

LES FRUITS ET GRAINES DU MIOCENE DE BIOUL (Entre-Sambre-et-Meuse, Belgique) ETUDE QUALITATIVE, QUANTITATIVE ET CONSIDERATIONS PALEOECOLOGIQUES

Muriel FAIRON-DEMARET¹

(7 figures, 2 tableaux & 5 planches)

1. Service de Paléobotanique, Paléopalynologie et Micropaléontologie, 7 Place du XX Août, B-4000 Liège (Belgique)

ABSTRACT. The laminated marls that form part of the infilling of the karstic cavity of Bioul (Entre-Sambre-et-Meuse, Belgium) have yielded numerous remains of fossil plants. The fruits and seeds collected were studied qualitatively and quantitatively. An Upper Miocene age is proposed for the fossil assemblage, and the reconstruction of the vegetation at Bioul at that time is discussed taking into consideration the data obtained from analysis of the laminated sediment and of its carpological content. The development of a *Taxodium* swamp forest and its association with important wild-fires are suggested.

KEYWORDS: Cainozoic, Miocene, Belgium, karstic infilling, fruits and seeds, palaeoecology.

RESUME. Les argiles laminées qui font partie du remplissage de la poche karstique de Bioul (Entre-Sambre-et-Meuse, Belgique) ont livré de nombreux restes végétaux. Les fruits et graines qui en ont été isolés ont fait l'objet d'une étude qualitative et quantitative. Un âge Miocène supérieur est proposé pour cet assemblage fossile et la reconstitution du paysage végétal de Bioul à cette époque est discutée en fonction des données de l'analyse des lamines et de leur contenu carpologique. Le développement d'une forêt marécageuse à *Taxodium* est particulièrement mis en évidence ainsi que sa liaison avec des incendies importants.

MOTS-CLES: Cénozoïque, Miocène, Belgique, remplissage karstique, fruits et graines, paléoécologie.

1. INTRODUCTION

En Belgique, dans les régions de l'Entre-Sambre-et-Meuse et du Condroz situées respectivement à l'ouest et à l'est de la Meuse dinantaise, de nombreuses poches de sable et d'argile criblent le socle paléozoïque. Celui-ci comporte des bandes carbonatées dévono-dinantiennes soumises à une karstification intense qui s'est effectuée principalement sous la couverture sableuse déposée lors de la dernière transgression marine importante de l'Oligocène. Ces poches qui se sont élaborées sous une couverture sédimentaire perméable sont souvent anastomosées et correspondent à des cryptolapiaz (Ertus *et al.*, 1989). Les sables oligocènes de couverture y ont été piégés et s'observent actuellement dans le fond de ces poches qui se sont comblées

ensuite par l'apport d'autres sédiments d'origine continentale (Calembert, 1945; Ertus & Dupuis, 1989). Ces derniers dépôts comportent parfois des couches ligniteuses et de gros débris xyloïdes y ont été signalés localement (Stockmans & Willière, 1934); plus rarement, des restes de feuilles ou de graines sont présents. Jusqu'ici, seule la macroflore fossile des poches d'Andenne (Condroz) d'âge Miocène moyen (Russo-Ermolli, 1991), exploitées dans la première moitié du siècle pour leur contenu en argile plastique, a été sommairement étudiée (Gilkinet, 1922). Des restes bien conservés de feuilles, graines et fruits fossiles ont été découverts il y a quelques années dans la sablière de Bioul-Rouchat (Entre-Sambre-et-Meuse) et le premier but de cette note est de mettre en évidence les caractères de cet assemblage nouveau pour la Belgique;

les fruits et les graines seront seuls envisagés. Une reconstitution des associations végétales sera également proposée ainsi que quelques considérations sur leur dynamique.

2. LA SABLIERE DE BIOUL-ROUCHAT: LOCALISATION ET DESCRIPTION DU SITE.

La sablière du Grand-Fond de Bioul-Rouchat est située au NE du village de Bioul (coordonnées Lambert X=181,40 et Y=114,30; carte topographique au 10.000 ème n° 53/3-4) à 5 km environ à l'ouest d'Annevoie et 16 km à vol d'oiseau au sud de Namur. La sablière se présente comme une cuvette de 60 m de long environ, étirée suivant un axe Est-Ouest. Des sables en ont été extraits jusqu'au début des années 80 et actuellement, les fronts de taille sont très dégradés et envahis par la végétation. Dans la partie centrale dégagée de la sablière, deux buttes décimétriques de sédiments riches en matière organique ont été conservées (Fairon-Demaret, 1992). La butte orientale qui contient de nombreux restes de macroflore est haute de 4,5 m. Le relevé effectué par Ertus (1990) met en évidence, du bas vers le haut, la succession classique, sable suivi d'argile diversement colorée, généralement observée dans les poches d'origine karstique de la région (Calembert, 1945): ainsi, à 45 cm au moins de sable jaune devenant progressivement argileux vers le sommet succèdent 2 m d'argile ocre surmontés de 50 cm d'argile beige laminée devenant grise vers le sommet et enfin, un peu moins de 2 m d'argile silteuse laminée brune contenant des restes végétaux qui ont été récoltés.

3. RECOLTE DES MATERIAUX ET TECHNIQUES

Un premier échantillonnage à la pointe occidentale de la butte rassemblant plus d'une centaine de kg d'argile silteuse a permis une première analyse qualitative du contenu carpologique. Un second échantillonnage serré d'une trentaine de blocs de 5 à 6 kg d'argile prélevés de 5 en 5 cm a été effectué à l'extrémité orientale de la butte où les argiles silteuses riches en débris végétaux sont conservées sur une hauteur maximale de 1,80 m.

Après les pesées, les observations et les photographies préliminaires, les échantillons ont été dissociés à l'aide de grandes quantités d'eau chaude additionnée si nécessaire, de carbonate de sodium puis filtrés au travers de deux tamis superposés (mailles de 1 mm et mailles de 0,4 mm). Les échantillons n° 26, 26* et 26** d'une part, 21, 21* et 21** d'autre part ainsi que 25 et 25* ont été malheureusement amalgamés lors des préparations; ils sont considérés chaque fois comme un seul échantillon

-portant respectivement les n° 26, 25 et 21- au cours de l'analyse quantitative des graines. Dans les graphiques, les cinq premiers échantillons n'ont pas été pris en compte parce que trop proches de la surface actuelle de la butte, ils sont envahis par des racines et perturbés par l'activité des fousseurs.

Les débris végétaux isolés ont été triés sous binoculaire; certains ont dû être nettoyés par un traitement à l'acide fluorhydrique. Les photographies en lumière réfléchie ont été effectuées à la photoloupe Tessoovar Zeiss; les images au M.E.B. ont été réalisées sur un appareil Jeol 1600. Les observations microscopiques en lumière réfléchie ont été effectuées à l'aide d'un microscope Olympus HB.

4. LE SEDIMENT ARGILO-SILTEUX ET SES CONDITIONS DE DEPOT

L'argile silteuse de Bioul est irrégulièrement laminée et présente une alternance rythmique de doubles macroscopiques constitués chacun par une couche claire et une couche foncée (Pl.1: Fig.1). En lame mince, les couches claires sont constituées essentiellement de silt accompagné de débris organiques de taille variée; les couches foncées contiennent principalement de l'argile constellée ou non de grains de silt en nombre plus ou moins important suivant les lamines; ces couches foncées présentent également des restes de végétaux. Les feuilles qui, en lame mince, apparaissent comme de fins filets noirs plus ou moins craquelés (Pl. 1: Fig. 8), s'observent dans les lamines foncées et dans les lamines claires. Les graines et les fragments plus massifs s'observent souvent dans les lamines foncées mais il n'est pas rare d'en noter aussi au sein des lamines claires.

Ertus (1990) qui a étudié les figures sédimentaires qui affectent plus spécialement les lamines claires, déduit que celles-ci correspondent à des microturbidites; elles résultent de l'arrivée dans un lac qui occupe la dépression karstique, d'apports alluviaux à régime irrégulier (décharges d'orages, inondations...). Des indicateurs de proximité d'émergence de la surface de sédimentation (comme par exemple, des microrides induites par l'action du vent sur des sédiments meubles proche de la surface de l'eau (Ertus, 1990) sont notés sporadiquement sur toute la hauteur du profil, indiquant un abaissement fréquent du niveau du lac. Cette tendance épisodique au comblement est à mettre en relation avec un taux de sédimentation relativement élevé (Ertus, 1990). Le phénomène est toutefois contrebalancé par la subsidence karstique (soutirage), ainsi qu'en témoignent les nombreuses petites failles synsédimentaires affectant les lamines (Pl. 1: Fig. 1).

Les lamines foncées dans lesquelles la matière d'origine organique est en quantité plus importante que dans les lamines claires, correspondent à des dépôts de décantation effectués lors de périodes à sédimentation ralentie, sans apport brusque et important d'éléments clastiques.

Sur la hauteur du profil, les doublets (alternances de périodes de sédimentation turbide importante et de sédimentation organique ralentie) sont au nombre de 1200 environ. Leur ordonnance est parfois déformée de façon spectaculaire par des figures de charge et des figures de glissement synsédimentaire, mais le plus souvent, elle est régulière et le dépôt présente alors une allure varvaire (Pl. 1: Fig. 1, échantillon 20). Toutefois, jusqu'à présent, nous ne disposons d'aucun argument pour assurer la périodicité régulière (annuelle ?) du dépôt de ces doublets qui, en conséquence, sont, provisoirement du moins, assimilés à des laminites. Des mesures effectuées dans des lacs actuels sur des dépôts d'allure similaire ne mettent d'ailleurs pas toujours en évidence leur rythmicité saisonnière stricte; les doublets y correspondent souvent à des intervalles de temps variables (Anderson & Dean, 1988). L'étude de ce type de dépôts dans des lacs holocènes montre que la composante clastique des doublets donne néanmoins une bonne image à la fois, de l'érosion (et donc de l'importance des précipitations) et des modifications de la couverture végétale (Anderson & Dean, 1988). Les doublets de Bioul ont été mesurés et le pourcentage respectif de l'épaisseur des lamines claires et foncées de chacun a été calculé sur les échantillons montrant une lamination suffi-

samment régulière (les cinq premiers échantillons, trop perturbés parce que proches de la surface de la butte n'ont pas été pris en compte; les échantillons 25, 21**, 18 et 9 n'ont donné lieu à aucune mesure en raison des déformations des lamines). De la base vers le sommet du profil, le pourcentage moyen des lamines foncées (Texte-Fig. 1) est en diminution. Cette diminution générale indique donc un apport moyen progressivement plus important de turbidites. Si la végétation environnante ne subit pas de modifications importantes ayant pour conséquence une modification de son rôle tampon (Collinson, 1988; Mc Queen, 1965 in Rich, 1989), on pourrait en déduire que les précipitations ont été de plus en plus abondantes et/ou violentes de la base vers le sommet du profil. Mais, le paysage végétal autour du lac a changé comme le montre l'analyse quantitative des graines. Aussi, la liaison de l'augmentation générale de la sédimentation turbide avec uniquement une augmentation du régime des précipitations correspondrait à une simplification abusive.

Par ailleurs, les pourcentages des lamines foncées dans les doublets (et, réciproquement, des lamines claires) montrent de grandes variations d'un échantillon à l'autre (Texte-Fig. 1). Ces pourcentages ne peuvent en aucun cas être considérés de manière absolue en raison des difficultés à effectuer des mesures précises (notamment en raison du passage souvent progressif entre les deux types de lamines au sein des doublets). Ils donnent néanmoins une indication valable de l'amplitude des variations de l'épaisseur des lamines foncées, tou-

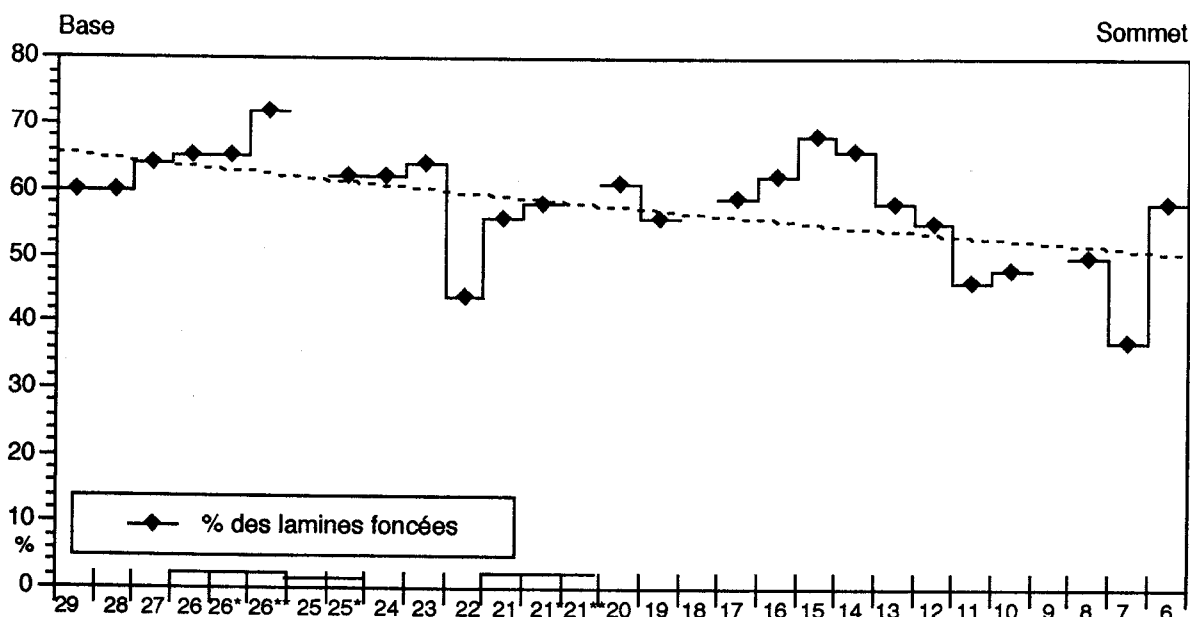


Figure 1. Distribution, sur la hauteur du profil, du pourcentage moyen des lamines foncées dans les doublets. Les échantillons 5 à 1 n'ont pas été pris en compte parce que trop proches de la surface et dérangés par l'activité des organismes vivants actuels. Aucune mesure n'a pu être effectuée sur les échantillons 25, 21*, 18 et 9 dont les lamines sont déformées. La diminution générale du pourcentage des lamines foncées depuis la base jusqu'au sommet est mise en évidence par la ligne pointillée.

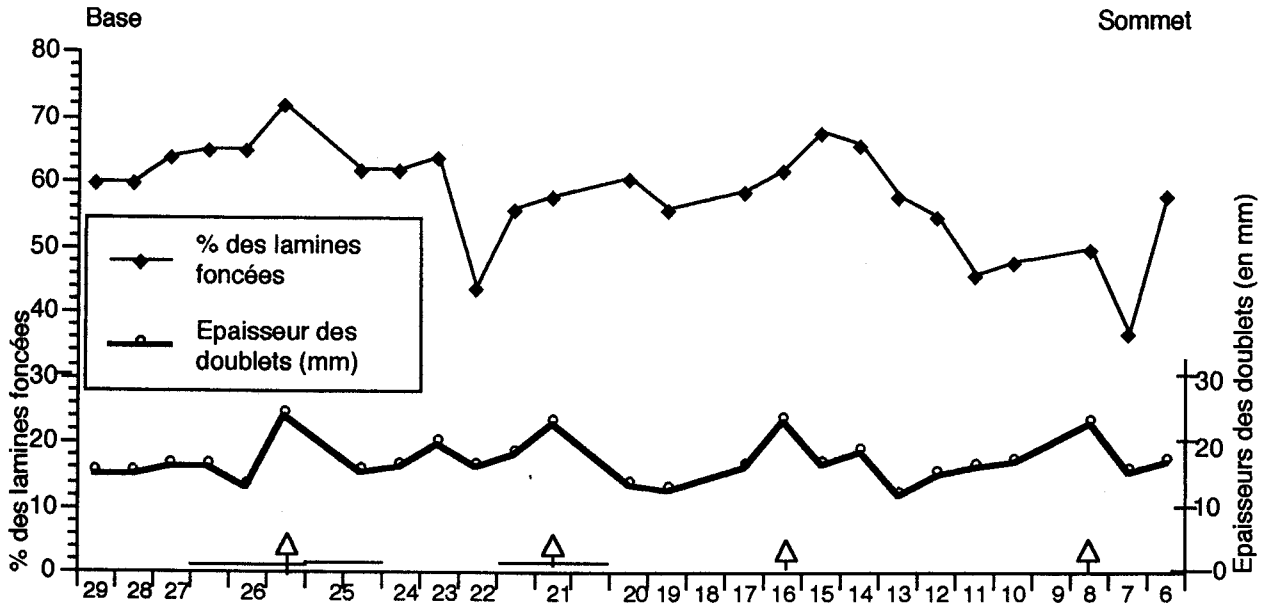


Figure 2. Comparaison entre la distribution du pourcentage moyen des lamines foncées et l'épaisseur des doublets. Les flèches repèrent les quatre niveaux où cette épaisseur dépasse 20 mm.

tes les mesures ayant été effectuées de la même manière, avec des sources d'erreurs identiques, sur toute la hauteur de la coupe. De la base vers le sommet du profil, on remarque d'abord une zone où la proportion de lamines foncées croît de manière saccadée pour culminer à 72% (échantillon 26**), diminue jusqu'à ne plus atteindre que 44% (échantillon 22), augmente ensuite jusqu'à 61%, (échantillon 20), rediminue, augmente à nouveau jusqu'à 68% (échantillon 15), décroît ensuite progressivement jusqu'à 46% (échantillon 11), augmente à nouveau, etc... Les maxima du pourcentage en lamines foncées dans les doublets ne s'observent pas à intervalles réguliers sur le diagramme.

L'image change si on considère l'épaisseur moyenne des lamines foncées dans les doublets. Elle varie du simple au double (de 1,2 mm à 2,41 mm) suivant les échantillons. Lorsqu'on considère la répartition de cette épaisseur sur la hauteur du profil, ceux dépassant 2 mm dessinent sur le diagramme des pics régulièrement espacés de 35-40 cm, séparés par des zones où l'épaisseur relative des lamines est nettement plus faible (Texte-Fig. 2). Il s'en dégage une impression de dépôt cyclique comprenant quatre cycles sur 1,50 m de profil. Il est remarquable que l'épaisseur des doublets évolue de manière parallèle aux variations du pourcentage de lamines foncées à la moitié inférieure du profil. Ce parallélisme s'estompe au-dessus de l'échantillon 16.

