

Les plantes fossiles du gisement hettangien de Talmont-Saint-Hilaire (Vendée, France)

Intérêts systématique et paléoécologique

Frédéric THÉVENARD, Sylvie DESCHAMPS,
Gaëtan GUIGNARD & Bernard GOMEZ

Abstract: The Liassic Talmont-Saint-Hilaire (Vendée, France) outcrop has been studied here according to the abundance of fossil plants of the Cheirolepidiaceae family (Gymnosperms, Coniferales). A new species of *Brachyphyllum* has been studied in light microscopy, even in scanning electron microscopy and transmission electron microscopy. It is, at that time, one of the most complete study realized on a fossil taxon. Epidermal cells, subsidiary cells and guard cells have been described on both adaxial and abaxial surfaces, in transversal and longitudinal sections. Cuticle ultrastructural variations have been observed between epidermal and stomatal cells. To conclude, we propose a discussion about the cuticle structure variations related to environmental conditions and the functional morphology of the different cells.

Mots clés : Jurassique inférieur, Conifères, cuticule, ultrastructure, systématique, paléoenvironnement, morphologie fonctionnelle.

Key words: Lower Jurassic, Conifers, cuticle, ultrastructure, systematic, palaeoenvironment, functional morphology.

1 – INTRODUCTION

En 1995, Gilbert Bessonnat, Président du "Centre d'Étude Naturaliste du Talmondais" nous signale l'existence d'un niveau à accumulation de matières organiques et plus précisément de cuticules dans l'Hettangien de l'anse de la République, près de Talmont-Saint-Hilaire en Vendée. Le gisement, situé sur l'estran, n'est accessible que lors des grandes marées d'équinoxe qui éliminent la plus grande partie des bancs de sables le recouvrant.

En septembre 1997, pendant une période de

quatre jours durant lesquels les coefficients de marées étaient supérieurs à 100, nous avons pu récolter de nouveaux échantillons.

Cadre historique et géographique

Le gisement de plantes fossiles de l'anse de la République est situé sur la Côte de Lumière à 10 km au sud-est des Sables-d'Olonne (fig. 1). Il se trouve à proximité du site à traces de pas de vertébrés découvert en 1963 par Bessonnat qui, en outre, avait signalé dès 1965 la présence de nombreuses traces fossiles.

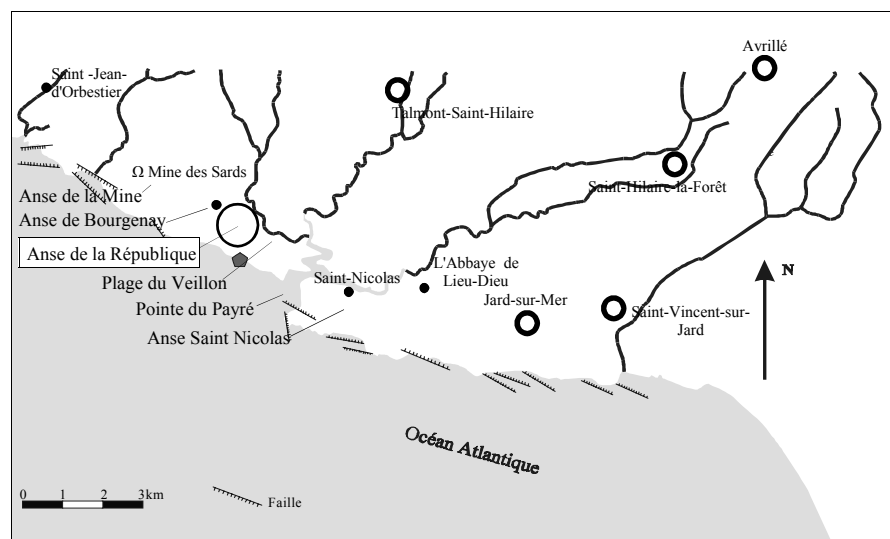


Fig. 1 – Situation géographique du gisement de Talmont-Saint-Hilaire, Vendée (France).

2 – GÉOLOGIE

La Vendée est une région depuis longtemps étudiée. Dès le XIX^e siècle, VASSEUR [1890] s'est intéressé à cette région vendéenne. Des études plus récentes menées par de nombreux géologues [PÉNEAU, 1923 ; MATHIEU, 1957 ; BUTEL, 1935, 1951, 1953, 1955 ; TERS, 1961, 1970 ; GABILLY, 1964 ; CARIOU, 1980] ont présenté l'essentiel des données géologiques de cette zone.

Le gisement se situe géologiquement à la limite entre le Massif armoricain hercynien et les dépôts mésozoïques du Bassin aquitain.

2.1 – Le socle : le Massif armoricain

Dans ce site, le socle cristallin et cristallophyllien s'ennoie sous les terrains sédimentaires mésozoïques. Une présentation sommaire du socle hercynien est nécessaire car de lui va principalement dépendre le réseau hydrographique au Jurassique inférieur, période à laquelle se déposent les sédiments du gisement. Ils proviennent principalement du démantèlement des micaschistes et des batholites granitiques de l'arrière-pays.

Le Massif armoricain, chaîne montagneuse hercynienne, a subi des déformations majeures (métamorphisme de haute température et moyenne pression) lors de sa formation pendant l'orogénèse varisque. La mise en place de granites tardifs post-orogéniques a conduit à un métamorphisme de contact complexe dans des schistes déjà métamorphisés. La présence de ces granites dans l'arrière-pays expliquera celle des grès arkosiques dans la sédimentation infraliasique qui nous intéresse ici.

2.2 – La couverture sédimentaire du bassin d'Aquitaine

Les terrains mésozoïques et tertiaires du bassin sédimentaire d'Aquitaine couvrent 60 000 km². À l'ouest, ce bassin s'ouvre sur l'Atlantique par une côte généralement basse et rectiligne. Au nord et à l'est, il se relève progressivement vers les Massifs armoricain et central.

La sédimentation transgressive mésozoïque marque la fin de l'épaississement de la chaîne varisque et le début de l'envahissement par la mer. Cette transgression, en provenance de l'est, a contourné le Massif central émergé et l'aire de sédimentation s'est étendue progressivement vers le nord pendant le Jurassique inférieur. Ainsi

tous les terrains cristallophylliens, correspondant au Paléozoïque vendéen, sont recouverts au sud par les dépôts transgressifs du Nord du bassin d'Aquitaine.

2.2.1 – Sédimentologie

C'est à l'Hettangien qu'apparaissent les premiers dépôts marins liés à la transgression, au niveau de Talmont-Saint-Hilaire. Les couches inférieures sont souvent nettement détritiques, marquées par un conglomérat de base visible le long de la côte. Les dépôts sus-jacents sont constitués de plusieurs mètres de dolomies argileuses et d'argiles vertes, d'argiles couleur lie-de-vin, avec parfois des intercalations de sables feldspathiques et de grès arkosiques peu consolidés. Ensuite seulement, les calcaires deviennent prédominants avec une épaisseur importante (6 à 7 m) de calcaire dolomitique jaune (appelé calcaire nankin) et de calcaire dolomitique roux à structure oolithique et nombreuses passées lumachelles [GABILLY, 1964]. À la base de cette formation se trouve le principal niveau à végétaux (d'une épaisseur de 30 cm) qui se présente sous la forme d'une lentille sédimentaire. Au-dessus du calcaire nankin transgresse, par endroit, un calcaire sublithographique (appelé caillebotine) que GABILLY [1964] attribua au Sinémurien supérieur (Lotharingien) avec l'ammonite *Leptechioceras*. Le Sinémurien inférieur est donc totalement lacunaire dans cette zone. De nombreux ichnofossiles ont été découverts dans les ensembles argilo-gréseux de base. TERS [1961] considère ces dépôts comme étant un comblement de paléostuaire. CHAILLOT [2000] a réalisé une étude de la sédimentologie de la région talmon-daise. Il décrit les différents niveaux de ce gisement dans le détail.

2.2.2 – Discussion sur l'âge des dépôts

Le terme Infralias a été utilisé pour définir l'âge de ces dépôts par LAPPARENT & MONTE-NAT [1967]. En effet, l'Infralias regroupe le Rhétien actuellement rattaché au Trias supérieur et l'Hettangien rattaché au Jurassique inférieur. Le manque de fossiles stratigraphiques (ammonites inexistantes, ostracodes – aucune étude n'a été faite jusqu'à présent) a poussé ces auteurs à garder ce terme pour définir les niveaux argilo-gréseux où l'on rencontre les empreintes de reptiles et les restes de végétaux. TERS [1961] attribue les faciès nankins à faunule de Brachiopodes et de Bivalves à l'Hettangien.

Les empreintes du gisement sont en partie at-

tribuables à des reptiles du type Pseudosuchiens et Prosauropodes qui sont plutôt caractéristiques du Trias supérieur. Au départ l'ichnofaune de ce gisement était comparée à celle du Connecticut (USA) datée fini-triasique mais aujourd'hui interprétée comme liasique. De plus la flore étudiée ici a plus d'affinité avec le Jurassique qu'avec le Trias. Ainsi les dépôts de ce gisement feraient la transition entre le Rhétien et l'Hettangien mais seraient plutôt de signature liasique.

3 – PALÉOBOTANIQUE

3.1 – Matériel et méthodes

Le matériel récolté sur le terrain est inclus dans une matrice argilo-gréseuse. Pour pouvoir l'exploiter, une série de traitements chimiques a été nécessaire. Tout d'abord plongé dans des bains d'acide chlorhydrique (10 N pendant quelques heures) puis d'acide fluorhydrique (40% pendant quelques heures), le matériel dégagé de toutes les particules minérales de la gangue sédimentaire subit un nouveau traitement chimique selon la méthode de Schulze modifiée : les échantillons sont plongés dans un bain d'acide nitrique à 65% et de chlorate de potassium (pendant 24 heures, variant selon les échantillons). Après rinçages, ils sont à nouveau plongés dans une solution d'eau et d'ammoniaque à 28% qui élimine toute trace de matières organiques. Tous les temps indiqués peuvent varier selon la nature du sédiment et le matériel prélevé. Les échantillons ainsi obtenus sont totalement dégagés des éléments sédimentaires ainsi que de la matière organique résiduelle. Ils sont alors composés exclusivement de cuticule.

En vue de leur étude en microscopie optique les fossiles ont été déposés dans de la gélatine glycinée, montés entre une lame et une lamelle de verre. Ils ont été observés avec un microscope Leitz Aristoplan.

Montés sur des portoirs, les échantillons destinés à une étude en microscopie électronique à balayage (MEB) ont été dorés à l'or fin avant d'être étudiés avec le microscope HITACHI S800 au Centre de Microstructure (CTμ, Lyon I, Villeurbanne, France).

Le matériel destiné à être étudié en microscopie électronique à transmission (MET) a subi une nouvelle phase de traitements pour l'inclusion dans une résine. C'est la technique de LUGARDON [1971], utilisée pour l'étude de spo-

res et de pollens.

