



Bulletin
de la

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON



Une accumulation de plantes fossiles témoin d'un habitat méso-xérophytique du Carbonifère tardif à Vaulnaveys-le-Bas en Isère (France)

Didier Rastel¹, Alexis Rastier², Matias Delfosse-Allain¹, Bruno Vallois¹, Aurélien Jouve³, Claudie Durand¹.

¹ Muséum d'Histoire Naturelle de Grenoble, 2 Rue de Dolomieu, F-38000 Grenoble - d.rastel@wanadoo.fr

² 163 allée du Clos-Devant, F-74470 Lullin

³ 169 chemin du Parc Serviantin, F-38330 Biviers.

Résumé. – Une flore fossile composée de *Cordaites* (60%), *Lesleya* (15%), *Dicranophyllum* (5%), Sphénophytes (6%), Filicophytes (6%), Lépidophytes (6%) et Ptéridospermés (2%) a été mise en évidence au sein d'un dépôt du Carbonifère tardif isérois à Vaulnaveys-le-Bas, Isère, France. Il s'agit d'une composition témoin d'une adaptation à des conditions climatiques plus sèches, aux précipitations plus saisonnières que le reste du gisement. Les Lépidophytes ne sont représentés que par l'espèce *Sigillaria brardii*, indiquée comme adaptée à des conditions moins humides que les autres Lépidophytes. Alors que l'ensemble du site est composé d'une flore mixte à dominante de plantes de milieu tropical humide, cette découverte, si elle est confirmée sur une plus grande échelle, est un exemple de la distribution hétérogène des flores dans les bassins sédimentaires carbonifères selon le modèle climatique.

Mots-clés. – Flore méso-xérophytique, Carbonifère tardif, Alpes françaises.

An accumulation of fossil plants from a Late Carboniferous meso-xerophytic habitat at Vaulnaveys-le-Bas in Isère (France)

Abstract. – A fossil flora composed of *Cordaites* (60%), *Lesleya* (15%), *Dicranophyllum* (5%), Sphenophytes (6%), Filicophytes (6%), Lepidophytes (6%) and Pteridosperms (2%) was collected in a Late Carboniferous deposit of French Alps, at Vaulnaveys-le-Bas, Isère, France. This composition is observed in water stressed environments. Lepidophytes are represented only by the *Sigillaria* species *Sigillaria brardii* which would be a species more adapted to drier conditions.

While the whole site is composed of a mixed predominantly humid flora, this discovery, if confirmed on a larger scale, is an example of the heterogenous distribution of floras in Carboniferous sedimentary basins according to the climate model.

Key words. – Water-stressed flora, dry-land, Late Carboniferous, French Alps.

INTRODUCTION

Le climat de la Pangée vers la fin du Paléozoïque aux latitudes tropicales (au sens de BASHFORTH *et al.*, 2021) tend, et ce depuis le début du Carbonifère, vers une aridité progressive avec son acmé au Permien. Cette tendance n'est pas continue mais faite de cycles alternant aux extrêmes un climat per-humide à semi-aride (DiMICHELE *et al.*, 2020 ; BASHFORTH *et al.*, 2021). Sa traduction est, selon le modèle climatique (voir DiMICHELE *et al.*, 2020 pour une revue), sur le plan floristique au Pennsylvanien, au sein des bassins sédimentaires, un probable mouvement alternatif fait d'expansion de flores méso-xérophytiques à xérophytiques lors de précipitations saisonnières ou minimales puis leur contraction, mais pas leur disparition, lors de périodes humides. Lors de ces dernières, s'étendent alors des flores qui jusqu'à récemment étaient l'image du Carbonifère, à l'origine des dépôts tourbeux, et représentées par un milieu forestier les pieds dans l'eau peuplé, en ce qui concerne les formes arborescentes,

principalement de Lycophytes et de Sphénophytes (FALCON-LANG & DiMICHELE, 2010 ; LOOY *et al.*, 2014, DiMICHELE *et al.*, 2020) et parfois à dominance de Cordaites arbustives. Les durées respectives de la prédominance des flores de milieux humides ou plus secs sont encore l'objet de discussions (BASHFORTH *et al.*, 2021). Le biais de présentation des flores dans la littérature initiale et de la reconnaissance tardive de l'importance des flores adaptées à un environnement moins humide est lié à leur moindre prévalence dans les collections muséales du fait de collectes presque exclusives dans les zones d'intérêt économique (industrie du charbon) et aussi à un processus taphonomique plus défavorable.

Les restes de plantes collectés sur le site du Carbonifère tardif de Vaulnaveys-le-Bas (VLB) en Isère représentent une flore mixte à prédominance d'éléments de zone tropicale humide avec quelques éléments, rares, qui caractériseraient des milieux plus secs, comme c'est habituellement le cas pour les autres bassins varisques. La flore serait située au sein et en marge d'un bassin fluvio-lacustre intramontagneux (RASTEL *et al.*, 2020). C'était un bassin à faible épaisseur stratigraphique (SARROT-REYNAULD DE CRESSENEUIL, 1961). Ce caractère expliquerait qu'il reste dans l'ombre des autres grands bassins westphalo-stéphanien (THOMAS & CLEAL, 2017).

Une couche sédimentaire fossilifère dans la même série stratigraphique paraît contenir une plus grande abondance des plantes considérées comme marqueurs des milieux méso-xérophytiques telles que *Lesleya*, *Dicranophyllales* et Cordaites. Elle a fait l'objet de prélèvements localisés (RASTEL *et al.*, 2019). Les exemples de ce type de milieux étant peu fréquents, l'objectif de cet article est d'en faire un inventaire.

GÉOLOGIE

Très brièvement (pour le détail et la cartographie se reporter à RASTEL *et al.*, 2020), le site de VLB est une partie de l'accumulation de sédiments entre -305 et -304 millions d'années, dans un bassin considéré comme limnique, au sein ou à proximité des reliefs hercyniens. Ce bassin a une composante houillère, productive, d'âge stéphanien exploitée jusqu'en 1997. Les sédiments fossiles de VLB sont comparables aux affleurements dits de « La Faurie » bien identifiés sous l'assise productive et d'âge Westphalien D (HAUDOUR & SARROT-REYNAULD DE CRESSENEUIL, 1956 ; SARROT-REYNAULD DE CRESSENEUIL, 1961). Ayant subi principalement la tectonique alpine, les accumulations, au Carbonifère, se sont fragmentées et se retrouvent affleurantes au sein du massif cristallophyllien de Belledonne. Le site de VLB, ne contenant aucun dépôt de charbon en est à ce jour un des plus riches en fossiles. La zone concernant cet article est située entre 25 m et 27 m sur la colonne stratigraphique (Figure 1).

