



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 4 (2005) 79–93



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

Systematic Palaeontology (Invertebrate Palaeontology)

Stratigraphie et paléontologie (plantes, vertébrés) de la série paralique Albien terminal–Cénomanién basal de Tonnay-Charente (Charente-Maritime, France)

Didier Néraudeau *, Romain Vullo, Bernard Gomez, Vincent Perrichot, Blaise Videt

Géosciences Rennes, UMR CNRS 6118, université Rennes-1, campus de Beaulieu, 263, avenue du Général-Leclerc, 35042 Rennes, France

Reçu le 27 septembre 2004 ; accepté le 17 novembre 2004

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

La commune de Tonnay-Charente (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France) comprend de nombreuses exploitations de sables et d'argiles datés de l'Albien terminal et du Cénomanién basal. Ces sédiments se sont déposés dans un contexte côtier où se sont accumulés aussi bien des restes végétaux et de l'ambre que des accumulations de microrestes de vertébrés aquatiques et terrestres. Les deux dernières exploitations à avoir pu être étudiées, Puy-Puy et les Renardières, se sont révélées être des gisements majeurs, la première pour l'abondance et la diversité des méso- et macrorestes végétaux (pollen, cuticules, lignite), notamment des angiospermes, la seconde pour les microrestes de vertébrés, comptant une quarantaine de taxons, dont des séliaciens, des actinoptérygiens, des reptiles divers (crocodiliens, dinosaures, ophidiens, tortues) et un mammifère. Cette note présente les contextes sédimentaires et paléoenvironnementaux des séries albo-cénomaniennes de Puy-Puy et des Renardières et illustre les taxons de vertébrés et de plantes les plus remarquables découverts à ce jour. *Pour citer cet article : D. Néraudeau et al., C. R. Palevol 4 (2005).*

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

Abstract

Stratigraphy and palaeontology (plants, vertebrates) of the paralic deposits from the Uppermost Albian–Lower Cenomanian of Tonnay-Charente (Charente-Maritime, France). The Tonnay-Charente area (Charente-Maritime, southwestern France) contains several sand and clay exploitations of Uppermost Albian and Lower Cenomanian ages. These sediments have been deposited in a coastal area where plant remains, amber, and aquatic or terrestrial vertebrates were trapped. The two last quarries that could be studied, Puy-Puy and Les Renardières, are true *Lagerstätten*, the first one for the abundance and the diversity of meso- and macroremains of plants (pollen, cuticles, lignite), especially angiosperms, the second one for the vertebrate microremains, consisting of about forty taxa, with selachians and actinopterygians, different reptiles (crocodilians, dino-

* Corresponding author.

Adresse e-mail : didier.neraudeau@univ-rennes1.fr (D. Néraudeau).

saur, ophidians, turtles) and one mammal. This paper describes the sedimentary and palaeoenvironmental settings of the Albian–Cenomanian series from Puy-Puy and Les Renardières and illustrates the most outstanding taxa of vertebrates and plants collected until today. **To cite this article:** D. Néraudeau et al., C. R. Palevol 4 (2005).

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

Mots clés : Angiospermes ; *Frenelopsis* ; Sélaciens ; Reptiles ; Mammifères ; Albien–Cénomanien ; Charente-Maritime ; Sud-Ouest de la France

Keywords: Angiosperms; *Frenelopsis*; Selachians; Reptiles; Mammals; Albian–Cenomanian; Charente-Maritime; southwestern France

Abridged English version

Introduction

The Tonnay-Charente area (Charente-Maritime, southwestern France) has constituted an important zone of Albian–Cenomanian sand exploitation since several dozens of years. Two quarries, Les Renardières and Puy-Puy, are remarkably rich in plant and vertebrate remains and are analysed in this paper in a sedimentary and palaeoenvironmental point of view, with short reviews of the outstanding taxa of flora and fauna contained in three *Lagerstätten* (two for plants, one for vertebrates).

Geological setting

The Tonnay-Charente area is located about 20 km far from the Charente River estuary (Fig. 1) and corresponds to the northern part of the Saintes synclinal [18]. In the two quarries under study, the Mid-Cretaceous deposits are transgressive and erosive on the Kimmeridgian substratum. These deposits are mainly composed of fluvial and paralic sands, but contain several clay intercalations with local concentrations of plant prints or lignite and amber. Alternations of sand and clay were considered by Arnaud [1], Moreau [15,16] and then Néraudeau et al. [19,21] as representative of the lithological unit A, subdivided by the same authors in two lithological sub-units: A1 for heterometric sands, arranged in large cross beddings and rich in lignite and amber accumulations, dated by a palynological study as Uppermost Albian [21]; A2 for more homometric fine sands, mainly arranged in horizontal beds and poor in wood remains, dated as Lowermost Cenomanian [16,17]. The sand and clays of the unit A are overlain by shelly sands (*faluns* sensu Vullo et al. [30]) rich in

orbitolines and oysters that mark the base of the lithological unit B (subunit B1), the first calcareous facies containing rudists in the regional Cenomanian [19]. In the Tonnay-Charente area, the outstanding fossiliferous facies (*lagerstätten*) are located in A2 at Puy-Puy and in A1 and B1 at Les Renardières.

Lithostratigraphy and palaeoenvironments

Les Renardières (Fig. 2.1)

The beginning of the section corresponds to 2-m-thick clay (A1sl-A), of brackish origin, and constitutes the first *Lagerstätte* of the quarry, with fossil woods, cuticle compressions and arthropod bearing amber. Over 1–2-m-thick fluvial coarse sands (A1sl-S) with large cross-beddings limit the top of the subunit A1, and are overlain by 4–5-m-thick estuarine fine sands (A2sm) constituting the subunit A2. In this quarry, only a very thin ferruginous layer separates the azoic sands of A2 from the marine shelly sands (F in B1cs) of the base of B1 (*faluns* sensu Vullo et al. [30]), especially rich in large *Orbitolina concava* and small oysters (*Rhynchostreon suborbiculatum*, *Ceratostreon flabellatum*, *Rastellum carinatum*) [27,28]. The above carbonated series show successively 1.5–2-m-thick hard limestones with crustaceans (*Protocallianassa*) (B1cs), deposited in a coastal depositional environment, and covered by 2–3-m-thick marls and marly limestones alternation (B1m) with spatangoid echinoids [18] and rare cephalopods (*Angulithes* sp., belemnites and ammonites indet.), indicating the maximum flooding of the series. Limestones with echinoids are truncated by a hardground delimiting the base of another sequence of deposit beginning with a 0.5–0.7-m-thick microconglomerate (B1s) with vertebrate microremains. This microconglomerate constitutes the second *Lagerstätte* of the locality, from which several taxa of selachians

[13] and reptiles were described [3,7,8]. This paralic facies with both terrestrial and marine faunas is overlain by 2–3-m-thick marine fossiliferous limestones (brachiopods, echinoids, oysters, rudists...), marking the upper mid-part of B1 (B1cg). The top of the sequence shows a few decimetres of glauconious clays (B2ms) representing the base of the subunit B2.

Puy-Puy (Fig. 2.2)

The quarry contains a 7–8-m-thick alternation of sand and clay of the unit A and an only 1-m-thick layer of shelly sands of the subunit B1, with small *Orbitolina conica* and oysters (*R. suborbiculatum*, *C. flabelatum* et *R. carinatum*). The base of the section (subunit A1) shows about 1-m-thick clays with a few cuticle compressions (A1sl-A) covered by 2–3-m-thick coarse sands with large cross beddings (A1sl-S). The subunit A2 truncates the previous cross beddings with horizontal laminated clay (A2sm base, 30 cm thick) with numerous plant imprints. This constitutes the first *Lagerstätte* of the quarry (outstanding facies P1). Over, the facies A2sm continues, with an alternation of clay and fine sand about 7–8 m thick, with a second outstanding facies bearing plant impressions in the middle part (P2). At its top, the alternation contains less and thinner clay layers when sands progressively become sandstones with horizontal bioturbations (GB). The top of the sand and clay series is marked by a 2–3-m-thick bed of brackish lagoon clay (A2a), very poor in plant remains, apart from millimetric cuticle fragments. The end of the section corresponds to a shallow marine carbonated facies about 1 m thick (B1cs), enriched in small orbitolines *O. conica* at the base (F) and very poor in other macro-organisms.

Plant assemblage from Puy-Puy and Les Renardières

The floristic assemblages of the Tonny-Charente quarries contain all the taxa of pteridophytes, coniferales, ginkgoales, cycadales, and angiosperms previously identified from leaf impressions and compressions in the Upper Albian of Archingeay–Les Nouillers and the Lower Cenomanian of Fouras [6,12,19,20]. The four taxa of fossil wood known at Archingeay–Les Nouillers – *Agathoxylon*, *Podocarpoxylon*, *Protocarpoxylon*, *Brachyoxylon* – have been identified at Les Renardières but only *Agathoxylon* and *Podocarpoxylon*

have been discovered at Puy-Puy [23]. As far as fossil leaves are concerned, the assemblages of Puy-Puy and Les Renardières show different ways of preservation: leaf impressions from the Lower Cenomanian of Puy-Puy (Figs. 4.1–12) bear no cuticle; leaf cuticle compressions were preserved from the Upper Albian of Les Renardières (0.13–20). Moreover, the Lower Cenomanian clays of Puy-Puy are outstanding by the abundance and the diversity of angiosperms (e.g., *Myrtophyllum* cf. *angustum*, Fig. 4.6), the presence of Araucariaceae (e.g., *Dammaphyllum*, Fig. 4.4) and Cupressaceae–Taxodiaceae (e.g., *Glenrosa* sp., Figs. 4.15–16), but the absence of the cheirolepidiaceous conifer *Frenelopsis*. In contrast, the Late Albian of Les Renardières is very rich in *Frenelopsis* (Figs. 4.13–14), but poor in angiosperms (e.g., *Pseudoasterophyllites* cf. *cretaceus*, Figs. 4.19–20). A common feature between the two facies is the presence of leaves of other coniferales (e.g., *Geinitzia reichenbachii*, Fig. 4.2), pteridophytes (e.g., cf. *Osmunda cretacea*, Fig. 4.1), ginkgoales (e.g., *Nehvizdya andegavense*, Pl. II, Figs. 4.17–18), cycadales (Fig. 4.16) and bennettitales (e.g., *Zamites* sp., Fig. 4.3).