Les doublets qui sont les plus épais et dans lesquels les lamines foncées représentent un pourcen-

tage élevé correspondent évidemment à un laps de temps plus important que les doublets plus minces où domine la sédimentation turbide (comme dans les échantillons 22, 11 ou 7, par exemple, Texte-Fig. 2). La durée du dépôt de Bioul constitue un problème majeur, sans solution définitive jusqu'à présent.

Deux remarques peuvent toutefois apporter un élément de réponse concernant la durée du dépôt. Tout d'abord, sur la hauteur du profil, on ne note pas de changements majeurs dans la diversité des espèces identifiées, que ce soit dans le contenu en fruits et graines fossiles (ce travail) ou dans les analyses palynologiques (Boxus, 1989). Ensuite, la hauteur du profil est réduite. Sur 1,50 m de dépôt seulement, 1200 doublets environ ont été recensés. Ces observations permettent d'avancer que le dépôt de Bioul représente une tranche de temps peu (très peu) importante. Si les études en cours parviennent à démontrer le caractère saisonnier (annuel ?) de la lamination, le profil analysé pourrait correspondre à un millier d'années environ avec un maximum de 1200 ans tout au plus. Cette durée pourrait même être de beaucoup inférieure à 1000 ans. En effet, dans un environnement lacustre, il a été calculé que le taux moyen d'accumulation de sédiment est de 91 cm/1000 ans (avec un écart important de <1 à >3,500 cm /1.000 ans; Webb & Webb in Behrensmeyer *et al.*, 1992); cette estimation est valable pour les dépôts lacustres typiques, bioturbés et non varvaires. Des apports de turbidites semblables à ceux de Bioul, correspondent à des événements très courts, quasi instantanés, qui augmen-

tent très sensiblement le volume de la pile sédimentaire sans beaucoup changer le laps de temps qu'elle représente.

5. ANALYSE QUALITATIVE

5.1. GRAINES ET FRUITS IDENTIFIES

Les restes identifiés sont présentés sous forme de liste alphabétique des genres. Seuls ceux qui sont rarement récoltés ou dont l'identification a posé des problèmes font l'objet d'une description succincte.

5.1.1. Gymnospermes

Cunninghamia sp.: deux graines; des fragments d'aiguilles caractéristiques qui leur sont associés peuvent être rapportés au *C. miocenica* Ettinghausen.

Cupressoconus sp. (Pl. 1: Fig. 13): débris de petits cônes non identifiables à une espèce décrite et trop incomplets pour servir à la définition d'un nouveau taxon; nombreux surtout au tiers supérieur du profil. *Glyptostrobus europaeus* (Brongniart) Unger (Pl. 1: Fig. 6): deux graines et deux écailles détachées montrant des signes de macération.

Pinus hampeana Unger (Pl. 1: Figs 4 & 7): deux cônes entiers récoltés dans la zone médiane du profil et des écailles détachées présentes surtout à la moitié inférieure du profil.

Remarque. Ces cônes sont semblables à celui illustré par van der Burgh (1987, Pl. 1: Fig. 2) et déterminé *P. thomasi* (Goeppert) Reichenbach. D'après Mai (1986), ce binôme désigne des cônes paléogènes qui se distinguent de l'espèce néogène par des apophyses arrondies portant un umbo en relief et non pas aplati-déprimé. *P. hampeana* a une espèce proche actuelle japonaise qui colonise les sols secs et rocheux (Mai & Velitzelos, 1992).

Pinus sp 1. (Pl. 1: Figs 10 & 11): plus d'une centaine de graines réparties sur toute la hauteur du profil. Remarque. Ces graines isolées ne peuvent être rapportées avec certitude à une espèce précise, car de nombreuses espèces de *Pinus* possèdent des graines similaires (cf. par exemple Mai, 1965). Toutefois, elles présentent des analogies certaines, par leurs dimensions, leur forme et leur ornementation avec les graines isolées des cônes de *Pinus hampeana* (comparer avec les Figs 10 & 12, Pl. 59 in Mai, 1986).

Pinaceae sp. (Pl. 1: Figs 12, 14 & 15): une trentaine de graines ailées de morphologie et dimensions différentes de celles de *Pinus* sp. 1; certaines de ces graines montrent des nodules de résine; par leur forme et leurs dimensions et l'existence d'une aile de longueur double, elles peuvent être rapprochées du genre *Tsuga* dont des aiguilles isolées ont été identifiées dans le gisement.

Taxodium dubium (Sternberg) Heer (Pl. 1: Figs 2, 3, 5 & 9): graines très nombreuses; cônes mâles et femelles, écailles détachées et débris de rameaux feuillés; surtout présents dans la moitié supérieure du profil.

Remarque. *Taxodium dubium* qui est particulièrement répandu dans les gisements du Tertiaire supérieur est difficile à distinguer du *T. balticum* Sveshnikova & Budantsev (= *Taxodium distichum-miocenicum* Heer) du Tertiaire plus ancien; seule la morphologie des écailles fournit des caractères distinctifs (Mai & Walther, 1978). En raison de leur variabilité morphologique, certaines graines de *T. dubium* évoquent la forme et la taille de *T. hantkei* Gregor du Néogène de Bavière. Toutefois, les graines de Bioul ne possèdent pas la paroi très mince que Gregor (1982) juge caractéristique de *T. hantkei*; malheureusement cet auteur ne donne pas de dimensions et la «minceur de la paroi» reste un critère subjectif.

5.1.2. Angiospermes dicotylédones

Acer sp (Pl. 3: Fig. 23): un seul spécimen dépourvu d'aile.

Alnus lusatica Mai (Pl. 3: Fig. 1): nombreux débris de cônes; 7 graines; présent seulement dans la moitié supérieure de la section.

Betula longisquamosa Mädler (Pl. 3: Fig. 2): 7 graines.

Remarque. Ces graines aplaties, de contour ovale et présentant une aile à peu près aussi large que l'achène, atteignent au moins 3 mm de long sur 2 mm de largeur maximum. Le style bifide est délicat et seule sa base est conservée. Cette espèce est connue du Miocène et du Pliocène (Mai & Walther, 1988).

Carpinus de type *betulus*: très commun sur toute la hauteur de la section (Pl. 3: Figs 4 & 5). Un ensemble de 100 graines a été mesuré. Leur longueur est comprise entre 2,5 et 5,2 mm, (moyenne 3,7 mm); leur largeur va de 2,2 à 4,9 mm (moyenne 2,8 mm). Le rapport longueur/largeur est inférieur ou égal à 1,4; leur forme est ovoïde. Ces graines sont de dimensions plus réduites et sont surtout plus étroites que celles du *Carpinus betulus* actuel, phénomène qui persiste jusqu'au sommet du Pliocène et qui a été mis en évidence dès 1960 par les travaux de Jentys-Szaferowa (1960). Il a été proposé de scinder cet ensemble des graines mio-pliocènes en plusieurs espèces (Dorofeev, 1982. in Mai & Walther, 1988). Provisoirement, les graines de Bioul ne sont pas rattachées à une espèce formelle.

La distinction entre les graines isolées de *Carpinus* et d'*Ostrya* n'est pas toujours aisée. Des sections transversales ont été effectuées afin de mettre en évidence les cellules à large lumen de la couche médiane du péricarpe, caractéristiques des *Carpinus*. Celles-ci sont bien présentes, quoique

parfois malaisées à distinguer dans la paroi des graines qui ont été aplaties latéralement et qui, dans ce cas, montrent une silhouette inhabituelle, très étroite, allongée, avec un angle apical parfois inférieur à 80°. Les deux critères, rapport longueur/largeur et étroitesse de l'angle apical, utilisés afin de distinguer les graines de *Carpinus* de celles d'*Ostrya* n'ont été appliqués qu'aux spécimens aplatis dorso-ventralement. Ont été rapportées à *Ostrya* cf. *szaferi* Mai (Pl. 3: Fig. 3), les graines très allongées, aplaties dorso-ventralement (et non pas latéralement) dont le rapport longueur / largeur est supérieur à 1,5 et l'angle apical inférieur à 80°. Ces graines présentent toujours de 3 à 7 rides longitudinales bien marquées sur chaque face. 3% environ des graines de l'ensemble des *Carpinus-Ostrya* répondent à ces critères.

Carpolithes nikitinii Friis (Pl. 2: Figs 8, 10 - 13): 14 spécimens répartis sur toute la hauteur du profil.

Remarque. Ces graines qui mesurent 0,6-0,8 mm de longueur sur 0,5 mm de largeur en moyenne ont un aspect analogue à certaines espèces d'*Hypericum*. Elles montrent une couche externe de cellules polygonales se détachant aisément. La couche interne est noire, brillante, constituée de sclérides rectangulaires dont les parois sont finement ponctuées. Toutefois, sur les sections longitudinales, la hauteur de ces cellules diminue régulièrement vers les extrémités; cette caractéristique les distingue des graines d'*Hypericum* (Friis, 1985).

Carpolithes cf. *tiffneyi* Friis: 2 exemplaires complets et 1 fragment dans le tiers supérieur du profil.

Remarque. Ces petites graines unitegmiques se reconnaissent aisément en raison de leur forme de ballon légèrement allongé de 0,5 mm de diamètre et des caractères du tegmen constitué de cellules polygonales dont les parois périclinales et anticlinale interne sont épaissies et finement ponctuées (Friis, 1985).

Cephalanthus kireevskianus Dorofeev (Pl. 3: Fig. 9): 6 spécimens au tiers supérieur de la section. Remarque. Méricarpes isolés de forme allongée, arrondie au sommet et rétrécie progressivement vers la base, mesurant 2,8 à 3,4 mm de long sur 0,9 à 1,2 mm de large, peu épais, à péricarpe mince ressemblant à du cuir, finement strié obliquement. Face ventrale plate, marquée par une ligne longitudinale médiane; valve de germination occupant le tiers supérieur.

Cephalanthus ne groupe que deux espèces fossiles. *C. pusillus*, très proche de *C. kireevskianus* mais, de dimensions plus réduites, n'est connu que du Miocène du Jutland (Friis, 1985); *C. kireevskianus* a une extension stratigraphique considérable, de l'Eocène au Pliocène inclus et a été récolté en Europe et en Sibérie. Actuellement, *C. occidentalis* L., une des espèces proches de *C. kireevskianus* (Mai & Walther, 1978) accompagne *Taxodium* spécialement dans les marécages inon-

dés où le niveau d'eau change périodiquement (Knapp, 1965).

Clethra sp. (Pl. 4: Figs 6 & 7): trois graines.

Remarque. Ces graines de 1,6 mm de long sur 0,6 à 1 mm de large montrent un réseau de cellules polygonales irrégulières, rayonnant à partir de la chalaze sur la face ventrale. Leurs parois anticlinales sont épaissies; les ponctuations nombreuses de la paroi anticlinale interne (la paroi anticlinale externe, comme c'est souvent le cas, n'est pas conservée) sont nettement visibles; une sorte d'aile irrégulière est due à l'allongement des cellules marginales. Les restes de *Clethra* ont été signalés à plusieurs reprises en Europe mais leur appartenance à ce genre est mise en doute (in Friis, 1985). Les graines de *C. cimbrica* Friis, 1985 du Miocène du Jutland ont été isolées des fruits. Elles sont morphologiquement proches de celles de Bioul qui sont toutefois plus fortement ponctuées. Pour cette raison et à cause de leur nombre réduit, les graines de Bioul sont laissées sans attribution spécifique.

Cotoneaster gailensis (Reid) Mai (Pl. 3: Fig. 12): 3 exemplaires.

Remarque. En accord avec Mai (in Mai & Walther, 1988) ces spécimens sont rattachés au genre *Cotoneaster* en raison de la position du style qui est plus enfoncé que chez les *Crataegus*.

Cotoneaster sp. (Pl. 3: Fig. 15): 2 pyrènes.

Crataegus angusticarpa Reid (Pl. 3: Fig. 17): 6 spécimens.

Remarque. Pyrènes en forme de quartier d'orange avec un reste de style terminal dressé et montrant une ride longitudinale sur la face dorsale arrondie. Une zone triangulaire, brillante témoigne de l'extension réduite de la portion non soudée des faces latérales. Dimensions: 3,2 à 3,5 mm/1,6 à 1,8 mm Cette espèce connue surtout du Pliocène est également présente au Miocène supérieur, notamment en Rhénanie (van der Burgh, 1987).

Crataegus nodulosa Reid (Pl. 3: Fig. 10): 4 spécimens.

Remarque. Pour Friis (1985) cette espèce est considérée comme synonyme de *Pyracantha acuticarpa* Szafer. Toutefois, van der Burgh (1987) conserve le binôme *Crataegus nodulosa*.

Crataegus sp.: 4 spécimens.

Cyclocarya nucifera (Ludwig) Mai (Pl. 3: Fig. 13): 2 noix.

Remarque. Noix en forme de toupie, de 4 à 4,2 mm de diamètre, s'ouvrant en deux valves; base avec une petite cicatrice d'attache, sommet acuminé; surface de l'endocarpe ornée de crêtes longitudinales arrondies et peu proéminentes, alternant au niveau de l'équateur de la noix. Ces deux spécimens constituent un élément allochtone dans le gisement. Les fruits de la seule espèce actuelle, *C. paliurus* Iljinskaya qui est typique des forêts mésophytiques mélangées de l'est de la Chine, sont dispersés par le vent (Manchester & Dilcher, 1982).

C. nucifera est surtout connu du Pliocène; il est signalé dès le Miocène moyen (Mai & Walther, 1988) et également au Miocène supérieur, notamment en Rhénanie (van der Burgh, 1987).

Ericaceae sp. (Pl. 4: Figs 13, 14 & 15): 8 capsules. Ces petites capsules plus ou moins sphériques indéhiscentes, à 4 ou 5 loges, mesurent 1,2 à 1,5 mm de diamètre. Elles sont noirâtres et bien que très résistantes, présentent un aspect spongieux. Le calice est parfois conservé et montre de petits éléments de longueur inégale; un disque est présent. Un reste de style dressé et légèrement cannelé est parfois observé. Ces capsules, par leur forme, leurs dimensions et leur aspect ressemblent à celles d'*Epacridicarpum*; toutefois, elles ne possèdent pas la couche interne, très dure et résistante d'aspect brillant, typique de ce genre; elles se brisent irrégulièrement et des valves isolées complètes n'ont pu être obtenues. De plus, chaque locule contient une graine unique, dépourvue de testa, de forme ovale, aplatie latéralement avec une marge ventrale droite ou légèrement concave et une marge dorsale semi-circulaire (Pl. 4: Fig. 15). L'enveloppe de la graine n'est pas lisse; elle présente des cellules polygonales dont les parois anticlinales épaissies dessinent une sorte de réseau irrégulier. La placentation est axile et centrale à sub-apicale. Ces capsules appartiennent à une Ericaceae sans pouvoir préciser plus avant.

Eucommia ulmoïdes Oliv.: 9 spécimens.

Remarque. Fruits dont l'aile membraneuse n'est pas complètement conservée. La graine est de contour ovale et mesure de 14 à 17 mm de long sur 3 à 5 mm de large, dimensions qui correspondent aux variations de taille des graines actuelles; l'aile est le plus souvent fragmentée en petites pièces qui sont retenues par des filaments élastiques de gutta-percha. Les deux espèces de fruits d'*Eucommia* connus à l'état fossile, *E. ulmoïdes* et *E. europaea*, ne diffèrent que par la taille, argument discutable (Tralau, 1963 in Lancucka-Srodoniowa, 1966). Ces fruits, communément signalés dans les gisements néogènes sont dispersés par le vent et constituent un élément allochtone, irrégulièrement réparti sur toute la hauteur du profil.

Eurya stigmosa Mai (Pl. 2: Fig. 2): 3 graines présentes dans les niveaux supérieurs.

Remarque. Petites graines campylotropes, aplaties latéralement, de contour presque circulaire, de 1,2 mm de large sur 0,9 mm de haut. Seul le testa est conservé; comme d'habitude sur les spécimens fossiles (Boulter, 1986), la paroi externe des cellules de l'exotesta a disparu; les parois anticlinales sont colonnaires et très épaissies: elles forment de petites alvéoles en forme caractéristique d'entonnoir, qui sont disposées en une dizaine de rangées autour du condyle. Ces alvéoles mesurent en moyenne aux environs de 0,1 mm de diamètre. *E. stigmosa* a une extension stratigraphique considérable (du Paléo-

cène au Pliocène); ce genre englobe très probablement plusieurs espèces qu'il est impossible de distinguer actuellement en se basant sur la seule morphologie des graines (Mai, 1981). Cette théacée illustre un des rares éléments paléotropicaux de l'assemblage.

Hypericum plusieurs espèces (Pl. 2: Figs 6 & 9): 15 graines.

Remarque. Ces graines de petites dimensions (0,8 à 1,2 mm de long), bitegmiques, montrent rarement des restes de la couche cellulaire du testa (Pl. 2: Fig. 6); le tegmen est composé de cellules dont les parois anticlinales sont épaissies, très finement ponctuées et dessinent un réseau légèrement en relief; les graines dépourvues de testa ont un aspect noir, brillant (Pl. 2: Fig. 9); le raphé est à peine distinct. *Ilex thuringiaca* Mai: 2 exemplaires.

Ilex protogea Mai: 2 exemplaires.

Liquidambar magniloculata Czeccott & Skirgiello: 9 spécimens.

Remarque. Les plus complets de ces fruits atteignent 19 mm de diamètre; les cavités les plus larges atteignent 7 mm et leurs caractéristiques correspondent à celles de *L. magniloculata* décrit par Czeccott & Skirgiello (1959). La synonymie entre *L. europaea* A. Braun et *L. magniloculata* Czeccott & Skirgiello argumentée par Mai & Walther (1978) n'est pas acceptée par Gregor (1978). A Bioul, les capsules de *L. magniloculata* sont les fruits les plus grands récoltés; elles apparaissent comme un élément allochtone du gisement parce que plus particulièrement associées aux lamines claires, les plus riches en silt. *Lycopus antiquus* Reid (Pl. 3: Fig. 18): 3 graines. *Lyonia* sp. (Pl. 4: Figs 8 - 12): une capsule bien conservée.

Remarque. Cette unique capsule de 3,4 mm de diamètre possède cinq loges à déhiscence loculicide; elle a été récoltée entrouverte (Pl. 4: Fig. 8). L'épaississement lignifié qui recouvrait les sutures dorsales a disparu mais il a laissé des cicatrices perceptibles. Les valves de la capsule sont ornées de grosses verrues irrégulièrement réparties (Pl. 4: Figs 8 - 12). Les cinq petits sépales triangulaires du calice persistant sont chagrinés. Chaque locule renferme de très nombreuses graines anatropes, étroites, allongées, marquées par l'alignement en rangées longitudinales des cellules de la couche externe du tegmen (Pl. 4: Figs 9 & 11). Le placenta est nettement marqué. Les caractères de cette capsule et la morphologie des nombreuses graines étroites et allongées que renferme chaque loge permettent de l'attribuer au genre *Lyonia*. La morphologie et l'ornementation externe la différencie de *L. danica* Friis mais, une fois de plus, le matériel récolté (une unique capsule) est insuffisant pour établir une nouvelle espèce.