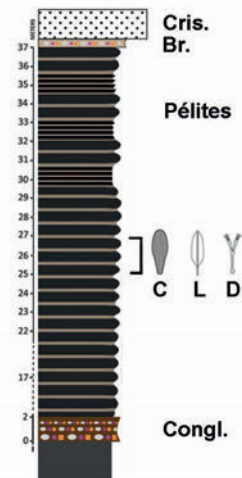


Figure 1. Coupe stratigraphique du gisement de Vaulnaveys-le-Bas avec indication de la zone concernée par cet article. Cris. : roches cristallophylliennes ; Br. : brèche ; Congl. : conglomérat ; C : *Cordaites* ; L : *Lesleya* ; D : *Dicranophyllum*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel

La couche concernée a fait l'objet de collectes sporadiques de 2015 à 2018 et d'une nouvelle campagne de collectes, à l'automne 2021. Les blocs sont faits de schistes durs et compacts d'une argile gris clair à gris foncé, riche en matière organique, à grains fins pour les couches fossilifères, alternant avec des couches de grains plus grossiers de manière rythmique. Les blocs se fragmentent le plus souvent dans un plan aléatoire. Tous les blocs examinés n'ont pas fait l'objet, du fait de leur taille, d'une collecte mais sont, soit laissés sur le terrain, soit débités en plus petits fragments à la recherche d'espèces plus rares.

Méthodes

Il s'agissait de l'étude de la composition de la flore par le calcul d'une fréquence de taxons au plus proche de l'espèce. Les blocs sélectionnés pour l'analyse de la fréquence des taxons devaient faire au minimum 100 cm² avec au minimum une dimension de 100 × 100 mm pour limiter le risque de compter deux fois le même spécimen. Seule une des deux faces d'un bloc séparé a fait l'objet du décompte. Les gros blocs furent examinés sur place, uniquement brossés avant examen. Les blocs plus petits furent emportés, lavés manuellement à l'eau claire avant examen en condition humide puis sèche ; aucune autre préparation des spécimens ne fut nécessaire.

Le comptage intervenait sur un bloc à partir du moment où au moins un taxon était identifiable. Ce comptage (présence d'un ou plusieurs mêmes taxons par bloc = 1, absence = 0) était basé sur la segmentation suivante des taxons établie en fonction de l'état de préservation généralement mauvais et donc n'ayant pas le même rang taxonomique : *Cordaites*, *Lesleya*, *Dicranophyllum*, Sphénophytes, Lépidophytes, Fillicales (fougères vraies) ou Ptéridospermales (fougères dites à graine). Les axes trouvés ne permettaient pas de séparer ceux des fougères de ceux des Ptéridospermales : ils ont été comptabilisés à 0,5 dans chacune des catégories. Les résultats ont été exprimés en % relatif de chaque taxon. Seuls les spécimens ou blocs les plus remarquables ont été déposés au Muséum d'Histoire Naturelle de Grenoble.

L'examen des spécimens était effectué sur le terrain à la loupe 2,5× (Schweizer Tech-Line) et, en laboratoire, sous loupe binoculaire NIKON 800W ; ils ont été photographiés secs ou baignés dans l'éthanol isopropyl (pour renforcer le contraste et certains détails), en utilisant un appareil Nikon D-70 équipé d'un objectif macro de 50 mm de focale et piloté par le logiciel Cameracontrol 2.

Les images ont été montées en planches sous Adobe PhotoshopCC.

RÉSULTATS

Fréquence

Sur 350 blocs collectés, 96 faces ont été comptabilisées représentant une surface totale de sédiment de 5.8 m². Les blocs ont une surface de 0,06 ± 0,08 m² (moyenne, déviation standard), fourchette de 0.012 à 0.71 m². L'épaisseur moyenne, d'évaluation cependant difficile, est autour de 30 mm. 170 taxons ont été comptabilisés avec un nombre moyen de taxons par blocs de 1.8, avec des extrêmes de 1 à 4 (Figure 2).

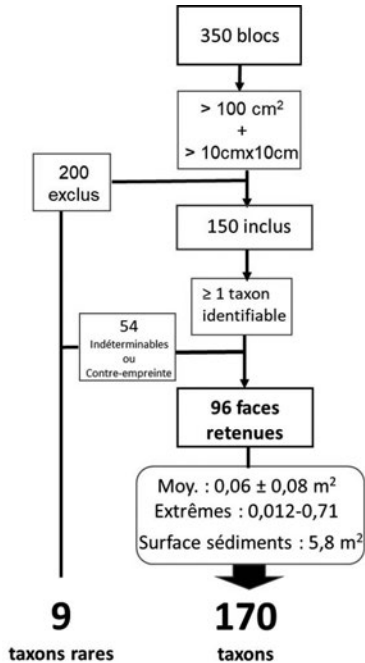


Figure 2. Organigramme des collectes. 350 blocs ont été extraits de la couche étudiée dont 150, de plus de 10 cm de côté pour éviter de compter en double les fragments de gros blocs, furent conservés pour analyse. Les blocs « éliminés » furent cependant fragmentés à la recherche de taxons rares. Sur les 150 blocs, seuls ceux qui avaient au moins un taxon identifiable, soit 96 blocs, furent retenus pour analyse et une seule de leur face étudiée pour ne pas comptabiliser deux fois le même taxon.

La fréquence relative des taxons est de 0,60 pour *Cordaïtes*, 0,15 pour *Lesleya*, 0,06 pour les Filicophytes, 0,05 pour *Dicranophyllum*, 0,02 pour les Ptéridospermes, 0,06 pour les Sphénophytes et 0,06 pour les Lépidophytes.

Sur un plan général

Les plantes sont représentées par des organes isolés fragmentaires, de taille variable, le plus souvent des feuilles, se présentant à plat (Tableau I). Les spécimens n'ont pas d'orientation préférentielle sur les blocs. Ils sont interprétés comme le résultat d'une accumulation allochtone (au sens de BATEMAN, 1991).

Taxon	Feuille	Tige-tronc	Racine	Fertile
<i>Cordaïtes</i>	96%	4%		
<i>Lesleya</i>	100%			
<i>Dicranophyllum</i>	89%	11%		
<i>Sigillaria</i>	16%	70%	14%	
Fougères	60%	40%		
Ptéridospermophytes	70%	30%		
Sphénophytes	45%	45%		10%

Tableau I. Répartition en % des organes des taxons les plus abondants (total = 170).

En vert foncé et en vert clair, organes certains ; en jaune, organes non définitivement attribuables ; en bleu gris, organe non retrouvé.

Dans la colonne « Fertile », bien que de nombreux ovules aient été trouvés, ils ne sont pas comptabilisés dans ce travail (les 10% de « Fertile » « Sphénophytes » correspondent aux épis fructifères du genre *Calamostachya*).

BRÈVE DESCRIPTION COMMENTÉE DES PRINCIPAUX TAXONS

***Cordaites* Unger, 1850**

Ce morphogroupe groupe des plantes arborescentes ou arbustives caractéristiques des flores tropico-équatoriales pennsylvaniennes hygrophiles à xérophiles. En zone plus xérophile, le port est arborescent pouvant dépasser les 30 m de haut avec une intense ramification à la cime. Les branches disposent de longues feuilles simples à marge entière, de forme oblancéolée et au limbe à la nervation parallèle. La tige est un véritable tronc au bois épais, rappelant par sa structure les troncs des conifères. Dans les bassins intramontagneux, les *Cordaites* sont les composantes principales de la strate arborescente de la forêt montagnarde varisque nettement plus aride (FALCON-LANG, 2003, 2004 a, b ; DiMICHELE, 2014 ; GIBLING *et al.*, 2014).

Les restes de Cordaitophytes à VLB se traduisent par de longues feuilles rubanées et étroites, au limbe relativement charnu et lacéré (Figure 3 a, b) ou linguiforme (Figure 3 c), dont les dimensions maximales enregistrées sont de 500 mm de long et 55 mm de large. Les bases sont variables entre 5 mm et 20 mm de large (Figure 2 d, e, respectivement). Les restes d'axes sont rares (Figure 3 f).