The vertebrate assemblage from Les Renardières

The vertebrate assemblage from the Lower Cenomanian sands B1s (*sensu* Néraudeau et al. [19]) of Les Renardières is composed of teeth, vertebrae and bone or turtle shell fragments of about 40 taxa mainly represented by selachians. Different elasmobranchs, crocodiles, dinosaurs, and the ophidian *Simoliophis rochebrunei* were described from this level by Landemaine [13], Buffetaut and Pouit [3], De Buffrénil and Rage [8] and Cuny et al. [7]. Some selachians identified by Landemaine [13] were revised by Cappetta [4], Cappetta and Case [5], and Siverson [25], like the genus '*Protohypholophites*' formerly attributed to a new batoid and subsequently considered to be the hybodont shark *Tribodus* [4]. However, since the work by Landemaine [13], new specimens were collected from Les Renardières, such as the orectolobiforme *Cederstromia muelleri*, oral teeth of *Onchospristis dunklei* (associated to rostral teeth, Fig. 3.2) and small rostral teeth of an indeterminate Sclerorhynchidae, previously collected from the coeval locality Archingeay–Les Nouillers [30]. Among the actinopterygian remains, crushing teeth of pycnodontiformes and small pharyngian

teeth of *Stephanodus* sp. are the most abundant. Enchodontidae and Semionotidae are relatively common too. Finally, tetrapod remains are mainly known by very abundant vertebrae of the ophidian *Simoliophis rochebrunei* (Fig. 3.4), numerous fragments of turtle shell belonging to an unknown pleurodire, and two kinds of cryptodires with smooth and ornamented shell respectively. Our own sampling adds to the archosaur remains described by Buffetaut and Pouit [3] more complete teeth of theropod dinosaurs (Fig. 3.3), and a few teeth of Ornithocheiridae pterosaurs and plesiosaurs. Finally, an indeterminate mammal premolar (lower?) was collected (Fig. 3.1A–C). This relatively large tooth is the first mammal occurrence from the Cenomanian of Europe.

Palaeoenvironmental discussion

Depositional environments

The above sedimentological and palaeontological differences between the two quarries reveal that the Puy-Puy facies shows more continental influences than the coastal facies of Les Renardières, where clays bearing fossil plants are rare, limited to the Upper Albian facies A1sl-A. Indeed, at Les Renardières, the Upper Albian–Lower Cenomanian estuarine sands of A1sl-S and A2sm pass progressively to marine Cenomanian carbonates without the sand/clay alternation typical of the Puy-Puy margino-littoral series. Moreover, the clays bearing fossil plants from Les Renardières is rich in amber, wood and leaves of Araucariaceae and the coastal Cheirolepidiceae *Frenelopsis alata* [22], whereas the clays bearing fossil plants from Puy-Puy do not contain amber and are dominated by angiosperms.

The palaeoenvironmental contrast between the two quarries is also seen in the carbonate facies B1, more developed and diversified in the marine fauna at Les Renardières than at Puy-Puy and its prolongation at Puysoteau. As far as the sands bearing vertebrates from the mid-part of B1 of Les Renardières are concerned, there is no equivalent in other Cenomanian quarries of Charente-Maritime, where this level is unknown or reduced to green clay without fossils (e.g., Archingeay–Les Nouillers in Néraudeau et al., 2002). Among the thousands of microremains collected, terrestrial components are very rare compared to the abundance of marine fish and margino-littoral reptiles. Moreover, the

occurrence of parautochthonous typical echinoids confirms that the depositional environment was located within the infralittoral zone (vertebrate-bearing sands), while the facies becomes more coastal and more confined at Archingeay–Les Nouillers (green clays). Recently, Vullo [29] obtained $\delta^{18}\text{O}$ values from three turtle shell remains (one Solemydidae and two Chelonii indet.). According to the equation of Barrick et al. [2], these values characterise marine or brackish biotopes, what is contradictory with the palaeoecology of solemydids, thought to be terrestrial or linked to freshwater environments (de Lapparent and Murelaga, [9]). Otherwise, integrating similar physiological data (body water/ambient water fractionation, temperature of shell deposition) into Longinelli and Nuti [14] phosphate-water temperature equation, the $\delta^{18}\text{O}$ of ambient water are lower and thus in accordance with a freshwater biotope. This contrast in the results points out the problems in such analysis (uncertainty about identifications, palaeophysiology, diagenesis, autochthony of the remains studied).

Palaeoclimatic context

Néraudeau and Moreau [18] and Néraudeau et al. [19] showed that the echinoid fauna from the Lowermost Cenomanian of Les Renardières has Mediterranean–Tethyan affinities, and thus indicates a warm period, while the end of the stage is characterised by boreal form immigrations expressing a more temperate climate. However, Pucéat et al. [24] invalidated this interpretation in a study based on fish-tooth $\delta^{18}\text{O}$. Thus, there is no significant difference between the temperatures deduced from the values given by shark teeth from Les Renardières and teeth from the Upper Cenomanian of the Sarthe (western France). However, Videt [27] recently analysed the $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{O}$ of oysters from the Cenomanian of Charentes and Sarthe, and pointed out the existence of seasonality during this stage and discussed the signification of raw measurements of $\delta^{18}\text{O}$. Moreover, he obtained temperatures of 24.8 °C for the coolest Early Late Cenomanian seasons and 33.2 °C for the warmest ones. Finally, Gomez et al. [11] found stomatal structures typical of xeric plants on *Frenelopsis* and *Glenrosa* leaves from the Albian–Cenomanian of Tonnay-Charente, like those observed on *Frenelopsis* remains from the Lower Cretaceous of Spain [10].

1. Introduction

La commune de Tonnay-Charente (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France) constitue depuis plus de 50 ans le principal secteur charentais d'exploitation de sablières développées sur les dépôts de la limite Albien–Cénomaniens. Ces dépôts, tour à tour sableux et argileux, se sont déposés dans un contexte côtier où se sont accumulés de nombreux micro, méso- et macrorestes végétaux (pollen, cuticules, lignite) ainsi que de l'ambre et, plus localement, des microrestes de vertébrés aquatiques et terrestres.

Sur la douzaine de sablières que comptait la commune dans les années 1960 à 1980, il n'en reste aujourd'hui plus qu'une qui soit encore en activité : la carrière de Puy-Puy. Trois autres présentent encore des affleurements, à savoir La Mourière, Puyssoteau et les Renardières, mais seule la dernière a pu être exploitée sur le plan scientifique, l'accès aux deux autres étant devenu quasi impossible. Toutes les autres sablières sont remblayées.

Les deux exploitations ayant pu être étudiées, Puy-Puy et les Renardières, se sont révélées être des gisements fossilifères exceptionnels (*lagerstätten*), la première pour les méso- et les macrorestes végétaux, la seconde pour les microrestes de vertébrés.

Cette note présente les contextes sédimentaires et paléoenvironnementaux des séries albo-cénomaniennes

de Puy-Puy et des Renardières et illustre les taxons de vertébrés et de plantes les plus remarquables découverts à ce jour.

2. Cadre géologique régional

Le bassin étudié (Fig. 1) fait partie du flanc nord du synclinal de Saintes et est développé autour de la commune de Tonnay-Charente, à une vingtaine de kilomètres à l'est de l'estuaire de la Charente [18]. Les deux carrières étudiées, Puy-Puy et les Renardières, sont implantées sur la frange nord de ce bassin, là où les premiers dépôts transgressifs du Crétacé moyen sont érosifs sur le substratum du Jurassique supérieur, essentiellement kimméridgien sur la commune de Tonnay-Charente. Dans ce secteur, le contact entre le Crétacé transgressif et le substratum jurassique n'a pu être observé en carrière et n'est connu que par sondage. En revanche, dans le bassin d'Archingeay–Les Nouillers, situé à 20 km à l'est, les argiles lignitifères de l'Albien terminal ont pu être observées en fond de carrière en contact direct sur les calcaires du Tithonien [21].

