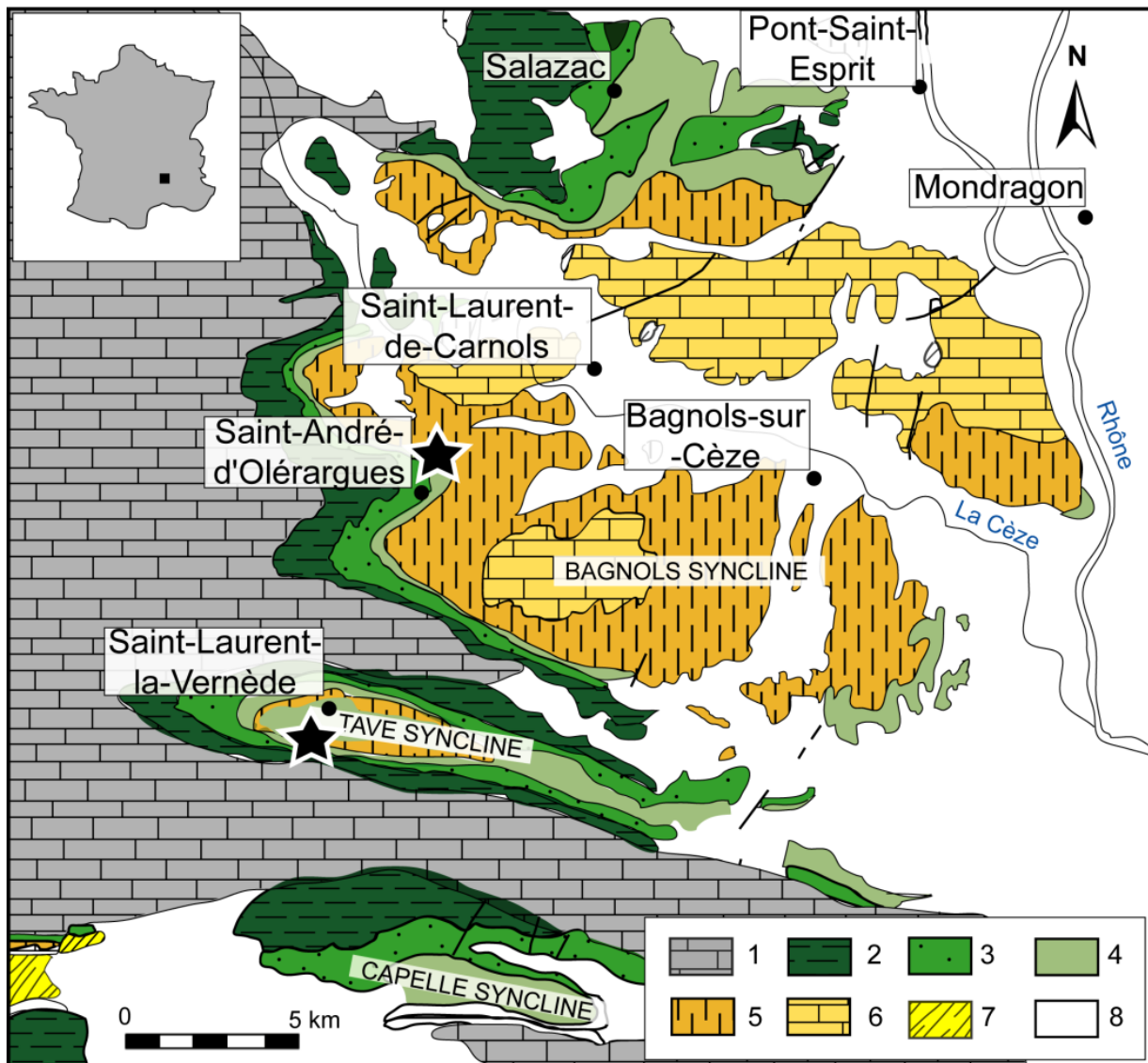


Figure 5.4.1. Geological map of the western Vocontian basin (modified from Ducreux, 1982). The stars indicate the two fossil localities of Saint-André-d'Olérargues and Saint-Laurent-la-Vernède. 1, Urgonian; 2, Aptian; 3, Albian; 4, Cenomanian; 5, Turonian; 6, Coniacian; 7, Santonian; 8, Cenozoic.

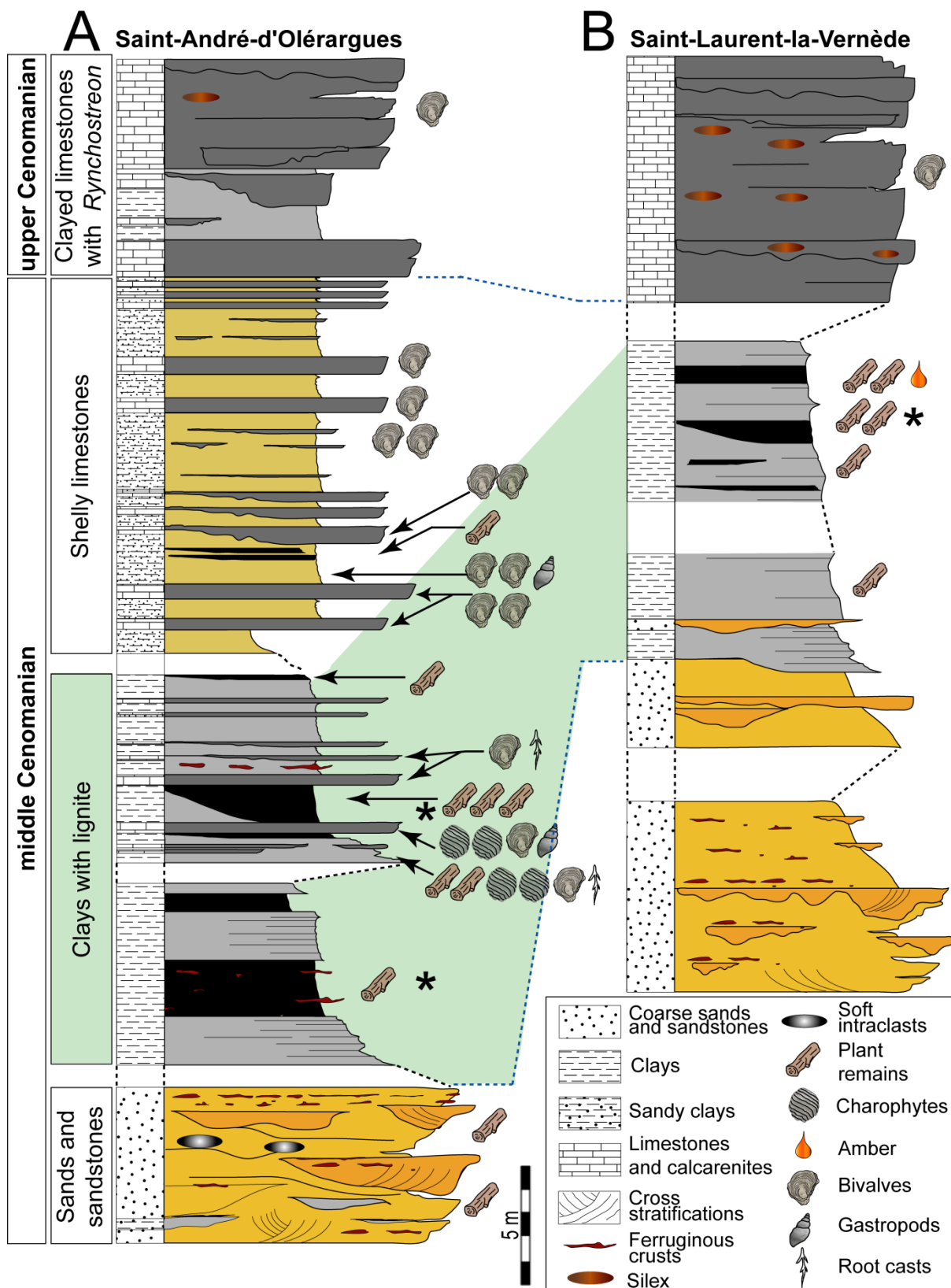


Figure 5.4.2. Two stratigraphic sections from the middle Cenomanian. A, synthetic log of the locality of Saint-André-d'Olérargues. B, synthetic log of the locality of Saint-Laurent-la-Vernède. Stars indicate the plant beds studied.

GEOLOGICAL SETTING

The clayey beds containing the plant mesofossils described here were collected near the villages of Saint-Laurent-la-Vernède and Saint-André-d'Olérargues, Gard, Languedoc Roussillon, south-eastern France (Fig. 5.4.1). The two villages are located in the western part of the Vocontian basin in the Tave and Bagnols synclines respectively. Regionally, the Cenomanian is divided into four lithostratigraphic units (Dumas, 1877; Ducreux, 1982): (1) green sandstones with Orbitolinidae foraminifers, (2) ferruginous sandstones of the Tavian facies, (3) limestones and sandstones with coaly clay of the Pauletian facies, and (4) locally silicified limestones with *Rhynchostreon* oysters. The plant fossils were found in the Pauletian facies that is middle Cenomanian in age based on palynology (Ducreux & Gaillard, 1986). This facies is lenticular and locally up to 50 metres thick (Sornay, 1950; Parron, 1975).

At Saint-Laurent-la-Vernède and Saint-André-d'Olérargues the middle Cenomanian consists of: (i) basal yellow to rubefied lenticular channelized sandstones and variegated sands showing cross stratifications, trunk imprints and abundant ferruginous crusts; (ii) grey to brown clays with lenticular lignitic beds and clayey to sandy limestones, locally yielding plant remains such as wood, cuticles and abundant charophyte fructifications, amber and rare shelly beds; and (iii) shelly sandy clays and calcarenites yielding bivalves and some foraminifers at the top of the formation (Ducreux, 1989) (Fig. 5.4.2). The shelly sandy clays and calcarenites were only observed at Saint-André-d'Olérargues. The Pauletian facies contains mixed assemblages of freshwater, mesohaline and marine faunas, as well as continental plant debris and *in situ* root casts (Defretin, 1943; Ducreux, 1982; Ducreux & Gaillard, 1986; Malartre, 1994). Ducreux (1982) and Ducreux & Gaillard (1986) reported a few impressions of gymnosperm leafy shoots and angiosperm leaves from the Pauletian near Saint-Laurent-de-Carnols and Salazac, Gard. The palynology indicates that ferns and gymnosperms dominate, whereas angiosperms are represented by a few tricolpate pollen grains (Ducreux, 1982; Ducreux & Gaillard, 1986). Several types of angiosperm wood and one fragment of a well-preserved staminate inflorescence have been reported from the Pauletian of Gard (Philippe *et al.*, 2008; Girard *et al.*, 2012; Moreau *et al.*, 2014a).

MATERIAL AND METHODS

Most of the mesofossils are from the Saint-Laurent-la-Vernède locality. The collection includes more than one hundred specimens of well-preserved, but more or less disarticulated, inflorescence fragments of inflorescence axes, lateral inflorescence units and isolated fruits. The specimens are coalified with well-preserved cuticles. They are housed in the collections of the Université Lyon 1 (Claude Bernard) under the prefix UCBL-FSL. The clay was soaked in a much diluted solution of hydrogen peroxide (30%) and water for a few hours. The disaggregated sediment was then washed with tap water through a column of sieves (1.0 mm, 0.5 mm and 0.1 mm meshes). The fossils were picked out by naked eye or under a stereomicroscope Leica MZ12.5. Photographs were taken with a Canon EOS-60D camera mounted on a stereomicroscope Olympus SZX10. SEM micrographs were taken using a Phenom scanning electron microscope. Specimens were further examined using propagation phase-contrast X-ray synchrotron microtomography (PPC-SR μ CT; Tafforeau *et al.*, 2006) at the ID19 Tomography-Microtomography beamline at the European Synchrotron Radiation Facility (ESRF), Grenoble, France. This non-destructive technique was demonstrated a powerful approach in the study of plant mesofossils (Feist *et al.*, 2005; Friis *et al.*, 2007, 2009, 2010, 2011, 2013, 2014; von Balthazar *et al.*, 2007; Scott *et al.*, 2009; Friis & Pedersen, 2011; Heřmanová *et al.*, 2011; Moreau *et al.*, 2014a, b, c). To ensure sufficient coherence of the X-ray beam for high quality propagation phase contrast imaging the distance between the tomographic device and the source was set at 145 m. The radiographs were acquired using a beam set at an energy of 18–20 keV delivered by a U17.6 undulator and a gap of 18 mm. No filter was used. A propagation distance of 20–50 mm between the specimen and the detector was set to optimize the phase contrast effect in edge detection mode. The detector was based on a GGG (gadolinium gallium garnet) crystal scintillator 10 μ m thick coupled with a FReLoN e2V CCD camera developed at the ESRF (Labiche *et al.*, 2007), through a microscope system that resulted in an isotropic voxel of 0.7 μ m side. Scans were performed using 2500–5000 projections in continuous rotation mode over 360°, with an exposure time of 0.15–0.20 s per projection. The center of rotation was put on the right side of the radiographs (half-acquisition mode) to extend the field of view laterally. The reconstruction of PPC-SR μ CT scans and the three dimensional analysis were performed using protocol described in Moreau *et al.* (2014a).

SYSTEMATIC DESCRIPTION

Order: Laurales Perleb, 1826

Family: Lauraceae Jussieu, 1789

Genus: *Mauldinia* Drinnan, Crane, Friis et Pedersen, 1990

Type species. *Mauldinia mirabilis* Drinnan, Crane, Friis et Pedersen, 1990

Mauldinia sp. (Figs. 5.4.3–5.4.8)

Material. UCBL-FSL 750089 to UCBL-FSL 750118.

Occurrence. The villages of Saint-Laurent-la-Vernède and Saint-André-d'Olérargues, Gard, south-eastern France.

Stratigraphic horizon. Coaly clay of the Pauletian facies; middle Cenomanian (lower Upper Cretaceous).

Description

Inflorescence. The fossil material consists of inflorescence fragments with inflorescence axes bearing spirally arranged lateral units that are mostly detached and found isolated in the mesofossil assemblage (Fig. 5.4.3). The largest fragment is an axis, 6 mm long, with four scars of lateral units (Fig. 5.4.3A). The axis is rounded to triangular in transversal section and 0.4–(0.8)–1.1 mm in diameter. The lateral units are widely spaced along the axis with internodes ranging between 1.5–(1.8)–2.1 mm. They are subtended by a short, sessile and ovate scale-like bract, 0.5–(1.0)–1.4 mm long and 0.3–(0.6)–1.1 mm wide (Figs. 5.4.3B–D, 5.4.4A). Bracts are persistent whereas the lateral units are deciduous and when detached leave a circular to oval scar, 0.4–(0.6)–1.0 mm in diameter, and with a thickened rim (Fig. 5.4.3B–D). The cuticle of the axis is 13.3–(16.5)–21.0 µm thick. The outer surface is usually smooth, in some areas with distinct

cell outlines (Fig. 5.4.4B–C). Ordinary epidermal cells are polygonal, 6.7–(14.0)–22.6 μm long, 5.9–(11.5)–16.4 μm wide, and arranged in longitudinal rows (Fig. 5.4.4B, D). Anticlinal walls are straight to curved, 0.7–(1.2)–1.5 μm thick. Near the scars, epidermal cells are less regular in shape.

Lateral units are attached to the inflorescence axis of some specimens and in one specimen a lateral bud is still attached (Fig. 5.4.3E–J). Lateral units develop from axillary buds, and form an acute angle with the axis. They are bilobed, dorsiventrally flattened, and glabrous (Fig. 5.4.5A–F), 1.5–(2.2)–3.2 mm long and 1.9–(2.9)–3.6 mm wide. The adaxial surfaces are concave with scars from flowers or fruits. The lobes are roughly oval and irregular in outline, 1.3–(2.0)–3.0 mm long, and 1.0–(1.3)–1.6 mm wide. The angle between the two lobes varies from 50° to 110°. Each lobe consists of up to four imbricate, concave, non-perforated scales. Apices of the scales are obtuse to sub-acute. Scars of flowers or fruits are usually five, but a few lateral units have seven scars (Figs. 5.4.5A, C, E; 5.4.6). The most proximal scar is always centered basally, between the two lobes (Fig. 5.4.5A). The scars are rounded to oval and surrounded by a thick rim. They are 250–(400)–600 μm in diameter, decreasing in size toward the apex. Although fruits are not recovered attached to the inflorescence, partial hypogyny perianth remains and very young floral buds have been found in connection (Fig. 5.4.5A, E–F). A few floral buds have also been observed attached near the distal margin of some lobes (Fig. 5.4.5A, F). The cuticles of lateral units are 3.2–(9.1)–14.4 μm thick. The outer surfaces do not or rarely show the ordinary epidermal cell outlines (Fig. 5.4.4E, F). When viewed from inside, these cells vary depending on their location. At the base and around the flower/fruit scar they are polygonal or rectangular, elongated, and arranged in longitudinal rows. They are 7–(19)–45 μm long and 2.2–(6.8)–18.0 μm wide. Elsewhere, they are polygonal, square or rounded, being 4.4–(12.5)–19.2 μm long and 4.5–(8.1)–12.5 μm wide (Fig. 5.4.4F, G). Anticlinal walls are straight to curved, and are 0.5–(1.0)–1.7 μm thick. Stomata are on both abaxial and adaxial cuticles. They are randomly distributed or form rows depending on the specimens (Fig. 5.4.4E). The stomatal density is higher on the abaxial cuticle. Stomata are elliptic and paracytic (Fig. 5.4.4H, I). They are 16.5–(20.4)–27.0 μm long and 5.0–(9.6)–24.5 μm wide. Guard cells are 16.5–(20.4)–27.0 μm long and 1.1–(3.5)–10.0 μm wide. Cuticles of perianth remains are 1.5–(3.8)–5.5 μm thick. Ordinary epidermal cells are rectangular, being 7.7–(20.0)–34.0 μm long and 5.5–(8.0)–10.8 μm wide.

Fruit associated with the Mauldinia inflorescences. Isolated fruits were found associated with the inflorescence axes and lateral units of *Mauldinia*. Fruits are ovoid, having larger base and tapering apex in median longitudinal section (Fig. 5.4.7A–D). They are slightly flattened, and sometimes triangular to circular in cross section. They are 1.2–(1.7)–2.2 mm long, 0.7–(1.1)–2.1 mm wide, and 0.4–(0.6)–0.9 mm thick. The attachment scar is similar in shape and size to the floral/fruit scars of lateral units, round to oval and 0.3–(0.4)–0.6 mm in diameter (Fig. 5.4.7A–D). It is slightly displaced laterally, forming an angle of c. 45° with the longitudinal axis of the fruit. The fruit surface is glabrous with numerous stomata. Some fruits have fragments of the perianth preserved. These fragments have thin cuticles, 1.0–(2.5)–6.0 µm thick, and are similar to remnants observed near the flower/fruit scars of some lateral units. Epidermal cells are rectangular, 13–(26)–42 µm long and 6.0–(9.7)–15.0 µm wide. Yellow to orange, amorphous resin bodies, 35–(65)–95 µm in diameter, occur scattered on the surface. The style is always broken near its base where it is circular to triangular in transversal section and 0.10–(0.17)–0.20 mm in diameter (Fig. 5.4.7A–C).

The fruit is unilocular with a single seed. The epicarp is 8–(12)–20 µm thick composed of polygonal cells, 4–(10)–19 µm wide (Fig. 5.4.7G, H). The mesocarp is up to 5 µm thick, rarely preserved, consisting of a single layer of small cells. The endocarp is poorly preserved, and 6–(7)–12 µm thick. The seed is elongated, 1.1–(1.5)–1.9 mm long, 0.6–(1.0)–1.5 wide, and 0.3–(0.4)–0.6 mm thick. The seed volume is mainly made up by the two cotyledons with well-developed storage tissue (Fig. 5.4.7E, F) consisting of large, rounded cells, 30–(72)–100 µm in diameter (Fig. 5.4.7I) with numerous internal globular bodies 2–(9)–19 µm in diameter. An elongated, flattened, 1.3–(1.4)–1.6 mm long, 0.8–(0.9)–1.1 mm wide, 30–(60)–100 µm thick, and crackled structure is ill-preserved between and partially adheres to the two cotyledons (Fig. 5.4.7E, F).

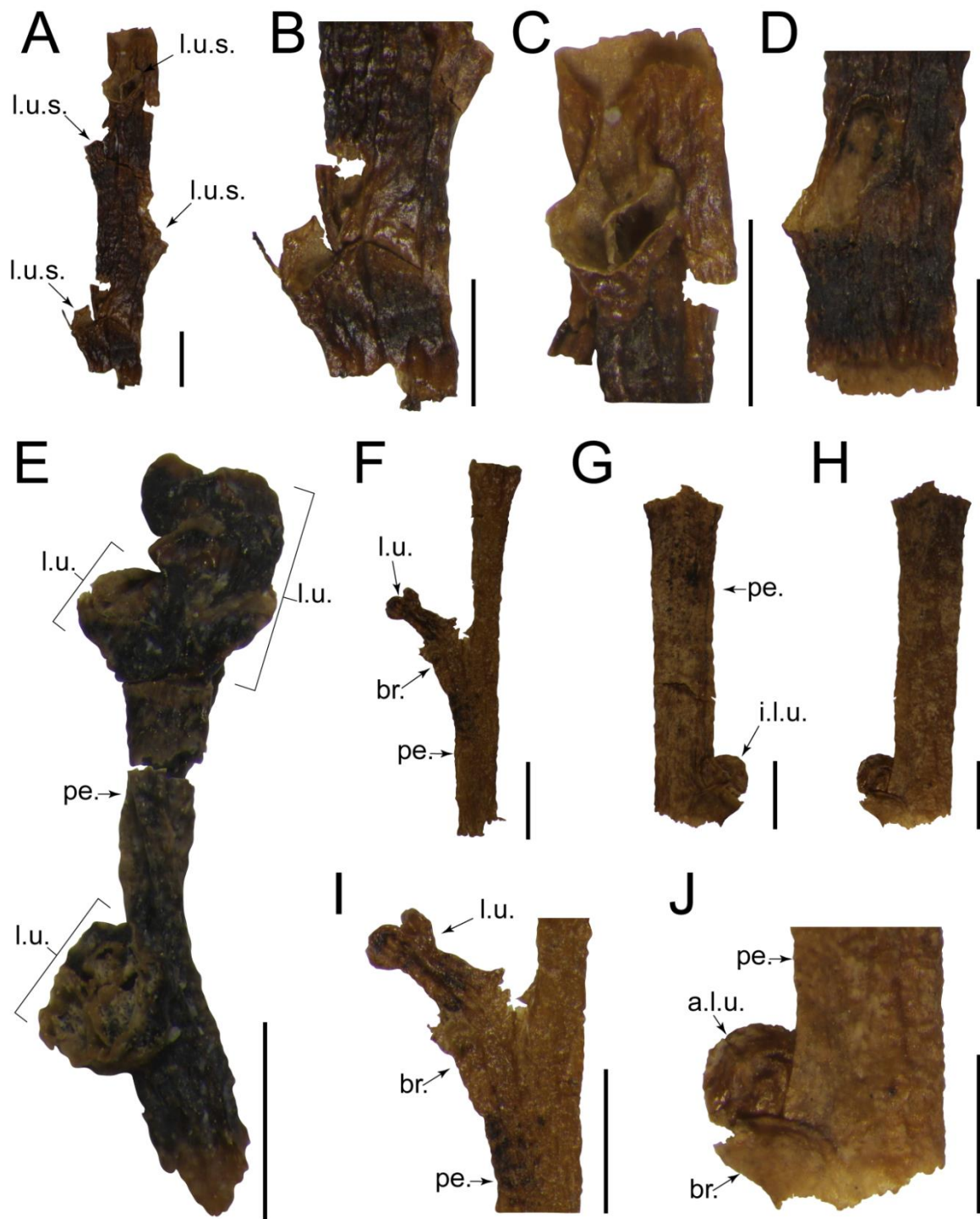


Figure 5.4.3. *Mauldinia* sp., stereomicroscopic images of peduncles and lateral units. A, One peduncle showing spirally arranged scars of lateral units (A, SLV_MA202). B–D, Details of scars of lateral units along the peduncles (H and I, SLV_MA202; J, SLV_MA205). E, Peduncle bearing two incomplete and one complete lateral units (SLV_MA200). F, Peduncle bearing a lateral unit over a bract (SLV_MA201). G–H, Peduncle bearing an immature lateral unit supported by a bract (SLV_MA204). I, Details of F (SLV_MA201). J, Details of H (SLV_MA204). b.r., bract; i.l.u., immature lateral unit; l.u., lateral unit; l.u.s., lateral unit scar; pe., peduncle. All scale bars = 1 mm.

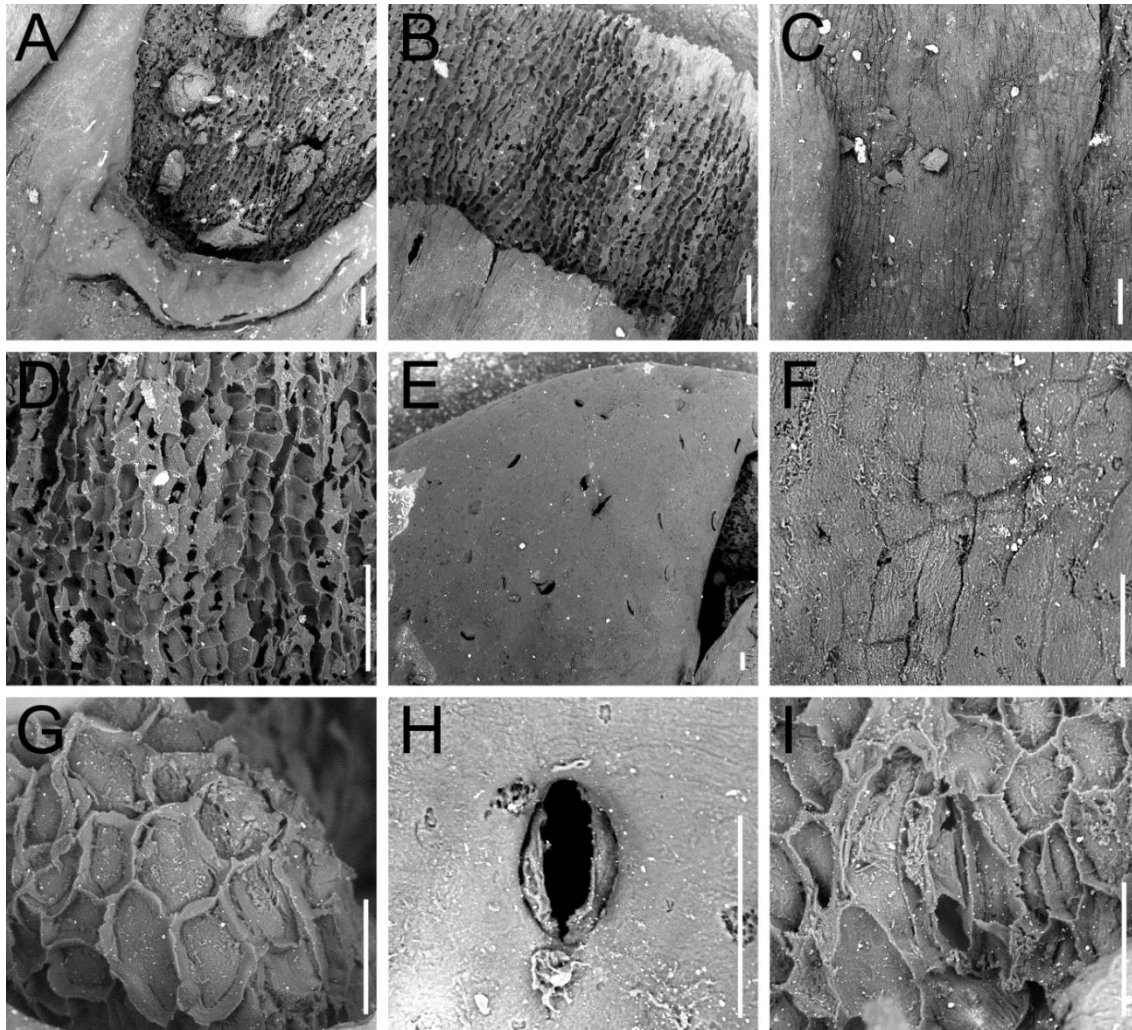


Figure 5.4.4. *Mauldinia* sp., SEM microphotographs of peduncle and lateral unit cuticles. A, Detail of a scar of lateral unit along the peduncle showing a persistent bract (UCBL-FSL 750110). B, Broken part of peduncle showing outer and inner cuticle surface and polygonal ordinary epidermal cells arranged in thin parallel rows (UCBL-FSL 750110). C, Outer irregular cuticle surface of peduncle showing outlines of ordinary epidermal cells arranged in parallel rows (UCBL-FSL 750110). D, Longitudinal parallel rows of ordinary epidermal cells in peduncle, showing straight to curved anticlinal walls (UCBL-FSL 750110). E, Adaxial view of lateral unit, outer surface of cuticle showing numerous and randomly distributed stomata (UCBL-FSL 750090). F, Adaxial view of lateral unit, outer surface of cuticle showing rectangular, polygonal, and square ordinary epidermal cell outlines (UCBL-FSL 750090). G, Adaxial view of lateral unit, inner surface of cuticle showing polygonal to square ordinary epidermal cells (UCBL-FSL 750090). H, Outer view of a stomatal apparatus showing elliptic aperture and guard cells (UCBL-FSL 750090). I, Inner view of a stomatal apparatus showing two guard cells and surrounding cells (UCBL-FSL 750090). Scale bars, A–D = 50 μ m; E–I = 20 μ m

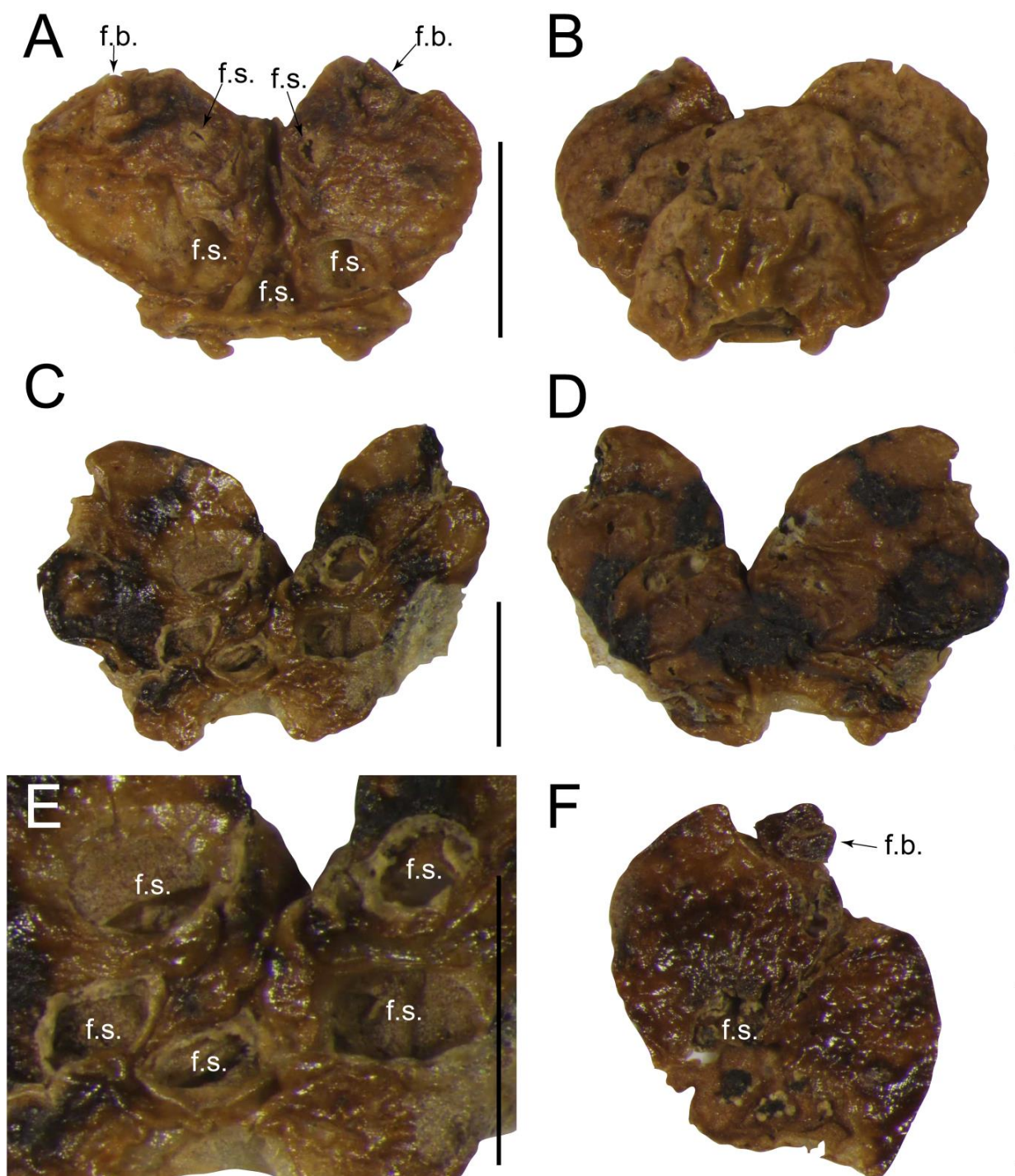


Figure 5.4.5. *Mauldinia* sp., stereomicroscopic images of isolated lateral bilobed units. A, Adaxial view showing five scars of flowers/fruits and two distal floral buds distally attached (SLV_MA3, holotype). B, Abaxial view (SLV_MA3, holotype). C, Adaxial view showing five floral scars (SLV_MA100). D, Abaxial view (SLV_MA100). E, Detail of C showing scars surrounded by rims and remnants of perianth (SLV_MA100). F, Adaxial view of isolated lobe showing one floral bud distally attached (SLV_MA101). f.b., floral bud, f.s., floral scar. All scale bars = 1 mm.

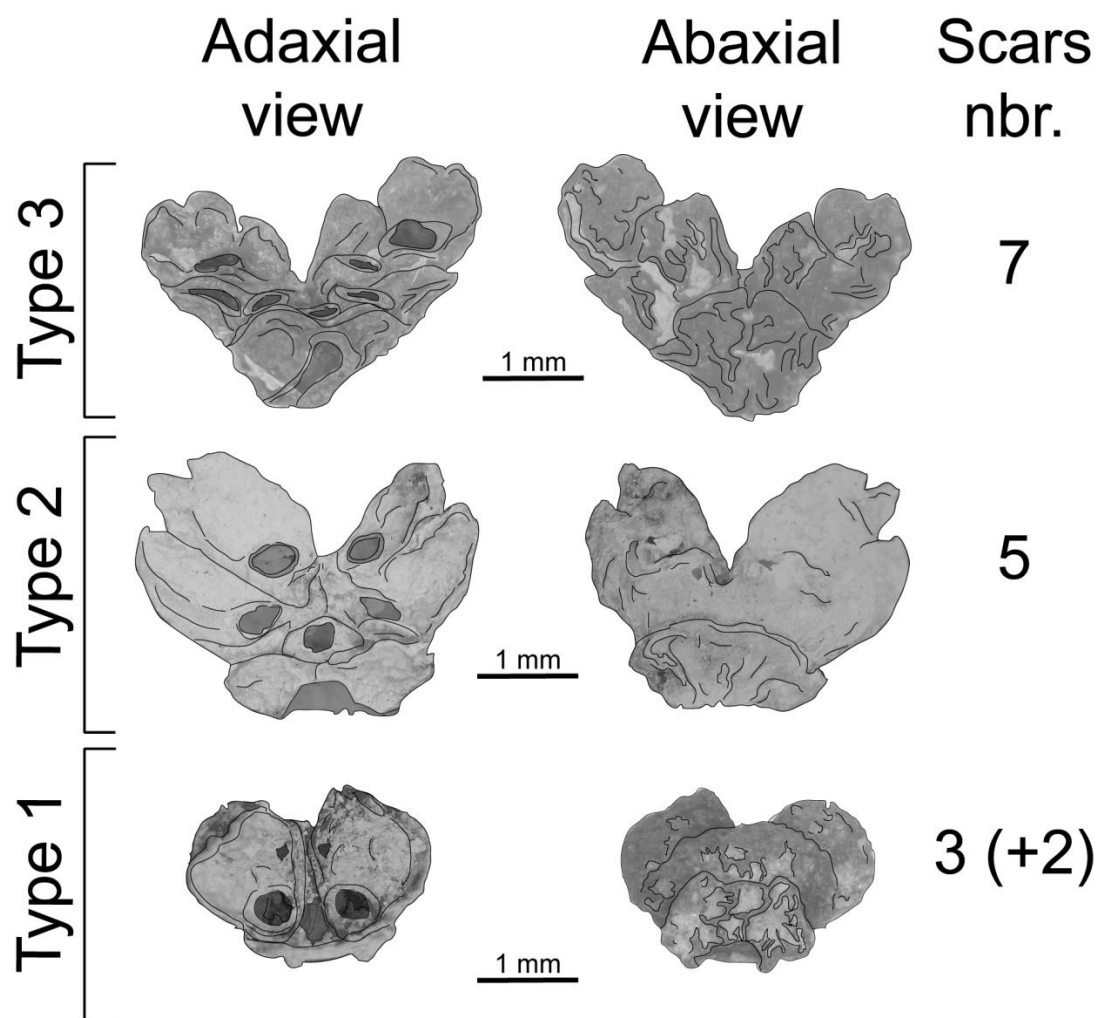


Figure 5.4.6. Three types of lateral units on the basis of the flowers/fruits scars; type 1 showing three scars and two floral buds, type 2 showing five scars, and type 3 showing seven scars. Type 1–3 sketched from UCBL-FSL 750091, UCBL-FSL 750090, and UCBL-FSL 750118, respectively.