***Lesleya* Lesquereux, 1880**

Le genre *Lesleya* est un taxon énigmatique, dont l'affinité taxonomique est incertaine. Il groupe 12 espèces décrites à partir de feuilles le plus souvent lancéolées-spatulées avec une forte nervure centrale et des nervures secondaires en forme de S (ŠIMŮNEK, 1996 ; CORREIA *et al.*, 2022). Il s'agit de plantes appartenant à des biomes dont l'extension est liée à un climat à saisonnalité marquée, moins humide. Elles sont ubiquitaires, euraméricaines, localisées dans les bassins de plaines, côtières ou non et les bassins intramontagneux (CORREIA *et al.*, 2016). Présentes dès le Pennsylvanien inférieur en Amérique du Nord, elles apparaissent plus tardivement en Europe.

Les spécimens collectés à VLB sont uniquement des feuilles. Le spécimen présenté est *Lesleya* sp., non déterminé du fait d'une préservation peu favorable pour une identification spécifique : il s'agit d'un fragment dilacéré (Figure 3 g).

***Taeniopteris* Brongn., 1828**

Taeniopteris est un morpho-genre de feuilles caractérisé par une nervation secondaire perpendiculaire à la nervure centrale généralement forte du limbe (VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT *et al.*, 2017) Sa position taxonomique est incertaine. Il s'agirait d'une plante qui, au Carbonifère, a une préférence pour les milieux méso- à xérophytiques (DOUBINGER & VETTER, 1959 ; DiMICHELE *et al.*, 2017).

A VLB, dans la couche fossilifère qui nous concerne, *Taeniopteris* est rare (Figure 3 h).

***Dicranophyllum* Grand'Eury, 1877**

Le genre *Dicranophyllum* inclut 38 espèces s'étendant du Pennsylvanien au Permien. Il appartient aux Dicranophyllaceae dont la position taxonomique supérieure est encore incertaine, possiblement un coniférophyte. Il s'agit d'une plante arbustive dont la feuille, étroite, une à plusieurs fois bifurquée, univeinée avec deux rangées de

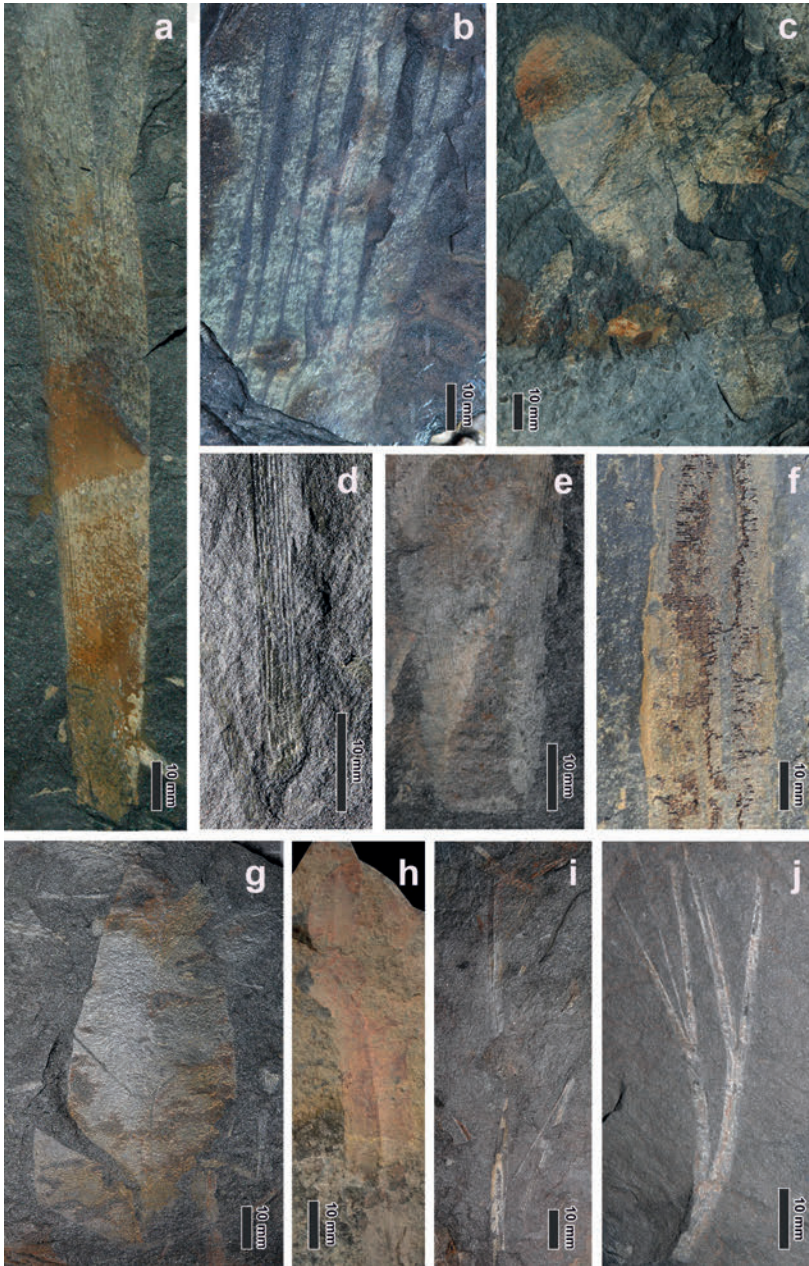


Figure 3. Plantes indicatrices de climat à saisonnalité marquée. a-f) *Cordaites* sp. dont des bases de feuilles abscises sont montrées en d et e (respectivement de a à e ; spécimens MNHGr.PA.39984 & 40078-2, MNHGr.PA.40215, MNHGr.PA.39197, MNHGr.PA.40161, MNHGr.PA.40162 ; le spécimen f a été photographié sur place, non collecté) ; g) *Lesleya* sp., spécimen MNHGr.PA.40163-1 ; h) *Taeniopteris* sp., spécimen MNHGr.PA.39300 ; i et j) *Dicranophyllum gallicum*, spécimens MNHGr.PA.40163-2 et MNHGr.PA.39196-1. Échelles : 10 mm.

stomates, est caractéristique. Les feuilles sont disposées en hélice sur un tronc étroit atteignant 2 à 3 m de hauteur. Bien que décrit comme inféodé aux zones à saisonnalité plus marquée que celle des bassins houillers, cette appartenance fait encore débat (VAN DER PAS *et al.*, 2017)

Une seule espèce est présente sur la zone étudiée, uniquement sous la forme de fragments de feuilles : *Dicranophyllum gallicum* Grand'Eury, 1877 (Figure 3 i, j).

Lycophytes

Sur l'ensemble du site, les Lycophytes comprennent les genres *Lepidodendron* Sternberg 1820, *Lepidophloios* Sternberg, 1825, *Diaphorodendron* (DiMichele 1985) emend. DiMichele & Bateman 1992 et *Sigillaria* Brongn., 1822.