Sur chaque bloc ainsi préparé deux types de coupes ont été réalisées avec un couteau de diamant placé sur le microtome Reichert Ultracut S. Les premières sont des coupes semi-fines, d'une épaisseur d'un micron. Elles sont déposées sur des lames de verre, colorées au bleu de méthylène 50% - Azur II 50% puis observées à l'aide d'un microscope optique. Cette étape nous permet de juger de la qualité du matériel et de sélectionner les zones à couper en coupes ultrafines. Les secondes sont des coupes ultrafines d'une épaisseur de 70 nanomètres, réalisées sur chaque bloc. Elles sont déposées sur des grilles en cuivre avant d'être contrastées.

Toutes les manipulations concernant l'inclusion des échantillons, leurs coupes et les observations au microscope électronique à transmission Philips CM 120 ont eu lieu au Centre de Microstructures (CTμ, Lyon I, Villeurbanne, France).

3.2 – Résultats

Des travaux commencés en 1998 [DESCHAMPS] ont permis de mettre en évidence une flore abondante mais peu diversifiée. En effet elle se compose exclusivement de Gymnospermes Coniférales. Les taxons recensés appartiennent à la famille disparue des Cheirolépidiacées.

Les Cheirolépidiacées sont connues depuis le Trias supérieur jusqu'au Crétacé supérieur.

De par la longue extension stratigraphique des espèces déterminées, il nous est impossible d'utiliser ces restes végétaux pour dater précisément le gisement de Talmont-Saint-Hilaire.

Les fossiles végétaux se présentent sous la forme de fragments de rameaux de quelques centimètres de longueur (Pl. I : 1, 2, 3, 4), d'une très importante quantité de feuilles isolées et de nombreux fragments de bois. Ces derniers étant souvent conservés sous forme de fusain, une identification précise n'a pas été possible sauf pour des bois d'Araucariacées (*Agathoxylon desnoyersii*) [BESSONNAT, 1998, d'après M. Philippe]. Ils indiquent donc la présence d'une flore arborée composée de Coniférales.

De plus, des pollens appartenant au vaste morphotype *Classopollis* Pflug (pl. II : 25) ont été retrouvés associés aux feuilles isolées. Caractérisant toutes les Cheirolépidiacées, ce pollen ne permet donc pas une différenciation générique ou spécifique des plantes fossiles du gisement.

3.2.1 – Étude au stéréomicroscope

Les restes végétaux sont composés majoritairement de feuilles isolées, puis de fragments de rameaux (assemblage de feuilles qui s'enroulent en spirale autour d'un axe) dont certains présentent des ramifications. Au cours de l'étude des morphologies foliaires nous constatons que toutes ces formes sont très ressemblantes. THÉVENARD [1992], travaillant sur un matériel comparable de l'Hettangien du bassin des Causses, crée trois catégories différentes selon la morphologie des feuilles isolées ou constituant les rameaux.

La première catégorie englobe les feuilles losangiques de petite taille, élargies dans la zone médiane. Cette catégorie correspond à la morphologie de type *Brachyphyllum* de STEWART & ROTHWELL [1993] : feuilles petites, trapues, plaquées le long de l'axe du rameau. La partie libre de la feuille est toujours plus courte que la largeur de la base foliaire. Ce type de feuilles en écaille se retrouve dans la plupart des Cupressacées actuelles.

La deuxième catégorie caractérise les feuilles plus allongées, étroites, à base resserrée, qui sont droites ou falquées. Cette description correspond à celle de STEWART & ROTHWELL [1993] pour la morphologie de type *Pagiophyllum* : les feuilles sont plus longues et le plus souvent la partie libre se décolle du rameau. La partie libre est importante et sa longueur est toujours plus grande que la largeur de la base foliaire.

La dernière catégorie renferme toutes les morphologies intermédiaires (feuilles étroites courtes, petites feuilles très arrondies, feuilles asymétriques).

Cette rapide classification, basée sur la morphologie externe des feuilles et leur position sur les axes, est insuffisante pour la reconnaissance des genres et des espèces de végétaux. Sur les plantes actuelles nous savons que la morphologie de la feuille juvénile n'est pas forcément identique à celle de la feuille adulte : changements d'aspect, de forme, de taille au cours de la croissance. On remarque aussi parfois sur des rameaux présentant une, voire plusieurs ramifications, un polymorphisme foliaire. Un rameau ayant une morphologie de type *Pagiophyllum* peut avoir des feuilles, surtout au niveau de la ramification, de type *Brachyphyllum*. Ces deux exemples mettent en évidence les problèmes liés aux morphotypes en paléontologie, car d'un point de vue biologique, une même plante ne peut pas appartenir à deux genres différents.

Ainsi les morphotypes paléontologiques peuvent être différents des types biologiques. On s'aperçoit ainsi de la difficulté d'identification et de classification de ces feuilles. Cela prouve la nécessité de faire des études plus approfondies, notamment pour résoudre les indéterminations liées au polymorphisme foliaire.

3.2.2 – Études en microscopies optique et électronique à balayage

Certains détails observés au stéréomicroscope ont suggéré la possibilité d'une plus grande précision dans la reconnaissance spécifique des échantillons par l'observation aux microscopes optique et électronique à balayage. Les études vont se baser sur des critères cuticulaires et stomatiques des feuilles :

- distribution des appareils stomatiques des feuilles (sur la face abaxiale, inférieure, ou adaxiale, supérieure) et leur disposition (en rangées stomatiques ou dispersés aléatoirement) ;
- nombre de stomates et leur forme, morphologie externe et interne de leurs cellules subsidiaires et encerclantes ;
- nombre, forme et disposition des cellules épidermiques.

Division des Spermatophytinées
Sous division des Coniférophytinées ou
Gymnospermophytinées
Classe des Coniférospidiées
Ordre des Coniférales
Famille des Cheirolépidiacées

Hirmeriella airelensis Muir & van Konijnenburg-van Cittert 1970

Description (pl. I : 1-5)

La cuticule est amphistomatique avec une densité de stomates moindre sur la face adaxiale. Ils sont tous enfoncés individuellement, et disposés en rangées plus ou moins régulières. L'ouverture stomatique est arrondie à ovale, et orientée aléatoirement (pl. I : 2, 4). Les appareils stomatiques sont haplochèles monocycliques à amphicycliques avec 4 à 7 cellules subsidiaires (pl. I : 3, 5). L'épaississement de leur paroi péricle forme par concrescence une épaisse couronne (pl. I : 4). Les cellules épidermiques, disposées en rangées, sont très papilleuses sur la face adaxiale surtout vers l'apex et moins papilleuses sur la cuticule abaxiale (pl. I : 2).

Pagiophyllum araucarinum (Schimper 1870)

Salfeld emend. Barale 1981

Description (pl. I : 6-10)

La cuticule est amphistomatique avec une densité égale de stomates sur les deux faces. Ils sont moins présents vers l'apex, les marges et la zone d'insertion sur l'axe. Ils s'organisent en rangées. L'orientation de l'ouverture stomatique est régulière (pl. I : 7). Les appareils stomatiques sont haplochéiles monocycliques (pl. I : 8, 10). La concrescence des parois périclinales de 4-6 cellules subsidiaires forment un anneau qui est séparé des cellules épidermiques par une fosse. Chaque cellule subsidiaire porte une papille droite ou oblique, convergeant au-dessus de l'ouverture stomatique (pl. I : 7, 9). Les cellules épidermiques sont identiques sur les deux faces, sans papilles.

Pagiophyllum peregrinum (Lindley & Hutton)
Schenk emend. Kendall 1948

Description (pl. I : 11-16)

La cuticule est amphistomatique avec une densité de stomates égale sur les deux faces. Les stomates, enfoncés individuellement sous le niveau des cellules épidermiques sont organisés en rangées d'un stomate de large sur les deux faces (pl. I : 13-14). Les appareils stomatiques sont haplochéiles monocycliques à amphicycliques. Le nombre de cellules subsidiaires varie de 3 à 6 par stomate (pl. I : 16). La concrescence des murs périclinaux forme une couronne autour de l'ouverture stomatique (pl. I : 15). Les cellules épidermiques, rectangulaires entre les rangées stomatiques, sont arrangées en files longitudinales. Celles situées entre les stomates au sein d'une même rangée sont plutôt carrées.

Brachyphyllum sp.

Description (pl. II : 17-24)

Les rameaux sont larges, à feuilles épaisses arrangées en hélice simple (pl. II : 17, 18). Les feuilles ont une base foliaire de morphologie losangique, à section quadrangulaire. La hauteur de la partie libre du limbe est égale à sa largeur. L'apex des feuilles est arrondi ou plus ou moins obtus. Les marges des feuilles sont entières et non scarieuses. Les stomates sont ordonnés en rangées sur toute la surface abaxiale (pl. II : 19, 20) sauf au niveau de la carène. Les stomates de la face adaxiale sont toujours beaucoup moins nombreux, voire totalement absents. L'ouverture stomatique est ovale et de direction aléatoire. Les appareils stomatiques sont de type haplochéile monocyclique à tendance amphicyclique, voire dicyclique, avec 4-6 cellules subsidiaires et des cellules encerclantes (pl. II : 20, 23). Les épaisissements des parois périclinales de ces cellules forment par concrescence un à deux anneaux (bourrelets) (pl. II : 21, 22, 24). Le premier est toujours complet alors que le second peut être incomplet. Il n'existe pas de papilles bien individualisées sur le bourrelet des cellules subsidiaires (pl. II : 24). Les cellules épidermiques sont disposées en rangées longitudinales.

Le tableau 1 récapitule les différents taxons du gisement. Les principaux caractères descriptifs correspondent à des caractères discriminants pour l'identification.

3.2.3 – Ultrastructure de *Brachyphyllum sp.*

Les préparations chimiques étant très longues, un seul taxon a été choisi : *Brachyphyllum sp.* Il a été sélectionné sur un critère d'abondance, et de qualité de conservation. Ce taxon n'ayant jamais été décrit, une description complète et une interprétation morpho-fonctionnelle sont proposées. Son appartenance à la famille des Cheirolépidiacées sera discutée, en regard des résultats obtenus et des études réalisées sur d'autres taxons mésozoïques.

Tableau 1 Taxons identifiés	Stomates sur face	Stomates en rangées	Stomates enfoncés	Bourrelet sur cellules subsidiaires	Papilles sur cellules subsidiaires	Papilles sur cellules épidermiques
<i>Brachyphyllum sp.</i>	abax / adax	+	+	++	-	-
<i>Hirmeriella airelensis</i>	abax / adax	+ / -	+	+	-	+
<i>Pagiophyllum araucarinum</i>	abax / adax	+	+	+	+	-
<i>Pagiophyllum peregrinum</i>	abax / adax	+ / -	+	+	-	-

Légende : + : présence d'un caractère ; ++ : caractère très représenté ; + / - : caractère plus ou moins rencontré ; - : absence du caractère ; abax : face abaxiale (inférieure) de la feuille ; adax : face adaxiale (supérieure) de la feuille.