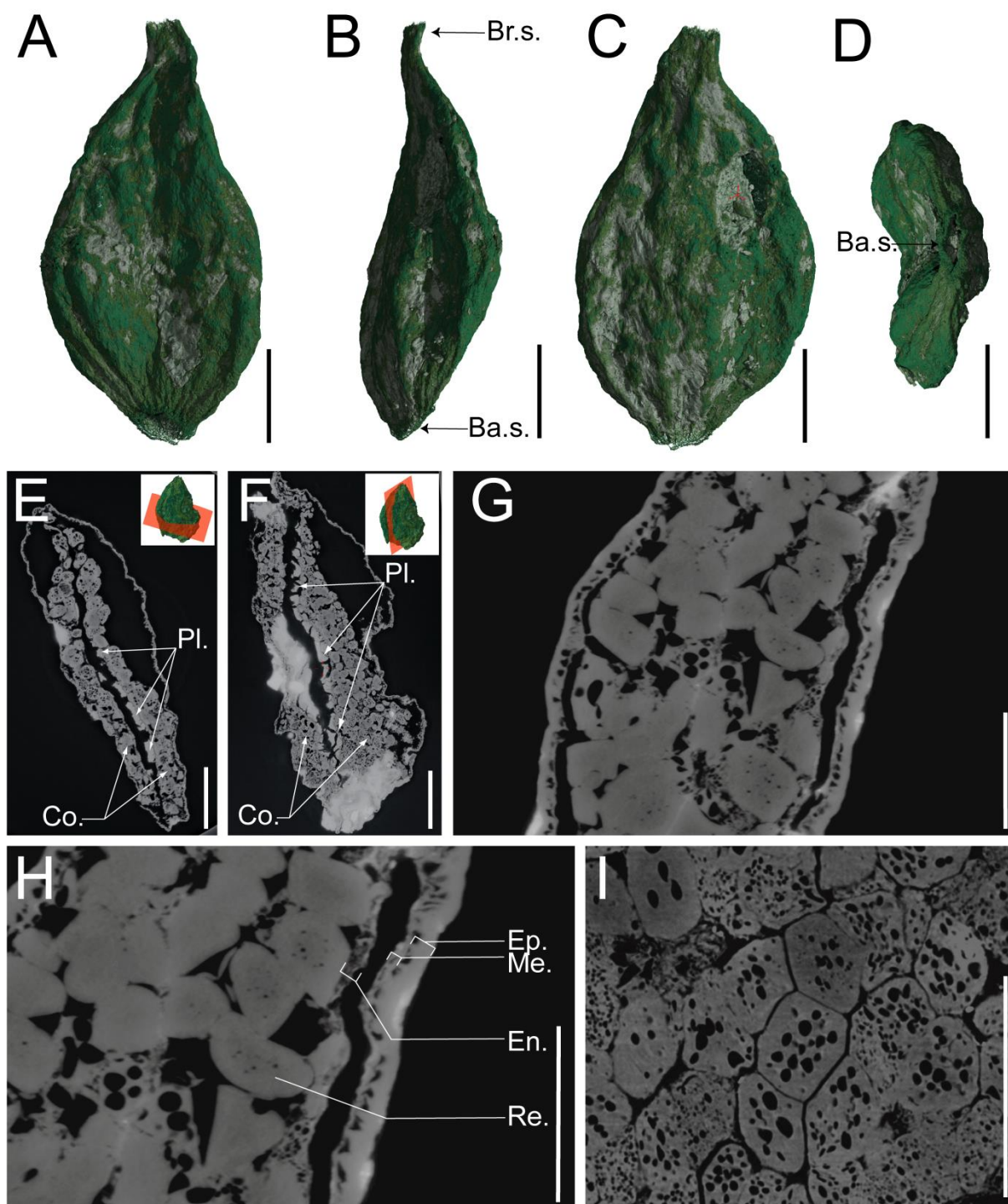


Figure 5.4.7. Fruits, PPC-SRμCT. A–C, Three lateral views of an isolated, ovoid fruit, showing a basal scar and a broken style (UCBL-FSL 750117). D, Bottom view of the same fruit showing oval scar (UCBL-FSL 750117). E, Virtual histological transversal section of a fruit showing a unique large seed with two elongated cotyledons (UCBL-FSL 750115). F, Same fruit in longitudinal section (UCBL-FSL 750115). G–H, Details of well-developed fruit tissues in longitudinal section (UCBL-FSL 750118). I, Details of reserve tissue inside the cotyledon, showing large, rounded cells with numerous internal globular bodies, in longitudinal section (UCBL-FSL 750111). Ba.s., basal scar; Br.s., broken style; Co., cotyledons; Ep., epicarp; Me, mesocarp; En, endocarp; Pl.,

cracked structure between the two cotyledons; Re, reserve cell. Scale bars, A–D = 0.5 mm; E = 0.2 mm; F = 0.35 mm; G–H = 100 μ m; I = 200 μ m; J = 50 μ m.

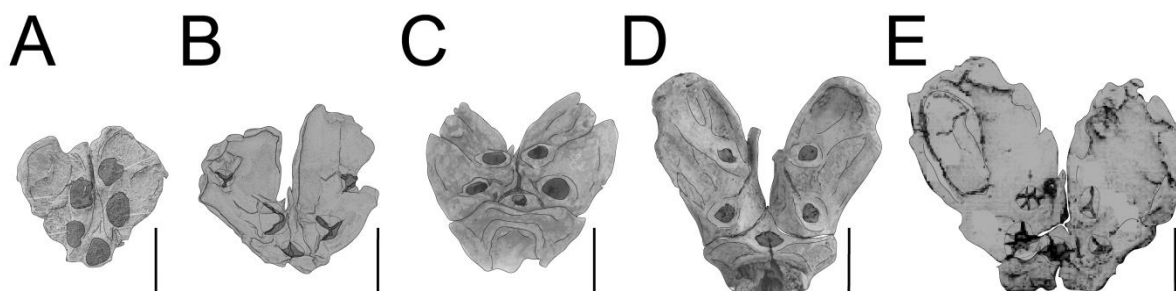


Figure 5.4.8. A–E, Gross morphology of lateral units in *Mauldinia* sp. from Gard and the four species of *Mauldinia*, adaxial view. A, *Mauldinia hirsuta* sketched from the Figure 2B in Frumin *et al.* (2004). B, *Mauldinia mirabilis*; sketched from the Figure 10.17B in Friis *et al.* (2011). C, *Mauldinia* sp. (this study). D, *Mauldinia angustiloba*; sketched from the Figure 3B in Viehofen *et al.* (2008). E, *Mauldinia bohémica*; sketched from the Figure 3B in Eklund & Kvaček, 1998. All scale bars = 1 mm.

DISCUSSION

Comparison with other Cretaceous reproductive structures of Lauraceae

The morphology of the bilobed inflorescence units clearly places the Gard fossils described here in the extinct genus *Mauldinia*. The following comparison with previously described species of *Mauldinia* is restricted to inflorescence features since flowers were not recovered in the Gard samples (see also Table 5.4.1). Lateral units in the Gard material are usually more widely spaced than those in *M. angustiloba*, *M. hirsuta*, and *M. mirabilis* (Table 5.4.1), but similar long internodes between lateral units occur in *Prisca reynoldsii* from the Cenomanian of the Dakota Formation, Kansas, USA, which is a Priscaceae (Retallack & Dilcher, 1981; Kovach & Dilcher, 1988).

The diameter of the inflorescence axis of *Mauldinia* sp. from Gard is comparable to that recorded for *M. angustiloba* and *M. mirabilis*, but much smaller than those of *M. bohémica* and *M. hirsuta* (Table 5.4.1). The persistent scale-like bracts supporting the lateral unit are similar to the type A scales described for *M. bohémica* by Eklund &

Kvaček (1998). The cuticle of peduncle is thicker than in *M. angustiloba* and *M. hirsuta* (Table 5.4.1).

The lateral units of the Gard specimens are smaller than those of *M. bohémica*, but almost of the same size as those of *M. hirsuta*. The cuticle is also similar to that of *M. hirsuta* in thickness (Table 5.4.1). The number of flowers/fruits per lateral unit as indicated by the scars is usually five in the Gard material as in most other *Mauldinia* species, but occasionally there are up to seven as typical for *Mauldinia bohémica* and sometimes also seen in *M. angustiloba*. The floral scars on the lateral units are similar to *M. hirsuta*. The shape of the lobes also varies as in previously described species (Figs. 5.4.6, 5.4.8). The imbricate scales of lobes resemble the leaf-like scales and scales type B described for *Mauldinia bohémica* by Eklund & Kvaček (1998) and bracts/prophylls described in *M. angustiloba* by Viehofen *et al.* (2008). However, *Mauldinia* sp. from Gard lacks large perforations as seen at the apices of imbricate scales composing lobes of *M. bohémica* (Eklund & Kvaček, 1998). The cuticle features of the lateral units are similar to those of other *Mauldinia* species except for *M. angustiloba* that has larger epidermal cells (Table 5.4.1).

Fruits associated with the *Mauldinia* sp. inflorescence axes and lateral units from Gard are mostly similar in morphology and size to that in *M. angustiloba* (Viehofen *et al.*, 2008). Resin bodies were also observed on the perianth in *M. angustiloba* and *M. mirabilis* (Drinnan *et al.*, 1990; Viehofen *et al.*, 2008). Size of resin bodies are close to those of *M. angustiloba*. Seed has a thin wall similar to that in *M. angustiloba* and *M. mirabilis* (Drinnan *et al.*, 1990; Viehofen *et al.*, 2008). However, the seeds from Gard are probably mature with well-developed cotyledons whereas those described by Drinnan *et al.* (1990) and Viehofen *et al.* (2008) are immature.

Because of the presence of bilobed lateral units, *Mauldinia* was often but briefly compared with *P. reynoldsii* (Drinnan *et al.*, 1990; Friis *et al.*, 2011). However, a detail comparison of both should be necessary to clearly distinguish the two genera or by contrast demonstrate that they belong to the same genus. Relationship between *Mauldinia* and *Prisca* remain unresolved. However, we can notice that peduncle and lateral unit dimensions of *Mauldinia* sp. from Gard are close to those of the *P. reynoldsii*. Lateral units of *P. reynoldsii* have thinner cuticle, larger epidermal cells, and wider stomata. Other Cretaceous inflorescences such as *Pragocladus lauroides* from the middle-upper Cenomanian Peruc-Korycany Formation of Czech Republic (Kvaček &

Eklund, 2003) belong to Lauraceae. *Mauldinia* mainly differs from *Pragocladus* in the inflorescence structure, showing compound inflorescences with secondary and tertiary lateral units that bear two to four flowers (Kvaček & Eklund, 2003).

Species delimitation in *Mauldinia* has mainly been based on floral structures and all species show considerably variation in size and shape of the lateral units. Lateral units in the Gard material occur mainly detached with only few units still borne on the axes. This together with the occurrence of associated fruits and the lack of flowers in the sediment suggests that the *Mauldinia* specimens from Gard were fossilized after flowering and perhaps after the fruits were detached, while *Mauldinia* fossils from other areas are preserved mainly in anthetic and early fruiting stages. The possibility that the French material represent a late developmental stage of an already established species therefore cannot be ruled out. Thus, based on the current information we do not assign the French material to a new species, but refer to it as *Mauldinia* sp.

Paleoenvironmental insights

A fluvial, deltaic and mudflat deposition in a small paralic basin has been suggested for the Pauletian facies by several authors (Dumas, 1877; Pruvost, 1942; Ducreux, 1982; Ducreux & Gaillard, 1986; Malartre, 1994). The early part of the middle Cenomanian was interpreted as a period of low sea level induced by strong regression (Ducreux, 1989). Based on cross-bedded stratifications, ovoid intra-clasts of soft sediments (clays), abundant trunks imprints, and spherical cyanophyta concretions, Ducreux (1989) proposed that the basal Pauletian sandstones from Saint-André-d'Olérargues were deposited in fluvial setting. In the coaly clay of the Pauletian Facies, abundant root casts, lignites, charophytes, wood and other terrestrial plant fossils suggest paleosoils and high continental inputs. At Saint-André-d'Olérargues, in the shelly beds from the coaly clay, we have noted the presence of freshwater to brackish bivalves (unionids) and gastropods. Closely similar gastropods from the same regional facies have been identified by Faujas de Saint-Fond (1809) who distinguished three kinds of gastropods, ampullarids, "melanoids" and planorbiids, from which the two first ones have been found during our own field collections. Brackish organisms do not occur in the inflorescence-bearing clays of Saint-Laurent-la-Vernède, but bivalves and gastropods from Saint-André-d'Olérargues confirm a littoral context, and proximity to

the shore-line. Ducreux (1989) interpreted some shelly beds as storm deposits in supra-tidal domain. For the Saint-André-d'Olérargues lignites, we suggest a depositional environment close to the shore-line and occasionally influenced by marine incursions (storms), whereas at Saint-Laurent-la-Vernède, because of the absence of significant marine input, we propose a more inland environment, perhaps continental swamp.

Mauldinia sp. remains are more abundant at Saint-Laurent-la-Vernède than at Saint-André-d'Olérargues. In addition, at Saint-Laurent-la-Vernède, the association of various parts of the same inflorescence of *Mauldinia* sp. and probable lauraceous leaves support the parautochthony of these assemblages. This suggests that in marginal-littoral context the optimal habitat for *Mauldinia* sp. were protected environments with strong continental inputs. Similarly to *Mauldinia* sp. from Gard, some *Mauldinia* species were also reported from marginal-littoral areas. The paleoenvironments of *M. bohémica* and *M. hirsuta* were interpreted as floodplains with large, tidally-influenced rivers and lacustrine to fluvial with lagoon inputs, respectively (Eklund & Kvaček, 1998; Frumin *et al.*, 2004). *Mauldinia*-like specimens from the Albian-Cenomanian of the Dakota Formation, Kansas (Retallack & Dilcher, 1981; Kovach & Dilcher, 1988) have been recovered from tidal to lagoonal environments.

Mauldinia appears as one of the dominant taxa in the plant fossil assemblage from the Cenomanian of Saint-Laurent-la-Vernède and Saint-André-d'Olérargues. These reports suggest that *Mauldinia* was widespread in Europe by the Cenomanian. The dominance of Lauraceae was also suggested based on fossil leaves from the Cenomanian of the Czech Republic (Kvaček, 1983, 1992) and western France (Coiffard *et al.*, 2009).

Table 5.4.1. Comparison of characters in diverse species of *Mauldinia*. ⇒

Comparison of characters in diverse species of <i>Mauldinia</i>																		
Taxon	Maximum length of peduncle (mm)	Diameter of peduncle (mm)	Spacing of lateral units (mm)	Width of lateral unit scars (mm)	Width of lateral units (mm)	Length of lateral units (mm)	Width of lobes (mm)	Number of flowers per lateral unit	Diameter of floral scars (mm)	Thickness of peduncle cuticle (μm)	Cuticle thickness of lateral units (μm)	Size of ordinary epidermal cells of the peduncle (μm)	Size of ordinary epidermal cells of lateral units (μm)	Size of stomatal apparatus (μm)	Size of perianth cells (μm)	Age	Location	References
<i>M. angustiloba</i>	6.7	0.8–(1.0)–1.3	1.1–1.4	0.4–0.6*1.0–1.1	3.1–(3.7)–4.0	3.2–(3.8)–4.5	-	5 (rarely 7 or 9)	-	5.5	4	17–(22)–27* 21–(27)–33	17–(22)–27* 21–(27)–33	22* 33	-	middle Cretaceous	Germany	Viehofen et al. 2008
<i>M. hirsuta</i>	5.5	0.8–(1.4)–2.0	0.8–1.0	0.4–(0.6)–0.8*0.7–(1.2)–2.0	1.5–(2.4)–3.2	1.7–(2.6)–3.5	1.9	5	0.3–0.4	10	10	4–12* 10–20	6–(8)–10* 10–(17)–24	18–24 long	12–(18)–27* 28–(37)–40 and 14–(21)–31* 8–(10)–15	Turonian	Kazakhstan	Frumin et al. 2004
<i>M. bohémica</i>	32	1.3–(1.7)–2.4	-	1.4–(2.2)–2.8	1.9–(6.2)–8.8	1.9–(5.5)–8.0	-	7 (occasionally 3 or 5 or 9)	-	-	-	5–(12)–15* 8–(12)–15	5–(12)–20* 10–(17)–38	18–20* 20–25	5–(15)–20* 10–(25)–40	Cenomanian	Czech Republic	Eklund and Kvaček 1998
<i>Mauldinia</i> sp.	-	-	-	-	6–7	5–6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Santonian	Georgia USA	Herendeen et al. 1999
<i>M. mirabilis</i>	-	0.8	0.6	0.8	2.0–3.5	2.0–3.5	1.8	5	-	-	-	13* 20–40	15* 15 to 10* 40	12–13* 13–15 for guard cells	10–15* 20–30	Cenomanian	Maryland, USA	Drinnan et al. 1990
<i>Mauldinia</i> sp.	6	0.4–(0.8)–1.1	1.5–(1.8)–2.1	0.4–(0.6)–1.0	1.9–(2.9)–3.6	1.5–(2.2)–3.2	1.0–(1.4)–1.7	5 (occasionally 7)	0.25–(0.40)–0.6 0	13.3–(16.5)–2.1 1.0	3.2–(9.1)–14.4 4	5.9–(11.5)–16.4 6.7–(14.0)–22.6	4.5–(8.1)–12.5 * 4.4 –(12.5)–19.2	5.0–(9.6)–24.5 5* 16.5–(20.4)–27	6.0–(9.7)–15.0* 13–(26)–42	Cenomanian	France	This study

CHAPITRE VI.

CONTRIBUTION DE LA TOMOGRAPHIE POUR L'ÉTUDE D'INCLUSIONS VÉGÉTALES SILICIFIÉES : CAS DES SILEX CÉNOMANIENS DE CHARENTE-MARITIME

SOUS-CHAPITRE VI.1.

ASSOCIATION VÉGÉTALE DES SILEX D'ARCHINGEAY-LES NOUILLERS

Plant inclusions from the Cenomanian flints of Archingeay
- Les Nouillers, western France

*Jean-David Moreau, Didier Néraudeau, Bernard Gomez, Paul Tafforeau, Éric
Dépré*

Publié dans :
Lethaia, Vol. 47, pp. 313–322, 2014.

Résumé : Des nodules siliceux contenant des inclusions végétales d'âge Cénomanien basal sont signalés dans la carrière de Font-de-Benon, entre les villages d'Archingeay et Les Nouillers, Charente-Maritime, Ouest de la France. Les surfaces visibles des nodules cassés ne reflètent d'une partie de toute la diversité fossile qu'ils contiennent. L'assemblage fossile a été déterminé à partir d'une approche non-destructive et multi-échelles basée sur la microtomographie synchrotron par contraste de phase de propagation. Les genres de conifères *Brachyphyllum*, *Frenelopsis*, *Geinitzia* et *Glenrosa* sont préservés en trois dimensions et montrent des structures végétatives et reproductives parfois en connexion. Les nodules siliceux formés par la silicification de sédiments cénomaniens sont probablement le résultat d'une période d'intense altération et de lessivage des sols sous un climat chaud et humide durant l'Eocène. Bien qu'une longue période se soit écoulée entre le dépôt des sédiments au Cénomanien et la silicification éocène, les plantes fossiles sont préservées en trois dimensions. Les microcristallisations siliceuses ont eu lieu contre les parois cellulaires et sont interprétées comme des exemples de perminéralisations tardives. L'association de foraminifères, échinides, spicules d'éponges et conifères suggère que les sédiments cénomaniens ont été déposés dans un paléoenvironnement côtier ouvert sur la mer et proche d'une forêt dominée par des conifères.

Abstract: We report flint nodules bearing fossil plant inclusions from the early Cenomanian of the Font-de-Benon sand quarry, between the villages of Archingeay and Les Nouillers, Charente-Maritime, western France. The broken open surfaces of these dense siliceous rocks only partly show the whole diversity, which is established using a non-destructive, multiscale approach based on propagation phase-contrast X-ray synchrotron microtomography. The conifer genera *Brachyphyllum*, *Frenelopsis*, *Geinitzia* and *Glenrosa* have three dimensional preservation, and vegetative and reproductive organs are in connection in some cases. The flint nodules formed by silicification of Cenomanian sediments probably as a result of an intensive period of soil alteration and leaching under warm and wet climate during the Eocene. Although the time was long between the Cenomanian sedimentation and the Eocene silicification, the fossil plants show three dimensional external morphology. These mineralizations are interpreted as fine silica microcrystallization over the cell walls, and thus are examples of late silica permineralization. The association of foraminifers, echinoids, sponge spicules and conifers suggests that the Cenomanian sediments were deposited in a coastal and open to the sea palaeoenvironment, near a conifer-dominated mangrove.

INTRODUCTION

Late Albian and early Cenomanian clays bearing fossil plants are well-documented in Charente-Maritime (Néraudeau *et al.*, 2002, 2005, 2009; Gomez *et al.* 2004, 2008; Coiffard *et al.*, 2009; Kvaček *et al.*, 2012). These beds yielded abundant and diverse meso- and megafossil plant assemblages including ferns, conifers, ginkgoes, cycads, and angiosperms. They were interpreted as representing wide palaeoecological and palaeoenvironmental ranges in an estuary context influenced by marine and/or continental inputs depending on locations and times (Gomez *et al.*, 2004; Néraudeau *et al.*, 2005). These plants are either impressions or compressions with or without cuticles preserved. In all cases, fossil plants were flattened during the compaction of sediments, and cell shape and size were only described based on the cuticles forming casts over the most peripheral, single layer, epidermal cells.

We report flint nodules containing three-dimensionally preserved fossil plant inclusions from the early Cenomanian of the Font-de-Benon sand quarry, between the villages Archingeay and Les Nouillers, Charente-Maritime, western France. In contrast to destructive studies such as polished surfaces and thin sections of plants embedded in siliceous matrices, a 3D multiscale, non-destructive study using propagation phase contrast X-ray synchrotron microtomography (PPC-SR μ CT) was performed (Tafforeau *et al.*, 2006). We describe the diversity of the plant assemblage, and discuss palaeoecological insights. Also, we discuss the diagenesis of the flint nodules, with special emphasis on palaeoenvironment and palaeoclimate.

MATERIAL AND METHODS

The flint nodules bearing fossil plant inclusions come from the upper part of the Font-de-Benon sand quarry, between the villages Archingeay and Les Nouillers, Charente-Maritime, western France (Figs 6.1.1, 6.1.2). The underlying beds yielded amber and wood (Néraudeau *et al.*, 2002). Leaves and leafy stems are preserved with their cuticles (Gomez *et al.*, 2008). The uppermost non-silicified beds are the first marine sandy deposits of the lithological subunit B1 containing small oysters (*Rhynchostreon suborbiculatum*) and foraminifers (*Orbitolina conica*) that are early Cenomanian in age (Vullo *et al.*, 2003). Locally, they are overlaid by 1- to 2-metres, white clayey bed bearing

a dense representation of 10-50-cm flint nodules (Figs 6.1.1, 6.1.2). Meso- and megafossil conifer remains appear on the open surfaces of some nodules when split with the hammer, while others are apparently barren of fossil plants (Fig. 6.1.3). The foraminifers *Orbitolina conica*, the echinoids *Catopygus carinatus* and *Mecaster* sp., and accumulations of sponge spicules also occur in the nodules. Occurrences of both *Orbitolina conica* and *Catopygus carinatus* support the Cenomanian age of the flint nodule bed. In the Font-de-Benon quarry, the Cenomanian silicified series possibly ranges from early Cenomanian beds (with *Orbitolina conica*) of the lithological unit B1 (*sensu* Néraudeau *et al.*, 1997) to early late Cenomanian beds (with conifers and *Catopygus*) of the lithological unit D (*sensu* Néraudeau *et al.*, 1997). Regionally, the Cenomanian provided two fossil plant beds younger than the lithological unit B1: (1) the lignitic clay from the early Cenomanian of B2 (Néraudeau *et al.*, 2009), with a laminated structure and flattened fossils; (2) marly limestones without hard compression, containing 3D plant fossils vertebrate remains and the echinoids *Catopygus* and *Mecaster* from the late Cenomanian of D (Rage & Néraudeau, 2004). However, the echinoids *Catopygus carinatus* and *Mecaster* are only known associated with fossil plant megaremaines from younger lignitic facies (Néraudeau, 1991; Rage & Néraudeau, 2004). Flints include meso- and megafossil plant remains that show well-preserved, three dimensional external and internal structures and microstructures. We investigated forty fragments of flint bearing plant remains, but only three specimens are used herein. The specimens studied are housed in the collections of the Université Lyon 1 (UMR 5276 Laboratoire de Géologie de Lyon) and the Université Rennes 1 (UMR 6118 Géosciences Rennes) under the numbers SIL_ARC_1 to SIL_ARC_3.

The flint nodules were examined using propagation phase contrast X-ray synchrotron microtomography (PPC-SR μ CT) (Tafforeau *et al.*, 2006). The specimens were scanned on ID19 and BM05 beamlines at the European Synchrotron Radiation Facility, Grenoble, France. Scans were performed on ID 19 and BM05 using voxel sizes of 13 μ m and 30 μ m respectively. A long propagation distance (c. 240 to 480 cm) between the specimen and the detector was chosen to use the properties of the propagation phase contrast. Phase contrast allows to significantly increase the contrast compared to that strictly due to the variation of absorption by the specimen. This approach enables the reconstruction of virtual sections (Fig. 6.1.4) and 3D renderings of the fossil plants (Figs 6.1.5, 6.1.6). We

used high energy polychromatic X-ray beams because of the high density and large size of the flint specimens. We used an effective energy of 131 keV with filtered white beam spectrum of the W150 wiggler on ID19, and an effective energy of 122 keV for the specimens scanned on BM5.

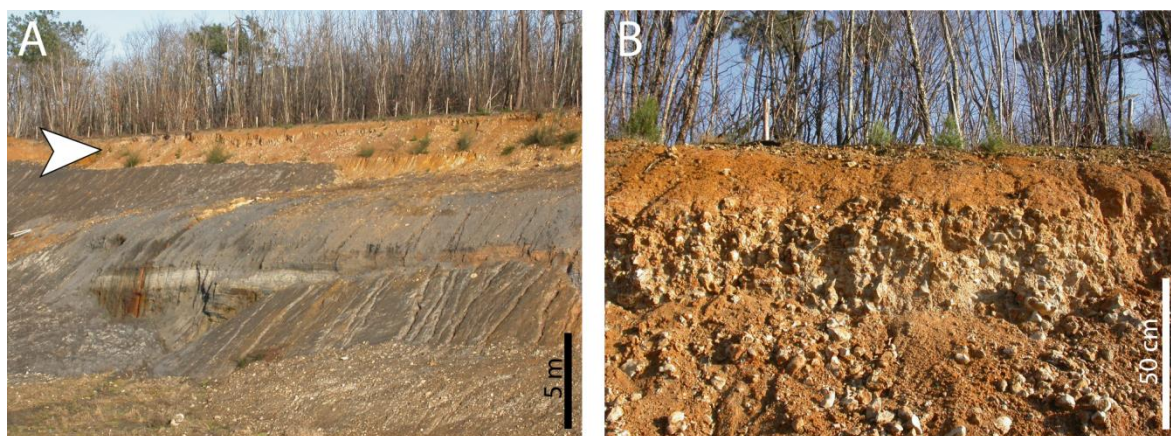


Figure 6.1.1. A, general view of the stratigraphic section of Font-de-Benon quarry, Archingeay – Les Nouillers, Charente-Maritime, western France, with more than 20 m of lower Cenomanian sand and clay and at the top one to two metres of silicified bed bearing fossil plants (white arrow). B, detail of the silicified bed showing white clays bearing dense flint nodules.

To order to obtain some phase contrast effect to improve the detection of the plants, a long propagation distance was used between the rock specimen and the detector (2.4 and 4.0 meters, respectively). In the two cases the detector was a FreLon 2K CCD camera (Labiche *et al.*, 2007) mounted on lens based optical system coupled with a 750- μ m-thick LuAG scintillator. We used variable thickness of aluminium, copper and molybdenum filters. The scans were performed in continuous rotation mode over 360 degrees, in half-acquisition mode. This mode allows to increase laterally the field of view of the detector by up to 1.9 times to scan larger specimens. The PPC-SR μ CT scans were reconstructed using a filtered back-projection algorithm in pyHST software (High Speed Tomography in python version, ESRF), coupled with single distance phase retrieval process adapted from Paganin *et al.*, 2002 (Sanchez *et al.*, 2012). The three dimensional analysis of specimens was performed with the software VG Studio Max 2.2 (Volume Graphics, Heidelberg, Germany).

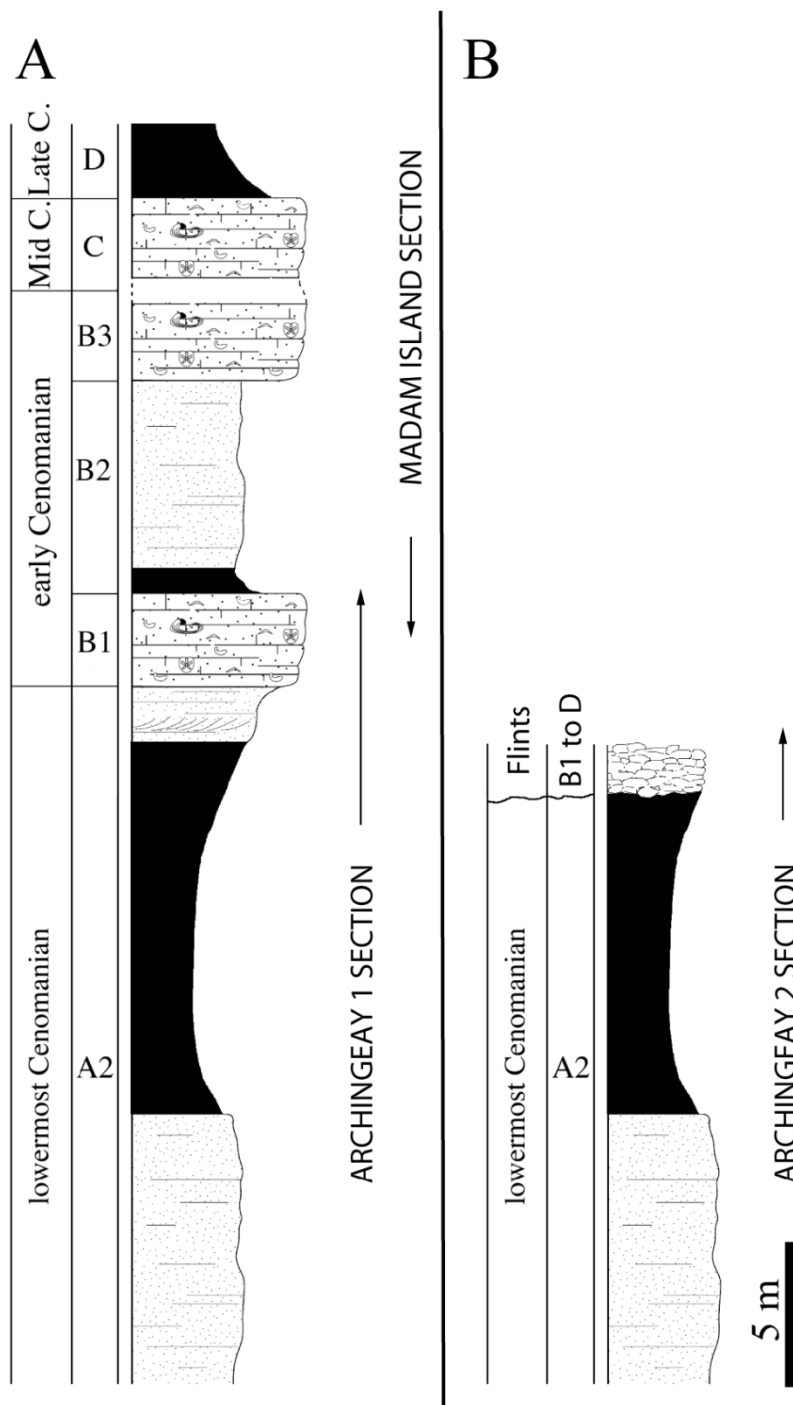


Figure 6.1.2. Two stratigraphic sections of the Cenomanian. A, synthetic log combining a non-silicified section of the Font-de-Benon quarry (Archingeay 1 section) and the Madame Island section. B, local section of the Font-de-Benon quarry (Archingeay 2 section) showing a silicification at the top of the stratigraphic column (flints). Regional plant beds are in black.

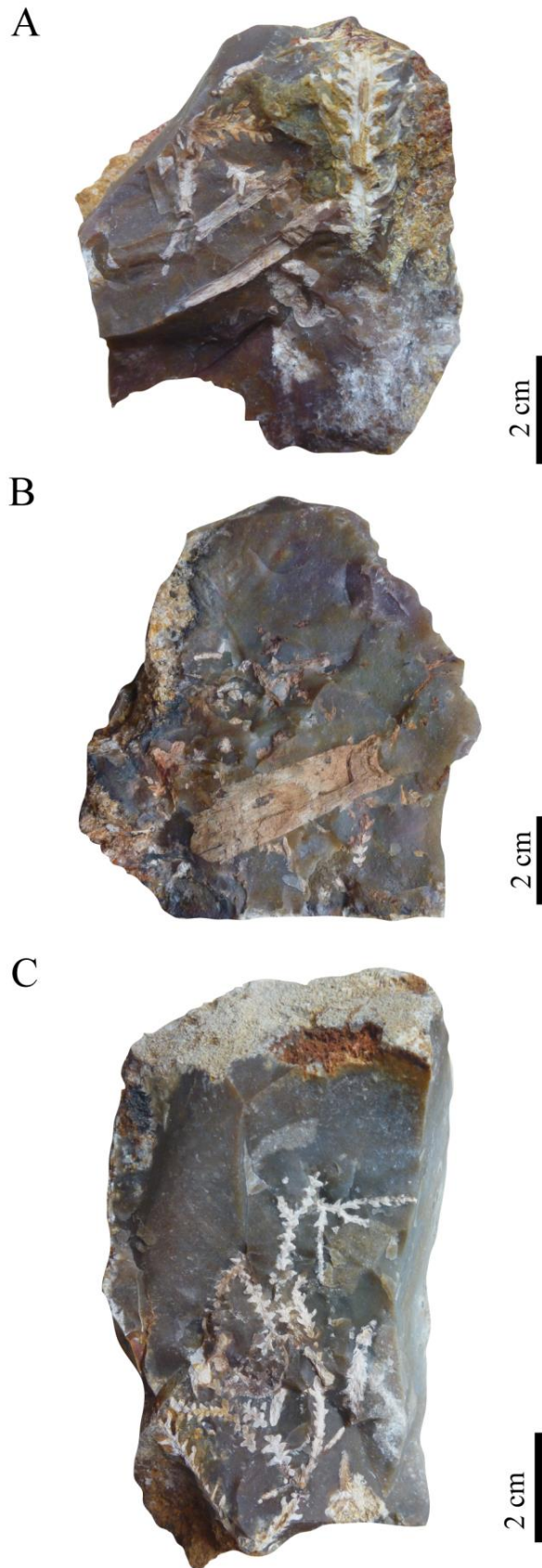


Figure 6.1.3. A–C, three broken open flint nodules showing meso- and megafossil conifer remains; A, SIL_ARC_1; B, SIL_ARC_2; C, SIL_ARC_3.

RESULTS

Plants consist of meso- and megafossil conifer remains. Although most are vegetative leafy stems, a few cones are preserved. The most abundant conifer foliage consists of unbranched and up to twice branched leafy stems showing spirally arranged leaves (Figs 6.1.4C, 6.1.5C, 6.1.6A–B, 6.1.7A). They are up to 50 mm long and 6 mm in diameter. Stems are 0.2–1.0 mm in diameter. Leaves are polygonal to triangular, and measure 1.5–3.5 mm long. The leaf gross morphology appears homogeneous. Leaf apices generally formed an obtuse angle of 90 degrees with the stem axis. Each leaf bears 10–20 spherical to oval stomatal crypts (Fig. 6.1.6B). They measure 100–120 μm long and 40–80 μm wide. Stomatal crypts are well-spaced each other. These specimens definitively belong to the conifer *Glenrosa* Watson and Fisher based on the spirally-arranged leaves and the presence of stomatal crypts (Gomez *et al.*, 2012). Some isolated cones and a few in connection to the leafy stems were found (Fig. 6.1.4D–E). The leaf arrangement and the presence of stomatal crypts allowed to ascribe the leafy stems and cones to *Glenrosa*. Cones are 3–5 mm long and 2.5–4.0 mm wide. Cone scales are spirally arranged, overlap, and curved up and inward. They measure 2–3 mm long and 1–2 mm wide.

A second type of leafy stems with spirally arranged leaves measures up to 30 mm long and 10 mm wide (Figs 6.1.4B, 6.1.5C, 6.1.6C–D, 6.1.7B). They show a partial flattening of the main axis, independently of compaction. Leaves are scaly, appressed against the stem, strongly convex on the abaxial surface, overlapping, and as long as large (c. 3–5 mm). Leaf apex forms a small blunt tip curved inward to the stem axis. The abaxial leaf surface shows longitudinal stomatal rows of a single stoma wide that converge toward the leaf apex. These sterile leafy stems are temporarily assigned to the conifer *Brachyphyllum* Brongniart.

Several elongated and narrowed leafy axis show cylindrical transversal section of internodes (Fig. 6.1.6E–F). Axes are 10–40 mm long and 0.7–3.5 mm in diameter. Some of them have numerous and narrow stomatal rows. They belong to the conifer genus *Frenelopsis* (Schenk) emend. Watson. The characteristic three whorled tips present on internodes of this genus were unclearly observed.

A single conifer specimen with spirally arranged leaves shows more elongated leaves with pointed apex (Fig. 6.1.6G). It measures 30 mm long and 15 mm wide. Leaves are S-shaped and arise from the stem at an angle of 40 to 70 degrees. Leaves vary from 6 to 12 mm long. This specimen is ascribed to the genus *Geinitzia* Endlicher.

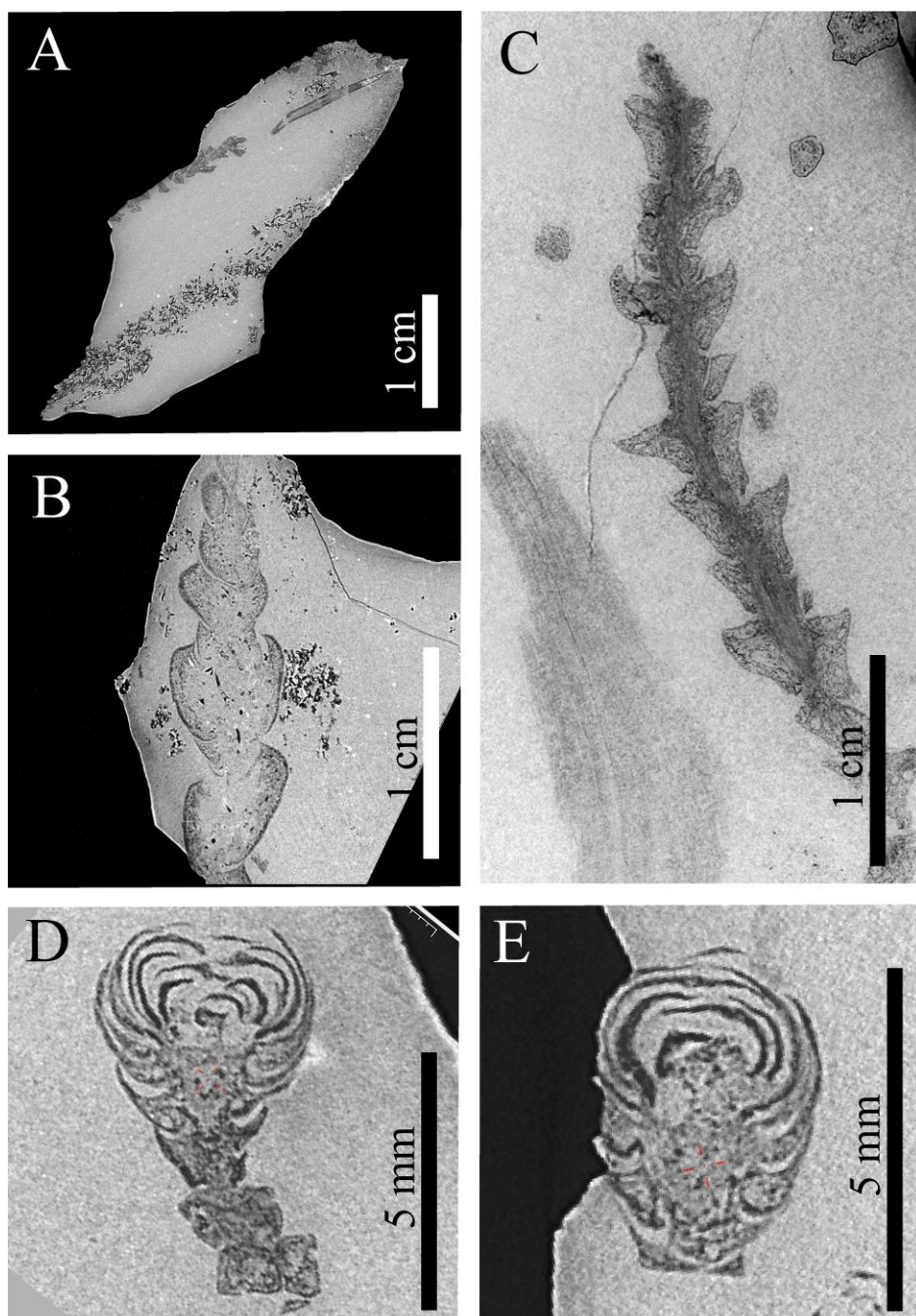


Figure 6.1.4. PPC-SR μ CT results. A, virtual section of a flint specimen, SIL_ARC_1. B, longitudinal section of a *Brachyphyllum* leafy stem showing details of the stem and spirally arranged scaly leaves, SIL_ARC_1. C, longitudinal section of a *Glenrosa* leafy stem showing details of the stem and spirally arranged stocky leaves, SIL_ARC_3. D–E, longitudinal section of two *Glenrosa* cones, SIL_ARC_2. Voxel size; A, B, D, E = 30 μ m; C = 13 μ m.