Ce sont des plantes colonisant les milieux humides représentées comme « les pieds dans l'eau » (CRIDLAND *et al.*, 1963). *Sigillaria* reste le Lycophyte le plus représenté sur la fin du Pennsylvanien (DiMICHELE *et al.*, 2009 ; HILTON & CLEAL, 2007). Il semblerait

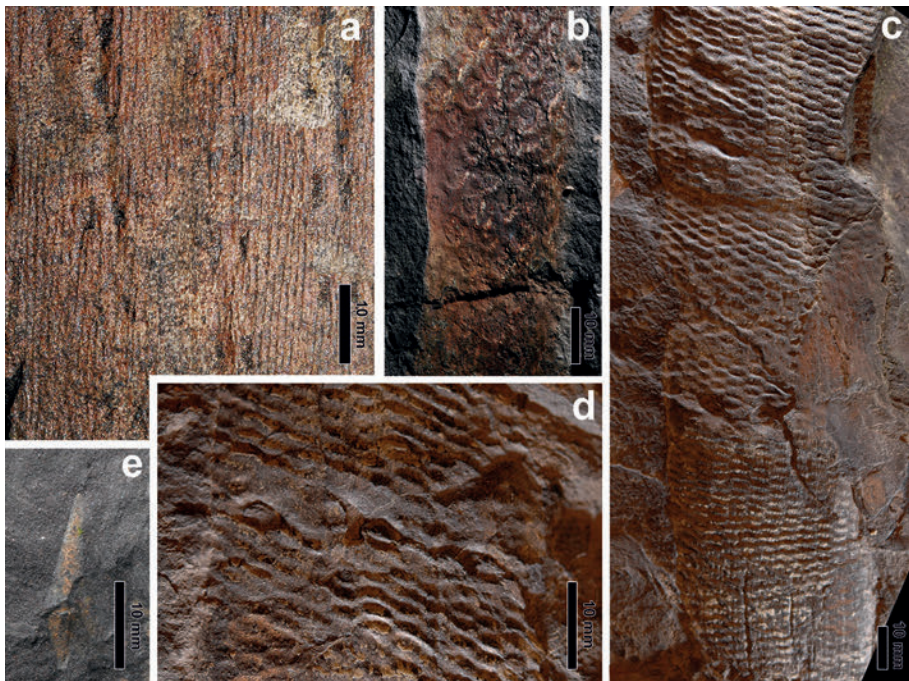


Figure 4. Lépidophytes: a) Décortications morphe *Syringodendron* Sternberg, espèce non cannelée montrant des paires de cicatricules de parichnos plus ou moins coalescentes sur fond de tissu cortical strié longitudinalement, spécimen MHNGr.PA.40164 ; b) Systèmes racinaires aff. *Stigmaria* sp., spécimen MHNGr.PA. 39859-1 ; c) *Sigillaria brardii* Brongn. 1828 ; d) Détail de la surface de la tige végétative montrant de petits pédoncules disposés en verticilles où étaient attachés les cônes reproducteurs, spécimen MHNGr.PA.40214-1 ; e) Élément isolé de cône reproducteur *Lepidostrophyllum* sp. Hirmer, spécimen MHNGr.PA.40216. Échelles : 10 mm.

adapté à résister à des conditions moins humides, les autres lycophytes disparaissant alors des paysages carbonifères (FALCON-LANG, 2003 ; PHILIPPS & DiMICHELE, 1992 ; DiMICHELE & PHILIPPS, 1994 ; DiMICHELE *et al.*, 2001). Seul *Sigillaria* persiste, avec parfois une dominance de certaines espèces (KOTASOWA & MIGIER, 1995). C'est le Lycopside encore présent dans les zones humides très à l'est au passage Carbonifère-Permien (PFEFFERKORN & WANG, 2009).

Sur la zone qui nous concerne, seul *Sigillaria* est présent et une seule espèce, *Sigillaria brardii* BRONGN. 1828, espèce non cannelée dont on trouve des fragments en des stades plus ou moins avancés de décortication (Figure 3 a-e), avec parfois des systèmes racinaires (Figure 4 c). Ce sont des formes végétatives à l'exception d'un seul élément de cône découvert (Figure 4 f).

Sphénophytes

Le taxon *Sphenophyta* est apparu au Dévonien ; il s'est progressivement développé pour atteindre un maximum de diversité au Carbonifère ; actuellement les seuls membres de ce taxon correspondent aux prêles. Les organes reproductifs sont connus sous la forme de strobiles ou de cônes (TAYLOR *et al.*, 2009).

Les deux taxons principalement représentés à VLB sont *Sphenophyllum* et *Calamites* (Figure 5 a-h). Les *Calamites* sont des plantes subarborescentes pouvant atteindre 15 à 20 m de haut. Le feuillage correspond aux genres *Annularia* et *Asterophyllites* et se présente sous la forme de verticilles. Les *Calamites* formaient des bosquets en bord de chenaux et subissaient des enfouissements réguliers lors des crues (BASHFORTH *et al.*, 2014). L'écologie de *Sphenophyllum* est encore mal connue : plante hydrophyte vivant de manière temporaire et/ou permanente dans l'eau, ou plantes grimpantes similaires à des lianes, ou encore des plantes herbacées formant les sous-bois des forêts du Carbonifère au Permien (NAUGOLNYKH, 2003).

La présence de ces différents taxons à VLB, cependant rares, nous indique un terrain sujet à de fréquentes perturbations comme dans les zones ripariennes (BASHFORTH *et al.*, 2011) malgré son statut de zone à pluviosité saisonnière.

Filicophytes

Les fougères, ou Filicophytes, apparaissent au Dévonien, et de nos jours plus de 10 000 espèces d'entre elles occupent un large éventail d'habitats. Les mégaphylles des fougères carbonifères, dont la reproduction par spores dépend de conditions humides, impliquent qu'un paysage sujet à des sécheresses saisonnières comportait peu de zones propices à leur développement. Ceci explique peut-être que leur fréquence soit plus faible que dans les dépôts de mares ou de lacs pérennes (BASHFORTH *et al.*, 2021).

A la fin du Pennsylvanien et au début du Permien, une grande partie de la flore des marécages disparaît mais les fougères Marattiales prospèrent (Di MICHELE & PHILIPS, 2002). Cette observation renforce l'idée que les fougères Marattiales auraient acquis la capacité d'étendre leurs tolérances écologiques. Leur présence dans le gisement est régulière (Figure 5 i-n) mais de fréquence faible.