Magnolia burseraceae (Menzel) Mai: 3 graines complètes et des débris, présents uniquement dans le tiers supérieur de la section.

Remarque. Ces graines ovoïdes cordiformes mesurent 6 à 6,8 mm sur 5 à 5,5 mm; elles sont peu écrasées et lisses; leur base est légèrement concave; la région micropylaire est très peu pointue à arrondie; le testa est constitué de scléréides isodiamétriques ordonnées radialement et atteint 0,3 à 0,4 mm d'épaisseur. Ces graines ont été rapportées à *M. burseracea* en raison de la région micropylaire plutôt arrondie et surtout de l'épaisseur du testa qui est plus faible que celle de l'espèce *M. lignitarum*, morphologiquement très proche. D'après Mai (1975), *M. burseracea* est une espèce particulièrement répandue dans les assemblages floristiques à caractère subtropical du Tertiaire récent; il est récolté surtout dans les sédiments riches en matières organiques et semble associé à la végétation de marécage sur sol acide.

Melastomites sp. (sensu Dorofeev) (Pl. 4: Fig. 5): quatre graines dont deux encore munies de leur opercule.

Remarque. D'après Collinson & Pinggen (1991), le nom de genre *Melastomites* défini pour des feuilles est inadéquat et doit être changé. De plus les affinités précises des graines fossiles avec un des genres modernes de la grande famille actuelle des Melastomataceae ne sont pas claires. Les graines de ce type sont rares; toutes proviennent de gisements miocènes: inférieur-moyen de Biélorussie, Miocène indifférencié de l'ouest de la Sibérie, moyen (?) (Kreuzau, Allemagne), supérieur (Gozdnicza et Konin, Pologne). C'est la première fois que des *Melastomites* sont signalés aussi à l'ouest de l'Europe. *Microdiptera* cf. *uralensis* (Dorofeev) Mai (Pl. 4: Figs 4a & 4b): 2 graines dans la zone médiane du profil (élément paléotropical).

Myrica johnstrupii Friis (Pl. 2: Fig. 1): 6 endocarpes répartis sur la hauteur du profil.

Remarque. Ces endocarpes uniloculaires de contour ovale à subcirculaire, s'ouvrant en deux valves, sont pratiquement lisses et mesurent entre 1,5 et 2,5 mm de diamètre. Ils ont été rapportés à l'espèce *johnstrupii* en raison de la morphologie de la paroi de l'endocarpe qui est typiquement plus épaisse (presque deux fois) vers le tiers supérieur de la locule. Celle-ci est en forme de goutte, pointue au sommet, et arrondie à la base, sans placenta proéminent. *M. johnstrupii* est une espèce caractérisée dans le Jutland (Friis, 1985) et est considérée d'âge miocène.

Myrica sp. (très commun sur toute la hauteur de la section); l'ensemble des graines de *Myrica* correspond à 32% du total des graines.

Remarque. Les endocarpes de *Myrica* sont très nombreux dans le gisement. Certains montrent des restes d'exocarpe avec des protubérances cireuses et sont très semblables à *M. ceriferiformis* Kownas. Les formes les plus petites peuvent être rapprochées de *M. minima* Negru. Toutefois, comme déjà signalé par Friis (1985), les espèces de *Myrica*

qui se distinguent uniquement par leur forme et leurs dimensions ne peuvent être isolées parmi une large population (à Bioul, 252 graines isolées de la première récolte et plus de 500 de la seconde) où s'observe le passage graduel d'une «espèce» à l'autre avec toutes les formes de transition.

Nyssa disseminata (Ludwig) Kirchheimer: 3 spécimens.

Remarque. Ces endocarpes à paroi mince sont très aplatis; ils mesurent 8 à 8,7 mm de long sur 4 à 4,5 mm de large, sont de forme ovale, atteignant leur plus grande largeur vers la moitié de leur hauteur. Ils sont uniloculaires, ornés de crêtes longitudinales au relief peu prononcé et possèdent une large valve de germination triangulaire. *N. disseminata* est rapproché de l'actuel *N. silvatica* Marsh (Mai & Walther, 1978).

Pirocarpella aquisgranensis Mai (Pl. 4: Fig. 16): une douzaine de capsules réparties sur toute la hauteur du profil.

Remarque. Ces capsules indéhiscentes comptent 4 ou 5 loges. Elles ont une forme de poire et sont anguleuses. Elles ont conservé au sommet le style rainuré, relativement long et courbé; la base rétrécie présente un disque. L'épicarpe mince qui a l'aspect du cuir est souvent présent; le péricarpe épais est d'aspect spongieux; il comporte une couche interne mince, très résistante constituée d'éléments étroits, sclérifiés, de couleur brune; les capsules se brisent irrégulièrement; dans chaque loge s'observe une graine unique, dépourvue de testa. La placentation est axille. Ces petites capsules attribuées aux Cyrtaceae sont présentes notamment dans les couches du Miocène supérieur de Rhénanie (Mai & Walther 1988).

Platanus cf. *neptunii* (Ettinghausen) Buzek, Holy & Kvacek: 10 spécimens.

Remarque. Ces achènes de forme triangulaire très allongée, mesurent 5,3 à 6 mm de longueur sur 1,3 mm de largeur maximum. Au sommet, ils se rétrécissent progressivement et se terminent par le style persistant. Celui-ci porte une fissure verticale se prolongeant un peu en-dessous de sa base. L'unique locule occupe les deux tiers environ de la longueur de l'achène; elle est tapissée de cellules sclérifiées alignées transversalement.

Les cellules sclérenchymateuses externes sont très étroites et disposées longitudinalement. Par leurs dimensions et l'organisation de leurs tissus, ces achènes sont similaires à ceux de *P. neptunii* (Ettinghausen) Buzek, Holy & Kvacek analysés en détail par Friis (1985, p. 29) dans les flores miocènes du Jutland (dans les gisements de Fæstervold et de Sýby). Toutefois, le matériel réduit à notre disposition ne permet pas une identification certaine à cette espèce dont les infrutescences complètes, mâles et femelles, les axes fructifères dénudés, les graines contenues dans les achènes et les feuilles ont été décrits.

Polygonum cf. tambovicum Dorofeev. (Pl. 2: Figs 3 - 5): 3 achènes dont un encore entouré par les pièces persistantes du périanthe.

Remarque. Ces achènes de 2,75 sur 1,5 mm sont trigones, à arêtes vives, pointus au sommet et très courtement pédicellés. Les trois faces sont d'égale valeur. Ils montrent un reste du style terminal. La paroi du fruit est unicellulaire, formée d'éléments columnaires épaissis et très résistants; de couleur brun foncé, légèrement translucide, elle est finement rugueuse en raison de la présence de petites papilles qui sont localement alignées en files longitudinales (Pl. 2: Fig. 3). Les pièces du périanthe, coriaces et légèrement velues sont incomplètement conservées (Pl. 2: Fig. 4). Ces achènes sont de forme et de dimensions semblables à ceux de *P. tambovicum* Dorofeev 1988 du Miocène de Biélorussie.

Pseudoeuryale cf. europaea (Reid & Reid) Dorofeev (Pl. 2: Figs 6 - 8): 1 seule graine.

Remarque. Cette unique graine de couleur brun foncé, luisante, de forme ovoïde comprimée latéralement, mesure 4,2 mm de longueur sur 2,5 mm de largeur maximale. Le hile, visible à côté de la trace laissée par l'opercule, ne s'étend pas au-delà du bord de celui-ci (Pl. 2: Fig. 8). La paroi est constituée de cellules allongées, onduleuses (Pl. 2: Fig. 7). Ce spécimen est semblable à ceux illustrés par van der Burgh (1987, Pl. VII: Figs 2.3,4) du Miocène supérieur de Rhénanie; ceux-ci, comme l'unique spécimen de Bioul, sont de dimensions légèrement plus réduites que les graines habituellement décrites.

Pterocarya limburgensis Reid & Reid: 2 noix dans le tiers inférieur du profil.

Pyracantha acuticarpa (Reid & Reid) Szafer (Pl. 3: Fig. 14): 27 graines.

Remarque. Ces pyrènes en forme de quartier d'orange avec une marge ventrale droite, montrent une section transversale triangulaire avec des parois latérales aplaties divergeant sous un angle aigu et une face dorsale arrondie. Ils sont légèrement pointus à la base et contractés à l'apex sous la base du style qui est persistant et dressé ou qui a laissé une cicatrice nette. Dans le fruit, les pyrènes au nombre de 5, ne présentent pas de fusion entr'eux. Ils adhèrent à l'hypanthium sur les 2/3 à 4/5 de leur paroi dorsale: une ligne nettement visible sur chaque pyrène marque la limite de cette zone. Longueur des pyrènes: 2 à 3 mm; largeur: 1,3 à 1,9 mm. *Pyracantha acuticarpa* est signalé dès l'Oligocène moyen et son extension stratigraphique est considérable. Les graines de *Pyracantha* sont dispersées par les oiseaux. Elles représentent un des éléments les plus allochtones dans le dépôt de Bioul. La plupart des auteurs estiment que *P. coccinea* Roemer, qui colonise les habitats secs du sud de l'Europe et du Caucase, est l'espèce actuelle la plus proche (cf. Friis, 1985, p. 53; Palmarev, 1989). Toutefois,

Mai & Walther (1978), sur base de leurs propres observations estiment que deux autres espèces actuelles de *Pyracantha* d'Extrême-Orient colonisant d'autres habitats ont aussi des graines avec des caractères comparables et ils laissent ouverte la question de l'espèce actuelle la plus proche.

Quercus sp.: nombreux bourgeons femelles à la moitié inférieure du profil.

Rosa sp. (Pl. 3: Fig. 16): 12 pyrènes.

Remarque. Ces pyrènes de 2 à 2,5 mm de longueur sur 1,2 mm de largeur maximum sont aplatis latéralement et présentent une silhouette de triangle rectangle. Leurs parois sont dures, résistantes et finement striées. La base du style est de forme conique, tronquée, disposée un peu obliquement. La cicatrice basale triangulaire est nettement dessinée. Ces pyrènes sont proches de ceux de *Rosa bergaensis* Mai (in Mai & Walther, 1988) du Pliocène de Thuringe. Ils s'en distinguent notamment par l'absence de sillon ou de crête sur les faces latérales.

Rubus cf. microspermus Reid & Reid (Pl. 3: Figs 21 & 20): 2 spécimens.

Remarque. Endocarpes très petits, de 1,2 à 1,6 mm sur 0,9 à 1,2 mm avec marge ventrale plutôt rectiligne et marge dorsale arrondie; base arrondie et sommet peu pointu. La surface est ornée d'un réseau de crêtes étroites dessinant des mailles anguleuses et irrégulières. En raison de leur petite taille et de leur forme variable, ces *Rubus* de Bioul sont à rapprocher plus particulièrement des *R. microspermus* illustrés par Lancucka-Srodoniowa (1979) du Miocène de Pologne.

Rubus sp. 1 (Pl. 3: Fig. 19): 4 spécimens semblables au *Rubus* sp. 3 de Dorofeev (1988).

? *Rubus* sp. 2 (Pl. 3: Fig. 22): 1 spécimen.

Remarque. Cet unique spécimen mesurant 1,6 mm de longueur sur 0,8 mm de largeur maximum au tiers basal, possède une paroi dont l'aspect granuleux est différent des autres spécimens attribués à *Rubus*; il présente des crêtes tantôt étroites, tantôt larges, dessinant des mailles irrégulières et profondes, plus petites vers le sommet de la graine.

Swida bugloviana (Dorofeev) Negru: 2 graines.

Remarque. Espèce considérée proche des actuels *S. alba* (L.) Opiz et *S. stolonifera* (Michx) Opiz, qui colonisent des substrats humides, bords de rivières et bois marécageux (Mai & Walther, 1985). *S. gorbunovii* est connu de l'Oligocène jusqu'au Pliocène supérieur (Mai & Walther, 1988).

Swida discimontana (Dorofeev) Negru (Pl. 4: Fig. 3): 2 endocarpes.

Remarque. Petits endocarpes biloculaires, arrondis, lisses, un peu aplatis obliquement, avec un sillon méridional net mais pas d'autres rides. Pas d'ouverture basale visible. Les deux loges de l'endocarpe se séparent aisément le long du septum médian qui est plus épais que chez l'espèce précédente. *S. discimontana* désigne les plus petits endocarpes

fossiles connus de *Swida*. Décrite du Miocène de Lausitz et Salzhausen (zones floristiques II et VI de Mai), elle est rapprochée de l'actuel *S. microcarpa* Opiz de Floride et Géorgie, taxon sensible au gel (Mai & Gregor, 1982).

Symplocos lignitarum (Quenstedt) Kirchheimer: 5 spécimens dans la zone médiane du profil.

Remarque. Ces noyaux allongés, de 5,7 à 6 mm sur 2,5 mm, comportent trois loges et sont ornés de crêtes étroites et peu saillantes, plus ou moins onduleuses. Cette espèce est très commune dans le Tertiaire européen; son extension stratigraphique va de l'Oligocène moyen au Pliocène (Mai, 1970). Elle n'est pas nécessairement liée à un type de végétation subtropicale comme les autres espèces de ce genre (Mai, 1970).

Symplocos schalzenhausii (Ludwig) Kirchheimer (Pl. 4: Figs 1 & 2): 2 spécimens dans la zone médiane du profil.

Remarque. Ces endocarpes globuleux-ovoïdes, de 6 mm sur 5 mm, comportent trois loges également développées et sont marqués extérieurement de faibles rides. Ils présentent des restes d'exocarpe. *S. salzenhausensis* représente un élément paléotropical. Cette espèce s'observe parmi les assemblages autochtones et allochtones mais est toujours faiblement représentée (van der Burgh, 1988).

Vitis parasylyvestris Kirchheimer (Pl. 2: Fig. 7): 2 spécimens. Remarque. Ces graines se différencient des suivantes par leur taille plus élancée (4,5 mm de long) et surtout par la présence d'une base cylindrique bien formée, longue de 0,8 mm environ.

Vitis teutonica Braun: 2 graines.

Remarque. Graines de 3,3 à 3,7 mm sur 2 à 2,7 mm qui ne présentent pas de plis nets (tout au plus une fine striation) sur la face dorsale où la chalaze plus ou moins ronde, occupe une position à peu près centrale; elles se rétrécissent brutalement à la base. Les graines de *Vitis*, dispersées par les oiseaux sont essentiellement allochtones.

Ziziphus striata Mai & Gregor: 5 spécimens; élément paléotropical.

5.1.3. Angiospermes monocotylédones

Aracispermum canaliculatum Nikitin ex Dorofeev: 2 graines.

Remarque. Graines anatropes, allongées, mesurant 3,2 mm sur 1,4 mm, légèrement pointues à la base et tronquées au sommet où une ouverture subcirculaire de 0,6 mm de large est nettement visible. Le raphé longitudinal apparaît très épais; il est englobé dans le tissu sclérenchymateux qui constitue la couche médiane du testa; deux sillons longitudinaux le délimitent. Ces deux graines sont caractéristiques et identiques à celles décrites et illustrées par Friis (1985). La position systématique d'*A. canaliculatum* reste controversée. Généralement

considérés comme des Araceae d'affinité incertaine (par exemple par Madison & Tiffney, 1976), les *Aracispermum* sont rapprochés par Mai & Walther (1983) du genre paléotropical *Alpinia* Roxb. (Zingiberaceae). Pour van der Burgh (1987, 1988), *A. canaliculatum* est une Araceae, comparable à *Calla palustris* L. Cette dernière colonise les eaux acides d'Europe centrale et septentrionale, de Sibérie et d'Amérique du Nord. *Carex acutiformis* Ehrh.: 4 achènes.

Remarques. Ces achènes nettement trigones ont un contour ellipsoïde. Ils mesurent 1,7 à 1,9 mm sur 0,8 mm et atteignent leur plus grande largeur à mi-longueur. Ils présentent un style court et une base arrondie. Le dessin cellulaire est nettement marqué; les petites cellules polygonales sont ordonnées en rangées longitudinales. Cette espèce du bord des eaux, des bois fangeux et des marécages a été récoltée dans le Pliocène de Thuringe (Mai & Walther, 1988). Elle est présente en Rhénanie dès le Miocène (van der Burgh, 1988).

Carex cf. *caespitosa* L. (Pl. 5: Figs 11 & 17): 4 achènes dont un qui a conservé son utricule.

Remarque. Les achènes de cette espèce sont malaisés à distinguer de ceux de *C. nigra*. La base resserrée, courte mais nette, justifie la détermination proposée. *C. caespitosa* fait partie de la population des grandes cypéracées des marécages (Mai & Walther, 1988)

Carex elongatoides Lancucka-Srodoniowa: 6 achènes.

Remarque. Achènes aplatis, de forme ovale, mesurant 1,5 à 1,9 mm de longueur sur 0,8 mm de largeur maximale qui est atteinte vers la moitié de la longueur de l'achène. Ils sont arrondis au sommet où s'observe la base étroite du style incomplètement conservé, et se rétrécissent régulièrement vers la base qui ne présente pas de stipe individualisé. Leur paroi est légèrement luisante et finement ponctuée. Ce *Carex* est rapproché du *C. elongata* L. actuel (Mai & Walther, 1988), hémicryptophyte du bord des eaux et des forêts d'arbres à feuilles caduques fréquemment inondées, notamment des aulnaies humides ou marécageuses (Vanden Bergen, 1982). *C. elongatoides* est connu dès le Miocène (Pologne; Lancucka-Srodoniowa, 1979).

Carex cf. *strigosoides* Lancucka-Srodoniowa: 4 achènes au tiers supérieur du profil.

Remarque. Achènes trigones dont les parois de valeur à peu près égale sont légèrement concaves. Ils mesurent 1,3 à 1,7 mm de longueur sur 0,8 à 1 mm de largeur maximale atteinte vers le milieu de l'achène. Celui-ci est muni au sommet d'un «bec» fin et relativement long (0,2 mm) et est rétréci à la base en un stipe net muni d'un disque qui est souvent conservé. Paroi avec cellules isodiamétriques assez larges, bien visibles et arrangées en lignes verticales; elles ne montrent pas ou plus de traces des «silica cônes» (alors que ceux-ci sont toujours

présents sur les achènes des *Carex* actuels, (Thomasson, 1983)). Cette espèce fossile est rapprochée de l'actuel *C. strigosa* Huds., espèce méditerranéo-atlantique qui se développe dans les forêts humides (Lancucka-Srodoniowa, 1979). Elle est connue dès le Miocène en Pologne et est encore répandue au Pliocène en Thuringe (Mai & Walther, 1988).