Au cours de ces recherches 279 clichés ont été pris. Ils nous ont permis de recenser le maximum de données, en explorant dans le détail la cuticule des différents types de cellules (cellules épidermiques et cellules des appareils stomatiques). Cette étude a porté sur les deux faces des feuilles de *Brachyphyllum sp.* pour mettre en évidence le maximum de critères de différenciation.

La cuticule des cellules épidermiques

La cuticule des cellules épidermiques est composée de quatre couches : A1, A2, B1, B2. Les couches A1 et A2 forment la cuticule propre, tandis que les couches B1 et B2 constituent la couche cuticulaire. La cuticule inférieure ou adaxiale présente de fortes variations d'épaisseur (de 1,39 μm à 7,5 μm avec une épaisseur moyenne de 3,83 μm). La cuticule abaxiale ou supérieure fluctue de 3,39 μm à 6,6 μm avec une valeur moyenne de 4,91 μm (pl. II : 26-28).

La couche la plus externe A1 est le plus souvent lamellaire avec un nombre élevé de lamelles (jusqu'à 12) qui ont des épaisseurs de 5,3 nm pour les sombres et de 4,3 nm pour les claires. Elles sont conservées fréquemment dans les replis et les villosités de la cuticule mais aussi sur les zones proéminentes (pl. II : 29) ou simplement dans des portions planes. Cette couche A1 présente parfois une structure vacuolaire ou simplement non lamellaire, homogène (pl. II : 29 partie droite). Les couches A1 sont épaisses quand elles sont polylamellaires (58 nm en moyenne) et minces quand elles sont sans lamelles (31 nm en moyenne).

Juste en dessous se situe une autre couche, A2, très variable en épaisseur (de 0,26 μm à 2 μm avec une moyenne de 0,94 μm). La couche A2 est granuleuse à grains fins (pl. II : 29). Elle a parfois un aspect vacuolaire (pl. II : 30). Elle peut aussi avoir une structure mixte : granules avec quelques fibrilles provenant de la couche sous-jacente B1.

La couche A2 tend à disparaître dans certaines régions au profit de la couche B1 qui vient s'accoler directement sous A1.

La couche B1 se localise dans la partie médiane des cuticules. Celle-ci, d'aspect fibrillaire, peut succéder à A2 sans transition ou par l'intermédiaire d'une zone mixte granuleuse - fibrillaire. La couche B1 est très épaisse (3,13 μm en moyenne). Les fibrilles s'orientent toujours parallèlement à la surface externe de la cuticule. Dans la majeure partie de la couche elles sont organisées linéairement, serrées (pl. II : 31). Dans

la partie inférieure un relâchement de la structure peut apparaître et la couche B1 prend un aspect réticulé.

La couche B2 granuleuse est la plus interne. Elle est parfois presque absente. Une zone mixte de transition peut séparer les zones B1 fibrillaire et B2 granuleuse. La couche B2 toujours granuleuse, en position interne, tend à se désagréger (pl. II : 32).

La cuticule des appareils stomatiques

Les stomates se composent de trois types de cellules : les cellules encerclantes, les cellules subsidiaires et les cellules de garde (pl. III : 33). Les cellules subsidiaires du stomate sont situées au même niveau que les cellules épidermiques alors que les cellules de garde sont enfoncées. L'appareil stomatique se compose d'un demi-bourrelet de cellules encerclantes, d'un anneau complet de cellules subsidiaires et de deux cellules de garde.

Les cellules encerclantes

La couche A1 est plus ou moins lamellaire (de 5 à 12 lamelles) d'épaisseur moyenne de 44 nm. Des composés extracuticulaires sont observés au-dessus de la couche A1.

La couche A2 principalement granuleuse peut parfois devenir vacuolaire.

La couche B1 est très fibrillaire avec des fibrilles exceptionnellement longues et organisées dans des directions de l'espace sensiblement variables.

La couche B2 interne est toujours granuleuse.

Les cellules subsidiaires

La couche A1, épaisse (51 nm), est le plus souvent polylamellaire (de 4 à 10 lamelles). Son épaisseur est quasiment constante quand elle se présente sous sa forme polylamellaire, mais il existe parfois, au-dessus, une épaisseur importante de composés extracuticulaires (pl. III : 34). La couche A2 granuleuse ou vacuolaire (pl. III : 34) peut être très mince et laisser la place à B1 fibrillaire très rapidement.

La couche B1, très épaisse (6,44 μm) et très variable en épaisseur (de 0,14 μm à 7,86 μm), correspond presque aux 4/5 de l'épaisseur totale de la cuticule. Elle est généralement fibrillaire et prend quelque fois un aspect réticulé (pl. III : 35).

La couche B2 granuleuse se désorganise vers l'intérieur de la cuticule (pl. III : 36).

Les cellules de garde

La partie connectée de la cellule de garde se compose de trois couches. La cellule de garde connectée ne présente pas de couche A1. La cou-

che A2 est difficile à distinguer. La couche médiane B1 a une composition fibrillaire et réticulée. La couche interne B2 est granuleuse.

La cuticule de la partie libre des cellules de garde comprend la couche A1 polylamellaire (jusqu'à 8 lamelles) qui surmonte la couche A2 granuleuse (pl. III : 37).

La couche B1 fibrillaire présente des variations de densité de fibrilles (pl. III : 38). La couche B2 est toujours granuleuse (pl. III : 39) et peut se désagréger.

3.3 – Discussion

L'excellente conservation des feuilles de *Brachyphyllum sp.* a permis d'étudier les cuticules dans le détail et de quantifier ses micro-variations structurales.

Généralement, le mur externe de l'épiderme, cutinisé, est divisé en cinq couches principales [LYSHEDE, 1982]. La première couche correspond aux cires cuticulaires. Selon les plantes étudiées, il existe une très grande variété de forme et de structure des cires. Leur rôle est de réduire les pertes d'eau lors de la transpiration. Elles sont très représentées chez les plantes xérophytiques actuelles [VOLKENS, 1887 ; HABERLANDT, 1918]. De fortes épaisseurs de cires au niveau de l'ouverture stomatique empêcheraient cependant les eaux de pluie d'obturer le stomate [LYSHEDE, 1979]. La deuxième couche est la cuticule propre, composée de cutine, avec peut-être des incrustations de cires épicuticulaires [LYSHEDE, 1982]. Il semble exister deux types de structure :

- un type lamellaire, à alternances de bandes sombres et claires ;
- un type homogène, traversé par un réseau réticulé de pectine.

D'après cet auteur, la cuticule propre varie en épaisseur selon les conditions écologiques. La troisième couche, la couche cutinisée, est constituée d'un squelette cellulosique incrusté de cutine, de cire et de pectine. C'est normalement la partie la plus épaisse du mur cellulaire. Elle se forme par passage, et piégeage, de précurseurs de cutine (formés dans les cellules épidermiques) au travers du mur cellulosique, avant leur transformation en cutine au-dessous de la cuticule propre [LEE & PRIESTLEY, 1924]. Ces cutines seraient transportées par des microcanaux chez certaines plantes actuelles (exemple d'*Ilex integra* [HÜLSBRUCH, 1966]). La quatrième couche, la couche cutinisée, très mince, est compo-

sée principalement de pectine, mais peut contenir de la cellulose. La cinquième couche est la couche cellulosique, finement granuleuse.

À partir de cette description de base, des variations peuvent être observées lors d'études de matériels de différents groupes végétaux. HOLLOWAY [1982] établit 6 types ultrastructuraux :

- type 1 : la région externe polylamellée, nettement représentée, est accolée à une région interne principalement réticulée ;
- type 2 : la région externe est faiblement lamellée et additionnée progressivement à une région interne réticulée ;
- type 3 : la région externe est amorphe, la région interne principalement réticulée ;
- type 4 : la cuticule est entièrement réticulée ;
- type 5 : la cuticule est entièrement lamellée ;
- type 6 : la cuticule est principalement amorphe.

Les structures cuticulaires de *Brachyphyllum sp.* semblent se rapprocher du type 1 d'HOLLOWAY [1982] avec quelques légères variations.

Dans l'ensemble, les coupes montrent une correspondance des structures dans les cuticules de tous les types de cellules observés, alors que les études en microscopies optique et électronique à balayage ont différencié certains types de cellules. Au MO et au MEB, les cellules épidermiques situées entre les rangées stomatiques sont carrées à rectangulaires alors que celles séparant les stomates dans les rangées sont polyédriques. Les sections observées au MET ne révélant qu'un seul type d'organisation de la cuticule, la forme des cellules n'influe apparemment pas sur la structure de la cuticule.

3.3.1 – Relations structure-fonction

D'une manière générale, des différences d'épaisseur entre les cuticules des deux faces apparaissent (pl. II : 26-28 ; pl. III : 33). La cuticule des cellules épidermiques de la face abaxiale, plus épaisse, a une proportion relative entre les couches qui est différente de celle des cellules adaxiales. En effet, la cuticule de la face abaxiale, plus épaisse, est enrichie en couches granuleuses (A2 et B2). La cuticule de la face adaxiale, moins épaisse, est enrichie en couches lamellaire et fibrillaire (respectivement A1 et B1). Une plus faible épaisseur de la cuticule serait compensée par une augmentation de proportions de lamelles et de fibrilles. Les différences d'épaisseur mesurées entre les deux faces s'expliquent par la position et la forme des feuilles sur l'axe d'enroulement. En effet, la partie adaxiale, libre, du limbe des feuilles de *Brachyphyllum sp.*

est petite et plaquée contre l'axe, alors que la face abaxiale de la feuille est en contact permanent avec le milieu extérieur. Subissant plus les stress environnementaux, la cuticule abaxiale est donc plus développée que la cuticule adaxiale, protégée contre l'axe.

La cuticule des cellules subsidiaires et des cellules encerclantes présente d'importants bourrelets (pl. II : 24 ; pl. III : 33), qui sont constitués d'un épaissement de la couche B1 fibrillaire (jusqu'à 8/10 de l'épaisseur totale). Les fibrilles étant enchevêtrées, elles ne peuvent presque pas glisser les unes sur les autres et cette structure confère une certaine rigidité à l'ensemble de la cuticule. Les observations en microscopie électronique à balayage nous confirment que les bourrelets de *Brachyphyllum sp.* sont toujours ouverts et qu'ils n'obturent jamais le stomate. La couche fibrillaire rigide semble donc limiter la mobilité de ces cellules. Cependant chez *Pagio-phyllum araucarinum*, les cellules subsidiaires portent d'importantes papilles en forme de masse, qui peuvent converger au-dessus du stomate (pl. I : 7, 9) et obturer totalement l'ouverture.