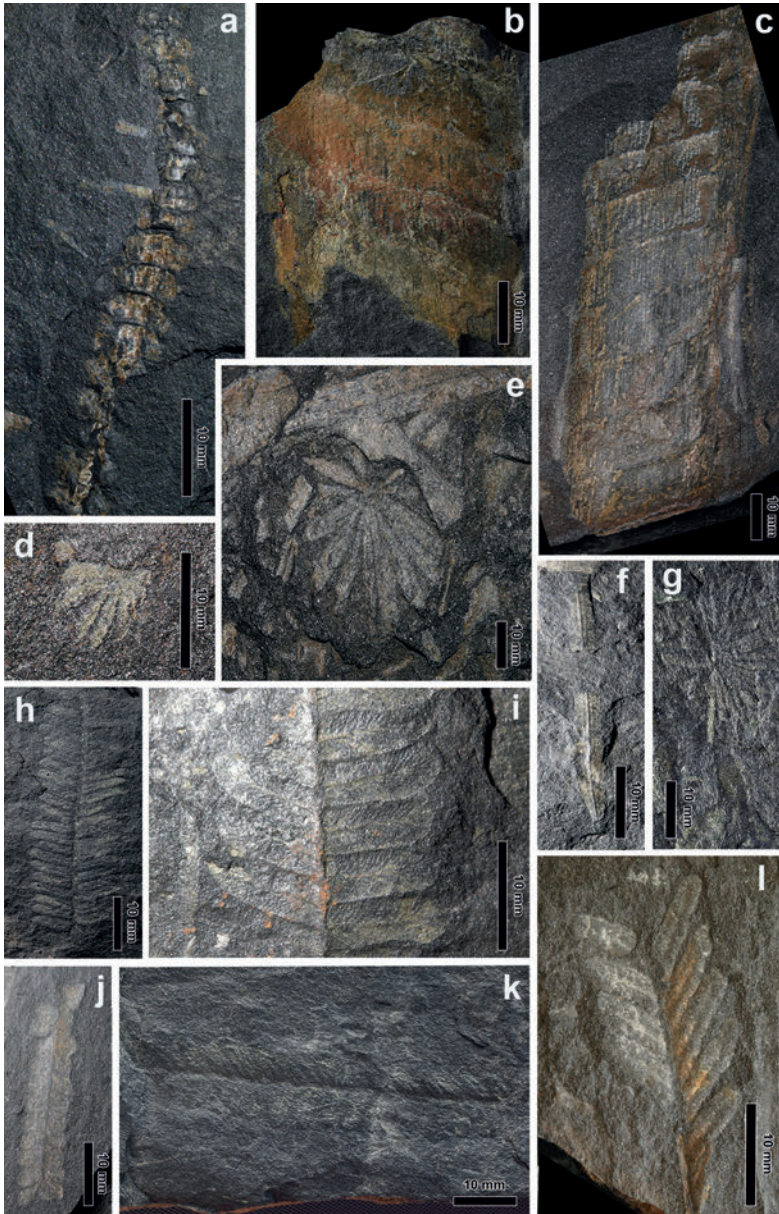


Figure 5. a-h) Sphénophytes : a) *Macrostachya* sp., spécimen MHNGr.PA.40217 ; b) *Calamites* sp., spécimen MHNGr.PA.40226 ; c) *Calamites cruciatus*, Sternberg, 1825, spécimen MHNGr.PA.40103 ; d) Verticille de *Annularia spicata* (Gutbier) Schimper, 1869, spécimen MHNGr.PA.40213 ; e et f) *Annularia carinata* Gutbier, 1849 avec détail d'une feuille de verticille en f, spécimen MHNGr.PA.40194 ; g) Verticille de sphénophyte indéterminé, spécimen MHNGr.PA.40219 ; h-l) Filicophytes : h, k et l) *Pecopteris* sp., spécimens MHNGr.PA.40218, MHNGr.PA.40180-1 et MHNGr.PA.40167 ; i) *Pecopteris cyathea* Schlot., spécimen MHNGr.PA.40082-2 ; j) *Pecopteris* sp. aff. *P. biottii* Brongn., spécimen MHNGr.PA.40209. Échelles : 10 mm.

Ptéridospermatophytes

Appelées aussi « fougères à graine », car ayant port et limbe de fougère arborescente, ces plantes produisent des ovules. Il s'agit, sur la base de l'ensemble de leurs organes, d'un groupe hétérogène, polyphylétique dont l'appellation de progymnospermes est pratique dans l'attente d'une clarification.

Dans la zone d'intérêt, on trouve principalement le groupe des Medullosales (Figure 6) qui sont généralement fortement représentées au Pennsylvanien, mais leur fréquence ici est faible car elles sont inféodées aux forêts tropicales humides, d'où leur faible représentation dans la zone étudiée. Une mention particulière doit être faite pour *Macroneuropteris scheuchzeri* (Hoffmann) Cleal, Shute & Zoderow 1990, (Figure 6) de répartition temporelle et géographique très large (du Langsettien au Cantabrien en Europe de l'ouest) : leurs feuilles épaisses auraient dû se conserver tout aussi bien que les feuilles de *Cordaites* si elles avaient été abondantes ; or elles sont très rares bien que certains auteurs considèrent l'espèce comme adaptée à un climat plus sec (par exemple : ZODROW, 2003 ; KNAUS & LUCAS, 2004).

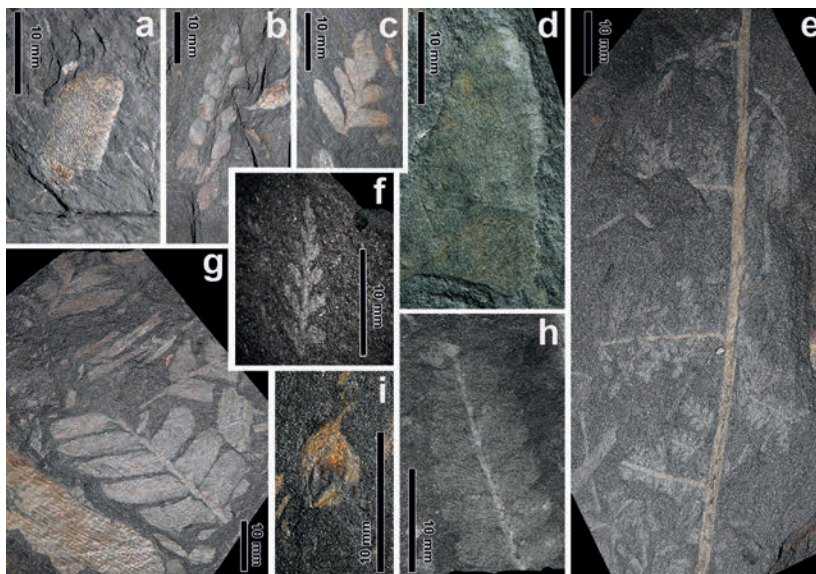


Figure 6. Ptéridospermatophytes. a) *Neuropteris ovata* Hoffmann, 1826, spécimen MHNGr. PA.40204 ; b et c) Pennes de Médullosales sur le même spécimen, spécimen MHNGr.PA.40220 ; d) *Macroneuropteris scheuchzeri*, spécimen MHNGr.PA.40208 ; e et f) Pennes sphénoptéroïdes, spécimens MHNGr.PA.39980 et MHNGr.PA.40049 ; g) Accumulation de pennes neuroptéroïdes, spécimen MHNGr. PA.40081 ; h) *Oligocarpia* sp. ?, spécimen MHNGr.PA.40207 ; i) Ovule non déterminé avec appendice d'attachement, spécimen MHNGr.PA.40221. Échelles : 10 mm.

DISCUSSION

L'apport principal de cet article est la description d'un assemblage de fragments de plantes accumulés sur une zone de 5 m² de sédiments fossilifères, dont les 3 taxons les plus caractéristiques sont (avec leur fréquence relative entre parenthèses) : *Cordaites*

(60%), *Lesleya* (15%) et *Dicranophyllum* (5%). Ces plantes caractériseraient un milieu soumis à un climat à la saisonnalité marquée par une pluviosité de 3 à 5 mois dans l'année et non pas un climat humide-perhumide selon une estimation donnée dans une revue récente (BASHFORTH *et al.*, 2021).