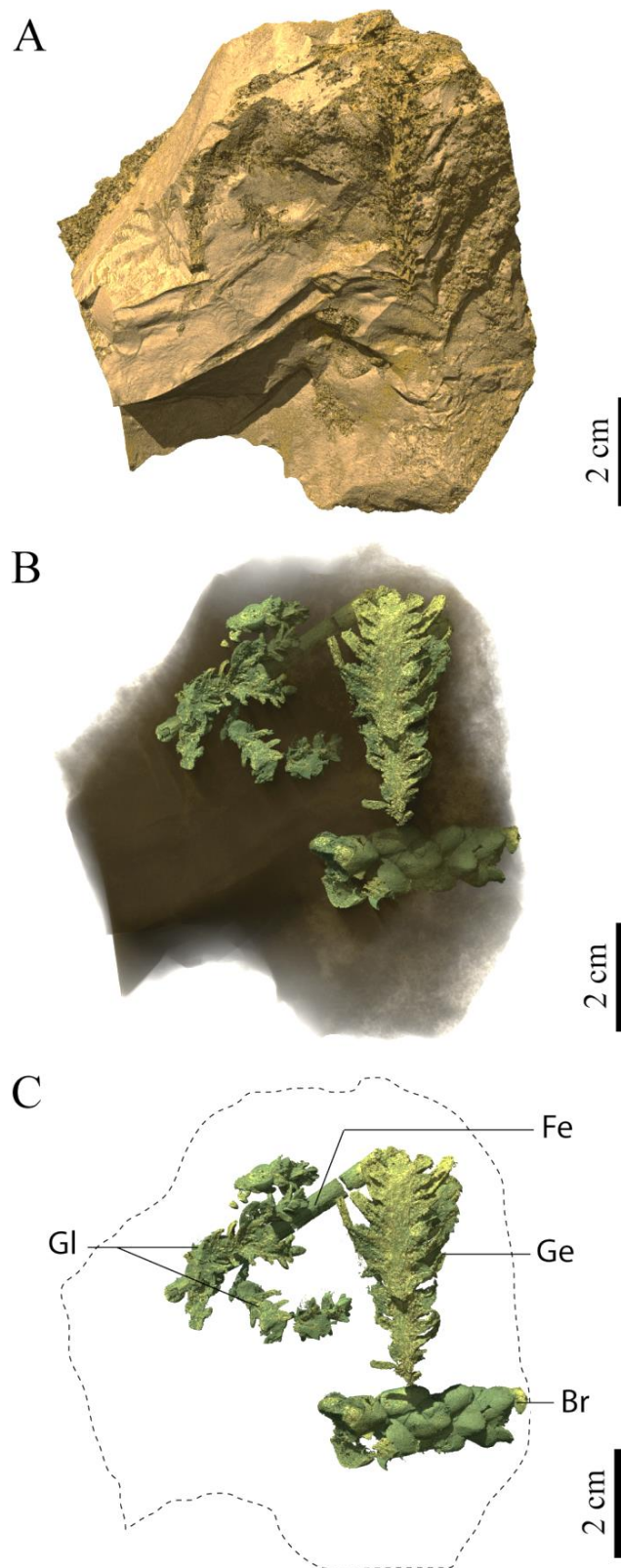


Figure 6.1.5. PPC-SR μ CT, 3D rendering of a flint hand rock specimen showing four different fossil plant remains, SIL_ARC_1. Br, *Brachyphyllum*; Fe, *Frenelopsis*; Ge, *Geinitzia*; Gl, *Glenrosa*. Voxel size = 30 μ m.

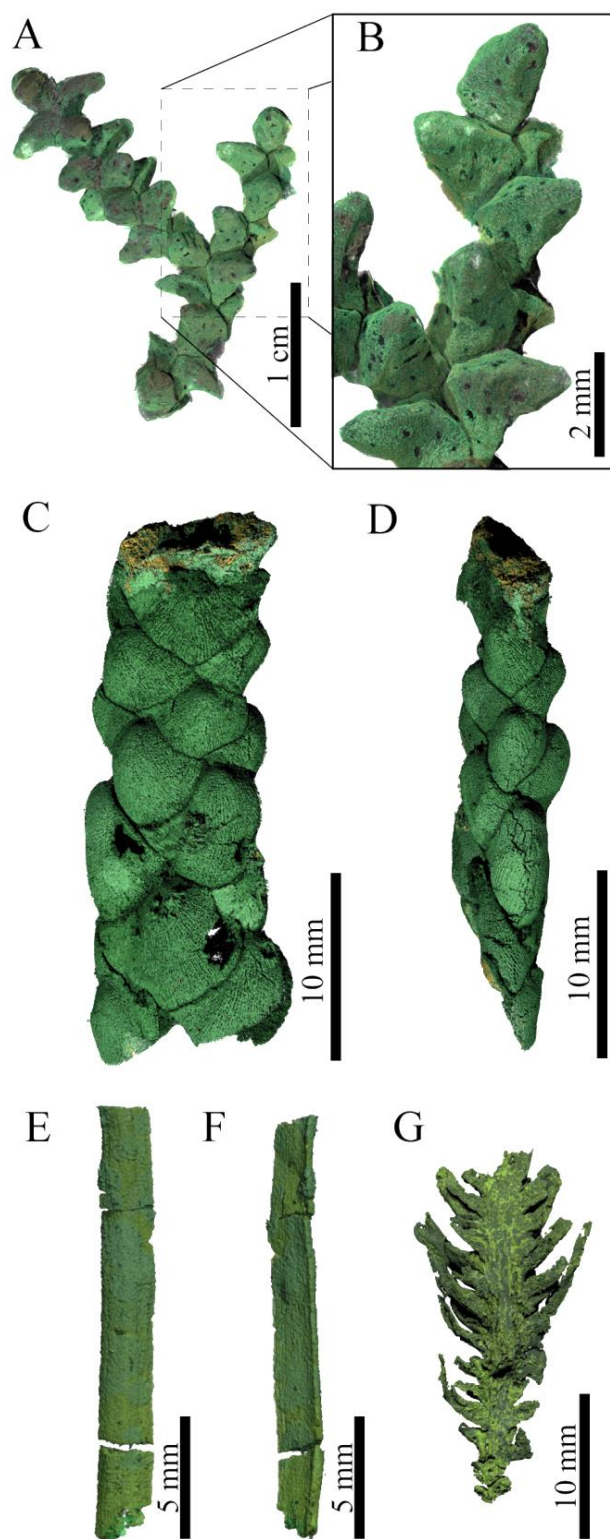


Figure 6.1.6. PPC-SR μ CT, 3D rendering of selected fossil plants. A–B, *Glenrosa* specimen showing one-branched leafy stem with leaves bearing stomatal crypts (black dots), SIL_ARC_3. C–D, *Brachyphyllum* specimen with spirally arranged scaly leaves, SIL_ARC_1. E–F, one *Frenelopsis* axis, SIL_ARC_1. G, *Geinitzia* leafy axis, SIL_ARC_1. Voxel size; A–B = 13 μ m; C–G = 30 μ m.

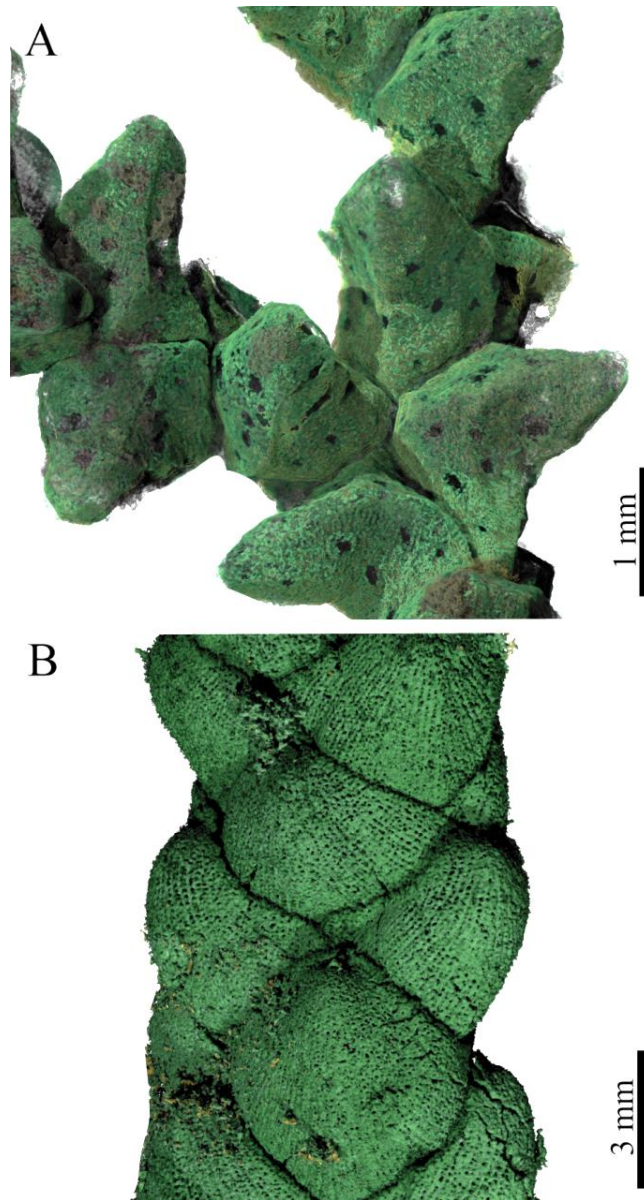


Figure 6.1.7. PPC-SR μ CT, 3D rendering of selected fossil plants. A, *Glenrosa* specimen showing surface of leaves, black dots correspond to the stomatal crypts, SIL_ARC_3. B, *Brachyphyllum* specimen showing surface of leaves with stomatal rows, SIL_ARC_1. Voxel size; A–B = 13 μ m.

DISCUSSION

Diversity and palaeoecological insights

All plant taxa identified in the flint nodules were previously reported from the Albian and Cenomanian of Charente-Maritime. *Frenelopsis* and *Glenrosa* are commonly associated in the clays from the uppermost Albian of Archingeay-Les Nouillers (Font-Benon quarry), the lowermost Cenomanian of Aix Island, Archingeay-Les Nouillers (Font-Benon quarry), Fouras and Tonnay-Charente (Les Renardières quarry) (Gomez *et al.*, 2004; Néraudeau *et al.*, 2005, 2009) and the early late Cenomanian of Madame Island (Rage & Néraudeau, 2004; Peyrot *et al.*, 2005; Néraudeau pers. observ.). In the Font-de-Benon quarry, leaf and stomatal crypt dimensions of *Glenrosa* are close or similar in clays and in flints (Gomez *et al.*, 2008). Based on leaf morphology and papillae on the cuticle surface, Gomez *et al.* (2004) suggested that the *Glenrosa* from the Albian-Cenomanian of Charente-Maritime may probably be described as a new species. Leafy axes of *Glenrosa* were never previously reported in anatomical connection with their reproductive organs. Only isolated scales from the Cretaceous of North America were suggested as belonging to *Glenrosa* based on the presence of stomatal crypts (Srinivasan, 1992). In Charente-Maritime, it is noteworthy that isolated conifer scales and cones with uncertain systematic affinity were already reported from the lower Cenomanian clays of Archingeay-les Nouillers and the Aix Island (Gomez *et al.*, 2008; Néraudeau *et al.* 2009). *Frenelopsis* in the flint nodules shows similar morphology and dimensions than those of *Frenelopsis alata* (Feistm.) Knobloch described from the lower Cenomanian of Aix Island (Néraudeau *et al.*, 2009) and abundant in the late Cenomanian of Madame Island (Rage & Néraudeau, 2004; Peyrot *et al.*, 2005). *Geinitzia* was reported from the lowermost Cenomanian of Les Renardières and Puy-Puy quarries (Gomez *et al.*, 2004; Néraudeau *et al.*, 2005). The dimensions of *Geinitzia* leaves and shoots in the flint nodules of Font-de-Benon and in the clays of Puy-Puy are quite close or similar. *Brachyphyllum* was reported from the lower Cenomanian of Archingeay-Les Nouillers and the Aix Island (Gomez *et al.*, 2008; Néraudeau *et al.*, 2009). Morphology and size are similar to those from the clays of Archingeay-Les Nouillers. However, *Brachyphyllum* leaves in the Font-de-Benon flint nodules are larger than those of the two types described from Aix Island (c. 0.5 mm and 2–3 mm for type 1 and type 2, respectively). A plant assemblage of *Brachyphyllum*, *Frenelopsis*, *Geinitzia* and *Glenrosa* is only known in these flint nodules. By comparison

with other late Early and early Late Cretaceous plant assemblages of Charente-Maritime, we note the absence of ferns, ginkgoes and angiosperms. The angiosperms show an abundant and diverse assemblage from the lowermost Cenomanian clays of Puy-Puy quarry (Néraudeau *et al.*, 2005; Coiffard *et al.*, 2009). Palaeoenvironmental depositional conditions of these clays were interpreted as coastal and brackish areas with continental inputs (Néraudeau *et al.*, 2005). Given the high conifer diversity and the presence of sponge spicules, marine foraminifers and echinoids, the sediments at the origin of the Font-de-Benon flint nodules were probably deposited in a coastal and open-to-the-sea environment. Gomez *et al.* (2008) suggested the presence of conifer mangrove along the Cenomanian coastal line, inducing a xeromorphic adaptation for conifers (Gomez *et al.*, 2008). Although the flint assemblage is only composed of conifers, *Geinitzia* was reported from the Puy-Puy clays deposited in a brackish palaeoenvironment with large continental inputs (Gomez *et al.*, 2004). This co-occurrence of conifers from the proximal coast line and innermost environments suggests that their ecological ranges interfingered in some cases or that they were competing in space or time due to environment changes.

Genesis of the flint nodules

In the fossil record, most siliceous nodules bearing fossil plants are interpreted as cherts (Miller, 1973; Stockey & Pigg, 1991; Hernández-Castillo & Cevallos-Ferriz, 1999; Stockey *et al.*, 1999; Smith *et al.*, 2006; Channing *et al.*, 2007; Smith & Stockey, 2007; Little *et al.*, 2009). The oldest continental plant assemblage known in cherts was reported from the early Devonian of Rhynie, Scotland (Remy *et al.*, 1997; Taylor *et al.*, 1999; Krings *et al.*, 2007). The formation of a chert results from either an early or a syn-sedimentary silicification. Except for pelagic cherts formed by accumulation of silica skeletons as radiolaria (Matsuda & Isozaki, 1991), the silicification in cherts is usually induced by hydrothermal activity (Channing *et al.*, 2007; Channing & Edwards, 2009; Mark *et al.*, 2011). Hydrothermal activity produces rapid mineralization of organic matter and increases the excellent preservations of fossils.

In contrast, the silicification in silica nodules such as flints is secondary. The silicification of the sedimentary rock occurs during or after the diagenesis (Gallois, 2009). This is the case of silica nodules of the Font-de-Benon quarry. Based on the fossil animals

associated with the plants, the sedimentary deposits are Cenomanian in age, but their silicification is younger. Thus, some Cretaceous carbonated beds from western France were transformed in silica-rich duricrusts (Summerfield, 1983; Ulliyott *et al.*, 1998), during the late Eocene and the Oligocene (Grandin & Thiry, 1983; Turq, 2000). The Eocene-Oligocene silicifications condensed the Cretaceous series, and in the Charentes region more than 300 m of Cretaceous deposits have been locally eroded (Platel, 1979). At Font-de-Benon, several metres of original Cenomanian beds finally correspond to only one-to-two-metre bed of flints. Similar Palaeogene processes of soil alteration were reported in the northern France (Gallois, 2009). In Charente-Maritime, the silicifications are observed at the top of the topography, and concern all deposits from the Upper Jurassic to the early-middle Eocene (Fig. 6.1.8). All exposed sediments were silicified independently to their age, such as the coastal deposits from the Turonian to the Santonian in the northern Charentes (e.g. Madame Island; Néraudeau, 2011) and those from the Campanian to the Eocene in the southern Charentes (Daniou, 1978, 1979). This silicification is diachronic, and necessary occurred after the middle Eocene. The silicification at the top of the topography results from a preferential erosion of non-silicified deposits (Grandin & Thiry, 1983). The modern landscape probably reflects an inverse topography, the deposit of silica commonly took place in the palaeodepressions or palaeovalleys.

The presence of silica nodules, white clays (probably kaolinite) and ferruginous crusts are arguments to support an intense and long post-sedimentary, paedogenetic, alteration of the original Cretaceous deposits. Under the influence of a leaching of soils by meteoric waters, the Cretaceous rocks were progressively decalcified. This considerable phase of dissolution is explained by the warm and wet climate during the Palaeogene (Gallois, 2009). The surficial silicification can be induced in the phreatic surface zone or in soil zone (Callen, 1983) and the source of the silica in solution can be related to an intense leaching of local silicate minerals or sandstones. Although Cenomanian beds bearing fossil plants are mostly composed of poor siliceous allochems, the Albian lithological units A2 and the lower Cenomanian B2 sands, might have been a source of silica (Fig. 6.1.2). The dissolution and the re-deposition of silica usually result from a climate change from wet to arid (Callen, 1983). Some silicified plants were reported from the Upper Jurassic and Early Cretaceous sandstones of Australia and Africa (Wopfner, 1983).

Similarly to the Font-de-Benon flints, the silicification of fossil plants happened thanks to an intense alteration of soils such as the kaolinisation.

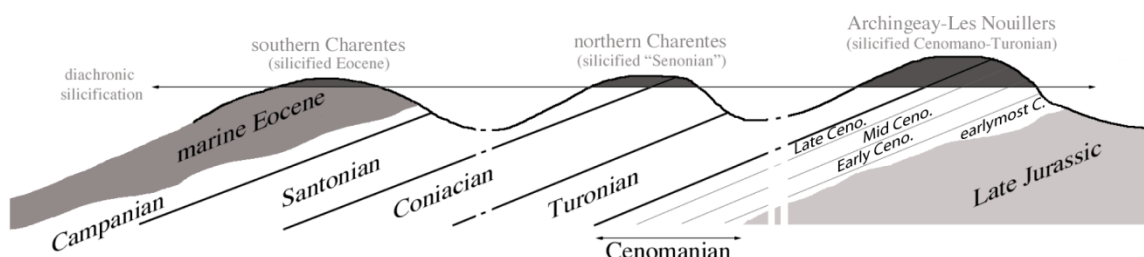


Figure 6.1.8. Regional and synthetic section from the Late Jurassic to lower-middle Eocene deposits. The top of the topography shows a diachronic silicification with silicified Cenomanian-Turonian in the northern Charentes (e.g. Madame Island) and silicified Eocene in the southern Charentes.

Unique preservation of fossil plants

Marine invertebrates (brachiopods, bryozoans, echinoids, oysters) are frequently preserved in flints, such as in the Charentese Cretaceous flints (Néraudeau, 2004, 2011). In Cretaceous flints, the relative abundance of these marine organisms results from the silicification of calcareous sediments, generally a chalk (Cayeux, 1927, 1929; Clayton, 1986). A first part of the silicification of invertebrates in the chalk occurred during a syngedimentary diagenesis, especially in the beds rich in sponges (Cayeux, 1929; Bruet, 1932; Clayton, 1986; Toynton & Parsons, 1990). A second part took place much later, during Cenozoic decalcification episodes (Bonte, 1955; Cavelier & Kuntz, 1974; Gallois, 2009). Based on the large volume of Cretaceous chalk deposited in northern Europe, a large amount of flints contains marine fossils.

Mesozoic coastal to lacustrine deposits constitute a relatively small volume of sediments, and especially flints containing fossil plant remains are very uncommon. In Europe, one of the best examples corresponds to the Jurassic flints of eastern France (Saporta, 1876-1884; Bertrand, 1930; Bruet, 1932, 1933). In this case, the silicification of plant remains took place during the Jurassic diagenesis and fossil plant remains are usually preserved in flint nodules included in marine limestones within calcareous series.

The particularity of the Charentese flints is that they result from a silicification that occurred a long time after the Cenomanian final sedimentary burying, that is during the Eocene-Oligocene. Most fossil plant remains in the flints are preserved with good maintenance of the original three dimensions. Usually, Cretaceous plant remains of Charente-Maritime are impressions and compressions with or without their cuticles preserved (Gomez *et al.*, 2004, 2008; Néraudeau *et al.*, 2005, 2009). However, only the external periclinal walls and the anticlinal walls of the most external cells layer are preserved and described. In contrast, the fossil plants inside the flint nodules of Font-de-Benon quarry are preserved in three dimensions. Also, some conifer specimens show the connection between vegetative and reproductive structures, as well as microstructural features such as the stomatal crypts. The histology is in progress using X-ray imaging, and our preliminary observations show that the epidermal cell walls are preserved. This type of preservation can be classified as a permineralization according to the classification by Schopf (1975). Permineralizations are microcrystallizations in the intercellular spaces over the outer cell wall surfaces and inside cells over the inner cell wall surfaces and/or inside the cell walls themselves (Martín-Closas & Gomez, 2004). Previous works reported permineralized sporangia, *in situ* spores, or physiological stages (Eggert, 1974; Millay & Eggert, 1974; Taylor & Millay, 1977; Remy *et al.*, 1997; Wellman, 2004) but in these cases the silicification was primary. The uncommon and exceptional preservation of Font-de-Benon silex is marked by a late permineralization. This three dimensional preservation also suggests that the sediment of origin stayed uncompacted until the Eocene-Oligocene silicification occurred. A few other cases of regional Cenomanian silty-limestones containing three dimensions plant remains and showing high degree of preservation were locally observed in Charente-Maritime, especially in Madame Island and the unit D (Fig. 6.1.2; Néraudeau, 1991; Rage & Néraudeau, 2004). These late Cenomanian silty limestones contain the same conifers (e.g. *Frenelopsis*, *Glenrosa*) and echinoids (*Catopygus* and *Mecaster*) than the fossil-bearing flints of the Font-de-Benon quarry. Thus, although most clayey beds show strongly flattened fossil plant remains, the 3D-preservation in flints may be interpreted as resulting from the induration of late Cenomanian sediments at their origin.

Acknowledgements. We thank the ESRF (European Synchrotron Radiation Facility) and particularly the ID19 and BM05 beamlines for the beamtime and the material support. J.-D.M and D.N. received financial support from the CNRS-UMR6118, while B.G. was financially supported by the CNRS-UMR5276. This publication is a contribution to the projects, CGL2009-11838/BTE, CGL2011-27869, CGL2011-23948 3 and CGL2012-35199 funded by the “Ministerio de Ciencia e Innovación” of the Spanish government, and project SGR2009-1451 funded by the Catalan government.

SOUS-CHAPITRE VI.2.

NOUVELLES DONNÉES SUR LE CONIFÈRE *GLENROSA* J. WATSON ET H.L. FISHER : MORPHOLOGIE, HISTOLOGIE ET PALÉOÉCOPHYSIOLOGIE

Histology and ecology of the conifer *Glenrosa carentonensis*
sp. nov. from the Cenomanian flints of Charente-Maritime
(France) linked using the synchrotron microtomography

Jean-David Moreau, Didier Néraudeau, Paul Tafforeau, Éric Dépré

Manuscrit soumis au journal :

PloS ONE

Résumé : Nous signalons des préservations végétales exceptionnelles et d'âge Cénomaniens dans des nodules siliceux de la carrière de Font-de-Benon, Charente-Maritime, Ouest de la France. Les végétaux sont attribués au conifère *Glenrosa* J. Watson et H.L. Fisher emend. V. Srinivasan. Les restes sont préservés en trois dimensions et correspondent majoritairement à des axes feuillés fragmentés. Les cônes mâles de ce conifère sont pour la première fois observés. Dans certains cas, ils sont préservés en connexion. De plus, alors que les microstructures internes de *Glenrosa* n'avaient jamais été observées, ici la plupart des tissus et des cellules sont très bien préservés. À partir de cette préservation unique de *Glenrosa* nous décrivons une nouvelle espèce, *Glenrosa carentonensis* sp. nov., en utilisant une technique non-destructive d'imagerie : la microtomographie synchrotron par contraste de phase. Les axes feuillés sont caractérisés par un arrangement hélicoïdal des feuilles qui portent des cryptes stomatiques. *Glenrosa carentonensis* sp. nov. diffère essentiellement des autres espèces par une phyllotaxie 8/21, des feuilles en forme de griffe, un nombre important de cryptes stomatiques par feuille et de stomates par cryptes. Les cônes mâles montrent des microsporophylles arrangées de manière hélicoïdale, peltées, et portant 6–7 sacs polliniques chacune. La nouvelle approche tomographique haute résolution testée ici permet de faire de la paléohistologie virtuelle sur des plantes incluses à l'intérieur d'une matrice rocheuse dense. La plupart des tissus de *Glenrosa carentonensis* sp. nov. sont décrits. Les données lithologiques et paléontologiques, ainsi que les caractéristiques xérophytiques de *Glenrosa carentonensis* sp. nov. suggèrent que ce conifère était adapté pour survivre dans les environnements difficiles et instables comme les milieux côtiers exposés à la sécheresse, aux embruns, à l'ensoleillement intense, et aux dommages mécaniques induits par les tempêtes.

Abstract: We report exceptionally well-preserved plant remains ascribed to the extinct conifer *Glenrosa* J. Watson et H.L. Fisher emend. V. Srinivasan into silica-rich nodules from the Cenomanian of the Font-de-Benon quarry, Charente-Maritime, western France. Remains are preserved in three dimensions and mainly consist of fragmented leafy axes. Pollen cones of this conifer are for the first time reported and in some cases stay connected to leafy stems. In addition, while inner histology of *Glenrosa* was never previously observed, here, most of internal tissues and cells are well-preserved. Based on this unique preservation of *Glenrosa*, we described a new species, *Glenrosa carentonensis* sp. nov., using non-destructive imaging technique: the propagation phase-contrast X-ray synchrotron microtomography. Leafy axes consist of characteristic helically arranged leaves bearing stomatal crypts. *Glenrosa carentonensis* sp. nov. differs from other species in phyllotaxy 8/21, claw-shaped leaves, thicker cuticle, higher number of stomatal crypts per leaf, higher number of stomata per crypt. Pollen cones consist of peltate, helically arranged microsporophylls with 6–7 pollen sacs each. The new high resolution tomographic approach tested here allowed virtual palaeohistology on plants included inside a dense rocky matrix to be made. Most tissues of *Glenrosa carentonensis* sp. nov. are described. Lithological and palaeontological data combined with xerophytic features of *Glenrosa carentonensis* sp. nov. suggest that this conifer was adapted to survive in harsh and instable environments such as coastal area exposed to desiccant conditions, salty sea wind, intense sunlight, or mechanical damages induced by storms.

INTRODUCTION

The Cretaceous conifer *Glenrosa* J. Watson et H.L. Fisher emend. V. Srinivasan (Watson & Fisher, 1984; Srinivasan, 1992) shows a broad stratigraphic and geographical distribution, being reported from the Barremian to the Cenomanian of America, Asia and Europe (Watson & Fisher, 1984; Srinivasan, 1992; Zhou *et al.*, 2000; Gomez *et al.*, 2001, 2004, 2008, 2012; Néraudeau *et al.*, 2009). *Glenrosa* is characterized by an unusual stomatal arrangement into crypts. The genus was erected to include two first species from the lower Cretaceous of Texas, *Glenrosa texensis* and *Glenrosa pagiophylloides* (Watson & Fisher, 1984), that were previously assigned to *Brachyphyllum texense* and *Sequoia pagiophylloides* by (Fontaine, 1893). *Glenrosa texensis* was described from the Glen Rose Formation and the Trent's Reach locality, that are late Aptian–earliest Albian and Barremian–earliest Aptian in age respectively. *Glenrosa pagiophylloides* was only reported from the first (Watson & Fisher, 1984). Four other species were later distinguished, mainly based on phyllotaxy, leaf morphology and cuticular features. *Glenrosa hopewellensis* and *Glenrosa virginensis* were described from the the middle Albian deposits of the Patapsco Formation, Virginia (Srinivasan, 1992). Then, *Glenrosa nanjingensis* was described from the late Early Cretaceous Gecun Formation of China (Zhou *et al.*, 2000). Finally, *Glenrosa falcata* was reported from the upper Barremian of La Huérguina Formation, Spain (Gomez *et al.*, 2012). All the *Glenrosa* species were described only based on highly compacted and isolated cuticle remains. Histology of the inner tissues of this genus stayed totally unknown. Remains commonly consist of abundant fragments of leafy axes or isolated leaves. Vegetative and reproductive structures of *Glenrosa* were never observed in connection. Based on the presence of stomatal crypts, only eight isolated cone scales and five isolated microsporophylls without *in situ* pollen sacs were tentatively assigned to *Glenrosa* (Srinivasan, 1992).

In western France, fragmented cuticles of leafy axes ascribed to *Glenrosa* sp. have been previously reported from the upper Albian and the Cenomanian of many localities of Charente-Maritime and Charente (Figs. 6.2.1 and 6.2.2; Gomez *et al.*, 2008; Néraudeau *et al.*, 2009). Recently, for the first time, exceptionally well-preserved *Glenrosa* remains embedded inside a silica-rich matrix were reported from the Late Cretaceous of this area. *Glenrosa* are contained into flints nodules and preserved in three dimensions, showing cuticle and most of inner tissues. In addition, specimens are not limited to

isolated vegetative structures, some complete male cones stay connected with leafy axes.

In the present paper, we describe a new species, *Glenrosa carentonensis* sp. nov. Given to this unique fossil preservation, we used a non-destructive imaging technique useful for the observation of inner and hidden structures: the propagation phase-contrast X-ray synchrotron microtomography (PPC-SR μ CT). The plant-bearing nodules being large and dense, this work required to test new tomographic protocols combining high energy and multiscale approaches. We discuss the interest and the limits of the synchrotron microtomography, and compare *G. carentonensis* sp. nov. with other *Glenrosa* species. The only known other Cretaceous conifer bearing stomatal crypts is *Sedites rabenhorstii* (Geinitz) Kunzmann from the upper Turonian of the Bohemian Cretaceous Basin (Kunzmann, 2010). Stomata protected deep inside crypts being extremely rare among extinct and extant conifers (Barale, 1997), we discuss palaeoecophysiology and palaeoenvironments of *G. carentonensis* sp. nov.

GEOLOGICAL SETTING

In Charente and Charente-Maritime, the upper Albian–Cenomanian series are divided into seven units, A to G (Fig. 6.2.2; Néraudeau *et al.*, 2005). In the Font-de-Benon quarry, the beds are exposed from subunit A1 to subunit B1 (Figs. 6.2.1 and 6.2.2; Moreau *et al.*, 2014b, 2014c). Uppermost Albian (A1) consists of sandy beds with cross-bedded stratifications and clay lentils. A1 mainly yielded wood and amber containing abundant and diverse arthropods inclusions (Néraudeau *et al.*, 2002; Nel *et al.*, 2004; Perrichot *et al.*, 2010). The lowermost Cenomanian (A2) shows alternations of sand and clay beds. A2 yielded abundant and diverse plant meso- and macrofossils bearing cuticles (Gomez *et al.*, 2004, 2008; Coiffard *et al.*, 2009). B1 consists of sands yielding abundant marine fauna such as molluscs, echinoderms, foraminifers (*Orbitolina*) and vertebrates (Vullo *et al.*, 2003). Locally, at the top of the quarry, deposits are overlapped by 1-to-2 metres horizontal beds of diachronic flint. Fossiliferous and siliceous nodules used for this study were collected in this latter facies. Nodules are irregular in shape and 10-50-cm wide. Flint nodules yielded marine invertebrates such as echinoids (c. *Catopygus carinatus* Goldfuss, *Mecaster* sp. Pomel), foraminifers (c. *Orbitolina conica* d'Archiac), and unidentified sponge spicules (Moreau *et al.*, 2014c). Marine

invertebrates co-occurred with terrestrial plants consisting of conifers such as *Brachyphyllum* Brongn. emend. Harris, *Frenelopsis* (Schenk) emend. J. Watson, *Geinitzia* Endl., and *Glenrosa* J. Watson et H.L. Fisher emend. V. Srinivasan (Moreau *et al.*, 2014b, 2014c). Based on the co-occurrence of *Orbitolina conica* and *Catopygus carinatus*, a Cenomanian age was assigned to the flints.

Albian–Cenomanian deposits yielding plant fossils have been reported from several localities of western France such as Charente-Maritime (Gomez *et al.*, 2004), Dordogne (Saint-Martin *et al.*, 2013), and Maine-et-Loire (Néraudeau *et al.*, 2013). *Glenrosa* have been reported from the uppermost Albian (A1) of Cadeuil (Néraudeau *et al.*, 2008), Font-de-Benon (Archingeay- Les Nouillers; Néraudeau *et al.*, 2002) and Les Renardières (Tonnay-Charente; Néraudeau *et al.*, 2005); the lowermost Cenomanian (A2 and B1) of Font-de-Benon (Archingeay-Les Nouillers; (Gomez *et al.*, 2008) and La Buzinie (Champniers); the upper lower Cenomanian (B2 and B3) of La Buzinie (Champniers; B.G. pers. obs.), Bois-Joli (Aix Island; Néraudeau *et al.*, 2009), Bois-Vert (Fouras; Gomez *et al.*, 2004); and the upper Cenomanian limestones (D) of Puits-des-Insurgés (Madame Island; D.N. pers obs.) (Figs. 6.2.1 and 6.2.2).



Figure 6.2.1. Geological map of Charente and Charente-Maritime. Black dots indicate Albian–Cenomanian localities yielding *Glenrosa* J. Watson et H.L. Fisher emend. V. Srinivasan and the black star indicates the Font-de-Benon quarry.

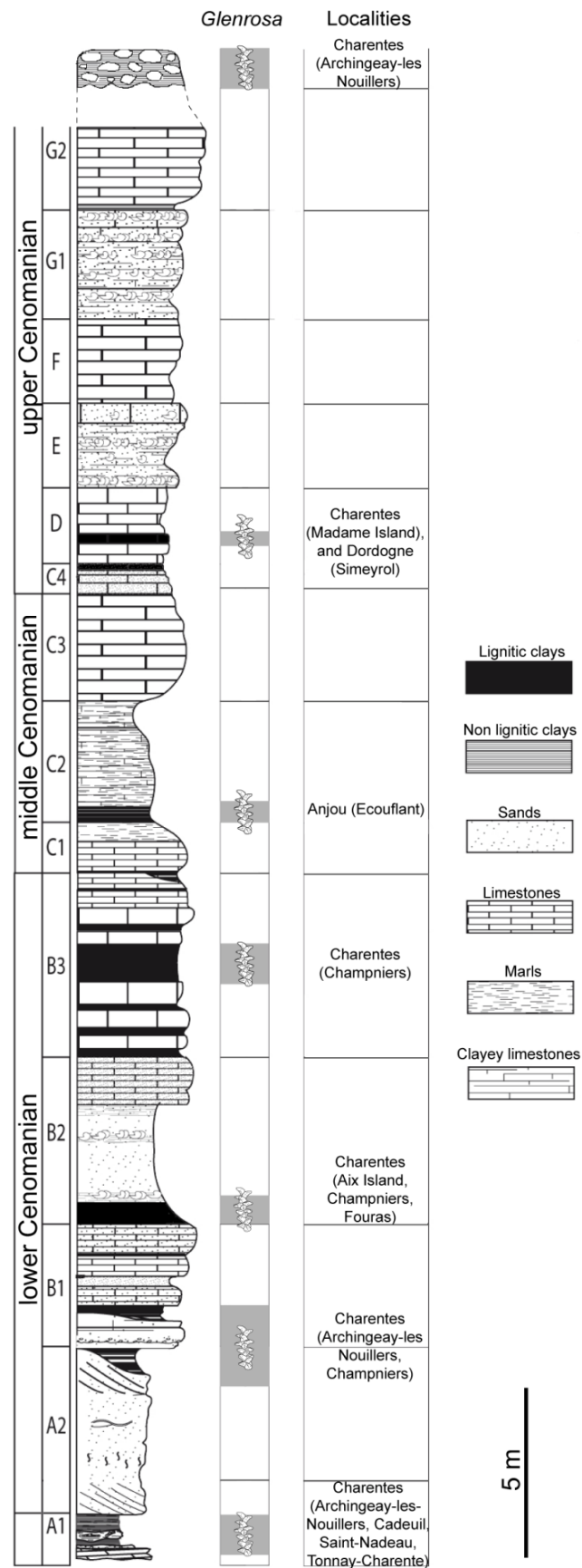


Figure 6.2.2. Stratigraphic section from the Albian–Cenomanian in western France with indication of the beds yielding *Glenrosa* J. Watson et H.L. Fisher emend. V. Srinivasan.