Les sablières de la commune de Tonnay-Charente exploitent ou exploitaient les premiers dépôts transgressifs du Crétacé moyen, des faciès margino-littoraux encore largement exploités dans d'autres carrières de Charente-Maritime, telles celles d'Archingeay–Les

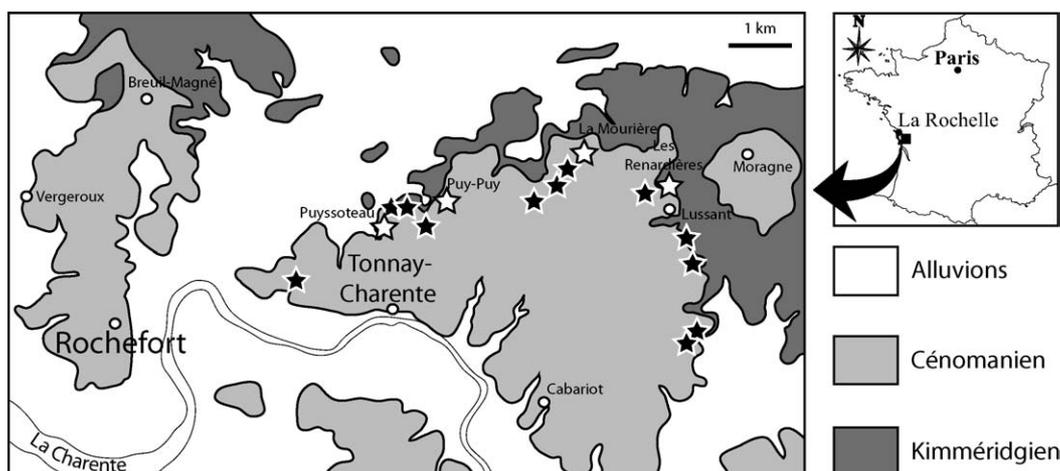


Fig. 1. Cadre géographique et géologique du bassin de Tonnay-Charente. Les étoiles blanches correspondent aux carrières qui présentent encore des affleurements en 2004 ; les étoiles noires marquant les carrières remblayées. Les dépôts de l'Albien terminal sont localisés sur la ligne de contact entre le Cénomaniens et le Kimméridgien (NNE du bassin) et n'affleurent quasiment pas.

Fig. 1. Geographical location and geological setting of the Tonnay-Charente Basin. White stars correspond to quarries with visible outcrops in 2004; black stars mark the embanked quarries. The Uppermost Albian deposits are located on the borderline between Cenomanian and Kimmeridgian outcrops (NNE of the basin).

Nouillers ou de Cadeuil [21,30]. Ces faciès sont dominés par des dépôts sableux, mais comportent de nombreuses intercalations lenticulaires d'argiles feuilletées et, plus localement, d'argiles lignitifères à ambre. Tous ces faciès paraliques, parfois fluviatiles, ont été désignés par Arnaud [1], Moreau [15,16], puis Néraudeau et al. [19,21], comme représentatifs de l'unité lithologique A. Toutefois, cette unité n'est pas un ensemble homogène et les précédents auteurs y ont distingué deux sous-unités A1 et A2, différenciées d'après leur granulométrie, l'amplitude de leurs stratifications entrecroisées et l'importance de leur contenu lignitifère. Ces deux sous-unités se répartissent vraisemblablement de part et d'autre de la limite Albiens–Cénomaniens d'après la datation palynologique des argiles [21].

La première sous-unité, A1, est ainsi plus hétérométrique, avec un important développement de stratifications entrecroisées de forte amplitude (jusqu'à 1,50 m de haut). L'orientation des lamines dans les rides de courants donne un sens d'écoulement vers le nord. Cette sous-unité est souvent riche en lentilles argileuses, plus ou moins lignitifères. À partir du site d'Archingéay–Les Nouillers, Néraudeau et al. [21] ont daté les argiles basales de A1 de l'Albien terminal, à partir de leur contenu palynologique.

La seconde sous-unité, A2, comporte en revanche des sables de granulométrie homogène, avec des litages horizontaux prédominants, des stratifications obliques rares et de faibles amplitudes (de quelques centimètres à quelques décimètres) et des argiles feuilletées, très pauvres en lignite. Sur différents sites charentais, Moreau [16,17] a pu dater par analyse palynologique les argiles sommitales de A2 du Cénomaniens basal.

La limite entre les sables sommitaux de A1 et les sables basaux de A2 est toujours franche, le toit de A1 présentant d'importantes stratifications entrecroisées tronquées par les sables ou les argiles feuilletées à litages horizontaux de la base de A2, base soulignée par un lit ferrugineux plus ou moins épais. De plus, alors que les sables du sommet de A1 contiennent très peu d'intercalations argileuses, la base de la sous-unité A2 se présente généralement comme une alternance de lits argileux et de lits sableux (faciès bien visible à Cadeuil [30]). Enfin, seuls les sables de A2 présentent des bioturbations, généralement bien visibles dans des niveaux indurés en bancs gréseux friables, mais compacts. Il s'agit, pour l'essentiel, de terriers horizontaux ou peu inclinés par rapport au plan de stratigraphie.

Dans tout le Cénomaniens charentais, les sables ou argiles sommitaux de l'unité A (toit de la sous-unité A2) sont coiffés par des faluns à orbitolines et exogyres [30] qui marquent la base de l'unité B (sous-unité B1), première formation carbonatée à rudistes du Cénomaniens [19].

Sur la commune de Tonnay-Charente, les faciès fossilifères remarquables à plantes et à vertébrés sont respectivement localisés dans A2 à Puy-Puy et dans A1 et B1 aux Renardières. Le niveau riche en lignite de la sous-unité A1 des Renardières, contenant également de l'ambre insectifère et des cuticules végétales, apparaît comme l'équivalent stratigraphique probable des argiles lignitifères albiennes de la carrière d'Archingéay–Les Nouillers [21]. Sur les deux sites, ces lignites sont en effet à la base de la série, sous les sables à grandes stratifications obliques de la sous-unité A1.

3. Lithostratigraphies et paléoenvironnements

Les coupes respectives des Renardières et de Puy-Puy sont assez différentes et se distinguent tant par les fenêtres stratigraphiques qu'elles mettent à l'affleurement que par la nature des faciès qui les composent.

3.1. Les Renardières

La carrière des Renardières présentait dans les années 1970 à 1980 une série de près de 20 m d'épaisseur, avec à la base environ 10 m de sables et d'argiles appartenant à l'unité A et au sommet 6–8 m de faciès carbonatés couvrant l'intégralité de la sous-unité B1 (Fig. 2.1). Le toit de la carrière correspondait à quelques décimètres d'argiles glauconieuses (B2ms) marquant la base de la sous-unité terrigène B2, mais ce niveau, substratum du sol actuel, était massivement repris par la pédogenèse. La coupe montrait, à la base, des argiles lignitifères riches en ambre (A1sl-A), en méso- et macrorestes végétaux (cuticules, empreintes), sur 2 m d'épaisseur. Étaient ensuite visibles, sur 1 à 2 m de haut, les chenaux sableux du sommet de A1 (A1sl-S), puis sur 4–5 m, les sables à litages horizontaux de la base de A2 (A2sm). Les sables azoïques de la sous-unité A2 ne montraient quasiment pas d'intercalations argileuses et n'étaient séparés des sables bioclastiques à grandes *Orbitolina concava* et à huîtres (*Rhynchostreon*, *Ceratostreon*, *Rastellum*) des faluns

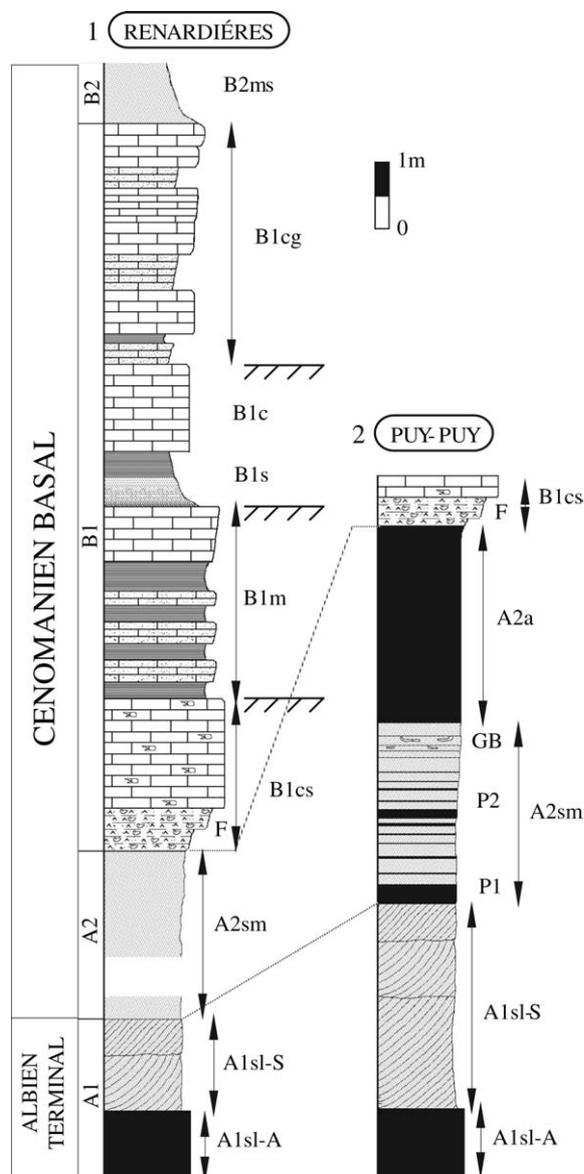


Fig. 2. 1. Coupe stratigraphique de la carrière des Renardières. 2. Coupe stratigraphique de la carrière de Puy-Puy.