Carex szaferi Dorofeev: 3 achènes.

Remarque. Ces achènes, en raison de leur morphologie, se rapprochent de ceux de *C. flagellata* Reid et Reid; ils sont néanmoins de dimensions plus réduites, moins longs et surtout plus étroits que ces derniers. *C. szaferi* est connu dès le Miocène supérieur (Mai & Walther, 1988).

Carex sp. 1 (Pl. 5: Fig. 12): 3 achènes.

Remarque. Ces achènes de 1,4 à 1,5 mm de longueur (sans le bec) sur 0,5 mm de largeur maximale atteinte un peu en-dessous de la zone médiane, possèdent un bec robuste et long. Ils sont atténués en un stipe bien marqué, dépourvu de disque et montrent un réseau cellulaire net. Ils sont à rapprocher de *Carex* sp. 2 de Dorofeev (1962).

Carex sp. 2 (Pl. 5: Fig. 16): 2 achènes à la base du profil.

Remarque. Achènes de 1,3 mm (sans le bec) sur 0,7 mm, trigones. La plus grande largeur est atteinte au tiers supérieur. Les cellules de la paroi sont à peine discernables; elles dessinent une très fine striation longitudinale.

Cladiocarya europeae (Dorofeev) Mai (Pl. 5: Fig. 14): 82 fruits.

Remarque. Fruits ovoïdes, bisymétriques, aplatis, se terminant au sommet par le style à assise large, régulièrement rétréci en pointe et à la base par un col très court et tronqué. L'exocarpe mince a un aspect granuleux en raison de la présence de verrues serrées résultant de l'existence de «silica cônes» analogues à ceux des cypéracées actuelles. Deux faisceaux vasculaires primaires sont disposés latéralement et les faisceaux moins importants sont indiqués par 5 à 10 rides longitudinales parfois anastomosées. Dimensions des spécimens complets: de 1 à 1,5 mm de long sur 0,6 à 1,2 mm de large. *C. europeae* est la cypéracée la plus commune à Bioul. Cette espèce a une extension stratigraphique considérable, de l'Eocène au Pliocène (Mai & Walther, 1978). Elle est considérée comme un élément paléo(sub)tropical par van der Burgh (1988).

Cladiocarya trebovense (Buzek) Mai (Pl. 5: Figs 6 & 7): 19 fruits et endocarpes isolés.

Remarque. Endocarpes isolés, finement granuleux, uniloculaires et bisymétriques, de forme variable mais toujours très élargis dans la région médiane, montrant l'emplacement de 2 ou 3 faisceaux vasculaires (Pl. 5: Fig. 7); sommet se rétrécissant progressivement en pointe; base tronquée marquée par un pore circulaire toujours très net. La couche la

plus interne est sclérenchymateuse et il n'est pas rare d'observer des spécimens dénudés, réduits à l'endocarpe qui montre toutefois les traces, en creux, des faisceaux vasculaires. Spécimens complets de 0,9 à 1,1 mm de long sur 0,7 à 1,4 mm de large. *C. trebovense* est une espèce commune dans le Tertiaire d'Europe; son extension stratigraphique va de l'Eocène supérieur au Miocène moyen (Mai & Walther, 1978) et englobe également le Miocène supérieur (van der Burgh, 1988). Ce taxon est comparable à certaines espèces de *Cladium* (Mai & Walther, 1983) et est considéré paléo(sub)tropical (van der Burgh, 1988). Pour Gregor (1982), cette espèce est associée à d'autres éléments indiquant un milieu saumâtre; ce n'est pas le cas à Bioul.

Cladium oligovasculare Mai: 22 spécimens.

Remarque. Fruits ovoïdes à subglobuleux à base courte, peu élargie et tronquée; ils sont surmontés par un style court et pointu. Ces fruits mesurent de 1,2 à 1,6 mm de long sur 1,1 à 1,5 mm de large. Leur exocarpe est mince et granuleux d'aspect, de couleur brun-noirâtre. Ils sont typiquement marqués de 3 à 5 sillons longitudinaux, profondément imprimés correspondant aux faisceaux vasculaires. Ces *Cladium* sont signalés depuis la zone III du Miocène d'Allemagne jusque dans le Miocène tout à fait supérieur de Silésie (Mai, 1986). Pour Mai (1985) cette espèce néogène est une des formes aquatiques endémiques pour la région paléofloristique de l'ouest de l'Europe.

Cladium palaeomariscus Dorofeev (Pl. 5: Fig. 2): 5 spécimens.

Remarque. Fruits semblables aux précédents mais possédant une partie basale en forme de col élargi muni de trois à cinq pointes divergentes, nettement dessinées. *Cyperus* sp. (Pl. 5: Figs 9 & 15): 2 achènes au milieu de la section.

Remarque. Ces achènes sont attribués à *Cyperus* en raison des parois finement ondulées des cellules isodiamétriques de leur épiderme (Pl. 5: Fig. 15). De forme légèrement triangulaires en section, ils ont un contour ovoïde et possèdent un apex mucroné. Ils sont finement rugueux et mesurent 1 à 1,2 mm sur 0,6 à 0,75 mm. Les *Cyperus* sont souvent colonisateurs des zones fraîchement exondées (Vanden Berghen, 1982). Des *Cyperus* sont connus dès le Miocène, en Pologne (Lancucka-Srodoniowa, 1979) et au Danemark (Friis, 1985).

Dulichium marginatum (Reid & Reid) Dorofeev (Pl. 5: Fig. 20): 6 achènes.

Remarque. Fruits aplatis, fusiformes de 2,2 à 2,5 mm de longueur sur 0,8 à 1 mm de largeur maximum, acuminés à l'apex et rétrécis à la base où des restes des soies sont conservés. La surface externe du péricarpe montre des cellules polygonales de petit diamètre, disposées en files longitudinales. Des fruits de *Dulichium* ont été décrits de nombreuses localités du Tertiaire et du Quaternaire et plusieurs espèces ont été établies, mais leur dé-

limitation est délicate (Mai & Walther, 1978; Friis, 1985).

Dulichium vespiforme Reid & Reid: 3 achènes beaucoup plus trapus que ceux de l'espèce précédente; les deux espèces de *Dulichium* ne sont présentes qu'à la moitié supérieure du profil.

Epipremnites ornatus (Reid & Chandler) Gregor & Brogner (Pl. 5: Fig. 1): 2 graines, présentes seulement dans les niveaux supérieurs.

Remarque. Ces graines anatropes, cylindriques et recourbées qui mesurent 2 mm sur 1,25 mm ont un aspect luisant et une morphologie caractéristique avec des fossettes en cercles concentriques, surtout marquées sur la face convexe. Elles ont été illustrées dans la littérature antérieure à 1984, sous le nom d'*Epipremnum ornatum*. Mai & Walther (1983) ont souligné la variabilité morphologique de cette espèce dont l'extension stratigraphique est considérable. *E. ornatus*, défini dans l'Eocène supérieur (Reid & Chandler, 1926), persiste durant l'Oligocène, atteint le Miocène moyen dans l'est de l'Allemagne (Mai & Walther, 1983) et le Miocène supérieur en Rhénanie (van der Burgh, 1988). Ce taxon est un des rares représentants paléotropicaux dans l'assemblage de Bioul.

Monochoria striatella Mai (Pl. 5: Figs 3,4 & 5): 4 graines.

Remarque. La morphologie de ces petites graines de 0,6 à 0,7 mm de long sur 0,2 à 0,3 mm de large est conforme à la description donnée par Mai (in Mai & Walther, 1983). Tegmen et testa se séparent aisément, chacun étant constitué d'une seule couche de cellules de formes et dimensions différentes. *M. striatella* est une plante aquatique vivant dans les eaux calmes. Cette espèce fait partie du cortège des formes endémiques du Néogène de la «région paléofloristique de l'Europe de l'ouest» (Mai, 1985). Mai & Walther (1983) la signalent comme rare à l'Eocène supérieur, plus commune de l'Oligocène supérieur au Miocène moyen de l'est de l'Allemagne et souvent récoltée dans le Pliocène de Thuringe.

Potamogeton sp. (Pl. 5: Fig. 13): petites graines très rares, 2 exemplaires seulement.

Scirpus sp. 1 (Pl. 5: Fig. 8): 4 achènes.

Remarque. Petits achènes (1,1 à 1,2 mm sur 0,7 à 0,8 mm) faiblement trigones en section, avec une fine striation longitudinale; la plus grande largeur est atteinte au tiers inférieur de l'achène qui possède une base courte et trapue ainsi qu'un bec court et large. Quelques restes des soies basales sont conservés.

Scirpus sp. 2 (Pl. 5: Fig. 10): 2 achènes.

Remarque. Ces petits achènes trigones (1,4 mm sur 0,7 mm) présentent une face beaucoup plus importante que les deux autres; les angles sont arrondis. Ils ont une forme caractéristique, en ampoule, gonflés au sommet et rétrécis progressivement vers la base en un stipe long et étroit. Le style dressé est

étroit mais très net. La surface des achènes montre clairement une striation longitudinale bien dessinée de cellules rectangulaires, allongées et à parois ondulées en relief.

Sparganium minimum: 2 exemplaires. *Typha* sp. (Pl. 5: Figs 18 & 19): 2 spécimens appartenant à la même espèce, récoltés au milieu du profil.

5.2. INTERPRETATION DE L'ANALYSE QUALITATIVE

5.2.1. Age probable de l'assemblage

Il est devenu classique, lors de l'analyse d'un assemblage de plantes fossiles du Tertiaire de séparer les composants entre les deux éléments arctotertiaire et paléotropical, tels qu'ils ont été définis par Engler, définition encore rappelée récemment par Mai (1991). Bien que cette méthode soit critiquable (voir Friis, 1975 et 1985 notamment), elle est néanmoins considérée comme un outil biostratigraphique valable et est largement utilisée en Europe (par van der Burgh, 1978, 1983, 1988, par exemple, qui applique la méthode systématiquement).

Dans l'assemblage de Bioul, les formes herbacées dont l'appartenance à l'un ou l'autre groupe est, à juste titre, controversée (Mai, 1985), ont été écartées; seules, les espèces au moins partiellement ligneuses et rangées explicitement par Mai, soit dans l'élément paléotropical, soit dans l'élément arctotertiaire, ont été prises en considération. La paléoflore de Bioul présente une forte dominance d'éléments arctotertiaires. En effet, compte tenu des restrictions exposées ci-dessus, les espèces qualifiées de paléotropicales sont peu représentées: à peine 20% du nombre total des espèces identifiées. Ce résultat est confirmé par l'analyse palynologique qui a mis en évidence 20% environ de taxa pouvant être qualifiés de thermophiles (Boxus, 1989).

La grande majorité des graines déterminées appartiennent à des taxa fossiles. Quelques-unes (*Melastomites* sp., *Pseudoeuryale*, *Cladiocarya*, *Epipremnites*, *Pirocarpella*, etc.....) représentent des genres éteints mais, la majorité des spécimens sont rattachés à des genres modernes. Si, dans cette association, on considère la proportion des éléments qualifiés «d'exotiques» au gisement (sensu Friis, 1975, c-à-d. les genres fossiles ainsi que ceux qui n'ont plus de représentants dans la flore actuelle de la région de Bioul), celle-ci est relativement réduite et représente moins d'un tiers du total des genres identifiés (29%). La nature «exotique» ou non de certains éléments n'est pas toujours évidente et cette démarche est, elle aussi, critiquable (Friis, 1975). Néanmoins, d'après les graphiques de Wolfe

& Barghoorn (1960. Fig. 1) et de Friis (1975, Fig. 6), la combinaison de ces deux données, place le gisement de Bioul dans la zone supérieure du Miocène.

L'association de Bioul rassemble une majorité d'espèces fossiles et quelques éléments identifiés à des espèces actuelles. Elle présente des analogies certaines avec celle étudiée par van der Burgh (1987) dans les Indenerschichten de Rhénanie qui sont rapportées au Miocène supérieur (Hager, 1993). Aussi, dans l'état d'avancement actuel du travail et malgré les critiques justifiées que suscite l'utilisation des éléments «arctotertiaire-paléotropical» et «exotique-natif», un âge équivalent à celui des Indenerschichten (Miocène supérieur) est-il proposé pour le remplissage karstique de Bioul. Cette hypothèse rejoint celle proposée par Russo-Ermolli (1991) qui, sur base d'analyses palynologiques, considère également le gisement de Bioul d'âge miocène, plus jeune que Miocène moyen. Comme cet assemblage ne reflète qu'une végétation tout à fait locale qui de plus, comporte une majorité de formes de faciès liées à un environnement humide, il peut difficilement être utilisé seul pour préciser davantage la position stratigraphique du gisement.

5.2.2. Interprétation paléoécologique

Au Miocène supérieur, la localité de Bioul se trouvait dans la plaine alluviale de la Meuse primitive qui, dès le Miocène moyen, aurait déjà occupé une position similaire à l'actuel sillon sambro-mosan (Demoulin, 1993). Le paysage aplani était parcouru par un réseau anastomosé de chenaux fluviaux reliés les uns aux autres (Ertus (1990), isolant des plaines d'inondation. Lorsque le substrat est calcaire, comme à Bioul, cette plaine alluviale était criblée de dépressions d'origine karstique (poches de dissolution).

L'assemblage des graines de Bioul qui constitue un «complexe floristique» («floral complex» sensu Mai & Walther, 1978) rassemble des groupes d'espèces traduisant différentes conditions écologiques locales. Traditionnellement, l'interprétation paléoécologique d'un assemblage de plantes fossiles se base sur le principe des «analogies floristiques», considérant les préférences écologiques des espèces éteintes comme analogues à celles des formes actuelles apparentées les plus proches. Cette méthode intuitive est controversée car elle repose sur des hypothèses difficilement vérifiables (Behrensmeyer *et al.*, 1992; Chaloner, 1994; Collinson, 1994); elle a néanmoins donné des résultats valables, surtout lors de l'analyse d'assemblages relativement peu anciens, comme ceux du Néogène (Boulter *et al.*, 1993). Appliquée aux graines de Bioul, elle amène à distinguer diverses associations.

Ainsi, *Pseudoeuryale* et les rares *Potamogeton* représentent la végétation aquatique enracinée. *Monochoria* (Pontederiaceae) peut y atteindre une grande taille et former des peuplements denses; il est un indicateur d'eutrophie (Mai, 1985). Ce groupe de formes aquatiques est peu représenté, mais il confirme néanmoins la présence d'un plan d'eau libre dans la dépression karstique.

Les grandes héliophytes (divers *Cladium* notamment et les *Cladiocarya*) sont plus nombreuses; elles témoignent de l'existence de roselières (reed marsh) où les Cyperaceae sont associées à des Araceae (*Aracispermum*) ainsi que des Onagraceae (*Microdiptera*), des Polygonaceae (*Polygonum*) et des Lamiaceae (*Lycopus*). Deux graines seulement de *Typha* ont été récoltées mais ce nombre restreint ne traduit pas nécessairement la rareté de la plante (Collinson, 1983). *Dulichium*, *Sparganium*, sont également représentés dans cette association. Une cariçaie groupant des *Carex* de plus petite taille fait probablement suite à la roselière dans les bas marais aux eaux peu profondes.

Les graines de *Taxodium*, *Myrica*, *Glyptostrobus*, *Ilex*, *Cephalanthus*, *Alnus* et *Nyssa* illustrent la présence d'une forêt marécageuse («Sumpfwald» de Mai, 1981). Quelques theaceae (*Eurya*), des *Symplocos* et de rares *Magnolia* y sont présents. Dans cette forêt marécageuse, la dominance de *Taxodium*, associé à *Cephalanthus* et *Alnus* indiquerait le caractère plutôt eutrophe du milieu (Mai, 1981). Comme c'est souvent le cas dans un assemblage fossile, en plus de ces restes de plantes eutrophes sont récoltées des graines provenant de groupements à caractère plutôt oligotrophe comme les quelques *Glyptostrobus* et surtout les nombreux spécimens de *Myrica*. Les graines de *Glyptostrobus* sont rares et montrent exceptionnellement des signes de macération; elles ne proviennent probablement pas de l'environnement immédiat du lieu de dépôt. Le problème posé par les *Myrica* est différent, car ces graines sont très nombreuses et représentent un élément dominant de l'assemblage. Les *M. ceriferiformis* ont *M. cerifera* L. et *M. pennsylvanica* Loisel. comme représentants actuels les plus proches (Friis, 1985) qui sont présents dans les marécages et tourbières de l'est de l'Amérique du Nord. *M. cerifera* plus particulièrement est une plante héliophile qui appartient en fait à diverses associations colonisant de préférence les milieux extrêmes, marécages (d'eau douce à eau légèrement saumâtre) ou sols secs dans les forêts de l'arrière-pays (Little, 1980). Les nombreuses graines de *Myrica* récoltées à Bioul peuvent donc provenir de diverses associations, soit de la forêt marécageuse précitée, soit de groupements de buissons sempervirents comprenant des Ericaceae (*Lyonia*), des Cyrillaceae (*Pirocarpella*), des Clethraceae, des

Araliaceae (*Ilex*) etc.. cantonnés sur des zones de tourbe très acide alternativement sèche et humide en fonction du drainage de la poche karstique (et généralement comparés aux fourrés des marais de type Pocosin du sud-est des U.S.A. décrits notamment par Knapp (1965) et Friis (1985)), soit de certaines zones sableuses, plus sèches (levées?) dans la forêt de la plaine alluviale. Striegler (1990) dans la reconstitution qu'elle propose de la flore miocène de Wischgrund (plateau de Klettwitz, Cottbus, Allemagne orientale), place les buissons de *Myrica* accompagnés de *Magnolia* dans la forêt marécageuse proprement dite, à *Taxodium*, *Nyssa* et *Alnus*, et également dans une zone de transition occasionnellement inondée, entre cette forêt marécageuse et une forêt ripicole plus riche en espèces. Pour Walther (1990), *Myrica* fait partie à la fois de la végétation de la forêt marécageuse à *Taxodium* et de la communauté ripicole sur les levées à sol sableux en compagnie de fougères et de monocotylées. Peu de restes de fougères ont été récoltés à Bioul, mais quelques pinnules de *Lygodium* sp. et des restes fusinés de petits sommets de fronde enroulés en crosse attestent néanmoins leur présence.