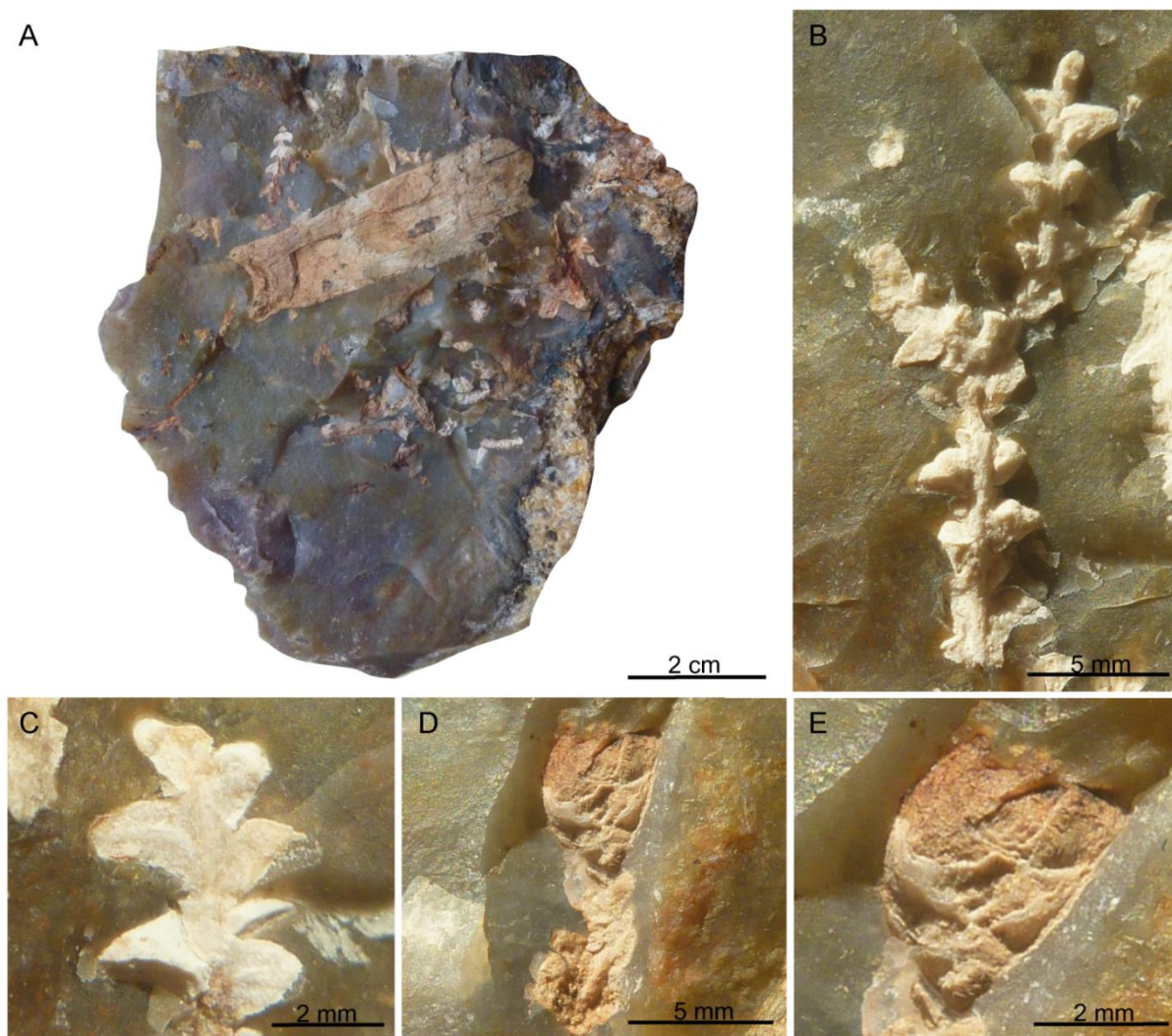


Figure 6.2.3. Plant fossils embedded in flint nodules. (A) Broken open flint nodule showing diverse conifer inclusions, SIL_ARC_2. (B) Leafy twigs of *Glenrosa carentonensis* sp. nov., SIL_ARC_3_1. (C) Leafy twigs of *Glenrosa carentonensis* sp. nov., SIL_ARC_3_2. (D) Leafy axis of *Glenrosa carentonensis* sp. nov. bearing distally a microsporangiate male cone, SIL_ARC_2_1. (E) Detail of the same cone, SIL_ARC_2_1.

MATERIAL AND METHODS

The plant-bearing flints were collected from the Cenomanian of the Font-de-Benon quarry between the villages of Archingeay and Les Nouillers, Charente-Maritime, western France (Fig. 6.2.1). All necessary permits were obtained for the described study, which complied with all relevant regulations. The company MARCHAND (Archingeay, France), owner of the quarry, gave their agreements for palaeontological sampling. The

flint nodules are irregular in shape. We only studied fragments of nodules. They do not exceed 15 cm long. Some fragments of nodules show plant fossils on their breaking surfaces (Fig. 6.2.3A–E). However, they contain hidden plant inclusions inside matrix. Plant remains are up to 5 cm long, and consist of vegetative structures and some pollen cones, occasionally in connection. *Glenrosa* consists of the main component of the flora contained into the flints. It constitutes the first and unique example of silicified *Glenrosa* worldwide. Plants reservation consists of a silica permineralization, showing three dimensions of external and internal microstructures. The flint nodules are housed in the collection of Géosciences Rennes, CNRS UMR 6118, Université Rennes 1 (Rennes, France). Seven of them were investigated (SIL_ARC_1 to SIL_ARC_7).

Multiscale propagation phase contrast synchrotron tomography

- Multiscale approach

The specimens were scanned at beamlines BM05 and ID19, at the European Synchrotron Radiation Facility (ESRF), Grenoble, France. The dense flint nodules were examined using propagation phase-contrast X-ray synchrotron microtomography (PPC-SR μ CT). In order to study arthropod inclusions in low density and absorption opaque amber, Lak *et al.* (2008) developed an approach combining medium resolution microradiography and high resolution PPC-SR μ CT. In contrast, the high density and high absorption of siliceous nodules required the use of higher energies and made impossible the localisation of inclusions by using radiographic approach only. Low resolution scans of the whole broken-open nodules were performed with 28.9 μ m, 12.8 μ m, and 11.9 μ m of voxel sides depending on the specimen dimension. Virtual 2D sections and 3D renderings were reconstructed for the whole rock specimens. Thereby, low resolution scans of opaque flint nodules allowed fossil plant inclusions to be located. High resolution scans of small areas were performed for targeted plants to describe the morphology and histology (Figs. 6.2.4–6.2.13). Local scans of plant fossils were performed with 3.5 μ m, 0.7 μ m, and 0.6 μ m of voxel side on selected specimens. Due to the large size and the high absorption of the original flint pieces, the highest resolution used in this paper (0.28 μ m voxel side) required smaller sample. Thus, one sample (c. 18 mm long and 7 mm wide) was isolated from the siliceous matrix, without any damage of

the fossil, and using a diamond disk mounted on a high precision cut-off saw T200, Pressi (Jean Wirtz, Germany).

- Acquisition parameters and data processing

The distance between the sample stage and the source was 55 m and 145 m, at BM05 and ID19, respectively. ID19 is characterized by a higher coherence of the beam than BM05 and by more flux at higher energy, allowing to work on larger specimens at higher resolution than BM05. In total, seven different setups were used (Table 6.2.1). We used a pink-beam configuration (Sanchez *et al.*, 2012). For more information on the acquisition protocol see the article published by Moreau *et al.* (2014b). The scans were reconstructed using a back-projection algorithm implemented in the pyHST software (High Speed Tomography in python version, ESRF). It was associated with a single coupled with single distance phase retrieval process modified from Paganin's algorithm (Paganin *et al.*, 2002) to incorporate an unsharp mask to the retrieved phase maps (Sanchez *et al.*, 2012). Data were finally converted into a 16 bit tiff stack of slices corrected for residual ring artefacts and cropped.

- 3D segmentation

The three dimensional reconstructions of specimens were made with the software VG Studio Max 2.2 (Volume Graphics, Heidelberg, Germany). The virtual dissection and segmentation were made using growths of interest areas and manual selections.

Nomenclature

The electronic version of this article in Portable Document Format (PDF) in a work with an ISSN or ISBN will represent a published work according to the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants, and hence the new names contained in the electronic publication of a PloS ONE article are effectively published under that Code from the electronic edition alone, so there is no longer any need to provide printed copies. In addition, new names contained in this work have been submitted to IPNI, from where they will be made available to the Global Names Index. The IPNI LSIDs can be resolved and the associated information viewed through any

standard web browser by appending the LSID contained in this publication to the prefix <http://ipni.org/>. The online version of this work is archived and available from the following digital repositories: [INSERT NAMES OF DIGITAL REPOSITORIES WHERE ACCEPTED MANUSCRIPT WILL BE SUBMITTED (PubMed Central, LOCKSS etc)].

Voxel side (μm)	29.88	12.73	11.88	3.47	0.66	0.63	0.28
Energy (keV)	122	100	131	70	70	110	26.5
Filters (mm)	Al, 23.0; Cu, 6.0	Al, 17.0; Cu, 6.0	Al, 2.0; Cu, 4.0; Mo, 0.5	Al, 2.0; W, 0.3	Cu, 0.10; Mo, 0.15; Au, 0.05	Al, 5.60; Cu, 1.40; Mo, 0.14	Al, 0.7
Refractive lenses	-	-	-	-	-	80 Be lenses	10 Be lenses
Radius of curvature lenses (mm)	-	-	-	-	-	0.5	0.5
Propagation distance (cm)	240	480	400	120	23	30	1.3
Camera	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD	FReLoN 2K CCD
Scintillator	LuAG 750	LuAG 750	LuAG 750	LuAG 750	LuAG 25	GGG24	GGG10
Insertion device	-	-	W150	W150	-	W150	U13
Gap (mm)	-	-	35	45	-	40	11.5
Number of projections	4998	4998	3000	2500	6400	8000	6000
Half-acquisition mode	yes	yes	yes	no	yes	yes	yes
Exposure time (s)	0.1	0.10	0.05	0.30	1.20	2.4	0.7
Beamline	BM05	BM05	ID19	ID19	BM05	ID19	ID19

Table 6.2.1. Acquisition parameters for each of the seven configurations used at beamlines BM05 and ID19.

RESULTS: SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

Order – Coniferales

Family – *Incertae sedis*

Genus – *Glenrosa* Watson et Fisher, 1984 emend. Srinivasan, 1992

Species – *Glenrosa carentonensis* sp. nov. Moreau, Néraudeau, Tafforeau et Dépré

Etymology. Derived from the latin name (*Carentonia*) of the river Charente.

Holotype. SIL_ARC_2_1. Here designated. Figs. 6.2.3D–E; 6.2.4C; 6.2.5C; 6.2.7A–C; 6.2.10A, C–H, J–K

Paratypes. SIL_ARC_2_2, SIL_ARC_2_3, SIL_ARC_3_1, and SIL_ARC_7_1. Here designated. Figs. 6.2.3B–C; 6.2.4A–B; 6.2.5A–B; 6.2.6A–D; 6.2.8A–L; 6.2.9A–B; 6.2.10B, I, L; 6.2.11A–H; 6.2.12A–D; 6.2.13A–G

Type locality. Font-de-Benon quarry, Archingeay-Les Nouillers, Charente-Maritime, western France.

Type horizon. Cenomanian flints exposed at the top of the stratigraphic section in the Font-de-Benon quarry.

Diagnosis

Shoots bearing helically arranged leaves. Leaves, claw-shaped, and thick. Leaf apices obtuse to sub-acute. Leaves keeled with a thick cuticle. Leaves amphistomatic with abundant stomatal crypts. Stomatal crypts, 8–18 per leaf, and randomly distributed. Crypts as wide as deep, with round to oval apertures, and partially occluded by interdigitate, elongated papillae. Papillae up to 48 per crypt. Stomata, 7–12 per crypt, and basally packed. Epidermis thinner on adaxial surface, and showing polygonal ordinary cells. Hypodermis thin, and mainly developed on the adaxial surface. Palisade parenchyma showing one (rarely two) layer(s) of elongated cells. Spongy parenchyma well-developed on abaxial and adaxial sides with lacunae and large, rounded cells.

Transfusion tracheids, abundantly pitted, well-developed and limited to the abaxial side of leaves. Single vascular bundle per leaf. Continuous pachyte into the stem. Tracheids elongated, narrow and bearing regularly arranged pits. Rays abundant, mainly uniseriate, 3–20 cells high. Pith with large parenchyma cells. Pollen cones spherical to ovoid, slightly longer than wide. Microsporophylls imbricate, helically arranged, peltate, and up to 40 in number per cone. Microsporophyll stalks elongated, exmedially attached to the head and triangular in transversal plan. Microsporophyll heads flat to convex, and rhomboidal. Pollen sacs 6–7 per microsporophyll.

Description

Gross morphology of leafy axes

Shoots are up to twice branched. Branches arise at 30–70 degrees. The longest specimen is 50 mm long. Shoots are up to 7.0 mm in diameter. Leaves are helically arranged (Figs. 6.2.3B–C; 6.2.4A–C; 6.2.5A–C). Leaves arise at up to 140 degrees (phyllotaxy 8/21). Leaves are triangular in abaxial and adaxial views, rhomboidal in transversal section, claw-shaped in sagittal section, and slightly keeled on both sides (Fig. 6.2.6A–D). They are 1.5–3.5 mm long and 1.0–1.5 mm wide. The leaf margin is entire. The apex of leaves is obtuse to sub-acute. Outer surface of leaves shows the outlines of epidermal cells (Figs. 6.2.7A–C and 6.2.8A).

Histology of leafy axes

Adaxial cuticles of leaves are slightly thicker than abaxial cuticles, being 5–18 µm and 3–14 µm thick, respectively. Both surfaces bear stomatal crypts (Fig. 6.2.6A–D). Each leaf bears 8–18 spherical to ovoid stomatal crypts (c. 4–7 per mm²). Abaxial surface shows a higher number of stomatal crypts than adaxial surface. Crypts are commonly as wide as deep, or slightly deeper than wide. Stomatal crypts are 80–200 µm in diameter, and 80–220 µm deep (Figs. 6.2.7C and 6.2.8B–D). Stomatal crypts seem to be randomly distributed (Fig. 6.2.6A–D). Crypt apertures are round to oval, and measure 60–120 µm long and 40–80 µm wide. Crypt apertures of the abaxial and the adaxial surfaces have similar sizes. The crypt aperture is partially reduced by interdigitate papillae, being 20–60 µm long and up to 15 µm wide (Fig. 6.2.8B–E). Papillae are 20–48

in number per crypt, mainly developed inside the crypts. Papillae show rounded to acute apices. Stomata are located at the bottom of crypt, being 7–12 per crypt. Stomata are up to 40 μm long and up to 30 μm wide (Fig. 6.2.8F). Adaxial epidermis is slightly thinner than abaxial epidermis, being 6–25 μm and 13–35 μm thick, respectively (Figs. 6.2.7A–C and 9A). Ordinary epidermal cells are square, rectangular, or polygonal, being 20–90 μm long and 15–30 μm wide. The anticlinal walls of ordinary epidermal cells are straight to slightly sinuous, and are up to 5 μm thick (Fig. 6.2.8G). Leaves hypodermis mainly occurs on the adaxial surface, being partially or totally absent on the abaxial surface (Fig. 6.2.7A). Hypodermis consists of a single layer of elongate cells, up to 150 μm long, up to 30 μm wide, and 10–20 μm high (Fig. 6.2.8A, H). The anticlinal walls of the hypodermal cells are thin, less than 3 μm thick. Palisade parenchyma usually consists of one layer (rarely two) of elongated cells (Figs. 6.2.7A–C and 6.2.8A, I). Palisade parenchyma occurs on both sides but is mainly developed on the adaxial side (Fig. 6.2.7A–C). It develops along the total leaf length. Cells are 40–100 μm long and 30–70 μm wide. Anticlinal walls are curve to straight, and are less than 3 μm thick. Spongy parenchyma is well-developed both on abaxial and adaxial sides (Fig. 6.2.7A–C). Spongy parenchyma is thinner toward to the leaf apex and absent on this latter. Spongy parenchyma consists of up to six layers of large and rounded cells. Cells are separated by large intercellular spaces, forming lacunae (Fig. 6.2.8J). Cells vary in size, being 20–130 μm in diameter. Lacunae are up to 90 μm wide (Fig. 6.2.8J). The anticlinal walls are curve and are less than 3 μm thick. Transfusion tissue occurs on the abaxial side, and is up to 150 μm thick (Fig. 6.2.7A–B). It consists of up to seven layers of transfusion tracheids without transfusion parenchyma (Figs. 6.2.8K–L and 6.2.9A–B). Transfusion tracheids are slightly elongated and ovoid to polygonal (Fig. 6.2.9A–B). Transfusion tracheids are tightened, 30–100 μm long and 10–90 μm wide. Walls are straight to slightly convex, and are 1–4 μm thick. They show numerous pits (Figs. 6.2.8K–L and 6.2.9A–B). Pit chambers are spherical and up to 6 μm in diameter. Pit apertures are round and 2–3 μm in diameter. The pit membrane and the torus are observed in the central area of the pit chamber (Fig. 6.2.8L). A single vascular bundle ends before the leaf apex (Fig. 6.2.7A–C). Vascular bundle forms an angle of up to 45° with the stem. Vascular bundle is up to 1.8 mm long, up to 250 μm wide (Fig. 6.2.7B). Vascular bundle is basally embedded in transfusion tissue.

Into the stem, the pachyte is continuous, secondary phloem, cambium and secondary xylem forming rings (Fig. 6.2.10A). Secondary phloem is 30–100 μm thick (Fig. 6.2.10G). Sieve cells are 20–60 μm long, 20–30 μm in diameter, and form longitudinal rows (Fig. 6.2.10G). Walls of sieve cells are less than 3 μm thick. Cambium is up to 70 μm wide (Fig. 6.2.10B, G). Cambium consists of up to four layers of square to polygonal cells, 20–50 μm wide (Fig. 6.2.10E). Secondary xylem is up to 250 μm wide (Fig. 6.2.10A–B). No growth rings and no distinction between early wood and late wood is observed. Tracheids are 160–270 μm long and 5–15 μm in diameter. Radial walls of tracheids show pits, less than 3 μm in diameter (Fig. 6.2.10H–I). Pits seem to be regularly distributed along the tracheids but we cannot ascertain that pits are uniseriate. Tracheid walls are up to 4 μm thick. Rays are abundant, mainly uniseriate, rarely biseriate, 3–20 cells of 50–300 μm high (Fig. 6.2.10F, J–K). Each cell is polygonal, measures 15–40 μm long, 7–20 μm wide and 15–30 μm high. Walls of ray cells are up to 4 μm thick. There is no resin canals. Primary xylem is not clearly distinguished but seems to be up to 20 μm thick (Fig. 6.2.10D). Pith forms a slightly flattened central cylinder up to 130 μm in diameter (Fig. 6.2.10D, J, L). Parenchyma cells of pith are large, rounded to ellipsoidal, and up to 90 μm in diameter. Walls of pith cells are convex, and less than 3 μm thick.

Gross morphology of male cones

Pollen cones are borne apically (Figs. 6.2.3D–E; 6.2.4C; 6.2.5B–C). Cones are spherical to ovoid. They are 2.8–5.0 mm long and 2.3–4.1 mm wide. Cone axes are up to 4 mm long, up to 0.9 mm wide, and bear up to 40 imbricate, helically arranged, peltate microsporophylls. Microsporophyll stalks are regularly distributed along the cone axis (Fig. 6.2.11A–C). The Microsporophyll stalk is exmedially attached to the head (Fig. 6.2.12A–B). They are 0.4–0.8 mm long, less than 0.2 mm wide, and triangular in the transversal plan. The microsporophyll heads are flattened to convex, rhomboidal in shape, and show acuminate or acute apice (Figs. 6.2.11A–C and 6.2.12A–D). They are 1–2 mm long, 0.5–1.9 mm wide, up to 0.25 mm thick. Head margin is entire. 6–7 pollen sacs are tightened into the lower part of the head, forming a cluster on the adaxial surface, near the stalk (Figs. 6.2.11C–D and 6.2.12A–D). The clusters of pollen sacs are up to 0.5 mm wide, and protected by the head margin that folds upward (Fig. 6.2.12A–D). Each

pollen sac is up to 0.30 mm wide (Fig. 6.2.11D–E). Pollen sacs contain preserved pollen grains (Figs. 6.2.11D–E and 6.2.13A–G).

Histology of male cones

The microsporophyll stalks show some cells, 20–30 μm wide. They form parallel cell rows, 20–30 μm wide. The current tomographic configuration used for high resolution imaging on the complete flint pieces of several centimeters does not allow precise histological survey of these tissues. Abaxial and adaxial cuticles of microsporophyll heads seem to be less than 10 μm thick. We do not distinguished stomatal crypts or stomatal apparatuses on the abaxial and adaxial surfaces of microsporophyll heads. Unlike, the adaxial surface bears 6–9, and 40–100 μm wide guttiform gland-like structures (Fig. 6.2.11H). They are located in the upper part of the heads. These structures are limited by a single layer of small cells, up to 10 μm thick. Each gland-like structure forms a projection outwards, 10–40 μm long and 20–30 μm wide (Fig. 6.2.11H). This projection shows a circular aperture, 5–20 μm in diameter. Epidermis consists of one layer of cells, 10–25 μm thick (Fig. 6.2.11F). A parenchyma-like tissue is 40–250 μm thick and shows one to three layers of rounded to elongated cells, 40–150 μm long and 10–40 μm wide (Fig. 6.2.11F–G). The anticlinal walls of parenchyma-like tissue are straight and 1.0–3.0 μm thick. Tissues of the cone axes are difficult to distinguish. Locally, some cells form parallel rows, 20–30 μm wide. Cells are 30–110 μm long and 20–30 μm wide.

Pollen grains

Pollen grains cannot be determined. They are slightly flattened (Fig. 6.2.13A–G). Pollen grains are 17.3–20.3 μm long and 10–16 μm wide. Sacci are not present.

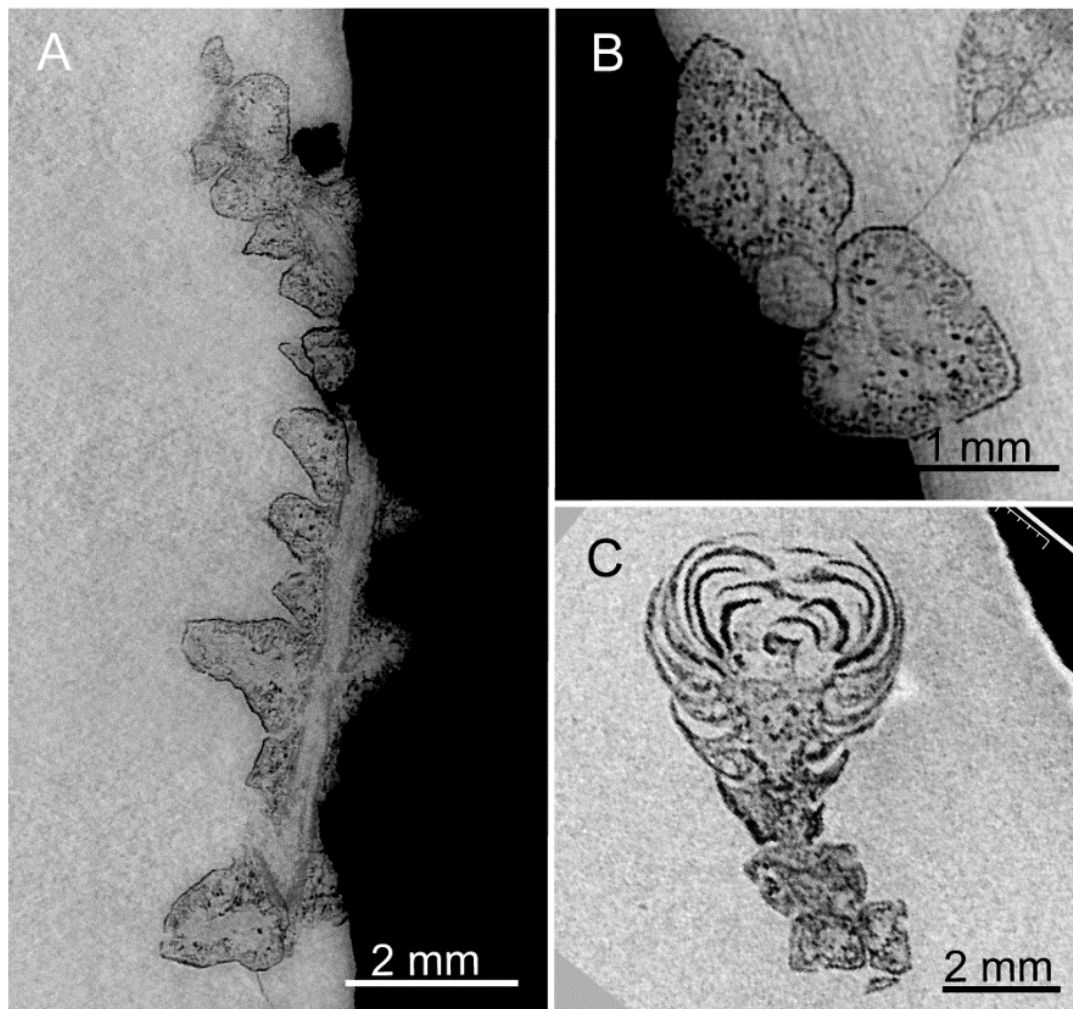


Figure 6.2.4. PPC-SR μ CT, virtual sections of *Glenrosa carentonensis* sp. nov. reconstructed using a single distance phase retrieval process. (A) Longitudinal section of leafy axis, SIL_ARC_3_1. (B) Transversal section of leafy axis, SIL_ARC_3_1. (C) Longitudinal section of twig and cone, SIL_ARC_2_1. Voxel side, (A-B) = 11.8 μ m, (C) = 28.9 μ m.

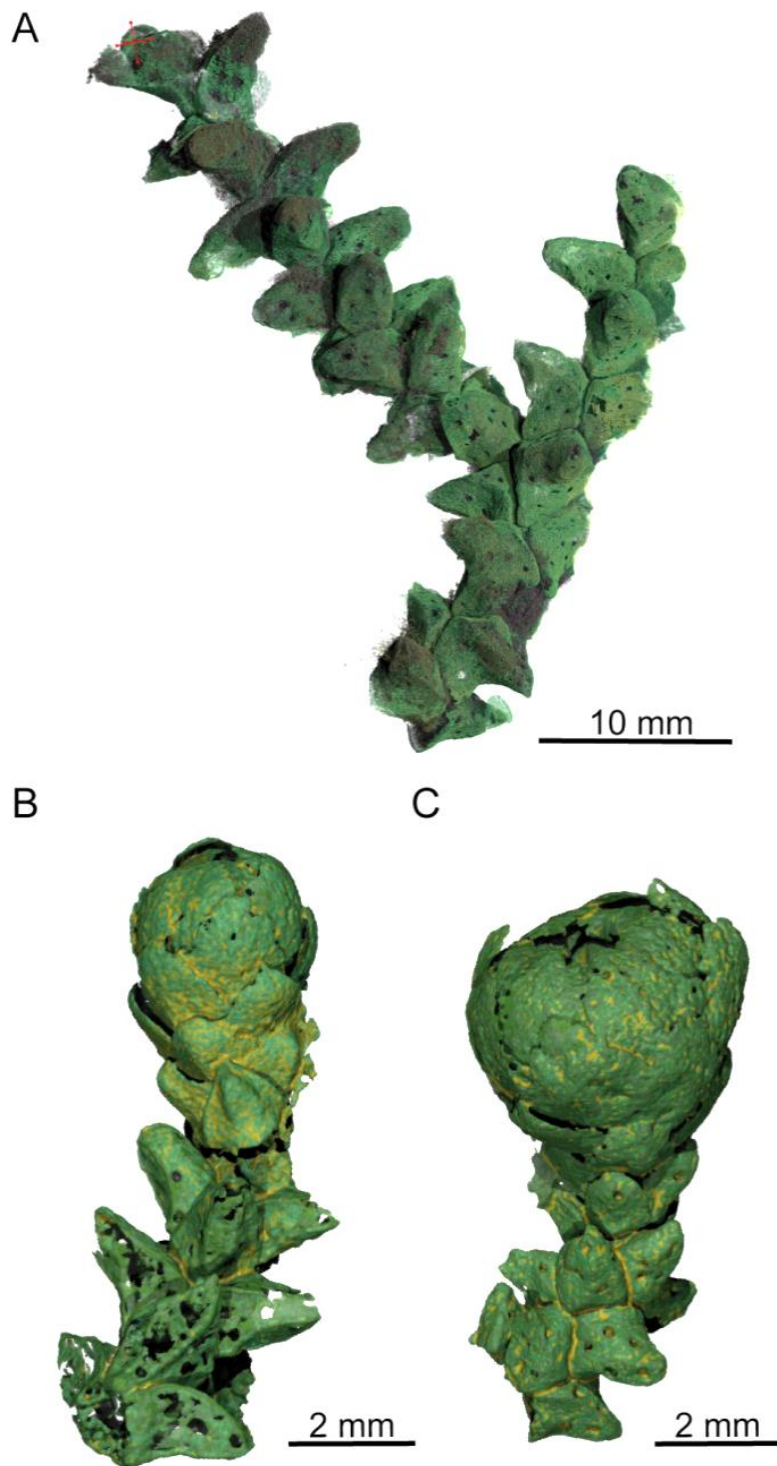


Figure 6.2.5. PPC-SR μ CT, 3D renderings of *Glenrosa carentonensis* sp. nov. (A) Helically arranged leafy axis, SIL_ARC_3_1. (B–C) Leafy axes bearing a microsporangiate male cone, SIL_ARC_2_2 and SIL_ARC_2_1, respectively. Voxel side = 11.9 μ m.

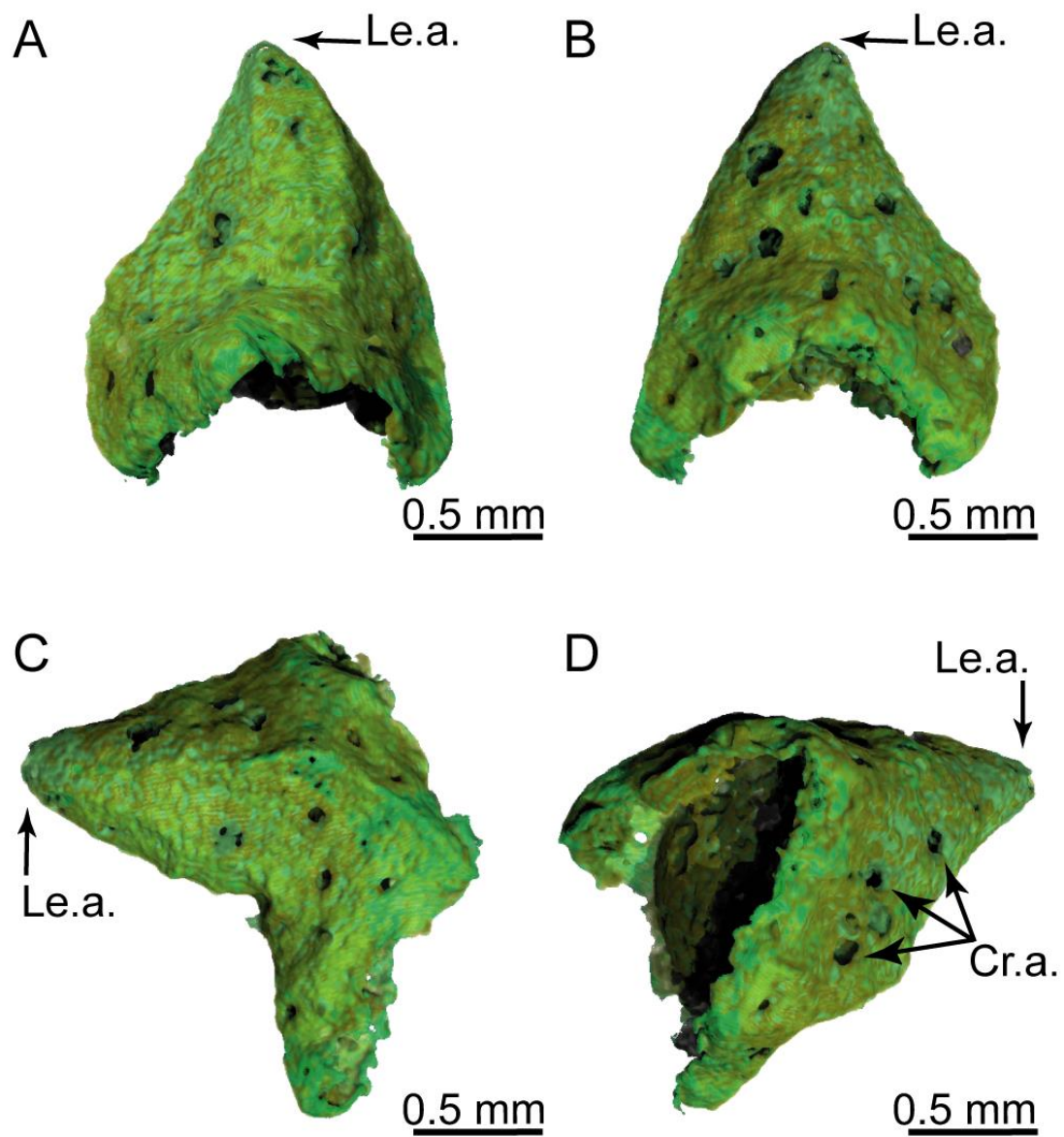


Figure 6.2.6. 3D renderings of a *Glenrosa carentonensis* sp. nov. leaf showing stomatal crypts. (A) Top view of adaxial surface. (B) Bottom view of abaxial surface. (C) Right view. (D) Oblique top-left view. Cr.a., apertures of stomatal crypts; Le.a., apex of leaf. Voxel side = 11.9 μm . SIL_ARC_3_1.

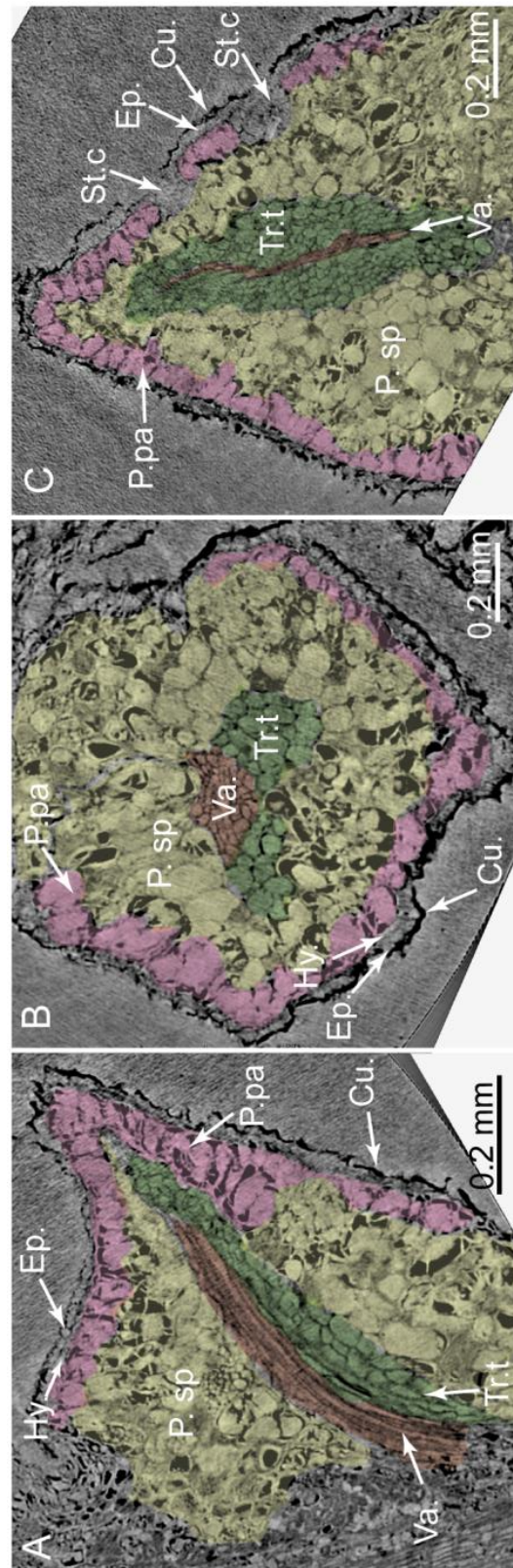


Figure 6.2.7. PPC-SR μ CT, virtual histological sections of a *Glenrosa carentonensis* sp. nov. leaf. (A) Sagittal section. (B) Transversal section. (C) Tangential section. Cu., cuticle; Ep., Epidermis; Hy., hypodermis; P.pa, palisade parenchyma; P.sp, spongy parenchyma; St.c, stomatal crypts; Tr.t, transfusion tracheids; Va., vascular bundle. Voxel side = 0.6 μ m. SIL_ARC_2_1.

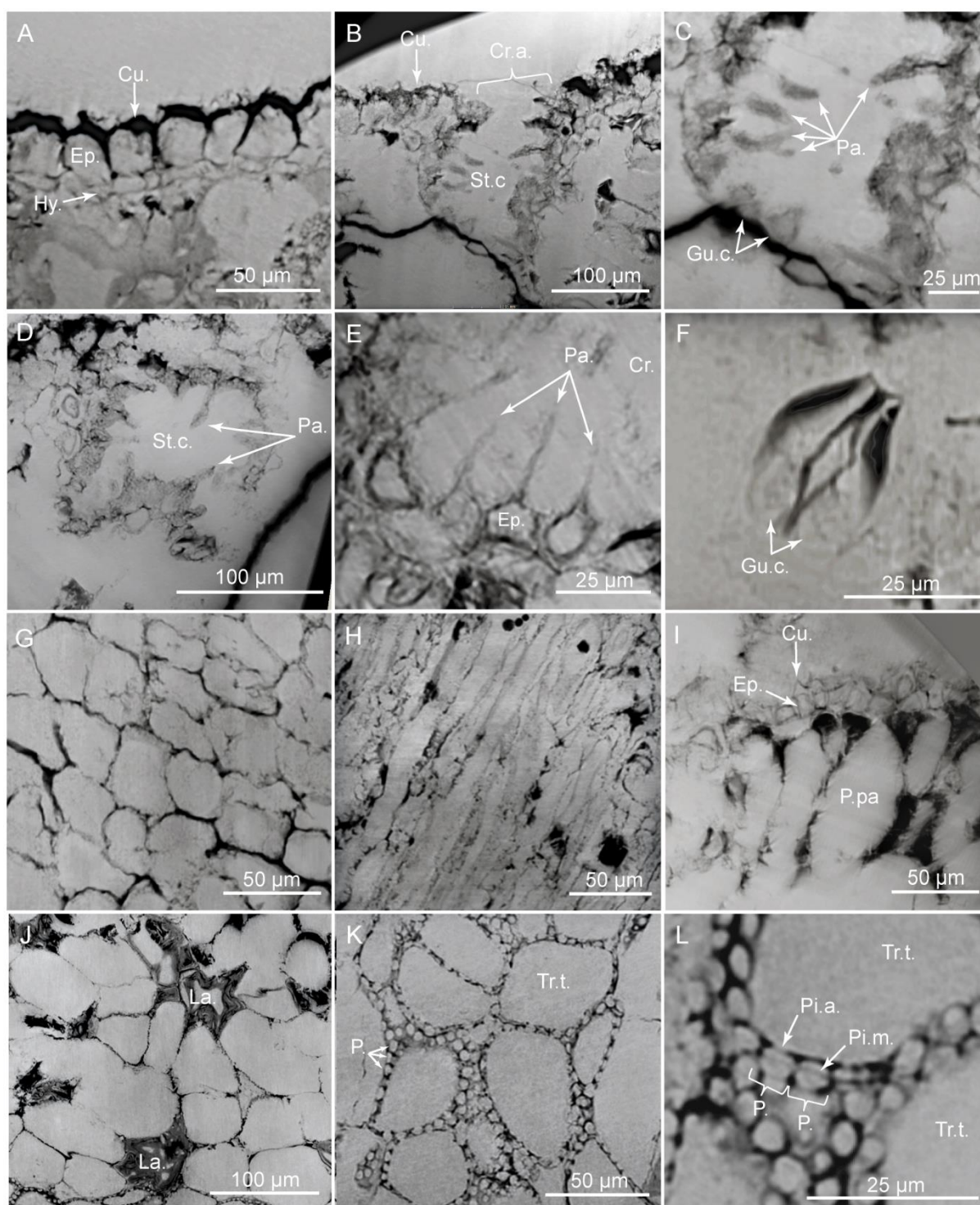


Figure 6.2.8. PPC-SRμCT, virtual histological sections of *Glenrosa carentonensis* sp. nov. leaf. (A) Uppermost adaxial surface showing cuticle, epidermis and hypodermis in transversal section. (B) Stomatal crypt in transversal section. (C) Detail of B. (D) Stomatal crypt in tangential section. (E) Hair-like projections of epidermal cells inside a crypt. (F) Guard cells of stomata apparatus. (G) Epidermal cells in tangential section. (H) Hypodermal cells in tangential section.