Fig. 2. 1. Stratigraphical section of Les Renardières quarry. 2. Stratigraphical section of Puy-Puy quarry.

(F) de la base de B1, que par un mince lit ferrugineux. Il est à noter que, dans la carrière voisine de La Mourrière (Fig. 1), le sommet de A2 comprend plus de 2 m d'argiles feuilletées sous les faluns de B1. La suite de la série carbonatée des Renardières montrait successivement 1,5 à 2 m de calcaires recristallisés (B1cs) à pinces de pagures *Protocallianassa*, 2 à 3 m de calcai-

res silteux et marnes (B1m) à échinides spatangues [18] et rares céphalopodes (*Angulithes* sp., bélemnite et ammonite indét.) témoignant du maximum d'inondation de la série. Ces calcaires à spatangues étaient tronqués par un *hard-ground* irrégulier, encroûté et perforé. Une nouvelle séquence de dépôt poursuivait la série, avec à sa base un microconglomérat granodécroissant (B1s), développé sur 0,5 à 0,7 m d'épaisseur et terminé par un sable argilo-glaucouneux verdâtre. C'est ce microconglomérat qui a constitué, pendant environ 20 ans (de 1975 à 1995), le plus important gisement de microrestes de vertébrés cénomaniens de France, fortement exploité par les amateurs, mais jamais étudié sur le plan sédimentaire et paléoenvironnemental, hormis quelques inventaires systématiques, non exhaustifs [3,7,8,13]. Au-dessus de ce faciès margino-littoral, le retour aux conditions marine était marqué par 2 à 3 m de calcaires compacts (B1c), puis bioclastiques (B1cg), particulièrement fossilifères à leur sommet (brachiopodes, échinides, huîtres, rudistes...), marquant le toit de B1. Depuis juin 2004, la carrière des Renardières a été presque totalement remblayée.

La coupe des Renardières présentait le passage de faciès margino-littoraux, dans l'unité A, à des faciès infralittoraux côtiers, voire marins francs, dans l'unité B. Dans l'unité A, les influences fluviales à fort hydrodynamisme et les faciès lagunaires étaient moins développés que dans la coupe de Puy-Puy, à l'exception des marnes lignitifères de la base de la série. À l'inverse, la sous-unité B1 était marquée par des influences marines beaucoup plus franches qu'elles ne le sont à Puy-Puy, et cela dès les faluns de B1, plus riches en exogyres et en échinodermes (astérides et échinides) aux Renardières.

3.2. Puy-Puy

La coupe de Puy-Puy (Fig. 2.2) est presque exclusivement développée dans les sables et argiles de l'unité A, affleurant sur 7–8 m de haut. La sous-unité carbonatée B1 n'est présente que sur environ 1 m d'épaisseur, avec un falun (B1cs-F) composé à plus de 90% de petites *Orbitolina conica* et comportant quelques huîtres *Rhynchostreon suborbiculatum*, *Ceratostreon flabellatum* et *Rastellum carinatum* [27,28]. La sous-unité A1 présente à la base de l'affleurement, sur près de 1 m d'épaisseur, des argiles feuilletées (A1sl-A) contenant quelques fragments de cuticules, puis une

succession de faisceaux sableux à stratifications obliques sur 2 à 3 m de hauteur (A1sl-S), dont les plus importantes ont de 1 à 1,5 m d'amplitude. La sous-unité A2, à litage horizontal dominant, comporte dans sa moitié inférieure une alternance (A2sm) de sables meubles, de bancs gréseux bioturbés (GB) et de niveaux décimétriques d'argiles feuilletées riches en empreintes végétales (P1 et P2), notamment d'angiospermes, mais très pauvres en cuticules. Le sommet de l'unité A se termine par des argiles feuilletées développées sur 2 à 3 m d'épaisseur (A2a), quasi dépourvues de macro- et méso-restes de végétaux, ceux-ci n'étant présents qu'à l'état de « poussière » dans les feuilletés argileux.

La coupe de Puy-Puy montre donc globalement, comme la précédente, le passage de faciès margino-littoraux internes (unité A) à des faciès infralittoraux plus ouverts (base de la sous-unité B1). Dans le détail, on peut distinguer, dans la série margino-littorale de l'unité A, des influences plus fluviales à fort hydrodynamisme (grands chenaux sableux de A1), des tendances lagunaires calmes (divers niveaux d'argiles feuilletées de A1 et A2) et des milieux de dépôt de plage sableuse protégée (grès à pistes et terriers verticaux de A2).

Il est à noter qu'à 800 m de Puy-Puy, l'ancienne carrière de Puysoteau (aujourd'hui largement remblayée) montrait dans les années 1980 la suite de la série locale, avec notamment l'ensemble des faciès carbonatés de la sous-unité B1 et la base de la sous-unité glauconieuse B2. Les faciès carbonatés de B1 étaient moins développés qu'aux Renardières et ne montraient que 3 à 4 m de calcaires, marneux, bioclastiques et assez peu fossilifères dans leur moitié inférieure et plus durs et encore plus pauvres en faune à leur sommet. Ces calcaires étaient remarquables aux Renardières par leur grande richesse et leur diversité en échinides marins francs [18], spatangues ou holastéroïdes (*Mecaster cenomanensis*, *Heteraster* sp., *Holaster* sp.). Parallèlement, les carbonates de Puysoteau étaient marqués par une abondance et une richesse plus faibles en échinides, avec la quasi-disparition des spatangues (à l'exception de la forme littorale *Periaster undulatus*) au profit des cassiduloïdes de faible profondeur (*Catopygus*).

4. Assemblage de vertébrés des Renardières

Les vertébrés du Cénomaniens inférieur du bassin de Tonnay-Charente sont relativement bien connus et pro-

viennent du lavage-tamisé d'un niveau particulier, la couche B1s (*sensu* Néraudeau et al. [19]) de la carrière des Renardières (Fig. 2.1). Ce niveau argilo-sableux a livré, sous-forme de microrestes, une riche faune (plus d'une quarantaine de taxons), composée principalement de sélaciens. Cet assemblage d'élastombrances a été étudié par Landemaine [13], avec alors la reconnaissance de 21 taxons et la description de trois nouveaux genres et sept nouvelles espèces. Par ailleurs, ce dernier a cité brièvement la présence de restes d'actinoptérygiens et de tétrapodes (chéloniens, crocodiliens, dinosaures, ophidiens). Par la suite, Buffetaut et Pouit [3] ont décrit quelques dents de crocodiles et de dinosaures provenant de ce site. Notons aussi que le gisement des Renardières (dit « Lussant » dans la littérature) a été mentionné à plusieurs reprises à propos des vertèbres de *Simoliophis rochebrunei* [3,7].

Ce niveau n'est désormais plus accessible, mais des récoltes effectuées ces dernières années par certains d'entre nous (D. Néraudeau et R. Vullo) offrent l'opportunité de préciser et de compléter les travaux énumérés ci-dessus.

Concernant les sélaciens, les interprétations et déterminations de Landemaine ont depuis été en partie discutées et reconsidérées [4,5,25]. C'est notamment le cas du genre « *Protohypolophites* » qu'il avait alors défini comme un batoïde nouveau et correspondant en fait à un requin hybodont (*Tribodus*) [4]. Quelques nouvelles formes ont également pu être mises en évidence, comme l'orectolobiforme *Cederstromia muelleri*. Quelques rares dents orales d'*Onchospristis dunklei* (associées aux dents rostrales ; Fig. 3.2) et de petites dents rostrales de Sclerorhynchidae indéterminé ont également été récoltées, identiques à celles provenant du Cénomaniens inférieur du gisement voisin d'Archingeay–Les Nouillers [30].

Parmi les restes d'actinoptérygiens, les dents broyeur-ses isolées de pycnodontiformes sont les plus abondantes, tout comme les petites dents pharyngiennes en forme de crochet (*Stephanodus* sp., ?pycnodontiformes). Les Enchodontidae et les Semionotidae sont également bien représentés.

Enfin, les restes de tétrapodes, bien que très fragmentaires et minoritaires au sein de l'assemblage, constituent néanmoins une faunule particulièrement intéressante. En effet, le niveau des Renardières a livré en relative abondance des vertèbres du serpent *Simoliophis rochebrunei* (Fig. 3.4). La qualité de ce matériel