Les *Cordaïtes*, taxon le plus fréquent, occuperaient des sols bien drainés dans les bassins intramontagneux (LIBERTIN *et al.*, 2009). Ces plantes, qui ne sont pas déterminables au niveau spécifique en l'absence d'analyse cuticulaire, étaient possiblement arborescentes, ce port étant celui décrit pour les *Cordaïtes* dans les milieux plus secs par opposition aux formes arbustives de mangrove (FALCON-LANG, 2004a, 2005a, b).

La plus grande abondance des Dicranophyllales sur des sols bien drainés bien qu'encore discutée est généralement reconnue. Le lien est mieux établi pour *Lesleya* et *Taeniopteris*, ce dernier étant un autre taxon de milieu plus sec mais rare dans notre assemblage. Néanmoins, cela pourrait être mis en lien avec une mauvaise préservation ou une erreur d'identification de certains fragments de *Lesleya* comme cela a déjà été observé par ailleurs (DiMICHELE *et al.*, 2016).

Les Lycophytes ne sont représentés que par le genre *Sigillaria* dont les différentes espèces ont été présentées comme plus adaptées à une survie dans un milieu plus sec puisqu'on retrouve *Sigillaria* jusqu'au Permien dans le royaume angarien. Nous n'avons pas de spécimen de *Sphenopteridium*, autre composant fréquent de milieux méso-xérophytiques (DiMICHELE *et al.*, 2016), ni de Coniférophytes tels que *Walchia* caractérisant les milieux secs du Carbonifère tardif et le début du Permien. Il faut souligner la faible fréquence des Sphénophytes limités à *Calamites*, plantes habituellement inféodées aux bordures de zone aquatiques, voire ripariennes, et considérées comme pionnières. On note aussi l'absence de plantes comme le genre *Dicksonites*, que l'on retrouve fréquemment dans le reste du gisement, et décrit comme s'étalant en couvre-sol (GALTIER & BÉTHOUX, 2002).

L'accumulation, en l'absence de plantes complètes découvertes sur la zone étudiée au sens de BATEMAN & HILTON (2009), serait d'origine allochtone. D'autres arguments vont dans ce sens :

- la densité des spécimens y est faible (il ne s'agit pas d'une litière),
- les restes de troncs (décortication de Sigillaires) sont de taille plus grande que dans le reste du gisement (flottaison ?),
- il n'y a pas d'accumulation de petites branches ni de cônes de Lépidophytes comme c'est le cas dans d'autres parties du gisement,
- les plantes couvre-sol comme *Dicksonites* ou les Sélaginelles sont absentes de la zone étudiée mais retrouvées ailleurs.

L'état de préservation est mauvais dans l'ensemble mais, pour un même taxon, les structures fines sont parfois conservées de manière hétérogène (*Lesleya* par exemple). Les fréquences observées ne sembleraient donc pas liées à une préservation sélective, certains organes de petite taille et à priori plus fragiles sont tout de même présents (verticilles d'*Annularia* par exemple) et les associations organiques sont variables (pinnules isolées ou non). Il a été montré que la flottaison des plantes et de leurs organes lors du transport est variable d'une plante à l'autre (FERGUSON, 1985). Ces éléments, ainsi que le fait qu'il y a peu de gros axes, orientent vers un transport

probablement à courte distance du lieu de vie des plantes (MARTÍN-CLOSAS & GOMEZ, 2004).

Les ovules, bien que régulièrement trouvés, n'ont pas fait l'objet d'une discussion ici car ils ne sont jamais en connexion organique ; aucun épi fructifère (*Cordaitanthus* par exemple) n'a été trouvé (pour un aperçu des ovules de cette zone se reporter à RASTEL, 2022).

L'hypothèse est faite que l'assemblage floristique découvert représente un même lieu de vie pour l'ensemble des plantes identifiées et non pas une association de plantes prélevées au hasard dans divers lieux de vie puis accumulées sur la zone étudiée. Une limite cependant : la surface étudiée est faible.

Une question se pose : comment s'intègre cet assemblage dans l'ensemble du gisement ? Il pourrait s'agir

1) de la représentation d'une partie d'une flore mixte, partagée sur le plan de l'occupation des sols et dont nous avons mis en évidence le pôle « sec »,

2) d'une flore ayant, en grande partie, supplanté dans le bassin la flore marécageuse, cette dernière réduite à des poches où domine *Sigillaria brardii* (ex. FALCON-LANG *et al.*, 2009 ; DiMICHELE *et al.*, 2010), ainsi que, plus particulièrement à VLB, *Diaphorodendron* sp.

3) il pourrait aussi s'agir, au sein d'un bassin humide, d'éléments qui proviendraient des marges de ce bassin, puisqu'ici le bassin aurait été de surface réduite contrairement à certains bassins américains où l'hypothèse ne tient pas (KOLL & DiMICHELE, 2021). Cependant, malgré de nombreuses fouilles, une transition nette verticale entre différentes flores n'a pas été trouvée. Certaines zones sont riches en Lépidophytes et d'autres riches en *Cordaites* et *Dicranophyllum*. L'hypothèse d'un « patchwork » floristique est celle qui est privilégiée sans que l'on puisse analyser la tendance évolutive de la flore ; c'est-à-dire : sommes-nous dans une période de contraction de la flore humide, ou de son expansion ?

En ce qui concerne la localisation des plantes avant leur transport, la comparaison avec un bassin portugais du Stéphanien (CORREIA *et al.*, 2016) apporte un élément de réponse. Dans ce bassin, comme à VLB, il existe une faible représentation des Lépidophytes et Sphénophytes, inhabituelle dans les marécages houillers au sens de THOMAS & CLEAL (2017) de la ceinture équatoriale du Carbonifère. Les auteurs ont fait l'hypothèse qu'il s'agit d'une flore riparienne.

Il existe une certaine affinité avec la formation de l'Atrasado du Missourien de l'ouest de la Pangée, dont l'extension d'une flore sèche apparaît plus précocement que dans l'est de la Pangée avec peu de *Calamites*, sporadiques de même que *Macroneuropteris* (DiMICHELE *et al.*, 2017).

Les résultats de ce travail concernent aussi l'évaluation d'une diversité locale au sens de CLEAL *et al.* (2012) qui est faible, donnée déjà connue (DiMICHELE *et al.*, 2016). C'est une diversité de spécimens fossiles réduite à des taxons représentés par quelques organes : l'objectif n'est pas d'en définir le contenu morpho-spécifique (BATEMAN & HILTON, 2009) mais de permettre une comparaison avec d'autres gisements, en premier lieu loco-régionaux plus ou moins éloignés et très peu explorés comme le gisement de la Grande-Lauzière (GREBER, 1965).

CONCLUSION

Une flore fossile dont la composition caractériserait un milieu méso-xérophytique a été mise en évidence dans un site du Carbonifère alpin à Vaulnaveys-le-Bas contrastant avec le reste du gisement. Elle est un témoin d'un habitat moins humide, dans un bassin considéré comme limnique et d'altitude. Des recherches complémentaires sont nécessaires pour préciser la place, l'extension et l'évolution de cette flore dans le paysage tropical.

Remerciements à R. Bilon, directrice du Muséum d'Histoire Naturelle de Grenoble (1 rue Dolomieu, 38000 Grenoble, France) et à J-M. Gauthier, maire de Vaulnaveys-le-Bas, pour leur soutien dans ce projet.