(I) Elongated palisade parenchyma cells in transversal section. (J) Spongy parenchyma showing lacunae in tangential section. (K) Transfusion tracheids showing numerous pits. (L) Detail of transfusion tracheid pits. Cr.a., apertures of stomatal crypts; Cu., cuticle; Ep., epidermis; Gu.c., guard cells; Hy., hypodermis; La., lacunae; P., pits; P.pa, palisade parenchyma; Pa., Papillae; Pi.a, pit aperture; Pi.m., pit membrane; St.c., stomatal crypts; Tr.t., transfusion tracheids. Voxel side = 0.28 μm . SIL_ARC_7_1.

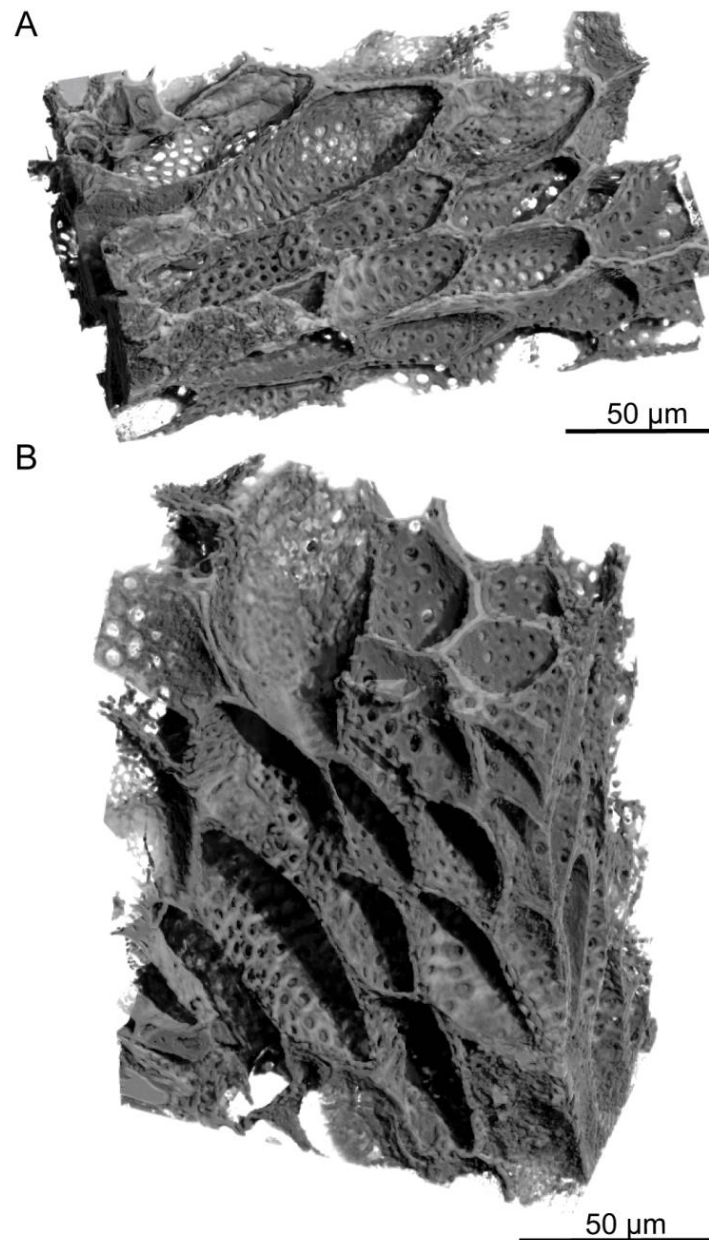


Figure 6.2.9. PPC-SR μ CT, 3D renderings of transfusion tracheids into leaf of *Glenrosa carentonensis* sp. nov. (A–B) longitudinal section showing transfusion tracheids with spherical pits. Voxel side = 0.28 μm . SIL_ARC_7_1.

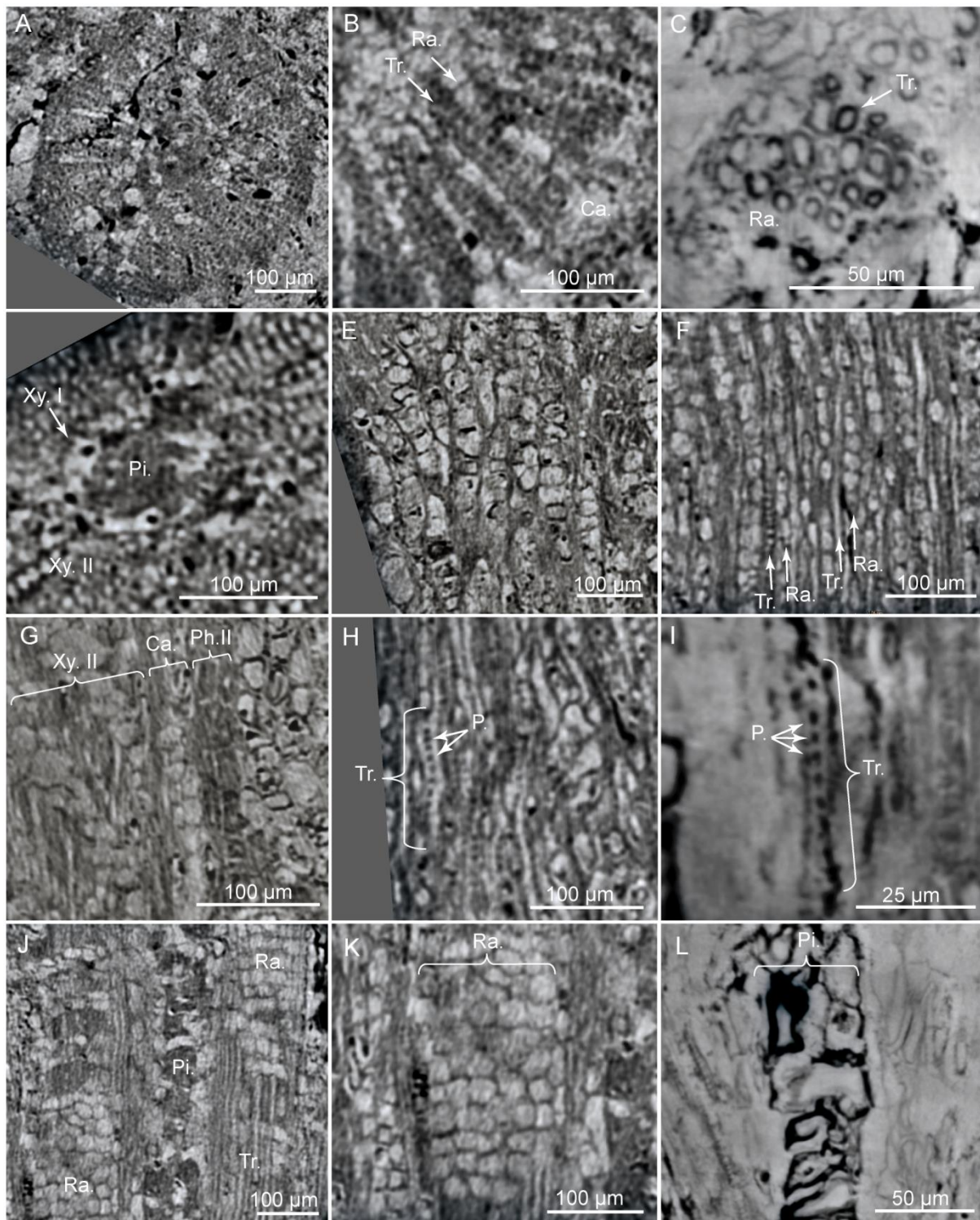


Figure 6.2.10. PPC-SRμCT, virtual sections of *Glenrosa carentonensis* sp. nov. wood. (A) General view of wood in cross section. (B) Detail of wood showing tracheids and rays in cross section. (C) Detail of tracheids in cross section. (D) Detail of secondary xylem, primary xylem and pith in cross section. (E) Cambium in tangential section. (F) Uniseriate rays in tangential section. (G) Secondary phloem, cambium and secondary xylem in radial section. (H) Tracheids and pits in radial section. (I) Detail of a tracheid and pits in radial section. (J–K) Rays in radial

section. (L) Pith in radial section. Ca., cambium; P., pits; Ph.II, secondary phloem; Pi., pith; Ra., rays; Tr., tracheids; Xy.I, primary xylem; Xy.II, secondary xylem. Voxel side, (A, C, D, E, F, G, H, J, K) = 0.63 μm ; (B, I, L) = 0.28 μm . (A, C, D, E, F, G, H, J, K) SIL_ARC_2_1; (B, I, L) SIL_ARC_7_1.

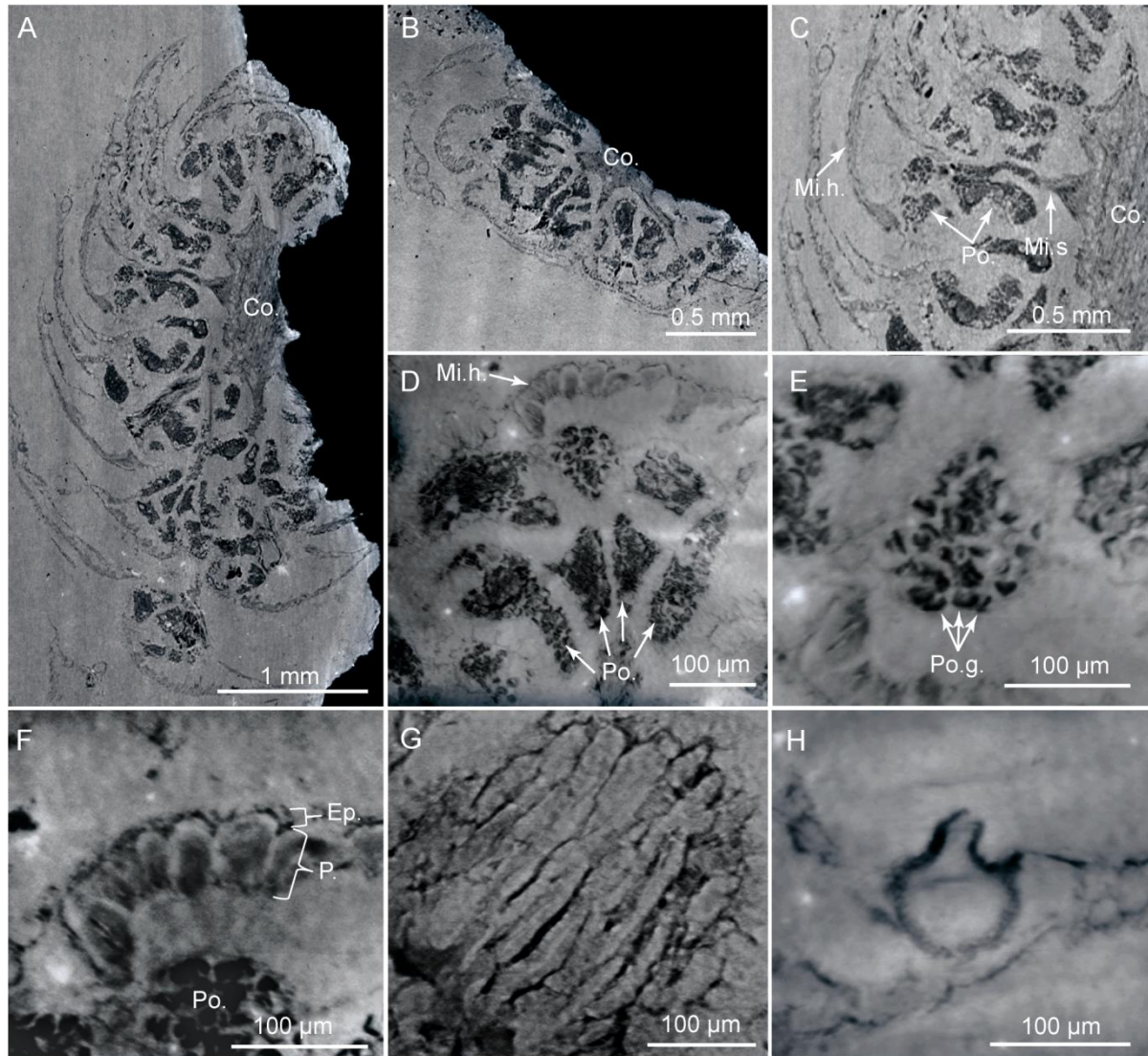


Figure 6.2.11. PPC-SR μ CT, virtual histological sections of microsporangiate cone with microsporophylls bearing pollen sacs. (A) Cone in longitudinal section. (B) Cone in transversal section. (C) Detail of A showing large head insertion and pollen sacs. (D) Pollen sacs of a microsporophyll in transversal section. (E) *In situ* pollen grains. (F) Transversal section of microsporophylls showing epidermis and parenchyma-like cells. (G) Longitudinal section of parenchyma-like cells. (H) Gland-like structure. Co., cone axis; Ep., epidermis; Mi.h., microsporophyll head; Mi.s., microsporophyll stalk; P. parenchyma-like tissue; Po., pollen sacs; Po.g., pollen grains. Voxel side = 0.6 μm . SIL_ARC_2_3.

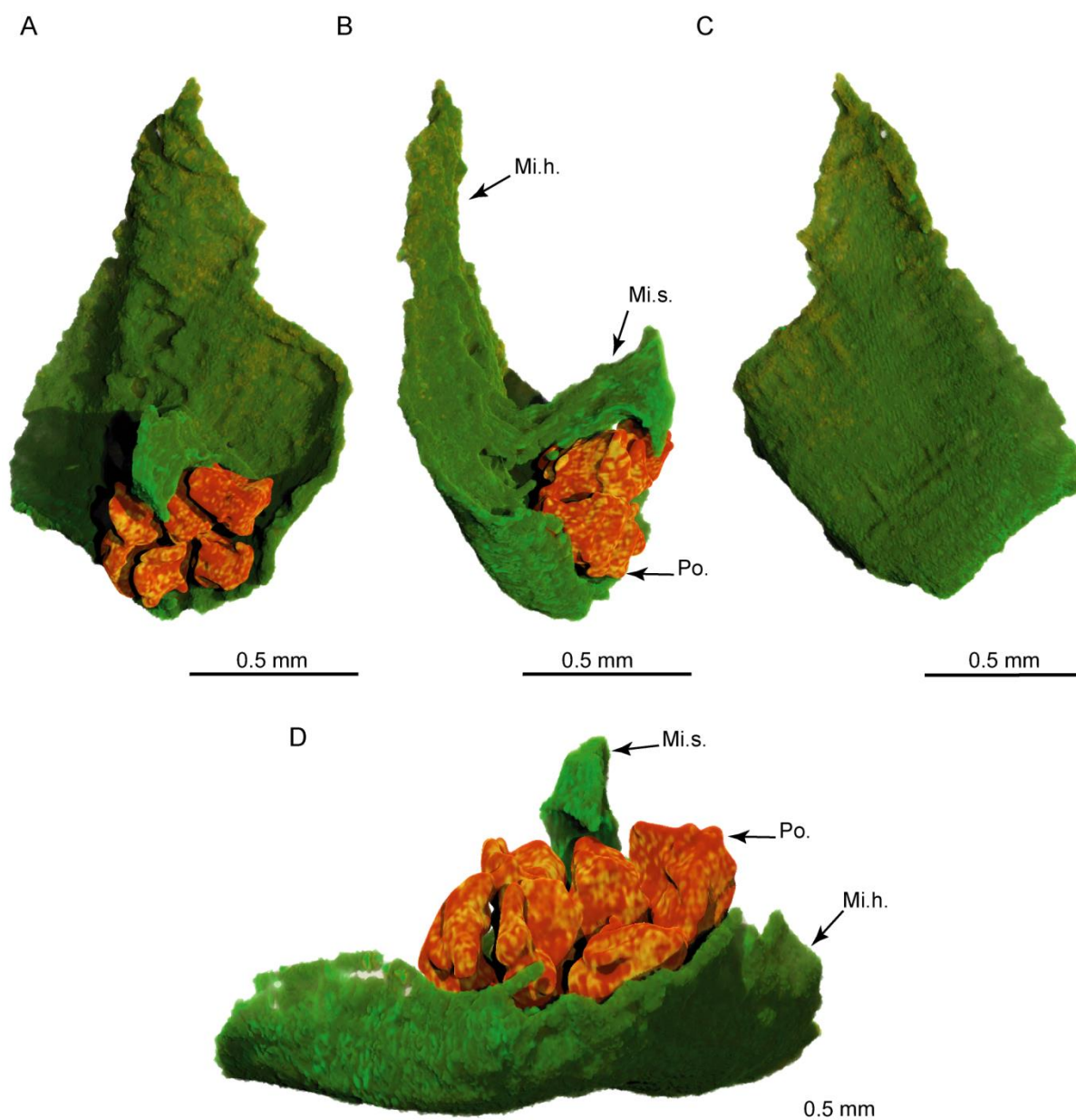


Figure 6.2.12. PPC-SRμCT, 3D renderings of a *Glenrosa carentonensis* sp. nov. microsporophyll with six pollen sacs. (A) Inner surface in front view. (B) Right view. (C) Outer surface in front view. (D) Bottom view. Mi.h., microsporophyll head; Mi.s., microsporophyll stalk; Po., pollen sacs. Voxel side = 3.5 μm. SIL_ARC_2_3.

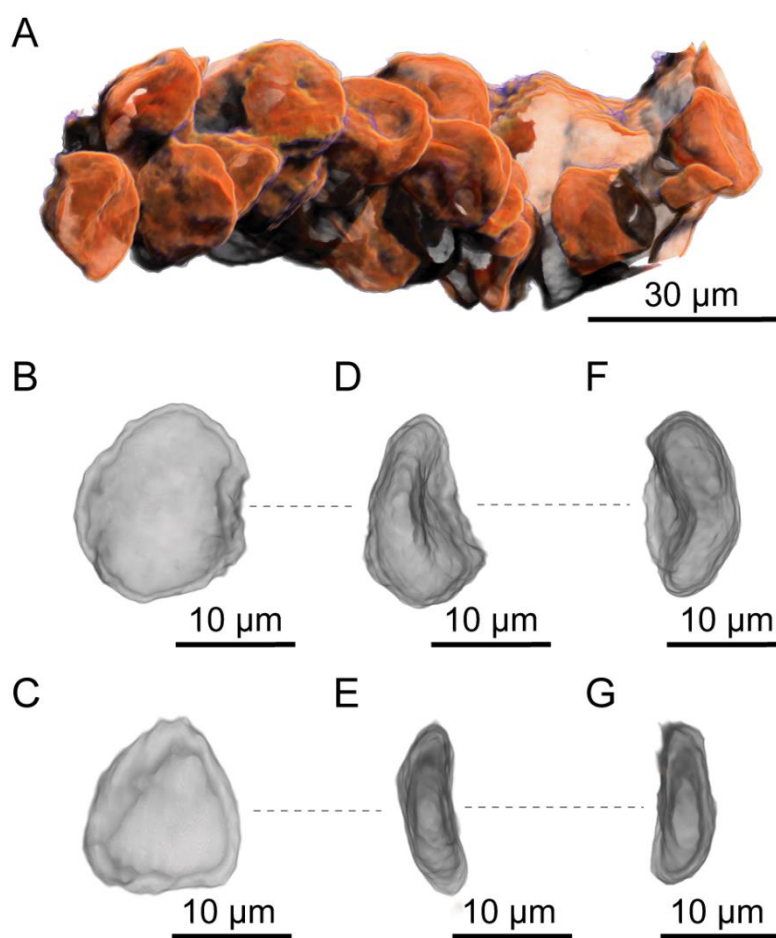


Figure 6.2.13. PPC-SRμCT, 3D renderings of *Glenrosa carentonensis* sp. nov. pollen grains. (A) Group of pollen grains contained in a pollen sac. (B–G) Two pollen grains; B–E, equatorial view; F–G, polar view. Voxel side = 0.66 μm. SIL_ARC_2_3.

DISCUSSION

Interests and limits of the PPC-SRμCT

During the last decade, propagation phase-contrast X-ray synchrotron microtomography (PPC-SRμCT) has proved to be an efficient, non-destructive technique to study inner structures of fossil specimens (e.g. Tafforeau *et al.*, 2006). In the field of palaeobotany, until recently, synchrotron microtomography studies only dealt with small plant specimens removed from the sedimentary matrix (Feist *et al.*, 2005; Friis *et al.*, 2007, 2009b, 2010, 2011, 2013, 2014; von Balthazar *et al.*, 2007; Scott *et al.*, 2009; Friis & Pedersen, 2011; Heřmanová *et al.*, 2011; Schönenberger *et al.*, 2012; Moreau *et al.*, 2014a; Steart *et al.*, 2014). Here, the technical developments combining high energy

and multiscale analyses allowed for the first time to non-destructively access to small plant inclusions inside large and dense silica-rich nodules. This new approach enabled the gross morphology and the tinny details of the histology to be described, without breaking or slicing plant specimens. This non-destructive technique can be preferentially applied for unique or rare specimens. The 3D preservation of *Glenrosa carentonensis* sp. nov. from Charente-Maritime is a perfect example of the usefulness of the PPC-SR μ CT. Previously, *Glenrosa* was only examined based on isolated cuticles and under LM and SEM (Watson & Fisher, 1984; Zhou *et al.*, 2000; Néraudeau *et al.*, 2005; Gomez *et al.*, 2012). Here, the combination of unique siliceous permineralization and PPC-SR μ CT gives for the first time detailed information about the histology of twigs, leaves and male cones as well as pollen sacs. Although the resolution used in the current tomographic configurations and probable preservation bias do not allow all details of pollen grains and histology to be observed (e.g., arrangement of subsidiary cells of stomata apparatuses, arrangement of tissues into the vascular bundle of leaves, tissues of cones), the submicron scans enable the production of an infinity of virtual palaeohistological sections and the characterization of a large part of different tissues and cells.

Size of samples being a factor limiting the resolution of tomographic data, more information would be obtained with invasive approaches such as micro-sampling of leafy stems and cones. The large size of the flint nodules made impossible to apply nanotomography as previously described by (Moreau *et al.*, 2014a). However, for the present study, we decided to stay non-destructive, considering that the rapid technical progress in synchrotron imaging may make possible such very high resolution imaging on large specimens at high energy in the coming years.

Comparison with other *Glenrosa* species

Although the seven *Glenrosa* species show helical leaf arrangement, the phyllotaxy greatly varies (Table 6.2.2). A phyllotaxy 8/21 is only known in *G. carentonensis* sp. nov. In all species, leaves are quite similar in size, usually 1.0–3.5 mm long, and 0.5–2.5 mm wide (Table 6.2.2). However, leaves vary in shape (Fig. 6.2.14). *G. carentonensis* sp. nov. has a leaf shape close to that of *G. pagiophylloides* (Watson & Fisher, 1984). *G. carentonensis* sp. nov. does not show the hook-shaped leaves of *G. falcata* (Gomez *et al.*, 2012). *G. carentonensis* sp. nov. leaves differ from as long as wide

scale-like leaves of *G. texensis* (Srinivasan, 1992). Leaves of *G. carentonensis* sp. nov. are shorter and wider than those of *G. hopewellensis* (Srinivasan, 1992). The entire leaf margins of *G. carentonensis* sp. nov. differ with the fimbriate margins of *G. texensis* (Srinivasan, 1992), and *G. nanjingensis* (Zhou *et al.*, 2000).

The cuticle of *G. carentonensis* sp. nov. is slightly thicker than those of *G. falcata*, *G. nanjingensis*, and *G. pagiophylloides* (Srinivasan, 1992; Zhou *et al.*, 2000; Gomez *et al.*, 2012). All *Glenrosa* species show amphistomatic leaves, except *G. nanjingensis*. *G. carentonensis* sp. nov. shows a number of stomatal crypts per leaf similar to that of *G. nanjingensis* (Zhou *et al.*, 2000), but higher than that of *G. falcata* (Gomez *et al.*, 2012). Crypt density per mm² is close to that of *G. pagiophylloides* (c. up to 7 per mm²; Watson & Fisher, 1984) and *G. texensis* (c. up to 8 per mm²; Srinivasan, 1992). The stomatal crypt dimensions are quite close among the different *Glenrosa* species except *G. pagiophylloides* that shows smaller ones (Watson & Fisher, 1984; Table 6.2.2). The total number of papillae per crypt was probably difficult to estimate in *Glenrosa* only preserved as cuticles. However, it seems that *G. carentonensis* sp. nov. shows a high number of papillae per crypt (Table 6.2.2). Although, microsporophylls of *G. carentonensis* sp. nov. and isolated scales assigned to *Glenrosa* by Srinivasan, 1992 are quite close in shape and dimensions (c. 1.2–1.8 mm in diameter; Srinivasan, 1992), the pollen grains of *G. carentonensis* sp. nov. considerably differ with the bisaccate pollen grains described by the same author. The interpretation of the gland-like structures observed on microsporophylls of *G. carentonensis* sp. nov. is not obvious. We do not exclude probable resinous glands.

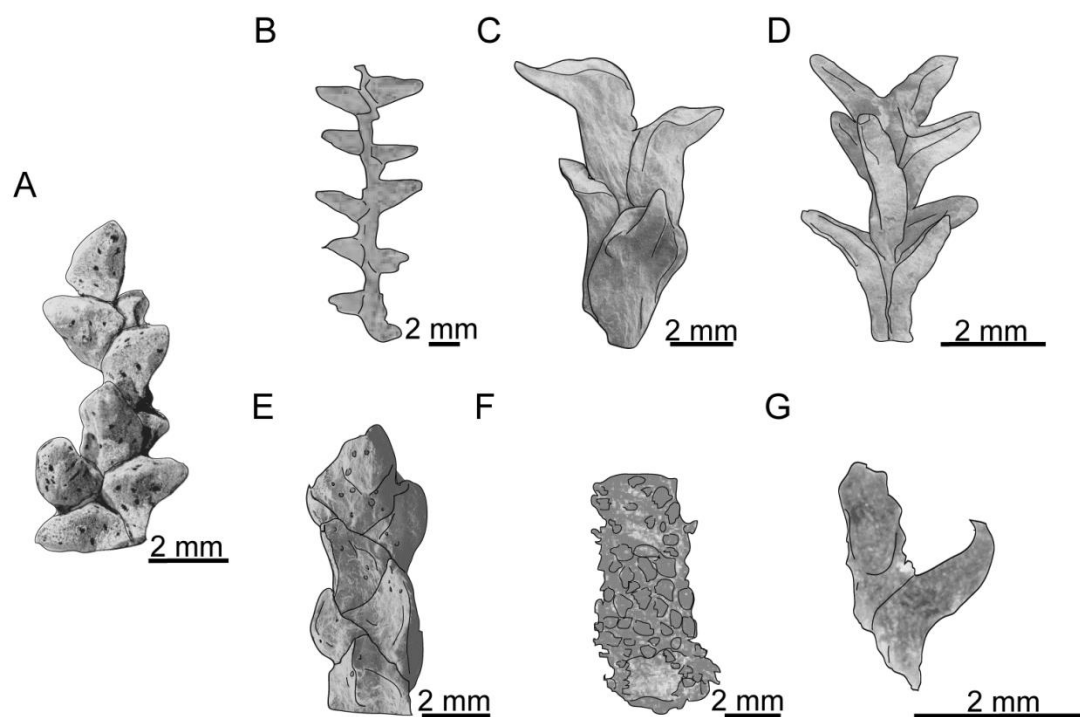


Figure 6.2.14. Comparison of the leafy axes morphology for the different *Glenrosa* species. (A) *Glenrosa carentonensis* sp. nov. (B) *Glenrosa pagiophylloides*. (C) *Glenrosa virginiensis*. (D) *Glenrosa hopewellensis*. (E) *Glenrosa texensis*. (F) *Glenrosa nanjingensis*. (G) *Glenrosa falcata*. Redrawn from (Watson & Fisher, 1984; Zhou *et al.*, 2000; Gomez *et al.*, 2012).

Taxa	<i>Glenrosa falcata</i>	<i>Glenrosa pagiophylloides</i>	<i>Glenrosa texensis</i>	<i>Glenrosa nanjingensis</i>	<i>Glenrosa virginensis</i>	<i>Glenrosa hopewellensis</i>	<i>Glenrosa texensis</i>	<i>Glenrosa carentonensis</i>
Age	upper Barremian	late Aptian to earliest Albian	late Barremian to earliest Albian	late Early Cretaceous	middle Albian	middle Albian	middle Albian	Cenomanian
Localities	Spain	Texas	Texas	China	Virginia	Virginia	Virginia	France
Phyllotaxy	1+3	-	1+2	8+13	-	-	-	8/21
Leaf shape	Horn to hook-shaped	Falcate	Scale-like, adpressed	Scale-like, adpressed	Scale-like, adpressed basally	Falcate	Scale-like	Claw-shaped
Leaf length (mm)	1–3	3	3	1.1–3.0	3.0–3.4	2.0–2.5	1.10–2.75	1.5–3.5
Leaf width (mm)	0.7–1.5	2	2.5	0.85–2.00	1.6–1.8	0.5–1.0	0.85–2.50	1.0–1.5
Cuticle thickness (µm)	3–10	Up to 10	Thick	3.0–6.5 (Ad.f.); 4.5–10.0 (Ab.f.)	Rather thick and leathery	Moderately thick	Moderately thick	5–18 (Ad.f.); 3–14 (Ab.f.)
Epidermal cells length (µm)	15–30	28	38	25–45 (Ad.f.); 40–60 (Ab.f.)	18–60	20–100	22–100	20–90
Epidermal cells width (µm)	7–19	23	16	15–30 (Ad.f.); 30–40 (Ab.f.)	12–14	10–30	9–22	15–30
Anticlinal wall thickness (µm)	3–7	5	5	1.5–2.0 (Ad.f.); 0.5–1.0 (Ab.f.)	-	-	-	up to 5
Stomatal crypt distribution	Amphistomatic	Amphistomatic	Amphistomatic	Hypostomatic	Amphistomatic	Amphistomatic	Amphistomatic	Amphistomatic
Stomatal crypt number per leaf	5–10	Up to 7 per mm ²	Up to 8 per mm ²	6–17	-	-	-	8–18 (4–7 per mm ²)
Stomatal chamber length (µm)	70–190	78	112 (Ab.f.); 90 (Ad.f.)	100–120	80–200	67–130	130–160	80–220 long
Stomatal chamber width (µm)	40–100	-	69 (Ab.f.); 66 (Ad.f.)	65–75	55–110	50–110	70–80	80–200 wide
Stomata per crypt	2–8	up to 4	4–8	2–3	2–6	1–6	4–6	7–12
Stomata dimensions	40–70 * 30–60	-	75 * 50	55 * 38	45–70 * 35–40	47–75 * 45–60	39–63 * 30–45	40 * 30 (without subsidiary cells)
Papillae number	More than 8	Some	More than 12	More than 10	-	a few	-	20–48
Sources	Gomez <i>et al.</i> , 2012	Watson & Fisher, 1984	Watson & Fisher, 1984	Zhou <i>et al.</i> , 2000	Srinivasan, 1992	Srinivasan, 1992	Srinivasan, 1992	This study

Table 6.2.2. Comparison of morphological and histological features in *Glenrosa* species. Ab.f, abaxial surface; Ad.f, adaxial surface.

Palaeoecophysiological implications and palaeoenvironment of *Glenrosa carentonensis* sp. nov.

Stomatal protection and invagination of leaf epidermis are commonly considered as an adaption to dry climates reducing the stomatal water-loss (Lösch *et al.*, 1982; Larcher, 2003; Roth-Nebelsick, 2007). However, crypts are present in living plants from both arid and wet environments (Hassiotou *et al.*, 2009). *Banksia* (Proteaceae), *Blossfeldia* (Cactaceae), and *Nerium* (Apocynaceae) are examples of living angiosperms showing encryption of stomata and inhabiting various environments. Only very pronounced encryptions (deep stomatal crypts) are associated with significant drought, whereas many other sunken or encrypted stomatal types are not systematically related to drought (Jordan *et al.*, 2008). The marked deep crypts of *G. carentonensis* sp. nov. suggest that this conifer was probably adapted to support harsh and desiccant climate conditions.

The role of papillae into the crypts was often debated. They have been long interpreted as reducing water-loss (Hassiotou *et al.*, 2009). Based on a numerical model, Roth-Nebelsick *et al.* (2009) proposed that the papillae may have only a minor influence on water-saving function of the stomatal crypts. Rather than limit the water-loss, papillae are a barrier to invasion by pathogens and prevent blockage of crypt by dusts or liquid water (Levin, 1973; Hassiotou *et al.*, 2009). Indeed, the excess of water into crypts may highly decrease the CO₂ diffusion (Brewer *et al.*, 1991), and dusts may prevent stomata closure, increasing the water-loss. Thus, numerous and particularly well-developed papillae of *G. carentonensis* sp. nov, suggests that this conifer was not only adapted to support desiccant conditions but also adapted to tolerate open and weakly protected habits that should be occasionally instable or disturbed.

Studies in living angiosperms showed that the location of stomata within the stomatal crypts influences transpiration (Roth-Nebelsick *et al.*, 2009). Roth-Nebelsick *et al.* (2009) explained that stomata placed at the bottom of crypts are less exposed to extreme temperatures than at the leaf surface. The bottom position into the crypts and the small size of stomata of *G. carentonensis* sp. nov., probably contributed to offset the water-loss, particularly in dynamic conditions such as fluctuating insolation.

The role of hypodermis can be to decrease the ultraviolet penetration into the leaves, allowing the thermal load to be reduced. The presence of an hypodermis under the epidermis of the adaxial surface of *G. carentonensis* sp. nov. may be a benefit to tolerate habitat with extreme sunlight exposition and hot temperatures.

In many localities of Charente-Maritime, lithological and palaeontological data support that the Cenomanian *Glenrosa*-bearing beds has been deposited in coastal environment highly influenced by marine inputs and partially or occasionally open to the sea (Figs. 6.2.1 and 6.2.2; Gomez *et al.*, 2004). Based on highly fragmented and mixed fossil remains from both marine and terrestrial environments into the flints, storm events cannot be excluded. The combination of xerophytic features such as fleshy shoots, small and thick leaves, thick cuticle, deep invagination of stomatal crypts into the mesophyll, small stomata apparatuses basally packed into the crypts, numerous and well-developed interdigitate papillae, and well developed hypodermis, supports that *G. carentonensis* sp. nov. may have been a succulent plant particularly adapted to support intense sunlight, and coastal environments exposed to desiccant conditions coupled with salty sea wind, and mechanical damages induced by recurrent storms. However, although the crypts of *G. carentonensis* sp. nov. were clearly involved into the control of transpiration, based on numerical models, Hassiotou *et al.* (2009) demonstrated that in extant plants (e.g. *Banksia*) the role of crypts can be also to facilitate the diffusion of CO₂ to the sites of assimilation. They explained that this is particularly specified for thick leaves. We cannot excluded that stomatal crypts of *G. carentonensis* sp. nov. had a multi-function combining the protection of the stomata, the control of the transpiration and the regulation processes of the CO₂.

The abundance of *G. carentonensis* sp. nov. into the flints of Charente-Maritime suggests that this species was one of the main component of coastal conifer-dominated forests, being so well-adapted to survive in this harsh and instable environments. The other conifers that co-occurred with *G. carentonensis* sp. nov. into the flints also support this hypothesis. *Brachyphyllum* Brongn emend. Harris and *Frenelopsis* (Schenk) emend. J. Watson also show xeromorphic features commonly present among plants inhabiting terrestrial environments highly influenced by marine or haline inputs (Barale, 1997; Néraudeau *et al.*, 2005, 2009; Thévenard *et al.*, 2005; Gomez *et al.*, 2008).

VII. CONCLUSIONS GÉNÉRALES ET PERSPECTIVES

VII. CONCLUSIONS GÉNÉRALES ET PERSPECTIVES

En plus d'enrichir notre connaissance du registre fossile à l'échelle régionale, ce travail s'inscrit dans un cadre beaucoup plus large, lié à deux grandes problématiques : (i) l'évolution et les changements majeurs qui ont touché les plantes à fleurs et les conifères pendant la transition Crétacé inférieur-Crétacé supérieur ; (ii) les nouvelles perspectives de la tomographie synchrotron en paléobotanique. Les données obtenues durant cette thèse viennent compléter certains travaux portant sur la flore laurasiatique du Crétacé (e.g. nombreuses références dans : Gomez *et al.*, 2004, 2008 ; Taylor *et al.*, 2009 ; Friis *et al.*, 2011 ; Coiffard *et al.*, 2012) et les applications de cette technique d'imagerie (e.g. nombreuses références dans Friis *et al.*, 2014).

(1) Apports de l'étude à la diversité, la systématique, la morpho-anatomie, et l'écologie des Angiospermes et des conifères de la transition Crétacé inférieur-Crétacé supérieur

Les fleurs crétacées étant très éparses, les fossiles présentés ici apportent de nouvelles données, cruciales pour notre connaissance des Angiospermes pendant leur rapide et précoce diversification. Jusqu'ici, de telles structures reproductrices restaient presque inconnues en France. Pourtant, ce travail révèle d'abondantes fleurs et inflorescences crétacées dans l'Ouest et le Sud du pays. Elles montrent une très grande disparité morphologique et supposent une diversité taxonomique importante. Des Lauraceae sont observées dans les gisements du Gard. Il semble que cette famille occupait une place non négligeable dans les paléoflores angiospermiennes du Cénomanién.

L'étude morpho-anatomique révèle des structures reproductrices inédites. Par exemple, la présence d'hermaphrodisme et d'un androcée pourvu d'une colonne staminale est pour la première fois observée chez des fleurs proches des Platanaceae. Ceci confirme la large diversité morphologique et taxonomique de cette famille, dès les premières phases de l'évolution des plantes à fleurs. Par ailleurs, les inflorescences de probables Platanaceae à fleurs unisexuées du Cénomanién gardois montrent d'importantes similitudes avec *Platanus*, l'unique genre actuel de la famille. L'étude

morphologique menée sur les inflorescences attribuées à *Mauldinia* montre un agencement et une forme des unités latérales jusqu'ici inconnus chez toutes les espèces du genre. Notons que leur caractère bilatéral est aujourd'hui inconnu chez les Lauraceae. Tout ceci montre que les Angiospermes ont fait preuve d'innovations durant cette période phare de leur évolution. Certains de ces essais évolutifs ont traversé les temps géologiques alors que d'autres ont précocement avorté.

Bien que l'origine écologique des premières Angiospermes soit extrêmement débattue, certains soutiennent qu'elles seraient apparues dans les milieux d'eau douce au Crétacé inférieur et qu'elles auraient progressivement colonisé de nouvelles niches écologiques durant la transition Crétacé inférieur-Crétacé supérieur (Coiffard *et al.*, 2012). Cet essor des Angiospermes aurait été accompagné du déclin des fougères et de certaines Gymnospermes telles que les conifères. Les travaux menés dans cette thèse soutiennent que durant le Cénomanién, les environnements littoraux les plus internes et les plus influencés par les apports continentaux étaient dominés par les plantes à fleurs. Par ailleurs, il apparaît que les milieux paraliques franchement ouverts sur la mer restaient dominés par les conifères. Ces derniers ont dû développer des stratégies pour répondre aux contraintes écologiques et environnementales imposées par les milieux littoraux. Le conifère *Glenrosa* est ici un parfait exemple. L'étude morpho-anatomique confirme le caractère xérophytique de cette plante, tout en apportant de nouvelles données histologiques. Notons que la présence de cryptes stomatiques est aujourd'hui inconnue chez les conifères, mais constatée chez certaines plantes à fleurs.

Les facteurs à l'origine des innovations morpho-anatomiques et écologiques des Angiospermes et des conifères, ainsi que les causes de l'essor brutal des plantes à fleurs restent difficile à expliquer. Néanmoins, nous pouvons mettre en cause les changements climatiques majeurs intervenus au Crétacé, des compétitions ou coévolutions entre/ou au sein des différents groupes, ou encore une évolution conjointe (co-évolution) avec certains insectes. Des innovations d'ordre physiologique, entraînant une croissance rapide de la plante auraient pu être des atouts majeurs pour l'essor des Angiospermes (e.g. structures conductrices de la sève).