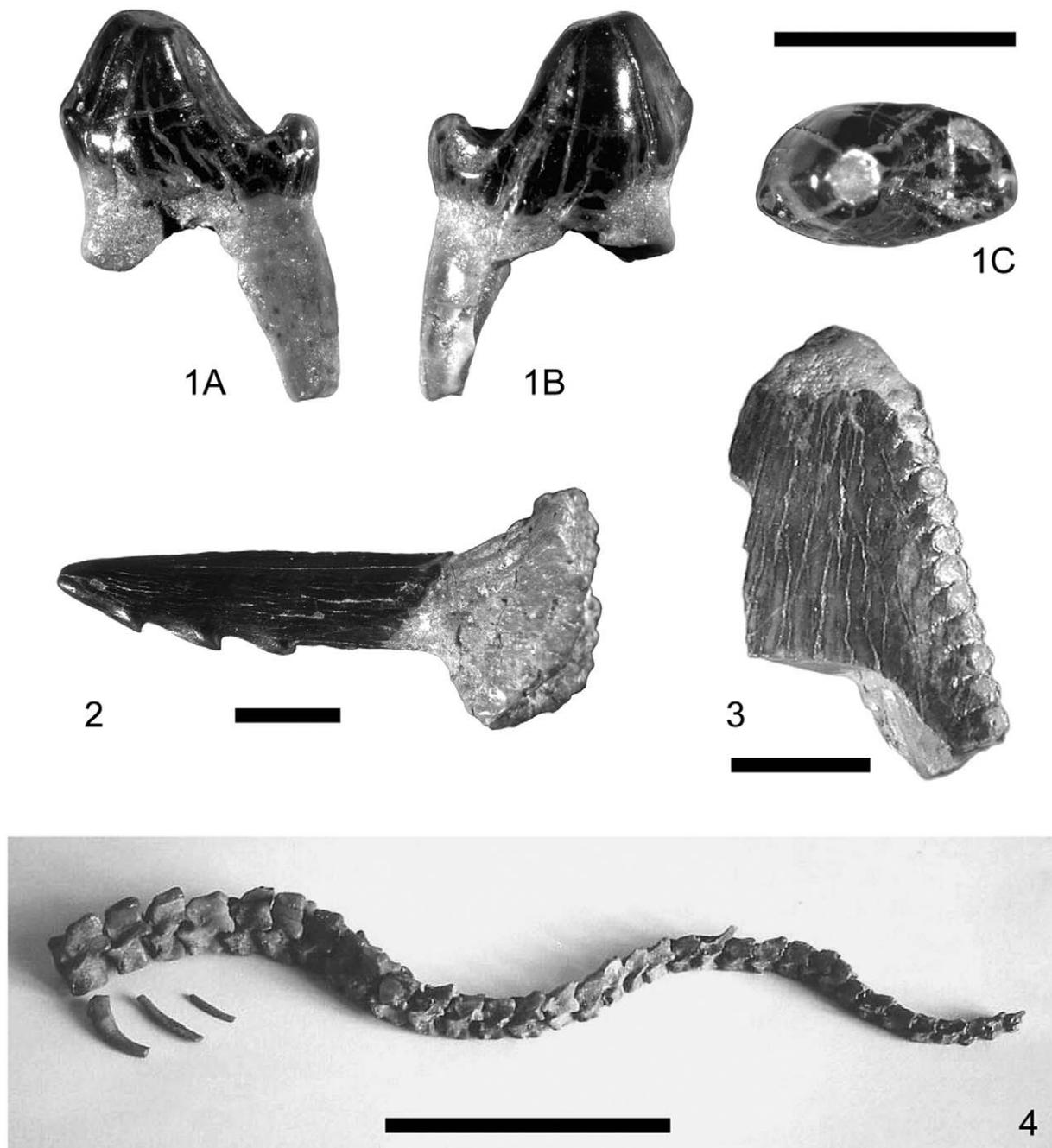


Fig. 3. Microrestes de vertébrés du Cénomanien inférieur des Renardières (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France). **1.** Mammalia indet., prémolaire : **A,** Vue linguale ; **B,** vue labiale ; **C,** vue occlusale. **2.** *Onchopristis dunklei*, dent rostrale. **3.** Theropoda indet., partie apicale d'une dent. **4.** *Simoliophis rochebrunei*, vertèbres et côtes, reconstitution composite. Barres d'échelle : 3 mm (**1A, 1B, 1C, 2, 3**) et 5 cm (**4**).

Fig. 3. Vertebrate microremains from the Lower Cenomanian of Les Renardières (Charente-Maritime, SW France): **1.** Mammalia, premolar : **A,** Lingual view ; **B,** labial view ; **C,** occlusal view. **2.** *Onchopristis dunklei*, rostral tooth. **3.** Theropoda, tooth apex. **4.** *Simoliophis rochebrunei*, vertebrae and ribs, composite reconstruction. Scale bars: 3 mm (**1A, 1B, 1C, 2, 3**) and 5 cm (**4**).

en fait une base de référence en vue de la redescription de ce taxon. Les chéloniens sont représentés par un pleurodire indéterminé (dont un pubis gauche attribuable à un ?Dortokidae), ainsi que par deux cryptodires (une forme indéterminée à carapace lisse, et une forme à carapace décorée attribuable à un ?Solemydidae). Aux restes d'archosaures décrits par Buffetaut et Pouit [3] peuvent s'ajouter quelques fragments plus complets de dents de dinosaures théropodes (Fig. 3.3), ainsi que quelques dents de ptérosaures Ornithocheiridae. Une dent de ce type a également été découverte dans le Cénomaniens inférieur de Fouras [31]. Notons aussi la présence de quelques dents plus ou moins complètes de plésiosaures. Enfin, une prémolaire (inférieure ?) de mammifère indéterminé a été récoltée (dimensions : hauteur totale, 4,9 mm ; longueur mésio-distale, 3,2 mm) (Fig. 3.1A–C). Cette dent, pouvant appartenir à une forme tribosphénique, présente une cuspidé (protoconide ?) relativement robuste, légèrement courbée et projetée vers l'avant. Celle-ci est munie d'une cupule mésio-basale (paraconide ?), et talonnée par une cuspidé distale réduite délimitant par ses tranchants un petit bassin. La branche radiculaire distale, aussi haute que la couronne, est préservée. Bien que n'autorisant aucune détermination plus précise, cette dent constitue la première occurrence d'un reste de mammifère dans le Cénomaniens européen. Elle atteste la présence, à cette époque, de ce groupe au sein des faunes de vertébrés ayant peuplé les environnements margino-littoraux nord-aquitains.

5. Assemblage de végétaux de Puy-Puy et des Renardières

Dans des études préliminaires des assemblages floristiques albo-cénomaniens de Charente-Maritime, Néraudeau et al. [20,21] et Gomez et al. [6,12] ont identifié divers taxons de ptéridophytes, de coniférales, de ginkgoales, de cycadales et d'angiospermes, provenant pour certains d'entre eux du gisement Albien terminal d'Archingeay–Les Nouillers et du gisement cénomaniens inférieur médian de Fouras.

À l'échelle des sablières de Tonnay-Charente, et plus précisément des carrières de Puy-Puy et des Renardières, se retrouve la totalité des taxons identifiés via les cuticules et les impressions foliaires. Les quatre taxons de bois fossile reconnus à Archingeay–Les Nouillers –

Agathoxylon, *Podocarpoxyton*, *Protocarpoxyton*, *Brachyoxyton* – ont été identifiés aux Renardières, mais seuls *Agathoxylon* et *Podocarpoxyton* ont été découverts à Puy-Puy [21,23].

En ce qui concerne les restes foliaires, les gisements de Puy-Puy et des Renardières montrent des préservations sensiblement différentes. Les argiles à plantes du Cénomaniens basal de Puy-Puy sont très riches en impressions foliaires (Figs. 4.1–12), mais quasi dépourvues de cuticules. En revanche, les argiles à plantes de l'Albien terminal des Renardières contiennent en abondance des compressions végétales avec des cuticules préservées, qui peuvent être d'assez grandes dimensions (plusieurs centimètres de longueur) (Figs. 4.13–20).

Deux autres différences paléobotaniques majeures opposent les argiles à plantes respectivement découvertes dans les deux gisements : le faciès cénomaniens basal de Puy-Puy est remarquable par l'abondance et la diversité des impressions foliaires d'angiospermes (par exemple, *Myrtophyllum* cf. *angustum*, Fig. 4.6), mais également par la présence d'empreintes de feuilles d'Araucariaceae (par exemple, *Dammaphyllum*, Fig. 4.4) et de Cupressaceae–Taxodiaceae (par exemple, *Glenrosa* sp., Figs. 4.15–16), et par l'absence de coniférales Cheirolepidiaceae de type *Frenelopsis*; le faciès albien terminal des Renardières est au contraire très riche en rameaux de *Frenelopsis* (Figs. 4.13–14), mais plus pauvre en restes d'angiospermes (par exemple, *Pseudoasterophyllites* cf. *cretaceus*, Figs. 4.19–20). Un point commun entre les deux faciès est la présence récurrente, dans les lits argileux, de feuilles d'autres coniférales (par exemple, *Geinitzia reichenbachii*, Fig. 2), de ptéridophytes (par exemple, *Osmunda cretacea*, Fig. 1), de ginkgoales (par exemple, *Nehvizdya andegavense*, Figs. 4.17–18), de cycadales (Fig. 4.16) et de bennettiales (par exemple, *Zamites* sp., Fig. 4.3).