Dans la forêt de la plaine alluviale, certains éléments comme les *Liquidambar europaea*, *Alnus lusatica*, certains *Quercus* et occasionnellement *Taxodium* et *Glyptostrobus* sont considérés comme ripicoles (Mai, 1985); Walther (1990) y associe également *Pyracantha* qu'il considère comme faisant partie de la végétation pionnière sur les levées fluviales sableuses. Une autre association peut être rapportée à une forêt mélangée d'arbres à feuilles caduques dominants avec les nombreuses graines du complexe des *Carpinus-Ostrya*, les restes de *Quercus*, *Acer*, les *Liquidambar*, *Betula*, *Cyclocarya*, *Pterocarya*, *Magnolia*,...etc...avec des *Pinus* et *Tsuga*. Cette forêt étagée comporte une strate arbustive (*Crataegus*, *Cotoneaster*, *Rosa* notamment). Ni *Fagus* ni *Picea* ne sont représentés. Quelques éléments thermophiles existent (*Ziziphus*). La présence d'espèces dont les descendants actuels proches colonisent des sols secs, voire rocheux (*Pinus hampeana*; Mai & Velitzelos, 1994) traduit probablement l'existence çà et là de zones où le substrat rocheux affleure.

Parmi les graines récoltées, la plupart de celles appartenant à des espèces provenant de la forêt de la plaine alluviale sont dispersées par le vent (et notamment celles du complexe des *Carpinus-Ostrya* qui sont très nombreuses ainsi que celles des *Acer*, *Betula longisquamosa*, *Pinus*, *Tsuga*) ou les oiseaux (les rares représentants des Rosales - *Pyracantha*, *Crataegus*, *Rubus*-, les graines de *Vitis*). La plupart de ces graines correspondent à l'élément le moins autochtone du dépôt. Sans pouvoir définir avec plus de précision les limites des diverses

communautés végétales dans le paysage de Bioul, il est impossible d'y distinguer les éléments «para autochtones» de ceux «allochtones», sensu Bateman (1991).

La plaine d'inondation est colonisée par une forêt mélangée diversifiée mais, à l'exception des graines de *Carpinus*, les restes des autres éléments qui la composent sont peu nombreux et il s'agit toujours de graines ou de fruits dispersés par le vent ou les oiseaux. Seules exceptions: deux cônes de *Pinus hampeana* (un bien conservé et un autre très abîmé) et deux petits cônes entiers de *Taxodium dubium* (ces derniers pouvant d'ailleurs provenir de la forêt marécageuse très proche du lac). Les débris de bois sont minuscules; la branchette de *Juniperoxylon* étudiée précédemment (Fairon-Demaret, 1992), est le seul reste ligneux «important» récolté. Les diaspores et débris divers provenant de la forêt mélangée et amenés par le ruissellement sont peu représentés dans l'assemblage; la forêt marécageuse et la végétation des bas marais ont manifestement joué un rôle de filtre, phénomène souvent signalé (Collinson, 1988). Les graines de *Carpinus* sont en revanche, très nombreuses. *Carpinus betulus*, actuellement montre son développement maximum sur un sol argileux, épais mais aéré et surtout gorgé d'eau en profondeur; il peut former des îlots monospécifiques importants (surtout lorsque *Fagus*, est absent) et marque une prédilection pour les lisières des communautés forestières (Hegi, 1981). Apparemment, les *Carpinus* de Bioul occupaient une position similaire, en bordure de la dépression karstique et ourlant la forêt de la plaine alluviale. Par leur taille et leur densité, ils ont probablement contribué eux aussi à un effet barrière, mais cette fois vis à vis des diaspores dispersées par le vent et provenant des autres éléments de la forêt de la plaine alluviale.

Il est remarquable que les deux éléments, *Carpinus* et *Myrica*, les mieux représentés tout au long du profil (sans tenir compte des graines de *Taxodium*) sont des graines qui flottent très bien, soit en raison de leur exocarpe couvert d'émergences cireuses, soit en raison de leurs enveloppes ou bractées foliacées. Si le nombre jamais négligeable de graines de *Myrica* et de *Carpinus* indique bien la proximité relative de ces deux plantes du lieu de dépôt, en revanche, il ne traduit pas nécessairement leur dominance stricte dans le paysage végétal environnant. En effet ces graines en nombre élevé pourraient correspondre à une accumulation très locale à la surface du lac, suite à l'action conjuguée du vent et des vagues qui en résultent; ce phénomène, souvent négligé lors de l'interprétation des assemblages de diaspores récoltés dans les sédiments lacustres, a été observé et souligné par Rich (1989) dans des lacs actuels.

5.2.3. Considérations paléoclimatiques

Mai & Walther (1988) ont établi que, depuis la partie supérieure du Miocène, jusque et y compris le début du Pléistocène, le climat en Europe (du Massif Central aux Carpates), était de type général Cf sensu Köppen, c'est-à-dire tempéré humide, à pluviosité élevée et dépourvu de saison aride (Gregor, 1990), avec des nuances parfois importantes amenant à distinguer des climats Cfa (tempéré chaud: température moyenne du mois le plus chaud ne descendant pas en-dessous de 22° C) et Cfb (tempéré plus frais: température moyenne du mois le plus chaud en-dessous de 22° C, Gregor, 1990). L'assemblage de Bioul, qui a effectivement un cachet général tempéré chaud et humide, est également de ce type général Cf. Bien que certains taxons isolés donnent quelques indications plus précises, ils ne permettent pas de trancher entre un climat Cfa ou Cfb. Ainsi, *Monochoria* ne se développe pas dans des eaux froides et ne supporte pas le gel (Mai & Walther, 1988). *Taxodium* est considéré comme indicateur d'une température moyenne annuelle de 13,3°C au minimum et pouvant aller jusqu'à 16°C (Gregor, 1982) avec une température moyenne du mois le plus froid ne descendant pas en-dessous de +1°C. Les conditions de croissance de *Glyptostrobus* en Chine requièrent des températures équivalentes (in Mai & Walther, 1988). La présence d'*Ilex* et de *Vitis* impliquerait l'existence d'étés chauds avec une température de plus de 20°C (Zagwijn, 1975).

Au Miocène supérieur, la région de l'Entre-Sambre-et-Meuse était située à peu près 5° plus au sud qu'actuellement, c'est-à-dire aux environs de 45° de latitude N. (Scotese *et al.*, 1988) et était plus proche de la Mer du Nord (moins de 100 km à vol d'oiseau dans un paysage pénéplané) dont la température des eaux était de plusieurs degrés plus élevée qu'actuellement (Savin, 1977). La flore néogène de Bioul s'est donc développée sous un climat humide, plus chaud qu'actuellement mais avec des saisons bien marquées. En plus de la présence de la lamination du sédiment, l'existence de variations saisonnières du climat durant la période du dépôt est également démontrée par la présence de cernes de croissance nets dans le bois secondaire d'une branche de *Juniperoxylon pachyderma* récolté dans le tiers supérieur du profil (Fairon-Demaret, 1992).

6. LES ANALYSES QUANTITATIVES

Le nombre de graines contenues dans 5 kg d'argile prélevés tous les 5 cm a été compté (30 échantillons). Les n° 26, 26* et 26** d'une part, 21, 21* et 21** d'autre part, ainsi que les 25 et 25* ont été malencontreusement amalgamés lors de l'élimination de la fraction argileuse; leur contenu en graines et fruits a néanmoins été compté; des moyennes ont été calculées et chacun de ces trois groupes d'échantillons a été envisagé comme un seul échantillon (les n° 26, 25 et 21 sur les graphiques).

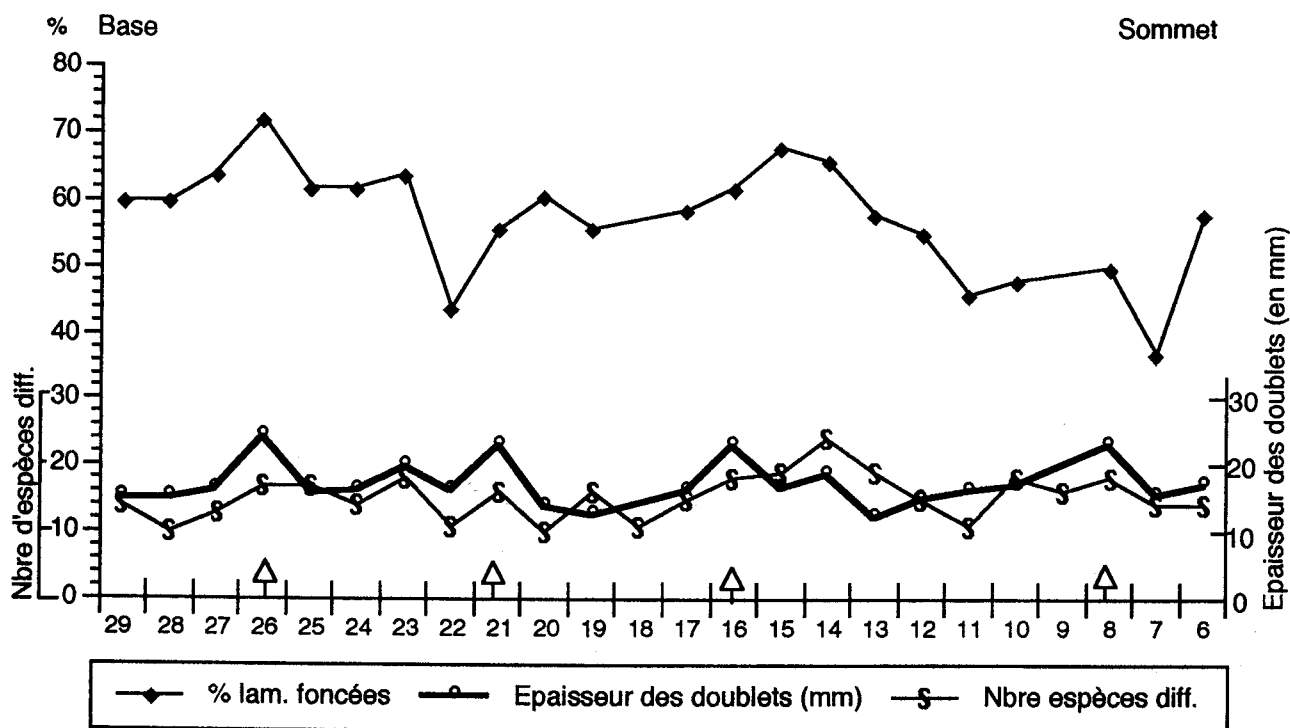


Figure 3. Comparaison entre la distribution du pourcentage moyen des lamines foncées, l'épaisseur des doublets et le nombre d'espèces différentes obtenues dans chaque échantillon. Les échantillons contenant les doublets les plus épais sont repérés par les flèches.

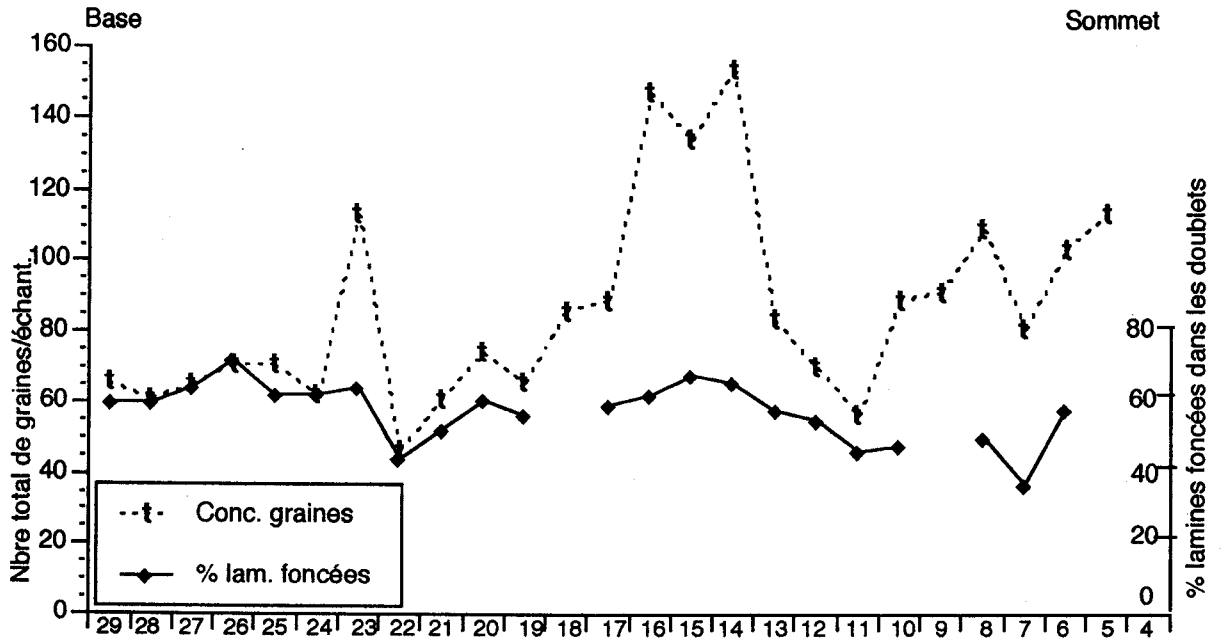


Figure 4. Comparaison entre le nombre total de graines isolées dans chaque échantillon (leur concentration) et le pourcentage moyen des lamines foncées.

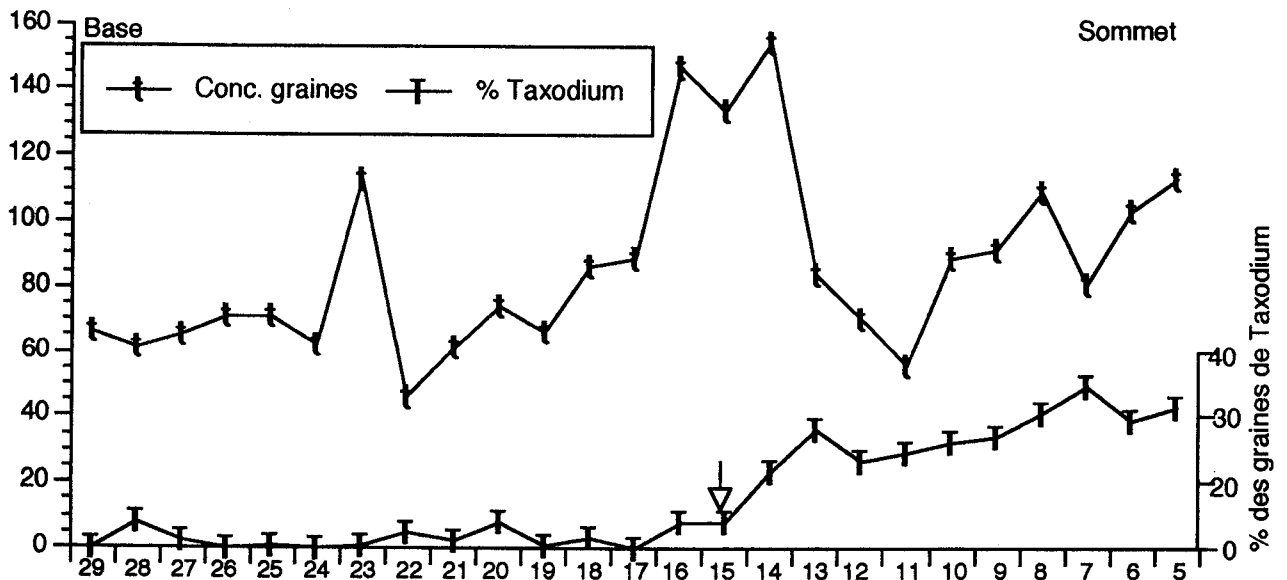


Figure 5. Pourcentage des graines de *Taxodium* (à l'exclusion des cônes, feuilles et branchettes) comparé au nombre total de graines contenues dans chaque échantillon. La flèche sépare la zone, vers la base du profil, où la présence des graines de *Taxodium* reste peu importante de celle, vers le sommet, où ces dernières atteignent et dépassent les 20% de l'ensemble.

Le nombre d'espèces différentes recensées dans chaque échantillon n'est pas élevé (24 taxons différents au maximum dans l'échantillon 14), mais il montre des variations du simple (10 - 11 taxons, échantillons 28, 22, 20, 11) à plus du double sur la hauteur du profil (Texte-Fig. 3).

Les échantillons comportant un maximum d'espèces différentes sont également ceux où les doublets sont les plus épais et ceux qui, en même temps, comportent un pourcentage élevé de lamines fon-

cées. Ils correspondent donc aux périodes d'accumulation de matière organique les plus longues. Ce parallélisme est rationnel; il s'estompe toutefois au-delà de l'échantillon 15 (Texte-Fig. 3).

Le nombre total de graines contenues dans chaque échantillon (leur concentration) montre également des variations très importantes tout au long du profil (Texte-Fig. 4). Ces variations du nombre de spécimens sont, elles aussi, grossièrement parallèles aux variations du pourcentage en lamines

foncées dans les doublets. Ce parallélisme s'observe également si on considère l'épaisseur des lamines; une fois de plus, cette relation est moins claire au-delà de l'échantillon 15.

Ces variations parallèles entre épaisseur des lamines et le pourcentage des lamines foncées d'une part, et la concentration en graines et le nombre des taxons différents dans chaque échantillon d'autre part, pourraient confirmer le degré élevé d'autochtonie de l'assemblage dans lequel les turbidites n'amènent manifestement pas la majorité des spécimens déposés. Toutefois, il ne faut pas négliger le rôle du vent qui contribue à la dispersion de nombreuses graines; celles-ci ont évidemment plus de chance d'arriver à la surface du lac pendant les plus longues périodes de sédimentation calme. Ces variations parallèles attirent donc, une fois de plus, l'attention sur les déviations de la représentativité de la valeur des concentrations en graine et de la diversité de l'assemblage, induites par les changements de vitesse de la sédimentation.

Les graines de *Taxodium*, celles du complexe des *Myrica* qui rassemble plusieurs espèces et celles du complexe des *Carpinus-Ostrya* sont les plus fréquentes et les plus nombreuses, dépassant chacune 10% du total des graines. Ainsi, dans l'échantillon 6, *Taxodium* représente 49% du total des graines; dans l'échantillon 19, *Carpinus* correspond à 47% du total et dans l'échantillon 28, *Myrica* englobe 59 % de l'assemblage. Dans chaque échantillon, la

concentration des graines de ces trois groupes dominants en nombre a été notée et leurs pourcentages respectifs ont été calculés.