Financement: Aucun

Conflit d'intérêt: Aucun

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BASHFORTH A.R., DRÁBKOVÁ J., OPLUŠTIL S., GIBLING M.R. & FALCON-LANG H.J., 2011. Landscape gradients and patchiness in riparian vegetation on a Middle Pennsylvanian braided-river plain prone to flood disturbance (Nýřany Member, Central and Western Bohemian Basin, Czech Republic). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 163(3-4): 153-189.
- BASHFORTH A.R., CLEAL C.J., GIBLING M.R., FALCON-LANG H.J. & MILLER R.F., 2014. Paleoeecology of early Pennsylvanian vegetation on a seasonally dry tropical landscape (Tynemouth Creek Formation, New Brunswick, Canada). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 200: 229-263.
- BASHFORTH A.R., DiMICHELE W.A., EBLE C.F., FALCON-LANG H.J., LOOY C.V. & LUCAS S.G., 2021. The environmental implications of upper Paleozoic plant-fossil assemblages with mixtures of wetland and drought-tolerant taxa in tropical Pangea. *Geobios*, 68: 1-45.
- BATEMAN R.M., 1991. Palaeoecology. In CLEAL C.J. Editor: *Plant fossils in geological investigation : the Palaeozoic*, Horwood: 34-116.
- BATEMAN R.M. & HILTON J., 2009. Palaeobotanical systematics for the phylogenetic age: applying organspecies, formspecies and phylogenetic species concepts in a framework of reconstructed fossil and extant wholeplants. *Taxon*, 58(4): 1254-1280.
- CLEAL C.J., UHL D., CASCALES-MIÑANA B., THOMAS B.A., BASHFORTH A.R., KING S.C. & ZODROW E.L., 2012. Plant biodiversity changes in Carboniferous tropical wetlands. *Earth-Science Reviews*, 114(1-2): 124-155.
- CORREIA P., SÁ A.A., MURPHY J.B., ŠIMŮNEK Z. & FLORES D., 2016. *Lesleya* Lesquereux from the Pennsylvanian of the Iberian Massif: part of a dryland megaf flora from the Variscan orogen, northwestern Portugal. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 53 (9): 883-895.
- CORREIA P., BARBOSA C., ŠIMŮNEK Z., MUCHAGATA J. & SÁ A.A., 2022. A new species of *Lesleya* (Spermatopsida) from the Carboniferous of Iberia and its palaeoecological and evolutionary significance. Historical biology, DOI: 10.1080/08912963.2021.2025364.
- CRIDLAND A.A., MORRIS J.E. & BAXTER R.W., 1963. The Pennsylvanian plants of Kansas and their stratigraphic significance. *Palaeontographica Abteilung B*, 112(1-3): 58-92.
- DiMICHELE W.A. & PHILLIPS T.L., 1994. Paleobotanical and paleoecological constraints on models of peat formation in the Late Carboniferous of Euramerica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 106(1-4): 39-90.
- DiMICHELE W.A., PFEFFERKORN, H.W. & GASTALDO, R.A., 2001. Response of Late Carboniferous and Early Permian plant communities to climate change. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 29: 461-487.
- DiMICHELE W.A. & PHILLIPS T.L., 2002. The ecology of paleozoic ferns. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 119(1-2): 143-159.
- DiMICHELE W.A., NELSON W.J., ELRICK, S. & AMES P.R., 2009. Catastrophically buried Middle Pennsylvanian *Sigillaria* and calamitean spenopsids from Indiana, USA: What kind of vegetation was this? *Palaios*, 24: 159-166.

- DiMICHELE W.A., CECIL C.B., MONTAÑEZ I.P. & FALCON-LANG H.J., 2010. Cyclic changes in Pennsylvanian paleoclimate and effects on floristic dynamics in tropical Pangaea. *International Journal of coal geology*, 83(2-3): 329-344.
- DiMICHELE, W.A., 2014. Wetland-dryland vegetational dynamics in the pennsylvanian age tropics. *International Journal of plant sciences*, 175(2): 123-164.
- DiMICHELE W.A., BASHFORTH A.R., EBLE C.F. & NELSON, W.J., 2016. A middle Pennsylvanian (early Asturian) tropical dry forest, Atokan-Desmoinesian boundary, Illinois Basin, USA. *Spanish Journal of palaeontology*, 31(1): 41-84.
- DiMICHELE W.A., CHANEY D.S., LUCAS S.G., NELSON W.J., ELRICK S.D., FALCON-LANG H.J. & KERP H., 2017. Middle and Late Pennsylvanian fossil floras from Socorro County, New Mexico, USA. *New Mexico Museum of natural history and science Bulletin*, 77: 25-100.
- DiMICHELE W.A., BASHFORTH A.R., FALCON-LANG H.J. & LUCAS S.G., 2020. Uplands, lowlands, and climate: taphonomic megabiases and the apparent rise of a xeromorphic, drought-tolerant flora during the Pennsylvanian-Permian transition. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 559: 109965.
- DOUBINGER J. & VETTER P., 1959. Contribution à l'étude du genre *Taeniopteris* Brongniart. *Bulletin de la Société géologique de France*, 1 : 932-938.
- FALCON-LANG H.J., 2003. Late Carboniferous tropical dryland vegetation in an alluvial-plain setting, Joggins, Nova Scotia, Canada. *Palaios*, 18(3): 197-211.
- FALCON-LANG H.J. & BASHFORTH A.R., 2004a. Pennsylvanian uplands were forested by giant cordaitalean trees. *Geology*, 32(5): 417-420.
- FALCON-LANG H.J., 2004b. Pennsylvanian tropical rain forests responded to glacial-interglacial rhythms. *Geology*, 32 (8): 689-692.
- FALCON-LANG H.J. & BASHFORTH A.R., 2005a. Morphology, anatomy and upland ecology of large cordaitalean trees from the Middle Pennsylvanian of Newfoundland. *Review of palaeobotany and palynology*, 135(3-4): 223-243.
- FALCON-LANG H.J., 2005b. Small cordaitalean trees in a marine-influenced coastal habitat in the Pennsylvanian Joggins formation, Nova Scotia. *Journal of the geological Society*, 162(3): 485-500.
- FALCON-LANG H.J., NELSON W. J., ELRICK S., LOOY C.V., AMES P.R. & DiMICHELE W.A., 2009. Incised channel fills containing conifers indicate that seasonally dry vegetation dominated Pennsylvanian tropical lowlands. *Geology*, 37(10): 923-926.
- FALCON-LANG H.J. & DiMICHELE W.A., 2010. What happened to the coal forests during pennsylvanian glacial phases? *Palaios*, 25(9): 611-617.
- FERGUSON D.K., 1985. The origin of leaf-assemblages – new light on an old problem. *Review of palaeobotany and palynology*, 46: 117-188.
- GALTIER J. & BÉTHOUX O., 2002. Morphology and growth habit of *Dicksonites plueckenetii* from the upper Carboniferous of Graissessac (France). *Geobios*, 35: 525-535.
- GERBER C., 1965. Flore et stratigraphie du Carbonifère des Alpes françaises. *Mémoires du Bureau de recherche géologique et minière*, 21 : 1-380.
- GIBLING M.R., DAVIES N.S., FALCON-LANG H.J., BASHFORTH A.R., DiMICHELE W.A., RYSEL M.P. & IELPI A., 2014. Palaeozoic co-evolution of rivers and vegetation: a synthesis of current knowledge. *Proceedings of the Geologists' Association*, 125(5-6): 524-533.
- HAUDOUR J. & SARROT-REYNAULD DE CRESSENEUIL J., 1956. Sur l'âge et l'extension des terrains houillers dans la terminaison sud de Belledonne (dôme de La Mure et des régions annexes). Leurs rapports avec le socle cristallophyllien. *Bulletin de la Société géologique de France*, 6 : 335-353.
- HILTON J. & CLEAL C.J., 2007. The relationship between euramerican and cathaysian tropical floras in the Late Palaeozoic: palaeobiogeographical and palaeogeographical implications. *Earth-science Reviews*, 85(3-4): 85-116.
- KNAUS M. J. & LUCAS S.G., 2004. A carboniferous tree-like neuropterid from Carrizo Arroyo, central New Mexico. *New Mexico museum of natural history sciences Bulletin*, 25: 111-122.
- KOLL R.A. & DiMICHELE W.A., 2021. Dominance-diversity architecture of a mixed hygromorphic-to xeromorphic flora from a botanically rich locality in western equatorial Pangea (lower Permian Emily Irish site, Texas, USA). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 563: 110132.
- KONJUNENBURG-VAN CITTERT J.H.A. VAN, POTT C., CLEAL C.J. & ZIJLSTRA G., 2017. Differentiation of the fossil leaves assigned to *Taeniopteris*, *Nilssoniopteris* and *Nilssonia* with a comparison to similar genera. *Review of palaeobotany and palynology*, 237: 100-106.