6. Discussion paléoenvironnementale

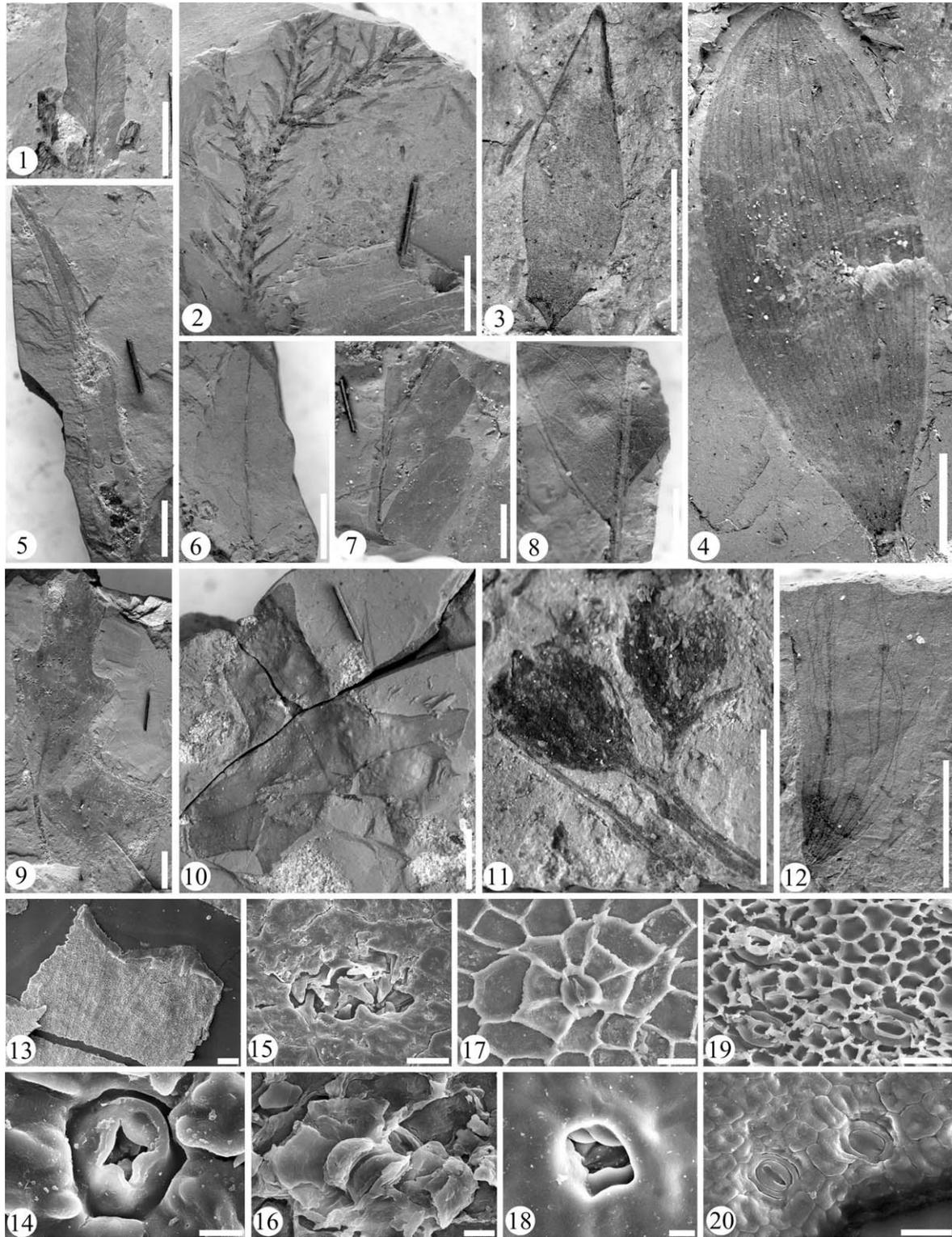
6.1. Milieux de dépôt

Les différences sédimentologiques et paléontologiques entre les deux séries sédimentaires évoquées précédemment révèlent que Puy-Puy correspondait à des milieux de dépôt plus internes que ceux des Renardières.

Les niveaux argileux à plantes sont rares dans la série des Renardières, où ils sont limités à la base de la sous-unité A1, marquant les tout premiers faciès transgressifs de l'Albien terminal sur le substratum jurassique. Les faciès lagunaires disparaissent ensuite totalement, les sables azoïques des sous-unités A1 et A2 passant aux faluns cénomaniens de B1 sans intercalation argileuse. En revanche, à Puy-Puy, la série margino-littorale de l'unité A se présente comme une alternance de sables estuariens et d'argiles lagunaires, dont au moins deux niveaux (P1 et P2) remarquables par leur macroflore, à la base du Cénomanien en A2. De plus, les seules argiles à plantes des Renardières contiennent en abondance des bois d'Araucariaceae et des feuilles de conifères Cheirolepidiaceae (*Frenelopsis alata*), ainsi qu'une grande quantité de résine fossile en coulées souvent automorphes (gouttes plurimillimétriques et coulées digitées pluricentimétriques), alors que les différentes argiles à plantes analysées à Puy-Puy sont dominées par les angiospermes et dépourvues d'ambre. La cheirolépidiacée *Frenelopsis alata* étant connue pour son caractère littoral, voire halophile [22], tandis que la diversité des angiospermes augmente loin des influences côtières, on peut donc opposer, dans l'unité A, des milieux de dépôt plutôt continentaux à Puy-Puy à des paléoenvironnements côtiers plus ouverts aux Renardières.

Cette opposition se prolonge dans la sous-unité carbonatée B1, la série marno-calcaire étant plus dilatée (6 à 8 m au lieu de 3 ou 4), plus riche et plus diversifiée en faune marine aux Renardières qu'elle ne l'est à Puy-Puy et dans son prolongement à Puyssteau. Les faluns basaux de Puy-Puy contiennent presque exclusivement de petites orbitolines et de rares exogyres, alors que les niveaux équivalents des Renardières sont beaucoup plus riches en exogyres, en bryozoaires et en échinodermes, tout en contenant de grandes orbitolines (*O. concava*) plutôt que des petites (*O. conica*). Il est à noter que les faluns de Puy-Puy sont dépourvus de microrestes de vertébrés, alors que les faluns contemporains des carrières d'Archingeay–Les Nouillers et de Cadeuil en ont livré de grandes quantités [30] et que ceux des Renardières en contiennent relativement peu (*Carcharias amonensis*, *Stephanodus* sp., Pycnodontidae). La grande richesse en dents et vertèbres peu ou pas usées des faluns d'Archingeay est probablement liée à une concentration dans un espace protégé de type mangrove, tandis qu'à Cadeuil les dents et vertèbres,

moins fréquentes, plus grosses et plus usées ou fragmentées, ont été transportées par les courants jusque dans les bioconstructions à rudistes et huîtres, où elles ont été piégées [30]. L'absence de microrestes de vertébrés à Puy-Puy (protégé) et leur faible abondance aux Renardières (ouvert) est donc étonnante, mais peut s'expliquer par la conjugaison de phénomènes de biocorrosion, reconnue comme très fréquente sur les dents de poissons créacés [26], de fragmentation et d'usure, de diagenèse et de dissolution, ou tout simplement par une trop faible densité de peuplement par les poissons et les reptiles du secteur concerné. Les analyses préliminaires menées à ce jour ne permettent pas de trancher. Quant aux sables et microconglomérats à vertébrés de la partie médiane de la sous-unité B1 des Renardières, ils constituent un faciès exceptionnel qui n'a d'équivalent dans aucune autre coupe. En effet, alors qu'aux Renardières ce niveau est marqué par un granoclassement qui va de sables et graviers à vertébrés, à la base, à des sables argileux puis à des argiles glauconieuses, au sommet, dans les autres sites ne sont présentes que des argiles vertes dépourvues de vertébrés, tel le niveau B1gl d'Archingeay–Les Nouillers [21]. Trouver cette concentration de restes de vertébrés en B1, alors que la sous-unité est globalement infralittorale côtière, n'est pas étonnant, dans la mesure où les microrestes correspondent essentiellement à des sélaciens et des actinoptérygiens marins et des reptiles margino-littoraux aquatiques ou amphibies (tortues, crocodiles, serpents). Sur les nombreuses tonnes de sédiments qui ont été tamisées aux Renardières par deux générations d'amateurs, d'étudiants et de chercheurs universitaires (dont D. Dutheil, O. Landemaine, D. Néraudeau, D. Pouit, R. Vullo), seuls quelques fragments de dents de dinosaures et de ptérosaures ont été trouvés, ainsi qu'une unique dent de mammifère ; la part des restes de tétrapodes terrestres est donc infime par rapport aux centaines de milliers de dents de poissons récoltées par l'ensemble des fouilleurs. De plus, ce faciès à vertébrés contient en abondance des organismes marins non roulés, comme les échinides *Catopygus*, *Coenholectypus*, *Hyposalenia* et *Mecaster*, qui témoignent d'un dépôt sous apports marins francs, en contexte probablement infralittoral (sables à vertébrés) avant de devenir plus confiné, en milieu margino-littoral (argiles vertes azoïques). Enfin, Vullo [29], dans le cadre d'un mémoire de recherche sur les faciès à vertébrés du Cénomanien charentais, a obtenu trois analy-



ses isotopiques sur des fragments de carapace de tortues provenant des Renardières. Deux fragments non ornés, attribués à des chéloniens indéterminés, ont fourni des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ (‰SMOW) de 19,9 et 19,5, tandis que le dernier fragment, issu d'un Solemydidae, correspond à une valeur de 20,8. En appliquant l'équation de Barrick et al. [2] ($\delta^{18}\text{O}_{\text{eau}} = 1,01 \delta^{18}\text{O}_{\text{PO4-tortue}} - 22,3$), ces valeurs traduisent un $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau du milieu de vie de ces tortues compris entre $-1,3\text{‰}$ pour le Solemydidae et $-2,4\text{‰}$ pour les Chéloniens indéterminés. Ces valeurs indiqueraient donc, à condition que ces formes entrent bien dans la droite de régression établie par Barrick et al. [2], un biotope marin à saumâtre. Ceci va à l'encontre de l'écologie supposée des Solemydidae, considérés comme des formes continentales strictes, vivant dans ou à proximité de zones dulçaquicoles peu profondes [9]. En revanche, en intégrant dans l'équation de Longinelli et Nuti [14] [T (°C) = 111,4 –

$4,3(\delta^{18}\text{O}_{\text{PO4}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{eau}})$] les données physiologiques observées sur des analogues actuels (fractionnement eau corporelle/eau ambiante et température de dépôt de l'os de la carapace), les valeurs (plus faibles) penchent alors nettement plus pour un milieu dulçaquicole. Ces divergences de résultats illustrent les problèmes liés à de telles analyses, des incertitudes existant à la fois sur la détermination, la paléoécologie, la paléophysologie, la diagenèse ou encore l'autochtonie des taxons et du type de restes étudiés.