Première constatation. Si quelques graines de *Taxodium* sont présentes ici et là dès la base du profil, en revanche au-delà de l'échantillon 15, leur nombre augmente de façon spectaculaire (Texte-Fig. 5). La comparaison des pourcentages (abondances relatives) du nombre de graines de *Taxodium* (sans tenir compte ni des restes de cônes et d'écaillés, ni des branchettes et feuilles isolées) avec le nombre total de graines contenues dans chaque échantillon montre également une augmentation progressive, nette au-delà de l'échantillon 15. Ces deux mesures permettent de visualiser l'installation et le développement d'une forêt à *Taxodium* à la moitié supérieure du profil. Les espèces actuelles de *Taxodium* sont toujours liées à une humidité prononcée, soit de l'atmosphère ambiante, soit du sol. Toutefois, la germination de leurs graines exige une période de sécheresse et un sol exondé (Knapp, 1965). Comme, de plus, la première inondation subie par les jeunes plantes est critique pour leur survie (Conner *et al.*, 1981), ceux-ci demandent une période suffisamment longue sans crues destructrices. Manifestement, ces conditions propices ont été remplies à Bioul, aux environs de l'échantillon 15.

Deuxième constatation. Les apports bruts de graines de *Myrica* et *Carpinus* ne sont jamais négligeables. Toutefois, ils sont très variables sur la hauteur

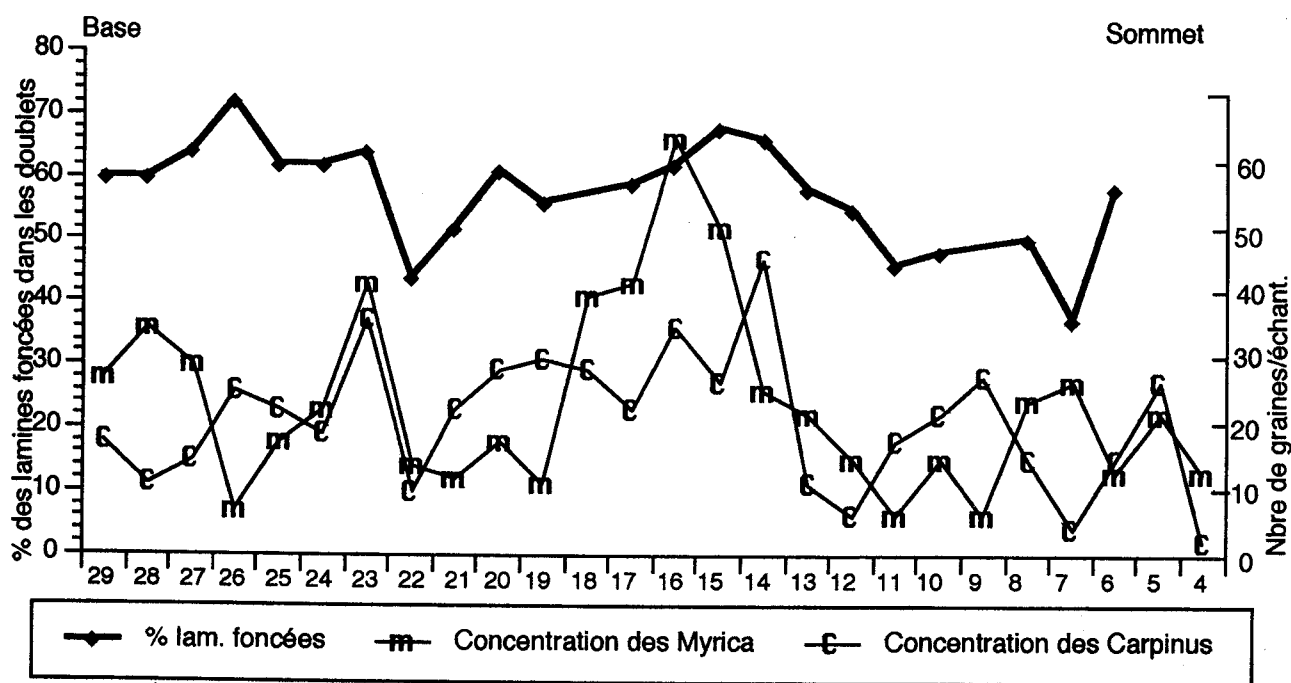


Figure 6. Comparaison entre la distribution du pourcentage moyen des lamines foncées et le nombre de graines (leur concentration) de *Myrica* et de *Carpinus*. Les variations des concentrations de ces dernières ont un comportement opposé, excepté au niveau des échantillons 24 à 22 et 17 à 15. Les variations des concentrations des graines de *Carpinus* sont généralement parallèles aux variations du pourcentage des lamines foncées dans les doublets.

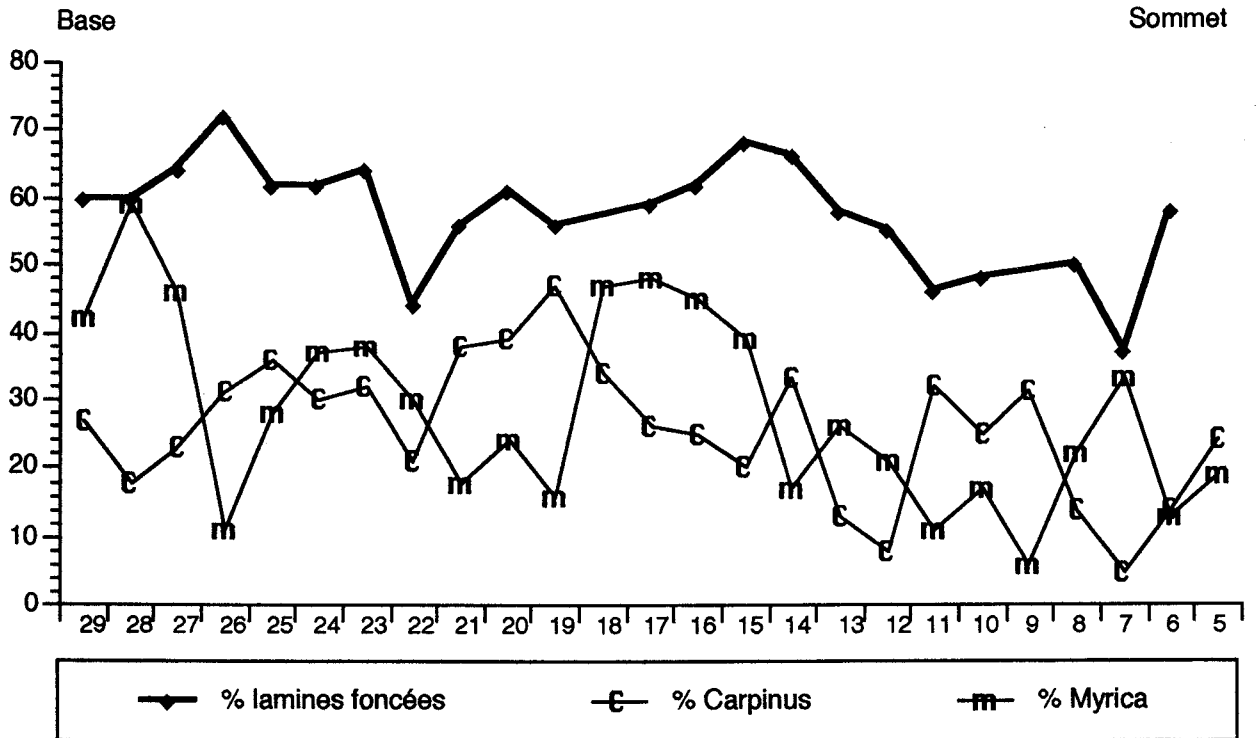


Figure 7. Figure analogue à la précédente mais comparant cette fois, les pourcentages des trois éléments. Le comportement opposé de *Myrica* et *Carpinus* est particulièrement mis en évidence, excepté, une nouvelle fois, au niveau des échantillons 24 à 22 et 17 à 15.

du profil. Les variations de concentrations des graines de ces deux taxons sont le plus souvent nettement opposées (Texte-Fig. 6). Cette observation est difficile à interpréter. Les proportions de ces deux groupes majoritaires, apparaissent en effet auto-corrélées, excepté au niveau des échantillons 24 à 22 et 17 à 15. Le phénomène se répète si on considère non plus les concentrations de ces graines mais leurs pourcentages respectifs au sein de chaque échantillon (Texte-Fig. 7). On estime pourtant que les pourcentages de diaspores sont moins directement que leurs concentrations, dépendants l'un de l'autre (in Behrensmeyer *et al.*, 1992). Quoiqu'il en soit, concentrations et pourcentages mettent également en évidence deux zones dans lesquelles les deux groupes de graines se comportent l'un vis à vis de l'autre, d'une manière différente du reste du profil (Texte-Fig. 6 et 7). Les concentrations respectives des graines des *Myrica* et *Carpinus* se comportent de manière différente lorsqu'elles sont comparées aux pourcentages en lamines foncées des doublets (Texte-Fig. 6). Les concentrations des graines des *Carpinus* sont généralement plus élevées pendant les périodes de sédimentation ralentie avec une exception notable au niveau de l'échantillon 15. Les concentrations des graines des *Myrica* qui sont présentes en grand nombre dès la base du profil, ont un comportement inverse de celles des *Carpinus*, particulièrement dans les tiers inférieur et supérieur du profil; cette tendance générale (exception faite des zones 24 à 22 et 17 à 5) est encore accentuée si on considère leurs pourcentages (Texte-Fig. 7).

Ces observations, à mon avis, ne traduisent pas le comportement dynamique opposé des deux populations. Elles mettent plutôt en évidence que ces deux types de graines avec une morphologie très différente, ont des modes de dispersion qui ne sont pas analogues. En effet, les petites drupes arrondies de *Myrica* avec leurs tissus externes cireux, roulent plus aisément et sont plus facilement emportées par les eaux de crue et le ruissellement que les graines à symétrie bilatérale des *Carpinus*, mieux adaptées avec leur bractée foliacée, à être dispersées par le vent. De plus, les graines de *Myrica cerifera*, l'espèce actuelle considérée comme la plus proche du *M. ceriferiformis* passent le plus souvent la mauvaise saison attachées à la plante mère et ne sont dispersées qu'au printemps suivant (Little, 1980); celles des *Carpinus* en revanche, peuvent être disséminées dès l'automne (Hegi, 1981). Ces graphiques opposés indiqueraient donc que, lorsque les conditions de transport et/ou de dépôt sont plus favorables pour l'une, elles le sont moins pour l'autre et vice versa. Il serait aléatoire de vouloir en tirer d'autres déductions. Reste à expliquer pourquoi dans deux zones du profil, elles ont un comportement parallèle et non plus opposé.

Dans ce but et aussi afin de discerner pourquoi la zone de l'échantillon 15 a permis le développement spectaculaire de la forêt à *Taxodium*, des indices de perturbations et surtout de périodes plus sèches ont été recherchés. En effet, dans un environnement de marécage rhéotrophique, comme à

Bioul, les alternances de communautés végétales sont liées surtout aux oscillations des conditions humides et sèches (Fulton, 1987). Ces dernières lorsqu'elles sont particulièrement sévères, amènent des incendies catastrophiques (Scott & Jones, 1994). Les fragments végétaux fusinés ont été collectés et comptés dans chaque échantillon. Ces restes qui constituent des témoins directs d'incendies (Scott, 1989), sont présents sur toute la hauteur du profil. Manifestement, des incendies ont périodiquement marqué les associations végétales aux alentours du lac; il s'agit sans aucun doute de feux saisonniers non catastrophiques, favorisant l'établissement d'une végétation adaptée. Toutefois, les restes carbonisés sont spectaculairement plus abondants dans les échantillons 22 et 15. De plus, si on compare les fragments brûlés de ces deux zones, ils sont différents.

Dans l'échantillon 22, de nombreux petits débris carbonisés sont dépourvus de structure reconnaissable; ils sont très réfléchissants et sont associés à des fragments parallépipédiques de 1 à 2 mm de long au maximum de bois secondaire brûlé ainsi qu'à de minces lamelles ligneuses fusinées. Ces observations amènent à considérer l'embrasement d'une importante zone arborée au niveau de l'échan-

tillon 22. Dans l'échantillon 15 en revanche, l'assemblage fusinisé est très varié, rassemblant des fragments d'écorce, de minuscules branchettes, des petites feuilles entières (le plus souvent d'Ericaceae, avec deux bandes stomatiques enfoncées à la face inférieure du limbe), des restes de jeunes fleurs.etc.; cet assemblage varié résulterait plus particulièrement d'incendies de fourrés (Scott & Jones, 1994). Ces deux périodes d'incendies plus importants ont donc affecté des peuplements végétaux différents. Si leurs conséquences se traduisent dans les deux cas par une diminution nette du nombre total de graines, celle-ci est beaucoup plus importante dans l'échantillon 22 (Texte-Fig. 4) où à la fois, les *Myrica* et *Carpinus* ont été apparemment touchés (Texte-Fig. 6). Simultanément, cet échantillon 22 montre une augmentation appréciable de la sédimentation turbide. Cette augmentation de l'érosion est un phénomène sédimentologique pouvant résulter d'incendies catastrophiques (Scott & Jones, 1994, et les nombreuses références citées par ces deux auteurs). Elle est brève et spectaculaire; dès l'échantillon 21 la sédimentation organique redevient majoritaire et les conditions sont à nouveau favorables pour le dépôt de nombreuses graines de *Carpinus*. Au niveau de l'échantillon 15, les conditions semblent différentes, entraînant d'autres conséquences.

Tableau 1. Données utilisées pour les graphiques

Echantillons	Epaisseur des doublets (en mm)	% des lamines foncées dans les doublets	Nombre d'espèces différentes	Concentration des graines	Concentration des <i>Carpinus</i>	Concentration des <i>Myrica</i>	Concentration des <i>Taxodium</i>
29		60	14	66	18	28	-
28	15	60	10	61	11	36	5
27	16.2	64	13	65	15	30	1
26	24.1	72	17	71	26	7	-
25	15.5	62	17	71	23	18	1
24	16	62	14	62	19	23	-
23	19.5	64	18	113	37	43	2
22	16	44	11	46	10	14	2
21	22.8	56	16	61	23	12	1
20	13.6	61	10	74	29	18	6
19	12.5	56	16	66	31	11	1
18			11	86	29	41	3
17	16	59	15	89	23	43	-
16	23.1	62	18	147	36	66	6
15	16.6	68	19	134	27	52	10
14	18.6	66	24	154	47	26	13
13	12	58	19	84	11	22	18
12	15	55	15	70	6	15	23
11	16	46	11	56	18	6	15
9	17	48	18	89	22	15	24
8			16	91	28	6	29
7	23	50	18	109	15	24	37
6	15.4	37	14	81	4	27	33
5	16.9	58	14	103	15	13	50

Tableau 2. Liste des graines isolées dans chaque échantillon

Profondeurs(cm)	9	14	19	24	29	34	39	44	49	54	59	64	69	74	79
Hauteurs (cm)	186	181	176	171	166	161	156	151	146	141	136	131	126	121	116
Echantillons	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Carex						2	1	1							1
Cladiocarya	1	1	1		1	1	3	2	2	1	3	1	3	9	5
Cladium	1			1		1	1	1		1			2	1	
Cyperus														2	
Dulichium				2	3	1		1	1				1		1
Monochoria	1													1	
Potamo												1	1		
Scirpus							1	1		1			1		
Sparganium	1		1						1	1					1
Acer															
Alnus	4					3	2		2	2		3		1	1
Betula													1	1	1
Carpinus				2	27	15	4	15	28	22	18	6	11	47	27
Cephalanthus	1			4				1						1	
Cotoneaster										1	1				1
Hyper./Carpol.		1		1	1	7	2	4	5		3	2		9	3
Crataegus							1	2		1		1	2	2	2
Cyclocarya															
Eucommia							1			1					
Eurya			2	1											
Ilex										1					
Liquidambar									2						
Lycopus	1			1					1						
Magnolia		1			1			1							
Melastomites					1	1	1								
Microdiptera										1					
Myrica	4	9	5	13	22	13	27	24	6	15	6	15	22	26	52
Nyssa															
Piracantha													1	5	1
Platanus						1			1	2			1	1	2
Quercus										1		1		1	
Pinaceae 1		1	1	4	4	6	3	7	3	6	1	2	5	12	11
Pinaceae 2	2	1	3	5	6	1	1	8	7	7	9	10	10	12	11
Pirocarpella					1			1	1				1	1	
Rosa								1					1	2	
Rubus		1										2	1		2
Symplocos														1	1
Swida												1			
Taxodium	8	3	6	28	44	50	33	37	29	24	15	23	18	13	10
Vitis				1							1				
Ziziphus														1	
X1	1	2	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1
X2	1	1	1		1			1	1			1	1	1	
X3											1			3	
Total	26	21	21	64	113	103	81	109	91	89	56	70	84	154	134
Carp %				3	24	14	5	14	31	25	32	8	13	33	20
Tax %	31	15	28	43	39	49	41	34	32	29	27	36	23	8	8
Myr. %	15	43	24	20	19	13	33	22	6	17	11	21	26	17	39

Tableau 2. Suite

84	89	94	99	104	118	123	130	136	147	160	165	165	170	175	Profondeurs (cm)
111	106	101	96	91	77	72	65	59	48	35	30	30	25	20	Hauteurs (cm)
16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	27	28	29	Echantillons
	1				2		3	1	3	2			1	1	Carex sp.
4	2	2	3	4	3	2	5	2	3	5	3	3	1	4	Cladiocarya
1	1				1	1	1		1	1	0	1		1	Cladium
												0			Cyperus
												1			Dulichium
			2									1			Monochoria
	1											0			Potamo
							1								Scirpus
	1									1	0				Sparganium
			1												Acer
			1									0			Alnus
		1													Betula
36	23	29	31	29	23	10	37	19	23	26		15	11	18	Carpinus
							1					1		1	Cephalanthus
							1		1	2					Cotoneaster
6		1	2	2	2	1	1	4	1	1		1	1		Hyper/Carpol.
2	1		1		2				3	3					Crataegus
1															Cyclocarya
							1	1		1	1				Eucommia
															Eurya
									1						Ilex
1		1													Liquidambar
			1												Lycopus
															Magnolia
			1						1						Melastomites
1															Microdiptera
66	43	41	11	18	12	14	43	23	18	7		30	36	28	Myrica
1							1			1					Nyssa
	2				3					3			1		Piracantha
2			1				1	1				2			Platanus
1				1	1			2	1					1	Quercus
7	8	4	6	10	6	10	3	1	6	12		3	3	2	Pinaceae 1
8	1	2	2		2	2	9	3	5	3		4	1	1	Pinaceae 2
	1				1		2	2		1					Pirocarpella
1	2	1		1			1								Rosa
	1				1	2		1	1	1					Rubus
2															Symplocos
1			1	1								1			Swida
6		3	1	6	1	2	2		1			1	5		Taxodium
				1											Vitis
												2		2	Ziziphus
	1	1	1		1	1		1	1	1		1			X1
						1	1	1	1				1	1	X2
															X3
258	89	86	66	74	61	46	113	62	71	71		65	61	66	Total
25	26	34	47	43	35	20	32	33	36	31		23	18	27	Carp.%
4	0	3	1	8	2	5	2	0	1	0	2.5	2	8	0	Tax.%
45	48	47	16	26	28	30	38	42	28	11	47	46	59	42	Myr.%

Le dépôt des *Myrica*, apparemment plus touchés par les incendies de cette période, éprouve des difficultés à se stabiliser: le nombre de graines est en chute libre dans l'échantillon 15 et continue à diminuer (en concentration) jusqu'à l'échantillon 11 malgré la diminution du pourcentage de lamines foncées indiquant le retour à des conditions plus favorables au dépôt des graines de *Myrica*. La population des *Carpinus* a apparemment moins souffert; leurs graines sont en augmentation dès l'échantillon 14 et leur nombre suit à nouveau l'évolution des lamines foncées. Par ailleurs, la sédimentation turbide n'a pas augmenté de façon spectaculaire en liaison avec ces incendies, comme on l'observe au niveau de l'échantillon 22. Au contraire, elle diminue encore entre les échantillons 16 et le 15, traduisant une période particulièrement pauvre en précipitations. Cette «sécheresse» relative est attestée également par le plus grand nombre dans cette zone du profil, de graines de *Pyracantha acuticarpa* et de *Pinus hampeana*, éléments considérés comme colonisant des sols secs. De plus, il est probable que le niveau du lac ait baissé de manière notable; c'est en effet au niveau de l'échantillon 14 que les rares graines de *Cyperus*, genre qui s'observe principalement dans les zones exondées, ont été récoltées. A partir de l'échantillon 14, on remarque l'augmentation progressive de l'épaisseur des lamines claires, indiquant un retour de précipitations régulièrement plus abondantes.