La cuticule des cellules de garde (en faces abaxiale et adaxiale) a une épaisseur très réduite par rapport au reste de la cuticule (environ 1/6 de l'épaisseur de la cuticule des cellules épidermiques). En effet, les cellules de garde étant enfoncées sous le niveau général des cellules épidermiques, elles sont mieux protégées que le reste de l'épiderme. De plus les cellules de garde doivent rester très "mobiles" et une cuticule trop importante entraverait leurs mouvements. Cette différence d'épaisseur a aussi été observée chez d'autres taxons fossiles : *Squamastrobis tigrensis* [ARCHANGELSKY & DEL FUEYO, 1989], *Ti-coa harrissii* [ARCHANGELSKY *et al.*, 1986] et *Hirmeriella muensteri* [GUIGNARD *et al.*, 1998]. La couche B1, fibrillaire, diminue d'épaisseur dans la cuticule des cellules de garde au profit des couches granuleuses A2 et B2. L'aspect granuleux de la couche A2 et l'altération de la couche B2 semblent indiquer une plus faible cohésion de ces couches granuleuses et donc une solidité moindre. Les cellules de garde ayant comme rôle principal de réguler les échanges hydriques et moléculaires entre l'intérieur cellulaire et le milieu extérieur, elles doivent pouvoir s'entrouvrir et se refermer, selon les besoins de la plante [WILLMER & FRICKER, 1996]. La composition plus granuleuse que fibrillaire de la cuticule observée, permettrait ainsi à la partie libre de la cellule de garde une plus grande mobilité,

élasticité et plasticité.

3.3.2 – Paléoécologie

Un important niveau d'argile non détritique surmonte l'ensemble de la série. Puis un banc calcaire très fin, sublithographique, à fraction sableuse de décantation (ne dépassant pas 100 µm) montre la présence microscopique de racines perpendiculaires à la stratification. Cet ensemble caractérise une période de faible hydrodynamisme, de faible dynamique de dépôt, sous une faible tranche d'eau. Puis un niveau argileux contient un lit gréseux important qui varie beaucoup latéralement : très riche en ichnofossiles et en figures sédimentaires, il contient aussi les restes de végétaux. Les débris ligniteux se sont déposés dans des argiles vertes polluées par des arrivées de silts très fins. Les débris végétaux sont observables à plusieurs endroits de cette couche argilo-gréseuse mais il existe une lentille bien délimitée, plus importante que les autres qui atteint 25 cm d'épaisseur en son centre.

Les différentes figures sédimentaires (fentes de dessiccation, gouttes de pluie, paléosol...) et les ichnofossiles témoignent d'une faible tranche d'eau et de périodes d'exondations plus ou moins prolongées. La direction des rides de plage confirme la direction d'un paléocours d'eau suivant une paléodépression. La très faible usure des grains silicoclastiques et leur mauvais classement rappellent une mise en place par coulées boueuses. Ce phénomène se produit sous les climats arides à brèves périodes pluvieuses. Les dépôts très bien classés caractériseraient une plaine d'inondation. La présence de cubes et de trémies de sel dans les niveaux argilo-gréseux indiquent la proximité de la mer. Les sédiments se sont donc déposés dans une paléodépression à l'embouchure d'un paléoruisseau. Les dépôts argilo-gréseux du gisement sont ceux d'un paléoes-tuaire qui a fonctionné pendant tout le Lias. La présence de cubes de sels épigénisés, de mud cracks, témoigne d'un environnement de dépôt saumâtre (eaux douces fluviales et eaux marines salées), à période de fortes évaporations. La position géographique de la Vendée pendant l'Hettangien était de 30°N, et le climat était subtropical.

Juste au-dessus se trouve un niveau gréseux très hétérométrique, à grains anguleux non classés et constitués de quartz transparents (50 %), de quartz d'exsudation (35 %), de feldspaths (10 %) et de calcédoine (5 %). Cette composition pourrait correspondre au démantèlement des

massifs de granites et d'orthogneiss situés à proximité plus au nord. Ceci est confirmé par l'aspect non émoussé des grains. CHAILLOT [2000] compare ces dépôts à ceux laissés par des crues épisodiques sous climat aride.

Un autre paléosol est visible au niveau microscopique dans le banc calcaro-marneux suivant.

Une série de petits bancs argilo-gréseux marque alors la fin de l'épisode détritique. Les dépôts sus-jacents sont des calcaires gris-bleu très compacts présentant quelques ripple marks, des restes végétaux qui indiquent la proximité du rivage.

D'un point de vue biologique, les caractères xérophytiques observés sur les plantes fossiles sont :

- morphologie foliaire adaptée (feuilles de taille réduite, plaquées le long de l'axe) ;
- cuticule hypostomatique ;
- stomates enfoncés sous le niveau de l'épiderme ;
- présence de papilles épidermiques ;
- présence de bourrelets sur les cellules subsidiaires et/ou encerclantes ;
- présence de papilles sur le bourrelet des cellules subsidiaires (caractère xérophytique marqué).

Ces caractères correspondent à ceux d'une flore de Coniférales qui s'est installée sous un climat tropical à saisons contrastées, dont l'une, au moins, était sèche [DESCHAMPS, 1998, 2000 ; THÉVENARD, 1992].

Les principales caractéristiques morphologiques liées au xérophytisme de *Brachyphyllum sp.* ont été identifiées en MO et en MEB. Ce sont la forme des feuilles, une cuticule hypostomatique à faiblement amphistomatique, la présence de stomates enfoncés sous le niveau de l'épiderme, la présence de bourrelets sur les cellules subsidiaires et encerclantes des appareils stomatiques. L'étude ultrastructurale nous les confirme et apporte de nouvelles données.

La face abaxiale des feuilles étant plus exposée que la face adaxiale aux contraintes environnementales, la cuticule est plus épaisse pour permettre une meilleure protection : la cuticule abaxiale est, au minimum, une fois et demie plus épaisse que celle de la cuticule adaxiale (sauf pour les cellules de garde), avec des proportions relatives différentes entre les couches. En effet, la cuticule abaxiale, plus épaisse, est enrichie en couches granuleuses (A2 et B2). La cuticule adaxiale, moins épaisse, est enrichie en couches lamellaire et fibrillaire (respectivement A1 et

B1). Une plus faible épaisseur de la cuticule serait compensée par une augmentation de proportions en couches lamellaires et fibrillaires.

Les cuticules, généralement épaisses (jusqu'à 9 μm chez *Brachyphyllum sp.*, contre 2 μm d'épaisseur moyenne chez *Ticoa harrisii* [ARCHANGELSKY *et al.*, 1986] et chez *Tomaxellia biforme* [VILLAR DE SEOANNE, 1998]) sont surmontées d'une couche A1 polylamellaire bien développée. Elle est toujours présente, quel que soit le type de cellule observée, sauf au niveau de la partie connectée (à la cellule subsidiaire) de la cellule de garde. Le fait de retrouver la couche A1 uniquement au niveau de la cuticule de cellules en contact avec le milieu extérieur, confirme l'idée que cette couche a un rôle de protection des structures et tissus sous-jacents. Quoique l'on ne connaisse pas la composition chimique de cette couche, sa structure polylamellaire lui confèrerait rigidité et solidité.

3.3.3 – Comparaison avec d'autres flores du Mésozoïque

D'autres taxons rattachés aux Coniférales ont été étudiés en ultrastructure : *Ticoa harrisii* [ARCHANGELSKY *et al.*, 1986], *Squamastrobis tigreensis* [ARCHANGELSKY & DEL FUEYO, 1989 ; BARALE *et al.*, 1992], *Tarphyderma glabra* [ARCHANGELSKY & TAYLOR, 1986], *Tomaxellia biforme* [VILLAR DE SEOANNE, 1998], *Nothopuehuen* [DEL FUEYO, 1991] et *Hirmeriella muensteri* [GUIGNARD *et al.*, 1998], ainsi que des Préspermatophytes : *Cycadopteris brauniana* Zigno emend. Barale, *Pachypteris papillosa* (Thomas & Bose) Harris, *Pachypteris desmomera* (de Saprota) Barale et *Rhaphidopteris fragilis* Barale [LABE & BARALE, 1992].

Les travaux réalisés par GUIGNARD *et al.* [1998], LABE & BARALE [1992] et ceux réalisés au cours de cette étude sont très précis : alors que les clichés photographiques des études des autres auteurs ne dépassent que rarement un grossissement de 50 000 fois, les détails ultrastructuraux de *Brachyphyllum sp.* ont été grossis 125 000 fois.

Le taxon *Hirmeriella muensteri* décrit par GUIGNARD *et al.* [1998] a une composition cuticulaire très proche de celle de *Brachyphyllum sp.*. En effet, la structure de la cuticule s'organise en quatre couches (type 1 d'HOLLOWAY [1982]). La cuticule propre est composée des couches A1 et A2. La couche A1 est polylamellaire [GUIGNARD *et al.*, 1998, pl. V : 1, pl. VII : 1]

avec un nombre de lamelles comparable à celui de *Brachyphyllum sp.*. La couche A2 est granuleuse. La couche cuticulaire se compose d'une couche B1 fibrillaire [GUIGNARD *et al.*, 1998, pl. V : 4], plus ou moins réticulée, et d'une couche interne B2 granuleuse. La cuticule des cellules de garde diffère légèrement de celle de *Brachyphyllum sp.* : en effet, plus granuleuse chez *Hirmeriella muensteri*, celle de *Brachyphyllum sp.* a une part plus importante de fibrilles.

Représentant de la famille des Podocarpacees, *Squamastrobis tigreensis* a une cuticule ressemblant à celle des Cheirolépidiacées. Les stomates, répartis dans des rangées stomatiques, sont monocycliques à imparfaitement dicycliques. Les cellules épidermiques sont soit allongées entre les rangées stomatiques, soit isodiamétriques dans les rangées. Les cellules subsidiaires sont surmontées d'un bourrelet complet. Les feuilles ont des marges scariées, des papilles sur les cellules épidermiques abaxiales de l'apex et un hypoderme visible. La microscopie électronique à transmission révèle une cuticule structurée en couches. La partie externe de la cuticule des cellules épidermiques est microlamellée [ARCHANGELSKY & DEL FUEYO, 1989, fig. 19], très irrégulière, avec un nombre de lamelles identique à celui observé chez *Brachyphyllum sp.*. Sur le pourtour des stomates, la cuticule est aussi structurée en couches : une couche externe polylamellaire (épaisse de 5 nm), une couche sous-jacente granuleuse à spongieuse de 0,6 µm d'épaisseur. Bien que *Squamastrobis tigreensis* soit classé dans la famille des Podocarpacees, l'ultrastructure de la cuticule rappelle celles d'*Hirmeriella muensteri* et de *Brachyphyllum sp.*.