6.2. Contexte paléoclimatique

Néraudeau et Moreau [18], puis Néraudeau et al. [19] ont montré que le Cénomaniens basal B1 des Renardières avait enregistré la colonisation du Nord de l'Aquitaine par des échinides typiquement méditerranéothysiens, voire nord-africains (*Archiacia*, *Mecaster*).

Fig. 4. Micro- et macrorestes végétaux de l'Albien terminal et du Cénomaniens basal de Tonny-Charente (Charente-Maritime, SO France) : 1. Ptéridophyte – cf. *Osmunda cretacea*, fragment d'une pinnule. Puy-Puy, Cénomaniens basal. 2. Coniférale – *Geinitzia reichenbachii*, axe portant des feuilles disposées en spirale. Puy-Puy, Cénomaniens basal. 3. Bennettitale – *Zamites* sp., pinnule isolée. Puy-Puy, Cénomaniens basal. 4. Coniférale Araucariaceae – cf. *Dammaphyllum*, feuille isolée. Puy-Puy, Cénomaniens basal. 5. Angiosperme – *Myrtophyllum* cf. *angustum*, feuille de dicotylédone. Puy-Puy, Cénomaniens basal. 6. Angiosperme – Fragment de feuille de dicotylédone type 6 (cf. *Debeya coriacea*). Puy-Puy, Cénomaniens basal. 7. Angiosperme – Fragment de feuille de dicotylédone type 7 (cf. *Grevillea dvoraki*). Puy-Puy, Cénomaniens basal. 8. Angiosperme – Fragment de feuille de dicotylédone type 5. Puy-Puy, Cénomaniens basal. 9. Angiosperme – Fragment de feuille de dicotylédone type 8. Puy-Puy, Cénomaniens basal. 10. Angiosperme – Fragment de feuille de dicotylédone type 9. Puy-Puy, Cénomaniens basal. 11. Angiosperme – Fleurs. Puy-Puy, Cénomaniens basal. 12. Angiosperme – Graine ailée. Puy-Puy, Cénomaniens basal. 13. Coniférale Cheirolepidiaceae – Apex d'un entre-nœud, avec feuilles de *Frenelopsis alata* en vue interne et en microscopie électronique à balayage. Les Renardières, Albien terminal. 14. Coniférale Cheirolepidiaceae – Appareil stomatique de *Frenelopsis alata* en vue externe, avec quatre papilles externes et deux-trois papilles internes visibles. Les Renardières, Albien terminal. 15. Coniférale Cupressaceae–Taxodiaceae – crypte stomatique de *Glenrosa* sp. en vue externe. Les Renardières, Albien terminal. 16. Cycadale – Appareil stomatique en vue interne. Les Renardières, Albien terminal. 17. Ginkgoale – *Nehvizdya andegavense*, appareil stomatique en vue interne. Les Renardières, Albien terminal. 18. Ginkgoale – *Nehvizdya andegavense*, appareil stomatique en vue externe. Les Renardières, Albien terminal. 19. Angiosperme – *Pseudoasterophyllites* cf. *cretaceus*, appareil stomatique en vue interne. Les Renardières, Albien terminal. 20. Angiosperme – *Pseudoasterophyllites* cf. *cretaceus*, appareil stomatique en vue externe. Les Renardières, Albien terminal. Barres d'échelle : 1 cm (1–12) ; 300 μm (13) ; 30 μm (15, 17, 19, 20) et 10 μm (14, 16, 18).

Fig. 4. Micro- and macroremains of plants from the Uppermost Albian and the Lower Cenomanian from Tonny-Charente (Charente-Maritime, southwestern France). 1. Pteridophyte – cf. *Osmunda cretacea*, fragment of a pinnule. Puy-Puy, Lower Cenomanian. 2. Coniferale – *Geinitzia reichenbachii*, axis bearing spirally arranged leaves. Puy-Puy, Lower Cenomanian. 3. Bennettitale – *Zamites* sp., isolated pinnule. Puy-Puy, Lower Cenomanian. 4. Coniferale Araucariaceae – cf. *Dammaphyllum*, isolated leaf. Puy-Puy, Lower Cenomanian. 5. Angiosperm – *Myrtophyllum* cf. *angustum*, dicot leaf. Puy-Puy, Lower Cenomanian. 6. Angiosperm – Fragment of dicot leaf type 6 (cf. *Debeya coriacea*). Puy-Puy, Lower Cenomanian. 7. Angiosperm – Fragment of dicot leaf type 7 (cf. *Grevillea dvoraki*). Puy-Puy, Lower Cenomanian. 8. Angiosperm – Fragment of dicot leaf type 5. Puy-Puy, Lower Cenomanian. 9. Angiosperm – Fragment of dicot leaf type 8. Puy-Puy, Lower Cenomanian. 10. Angiosperm – Fragment of dicot leaf type 9. Puy-Puy, Lower Cenomanian. 11. Angiosperm – Flowers. Puy-Puy, Lower Cenomanian. 12. Angiosperm – Winged seed. Puy-Puy, Lower Cenomanian. 13. Coniferale Cheirolepidiaceae – Apical part of the internode of *Frenelopsis alata* with leaves in internal view and under the scanning electron microscope. Les Renardières, Uppermost Albian. 14. Coniferale Cheirolepidiaceae – Stomatal of *Frenelopsis alata* in external view with 4 outer papillae and 2–3 inner papillae visible. Les Renardières, Uppermost Albian. 15. Coniferale Cupressaceae–Taxodiaceae – Stomatal crypt of *Glenrosa* sp. nov. in external view. Les Renardières, Uppermost Albian. 16. Cycadale – Stomatal apparatus of cycadale in internal view. Les Renardières, Uppermost Albian. 17. Ginkgoale – *Nehvizdya andegavense*, stomatal apparatus in internal view. Les Renardières, Uppermost Albian. 18. Ginkgoale – *Nehvizdya andegavense*, stomatal apparatus in external view. Les Renardières, Uppermost Albian. 19. Angiosperm – *Pseudoasterophyllites* cf. *cretaceus*, stomatal apparatus in internal view. Les Renardières, Uppermost Albian. 20. Angiosperm – *Pseudoasterophyllites* cf. *cretaceus*, stomatal apparatus in external view. Les Renardières, Uppermost Albian. Scale bars: 1 cm (1–12); 300 μm (13); 30 μm (15, 17, 19, 20) and 10 μm (14, 16, 18).

Cet enregistrement d'un moment chaud, subtropical, au Cénomaniens inférieur, contraste, selon ces auteurs, avec le Cénomaniens final, marqué par la descente en Aquitaine septentrionale d'échinides typiquement nord-européens (*Bolbaster*, *Discoïdes*, *Leymeriaster*), plus tempérés que subtropicaux. Plus récemment, Pucéat et al. [24] ont relativisé cette tendance à partir d'une étude de l'évolution subtropicale de la température des océans au cours du Crétacé, basée sur des analyses du $\delta^{18}\text{O}$ de dents de poissons. Ils ont d'ailleurs analysé une dent de requin *Carcharias amonensis* provenant du micro-conglomérat à vertébrés des Renardières, qu'ils ont attribuée par erreur au Cénomaniens supérieur, alors que le gisement est du Cénomaniens basal (faciès à *Orbitolina concava*). Les valeurs du $\delta^{18}\text{O}$ (‰SMOW) et de la température qu'ils ont calculées à partir de cette dent étaient respectivement de 19,5 et 23,6 °C (avec $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau-mer}} = -1\text{‰}$). Les analyses qu'ils ont réalisées par ailleurs sur des dents de poissons du Cénomaniens supérieur basal de France (zone à *Guerangeri*) donnaient des valeurs du $\delta^{18}\text{O}$ et de la température respectivement de l'ordre de 19,3 et 24,5 °C, c'est-à-dire sans différence significative par rapport aux valeurs du Cénomaniens basal des Renardières. Un phénomène, peu pris en compte jusqu'à présent en biogéochimie fossile, peut expliquer la variabilité ou les contradictions des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ et des paléotempératures qui en sont déduites, produites par différents auteurs : il s'agit de la « paléosaisonnalité ». Ainsi, Videt [27], à partir d'analyses isotopiques de $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$ réalisées, strie de croissance par strie de croissance, sur des coquilles d'huîtres *Pycnodonte biauriculata* et *Ceratostreon flabellatum* du Cénomaniens des Charentes, a mis en évidence une saisonnalité à cette époque. Il a ainsi déterminé des variations de température allant de 24,8 °C pour les saisons les moins chaudes à 33,2 °C pour les plus chaudes. Enfin, la paléobotanique apporte également des éléments de discussion sur le plan paléoclimatique. Gomez et al. [10] ont montré que les conifères *Frenelopsis* du Crétacé inférieur d'Espagne présentaient des structures stomatiques typiques de plantes xérophi-les : feuilles très petites, sillons intercellulaires et petites papilles rondes en surface, cuticule épaisse, appareils stomatiques protégés. Ces structures ont été retrouvées, selon les cas, sur les conifères *Frenelopsis* ou *Glenrosa* de l'Albien terminal et du Cénomaniens basal du bassin de Tonnay-Charente [11,12] et marquent une aridité et/ou une exposition aux embruns, au moins saisonnière.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier Mme Giraud, propriétaire de la carrière des Renardières, qui en a laissé libre accès aux paléontologues pendant de nombreuses années et a ainsi permis à plusieurs publications et thèses de voir le jour. Est remerciée pour la même raison l'entreprise Clion, qui exploite la carrière de Puy-Puy. Nos remerciements s'adressent également à F. de Laparent de Broin et E. Gheerbrandt pour leur aide à la détermination des microrestes de chéloniens et de mammifères, à F. Martineau pour les analyses géochimiques, ainsi qu'à toutes les personnes qui nous ont confié leur matériel pour étude : P. Bénéfice, D. Dutheil, T. Guenne, M. Pétraud. Enfin, les auteurs remercient Ronan Allain et Jean Dejax (MNHN) pour leur lecture critique du manuscrit. Cet article est une contribution aux projets ECLIPSE I & II sur le Crétacé et au projet IFB *Interactions biodiversité végétale–changements globaux à la transition Crétacé inférieur–supérieur d'Europe occidentale*.