L'abondance et la richesse des restes découverts en France apportent ici de nouvelles informations qui complètent notre connaissance du registre fossile et de l'évolution des Angiospermes et des conifères pendant le Cénomanién. Cependant, compte tenu du caractère inédit du matériel, tant du point de vue de la préservation que

du contenu paléobotanique, il s'avère nécessaire de continuer les investigations par des études détaillées des spécimens provenant des Charentes et du Gard.

(2) Intérêts et limites de la tomographie synchrotron en paléobotanique

Contrairement aux techniques classiquement utilisées en paléobotanique, la tomographie synchrotron a révélé des structures internes, invisibles de l'extérieur, et de manière non-destructive. L'approche multi-échelles et haute résolution qui combine microtomographie et nanotomographie s'avère être efficace pour l'étude des fleurs et inflorescences isolées et préservées sous forme de fusains/lignites. Elle permet de distinguer et caractériser chacune des unités florales telles que les pièces du périanthe, de l'androcée ou du gynécée. Parallèlement, des grains de pollen et leur exine sont pour la première fois imagés par nano-holotomographie, directement dans leurs étamines.

Jusqu'à présent, en paléobotanique, toutes les études tomographiques avaient été réalisées sur des spécimens isolés de leur matrice rocheuse. La tomographie par contraste de phase de propagation combinée à l'utilisation de configuration haute énergie permet pour la première fois de détecter et caractériser des inclusions végétales perminéralisées dans des nodules de silex, denses, opaques et de dimensions non négligeables. Les expériences menées à l'ESRF montrent qu'il devient possible de faire de la paléohistologie virtuelle sur des inclusions végétales piégées dans une grande masse de matrice rocheuse. Par exemple, une très grande partie des tissus du conifère *Glenrosa* est pour la première fois décrite. Bien que cette thèse confirme l'utilité de la tomographie synchrotron pour l'examen des spécimens rares ou uniques, et préservés en trois dimensions (e.g. fusains/lignites ; perminéralisations/pétrifications), elle en souligne aussi ses limites. En effet, à cause d'une résolution encore trop faible, ou d'un état de préservation variable selon les tissus, certains détails cellulaires ne sont pas encore observés. De plus, l'importante compression des restes s'avère être un facteur limitant pour l'obtention d'images tomographiques de qualité.

Ce travail ouvre de nouvelles perspectives concernant les applications de la tomographie synchrotron en paléobotanique. Ceci est particulièrement vrai pour l'étude des structures internes d'ordre nanométrique ou l'étude d'inclusions dans des matrices rocheuses denses. Les protocoles expérimentaux développés ici sont reproductibles sur d'autres plantes fossiles montrant des états de préservations similaires ou proches, et

quelles que soient leurs provenances géographiques et stratigraphiques. Ceci vient d'être démontré par des examens complémentaires, menés sur d'autres conifères silicifiés, d'âge Jurassique, de Haute-Marne (e.g. Données non publiées du Mémoire de Master 2 de Matthieu Le Couls, 2014). Parallèlement, la détection et la caractérisation de fossiles dans des nodules siliceux ne se limite pas aux plantes et peut être appliquée à d'autres types de restes tels que des invertébrés. Au sens plus large, la microtomographie synchrotron, multi-échelles et haute énergie, ouvre donc de nouvelles perspectives en paléontologie. Par ailleurs, ce type d'approche serait aussi susceptible d'intéresser d'autres disciplines telles que l'archéologie, notamment concernant la géologie des silex taillés à partir de leur contenu micropaléontologique.

- RÉFÉRENCES -

- Alvárez-Ramis, C., Biondi, E., Desplats, D., Hughes, N.F., Koeniguer, J.-C., Pons, D., Rioult, M., 1981. Les végétaux (macrofossiles) du Crétacé moyen de l'Europe occidentale et du Sahara. *Végétations et paléoclimats. Cretaceous Research* 2, 339–359.
- Angiosperm Phylogeny Group (APGII), 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of the flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 14, 399–436.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG III), 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161, 105–121.
- Azema, C., 1979. Le pollen du genre *Classopollis* dans la carrière du Brouillard (Anjou, France). *Comptes Rendus du 104^e Congrès national des Société savantes, Bordeaux, Section Sciences, fascicule 1*, 197–208.
- Barale, G., 1997. Les stratégies adaptatives de quelques végétaux du Jurassique/Crétacé inférieur de la Province européenne. *Geobios* 21, 17–22.
- Baruchel, J., Lodini, A., Romanzetti, S., Rustichelli, F., Scrivani, A., 2001. Phase-contrast imaging of thin biomaterials. *Biomaterials* 22, 1515–1520.
- Bench, G., Saint, A., Cholewa, M., Legge, G.J.F., 1992. STIM tomography: a three-dimensional high resolution imaging tool. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section B: Beam Interactions with Materials and Atoms* 68, 481–490.
- Berthelin, M., Pons, D., 1999. Signification des caractères partagés entre Bennettitales et Cycadales. Implications de la découverte d'une Cycadale nouvelle du Cénomaniens de l'Anjou (France). *Annales de Paléontologie* 85, 227–239.
- Bertrand, P., 1930. Séance du 7 mai 1930. *Annales de la Société Géologique du Nord* 55, 143–144.
- Bhattacharyya, B., 2005. *Systematic Botany*. Alpha sciences international Ltd. Harrow, U, K. 337 pp.
- Blonder, B., Carlo, F., Moore, J., Rivers, M., Enquist, B.J., 2012. X-ray imaging of leaf venation networks. *New Phytologist* 196, 1274–1282.
- Boller, E., Tafforeau, P., Ludwig, W., Helfen, L., Weitkamp, T., Salvo, L., Cloetens, P., Baruchel, J., 2010. Techniques d'imagerie pour la caractérisation 3D des matériaux à l'ESRF. *Matériaux 2010, 18-22 octobre 2010, Nantes, France*, 8 pp.

- Bomfleur, B., McLoughlin, S., Vajda, V., 2014. Fossilized nuclei and chromosomes reveal 180 million years of genomic stasis in royal ferns. *Science* 343, 1376–1377.
- Bonte, A., 1955. Les formations superficielles à silex du Nord de la France. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences* 241, 211–213.
- Botineau, M., 2010. Botanique systématique et appliquée des plantes à fleurs. TEC et DOC, Lavoisier (Ed.). 1336 pp.
- Bradford, J.C., Barnes, R.W., 2001. Phylogenetics and classification of Cunoniaceae (Oxalidales) using chloroplast DNA sequences and morphology. *Systematic Botany* 26, 354–385.
- Bredenkamp, C.L., Van Wyk, A.E., 1996. Palynology of the genus *Passerina* (Thymelaeaceae) relationship form and function. *Grana* 35, 335–346.
- Brenner, G.J., 1996. Evidence for the earliest stage of angiosperm pollen evolution: palaeoequatorial section from Israel. In *Flowering Plant Origin, Evolution and Phylogeny* (eds D.W. Taylor & L.J. Hickey) New York: Chapman & Hall, 91–115.
- Brewer, C.A., Smith, W.K., Vogelmann, T.C., 1991. Functional interaction between leaf trichomes, leaf wettability and the optical properties of water droplets. *Plant Cell Environ* 14, 955–962.
- Brongniart, A., 1823. Observations sur les Fucoïdes. *Mémoires de la Société de l'Histoire Naturelle de Paris* 1, 301–320.
- Brongniart, A., 1828. *Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles*. FG Levrault. 223 pp.
- Brongniart, A., 1828-1836. *Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe*. I. Dufour and d'Ocagne, Paris, 488 pp.
- Brongniart, A., 1849. Tableau des genres végétaux fossiles considérés sous le point de vue de leur classification botanique et géologique. In: C. d'Orbigny (Editeur), *Dictionnaire Universel d'Histoire Naturelle*, 13, 52–176.
- Bruet, E., 1932. Evolution des silex du Bathonien. In: *Recherches sur l'évolution continentale de quelques sédiments*. Thèse doctorale. Université de Lyon, 123–141.
- Bruet, E., 1933. Sur un sol de végétation d'âge bathonien à Chaumont (Haute-Marne) et sur ses rapports avec les silex à végétaux. *Comptes-Rendus sommaires de l'Académie des Sciences, Séance du 6 mars 1933*, 55–57.

- Callen, R.A., 1983. Late Tertiary 'grey billy' and the age and origin of surficial silicifications (silcrete) in South Australia. *Journal of the Geological Society of Australia* 30, 393–410.
- Carlquist, S., 1984. Vessel grouping in dicotyledon wood significance and relationship to imperforate tracheary element. *ALISO* 10, 505–525.
- Carlquist, S., 2003. Wood Anatomy of Aextoxicaceae and Berberidopsidaceae is compatible with their inclusion in Berberidopsidales. *Systematic Botany* 28, 317–325.
- Carpentier, A., 1937. Remarques sur des empreintes de *Frenelopsis* trouvées dans le Campanien inférieur du massif de la Sainte-Baume. *Annales du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille* 28, 5–14.
- Cavelier, C., Kuntz, G., 1974. Découverte de Pliocène marin (Redonien) à Valmont (Seine-Maritime) dans le Pays de Caux. Conséquences sur l'âge post-Redonien des Argiles rouges à silex de Haute-Normandie. *Comptes-Rendus de la Société Géologique de France* 7, 160–162.
- Cayeux, L., 1927. La formation des silex dans la craie. *Comptes-Rendus de la Société Géologique de France* 27, 201–213.
- Cayeux, L., 1929. Les roches sédimentaires de France. Roches siliceuses. Mémoire explicatif de la Carte géologique détaillée de France. Imprimerie nationale, Paris, 782 pp.
- Chabaud, A., 1966. L'Uzège et la région bagnolaise. Le bassin et la garrigue d'Uzès. Les basses vallées de la Cèze et du Gardon. Etude de géographie physique, économique et humaine. Thèse doctorale. Faculté des Lettres et Sciences Humaines, Montpellier, Atelier H. Peladan, Uzès, tome I, le milieu physique, 202 pp.
- Channing, A., Edwards D., 2009. Yellowstone hot spring environments and paleo-ecophysiology of Rhynie chert plants: towards a synthesis. *Plant Ecology & Diversity* 2, 111–143.
- Channing, A., Zamuner, A.B., Zúñiga, A., 2007. A new Middle–Late Jurassic flora and hot spring chert deposit from the Deseado Massif, Santa Cruz province, Argentina. *Geological Magazine* 144, 401–411.

- Clayton, C.J., 1986. The chemical environment of flint formation in the Upper Cretaceous chalks. *In*: Sieveking, G. & Hart, M. (Eds). The scientific study of flint and chert. Cambridge University Press, 43–54.
- Cloetens, P., Baruchel, J., Van Dyck, D., Van Landuyt, J., Guigay, J.-P., Schlenker, M., 1999. Holotomography: quantitative phase tomography with micrometer resolution using hard synchrotron radiation X rays. *Applied Physics Letters* 75, 2912–2914.
- Cloetens, P., Mache, R., Schlenker, M., Lerbs-Mache, S., 2006. Quantitative phase tomography of *Arabidopsis* seeds reveals intercellular void network. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 14626–14630.
- Coiffard, C., Gomez, B., Thiébaud, M., Kvaček, J., Thévenard, F., Néraudeau, D., 2009. Intramarginal veined Lauraceae leaves from the Albian-Cenomanian of Charente-Maritime (Western France). *Palaeontology* 52, 323–336.
- Coiffard, C., Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Dilcher, D., 2012. Rise to dominance of angiosperm pioneers in European Cretaceous environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109, 20955–20959.
- Collinson, M.E., Smith, S.Y., van Konijnenburg-van Cittert, J.H., Batten, D.J., van der Burgh, J., Barke, J., Marone, F., 2013. New observations and synthesis of Paleogene heterosporous water ferns. *International Journal of Plant Sciences* 174, 350–363.
- Coquand, H., 1860. Synopsis des animaux et des végétaux fossiles observés dans les formations secondaires de la Charente, de la Charente Inférieure et de la Dordogne. Barlatier-Feissat et Demonchy, Marseille, 146 pp.
- Crane, P.R., Friis, E.M., Pedersen, K.R., 1986. Lower Cretaceous angiosperm flowers: fossil evidence on early radiation of dicotyledons. *Science* 232, 852–854.
- Crane, P.R., Pedersen, K.R., Friis, E.M., Drinnan, A.N., 1993. Early Cretaceous (early to middle Albian) platanoid inflorescences associated with *Sapindopsis* leaves from the Potomac Group of eastern North America. *Systematic Botany* 18, 328–344.
- Crepet, W.L., Nixon, K.C., Friis, E.M., Freudenstein, J.V., 1992. Oldest fossil flowers of hamamelidaceous affinity, from the Late Cretaceous of New Jersey. *Proceedings*

- of the National Academy of Sciences of the United States of America 89, 8986–8989.
- Crié, L., 1884. Contribution à la flore crétacée de l'Ouest de la France. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 99, 511-513.
- Crié, L., 1890. Recherches sur les végétaux fossiles de l'île d'Aix (Charente-inférieure). Annales de la Société des Sciences Naturelles de Charente-inférieure (La Rochelle) 26, 231–237.
- Cronquist, A., 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press (Ed.), New York, 1262 pp.
- Cuvier, F., 1923. Dictionnaire des Sciences Naturelles. Tome XXVI. F.G. Levraut, Strasbourg, 555 pp.
- Daniou, P., 1978. Les provinces détritiques des confins de la Charente et du Périgord. Contribution à l'étude des faciès dits « sidérolithiques ». Norois 25, 97–98.
- Daniou, P., 1979. Sur quelques indurations siliceuses présentes dans les faciès dits sidérolithiques des confins de la Charente et du Périgord. Travaux du Laboratoire de Géographie Physique de Bordeaux III 3, 1–19.
- Defretin, S., 1943. Etude pétrographique du lignite de Saint-Paulet (Gard). Bulletin de la Société Géologique de France 13, 489–497.
- Dejax, J., Masure, E., 2005. Analyse palynologique de l'argile lignitifère à ambre de l'Albien terminal d'Archingeay (Charente-Maritime, France). Comptes Rendus Palevol 4, 53–65.
- Denk, T., Tekleva, M.V., 2006. Comparative pollen morphology and ultrastructure of *Platanus*: Implications for phylogeny and evaluation of the fossil record. Grana 45, 195–221.
- Derome, D., Griffa, M., Koebel, M., Carmeliet, J., 2011. Hysteretic swelling of wood at cellular scale probed by phase-contrast X-ray tomography. Journal of Structural Biology, 173, 180–190.
- Desplats, D., 1976a. Contribution à l'étude de la flore fossile du Gault de Wissant (Pas de Calais). Thèse doctorale. Université Paris VI. 139 pp.
- Desplats, D., 1976b. Sur une nouvelle espèce de *Piceoxylon* Gothan dans l'Albien de Wissant, Boulonnais. Comptes-Rendus du 101^e congrès national des Sociétés savantes (Lille, 1976). Section Sciences 1, 175–184.

- Desplats, D., 1978. Sur une nouvelle espèce de *Widdringtonioxylon* Greguss de l'Albien de Wissant (Boulonnais). Comptes-Rendus du 103^e congrès national des Sociétés savantes (Nancy, 1978). Section Sciences 2, 95–103.
- Desplats, D., 1979. Sur une nouvelle espèce de *Dadoxylon* (*Araucarioxylon*) dans l'Albien de Wissant (Boulonnais). Comptes-Rendus du 104^e congrès national des Sociétés savantes (Bordeaux, 1979). Section Sciences 1, 185–195.
- Dettmann, M.E., Clifford, H.T., Peters, M., 2009. *Lovellea wintonensis* gen. et sp. nov. - Early Cretaceous (late Albian), anatomically preserved, angiospermous flowers and fruits from the Winton Formation, western Queensland, Australia. Cretaceous Research 30, 339–355.
- DeVore, M.L., Kenrick, P., Pigg, K.B., Ketcham, R.A., 2006. Utility of high resolution X-ray computed tomography (HRXCT) for paleobotanical studies: an example using London Clay fruits and seeds. American Journal of Botany 93, 1848–1851.
- Dhondt, S., Vanhaeren, H., Van Loo, D., Cnudde, V., Inzé, D., 2010. Plant structure visualization by high-resolution X-ray computed tomography. Trends in Plant Science 15, 419–422.
- Donoghue, P.C., Bengtson, S., Dong, X.P., Gostling, N.J., Huldtgren, T., Cunningham, J.A., Yin, C., Yue, Z., Peng, F., Stampanoni, M., 2006. Synchrotron X-ray tomographic microscopy of fossil embryos. Nature 442, 680–683.
- Doyle, J.A., Endress, P.K., 2000. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: Comparison and combination with molecular data. International Journal of Plant Sciences 161, S121–S153.
- Doyle, J.A., Endress, P.K., 2010. Integrating Early Cretaceous fossils into the phylogeny of living angiosperms: Magnoliidae and eudicots. Journal of Systematics and Evolution 48, 1–35.
- Drinnan, A.N., Crane, P.R., Friis, E.M., Pedersen, K.R., 1990. Lauraceous flowers from the Potomac Group (mid-Cretaceous) of eastern North America. Botanical Gazette 151, 370–384.
- Ducreux, J.-L., 1982. Recherche des concentrations métallifères en domaine paralique et limnique. Le cas des formations Crétacé supérieur gardois, du Paléogène de Manosque (Alpes-de-Haute-Provence) et de Saint-Martin-de-Palins (Puy-de-Dômes). Thèse doctorale. Université Claude Bernard, Lyon, 381pp.

- Ducreux, J.-L., 1986. Concentrations uranifères dans des kaolinites et des lignites du Crétacé supérieur rhodanien (France, Sud-Est) : un double modèle d'accumulation syngénétique et de remobilisation épigénétique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série II*, 303, 1661–1664.
- Ducreux, J.-L., 1989. La transgression lagunaire d'âge Cénomanién moyen à supérieur le long de la bordure cévenole (Bassin du Sud-Est de la France) ; apports de la minéralogie et de la géochimie. *Geobios* 22, 27–33.
- Ducreux, J.-L., Gaillard, M.G., 1986. Le Cénomanién moyen à lignite de Saint-Laurent-de-Carnols (Gard). Données palynologiques et sédimentologiques. Implications paléoécologiques. *Géologie de la France* 2, 189–196.
- Ducreux, J.-L., Gaillard, M.G., Samuel, E., 1982. Un gisement à plantes du Turonien supérieur de la Carrière de Sabran, à l'ouest de Bagnols-sur-Cèze (Gard, France). Stratigraphie, sédimentologie, macrorestes végétaux et palynologie. *Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle, Nouvelle Série, série C, Sciences de la Terre* 49, 71–80.
- Dumas, E., 1877. Statistique géologique, minéralogique, métallurgique et paléontologique du Gard. Troisième partie. Arthus Bertrand, Paris.
- Dupret, V., Sanchez, S., Goujet D., Tafforeau P., Ahlberg, P.E., 2014. A primitive placoderm sheds light on the origin of the jawed vertebrate face. *Nature* 507, 500–503.
- Eggert, D.A., 1974. The sporangium of *Horneophyton lignieri* (Rhyniophytina). *American Journal of Botany* 61, 405–413.
- Eklund, H., Kvaček, J., 1998. Lauraceous inflorescences and flowers from the Cenomanian of Bohemia (Czech Republic, Central Europe). *International Journal of Plant Sciences* 159, 668–686.
- Endress, P.K., 1993. Hamamelidaceae. In: Kubitzki K, ed. *The Families and Genera of Vascular Plants*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 322–331.
- Endress, P.K., Doyle, J.A., 2009. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. *American Journal of Botany* 96, 22–66.
- Endress, P.K., Friis, E.M., 1991. *Archamamelis*, hamamelidalean flowers from the Upper Cretaceous of Sweden. *Plant Systematics and Evolution* 175, 101–114.
- Endress, P.K., Igersheim, A. 1999. Gynoecium diversity and systematics of the basal eudicots. *Botanical Journal of the Linnean Society* 130, 305–393.

- Erdtman, G., 1986. Pollen Morphology and Plant Taxonomy: Angiosperms (an introduction to Palynology). Brill Archives, 553 pp.
- Faujas de Saint-Fond, B., 1809. Notice sur une mine de charbon fossile du département du Gard, dans laquelle on trouve du succin et des coquilles marines. Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris 14, 314–324.
- Faure, F., 1962. Contribution à l'étude géologique et micropaléontologique du Massif de Pont-Saint-Espirit (Gard). Thèse doctorale. Université Paris, 130 pp.
- Feist, M. 1981. Charophytes du Crétacé moyen & données nouvelles sur l'évolution des Clavatoracées. Cretaceous Research 2, 319–330.
- Feist, M., Liu, J., Tafforeau, P., 2005. New insights into Paleozoic charophyte morphology and phylogeny. American Journal of Botany 92, 1152–1160.
- Feng, Z., Rößler, R., Annacker, V., Yang, J.Y., 2013. Micro-CT investigation of a seed fern (probable medullosan) fertile pinna from the Early Permian Petrified Forest in Chemnitz, Germany. Gondwana Research 26, 1208–1215.
- Fernandez, V., 2010. Détection et imagerie d'embryons fossilisés in ovo par microtomographie synchrotron. Etude des embryons énigmatiques de Phu Phok (Crétacé Inférieur, Thaïlande). Thèse doctorale. Université Pierre et Marie Curie, 192 pp.
- Fishbein, M., Hbsch-Jetter, C., Soltis, D.E., Hufford, L., 2001. Phylogeny of Saxifragales (angiosperms, eudicots): analysis of a rapid, ancient radiation. Systematic Biology 50, 817–847.
- Flavel, R.J., Guppy, C.N., Tighe, M., Watt, M., McNeill, A., Young, I.M., 2012. Non-destructive quantification of cereal roots in soil using high-resolution X-ray tomography. Journal of Experimental Botany 63, 2503–2511.
- Fleuriau de Bellevue L.B., 1817. Carte de l'île d'Aix, de l'île d'Enet et de Fouras. Archives de la Société des Sciences Naturelles de Charente-Maritime 458 (fonds Fleuriau).
- Fontaine, W.M., 1893. Notes on some fossil plants from the Trinity Division of the Comanche Series of Texas. Proceedings of the United States National Museum 16, 261–282.

- Friis, E.M., Pedersen, K.R., 2011. *Canrightia resinifera* gen. et sp. nov., a new extinct angiosperm with *Retimonocolpites*-type pollen from the Early Cretaceous of Portugal: missing link in the eumagnoliid tree? *Grana* 50, 3–29.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., 1988. Reproductive structures of Cretaceous Platanaceae. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter* 31, 1–55.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2001. Fossil evidence of water lilies (Nymphaeales) in the Early Cretaceous. *Nature* 410, 357–360.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2006. Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232, 251–293.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., Bengtson, S., Donoghue, P.C.J., Grimm, G.W., Stampanoni, M., 2007. Phase-contrast X-ray microtomography links Cretaceous seeds with Gnetales and Bennettitales. *Nature* 450, 549–552.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2009a. Early Cretaceous mesofossils from Portugal and eastern North America related to the Bennettitales-Erdtmanithecaceae-Gnetales group. *American Journal of Botany* 96, 252–283.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., von Balthazar, M., Grimm, G.W., Crane, P.R., 2009b. *Monetianthus mirus* gen. et sp. nov., a nymphaealean flower from the Early Cretaceous of Portugal. *International Journal of Plant Sciences* 170, 1086–1101.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2010. Cretaceous diversification of angiosperms in the western part of the Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 341–361.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., 2011. *The Early Flowers and Angiosperm Evolution*. Cambridge University Press (Ed.), Cambridge, 600 pp.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Endress, P.K., 2013. Floral structure of extant *Quintinia* (Paracryphiales, campanulids) compared with the Late Cretaceous *Silvianthemum* and *Bertilanthus*. *International Journal of Plant Sciences* 174, 647–664.
- Friis, E.M., Marone, F., Pedersen, K.R., Crane, P.R., Stampanoni, M., 2014. Three-dimensional visualization of fossil flowers, fruits, seeds, and other plant remains using synchrotron radiation X-ray tomographic microscopy (SRXTM): new insights into Cretaceous plant diversity. *Journal of Paleontology* 88, 684–701.

- Fromm, J.H., Sautter, I., Matthies, D., Kremer, J., Schumacher, P., Ganter, C., 2001. Xylem water content and wood density in spruce and oak trees detected by high-resolution computed tomography. *Plant Physiology* 127, 416–425.
- Frumin, S., Eklund H., Friis E.M., 2004. *Mauldinia hirsuta* sp. nov., a new member of the extinct genus *Mauldinia* (Lauraceae) from the Late Cretaceous (Cenomanian–Turonian) of Kazakhstan. *International Journal of Plant Sciences* 165, 883–895.
- Fuller, D.Q., Hickey, L.J., 2005. Systematics and leaf architecture of the Gunneraceae. *The Botanical Review* 71, 295–353.
- Funt, B.V., Bryan, E.C., 1987. Detection of internal log defects by automatic interpretation of computer tomography images. *Forest Products Journal* 37, 56–62.
- Furness, C.A., Magallón, S., Rudall, P.J., 2007. Evolution of endoapertures in early-divergent eudicots with particular reference to pollen morphology in Sabiaceae. *Plant Systematics and Evolution* 263, 77–92.
- Gai, Z., Donoghue, P.C., Zhu, M., Janvier, P., Stampanoni, M., 2011. Fossil jawless fish from China foreshadows early jawed vertebrate anatomy. *Nature*, 476, 324–327.
- Gaillard, M.G., 1982. Etude palynologique de gisements à lignite du Crétacé supérieur du département du Gard. Thèse doctorale. Université Claude Bernard, Lyon, 135 pp. (non publié)
- Gallois, R.W., 2009. The origin of the Clay-with-flints: the missing link. *Geoscience in South-West England* 12, 153–161.
- Gamisch, A., Staedler, Y.M., Schönenberger, J., Fischer, G.A., Comes, H.P., 2013. Histological and Micro-CT Evidence of Stigmatic Rostellum Receptivity Promoting Auto-Pollination in the Madagascan Orchid *Bulbophyllum bicoloratum*. *PLoS ONE* 8: e72688.doi:10.1371/journal.pone.0072688
- Gaussen, H., Leroy, J. F., Ozenda, P., 1982. Précis de Botanique II. Végétaux supérieurs. Masson (Ed.), Paris, 579 pp.
- Gee, C., 2013. Applying microCT and 3D visualization to Jurassic silicified conifer seed cones: a virtual advantage over thin-sectioning. *Applications in Plant Sciences* 1, 1300039.
- Girard, V., 2005. Diversité des bois et Paléoécologie d'Angiospermes basales dans le Cénomanien (Crétacé) du Gard (France). Mémoire de Master 2. Université Claude Bernard, Lyon, 44 pp. (non publié)

- Girard, V., Schmidt, A.R., Struwe, S., Perrichot, V., Breton, G., Néraudeau, D., 2009. Taphonomy and palaeoecology of mid-Cretaceous amber-preserved microorganisms from southwestern France. *Geodiversitas* 31, 153–162.
- Girard, V., Philippe, M., Bamford, M., Gomez B., Ferry S., 2012. Charcoalified wood from the Cenomanian of Gard (Southern France): an insight into early angiosperm palaeoecology. *Revista Española de Paleontología* 27, 29–44.
- Gomez, B., Martín-Closas, C., Méon, H., Thévenard, F., Barale, G., 2001. Plant taphonomy and palaeoecology in the lacustrine delta of Uña (Upper Barremian, Iberian Ranges, Spain). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 170, 133–148.
- Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Perrichot, V., Thévenard, F., Coiffard, C., Philippe, M., Néraudeau, D., 2004. Assemblages floristiques de l'Albien-Cénomanien de Charente-Maritime (SO France). *Annales de Paléontologie* 90, 147–159.
- Gomez, B., Coiffard, C., Dépré, E., Daviero-Gomez, V., Néraudeau, D., 2008. Diversity and histology of a plant litter bed from the Cenomanian of Archingeay-Les Nouillers (SW France). *Comptes Rendus Palevol* 7, 135–144.
- Gomez, B., Ewin, T.A.M., Daviero-Gomez, V., 2012. The conifer *Glenrosa falcata* sp. nov. from the Lower Cretaceous of Spain and its palaeoecology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 172, 21–32.
- Gregory, P.J., Hutchison, D.J., Read, D.B., Jenneson, P.M., Gilboy, W.B., Morton, E.J., 2003. Non-invasive imaging of roots with high resolution X-ray micro-tomography. *Plant Soil* 255, 351–359.
- Grandin, G., Thiry, M., 1983. Les grandes surfaces continentales tertiaires des régions chaudes, succession des types d'altération. *Cahiers de l'Office de la Recherche Scientifiques et Technique Outre-Mer, série géologique* 8, 3–18.
- Hassiotou, F., Ludwig, M., Renton, M., Veneklaas, E.J., Evans, J.R., 2009. Influence of leaf dry mass per area, CO₂ and irradiance on mesophyll conductance in sclerophylls. *Journal of Experimental Botany* 60, 2303–2314.
- Heeraman, D.A., Hopmans, J.W., Clausnitzer, V., 1997. Three dimensional imaging of plant roots in situ with X-ray computed tomography. *Plant Soil* 189, 167–179.
- Herendeen, P.S., Magallón-Puebla, S., Lupia, R., Crane, P.R., Kobylinska, J., 1999. A preliminary conspectus of the Allon flora from the Late Cretaceous (late

- Santonian) of central Georgia, U.S.A. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86, 407–471.
- Heřmanová, Z., Kvaček, J., Friis, E.M., 2011. *Budvaricarpus serialis* Knobloch & Mai, an unusual new member of the Normapolles complex from the Late Cretaceous of the Czech Republic. *International Journal of Plant Sciences* 172, 285–293.
- Hernández-Castillo, G.R., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 1999. Reproductive and vegetative organs with affinities to Haloragaceae from the Upper Cretaceous Huepac Chert Locality of Sonora, Mexico. *American Journal of Botany* 86, 1717–1734.
- Hesse, M., Halbritter, H., Buchner, R., Weber, M., Zetter, R., 2009. *Pollen Terminology: an illustrated Handbook*. Springer-Verlag/Wien (Ed.), New York, 273 pp.
- Hounsfield, G.N., 1972. Method of and apparatus for examining a body by radiation such as X or gamma radiation (No. US 3919552).
- Hufford, L., 1992. Rosidae and their relationships to other non-magnoliid dicotyledons: A phylogenetic analysis using morphological and chemical data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79, 218–248.
- Hughes, N.F., 1994. *The enigma of angiosperm origins*. Cambridge University Press (Ed.), Cambridge, 303 pp.
- Humboldt, A., 1826. *Essai géognostique s. le gisement des roches dans les deux hémisphères*. FG Levrault (Ed.), Strasbourg, 364 pp.
- Jian, S., Soltis, P.S., Gitzendanner, M.A., Moore, M.J., Li, R., Hendry, T.A., Qiu, Y.-L., Dhingra, A., Bell, C.D., Soltis, D.E., 2008. Resolving an ancient, rapid radiation in Saxifragales. *Systematic Biology* 57, 38–57.
- Jordan, G.J., Weston, P.H., Carpenter, R.J., Dillon, R.A., Brodribb, T.J., 2008. The evolutionary relations of sunken, covered, and encrypted stomata to dry habitats in Proteaceae. *American Journal of Botany* 95, 521–530.
- Judd, W., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Syevens, P.F., Donoghue, M.J., 2002. *Plant Systematic, a phylogenetic approach*. 2nd edition. Sinauer Associates (Ed.), Sunderland, 576 pp.
- Kaestner, A., Schneebeil, M., Graf, F., 2006. Visualizing three-dimensional root networks using computed tomography. *Geoderma* 136, 459–469.
- Karadaglić, D., Wilson, T., 2007. Image formation in structured illumination wide-field fluorescence microscopy. *Micron* 39, 808–818.

- Knobloch, E., Mai, D.H., 1986. Monographie der Früchte und Samen in der Kreide von Mitteleuropa. *Rozprawy Ústředního Ústavu Geologického* 47, 1–219.
- Kodrul, T.M., Maslova, N.P., Tekleva, M.V., Golovneva, L.B., 2013. Platanaceous reproductive structures and leaves from the Cretaceous of Kundur, Amur Region, Russia. *The Palaeobotanist* 62, 123–148.
- Koeniguer, J.-C., 1977. Les arbres fossiles du Cénomanién inférieur de l'île d'Aix, in DUGUY R. (ed.), L'île d'Aix. *Annales de la Société de Sciences Naturelles des Charente-Maritime*, supplément, 59–63.
- Kovach, W.L., Dilcher, D., 1988. Megaspores and other dispersed plant remains from the Dakota Formation (Cenomanian) of Kansas, U.S.A. *Palynology* 12, 89–119.
- Kovacik, L., Plitzko, J.M., Grote, M., Reichelt, R., 2009. Electron tomography of structures in the wall of hazel pollen grains. *Journal of Structural Biology* 166, 263–271.
- Krassilov, V.A., Shilin P.V., 1995. New platanoid staminate heads from the mid-Cretaceous of Kazakhstan. *Review of Palaeobotany and Palynology* 85, 207–211.
- Krings, M., Taylor, T.N., Hass, H., Kerp, H., Dotzler, N., Hernsen, E., 2007. Fungal endophytes in a 400-million-yr-old land plant: infection pathways, spatial distribution, and host responses. *New Phytologist* 174, 648–657.
- Kubitzki, K., Bayer, C., Stevens, P.F., 2007. *The Families and Genera of Vascular Plants*, II. Springer (Ed.), Berlin.
- Kunzmann, L., 2010. *Geinitzia reichenbachii* (Geinitz, 1842) Hollick and Jeffrey, 1909 and *Sedites rabenhorstii* Geinitz, 1842 (Pinopsida; Late Cretaceous) reconsidered and redescribed. *Review of Palaeobotany and Palynology* 159, 123–140.
- Kvaček, Z., 1983. Cuticular studies in Angiosperms of the Bohemian Cenomanian. *Acta Palaeontologica Polonica* 28, 159–170.
- Kvaček, Z., 1992. Lauralean angiosperms in the Cretaceous. *Cour Forch-Inst Senckenberg* 147, 345–367.
- Kvaček, J., Eklund, H., 2003. A report on newly recovered reproductive structures from the Cenomanian of Bohemia (central Europe). *International Journal of Plant Sciences* 164, 1021–1039.
- Kvaček, J., Gomez, B., Zetter, R., 2012. The early angiosperm *Pseudoasterophyllites cretaceus* from Albian-Cenomanian of Czech Republic and France revisited. *Acta Palaeontologica Polonica* 57, 437–443.

- Labiche, J.-C., Mathon, O., Pascarelli, S., Nexton, M.A., Fere, G.G., Curfs, C., Vaughan, G., Homs, A., Carreiras, D.F., 2007. The fast readout low noise camera as a versatile X-ray detector for time resolved dispersive extended X-ray absorption fine structure and diffraction studies of dynamic problems in materials science, chemistry, and catalysis. *Review of Scientific Instruments* 78, 091301.
- Lak, M., Néraudeau, D., Nel, A., Cloetens, P., Perrichot, V., Tafforeau, P., 2008. Phase contrast X-ray synchrotron imaging: opening access to fossil inclusions in opaque amber. *Microscopy & Microanalysis* 14, 251–259.
- Langer, M., Pacureanu, A., Suhonen, H., Grimal, Q., Cloetens, P., Peyrin, F., 2012. X-ray phase nanotomography resolves the 3D human bone ultrastructure. *PLoS ONE* 7, e35691.
- Larcher, W., 2003. *Physiological Plant Ecology*, Ed 4. Cambridge University Press (Ed.), Cambridge, 513 pp.
- Lasseur, E., Néraudeau, D., Guillocheau, F., Robin, C., Hanot, F., Videt, B., Mavrieux, M., 2008. Stratigraphie et sédimentologie comparées du Crétacé supérieur du Bassin de Paris et du Bassin Nord-Aquitain. Excursion du Groupe Français du Crétacé, 4-7 octobre 2008, 100 pp.
- Laurent, L., 1913. Une empreinte de plante fossile du Turonien d'Allauch. *Bulletin de la Société Linnéenne de Provence* 2, 35–36.
- Lecointre, G., Carpentier, A., 1938. Sur des empreintes de *Frenelopsis* du Cénomaniens provenant du forage de Monts-sur-Guesnes (Vienne). *Bulletin de la Société Géologique de France* 5, 583–586.
- Le Couls, M., 2014. La flore bathonienne (Jurassique Moyen) des silex à plantes d'Arc-en-Barrois (Hautes-Marne, Nord-Est de la France): Apports de la microtomographie synchrotron. Mémoire de Master II. Université de Rennes 1, Rennes, 39 pp. (non publié)
- Le Diouron, T., 2005. Les végétaux fossiles des argiles de l'Albien terminal et du Cénomaniens basal de la carrière de Puy-Puy (Tonnay-Charente, Charente-Maritime). Implications paléoenvironnementales. Mémoire de DEA. Université Rennes 1, Rennes, 75 pp. (non publié)
- Levin, D.A., 1973. The role of trichomes in plant defense. *Quarterly Review of Biology* 48, 3–15

- Lignier, O., 1894. Végétaux fossiles de Normandie. I. Structure et affinités du *Bennettites morierei* Sap. & Mar., n. sp. Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie, Caen 18, 1–78.
- Lignier, O., 1913. Végétaux fossiles de Normandie. VII. Contributions à la flore jurassique. Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie 24, 65–70.
- Lidgard, S., Crane, P.R., 1988. Quantitative analyses of the early angiosperm radiation. Nature 331, 344–346.
- Lindgren, L.O., 1991. Medical CAT-scanning: X-ray absorption coefficients, CT numbers and their relation to wood density. Wood Science and Technology 25, 341–349.
- Little, S.A., Stockey, R.A., Penner, B., 2009. Anatomy and development of fruits of Lauraceae from the Middle Eocene Princeton Chert. American Journal of Botany 96, 637–651.
- Lösch, R., Tenhunen, J.D., Pereira, J.S., Lange, O.L., 1982. Diurnal courses of stomatal resistance and transpiration of wild and cultivated Mediterranean perennials at the end of the summer dry season in Portugal. Flora 172, 138–160.
- Magallón-Puebla S., Herendeen P.S., Endress P.K., 1996. *Allonia decandra*: floral remains of the tribe Hamamelideae (Hamamelidaceae) from Campanian strata of southeastern USA. Plant Systematics and Evolution 202, 177–198.
- Magallón-Puebla, S., Herendeen, P.S., Crane, P.R., 1997. *Quadriplatanus georgianus* gen. et spec. nov.: staminate and pistillate platanaceous flowers from the Late Cretaceous (Coniacian-Santonian) of Georgia, U.S.A. International Journal of Plant Sciences 158, 373–394.
- Magallón-Puebla, S., Herendeen, P.S., Crane, P.R., 2001. *Androdecidua endressii* gen. et sp. nov., from the Late Cretaceous of Georgia (United States): further floral diversity in Hamamelidoideae (Hamamelidaceae). International Journal of Plant Sciences 162, 963–983.
- Maguire, B., Wurdack, J.J., Huang, Y.-C., 1974. Pollen grains of some American Olacaceae. Grana 14, 26–38.
- Mairhofer, S., Zappala, S., Tracy, S.R., Sturrock, C., Bennett, M., Mooney, S.J., Pridmore, T., 2012. RooTrak: Automated recovery of three-dimensional plant root architecture in soil from X-ray microcomputed tomography images using visual tracking. Plant physiology 158, 561–569.