- KOTASOWA A. & MIGIER T., 1995. Macroflora. *The Carboniferous system in Poland*, 148: 56-65.
- LIBERTÍN M., OPLUŠTIL S., PŠENÍČKA J., BEK J., SÝKOROVÁ I. & DAŠKOVÁ, J., 2009. Middle Pennsylvanian pioneer plant assemblage buried in situ by volcanic ash-fall, central Bohemia, Czech Republic. *Review of palaeobotany and palynology*, 155(3-4): 204-233.
- LOOY C.V., KERP H. & DUIJNSTEE I.A.P., 2014. The late Paleozoic ecological-evolutionary laboratory, a land-plant fossil record perspective. *The sedimentary record*, 12(4): 4-10.
- MARTÍN-CLOSAS C. & GÓMEZ B., 2004. Taphonomie des plantes et interprétations paléoécologiques : une synthèse. *Geobios*, 37: 65-88.
- NAUGOLNYKH S.V., 2003. Morphology and taxonomy of *Sphenophyllum biarmicum* Zalesky, 1937 from the Lower Permian of the cis-Urals. *Paleontological Journal (Paleontologicheskii Zhurnal)*, 37(2): 205-215.
- PAS J.V., POPPE L. VAN DER & WAVEREN I., 2017. Ontogenetic variability in old and new collections of *Dicranophyllum gallicum* Grand'Eury from the late Palaeozoic of Europe. *PhytoKeys*, 88: 123-149.
- PFEFFERKORN H.W. & WANG J., 2009. *Stigmariopsis*, *Stigmaria asiatica* and the survival of the *Sigillaria brardii-ichthyolepis* group in the tropics of the late Pennsylvanian and early Permian. *Palaeoworld*, 18(2-3): 130-135.
- PHILLIPS T.L. & DiMICHELE W.A., 1992. Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopsids in Late Carboniferous swamps of Euramerica. *Annals of the Missouri botanical garden*, 79(3): 560-588.
- RASTEL D., VALLOIS B. & JOUVE A., 2019. A new intermontane basinal drought tolerant floral assemblage from a Late Carboniferous deposit of French Alps: preliminary evaluation. *Proceedings of the 6th International Congress of Agora Paleobotanica*, Lille, 11-13th July 2019.
- RASTEL D., VALLOIS B. & JOUVE A., 2020. *Equisetites spatulatus* (Zeiller, 1895) from the Late Carboniferous does not still belong to the genus *Equisetites*: Preliminary results using a combined morphological and taphonomic approach. *Annales de Paléontologie*, 106(1): 102356.
- RASTEL D., 2022. Intriguing seed damages in Upper Carboniferous of French Alps. What is the responsible? *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 91(1-2): 2-17.
- SARROT-REYNAULD DE CRESSENEUIL J., 1961. Etude géologique du dôme de La Mure (Isère) et des régions annexes. Le socle cristallin et la couverture paléozoïque. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Grenoble*, 2 : 1-207.
- ŠIMŮNEK Z., 1996. Leaves and cuticles of the genus *Lesleya* Lesquereux from the Czech Republic and from Illinois (USA). Patterns in paleobotany: proceedings of a Czech-U.S. Carboniferous paleobotany workshop: Illinois State Museum Scientific Papers. Leary R.L., Springfield, 43-56.
- TAYLOR E.L., TAYLOR T.N. & KRINGS M., 2009. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. Academic Press, Boston, 1252 p.
- THOMAS B.A. & CLEAL C.J., 2017. Distinguishing Pennsylvanian-age lowland, extra-basinal and upland vegetation. *Palaeobiodiversity and palaeoenvironments*, 97(2): 273-293.
- ZODROW E. 2003. The «medullosalean forest» at the Lloyd Cove Seam (Pennsylvanian, Sydney ...). *Atlantic Geology*, 38(2-3): 109-209.
- 

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33, rue Bossuet, F-69006 LYON

Tél. et fax : +33 (0)4 78 52 14 33

<http://www.linneenne-lyon.org> — email : secretariat@linneenne-lyon.org

Groupe de Roanne : Maison des anciens combattants, 18, rue de Cadore, F-42300 ROANNE

Rédaction : Marie-Claire PIGNAL – Directeur de publication : Pascal TERRIER

Conception graphique de couverture : Nicolas VAN VOOREN



Tome 92 Fascicule 1-2 janvier - février 2023

SOMMAIRE

Vanisova E. & Ramousse R. – Biologistes soviétiques dans la Société linnéenne de Lyon.....	2-30
Rastel D. et al. – Une accumulation de plantes fossiles témoin d'un habitat mésio-xérophytique du Carbonifère tardif à Vaulnaveys-le-Bas en Isère (France).....	31-45
Béguinot J. – Contribution à l'inventaire des micromycètes parasites de plantes sauvages dans le Champsaur (Alpes françaises, Parc National des Ecrins)	47-55

Couverture : Une vallée dans le Champsaur (Hautes-Alpes, France). Crédit : B. Berthet-Grelier

CONTENTS

Vanisova E. & Ramousse R. – Soviet biologists in the Linnean Society of Lyon.....	2-30
Rastel D. et al. – An accumulation of fossil plants from a Late Carboniferous meso-xerophytic habitat at Vaulnaveys-le-Bas in Isère (France).....	31-45
Béguinot J. – A contribution to the inventory of parasitic microfungi on land plants in Champsaur region (French Alps, "Parc National des Ecrins").....	47-55

Prix 10 euros

ISSN 2554-5280 – N° d'inscription à la CPPAP : 0724G85671

Imprimé par Imprimerie Brailly, 69564 Saint-Genis-Laval Cedex

Imprimé en France • Dépôt légal : janvier 2023

Copyright © 2023 SLL. Tous droits réservés pour tous pays sauf accord préalable.