La période plus sèche accompagnée d'incendies des fourrés à *Myrica* qui a sévi aux alentours de l'échantillon 15 a probablement «nettoyé» la couverture végétale et a permis la germination de nombreuses graines de *Taxodium*. L'installation de la forêt a été soutenue ensuite par l'augmentation progressive d'humidité qui a suivi (nettement perceptible au niveau de l'échantillon 13 en raison de la diminution du pourcentage des lamines foncées dans les doublets). L'établissement de cette forêt s'accompagne de l'apparition dans la moitié supérieure de la section de nombreux restes d'*Alnus* (graines et chatons mâles) et de graines de quelques genres accessoires comme *Cephalanthus* et *Betula*. C'est également au-delà de l'échantillon 12 dans la partie supérieure du profil qu'ont été récoltées les quelques graines de *Magnolia* et d'*Eurya*.

7. CONCLUSIONS

Si on reconsidère à présent les groupements végétaux de Bioul, on peut imaginer un plan d'eau libre dans la partie la plus profonde de la dépression karstique. Les berges du lac sont en pente douce et supportent un peuplement dense d'hélophytes dont la plupart, en raison de leur effet de masse (comme par exemple, les *Cladium*; Vanden Berghen, 1982)

subsisteront, même lors des périodes plus sèches. Ces macrophytes, suivant un schéma bien connu (Collinson, 1988) déposent des débris organiques et piègent les sédiments turbides. Le niveau du sol s'élève; les fourrés à *Myrica* progressent (leurs graines sont nombreuses dès la base du dépôt). Ils sont sujets à des incendies saisonniers fréquents. Autour de la dépression un ourlet de *Carpinus* borde la forêt d'arbres caducifoliés de la plaine alluviale où des zones plus sèches et plus humides supportent des groupements différents. Dans la dépression, la dissolution karstique (phénomène de soutirage) approfondit constamment la poche et contrebalance vraisemblablement les effets de l'atterrissement du lac. Le soutirage a également induit des variations dans le drainage du sol environnant et entraîné des modifications constantes dans les peuplements végétaux aux alentours de la poche; il n'est pas exclu que des phénomènes de paludification aient eu lieu, favorisant le développement de la forêt marécageuse à *Taxodium*. La présence significative de celle-ci ne peut être attestée qu'au-delà de la moitié du profil. L'analyse quantitative du contenu carpologique a permis de «visualiser» le développement de cette forêt à *Taxodium*. Les caractéristiques du sédiment, associées à l'observation des restes fusinés fournissent des éléments d'explication à ce phénomène. Des incendies ont favorisé l'installation de cette forêt. Ils sont plus importants que les embrasements saisonniers auxquels les populations de *Myrica* notamment, sont adaptées. Ces incendies de plus grande amplitude sont survenus au cours d'une période de sécheresse relative située aux alentours du milieu du profil; elle a été suivie par le rétablissement progressif de conditions plus humides. Le remplissage karstique de Bioul pour lequel un âge Miocène supérieur est proposé en fonction de son contenu carpologique, a livré plusieurs taxons qui n'avaient pas encore été signalés en Belgique. Ainsi, le territoire de l'Entre-Sambre-et-Meuse constitue le domaine le plus occidental du genre «*Melastomites*». Les restes d'Ericaceae notamment y sont variés et mériteraient une étude plus approfondie.

Tant au point de vue de la taxinomie qu'au point de vue de l'interprétation des résultats quantitatifs, l'étude est loin d'être terminée. Les différents indices en faveur d'un dépôt effectué durant un temps relativement court ou même très court (monotonie de l'assemblage et faibles variations des pourcentages des formes reconnues lors des analyses palynologiques notamment), doivent faire l'objet d'études complémentaires. De leur résultat dépendra évidemment l'interprétation détaillée des variations des concentrations et pourcentages des graines et plus particulièrement l'opposition marquée entre les distributions des *Carpinus* et des *Myrica*. L'intérêt de ce remplissage karstique n'est pas épuisé.

8. REMERCIEMENTS

En premier lieu, je tiens à exprimer ma reconnaissance au Professeur M. Streel, chef du Service de Paléobotanique, Paléopalynologie et Micropaléontologie de l'Université de Liège pour ses encouragements à terminer ce travail et les nombreuses discussions constructives auxquelles il a donné lieu. Je remercie également le Professeur C. Dupuis et le Dr R. Ertus de la Faculté Polytechnique de Mons pour leur précieuse aide sur le terrain ainsi que tout particulièrement le Dr P. J. Felder de Maastricht grâce auquel plusieurs centaines de kilos d'argile ont pu être prélevés de manière systématique. Le Professeur J. Thorez de l'Université de Liège a généreusement apporté son aide pour l'analyse minéralogique du sédiment. Certains clichés photographiques ont été réalisés par Milles F. Mottart et G. Vettoretti qui ont entamé l'étude du gisement de Bioul dans le cadre de leur mémoire de licence en Sciences Botaniques. Ce travail a été réalisé grâce au contrat FRFC n° 2.9007.89 du Fonds National de la Recherche Scientifique de Belgique.

9. BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, R. Y. & DEAN, W. A., 1988. Lacustrine varve formation through time. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*: 62: 215-235.
- BATEMAN, R. M., 1991. *Palaeoecology*. In: *Plant Fossils in Geological Investigation*. - The Palaeozoic, Cleal, C. J. (ed.), Ellis Horwood, Chichester, England, p. 34-116.
- BEHRENSMEYER, A. K., DAMUTH, J. D., DIMICHELE, W. A., POTTS, R., SUES, H. D. & WING, S. L., 1992. *Terrestrial Ecosystems through Time. Evolutionary Paleoeecology of Terrestrial Plants and Animals*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 568 pp.
- BOULTER, M. C., 1986. The Scanning Electron microscopy of fossil seeds. *Ann. Bot.*, 58: 589-592.
- BOULTER, M. C., HUBBARD, R. N. L.B. & KVACEK, Z., 1993. A comparison of intuitive and objective interpretations of Miocene plant assemblages from north Bohemia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 101: 81-96.
- BOXUS, P., 1989. *Palynologie quantitative du Tertiaire de Bioul (Entre-Sambre-et-Meuse)*. Mémoire de fin d'études. Université de Liège, Faculté des Sciences, 69 pp.
- CALEMBERT, L., 1945. *Les gisements de terres plastiques et réfractaires d'Andenne et du Condroz*. Vaillant-Carmanne, Liège, 204 pp.
- CHALONER, W. G., 1994. Fossil Plants as palaeoenvironmental indicators. In *Cenozoic Plants and Climates of the Arctic*, Boulter, M. C. & Fisher, H. C. (ed.), NATO ASI Series I (Global Environmental Changes), 27: 13-21.
- COLLINSON, M. E., 1983. Accumulations of fruits and seeds in three small sedimentary environments in southern England and their paleoecological implications. *Ann. Bot.*, 52: 583-592.
- COLLINSON, M. E., 1988. Freshwater Macrophytes in Palaeolimnology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 62: 317-342.
- COLLINSON, M. E., 1994. Arcto-Tertiary '93: Perspectives and Prospects. In *Cenozoic Plants and Climates of the Arctic*, Boulter, M. C. & Fisher, H. C. (ed.), NATO ASI Series I (Global Environmental Changes), 27: 383-388.
- COLLINSON, M. E. & PINGEN, M., 1991. Seeds of the Melastomataceae from the Miocene of Central Europe. Proceedings of the Pan-European Palaeobotanical Conference, Vienna, 19-23 September 1991, Kovar-Eder, J. (ed.), p.131-139.
- CONNER, W. H., GOSSELINK, J. G. & PARRONDO, R. T., 1981. Comparison of the vegetation of three Louisiana swamp sites with different flooding regimes. *Am. J. Bot.*, 68 (3): 320-331.
- CZECZOTT, H. & SKIRGIELLO, A., 1959. Flora kopalna Turawa kollo Bogatyni I. *Prace Muz. Ziemi*, 3: 3-64.
- DEMOULIN, A., 1993. L'origine de l'axe Sambre-Meuse. *Ann. Soc. géol. Belgique*, 116 (1): 29-41.
- DOROFEEV, P. I., 1962. O pliocenovoï flore Baskirii. *Bot. Zur.*, 47 (6): 787-801.
- DOROFEEV, P. I., 1988. Miocene floras of the Tambov District. *Akad. Nauk. Leningrad*. (in Russian, posthumous work edited by F. Ju. Velichkevich), 196 pp.
- ERTUS, R., 1990. Les néoformations d'hallowite dans les cryptokarsts oligo-miocènes de l'Entre-Sambre-et-Meuse. Approche sédimentologique, pétrographique et minéralogique. Thèse de Doctorat en Géologie Appliquée, Faculté Polytechnique de Mons, 183 pp.
- ERTUS, R., DUPUIS, C. & TRAUTH, N., 1989. Un nouveau type d'accumulation minérale de surface par épigénie d'altération météorique: hallowitisation sous couverture dans un karst sur calcaire silicifié (Belgique). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 309, sér. II: 595-601.
- ERTUS, R. & DUPUIS, C., 1989. Dynamique sédimentaire des paleokarsts oligo-miocènes de l'Entre-Sambre-et-Meuse. 2ème Congrès A.S.F., Paris, abstract, p. 123-124.
- FAIRON-DEMARET, M., 1992. A propos de la découverte de *Juniperoxylon pachyderma* (Göppert) Kräusel 1949 dans le Tertiaire de Bioul (Entre-Sambre-et-Meuse). *Ann. Soc. géol. Belgique*, 115 (1): 333-339.
- FRIIS, E. M., 1975. Climatic implications of microcarpological analyses of the Miocene FASTERHOLT flora, Denmark. *Bull. geol. Soc. Denmark*, 24: 179-191.
- FRIIS, E. M., 1985. Angiosperm Fruits and Seeds from the Middle Miocene of Jutland (Denmark). *Kong. Dansk. Videnkab. Selskab., Biol. Skrifter*, 24 (3): 1-165.
- FULTON, I. M., 1987. Genesis of the Warwickshire Thick Coal: a Group of long-residence Histosols. In *Coal and Coal-bearing Strata: Recent Advances*, Scott, A. C. (ed.), *Geol. Soc. Special Publication*, 32: 201-218.
- GILKINET, A., 1922. Plantes fossiles de l'argile plastique d'Andenne. *Ann. Soc. géol. Belgique, Mém.* in 4°, 2: 1-16.
- GREGOR, H. J., 1978. Die Miozänen Frucht- und Samen-Floren der Oberpfälzer Braunkohle. I. Funde aus den sandigen Zwischenmitteln. *Palaeontographica B*, 167: 9-103.
- GREGOR, H. J., 1980. Die Miozänen Frucht- und Samen-Floren der Oberpfälzer Braunkohle. II. Funde aus den Kohlen und Tonigen Zwischenmitteln. *Palaeontographica B*, 174: 7-94.
- GREGOR, H. J., 1982. Die jungtertiären Floren Süddeutschlands. *Enke, Stuttgart*, 278 pp.
- GREGOR, H. J., 1990. European long range correlations, a new phytozonation for the Neogene floras in the tethys-paratethys region and the problem of the salinity crisis. Proceedings of the Symposium «Paleofloristic and Paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary», Prague, 1989, Knobloch, E. & Kvacek, Z. (ed.), p. 239-254.
- HAGER, H., 1993. Origin of Tertiary Lignite Deposits, Lower Rhine. *Int. J. Coal Geology*, 23: 251-262.
- HEGI, G., 1981. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Paul Perey Verlag, Berlin-Hamburg, Band III, Teil I, 512 pp.
- JENTYS-SZAFEROWA, I., 1960. Morphological investigations of the fossil *Carpinus-nutlets* from Poland. *Acta Palaeobotanica*, 1 (1): 3-43.
- KNAPP, R., 1965. *Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika*. Jena, 373 pp.
- LANCUCKA-SRODONIOWA, M., 1963. Palaeobotanical investigation on the Miocene of Southern Poland. *Rocz. Polsk. Tow. Geol., Krakow*, 2: 129-158.
- LANCUCKA-SRODONIOWA, M., 1966. Tortonian flora from the «Gdow-Bay» in the South of Poland. *Acta Palaeobotanica*, 7 (1): 129-158.
- LANCUCKA-SRODONIOWA, M., 1979. Macroscopic plant remains from the Freshwater Miocene of the Nowy Sacz Basin (West Carpathians, Poland). *Acta Palaeobotanica*, 20: 3-26.
- LITTLE, E. L., 1980. *The Audubon Society Field Guide to North American Trees. Eastern Region*. Chanticleer Press, Alfred A. Knopf, Inc., New York., 714 pp.
- MADISON, M. & TIFFNEY, B. H., 1976. The seeds of the Monsterae: their morphology and fossil record. *Journ. Arnold Arbor.*, 57: 185-201.
- MAI, D. H., 1965. Eine Pliozäne Flora von Kranichfeld in Thüringen. *Mitteilungen zentr. geol. Inst.*, 1: 37-64.
- MAI, D. H., 1970. Subtropischen Elementen im europäischen Tertiär. I. *Paläontol. Abh.*, 3: 441-503.
- MAI, D. H., 1975. Beiträge zur Bestimmung und Nomenklatur fossiler Magnolien. *Feddes Repertorium*, 86 (9-10): 559-578.
- MAI, D. H., 1981. Entwicklung und klimatische Differenzierung der Laubwaldflora Mitteleuropäischem Tertiär. *Flora*, 171: 525-582.

- MAI, D. H., 1985. Entwicklung der Wasser- und Sumpfpflanzen-Gesellschaften Europas von der Kreide bis ins Quartär. *Flora*, 176: 449-511.
- MAI, D. H., 1986a. Neue Arten nach Früchten und Samen aus dem Tertiär Nordwestsachsens und der Lausitz. *Feddes Repertorium*, 97: 105-126.
- MAI, D. H., 1986b. Über typen und Originale tertiärer Arten von *Pinus* L. (Pinaceae) in mitteleuropäischen Sammlungen. Ein Beitrag zur Geschichte der Gattung in Europa. *Feddes Repertorium*, 97: 571-605.
- MAI, D. H., 1991. Palaeofloristic changes in Europe and the confirmation of the Arctotertiary-Palaeotropical geofloral concept. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 68: 29-36.
- MAI, D. H. & GREGOR, H. J., 1982. Neue und interessante Arten aus dem Miozän von Salzhausen im Vogelsberg. *Feddes Repertorium*, 93 (5-6): 405-435.
- MAI, D. H. & VELITZELOS, E. 1992. Über fossile Pinaceen-Reste im Jungtertiär von Griechenland. *Feddes Repertorium*, 103 (1-2): 1-18.
- MAI, D. H. & WALTHER, H., 1978. Die Floren der Haselbacher Serie im Weissester-Becken (Bezirk Leipzig, DDR). *Abh. Staatl. Mus. Mineral. u. Geol., Dresden*, 28, 200 pp.
- MAI, D. H. & WALTHER, H., 1983. Die fossilen Floren des Weissester-Beckens und seiner Randgebiete. *Hall. Jb.f. Geowiss.*, 8: 59-74.
- MAI, D. H. & WALTHER, H., 1985. Die obereozänen Floren des Weissester-Beckens und seiner Randgebiets. *Abh. Staatl. Mus. Mineral. Geol. zu Dresden.*, 33, 219 pp.
- MAI, D. H. & WALTHER, H., 1988. Die pliozänen Floren von Thüringen, Deutsche Demokratische Republik. *Quartärpaläontologie*, 7: 55-297.
- MANCHESTER, S. R. & DILCHER, D. L., 1982. Pterocaryoid fruits (Juglandaceae) in the Paleogene of North America and their evolutionary and biogeographic significance. *Am. J. Bot.*, 69: 275-286.
- PALMAREV, E., 1989. Palaeobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll dendroflora. *Plant Syst. Evol.*, 162: 93-107.
- REID, E. M. & CHANDLER, M. E. J., 1926. The Bembridge flora. *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, London, 206 pp.
- RICH, F. J., 1989. A review of the taphonomy of plant remains in lacustrine sediments. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 58: 33-46.
- RUSSO-ERMOLLI, E., 1991. Datation palynologique de gisements tertiaires de l'Entre-Sambre-et-Meuse. *Service géol. Belgique, Prof. paper*, 245 (1): 39 pp.
- SAVIN, S. M., 1977. The history of the Earth's surface temperature during the past 100 millions years. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 5: 319-356.
- SCOTSE, C. R., GAHAGAN, L. M. & LARSON, R. L., 1988. Plate tectonic reconstruction of the Cretaceous and Cenozoic ocean basins. *Tectonophysics*, 155: 27-48.
- SCOTT, A. C., 1989. Observations on the nature and origin of fusain. *Int. J. Coal Geol.*, 12: 443-475.
- SCOTT, A. C. & JONES, T. P., 1994. The nature and influence of fire in Carboniferous ecosystems. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 106: 91-112.
- SOJAK, J., 1958. Klic k urceni plodu nasich Cyperacei (excl. Carex). *Preslia*, 30: 43-58.
- STOCKMANS, F. & WILLIERE, Y., 1934. Notes sur des bois fossiles récoltés en Belgique: I. *Juniperoxylon silesiacum* Prill sp., des argiles exploitées à Andenne et à Denée. *Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belgique*, 10 (11): 1-8.
- STRIEGLER, U., 1990. Paleobotanical studies in lower Lusatia. *Proceedings of the Symposium «Paleofloristic and Paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary»*, Prague, 1989, Knobloch, E. & Kvacek, Z. (ed.), p. 233-237.
- THOMASSON, J. R., 1983. *Carex graceii* sp. n., *Cyperocarpus eliasii* sp. n. *Cyperocarpus terrestris* sp. n. and *Cyperocarpus pulcherrima* sp. n. (Cyperaceae) from the Miocene of Nebraska. *Am. J. Bot.*, 70 (3): 435-449.
- VAN DER BURGH, J., 1978. The Pliocene flora of Fortuna-Garsdorf, I. Fruits and seeds of Angiosperms. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 26: 173-211.
- VAN DER BURGH, J., 1983. Allochthonous seed and fruit floras from the Pliocene of the lower Rhine basin. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 40: 33-90.
- VAN DER BURGH, J., 1987. Miocene floras in the lower Rhenish Basin and their ecological interpretation. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 52: 299-366.
- VAN DER BURGH, J., 1988. Some local floras from the Neogene of the lower Rhenish basin. *Tertiary Res.*, 9 (1-4): 181-212.
- VANDEN BERGEN, C., 1982. *Initiation à l'étude de la végétation*. 3e édition. *Jardin botanique national de Belgique*, Meise, 263 pp.
- WALTHER, H., 1990. The Weissester Basin/GDR/ - An example of the development and history of Paleogene forest vegetation in Central Europe. *Proc. Symposium «Paleofloristic and Paleoclimatic changes in the Cretaceous and in Tertiary»*. Knobloch, E. & Kvacek, Z. (ed.), p. 149-158.
- WOLFE, J. A. & BARGHOORN, E. S., 1960. Generic change in Tertiary floras in relation to age. *American Jour. Science, Bradley Volume*, 258 (A): 388-399.
- ZAGWIJN, W. H., 1975. Variations in climate as shown by pollen analysis, especially in the Lower Pleistocene of Europe. In: *Ice Age. Ancient and Modern.*, Wright (ed.), Moseley Seel House Press, Liverpool, p. 137-142.