La structure en couches de la cuticule de *Tomaxellia biforme* (Cheirolépidiacées) semble correspondre au type 3 d'HOLLOWAY [1982]. La cuticule proprement dite présente une couche externe non lamellaire de 0,5 à 1 µm d'épaisseur [VILLAR DE SEOANNE, 1998, pl. IV : 4]. C'est le principal point de différence avec *Brachyphyllum sp.*. La couche sous-jacente est homogène et compacte. Elle pourrait correspondre à la couche A2 de *Brachyphyllum sp.*. La partie inférieure de la cuticule est réticulée, et ressemble à la couche B1, fibrillaire et réticulée, de *Brachyphyllum sp.*.

Ticoa harrisii est à rattacher au groupe des Cycadales ou des Ptéridospermales [ARCHANGELSKY *et al.*, 1986]. Les feuilles présentent des stomates dicycliques dans deux zones de part et d'autre d'une carène. Ils sont dispo-

sés aléatoirement au sein de ces zones. Les cellules de garde sont enfoncées sous le niveau des cellules épidermiques. Les trichomes sont nombreux, très cutinisés sur la surface inférieure avec une cellule glandulaire basale. Au MET, on remarque une cuticule épaisse, composée de plusieurs types de couches :

- une couche A1 lamellaire [ARCHANGELSKY *et al.*, 1986, fig. 9], absente de l'épiderme inférieur (des cires épicuticulaires sont parfois présentes au-dessus de cette couche) ;
- une couche A2 uniforme et épaisse (l'épaisseur des couches A1 et A2 est de 0,5 à 1 µm) ;
- une couche B spongieuse de 0,3 à 0,5 µm [ARCHANGELSKY *et al.*, 1986, fig. 21].

Les cellules subsidiaires sont peu différentes de ce modèle. Les cellules de garde ne se composent que de la couche B, localement lamellaire.

Les observations de *Brachyphyllum sp.* ont révélé la présence, sur les faces adaxiales et abaxiales, de la couche A1, à la différence de *T. harrisii*. De plus, elles n'ont jamais révélé de couche B spongieuse, ni de composition particulière pour la cuticule des cellules de garde.

En 1991, del Fueyo décrit sommairement l'ultrastructure du genre *Nothopheuen* rattaché à la famille des Araucariacées. La cuticule, avec une couche médiane spongieuse [FUEYO (DEL), 1991, fig. 20, 21], est très différente de celle de *Brachyphyllum sp.*.

La cuticule de *Pachypteris desmomera* (de Saprota) Barale (Préspermatophyte du Jurassique) comprend une couche polylamellaire (cuticule propre), surmontée par des cires épicuticulaires discontinues, et une couche cuticulaire fibrillaire [LABE & BARALE, 1992, pl. III : 5, 9], puis granuleuse interne. Cette organisation de la cuticule correspond au type 1 d'HOLLOWAY [1982], tout comme celle de *Rhaphidopteris fragilis* Barale, qui a une structure similaire :

- une couche de cires épicuticulaires ;
- la cuticule propre, polylamellaire, discontinue, d'épaisseur très variable [LABE & BARALE, 1992, pl. IV : 10, 11] ;
- la couche cuticulaire fibrillaire, puis réticulée.

La cuticule de *Pachypteris papillosa* (Thomas & Bose) Harris, qui se rapproche du type 2 d'Holloway, se compose de :

- la cuticule propre (1 µm d'épaisseur) amorphe, peu lamellaire [LABE & BARALE, 1992, pl. II : 2], surmontée en face inférieure par des cires épicuticulaires discontinues ;
- la couche cuticulaire, qui est fibrillaire puis al-

véolaire sur la face inférieure, et qui est striée, fibrillaire, puis alvéolaire et enfin semi-lamellaire sur la face supérieure.

La cuticule de *Cycadopteris brauniana* Zigno emend. Barale [LABE & BARALE, 1992] est épaisse (face inférieure de 40 μm d'épaisseur et face inférieure de 7 μm) et ne semble correspondre à aucun type décrit par HOLLOWAY [1982]. Elle se compose de :

- la cuticule propre (2,5 μm d'épaisseur), constituée d'une couche légèrement striée, avec quelques rares lamelles ;
- la couche cuticulaire qui est majoritairement amorphe, granuleuse, avec une zone à fibrilles orientées perpendiculairement à la surface [LABE & BARALE, 1992, pl. I : 9]. Une bande sombre alvéolaire (0,3 μm d'épaisseur) borde la face interne de la cuticule.

4 – CONCLUSIONS

4.1 – Conclusion taxonomique

Les résultats obtenus en ultrastructure soulèvent un problème de taxonomie pour *Brachyphyllum sp.*. En effet, l'appartenance d'un taxon (genre, espèce) à une famille végétale est basée essentiellement sur son appareil reproducteur femelle. Au cours des études en microscopie électronique à balayage, nous avons aussi remarqué la présence de grains de pollens de type *Classopollis* Pflug. VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT [1971] a réétudié les pollens de gymnospermes du Jurassique moyen et notamment ceux provenant de cônes mâles de *Brachyphyllum mamillare*, trouvés en connexion avec des rameaux feuillés. D'après cet auteur, les grains de pollen correspondent à ceux d'Araucariacées. On remarque pourtant que dans les résultats de son étude, la figure 1 Planche XI montre un grain de pollen qui ressemble fortement à un grain de type *Classopollis*. Au cours de cette étude, les caractères ultrastructuraux observés chez *Brachyphyllum sp.* ressemblent à ceux des représentants des Cheirolépidiacées (*Hirmeriella muensteri*, *Squamastrobis tigrensis*). La cuticule de *Notopheuen*, seul taxon appartenant à la famille des Araucariacées qui est étudié à ce jour, montre, par ailleurs, beaucoup de différences structurales avec la cuticule de *Brachyphyllum sp.*. Mais sachant que les familles des Coniférales sont souvent des groupes composites, des variations ultrastructurales entre différents taxons

sont vraisemblablement possibles. Doit-on alors, sur des critères ultrastructuraux, rattacher *Brachyphyllum sp.* aux Cheirolépidiacées, famille avec laquelle il a le plus d'affinités au niveau de la structure cuticulaire ? Quelle est alors la validité des critères ultrastructuraux pour la taxonomie ? D'après LABE & BARALE [1992], à un groupe donné correspondrait un caractère cuticulaire propre. L'ultrastructure semble donc être, pour ces auteurs, un critère taxonomique. Pour essayer de résoudre le problème de taxonomie concernant *Brachyphyllum sp.*, de nouvelles études ultrastructurales, sur d'autres taxons de la famille des Araucariacées, semblent nécessaires.

4.2 – Conclusion paléoenvironnementale

Les niveaux à végétaux fossiles sont très riches mais le matériel est peu diversifié. À partir de la première étude, il semble constitué exclusivement de gymnospermes répartis en quatre espèces principales : *Pagiophyllum peregrinum* (55%), *Pagiophyllum araucarinum* (15%), *Brachyphyllum sp.* (10%), *Hirmeriella airelensis* (10%). Les 10% manquant correspondent à un mélange d'autres espèces gymnospermiennes peu représentées (*Hirmeriella muensteri*, *Brachyphyllum papareli*, *Brachyphyllum cf. mamillare*, *Brachyphyllum cf. crucis*, formes indéterminées...) Ce type d'association est assez fréquent dans le Jurassique inférieur et plus particulièrement dans l'Hettangien terminal et le Sinémurien basal comme nous avons déjà pu le signaler dans les gisements hettangiens du bassin des Causses [THÉVENARD, 1992, 1993].

D'un point de vue taphonomique, la présence de rameaux feuillés d'une dizaine de centimètres de long, mélangés à de très nombreuses cuticules dispersées, suggère un dépôt sub-autochtone.

Les études morpho-anatomiques montrent, pour ces quatre espèces, une certaine convergence de forme au niveau de l'appareil stomatique. Les cellules de garde sont toujours entourées par une couronne de cellules subsidiaires dont les parois périclines se soudent les unes aux autres de manière à former un bourrelet entourant l'ouverture stomatique et permettant la régulation des pertes hydriques sous climat chaud et sec.

Tous ces résultats nous amènent à penser que ces gymnospermes se sont développées en milieu côtier, où une zone lagunaire a pu faire office de cuvette d'accumulation des végétaux morts permettant ainsi une fossilisation rapide et

à l'abri des dégradations biologiques.