- Malartre, F., 1994. Stratigraphie séquentielle du Crétacé supérieur du Bassin Vocontien Occidental (Sud-Est France) : Comparaison avec d'autres bassins. Centre des sciences de la terre de l'Université Claude Bernard Lyon 134, 1–219.
- Manès, W., 1853. Description physique, géologique et minéralogique du département de la Charente-Inférieure. Dupont, Paris, 270 pp.
- Marion, A.-F., 1890. Sur la flore turonienne des environs de Martigues (Bouches-du-Rhône). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences*, Paris 110, 1052–1055.
- Mark, D.F., Rice, C.M., Fallick, A.E., Trewin, N.H., Lee, M.R., Boyce, A., Lee, J.K.W., 2011. $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of hydrothermal activity, biota and gold mineralization in the Rhynies hot-spring system, Aberdeenshire, Scotland. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 75, 555–569.
- Martín-Closas, C., Gomez, B., 2004. Taphonomie des plantes et interprétations paléoécologiques. Une synthèse. *Geobios* 37, 65–88.
- Maslova, N.P., 2009. New genus *Sarbaicarpa* gen. nov. (Hamamelidales) from the Cenomanian–Turonian of the Western Kazakhstan. *Paleontological Journal* 43, 1281–1297.
- Maslova, N.P., 2010. Systematics of fossil platanoids and hamamelids. *Paleontological Journal* 44, 1379–1466.
- Maslova, N.P., Golovneva, L.B., 2000a. *Lindacarpa* gen. nov. et sp. nov., a new hamamelid fructification from the Upper Cretaceous of Eastern Siberia. *Paleontological Journal* 4, 100–106.
- Maslova, N.P., Golovneva, L.B., 2000b. A hamamelid inflorescence with in situ pollen grains from the Cenomanian of Eastern Siberia. *Paleontological Journal* 34, 40–49.
- Maslova, N.P., Herman, A.B., 2006. Infructescences of *Friisicarpus* nom. nov. (Platanaceae) and associated foliage of the platanoid type from the Cenomanian of Western Siberia. *Paleontological Journal* 40, 109–113.
- Maslova, N.P., Tekleva, M.V., 2012. Infructescences of *Friisicarpus sarbaensis* sp. nov. (Platanaceae) from the Cenomanian–Turonian of Western Kazakhstan. *Paleontological Journal* 46, 433–443.
- Maslova, N.P., Golovneva, L.B., Tekleva, M.V., 2005. Infructescences of *Kasicarpa* gen. nov. (Hamamelidales) from the Late Cretaceous (Turonian) of the Chulym–Enisey depression, Western Siberia, Russia. *Acta Palaeobotanica* 45, 121–137.

- Maslova, N.P., Tekleva, M.V., Sokolova, A.B., Broushkin, A.B., Gordenko, N.V. 2011. Platanoid infructescences of *Friisicarpus kubaensis* sp. nov., and leaves of *Ettingshausenia kubaensis* sp. nov., from the Albian-Cenomanian of Chulym-Yenisei depression, Russia. *The Palaeobotanist* 60, 209–236.
- Maslova, N.P., Tekleva, M.V., Remizowa, M.V., 2012. *Krassilovianthus* gen. nov., a new staminate inflorescence with similarities to Platanaceae and Hamamelidaceae from the Cenomanian–Turonian of western Kazakhstan. *Review of Palaeobotany and Palynology* 180, 1–14.
- Matsuda, T., Isozaki, Y., 1991. Well-documented travel history of Mesozoic pelagic chert in Japan: from remote ocean to subduction zone. *Tectonics* 10, 475–499.
- Matzke-Karas, R., Smith, R.J., Symonova, R., Miller, C.G., Tafforeau, P., 2009. Sexual intercourse involving giant sperm in Cretaceous ostracode. *Science* 324, 1535.
- Matzke-Karas, R., Neil, J.V., Smith, R.J., Symonová, R., Mořkovský, L., Archer, M., Hand, S.J., Cloetens, P., Tafforeau, P., 2014. Subcellular preservation in giant ostracod sperm from an early Miocene cave deposit in Australia. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, 20140394.
- Mendes, M.M., Pais, J., Pedersen, K.R., Friis, E.M., 2010. *Erdtmanitheca portucalensis*, a new pollen organ from the Early Cretaceous (Aptian–Albian) of Portugal with *Eucommiidites*-type pollen. *Grana* 49, 26–36.
- Metcalfe, C.R., Chalke, L., 1957. *Anatomy of dicotyledons, leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses*. Volume 1. Oxford University Press (Ed.), Oxford.
- Michelet, C., Moretto, P., 1999. STIM tomography at the cell level. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section B: Beam Interactions with Materials and Atoms* 158, 361–367.
- Millay, M.A., Eggert, D.A., 1974. Microgametophyte development in the Paleozoic seed fern family Callistophytaceae. *American Journal of Botany* 61, 1067–1075.
- Miller, C., 1973. Silicified cones and vegetative remains of *Pinus* from the Eocene of British Columbia. *Contributions from the Museum of Paleontology, the University of Michigan* 24, 101–118.
- Mindell, R.A., Karafit, S.J., Stockey, R.A., 2014. Bisexual Flowers from the Coniacian (Late Cretaceous) of Vancouver Island, Canada: *Ambiplatanus washingtonensis* gen. et sp. nov. (Platanaceae). *International Journal of Plant Sciences* 175, 651–662.

- Mokso, R., Cloetens, P., Maire, E., Ludwig, W., Buffière, J.-Y., 2007. Nanoscale zoom tomography with hard X rays using Kirkpatrick-Baez optics. *Applied physics letters* 90, 144104.
- Mooney, S.J., Pridmore, T.P., Helliwell, J., Bennett, M.J., 2012. Developing X-ray Computed Tomography to non-invasively image 3-D root systems architecture in soil. *Plant and Soil* 352, 1–22.
- Moreau, J.-D., Cloetens, P., Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Néraudeau, D., Lafford T., Tafforeau, P., 2014a. Multiscale 3D virtual dissections of 100-million-year-old flowers using X-ray synchrotron micro- and nanotomography. *Microscopy and Microanalysis* 20, 305–312.
- Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Gomez, B., Tafforeau, P., Dépré, E., 2014b. Plant inclusions from the Cenomanian flints of Archingeay - Les Nouillers, western France. *Lethaia* 47, 313–322.
- Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Gomez, B., Tafforeau, P., Dépré, E., 2014.c Inclusions of conifers, echinoids, foraminifers and sponges in flints from the Cenomanian of Charente-Maritime (France): contribution of synchrotron microtomography. *Comptes Rendus Palevol* 13, 455–461.
- Moreau, P., 1976. Cadre stratigraphique et rythmes sédimentaires du Cénomanien nord-aquitain (région de Rochefort). *Bulletin de la Société Géologique de France* 3, 747–755.
- Moreau, P., 1977. Les environnements sédimentaires marins dans le Cénomanien du Nord du Bassin de l'Aquitaine. *Bulletin de la Société Géologique de France* 2, 281–288.
- Moreau, P., 1993a. La transgression cénomaniennne 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, 505 pp.
- Moreau, P., 1993b. La transgression cénomaniennne sur la marge septentrionale du Bassin de l'Aquitaine (Charentes). Flanc Nord du Synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine. Aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. II. La sédimentation terrigène et

- glauconieuse. Caractérisation et distribution des éléments. Thèse d'Etat, Université de Poitiers, 672 pp.
- Moreau, P., 1993c. La transgression cénomaniennne 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 biochronologie. Paléogéographie et structure. Thèse d'Etat, Université de Poitiers, 322 pp.
- Moreau, P., 1996. Analyse de la transgression cénomaniennne sur la bordure nord-occidentale du Bassin de l'Aquitaine. *Géologie de la France* 1, 3–16.
- Mohr, B.A.R., Bernardes-de-Oliveira, M.E. 2004. *Endressinia brasiliiana*, a magnolialean angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *International Journal of Plant Sciences* 165, 1121–1133.
- Mohr, B.A.R., Coiffard, C. & Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2013. *Schenkeriphyllum glanduliferum*, a new magnolialean angiosperm from the Early Cretaceous of Northern Gondwana and its relationships to fossil and modern Magnoliales. *Review of Palaeobotany and Palynology* 189, 57–72.
- Morière, J., 1869. Note sur deux végétaux fossiles trouvés dans le département du Calvados. *Mémoires de la Société linnéenne de Normandie*, Caen 15, 1–4.
- Nel, A., Perrault, G., Perrichot, V., Néraudeau, D., 2004. The oldest ant in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime (SW France) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Geologica Acta* 2, 23–29.
- Néraudeau, D., 1991. Lateral variations of size-frequency distribution in a fossil echinoid community and their palaeoecological significance. *Lethaia* 24, 299–309.
- Néraudeau, D., 2004. Les silex fossilifères du nord du littoral charentais et leur utilisation au Paléolithique. *Bulletin de l'Association Manche Atlantique pour la Recherche Archéologique dans les Iles* 17, 5–16.
- Néraudeau, D., 2011. Les échinides des silex sénoniens de l'archipel charentais (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France) : implications biostratigraphiques et paléogéographiques. *Annales de Paléontologie* 97, 99–111.
- Néraudeau, D., Moreau, P., 1989. Paléoécologie et paléobiogéographie des faunes d'échinides du Cénomanien nord-aquitain (Charente-Maritime, France). *Geobios* 22, 293–324.

- Néraudeau, D., Thierry, J., Moreau, P., 1997. Variations of echinoids biodiversity during the Cenomanian-Early Turonian transgressive episode in the Charente (France). *Bulletin de la Société Géologique de France* 168, 51–61.
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Dejax, J., Masure, E., Nel, A., Philippe, M., Moreau, P., Guillocheau, F., Guyot, T., 2002. A new fossil locality with insects in amber and plants (likely Uppermost Albian): Archingeay (Charente-Maritime, France). *Geobios* 35, 233–240.
- Néraudeau D., Allain, R., Perrichot, V., Videt, B., de Lapparent de Broin, F., Guillocheau, F., Philippe, M., Rage, J.-C., Vullo, R., 2003. Découverte d'un dépôt paralique à bois fossiles, ambre insectifère et restes d'Iguanodontidae (Dinosauria, Ornithopoda) dans le Cénomanién inférieur de Fouras (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France). *Comptes Rendus Palevol* 2, 221–230.
- Néraudeau, D., Vullo, R., Gomez, B., Perrichot, V., Videt B., 2005. Stratigraphie et Paléontologie (plantes, vertébrés) de la série paralique Albien terminal-Cénomanién basal de Tonnay-Charente (Charente-Maritime, France). *Comptes Rendus Palevol* 4, 79–93.
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Collin, J.-P., Girard, V., Gomez, B., Guillocheau, F., Masure, E., Peyrot, D., Tostain, F., Videt, B., Vullo, R., 2008. A new Upper Albian-Lower Cenomanian deposit of fossiliferous amber at Cadeuil (Charente-Maritime, SW France). *Cretaceous Research* 29, 925–929.
- Néraudeau, D., Vullo, R., Girard, V., Gomez, B., Perrichot, V., Videt, B., 2009. Les faciès ligniteux paraliques à ambre, végétaux et vertébrés du Cénomanién inférieur de l'île d'Aix (Charente-Maritime, France). *Géodiversitas* 31, 13–27.
- Néraudeau, D., Redois, F., Ballèvre, M., Duplessis, B., Girard, V., Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Mellier, B., Perrichot, V., 2013. L'ambre cénomanién d'Anjou : stratigraphie et paléontologie des carrières du Brouillard et de Hucheloup (Ecouflant, Maine-et-Loire). *Annales de Paléontologie* 99, 361–374.
- Onoe M., Tsao J., Yamada H., Nakamura H., Kogure J., Kawamura H., Yoshimatsu, M., 1983. Computed-tomography for measuring annual rings of a live tree. *Proceedings of the IEEE* 71, 907–908.
- Paganin, D., Mayo, S.C., Gureyev, T.E., Miller, P.R., Wilkins, S.W., 2002. Simultaneous phase and amplitude extraction from a single defocused image of a homogeneous object. *Journal of Microscopy* 206, 33–40.

- Paqueton, H., Ruste, J., 2006. Microscopie électronique à balayage, principe et équipement. Techniques de l'ingénieur. Analyse et caractérisation, dossier P865.
- Parron, C., 1975. Contribution à l'étude des paléoaaltérations des grès du Crétacé supérieur du Gard. Conséquences stratigraphiques et paléogéographiques. Thèse doctorale. Université de Aix-Marseille, 103 pp.
- Pedersen, K.R., Friis, E.M., Crane, P.R., Drinnan, A.N., 1994. Reproductive structures of an extinct platanoid from the Early Cretaceous (latest Albian) of eastern North America. *Review of Palaeobotany and Palynology* 80, 291–303.
- Perrichot, V., 2005. Environnements paraliques à ambre et à végétaux au Crétacé nord-aquitain (Charentes, Sud-Ouest de la France). *Mémoires Géosciences Rennes* 125, 1–310.
- Perrichot, V., Marion, L., Néraudeau, D., Vullo, R., Tafforeau, P., 2008. The early evolution of feathers: fossil evidence from Cretaceous amber of France. *Proceeding of the Royal Society of London, Biological Sciences* 275, 1197–1202.
- Perrichot, V., Néraudeau, D., Tafforeau, P., 2010. Charentese amber. *In*: Penney D (Ed.), *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*, Siri Scientific Press, 192–207.
- Perveen, A., Gaiser, M., 1999. Pollen Flora of Pakistan- XV Geraniaceae. *Turkish Journal of Botany* 23, 263–269.
- Peyrot, D., Jolly, D., Barron, E., 2005. Apport de données palynologiques à la reconstruction paléoenvironnementale de l'Albo-Cénomaniens des Charentes (Sud-Ouest de la France). *Comptes Rendus Palevol* 4, 151–166.
- Peyrot, D., Barrón, E., Comas-Rengifo, M.J., Thouand, E., Tafforeau, P., 2007. A confocal laser scanning and conventional wide field light microscopy study of *Classopolis* from the Toarcian-Aalenian of the Fuentelsaz section (Spain). *Grana* 46, 217–226.
- Philippe, M., Gomez, B., Girard, V., Coiffard, C., Daviero-Gomez, V., Thévenard, F., Billon-Bruyat, J.-P., Guiomar, M., Latil, J.-L., Le Loeuff, J., Néraudeau, D., Olivero, D., Schlögl, J., 2008. Woody or not woody ? Evidence for early angiosperm habit from the Early Cretaceous fossil wood record of Europe. *Palaeoworld* 17, 142–152.
- Pierret, A., Capowiez, Y., Moran, C.J., Kretzschmar, A., 1999. X-ray computed tomography to quantify tree rooting spatial distributions. *Geoderma* 90, 307–326.

- Pika-Biolzi, M., Hochuli, P.A., Flisch, A., 2000. Industrial X-ray computed tomography applied to paleobotanical research. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 106, 369–377.
- Platel, J.-P., 1979. Notice explicative, carte géologique au 1/50 000^e de la France, feuille de Barbezieux, Petite Champagne charentaise (732). Bureau de Recherches géologiques et minières (Ed.), Orléans, 38 pp.
- Pons, D., 1979. Les organes reproducteurs de *Frenelopsis alata* (K. Feistm) Knobloch, Cheirolepidiaceae du Cénomanién de l'Anjou, France. *Comptes Rendus du 104^{ème} Congrès National des Sociétés Savantes, Bordeaux 1979, Section Sciences*, 209–231.
- Pons, D., Vozenin-Serra, C., 1992. Un nouveau bois de Ginkgoales du Cénomanién de l'Anjou, France. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 147, 199–213.
- Pons, D., Boureau, E., Broutin, J., 1976. Nouvelles études paléobotaniques des environs d'Angers, I. *Eretmophyllum andegavense* nov. sp., ginkgoale fossile du Cénomanién. *Comptes Rendus du 97^{ème} Congrès National des Sociétés Savantes, Nantes, 1972, Section Sciences* 4, 367–369.
- Pons, D., Henry, L., Henry, R., 1993. Bois de conifère de l'Albien inférieur de Mesnil-Saint-Père (Aube). *Bulletin de l'Association Géologique Audoise (Sainte-Savine, France)* 14, 35–53.
- Pradel, A., Langer, M., Maisey, J., Geffard-Kuriyama, D., Cloetens, P., Janvier, P., Tafforeau, P., 2009. Skull and brain of a 300 million-year-old chimaeroid fish revealed by synchrotron holotomography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 5224–5228.
- Pruvost, P., 1942. Un bassin houiller paralique d'âge cénomanién : les lignites de Pont Saint-Esprit. *Bulletin de la Société Géologique de France Paris* 7, 165–180.
- Punt, W., Hoen, P.P., Blackmore, S., Nilsson, S., Le Thomas, A., 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 143, 1–81.
- Rage, J.-C., Néraudeau, D., 2004. A new pachyostotic squamate reptile from the Cenomanian of France. *Palaeontology* 47, 1–16.
- Remy, W., Taylor, T.N., Hass, H., Kerp, H., 1997. Four hundred-millions-years-old vesicular abuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91, 11841–11843.

- Renneberger, O., Schultz, E., Burkhardt, H., 2002. Automated pollen recognition using 3D volume images from fluorescence microscopy. *Aerobiologia* 18, 107–115.
- Repelin, J., 1902. Description de la faune et des gisements du Cénomaniens saûmatre ou d'eau douce du midi de la France. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille* 7, 100 pp.
- Retallack, G., Dilcher, D.L., 1981. Early angiosperm reproduction: *Prisca reynoldsii* gen. et sp. nov. from mid-Cretaceous coastal deposits, Kansas, USA. *Palaeontographica B* 179, 103–137.
- Ronse De Craene, L.P., 2004. Floral Development of *Berberidopsis corallina*: a crucial link in the evolution of flowers in the Core Eudicots. *Annals of Botany* 94, 741–751.
- Ronse De Craene, L.P., 2010. Floral diagrams, an aid to understanding Flower Morphology and Evolution. Cambridge University Press (Ed.), Cambridge, 458 pp.
- Ronse De Craene, L.P., Smets, F., 2001. Floral Developmental evidence for the Systematic Relationships of *Tropaeolum*. *Annals of Botany* 88, 879–892.
- Roth-Nebelsick, A., 2007. Computer-based studies of diffusion through stomata of different architecture. *Annals of Botany* 100, 23–32.
- Roth-Nebelsick, A., Hassiotou, F., Veneklaas, E.J., 2009. Stomatal crypts have small effects on transpiration: a numerical model analysis. *Plant Physiology* 151, 2018–2027.
- Rowe, T., Kappelman, J., Carlson, W.D., Ketcham, R.A., Denison, C., 1997. High-resolution computed tomography: a breakthrough technology for earth scientists. *Geotimes* 42, 23–27.
- Rudall, P., 2002. Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in monocotyledons. *International Journal of Plant Sciences* 163, 261–276.
- Saint-Martin, J.-P., Saint-Martin, S., Néraudeau, D., 2013. L'ambre associé aux lignites cénomaniens du Sarladais (Dordogne, SO France). *Annales de Paléontologie* 99, 289–300.
- Salvo, L., Cloetens, P., Maire, E., Zabler, S., Blandin, J.J., Buffière, J.Y., Ludwig, W., Boller, E., Bellet, D., Josserond, C., 2003. X-ray micro-tomography an attractive characterisation technique in materials science. *Nuclear instruments and methods in physics research section B: Beam interactions with materials and atoms* 200, 273–286.

- Sanchez, S., Ahlberg, P.E., Trinajstić, K., Mirone, A., Tafforeau, P., 2012. Three dimensional synchrotron virtual paleohistology: A new insight into the world of fossil bone microstructures. *Microscopy and Microanalysis* 18, 1095–1105.
- Sanchez, S., Tafforeau, P., Ahlberg, P.E., 2014. The humerus of Eusthenopteron: a puzzling organization presaging the establishment of tetrapod limb bone marrow. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, 20140299.
- Saporta, G., 1862. Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire, *Annales des Sciences Naturelle*, 4^e série, Botanique, XVII, Masson (Ed.), Paris, 191–311.
- Saporta, G., 1876–1884. Paléontologie française. Plantes jurassiques. Tome III. Conifères ou Aciculariées. Masson (Ed.), Paris, 672 pp.
- Saporta, G., 1890. Le *Nelumbium provinciale* des lignites crétacés de Fuveau en Provence. *Mémoire de la Société Géologique de France* 3, 1–10.
- Schoemaker, D.N., 1905. On the development of *Hamamelis virginiana*. *Botanical Gazette* 39, 248–266.
- Schönenberger, J., 2005. Rise from the ashes - the reconstruction of charcoal fossil flowers. *Trends in Plant Science* 10, 436–443.
- Schönenberger, J., Friis, E.M., 2001. Fossil flowers of Ericalean affinity from the Late Cretaceous of southern Sweden. *American Journal of Botany* 88, 467–480.
- Schönenberger, J., Friis, E.M., Matthews, M.L., Endress, P.K., 2001. Cunoniaceae in the Cretaceous of Europe: evidence from fossil flowers. *Annals of Botany* 88, 423–437.
- Schönenberger, J., von Balthazar, M., Takahashi, M., Xia, X., Crane, P.R., Herendeen, P.S., 2012. *Glandulocalyx upatoiensis*, a fossil flower of Ericales (Actinidiaceae/Clethraceae) from the Late Cretaceous (Santonian) of Georgia, USA. *Annals of Botany* 109, 921–936.
- Schopf, J.M., 1975. Modes of fossil preservation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 20, 27–53.
- Schwarzwalder, R.N. Jr, Dilcher, D.L., 1991. Systematic placement of the Platanaceae in the Hamamelidae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78, 962–969.
- Scott, A.C., 2000. The Prequaternary history of fire. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 164, 281–329.

- Scott, A.C., Galtier, J., Gostling, N.J., Smith, S.Y., Collinson, M.E., Stampanoni, M., Marone, F., Donoghue, P.C.J., Bengton, S., 2009. Scanning electron microscopy and synchrotron radiation X-ray tomographic microscopy of 330 million year old charcoalfied seed fern fertile organs. *Microscopy and Microanalysis* 15, 166–173.
- Shi, S., Chang, H.T., Chen, Y., Qu, L., Wen, J., 1998. Phylogeny of the Hamamelidaceae based on the ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Biochemical Systematics and Ecology* 26, 55–69.
- Smith, S.Y., Stockey, R.A., 2007. Establishing a fossil record for the perianthless Piperales: *Saururus tuckerae* sp. nov. (Saururaceae) from the Middle Eocene Princeton Chert. *American Journal of Botany* 94, 1642–1657.
- Smith, S.Y., Stockey, R.A., Nishida, H., Rothwell, G.W., 2006. *Trawetsia princetonensis* gen. et sp. nov. (Blechnaceae): a permineralized fern from the Middle Eocene Princeton Chert. *International Journal of Plant Sciences* 167, 711–719.
- Smith, S.Y., Collinson, M.E., Rudall, P.J., Simpson, D.A., Marone, F., Stampanoni, M., 2009. Virtual taphonomy using synchrotron tomographic microscopy reveals cryptic features and internal structure of modern and fossil plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 12013–12018.
- Smith, T.M., Tafforeau, P., 2008. New visions of dental tissue research: Tooth development, chemistry, and structure. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 17, 213–226.
- Smith, T.M., Tafforeau, P., Reid, D.J., Pouech, J., Lazzari, V., Zermeno, J.P., Guatelli-Steinberg, D., Olejniczak, A.J., Hoffman, A., Radovic, J., Makaremi, M., Tousaint, M., Stringer, C., Hublin, J.-J., 2010. Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 20923–20928.
- Sornay, J., 1950. Etude stratigraphique sur le Crétacé supérieur de la vallée du Rhône entre Valence et Avignon et des régions voisines. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Grenoble* 27, 35–270.
- Spencer, A.R., Hilton, J., Sutton, M.D., 2013. Combined methodologies for three-dimensional reconstruction of fossil plants preserved in siderite nodules: *Stephanospermum braidwoodensis* nov. sp. (Medullosales) from the Mazon Creek lagerstätte. *Review of Palaeobotany and Palynology* 188, 1–17.

- Spichiger, R.-E., Savolainen, V.V., Figeat, M., Jeanmonod, D., 2002. Botanique systématique des plantes à fleurs. 2nd édition. Presses Polytechniques et universitaires Romande.
- Srinivasan, V., 1992. Two new species of the conifer *Glenrosa* from the Lower Cretaceous of North America. *Review of Palaeobotany and Palynology* 72, 245–255.
- Staedler, Y.M., Masson, D., Schönenberger, J., 2013. Plant Tissues in 3D via X-Ray Tomography: Simple Contrasting Methods Allow High Resolution Imaging. *PLoS ONE* 8, e75295.
- Stear, D.C., Spencer, A.R., Garwood, R.J., Hilton, J., Munt, M.C., Needham, J., Kenrick, P. 2014. X-ray Synchrotron Microtomography of a silicified Jurassic Cheirolepidiaceae (Conifer) cone: histology and morphology of *Pararaucaria collinsonae* sp. nov. *PeerJ* 2, e624.
- Stockey, R.A., Pigg, K.B., 1991. Flowers and fruits of *Princetoniacites allenbyensis* (Magnoliopsida; family indet.) from the Middle Eocene Princeton chert of British Columbia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 70, 163–172.
- Stockey, R.A., Nishida, H., Rothwell, G., 1999. Permineralized ferns from the Middle Eocene Princeton Chert I *Makotopteris princetonensis* gen. et sp. nov. (Athyriaceae). *International Journal of Plant Sciences* 160, 1047–1055.
- Strullu-Derrien, C., Kenrick, P., Tafforeau, P., Cochard, H., Bonnemain, J. L., Le Hérisse, A., Lardeux, H., Badel, E., 2014. The earliest wood and its hydraulic properties documented in c. 407-million-year-old fossils using synchrotron microtomography. *Botanical Journal of the Linnean Society* 175, 423–437.
- Stuppy, W.H., Maisano, J.A., Colbert, M.W., Rudall, P.J., Rowe, T.B., 2003. Three-dimensional analysis of plant structure using high-resolution X-ray computed tomography. *Trends Plant Science* 8, 2–6.
- Summerfield, M.A., 1983. Petrography and diagenesis of silcrete from the Kalahari Basin and Cape Coastal Zone, Southern Africa. *Journal of Sedimentary Petrology* 53, 898–909.
- Sun, G., Dilcher, D.L., Zheng, S., Zhou, Z., 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. *Science* 282, 1692–1695.
- Sun, G., Ji, Q., Dilcher, D.L., Zheng, S., Nixon, K.C., Wang, X., 2002. *Archaeofructaceae*, a new basal angiosperm family. *Science* 296, 899–904.

- Swofford, D.L., 1999. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 4.2a beta. Champaign, Illinois: Illinois Natural History Survey.
- Tafforeau, P., 2004. Aspects phylogénétiques et fonctionnels de la microstructure de l'émail dentaire et de la structure tridimensionnelle des molaires chez les primates fossiles et actuels : apports de la microtomographie à rayonnement X synchrotron. Thèse doctorale. Université Montpellier 2, 284 pp.
- Tafforeau, P., Smith, T.M., 2008. Nondestructive imaging of hominoid dental microstructure using phase contrast X-ray synchrotron microtomography. *Journal of Human Evolution* 54, 272–278.
- Tafforeau, P., Boistel, R., Boller, E., Bravin, A., Brunet, M., Chaimanee, Y., Cloetens, P., Feist, M., Hoszowska, J., Jaeger, J.-J., Kay, R.F., Lazzari, V., Marivaux, L., Nel, A., Nemoz, C., Thibault, X., Vignaud, P., Zabler, S. 2006. Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. *Applied Physics A Materials Science & Processing* 83, 195–202.
- Takhtajan, A.L., 1966. *The System and Phylogeny of Flowering Plants*. Moscow-Leningrad: Nauka. [en Russe].
- Takhtajan, A.L., 1987. *The System of Magnoliophyta*. Leningrad: Nauka. [en Russe].
- Takhtajan, A.L., 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. New York: Columbia University Press.
- Takhtajan, A.L., 2009. *Flowering Plants*. Springer (Ed.), Berlin, 871 pp.
- Taylor, T.N., Millay, M.A., 1977. Structurally preserved fossil cell contents. *Transactions American Microscopy Society* 96, 390–393.
- Taylor, F.W., Wagner, F.G., McMillin, C.W., Morgan, I.L., Hopkins, F.F., 1984. Locating knots by industrial tomography-A feasibility study. *Forest Products Journal* 34, 42–46.
- Taylor, T.N., Hass, H., Kerp, H., 1999. The oldest fossil ascomycetes. *Nature* 399, 648.
- Taylor, E.L., Taylor, T.N., Krings, M., 2009. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. Academic Press (Ed.), Burlington, 1230 pp.
- Tekleva, M.V., Denk T., 2012. Sporoderm ultrastructure of *Platanus quedlinburgensis* Pacltová emend. Tschan, Denk et von Balthazar from the Late Cretaceous of Germany. *Acta Palaeobotanica* 52, 177–191.

- Thévenard, F., Gomez, B., Daviero-Gomez, V., 2005. Xeromorphic adaptations of some Mesozoic gymnosperms. A review with palaeoclimatological implications. *Comptes Rendu Palevol* 4, 67–77.
- Toynton, R., Parsons, D.W., 1990. The compaction history of a composite flint and its host sediment. *Proceedings of the Geological Association of London* 101, 315–333.
- Tracy, S.R., Roberts, J.A., Black, C.R., McNeill, A., Davidson, R., Mooney, S.J., 2010. The X-factor: visualizing undisturbed root architecture in soils using X-ray computed tomography. *Journal of Experimental Botany* 61, 311–313.
- Trtik, P., Dual, J., Keunecke, D., Mannes, D., Niemz, P., Stähli, P., Kaestner, A., Groso, A., Stampanoni, M., 2007. 3D imaging of microstructure of spruce wood. *Journal of Structural Biology* 159, 46–55.
- Tschan, G.F., Denk, T., von Balthazar, M., 2008. *Credneria* and *Platanus* (Platanaceae) from the Late Cretaceous (Santonian) of Quedlinburg, Germany. *Review of Palaeobotany and Palynology* 152, 211–236.
- Turq, A., 2000. Les ressources en matières premières lithiques. *Paléo* 2, 98–141.
- Ulllyott, J.S., Nash, D.J., Shaw, P.A., 1998. Recent advances in silcrete research and their implications for the origin and palaeoenvironmental significance of sarsens. *Proceedings of the Geologists' Association* 109, 255–270.
- Van den Bulcke, J., Boone, M., Van Acker, J., Stevens, M., Van Hoorebeke, L., 2009a. X-ray tomography as a tool for detailed anatomical analysis. *Annals of Forest Science* 66, 1–12.
- Van den Bulcke, J., Boone, M., Van Acker, J., Van Hoorebeke, L., 2009b. Three-dimensional X-ray imaging and analysis of fungi on and in wood. *Microscopy and Microanalysis* 15, 395–402.
- Verboven, P., Kerckhofs, G., Mebatsion, H.K., Ho, Q.T., Temst, K., Wevers, M., Cloetens P, Nicolaï, B.M., 2008. Three-dimensional gas exchange pathways in pome fruit characterized by synchrotron X-ray computed tomography. *Plant Physiology* 147, 518–527.
- Viehofen, A., Hartkopf-Fröder, C., Friis, E.M., 2008. Inflorescences and flowers of *Mauldinia angustiloba* sp. nov. (Lauraceae) from Middle Cretaceous karst infillings in the Rhenish massif, Germany. *International Journal of Plant Sciences* 169, 871–889.

- von Balthazar, M., Schönenberger, J., 2009. Floral structure and organization in Platanaceae. *International Journal of Plant Sciences* 170, 210–255.
- von Balthazar, M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., Stampanoni, M., Friis, E.M., 2007. *Potomacanthus lobatus* gen. et sp. nov., a new flower of probable Lauraceae from the Early Cretaceous (early to middle Albian) of Eastern North America. *American Journal of Botany* 94, 2041–2053.
- Vullo, R., Néraudeau, D., Videt, B., 2003. Un faciès de type falun dans le Cénomaniens basal de Charente-Maritime. *Annales de Paléontologie* 89, 171–189.
- Vullo, R., Girard, V., Azar, D., Néraudeau, D., 2010. Mammalian hairs in Early Cretaceous amber. *Naturwissenschaften* 97, 683–687.
- Vullo, R., Néraudeau, D., Dépré, E., 2013. Vertebrate remains from the Cenomanian (Late Cretaceous) plant-bearing Lagerstätte of Puy-Puy (Charente-Maritime, France). *Cretaceous Research* 45, 314–320.
- Wang, H., Dilcher, D.L., Schwarzwald, R.N., Kvaček, J., 2011. Vegetative and reproductive morphology of an extinct Early Cretaceous member of Platanaceae from the Braun's Ranch locality, Kansas, U.S.A. *International Journal of Plant Sciences* 172, 139–157.
- Wang X., 2004. A study of plant mesofossils from the Dakota Formation in Kansas, USA. Thèse doctorale. University Florida, Gainesville. 375 pp. (non publié)
- Wang, X., 2008. Mesofossils with platanaceous affinity from the Dakota Formation (Cretaceous) in Kansas, USA. *Palaeoworld* 17, 246–255.
- Wanntorp, L., Ronse De Craene, L.P., 2005. The Gunnera flower: key to eudicot diversification or response to pollination mode? *International Journal of Plant Sciences* 166, 945–953.
- Wanntorp, L., Ronse De Craene, L.P., 2007. Flower development of *Meliosma* (Sabiaceae): evidence for multiple origins of pentamery in the eudicots. *American Journal of Botany* 94, 1828–1836.
- Watson, J., Fisher, H.L., 1984. A new conifer genus from the Lower Cretaceous Glen Rose Formation, Texas. *Palaeontology* 77, 719–727.
- Watson, L., Dallwitz, M.J., 1992. Grass genera of the World: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, cytology, classification, pathogens, world and local

- distribution, and references. <http://biodiversity.uno.edu/delta/>. Version: 5th February 2014.
- Wellman, C.H., 2004. Palaeoecology and palaeophytogeography of the Rhynie chert plants: evidence from integrated analysis of in situ and dispersed spores. *Proceeding of the Royal Society of London, Biological Sciences* 271, 985–992.
- Weston, P.H. 2014. What has molecular systematics contributed to our knowledge of the plant family Proteaceae? Pp. 365–396 in: Besse, P. (ed.), *Molecular plant taxonomy: Methods and protocols*. New York: Springer.
- Wilkinson, H.P., 2000. A revision of the anatomy of Gunneraceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 134, 233–266.
- Wils, P., 2011. Tomographie par rayons X : correction des artefacts liés à la chaîne d'acquisition. Thèse doctorale. Institut National des Sciences Appliquées, Lyon. 123 pp.
- Wopfner, H., 1983. Kaolinisation and the formation of silicified wood on Late Jurassic Gondwana surfaces. *Geological Society, London, Special Publications* 11, 27–31.
- Zavada, M.S., Dilcher, D.L., 1986. Comparative pollen morphology and its relationship to phylogeny of pollen in the Hamamelidae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73, 348–381.
- Zeiller, R., 1882. Observations sur quelques cuticules fossiles. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique* 13, 217–238.
- Zhang, Y.-Y., 1999. The evolutionary succession of Cretaceous angiosperm pollen in China. *Acta Palaeontologica Sinica* 38, 435–453.
- Zhang, Y.L., Wang, F.H., Chien, N.F. 1998. A study on pollen morphology of *Eucommia ulmoides* Oliver. *Acta Phytotax. Sin.* 26: 367–370.
- Zhang, Z.Y., Lu, A.M., Pan, K.Y., Wen, J. 1990. The anatomy, embryology and systematic relationships of Eucommiaceae. *Acta Phytotaxonomica Sinica* 28, 430–441.
- Zhou, Z., Thévenard, F., Barale, G., Guignard, G., 2000. A xeromorphic conifer from the Cretaceous of East China. *Palaeontology* 43, 561–572.
- Zhou, Z., Crepet, W.L., Nixon, K.C., 2001. The earliest fossil evidence of the Hamamelidaceae: Late Cretaceous (Turonian) inflorescences and fruits of Altingioideae. *American Journal of Botany* 88, 753–766.

ANNEXE

Article complémentaire sur les inclusions animales et végétales des flints de la carrière de Font-de-Benon, Charente-Maritime. Référence : *Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Gomez, B., Tafforeau, P., Dépré, E., 2014. Inclusions of conifers, echinoids, foraminifers and sponges in flints from the Cenomanian of Charente-Maritime (France): contribution of synchrotron microtomography. Comptes Rendus Palevol 13, 455–461.*



General Palaeontology, Systematics and Evolution (Taphonomy and fossilisation)

Inclusions of conifers, echinoids, foraminifers and sponges in flints from the Cenomanian of Charente-Maritime (France): Contribution of synchrotron microtomography



Des inclusions de conifères, échinides, foraminifères et spongiaires dans des silex cénomaniens de Charente-Maritime (France) : apport de la microtomographie synchrotron

Jean-David Moreau^{a,b,*}, Didier Néraudeau^a, Bernard Gomez^c, Paul Tafforeau^b, Éric Dépré^d

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

^b European Synchrotron Radiation Facility, 6, rue Jules-Horowitz, BP 220, 38043 Grenoble, France

^c Université Lyon-1 (Claude-Bernard), CNRS UMR 5276 LGL-TPE, Campus La Doua, bâtiment Géode, 43, boulevard du 11-Novembre-1918, 69622 Villeurbanne, France

^d GIP-GEVES (Groupeement d'Étude et de Contrôle des Variétés et Semences), Le Magneraud, 17700 Surgères, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 15 November 2013

Accepted after revision 27 March 2014

Available online 14 May 2014

Written on invitation of the Editorial Board

Keywords:

Plants

Echinoids

Sponges

Flints

Permineralization

Synchrotron microtomography

Mid Cretaceous

Western France

ABSTRACT

Deposits containing silica-rich nodules were recently collected from the Font-de-Benon quarry, between Archingeay and Les Nouillers, Charente-Maritime, western France. Nodules contain diverse fossil inclusions such as conifers, urchins, foraminifers and sponge spicules. Cenomanian deposits were transformed during the Eocene-Oligocene by a delayed silicification. This occurred under a warm climate and a long pedogenic alteration. X-ray synchrotron tomography was used to locate and produce three-dimensional reconstruction of flint fossil inclusions. The plant fossils constitute an unusual case of late permineralization. The conifer and invertebrate fossil assemblage suggests a coastal palaeoenvironment close to a forest.

© 2014 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

RÉSUMÉ

Des dépôts contenant des nodules siliceux ont récemment été mis au jour dans la carrière de Font-de-Benon, entre Archingeay et Les Nouillers, Charente-Maritime, Ouest de la France. Ces silex contiennent diverses inclusions fossiles, telles que des conifères, des oursins, des

Mots clés :

Plantes

Échinides

Éponges

* Corresponding author at: European Synchrotron Radiation Facility, 6, rue Jules-Horowitz, BP 220, 38043 Grenoble, France.

E-mail address: jean.david.moreau@gmail.com (J.-D. Moreau).