Références

- [1] H. Arnaud, Mémoire sur le terrain crétacé du Sud-Ouest de la France, Mém. Soc. géol. France 10 (1877) 1–110.
- [2] R.E. Barrick, A.G. Fischer, W.J. Showers, Oxygen isotopes from turtle bone: application for terrestrial paleoclimates?, *Palaios* 14 (1999) 186–191.
- [3] E. Buffetaut, D. Pouit, Restes de dinosaures et de crocodiliens dans le Crétacé supérieur du Centre-Ouest de la France, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIa 319 (1994) 253–259.
- [4] H. Cappetta, Nouveaux Rhinobatoidei (Neoselachii, Rajiformes) à denture spécialisée du Maastrichtien du Maroc. Remarques sur l'évolution dentaire des Rajiformes et des Myliobatiformes, *N. Jahrb. Geol. Paläontol. Abh.* 187 (1992) 31–52.
- [5] H. Cappetta, G.R. Case, Additions aux faunes de sélaciens du Crétacé du Texas (Albien supérieur–Campanien), *Palaeo Ichthyologica* 9 (1999) 5–111.
- [6] C. Coiffard, B. Gomez, F. Thévenard, A. Nel, Application de la méthode de parcimonie de Wagner à l'étude synécologique de flores de l'Albien et du Cénomaniens d'Europe, *Ann. Paléontol.* 90 (2004) 175–186.
- [7] G. Cuny, J.-J. Jaeger, M. Mahboubi, J.-C. Rage, Les plus anciens Serpents (Reptilia, Squamata) connus. Mise au point sur l'âge géologique des Serpents de la partie moyenne du Crétacé, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II 311 (1990) 1267–1272.
- [8] V. De Buffrénil, J.-C. Rage, La « pachyostose » vertébrale de *Simoliophis* (Reptilia, Squamata) : données comparatives et considérations fonctionnelles, *Ann. Paléontol.* 79 (1993) 315–335.

- [9] F. De Lapparent de Broin, X. Murelaga, Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula), *Est. Mus. Cienc. Nat. Alava* 14 (Núm. Espec. 1) (1999) 135–211.
- [10] B. Gomez, C. Martin-Closas, G. Barale, N. Solé de Porta, F. Thévenard, G. Guignard, *Frenelopsis* (Coniferales: Cheirolepidiaceae) and related male organ genera from the Lower Cretaceous of Spain, *Palaeontology* 45 (5) (2002) 997–1036.
- [11] B. Gomez, F. Thévenard, V. Perrichot, V. Daviero-Gomez, D. Néraudeau, Le conifère *Glenrosa* dans l'Albien-Cénomaniens de Charentes : marqueur d'un climat à saison sèche, in: Actes du colloque « Environnement et Climat du Passé : Histoire et Évolution », octobre 2002, Paris, 2002, p. 70.
- [12] B. Gomez, V. Daviero-Gomez, V. Perrichot, F. Thévenard, C. Coiffard, M. Philippe, et al., Assemblages floristiques de l'Albien-Cénomaniens de Charente-Maritime (SO France), *Ann. Paléontol.* 90 (2004) 147–159.
- [13] O. Landemaine, Sélaciens nouveaux du Crétacé supérieur du Sud-Ouest de la France. Quelques apports à la systématique des élasmobranches, *Soc. Amicale Géol. Amateurs, MNHN, Paris* 1 (1991) 1–45.
- [14] A. Longinelli, S. Nuti, Revised phosphate-water isotopic temperature scale, *Earth Planet. Sci. Lett.* 20 (1973) 373–376.
- [15] P. Moreau, Cadre stratigraphique et rythmes sédimentaires du Cénomaniens nord-aquitain (région de Rochefort), *Bull. Soc. géol. France* 18 (1976) 747–755.
- [16] P. Moreau, La transgression cénomaniens 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'État, université de Poitiers, 1993, 505 p.
- [17] P. Moreau, La transgression cénomaniens sur la marge septentrionale du bassin de l'Aquitaine (Charentes), flanc nord du synclinal de Saintes et Angoumois. Modalités d'une invasion marine, aspects stratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. III. Paléontologie stratigraphique et biochronologique. Paléogéographie et structure, thèse d'État, université de Poitiers, 1993, 322 p.
- [18] D. Néraudeau, P. Moreau, Paléoécologie et paléobiogéographie des faunes d'échinides du Cénomaniens nord-aquitain (Charente-Maritime, France), *Geobios* 22 (3) (1989) 293–324.
- [19] D. Néraudeau, J. Thierry, P. Moreau, Variation in echinoid biodiversity during the Cenomanian–Early Turonian transgressive episode in Charentes (France), *Bull. Soc. géol. France* 168 (1) (1997) 51–61.
- [20] D. Néraudeau, R. Allain, V. Perrichot, B. Videt, F. de Lapparent de Broin, F. Guillocheau, M. Philippe, J.-C. Rage, R. Vullo, Découverte d'un dépôt paralique à bois fossiles, ambre insectifère et restes d'Iguanodontidae (Dinosauria, Ornithopoda) dans le Cénomaniens inférieur de Fouras (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France), *C. R. Palevol* 2 (2003) 221–230.
- [21] D. Néraudeau, V. Perrichot, J. Dejax, E. Masure, A. Nel, M. Philippe, P. Moreau, F. Guillocheau, T. Guyot, Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable): Archingey (Charente-Maritime, France), *Geobios* 35 (2002) 233–240.
- [22] T.T. Nguyen Tu, H. Bocherens, A. Mariotti, F. Baudin, D. Pons, J. Broutin, S. Derenne, C. Largeau, Ecological distribution of Cenomanian terrestrial plants based on $^{13}C/^{12}C$ ratios, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 145 (1999) 79–93.
- [23] V. Perrichot, Environnements paraliques à ambre et à végétaux du Crétacé nord-aquitain (Charentes, Sud-Ouest de la France), thèse, université Rennes-1, 2003, 295 p. (inédit).
- [24] E. Pucéat, C. Lécuyer, S.M.F. Sheppard, G. Dromart, S. Reboulet, P. Grandjean, Thermal evolution of Cretaceous Tethyan marine waters inferred from isotope composition of fish tooth enamels, *Paleoceanography* 18 (2) (2003) 1–12.
- [25] M. Siverson, Revision of *Cretorectolobus* (Neoselachii) and description of *Cederstroemia* n. gen., a Cretaceous carpet shark (Orectolobiformes) with a cutting dentition, *J. Paleontol.* 69 (1995) 974–979.
- [26] C.J. Underwood, S.F. Mitchell, C.J. Veltkamp, Microborings in Mid-Cretaceous fish teeth, *Proc. Yorkshire Geol. Soc.* 52 (3) (1999) 269–274.
- [27] B. Videt, Dynamique des paléoenvironnements à huîtres du Crétacé supérieur nord-aquitain (SO France) et du Miocène andalou (SE Espagne) : biodiversité, analyse séquentielle, biogéochimie, *Mém. Géosci. Rennes* 108 (2004) 1–284.
- [28] B. Videt, D. Néraudeau, Variabilité et hétérochronies chez l'exogyre *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck, 1801) (Bivalvia: Ostreidae: Gryphaeidae) du Cénomaniens et du Turonien inférieur des Charentes (SW France), *C. R. Palevol* 2 (2003) 563–576.
- [29] R. Vullo, Les vertébrés du Cénomaniens des Charentes (France) : biostratigraphie, taphonomie et paléoécologie, implications paléoenvironnementales. DEA, université Rennes-1, 2002, 43 p. (inédit).
- [30] R. Vullo, D. Néraudeau, B. Videt, Un faciès de type falun dans le Cénomaniens basal de Charente-Maritime (France), *Ann. Paléontol.* 89 (2003) 171–189.
- [31] R. Vullo, D. Néraudeau, R. Allain, H. Cappetta, Un nouveau gisement à microrestes de vertébrés continentaux et littoraux dans le Cénomaniens inférieur de Fouras (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France), *C. R. Palevol* 4 (2005).