Ces espèces végétales se développaient sous un climat à saisons contrastées dont l'une au moins des périodes était sèche en regard de leurs caractéristiques cuticulaires.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARCHANGELSKY S. & FUEYO G. (DEL), 1989. – *Squamastrobis* gen. nov., a fertil Podocarp from the early Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **59** : 109-126.
- ARCHANGELSKY S. & TAYLOR T.N., 1986. – Ultrastructural studies of fossil plant cuticles, II. *Tarphyderma* gen. n. , a Cretaceous conifer from Argentina. *An. J. Bot.*, **73** (11) : 1577-1587.
- ARCHANGELSKY S., TAYLOR T.N. & KURMANN, M. H., 1986. – Ultrastructural studies of fossil plant cuticles : *Ticoa harrisii* from the early Cretaceous of Argentina. London, *Bot. J. Linn. Soc.*, **92** : 101-116.
- BARALE G., 1981. – La paléoflore jurassique du Jura français : étude systématique, aspects stratigraphiques et paléoécologiques. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, **81**, 467 p.
- BARALE G., BALDONI A. & SAMUEL E., 1992. – Étude de la cuticule des feuilles de Podocarpacees du Crétacé inférieur de la Formación Baqueró (Argentine) : observations en microscopie Photonique, Électronique à Balayage et à Transmission. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg*, **147** : 215-223.
- BESSONNAT G., 1998. – *La Vendée littorale : Géologie - Flore - Faune*. Centre d'Étude Naturaliste du Talmondaïs, 120 p., 63 pl.
- BUTEL P., 1935. – Note préliminaire sur les zones paléontologiques du littoral de la Vendée. *C. R. somm. Soc. Géol. Fr.* : 230-232.
- BUTEL P., 1951. – Révision de la feuille des Sables d'Olonne au 1/80000. Le Lias et le Jurassique sur le littoral. *Bull. Serv. Carte Géol. Fr.*, **XLIX** (232) : 97-107.
- BUTEL P., 1953. – Les formations d'âge secondaire du Sud de la Vendée, entre le massif ancien et l'océan (feuille des Sables d'Olonne à 1/80000). *Bull. Serv. Carte Géol. Fr.*, **LI** (239) : 301-333.
- BUTEL P., 1955. – Notes complémentaires sur quelques affleurements de la Vendée Méridionale (feuille des Sables d'Olonne au 1/80000). *Bull. Serv. Carte Géol. Fr.*, **LIII** (246) : 29-36.
- CARIOU E., 1980. – *L'étage Callovien dans le Centre-Ouest de la France*. Thèse d'État, première partie, 37 p.
- CHAILLOT M., 2000. – *L'infralias de la région de Talmont-Saint-Hilaire : sédimentologie et paléoenvironnement (Vendée, France)*. Inst. Géol. Albert-de-Lapparent, Cergy-Pontoise, Mém. Apt. Géol., n°223, 85 p.
- DESCHAMPS S., 1998. – *Étude paléobotanique du gisement liasique de Talmont-Saint-Hilaire (Vendée, France). Aspects systématique et paléoécologique*. Mémoire de maîtrise, Univ. Lyon I. p. 25, (inédit).
- DESCHAMPS S., 2000. – *Gisement de Talmont-Saint-Hilaire (Vendée, France) : ultrastructure de cutiles d'une espèce à rapporter à la famille des Araucariacées (Coniférales fossiles, Gymnospermes sensu stricto)*. Mém. DEA Univ. Lyon I, 38 p., 8 pl., (inédit).
- FUEYO G. M., (DEL) 1991. – Una nueva Araucariacea cretácica de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, **27** (1-2) : 149-161.
- GABILLY J., 1964. – Le Jurassique inférieur et moyen sur le littoral vendéen. *Trav. Inst. Géol. Anthropol. Préh. Fac. Sc. Poitiers*, **5** : 66-107, 4 fig.
- GUIGNARD G., THÉVENARD F. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT J.H.A., 1998. – Cuticle ultrastructure of the Cheirolepidiaceae conifer *Hirmeriella muensteri* (Schenk). *Jung. Rev. Palaeobot. Palynol.* **104** : 115-141.
- HABERLANDT G., 1918. – *Physiological Plant anatomy*. Leipzig, Engelmann.
- HOLLOWAY P.J., 1982. – Structure and histochemistry of plant cuticular membranes : an overview. In CUTLER D.F., ALVIN K.L. & PRICE C. E., *The Plant Cuticle*. London, Linn. Soc., 1-32.
- HÜLSBRUCH M., 1966. – Zur radialstreifung cutinisierte Epidermisaussenwände. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, **55** : 181-197.
- KENDALL M.L.W., 1948. – On six species of *Pagiophyllum* from the Jurassic of Yorkshire and Southern England. *Ann. Mag. Nat. Hist. London*, **12** (1) : 73-108.
- LABE M. & BARALE G., 1992. – Études ultrastructurales de la cuticule de Préspermatophytes fossiles du Jurassique. *Rev. Paléobio. Genève*, **15** (1) : 87-103.
- LAPPARENT A.F. (de) & MONTENAT, C., 1967. – Les empreintes de pas de reptiles de l'Infralias du Veillon (Vendée). *Mém. Soc. Géol. France*, (n.s.), **46** (107), 43 p., 13 pl., 18 fig.
- LEE B. & PRIESTLEY J.H., 1924. – The plant cuticle I. Its structure, distribution and function. *Ann. Bot.* **38** : 525-545.
- LUGARDON B., 1971. – *Contribution à la connaissance de la morphogenèse et de la structure des parois sporales chez les Filicinées isosporées*. Toulouse, Univ. Paul Sabatier, thèse n° 458, 257 p., 51 pl., (inédit).
- LYSHEDE O.B., 1979. – Xeromorphic features of

- three stem assimilants in relation to their ecology. *Bot. J. Linn. Soc.* **78** : 85-98.
- LYSHEDE O.B., 1982. – Structure of the outer epidermal wall in xerophytes. In CUTLER D.F., ALVIN K.L. & PRICE C.E., *The Plant Cuticle*. London, Linn. Soc., 87-98.
- MATHIEU G., 1957. – Les grandes lignes de la Vendée. *Bull. Serv. Carte géol. Fr.*, **55** : 257-302.
- MUIR M. & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT J.H. A., 1970. – A Rhaeto-Liassic Flora from Airel, Northern France. London, *Paleontology*, **13** (3), 433-445.
- PÉNEAU J., 1923. – Observations géologiques et tectoniques sur la Côte sud-vendéenne. *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest Fr.*, **III** (4) : 57-73.
- STEWART W.N. & ROTHWELL G.W. 1993. – *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge, 521 p.
- TERS M., 1961. – *La Vendée littorale. Étude de géomorphologie*. Rennes, Oberthur impr., thèse, 578 p., 12 dépl.
- TERS M., 1970. – Découverte d'un gisement de Graptolites du Silurien (Wenlock) dans la "série de Brétignolles" (Vendée). *C.-R. Acad. Sci., Paris*, **271** : 1060-1062.
- THÉVENARD F., 1992. – *La paléoflore du Jurassique inférieur (Lias) du bassin des Causses (France). Étude systématique, stratigraphique et paléocécologique*. Univ. Lyon I, thèse de doctorat n°4992, 198 p. (inédit).
- THÉVENARD F., 1993. – Les Coniférales du Jurassique inférieur du gisement de Chaldecoste, bassin des Causses (Lozère, France). *Review of Palaeobotany and palynology*, **78** : 145-166, 2 fig., 3 pl., 1 carte.
- VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT J. H. A., 1971. – In situ Gymnosperm pollen from the Middle Jurassic of Yorkshire. *Acta Bot. Neerl.* **20** (1) : 51-97.
- VASSEUR G., 1890. – Carte Géologique de La France au 1/80000. Feuille les Sables (140) et notice explicative (1^{ère} édition). Paris, *Bull. Serv. Carte Géol. Fr.*, 12 p.
- VILLAR DE SEOANNE L., 1998. – Comparative study of extant and fossil conifer leaves from the Baqueró Formation (Lower Cretaceous), Santa Cruz Province, Argentina. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **99** : 247-263.
- VOLKENS G., 1887. – *Die Flora der aegyptisch-arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen*. Berlin, Borntraeger.
- WILLMER C. & FRICKER M., 1996. – *Stomata*. Great Britain, St Edmundsbury Press, 375 p.

Frédéric THÉVENARD & Gaëtan GUIGNARD
Laboratoire de Biodiversité et
Évolution des végétaux actuels et fossiles,
Université Claude Bernard Lyon 1 et
UMR 5125 du CNRS,
7 rue Dubois,
F-69622 VILLEURBANNE CEDEX
frederic.thevenard@univ-lyon1.fr

Sylvie DESCHAMPS
Muséum d'Archéologie
25 rue Richebourg
39000 LONS-LE-SAUNIER
deschampssylvie@yahoo.fr

Bernard GOMEZ
University of Leeds, School of Earth Sciences,
Woodhouse Lane, LEEDS LS2 9JT, UK
bernard@earth.leeds.ac.uk

Planche I***Hirmeriella airelensis* Muir & van Konijnenburg-van Cittert 1970**

- 1 – Rameau feuillé de *Hirmeriella airelensis* constitué de feuilles longues disposées en spirale le long de l'axe. Échelle = 10 mm.
- 2 – Vue en SEM de la cuticule en face externe. A noter la présence d'une papille par cellules épidermiques ainsi que la présence de stomates à ouverture circulaire. Échelle = 100 µm.
- 3 – Vue en SEM de la cuticule en face interne. Les murs anticlinaux sont épais et les stomates peu visibles. Échelle = 50 µm.
- 4 – Vue en SEM de la cuticule face externe. Deux stomates dont les cellules subsidiaires portent un fort épaissement formant un bourrelet autour de l'ouverture stomatique. Échelle = 50 µm.
- 5 – Vue en SEM de la cuticule face interne. Deux stomates constitués de deux cellules de garde et de cinq cellules subsidiaires. Échelle = 50 µm.

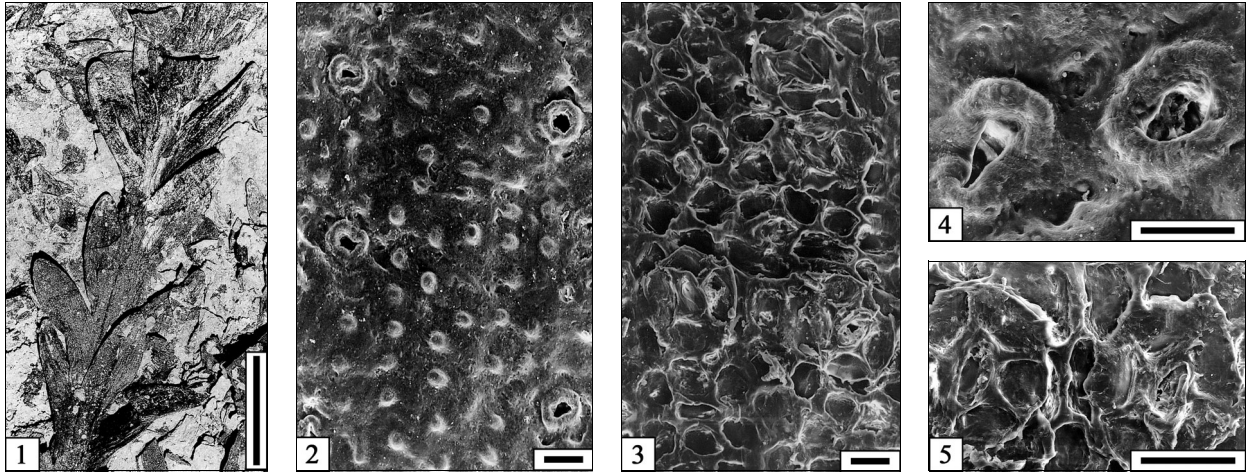
***Pagiophyllum araucarinum* (Schimper 1870) Salfed emend. Barale 1981**

- 6 – Rameau feuillé de *Pagiophyllum araucarinum* constitué de feuilles plus ou moins longues disposées en spirale le long de l'axe. Échelle = 25 mm.
- 7 – Vue en SEM de la cuticule en face externe. Les cellules épidermiques ne portent pas d'épaississements papilleux. Les stomates sont de forme allongée et orientés. Échelle = 50 µm.
- 8 – Vue en SEM de la cuticule en face interne. Les murs anticlinaux sont épais et les stomates bien visibles. Échelle = 50 µm.
- 9 – Vue en SEM de la cuticule face externe. Stomate dont les cellules subsidiaires portent un fort épaissement formant une papille en massue obturant partiellement l'ouverture stomatique. Échelle = 10 µm.
- 10 – Vue en SEM de la cuticule face interne. Stomate constitué de deux cellules de garde et de quatre cellules subsidiaires. Échelle = 10 µm.