Silex
Perminéralisation
Microtomographie synchrotron
Crétacé moyen
Ouest de la France

foraminifères et des spicules d'éponges. Les dépôts d'âge Cénomanien ont été affectés par une silicification tardive durant l'Éocène-Oligocène. Celle-ci s'est déroulée sous un climat chaud et via une altération pédogénétique prolongée. La microtomographie synchrotron par rayonnement X est utilisée pour détecter et visualiser en trois dimensions les inclusions fossiles. Les plantes contenues dans ces silex représentent un cas original de préservation exceptionnelle par perminéralisation tardive. L'assemblage fossile mixte, associant restes de conifères et invertébrés marins, témoigne d'un milieu de dépôt littoral bordé d'une forêt.

© 2014 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

1. Introduction

Silicified plants have been reported from many geological formations across a broad stratigraphic interval (Channing et al., 2007; Hernández-Castillo and Cevallos-Ferriz, 1999; Krings et al., 2007; Little et al., 2009; Miller, 1973; Remy et al., 1997; Smith and Stockey, 2007; Smith et al., 2006; Stockey and Pigg, 1991; Stockey et al., 1999; Taylor et al., 1999). Most of them show exquisite preservations, resulting from an early silicification that occurred during sedimentation or during the early stages of diagenesis. Because of this early silicification, these rocks are called cherts. In contrast, they are called flints when they result from late post-sedimentary silicifications, associated with decalcification processes (Gallois, 2009). Flints bearing fossil plants are particularly uncommon (Bertrand, 1930; Bruet, 1932, 1933; Saporta, 1876–1884).

Flint nodules bearing both terrestrial plants and marine invertebrates were recently collected from Cenomanian deposits of Charente-Maritime, western France. In other regional Albian–Cenomanian deposits, only impressions and compressions of plant fossils have been studied (Coiffard et al., 2009; Gomez et al., 2004, 2008; Kvaček et al., 2012; Néraudeau et al., 2002, 2005, 2009). The new material provides unusual preservation of fossil conifers useful for a three-dimensional study. We used propagation phase-contrast X-ray synchrotron tomography (PPC-SRμCT), which is a non-destructive method of examination. In palaeobotany, only small and low-density plant specimens removed from sediments were studied using X-ray microtomography, because of technical limitations (Feist et al., 2005; Friis and Pedersen, 2011; Friis et al., 2007, 2009, 2010, 2011, 2013; Heřmanová et al., 2011; Moreau et al., 2014a; Schönerberger et al., 2012; Scott et al., 2009; von Balthazar et al., 2007). In the present work, synchrotron X-ray microtomography has allowed us to study both plants and invertebrate remains included inside dense and large rocks, which is a new technical challenge.

2. Geological setting

The flint nodules were collected from the Font-de-Benon quarry, between the villages of Archingeay and Les Nouillers, Charente-Maritime, western France (Fig. 1). At the base of the quarry, Uppermost Albian deposits consist of lignitic clay and sand with cross-bedded stratifications, from estuarine and brackish deposit environments (Néraudeau et al., 2002). The lignites yielded fossil leaves and wood (Gomez et al., 2004), and amber containing

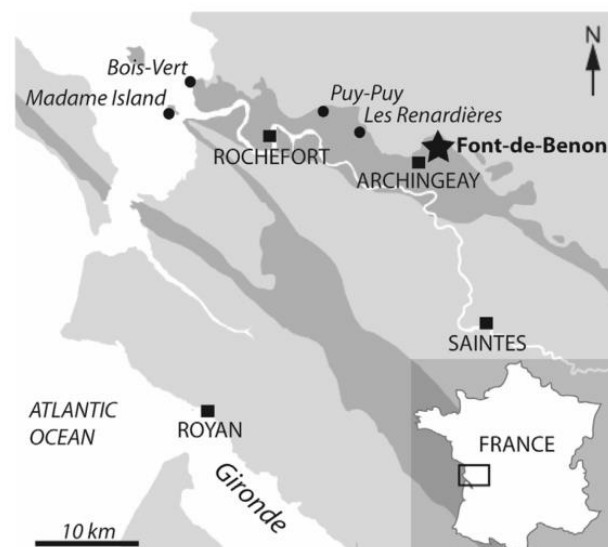


Fig. 1. Geological map of the Charente-Maritime department showing the Font-de-Benon quarry and other palaeontological localities. Dark grey corresponds to the Cenomanian.

Fig. 1. Carte géologique du département de la Charente-Maritime indiquant la carrière de Font-de-Benon et d'autres localités paléontologiques. Le gris sombre correspond aux dépôts cénomanien.

diverse fossil inclusions such as arthropods (Nel et al., 2004; Néraudeau et al., 2002, 2008), microorganisms (Girard et al., 2009), rare feathers (Perrichot et al., 2008), and mammalian hair (Vullo et al., 2010).

Overall, the Lowermost Cenomanian beds show alternations of sand and clay. The clayey beds yielded abundant and diverse plant meso- and macroremains bearing cuticles (Coiffard et al., 2009; Gomez et al., 2008). The upper part of the quarry corresponds to the oldest regional Cenomanian marine deposits. They contain a rich coastal fauna including molluscs, echinoderms, foraminifers (*Orbitolina*) and vertebrates (Vullo et al., 2003).

Locally, at the top of the topography, the sandy marine deposits are overlapped by a one-to-two-metres-thick clay-with-flints. The flint bed is parallel to the topography and locally yields oval to irregular, 10–50-cm-wide, silica-rich nodules.

3. Material and methods

Forty fragments of flint nodules containing fossil plants were collected. Their size varies from 5 to 15 cm long. They are housed in the collections of the Université Lyon-1

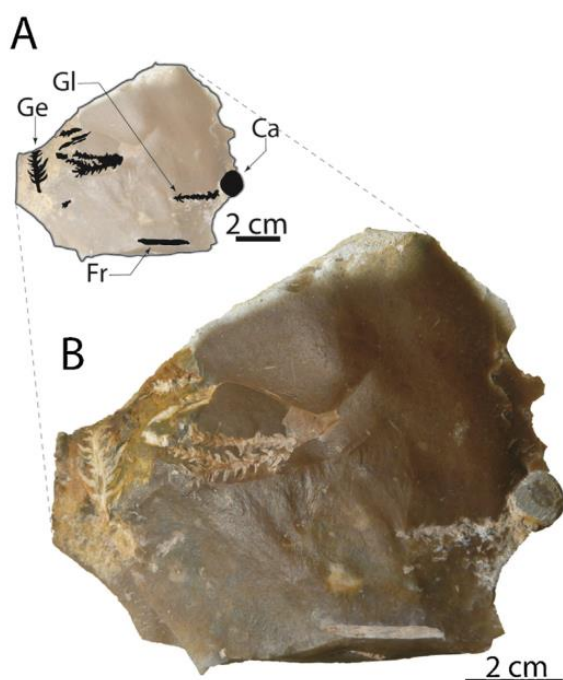


Fig. 2. A–B. Broken-open flint nodule containing conifer leafy axes and echinoids. Ca, *Catopygus*; Fr, *Frenelopsis*; Ge, *Geinitzia*; Gl, *Glenrosa*. SIL_ARC.5.

Fig. 2. A–B. Fragment de nodules de silex contenant des axes feuillés de conifères et échinides. Ca, *Catopygus*; Fr, *Frenelopsis*; Ge, *Geinitzia*; Gl, *Glenrosa*. SIL_ARC.5.

and the Université Rennes 1 under the collection numbers SIL_ARC.1 to SIL_ARC.40. Six specimens were scanned using propagation phase-contrast X-ray synchrotron tomography (PPC-SRμCT) on beamlines ID19 and BM05 at the European Synchrotron Radiation Facility (ESRF), Grenoble, France (Tafforeau et al., 2006). Because of large sizes and high densities of the samples, high energy and long propagation distance between the sample stage and the source were combined. Acquisition and reconstruction protocol were explained in detail by Moreau et al. (2014b). We localized fossils contained inside the flint nodules using the 2D virtual sections and virtually removed 3D images of some of them. The voxels are 13 and 30 μm side. The 3D reconstructions of fossil specimens were performed with the software VG Studio Max 2.2 (Volume Graphics, Heidelberg, Germany).

4. Hidden biodiversity of the flints and exceptional preservation

4.1. Microorganisms and invertebrates from the flints

All studied flint nodules contain fossils and show a diverse assemblage of plants, microfossils and invertebrate remains (Figs. 2–6). These organisms are variously assembled inside the siliceous matrix. Invertebrates are exclusively marine, and consist of echinoids, bryozoans, bivalve fragments and abundant microfossils. Echinoids consist of about 1 cm long complete egg-shaped tests with pointed posterior margins, ascribed to the casiduloid *Catopygus carinatus* Goldfuss (Figs. 2 and 3E–F).

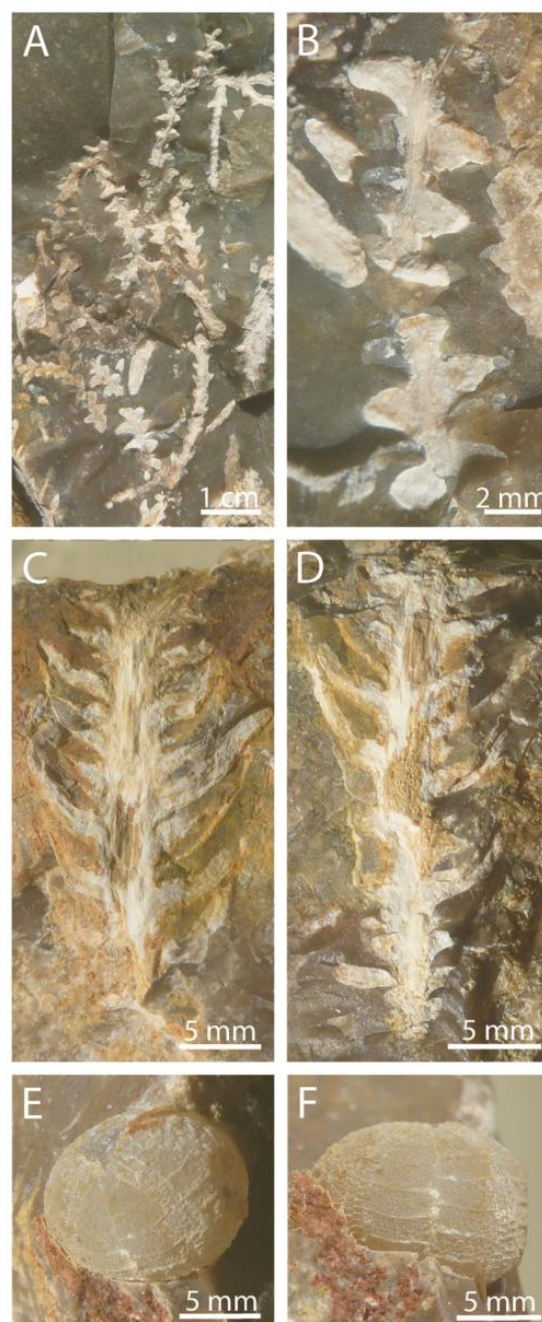


Fig. 3. A–B. Leafy axes of *Glenrosa*. C–D. Leafy axes *Geinitzia*. E–F. Echinoid *Catopygus*. A, SIL_ARC.3; B, SIL_ARC.6; C, E–F, SIL_ARC.5; D, SIL_ARC.1.

Fig. 3. A–B. Axes feuillés de *Glenrosa*. C–D. Axes feuillés de *Geinitzia*. E–F. Échinide *Catopygus*. A, SIL_ARC.3; B, SIL_ARC.6; C, E–F, SIL_ARC.5; D, SIL_ARC.1.

Other irregular echinoid fragments with large petaloid and slightly sunken ambulacra were ascribed to *Mecaster* Pomel. Regular echinoid spines can be also found in some flints. Microfossils consist of foraminifers and sponge spicules. Large benthic foraminifers were ascribed to *Orbitolina conica* d'Archiac. The co-occurrence of *Orbitolina conica* and *Catopygus carinatus* suggests a Cenomanian age. Locally, in the siliceous matrix, complete and fragmented sponge spicules form dense accumulations (Fig. 6). Sponge spicules are abundant both in flint nodules

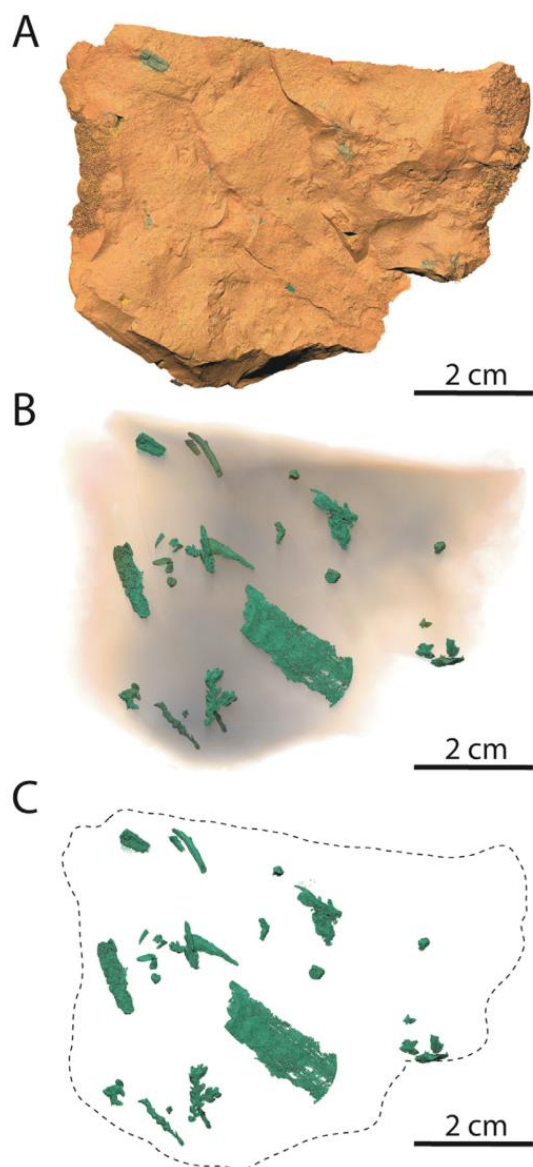


Fig. 4. A–C. PPC-SR μ CT, 3D renderings of a whole flint nodule showing megafossil plant remains hidden inside. Voxel side = 30 μ m. SILARC.4.

Fig. 4. A–C. PPC-SR μ CT, modèle 3D d'un fragment de nodule siliceux montrant les mégarestes de plantes à l'intérieur. Arête des voxels = 30 μ m. SILARC.4.

containing *Orbitolina* and in nodules with plants, but no flint with a plant-*Orbitolina* association has been found. This indicates that two different silicified facies exist in the diachronic clay-with-flint: a typical Early Cenomanian facies, with *Orbitolina conica* (Vullo et al., 2003), and a slightly younger facies, similar to the early Late Cenomanian limestones with *Catopygus*, *Mecaster* and conifer remains (Moreau et al., 2014b).

4.2. Plants from the flints

Albian-Cenomanian plant fossils have been previously reported from several localities in Charente-Maritime:

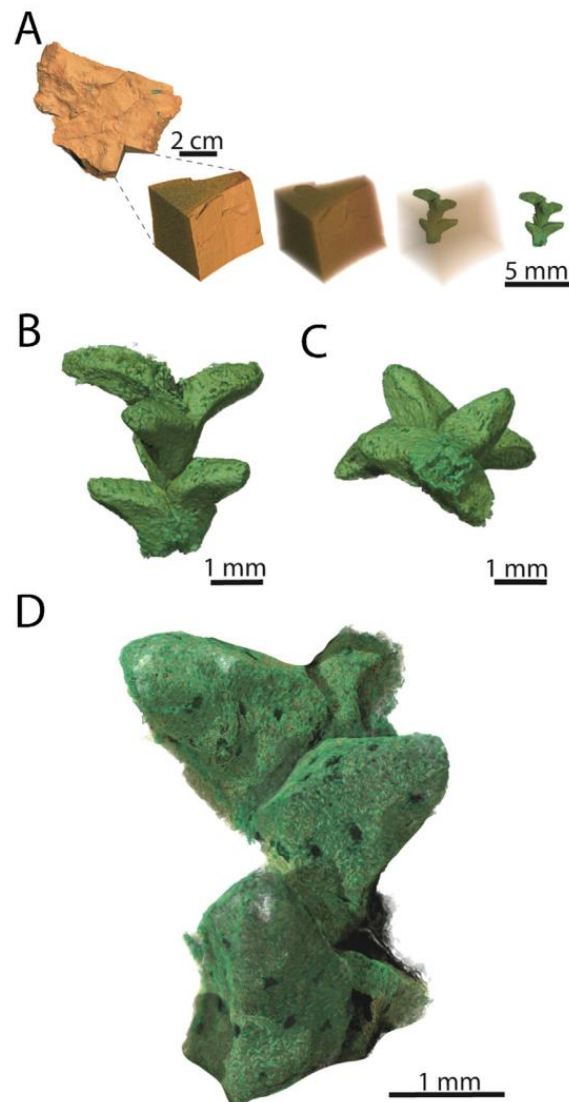


Fig. 5. PPC-SR μ CT, 3D renderings. A. Isolated volume of silica-rich matrix containing a specimen of *Glenrosa* leafy axis. B. Lateral view of a *Glenrosa* leafy axis. C. Bottom view of a *Glenrosa* leafy axis. D. *Glenrosa* leafy axis and details of the cuticle showing the apertures of stomatal crypts (circular and dark marks on the leaf surface). Voxel side, A–C = 30 μ m, D = 13 μ m. A–C, SILARC.4; D, SILARC.3.

Fig. 5. PPC-SR μ CT, modèle 3D. A. Volume de matrice siliceuse isolé et contenant un fragment d'axe feuillé de *Glenrosa*. B. Vue latérale d'un axe feuillé de *Glenrosa*. C. Axe feuillé de *Glenrosa*, vue de dessous. D. Axe feuillé de *Glenrosa* et détail de la cuticule montrant les ouvertures des cryptes stomatiques (marques rondes et sombres à la surface des feuilles). Arête des voxels, A–C = 30 μ m, D = 13 μ m. A–C, SILARC.4; D, SILARC.3.

Archingeay–Les Nouillers (Font-de-Benon quarries), Fouras (Bois-Vert tidal flat), Aix Island (Bois-Joly tidal flat), Madame Island (Puits-des-Insurgés cliffs), and Tonnay-Charente (Les Renardières and Puy-Puy quarries) (Fig. 1; Coiffard et al., 2009; Gomez et al., 2004, 2008; Néraudeau et al., 2005, 2009). However, only plant impressions and compressions are preserved in clay. In palaeobotany, impressions usually provide the description of gross morphology only; the microscopic external and histological internal features are not preserved (Martín-Closas and

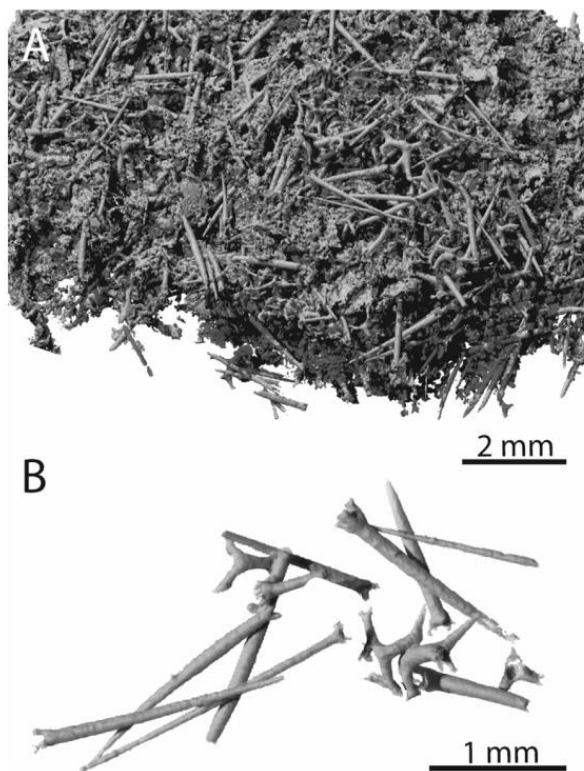


Fig. 6. PPC-SRμCT, 3D renderings. A. Accumulation of marine invertebrates including sponge spicules. B. Isolated sponge spicules. Voxel side = 13 μm. SILARC.3.

Fig. 6. PPC-SRμCT, modèle 3D. A. Accumulation d'invertébrés marins incluant des spicules d'éponges. B. Spicules d'éponges isolés. Arête des voxels = 13 μm. SILARC.3.

Gomez, 2004; Schopf, 1975). Compressions with cuticles preserved allow the description of microstructural details of the epidermis *sensu lato* including the stomatal apparatus. However, plant compressions rarely preserve their structures in three dimensions. In contrast, the plant fossils contained inside the flint nodules from Font-de-Benon quarry are preserved in three dimensions, and show exquisite internal histological details (Figs. 2, 3A–D, 5). Some of the plant specimens of the flints show vegetative and reproductive structures in anatomical connection. Such a connection is rare or even unknown in some deposits and taxa. Thus, the fragmentation and disarticulation of reproductive structures occur after maturation and dehiscence during the production. A too strong rinsing used to remove cuticles from clay may also increase the fragmentation of the most fragile anatomical connection. Thus, plant inclusions in silica-rich matrix provide unique information for associating different plant parts, relating structures and functions, and better understanding Cretaceous palaeoecosystems.

The plant assemblage consists only of fossil conifers (up to 5 cm long). They belong to the genera *Brachyphyllum* Brongn., *Frenelopsis* (Schenk) emend. J. Watson, *Geinitzia* Endl., and *Glenrosa* J. Watson & H.L. Fisher. *Brachyphyllum* shows spiral phyllotaxy, leaf free part shorter than the leaf cushion, and stomata arranged in rows of a single

stoma wide. *Frenelopsis* shows leaf whorls without suture between leaves, very short free leaf tips, and stomata arranged in rows of a single stoma wide. *Geinitzia* shows spiral phyllotaxy, awl-shaped, leaves with long free leaf parts, and keeled abaxial surfaces. *Glenrosa* shows spiral phyllotaxy, long leaf free parts, and typical scattered stomatal crypts. Although *Brachyphyllum*, *Frenelopsis* and *Geinitzia* are frequently observed, *Glenrosa* appears to be the main plant within this assemblage. Some *Glenrosa* specimens also show leafy stems in connection with male cones (Moreau et al., 2014b). This is the first report of entire male cones bearing pollen sacs, though *Glenrosa* leafy stems have been reported from several Cretaceous localities of Asia, Europe and the United States (Gomez et al., 2012; Srinivasan, 1992; Watson and Fisher, 1984; Zhiyan et al., 2000). The silicified plants from the Font-de-Benon quarry show fine details of the external leaf surface such as stomatal crypts (Fig. 5D). Also, preliminary high-resolution X-ray microtomography tests show that cell walls of all internal tissues of stems, leaves, and male cone axes and scales are preserved. This exceptional preservation probably resulted from the silica microcrystallization on both the inner and outer surfaces of cell walls. Such permineralizations usually concern early silicification occurring during sedimentation or during the early stages of diagenesis (Eggert, 1974; Millay and Eggert, 1974; Remy et al., 1997; Taylor and Millay, 1977; Wellman, 2004). However, we cannot exclude that a first phase of silicification occurred earlier, though Moreau et al. (2014b) suggested that the main silicification phase of Cenomanian sediments occurred during the Eocene-Oligocene. The flint nodules of Font-de-Benon appear to be exceptional because plant fossils are entirely permineralized in 3D that provides both the gross morphology and the internal histological structures.

4.3. Silicification processes

A widespread silicification episode, associated with an extensive pedogenic alteration, occurred in western France (Grandin and Thiry, 1983; Turq, 2000) and other countries (Summerfield, 1983; Ulliyott et al., 1998) under a warm climate during the Eocene-Oligocene interval. Exposed Cretaceous rocks were progressively decalcified under an intense leaching of soils by meteoric waters. Calcareous rocks from various regions and ages were progressively transformed in silica-rich duricrusts or clay-with-flints. This kind of post-sedimentary silicification was particularly important on limestones and marls interbedded in sandy series, or/and upon calcareous sediments containing siliceous sponge remains. Thus, Turonian (limestones with siliceous sponges) to Eocene (sandy limestones) deposits from different localities of Charentes were also affected by the same diachronic silicification (Daniou, 1978, 1979; Néraudeau, 2011).

As far as the Charentese flints are concerned, the silica may come from both from the rich sponge spicule content (Fig. 6) of the Cretaceous sediment and the Palaeogene dissolution of local Cenomanian sandstones (lithological units A, B2 and E *sensu* Néraudeau et al., 1997).

5. Depositional environment

The association of terrestrial plants and marine invertebrates suggests that the sediments were deposited proximally along the shoreline in brackish or shallow marine environment with both marine and continental inputs. This coastal palaeoenvironment was probably close to a conifer forest. Gomez et al. (2008) suggested that gymnosperm mangroves, mainly represented by the association of *Frenelopsis*, *Glenrosa* and *Nehvizdya*, settled along the coast line of the Charente-Maritime during the Albian-Cenomanian. Thus, *Brachyphyllum*, *Frenelopsis* and *Glenrosa* were previously reported from many coastal depositional environments opened to marine inputs (Gomez et al., 2004; Néraudeau et al., 2009). In contrast, in Charente-Maritime, *Geinitzia* was only reported from the Cenomanian clay of Puy-Puy quarry (Fig. 1), which is considered as a freshwater terrestrial environment (Gomez et al., 2004) or a brackish paralic deposit (Vullo et al., 2013). However, Cretaceous conifers display a large set of xerophytic features that might well accommodate them to a broad range of habitats or that some conifers were competing during environmental changes at the ecotones.

Acknowledgments

We thank Dr. Clément Coiffard, Dr. Jean-Paul Saint Martin, and an anonymous reviewer who provided useful comments and suggestions. We thank the ESRF (European Synchrotron Radiation Facility) and particularly the ID19 and BM05 beamlines for the beamtime and the material support. J.-D.M. and D.N. received financial support from the CNRS-UMR6118, while B.G. was financially supported by the CNRS-UMR5276. This publication is a contribution to the projects, CGL2009-11838/BTE, CGL2011-27869, CGL2011-23948 3 and CGL2012-35199 funded by the “Ministerio de Ciencia e Innovación” of the Spanish government, and project SGR2009-1451 funded by the Catalan government.

References

- Bertrand, P., 1930. Séance du 7 mai 1930. *Ann. Soc. Geol. Nord* 55, 143–144.
- Bruet, E., 1932. Évolution des silex du Bathonien. In: *Recherches sur l'évolution continentale de quelques sédiments*. Thèse Université de Lyon, pp. 123–141 (inédit).
- Bruet, E., 1933. Sur un sol de végétation d'âge bathonien à Chaumont (Haute-Marne) et sur ses rapports avec les silex à végétaux. *C. R. somm. Seances Soc. geol. France* 1933, 55–57.
- Channing, A., Zamuner, A.B., Zúñiga, A., 2007. A new Middle–Late Jurassic flora and hot spring chert deposit from the Deseado Massif, Santa Cruz province, Argentina. *Geol. Mag.* 144, 401–411.
- Coiffard, C., Gomez, B., Thiébaud, M., Kvaček, J., Thévenard, F., Néraudeau, D., 2009. *Eucalyptolaurus depirei*, gen. et sp. nov., intra-marginal veined Lauraceae leaves from the Albian–Cenomanian of Charente-Maritime (Western France). *Palaeontology* 52, 323–336.
- Daniou, P., 1978. Les provinces détritiques des confins de la Charente et du Périgord. Contribution à l'étude des faciès dits «sidérolithiques». *Norvès* 25, 97–98.
- Daniou, P., 1979. Sur quelques indurations siliceuses présentes dans les faciès dits sidérolithiques des confins de la Charente et du Périgord. *Trav. Lab. Geogr. Phys. Bordeaux III* 3, 1–19.
- Eggert, D.A., 1974. The sporangium of *Horneophyton lignieri* (Rhyniophytina). *Am. J. Bot.* 61, 405–413.
- Feist, M., Liu, J., Tafforeau, P., 2005. New insights into Paleozoic charophyte morphology and phylogeny. *Am. J. Bot.* 92, 1152–1160.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., 2011. *Canrightia resinifera* gen. et sp. nov., a new extinct angiosperm with *Retimonocolpites*-type pollen from the Early Cretaceous of Portugal: missing link in the eumagnoliid tree? *Grana* 50, 3–29.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., Bengtson, S., Donoghue, P.C.J., Grimm, G.W., Stampanoni, M., 2007. Phase-contrast X-ray microtomography links Cretaceous seeds with Gnetales and Bennettiales. *Nature* 450, 549–552.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., von Balthazar, M., Grimm, G.W., Crane, P.R., 2009. *Monetianthus mirus* gen. et sp. nov., a nymphaealean flower from the Early Cretaceous of Portugal. *Int. J. Pl. Sci.* 17, 1086–1101.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2010. Cretaceous diversification of angiosperms in the western part of the Iberian Peninsula. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 162, 341–361.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., 2011. The Early Flowers and Angiosperm Evolution. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 585 p.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Endress, P.K., 2013. Floral structure of extant *Quintinia* (Paracryphiales, campanulids) compared with the Late Cretaceous *Silvianthemum* and *Bertilanthus*. *Int. J. Pl. Sci.* 174, 647–664.
- Gallois, R.W., 2009. The origin of the Clay-with-flints: the missing link. *Geoscience in South-West England* 12, 153–161.
- Girard, V., Schmidt, A.R., Struwe, S., Perrichot, V., Breton, G., Néraudeau, D., 2009. Taphonomy and palaeoecology of mid-Cretaceous amber-preserved microorganisms from southwestern France. *Geodiversitas* 31, 153–162.
- Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Perrichot, V., Thévenard, F., Coiffard, C., Philippe, M., Néraudeau, D., 2004. Assemblages floristiques de l'Albien–Cénomanien de Charente-Maritime (SO France). *Ann. Paleontol.* 90, 147–159.
- Gomez, B., Coiffard, C., Dépré, E., Daviero-Gomez, V., Néraudeau, D., 2008. Diversity and histology of a plant litter bed from the Cenomanian of Archingeay–Les Nouillers (SW France). *C. R. Palevol.* 7, 135–144.
- Gomez, B., Ewin, T.A.M., Daviero-Gomez, V., 2012. The conifer *Glenrosa falcata* sp. nov. from the Lower Cretaceous of Spain and its palaeoecology. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 172, 21–32.
- Grandin, G., Thiry, M., 1983. Les grandes surfaces continentales tertiaires des régions chaudes, succession des types d'altération. *Cah. ORSTOM, Ser. Geol.* 13, 3–18.
- Heřmanová, Z., Kvaček, J., Friis, E.M., 2011. *Budvaricarpus serialis* Knobloch & Mai, an unusual new member of the Normapolles complex from the Late Cretaceous of the Czech Republic. *Int. J. Pl. Sci.* 172, 285–293.
- Hernández-Castillo, G.R., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 1999. Reproductive and vegetative organs with affinities to Haloragaceae from the Upper Cretaceous Huepac Chert Locality of Sonora, Mexico. *Am. J. Bot.* 86, 1717–1734.
- Krings, M., Taylor, T.N., Hass, H., Kerp, H., Dotzler, N., Hernsen, E., 2007. Fungal endophytes in a 400-million-yr-old land plant: infection pathways, spatial distribution, and host responses. *New Phytologist* 174, 648–657.
- Kvaček, J., Gomez, B., Zetter, R., 2012. The early angiosperm *Pseudoastrophylites cretaceus* from Albian–Cenomanian of Czech Republic and France revisited. *Acta Pal. Pol.* 57, 437–443.
- Little, S.A., Stockey, R.A., Penner, B., 2009. Anatomy and development of fruits of Lauraceae from the Middle Eocene Princeton Chert. *Am. J. Bot.* 96, 637–651.
- Martín-Closas, C., Gomez, B., 2004. Taphonomie des plantes et interprétations paléocologiques. Une synthèse. *Geobios* 37, 65–88.
- Millay, M.A., Eggert, D.A., 1974. Microgametophyte development in the Paleozoic seed fern family Callistophytaceae. *Am. J. Bot.* 61, 1067–1075.
- Miller, C., 1973. Silicified cones and vegetative remains of *Pinus* from the Eocene of British Columbia. *Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Michigan* 24, 101–118.
- Moreau, J.-D., Cloetens, P., Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Néraudeau, D., Laffort, T., Tafforeau, P., 2014a. Multiscale 3D virtual dissections of 100-million-year-old flowers using X-ray synchrotron micro- and nanotomography. *Microsc. Microanal.* 20, 305–312.
- Moreau, J.-D., Néraudeau, D., Gomez, B., Tafforeau, P., Dépré, E., 2014b. Plant inclusions from the Cenomanian flints of Archingeay–Les Nouillers, western France. *Lethaia* [doi:10.1111/let.12049 (in press)].
- Nel, A., Perrault, G., Perrichot, V., Néraudeau, D., 2004. The oldest ant in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime (SW France) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Geol. Acta* 2, 23–29.
- Néraudeau, D., 2011. Les échinides des silex sénoniens de l'archipel charentais (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France): implications biostratigraphiques et paléogéographiques. *Ann. Paleontol.* 97, 99–111.

- Néraudeau, D., Thierry, J., Moreau, P., 1997. Variations of echinoid biodiversity during the Cenomanian–Early Turonian transgressive episode in Charentes (France). *Bull. Soc. Geol. France* 168, 51–61.
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Dejax, J., Masure, E., Nel, A., Philippe, M., Moreau, P., Guillocheau, F., Guyot, T., 2002. Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable): Archingeay (Charente-Maritime, France). *Geobios* 35, 233–240.
- Néraudeau, D., Vullo, R., Gomez, B., Perrichot, V., Videt, B., 2005. Stratigraphie et Paléontologie (plantes, vertébrés) de la série paralique Albien terminal – Cénomanién basal de Tonnay-Charente (Charente-Maritime, France). *C. R. Palevol* 4, 79–93.
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Colin, J.-P., Girard, V., Gomez, B., Guillocheau, F., Masure, E., Peyrot, D., Tostain, F., Videt, B., Vullo, R., 2008. A new amber deposit from the Cretaceous (Uppermost Albian–Lowermost Cenomanian) of southwestern France. *Cretaceous Res.* 29, 925–929.
- Néraudeau, D., Vullo, R., Gomez, B., Girard, V., Lak, M., Videt, B., Dépré, E., Perrichot, V., 2009. Amber, plant and vertebrate fossils from Lower Cenomanian paralic facies of Aix Island (Charente-Maritime, SW France). *Geodiversitas* 31, 13–27.
- Perrichot, V., Marion, L., Néraudeau, D., Vullo, R., Tafforeau, P., 2008. The early evolution of feathers: fossil evidence from Cretaceous amber of France. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol.* 275, 1197–1202.
- Remy, W., Taylor, T.N., Hass, H., Kerp, H., 1997. Four hundred-millions-years-old vesicular abuscular mycorrhizae. *Proc. Natl Acad. Sci. U. S. A.* 91, 11841–11843.
- Saporta, G., 1876–1884. *Paléontologie française. Plantes jurassiques. Tome III. Conifères ou Aciculariées*. Masson (Ed.), Paris, 672 p.
- Schönenberger, J., von Balthazar, M., Takahashi, M., Xia, X., Crane, P.R., Herendeen, P.S., 2012. *Glandulocalyx upatoiensis*, a fossil flower of Ericales (Actinidiaceae/Clethraceae) from the Late Cretaceous (Santonian) of Georgia, USA. *Ann. Bot.* 109, 921–936.
- Schopf, J.M., 1975. Modes of fossil preservation. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 20, 27–53.
- Scott, A.C., Galyier, J., Gostling, N.J., Smith, S.Y., Collinson, M.E., Stamparoni, M., Marone, F., Donogue, P.C.J., Bengton, S., 2009. Scanning electron microscopy and synchrotron radiation X-ray tomographic microscopy of 330-million-year-old charcoalified seed fern fertile organs. *Microsc. Microanal.* 15, 166–173.
- Smith, S.Y., Stockey, R.A., 2007. Establishing a fossil record for the perianthless Piperales: *Saururus tuckerae* sp. nov. (Saururaceae) from the Middle Eocene Princeton Chert. *Am. J. Bot.* 94, 1642–1657.
- Smith, S.Y., Stockey, R.A., Nishida, H., Rothwell, G.W., 2006. *Trawetisia princetonensis* gen. et sp. nov. (Blechnaceae): a permineralized fern from the Middle Eocene Princeton Chert. *Int. J. Plant. Sci.* 167, 711–719.
- Srinivasan, V., 1992. Two new species of the conifer *Glenrosa* from the Lower Cretaceous of North America. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 72, 245–255.
- Stockey, R.A., Pigg, K.B., 1991. Flowers and fruits of *Princetonia allenbyensis* (Magnoliopsida; family indet.) from the Middle Eocene Princeton chert of British Columbia. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 70, 163–172.
- Stockey, R.A., Nishida, H., Rothwell, G., 1999. Permineralized ferns from the Middle Eocene Princeton Chert I *Makopteris princetonensis* gen. et sp. nov. (Athyriaceae). *Int. J. Plant. Sci.* 160, 1047–1055.
- Summerfield, M.A., 1983. Petrography and diagenesis of silcrete from the Kalahari Basin and Cape Coastal Zone, southern Africa. *J. Sed. Petrol.* 53, 898–909.
- Tafforeau, P., Boistel, R., Boller, E., Bravin, A., Brunet, M., Chaimanee, Y., Cloetens, P., Feist, M., Hozowska, J., Jaeger, J.-J., Kay, R.F., Lazzari, V., Marivaux, L., Nel, A., Nemoz, C., Thibault, X., Vignaud, P., Zabler, S., 2006. Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. *Appl. Phys. A Mater. Sci. Proc.* 83, 195–202.
- Taylor, T.N., Millay, M.A., 1977. Structurally preserved fossil cell contents. *Trans. Am. Micro. Soc.* 96, 390–393.
- Taylor, T.N., Hass, H., Kerp, H., 1999. The oldest fossil ascomycetes. *Nature* 399, 648.
- Turq, A., 2000. Les ressources en matières premières lithiques. *Paleo* 2, 98–141.
- Ulliyott, J.S., Nash, D.J., Shaw, P.A., 1998. Recent advances in silcrete research and their implications for the origin and palaeoenvironmental significance of sarsens. *Proc. Geol. Assoc.* 109, 255–270.
- von Balthazar, M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., Stamparoni, M., Friis, E.M., 2007. *Potomacanthus lobatus* gen. et sp. nov., a new flower of probable Lauraceae from the Early Cretaceous (Early to Middle Albian) of eastern North America. *Am. J. Bot.* 94, 2041–2053.
- Vullo, R., Néraudeau, D., Dépré, E., 2013. Vertebrate remains from the Cenomanian (Late Cretaceous) plant-bearing Lagerstätte of Puy-Puy (Charente-Maritime, France). *Cretaceous Res.* 45, 220–314.
- Vullo, R., Néraudeau, D., Videt, B., 2003. Un faciès de type falun dans le Cénomanién basal de Charente-Maritime. *Annal. Paleontol.* 89, 171–189.
- Vullo, R., Girard, V., Azar, D., Néraudeau, D., 2010. Mammalian hair in Early Cretaceous amber. *Naturwissenschaften* 97, 683–687.
- Watson, J., Fisher, H.L., 1984. A new conifer genus from the Lower Cretaceous Glen Rose Formation, Texas. *Palaeontology* 77, 719–727.
- Wellman, C.H., 2004. Palaeoecology and palaeophytogeography of the Rhynie chert plants: evidence from integrated analysis of in situ and dispersed spores. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 271, 985–992.
- Zhiyan, Z., Thévenard, F., Barale, G., Guignard, G., 2000. A xeromorphic conifer from the Cretaceous of East China. *Palaeontology* 43, 561–572.