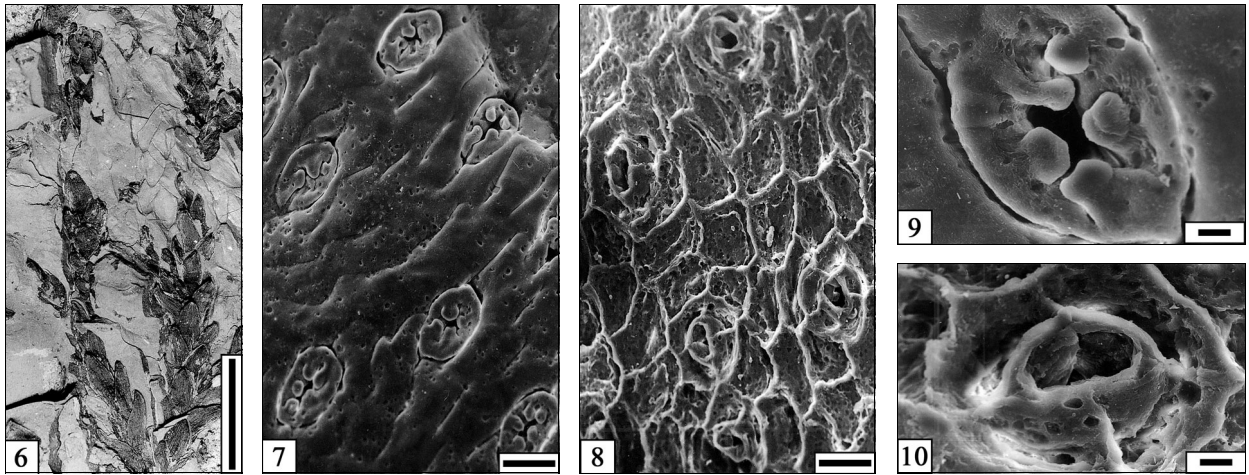
***Pagiophyllum peregrinum* (Lindley & Hutton) Schenk emend. Kendall 1948**

- 11 – Rameau feuillé de *Pagiophyllum peregrinum* constitué de feuilles longues disposées en spirale et appliquées le long de l'axe. Échelle = 20 mm.
- 12 – Rameau feuillé de *Pagiophyllum peregrinum* constitué de feuilles longues disposées en spirale et écartées le long de l'axe. Échelle = 20 mm.
- 13 – Vue en SEM de la cuticule en face externe. Les bandes stomatiques sont bien visibles sur la cuticule abaxiale. Échelle = 500 µm.
- 14 – Vue en SEM de la cuticule en face interne. Les stomates sont peu visibles mais bien disposés en files longitudinales dans l'axe d'allongement de la feuille. Échelle = 500 µm.
- 15 – Vue en SEM de la cuticule face externe. Le stomate est très enfoncé par rapport à la surface des cellules épidermiques. Ses cellules subsidiaires portent un fort épaissement formant un bourrelet autour de l'ouverture stomatique rejoignant le niveau des cellules épidermiques. Échelle = 50 µm.
- 16 – Vue en SEM de la cuticule face interne. Stomate constitué de deux cellules de garde et de quatre cellules subsidiaires. Échelle = 50 µm.

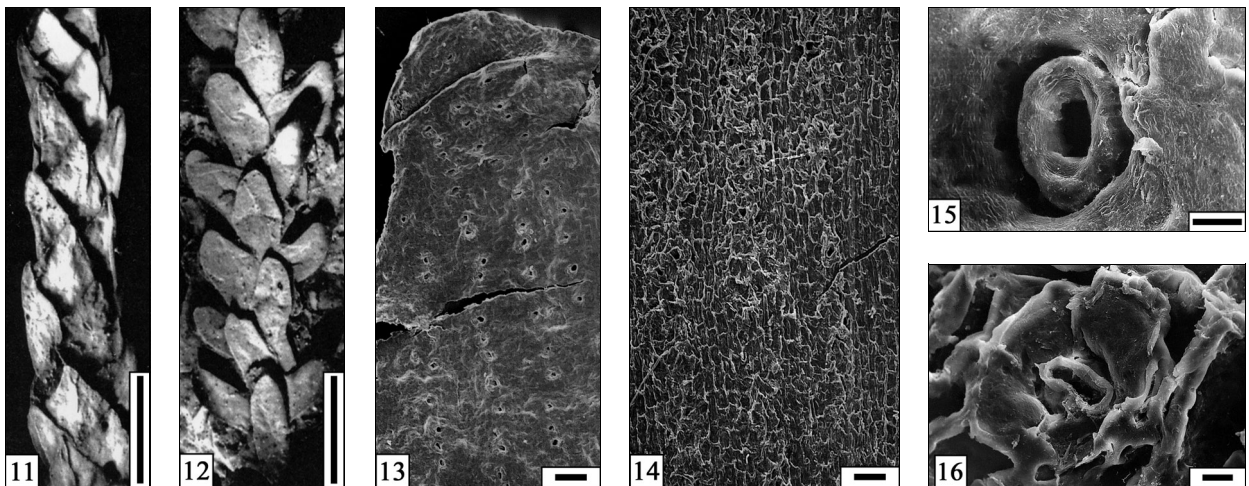
Planche I



Hirmeriella airelensis



Pagiophyllum araucarinum



Pagiophyllum peregrinum

Planche II

Brachyphyllum sp.

- 17 – Rameau feuillé de *Brachyphyllum sp.* constitué de feuilles courtes disposées en spirale et appliquées le long de l'axe. Échelle = 5 mm.
- 18 – Rameau feuillé de *Brachyphyllum sp.* constitué de feuilles courtes disposées en spirale et plus ou moins écartées le long de l'axe. Échelle = 5 mm.
- 19 – Vue en SEM de la cuticule en face externe. Les bandes stomatiques sont bien visibles sur la cuticule abaxiale, le contour des cellules épidermiques également par creusement des murs anticlinaux. Échelle = 100 µm.
- 20 – Vue en SEM de la cuticule en face interne. Les stomates sont bien visibles et bien disposés en files longitudinales dans l'axe d'allongement de la feuille. Échelle = 100 µm.
- 21 – Vue en SEM de la cuticule face externe. Le stomate est peu enfoncé par rapport à la surface des cellules épidermiques. Ses cellules subsidiaires et encerclantes portent un épaissement formant un à deux bourrelets autour de l'ouverture stomatique au-dessus du niveau des cellules épidermiques. Échelle = 50 µm.
- 22 – Vue en SEM de la cuticule face externe. Trois stomates peu enfoncés par rapport à la surface des cellules épidermiques. Les cellules subsidiaires peuvent porter un petit épaissement papilleux sur le bourrelet. Échelle = 50 µm.
- 23 – Vue en SEM de la cuticule face interne. Quatre stomates constitués de deux cellules de garde et de quatre à six cellules subsidiaires. Échelle = 10 µm.
- 24 – Vue en SEM de la cuticule face externe. Détail d'un stomate dont les cellules subsidiaires portent un petit épaissement sur le bourrelet. Échelle = 10 µm.

Classopollis sp.

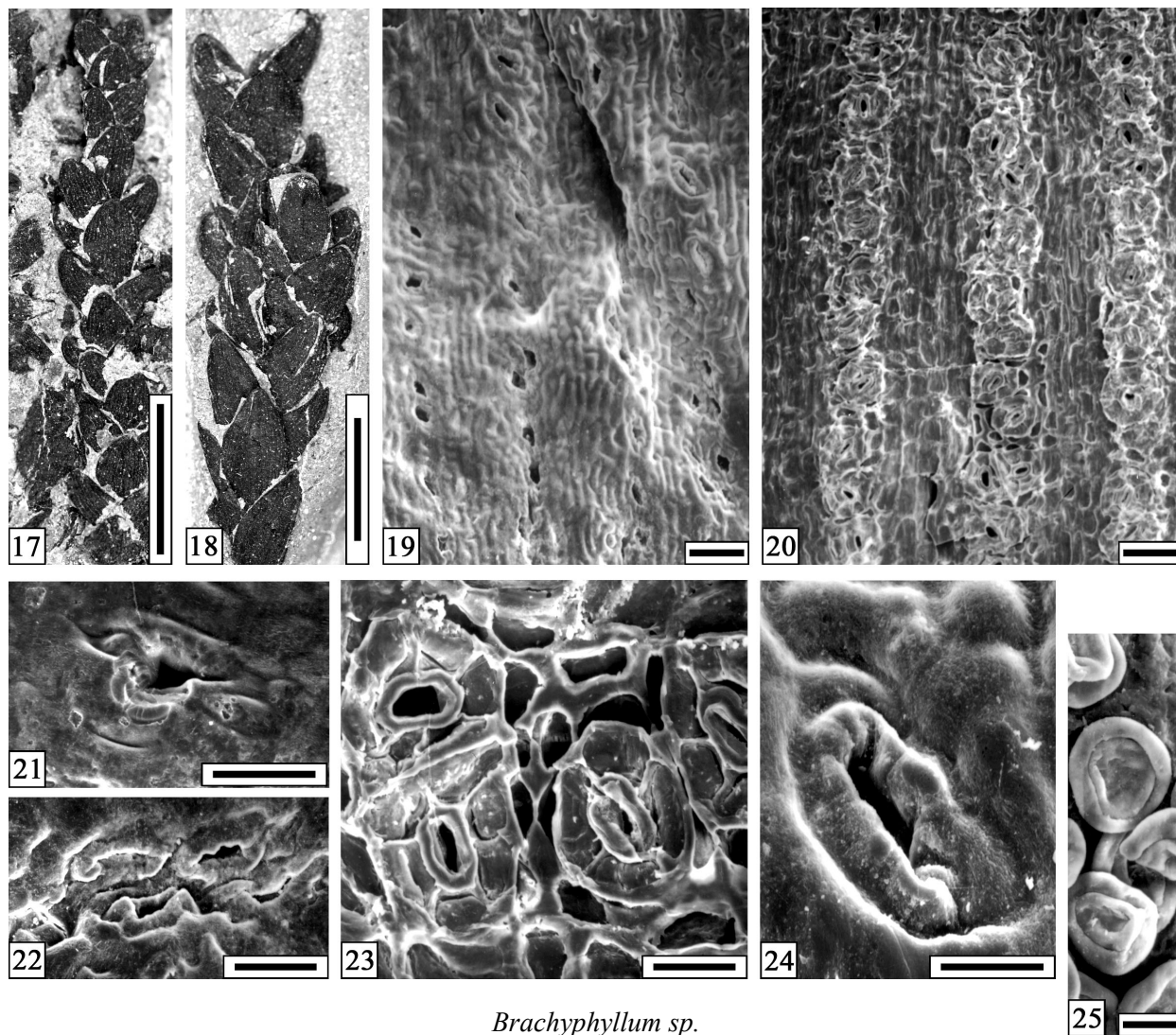
- 25 – SEM, grains de pollen collés sur la cuticule de *Brachyphyllum sp.*, remarquer la double couronne spécifique du genre *Classopollis*. Échelle = 10 µm.

Microscopie électronique à transmission sur *Brachyphyllum sp.*

Cellules épidermiques

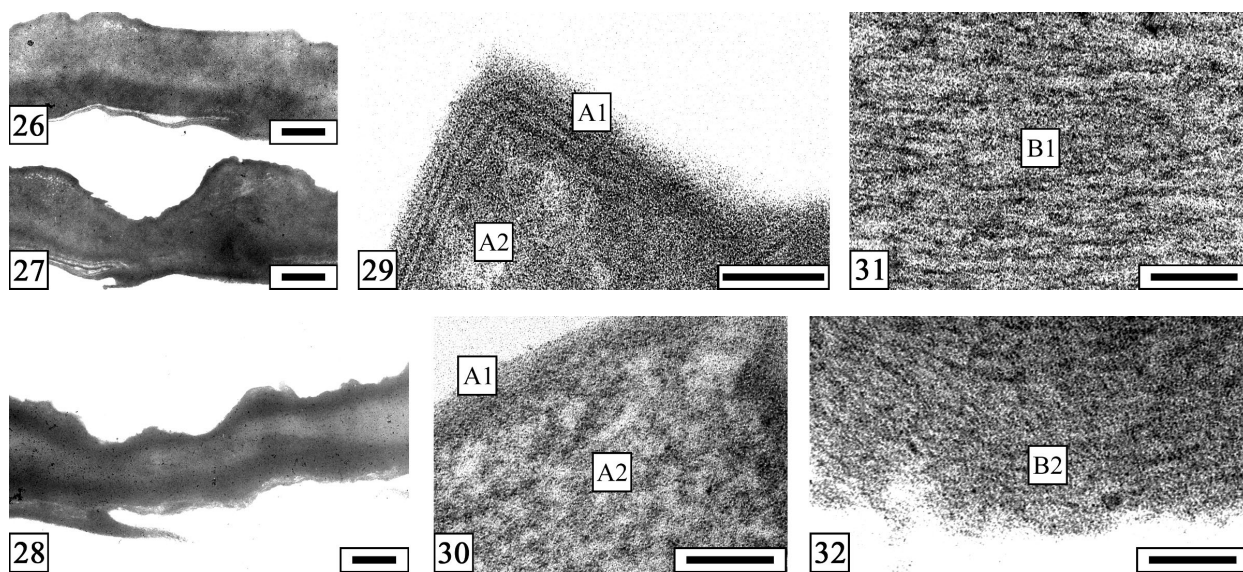
- 26 – Cuticule adaxiale en coupe semi-fine. Échelle = 2 µm.
- 27 – Cuticule abaxiale et coupe semi-fine montrant de fortes variations d'épaisseur. Échelle = 2 µm.
- 28 – Cuticule abaxiale et coupe semi-fine montrant de fortes variations d'épaisseur ainsi que le départ d'un mur anticlinal à gauche. Échelle = 2 µm.
- 29 – Détail en coupe ultrafine des couches A1 lamellaire ou non et A2 granuleuse. Échelle = 100 nm.
- 30 – Détail en coupe ultrafine des couches A1 lisse et A2 granuleuse à vacuolaire. Échelle = 100 nm.
- 31 – Détail en coupe ultrafine de la couche B1 fibrillaire à réticulée. Échelle = 100 nm.
- 32 – Détail en coupe ultrafine de la couche B2 granuleuse à vacuolaire se désagrégeant en surface. Échelle = 100 nm.

Planche II



Brachyphyllum sp.

Classopollis sp.



Microscopie électronique à transmission sur *Brachyphyllum sp.*
Cellules épidermiques

Planche III

Microscopie électronique à transmission sur *Brachyphyllum* sp.

Vue générale de stomates cellule épidermique + cellule encerclante + cellule subsidiaire + cellule de garde

- 33 – Coupes semi-fines à différents niveaux d'un stomate passant par les cellules encerclantes, subsidiaires et de garde. Échelle = 100 nm.

Cellules subsidiaires

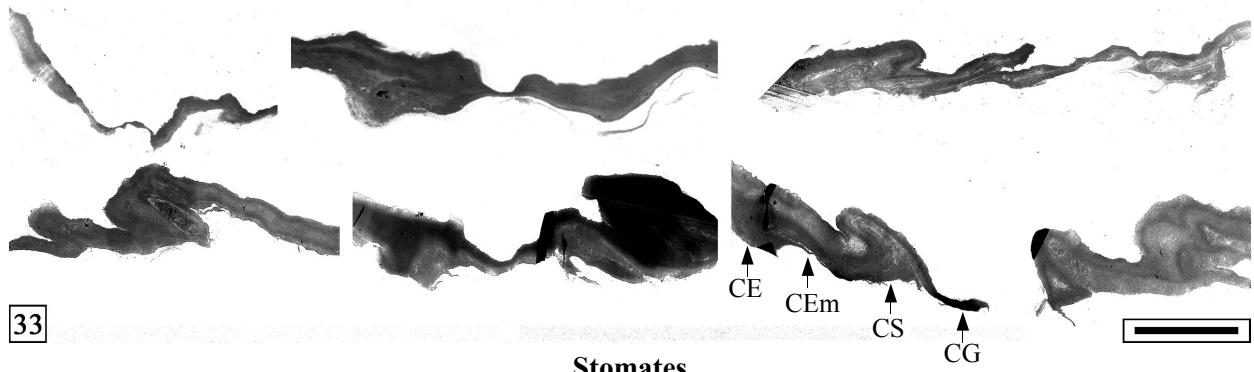
- 34 – Détail en coupe ultrafine des couches A1 lamellaire ou non et A2 granuleuse. Échelle = 100 nm.
35 – Détail en coupe ultrafine de la couche B1 fibrillaire à réticulée. Échelle = 100 nm.
36 – Détail en coupe ultrafine de la couche B2 granuleuse parfois vacuolaire. Échelle = 100 nm.

Cellules de garde

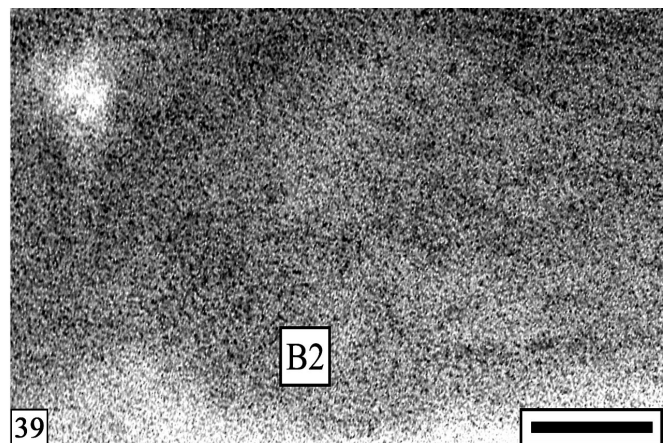
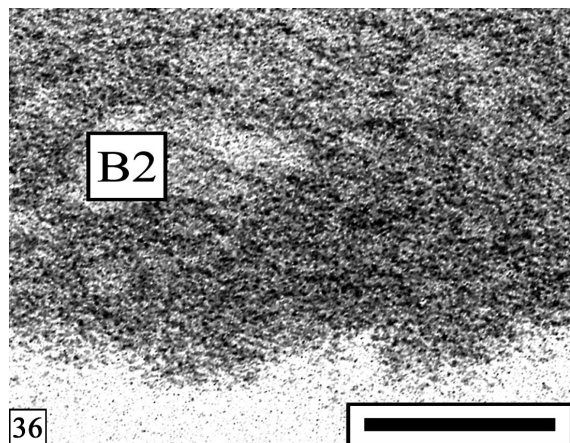
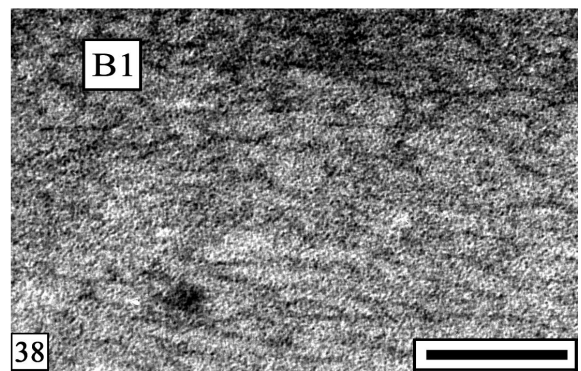
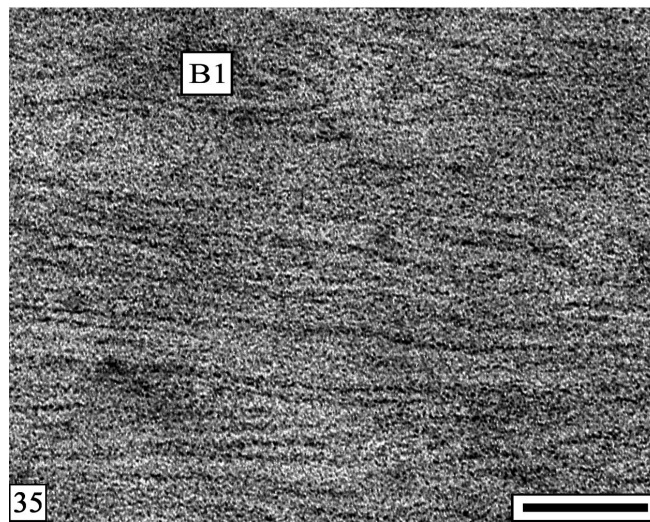
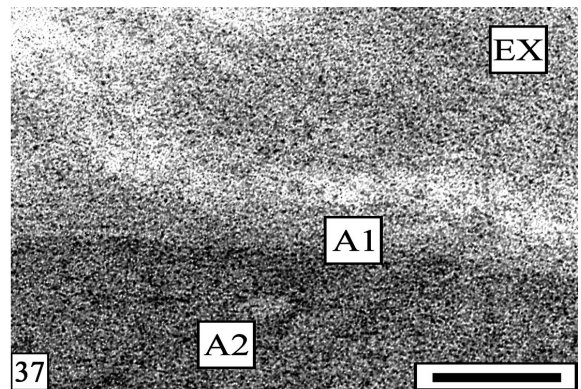
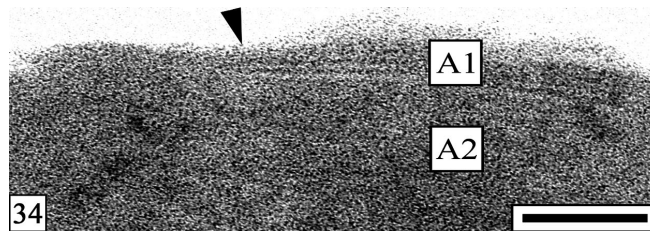
- 37 – Détail en coupe ultrafine des couches A1 peu ou pas lamellaire, A2 granuleuse et des composés extracellulaires (EX). Échelle = 100 nm.
38 – Détail en coupe ultrafine de la couche B1 fortement réticulée. Échelle = 100 nm.
39 – Détail en coupe ultrafine de la couche B2 granuleuse se désagrégant en surface. Échelle = 100 nm.

Planche III

Microscopie électronique à transmission sur *Brachyphyllum* sp.



CE = cellule épidermique ; CEn = cellule encerclante ; CS = cellule subsidiaire ; CG = cellule de garde



Cellules subsidiaires

Cellules de garde