1. Manuscrit reçu le 16/02/1995; accepté le 02/03/1995

PLANCHE 1

1. Détail de l'alternance régulière des lamines claires (plus silteuses) et foncées (plus argileuses); les flèches pointent vers des microfailles synsédimentaires. x 3.
- 2 et 3. *Taxodium dubium*: cônes. ULg 13273 et 13274. x 4.
4. *Pinus hampeana*. ULg 13271. x 2.
5. Graine isolée de *Taxodium dubium*. ULg 13275. x 5 (cliché Mottart).
6. *Glyptostrobus europaeus*. ULg 13346/2. x 5.
7. Détail des écailles du cône de *Pinus hampeana* de la 4. x 8.
8. Détail des lamines claires et foncées; la flèche indique une coupe dans une feuille. x 42.
9. Écaille isolée de *Taxodium dubium*. ULg 13346/9. x 5.
10. *Pinus* sp. (probablement *P. hampeana*). ULg 13323. x 8 (cliché Mottart).
11. *Pinus* sp. ULg 13324. x 10 (cliché Mottart).
12. Cf *Tsuga* sp avec une reste d'aile. ULg 13346/15. x 10.
13. *Cupressoconus* sp. ULg 13271. x 10.
- 14 et 15. Cf *Tsuga*. ULg 13346/18. x 10.

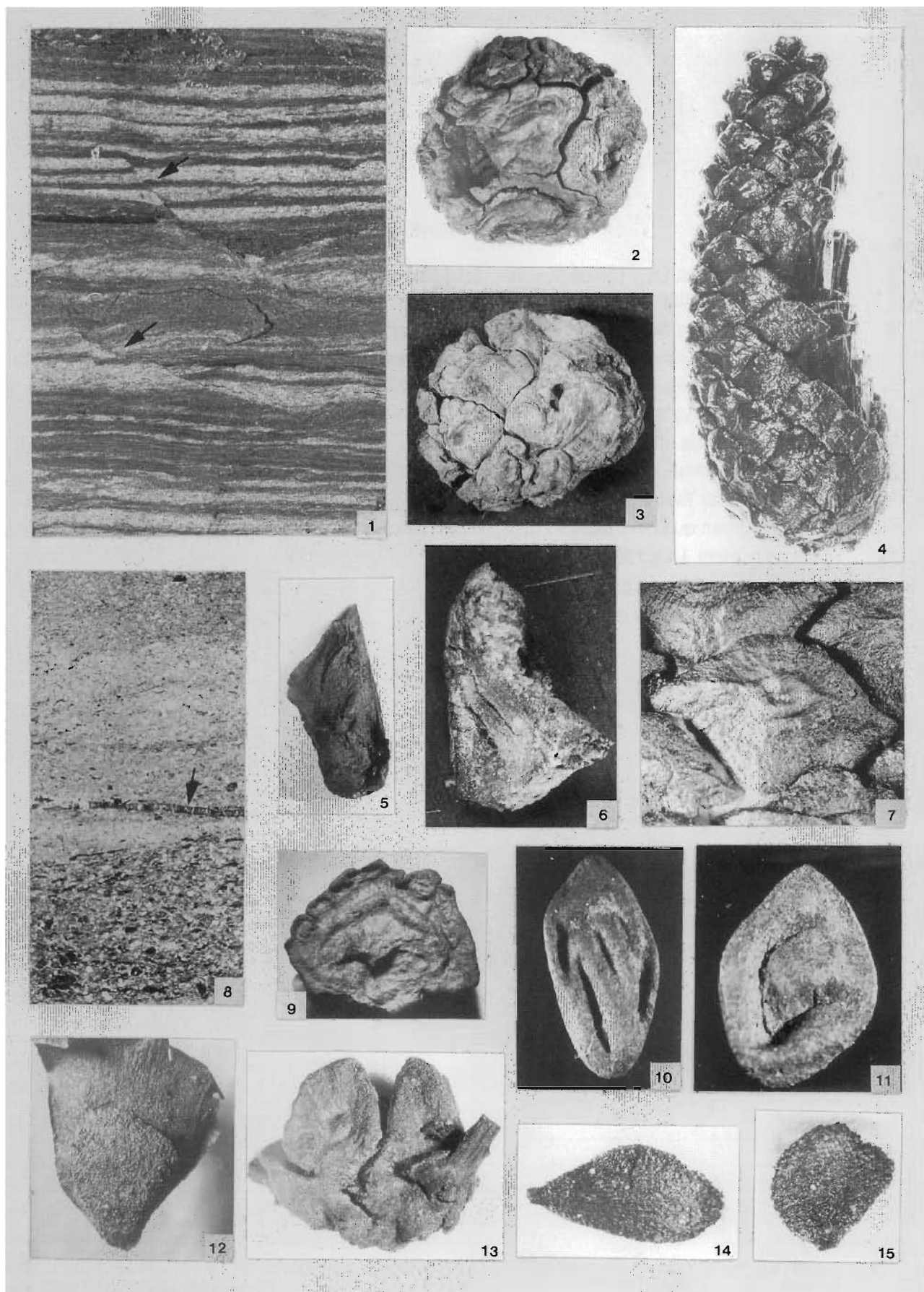


PLANCHE 2

1. *Myrica johnstrupii*. ULg 13346/ 7. x 16 (cliché Vettoretti).
2. *Eurya stigmosa*. ULg 13346/3. x 20.
3. Détail de la surface de *Polygonum tambovicum*. ULg 13313. x 220.
4. *Polygonum tambovicum* montrant des restes de pièces florales. ULg 13312. x 16 (cliché Mottart).
5. *Polygonum tambovicum*. ULg 13313. x 16 (cliché Mottart).
6. *Hypericum* sp. ULg 13346/12. x 120.
7. *Vitis parasylvestris*. ULg 13293. x 10.
- 8 à 13. *Carpolithes nikitinii*. 8. Vue générale au MEB. ULg 13346/12. x 100.
9. Vue générale au Tessoovar. ULg 13346/11. x 20.
10. Même spécimen que celui illustré Fig. 8, même planche. ULg 13346/12. x 20.
11. Détail de la paroi. ULg 13346/10. x 1100.
12. Section transversale. ULg 13346/10. x 120.
13. Section longitudinale. ULg 13346/12. x 140.

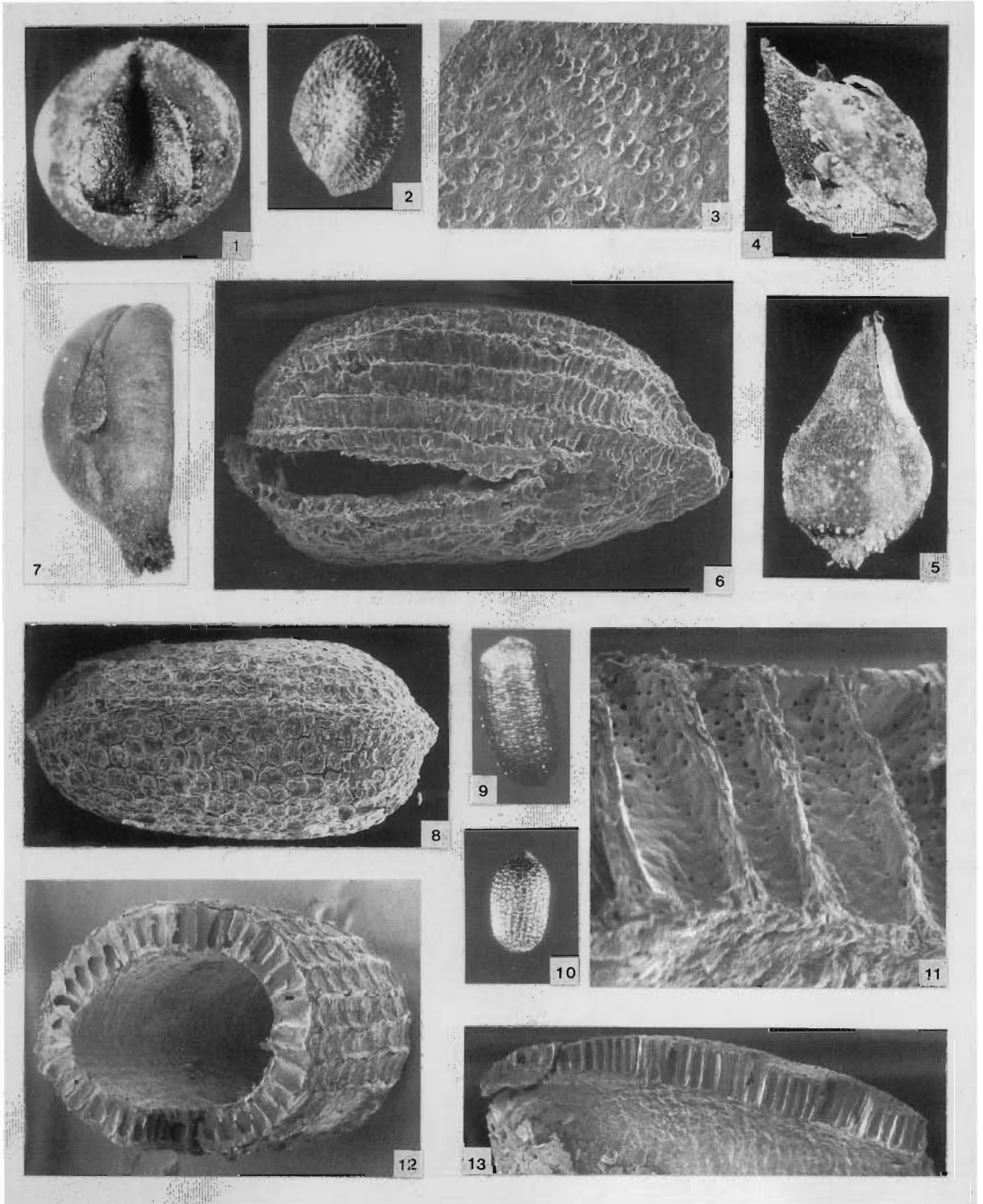


PLANCHE 3

1. *Alnus lusatica*. ULg 13346/12. x 10.
2. *Betula longisquamosa*. ULg 13346/14. x 10.
3. *Ostrya szafferii*. ULg 13346/ 23. x 8.
- 4 et 5. *Carpinus cf betulus*. ULg 13346/23. x 10.
- 6 à 8. *Pseudoeuryale europaea*. ULg 13346/9. 6. Vue générale. x 8.
7. Détail de la striation longitudinale de la paroi de la graine. Microscope Olympus HB, lumière réfléchie. x 75.
8. Détail du sommet de la graine montrant la trace laissée par l'opercule et le hile. x 16.
9. *Cephalanthus kireevskianus*; détail du sommet d'un méricarpe montrant la valve de germination. ULg 13346/4. x 20.
10. *Crataegus nodulosus*. ULg 13346/ 26. x 10.
11. *Crataegus angusticarpa*. ULg 13346/ 26. x 10.
12. *Cotoneaster gailensis*. ULg 13346/15. x 10.
13. *Cyclocarya nucifera*. ULg 13346/16. x 8 (cliché Vettoretti).
14. *Pyracantha acuticarpa*. ULg 13346/14. x 12 (Cliché Vettoretti).
15. *Cotoneaster* sp. ULg 13346/26. x 10.
16. *Rosa* sp. ULg 13346/17. x 16.
17. *Crataegus angusticarpa*. ULg 13294. x 10 (cliché Mottart).
18. *Lycopus antiquus*. ULg 13346/9. x 20.
19. *Rubus* sp 1 ULg 13346/22. x 20.
20. *Rubus cf microspermus*. ULg 13346/23. x 50.
21. *Rubus cf microspermus*. ULg 13346/23. x 20.
22. ?*Rubus* sp 2. ULg 13346/13. x 20.
- 23.- *Acer* sp. ULg 13346/19. x 12 (cliché Vettoretti).

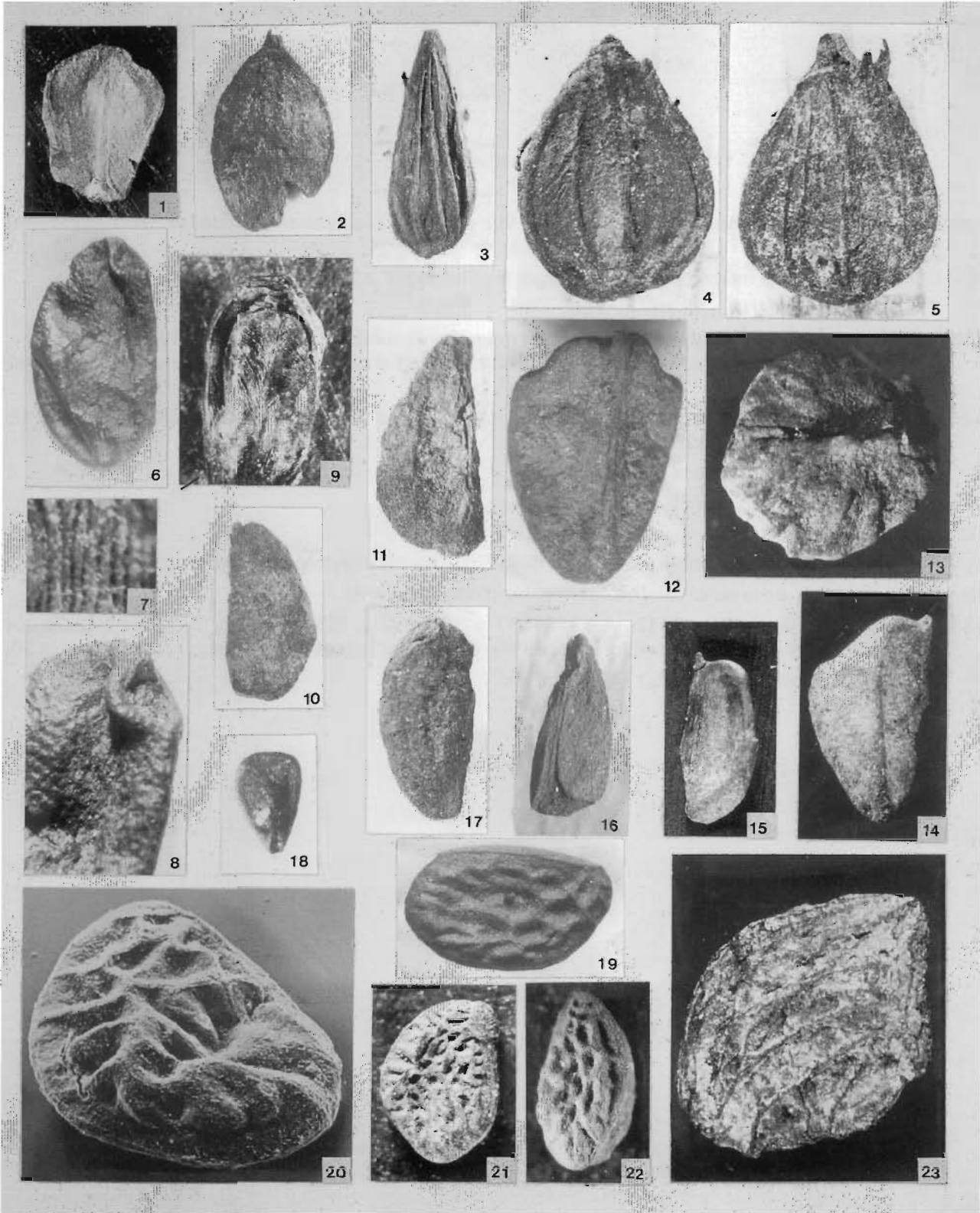


PLANCHE 4

- 1 et 2. *Symplocos schalzenhausii*. ULg 13346/16. 1. Vue générale du spécimen avec des restes d'exocarpe. x 8 (cliché Mottart).
2. Détail de la base du même spécimen montrant les trois loges. x 20.
3. *Swida discimontana*. ULg 13346/20. x 20.
- 4a et 4b. *Microdiptera* cf. *uralensis*. Faces dorsale et ventrale du même spécimen. ULg 13346/10. x 20.
5. *Melastomites* sp. Vue générale au M.E.B. d'un spécimen encore muni de son opercule. ULg. 13346/19. x 90 (cliché Vettoretti).
- 6 et 7. *Clethra* sp. 6. Détail de la marge d'une graine. ULg 13346/6. x 100. 7. Vue générale. ULg 13346/5. x 42.
- 8 à 12. *Lyonia* sp. ULg 13283.
8. Vue générale de la capsule. x 8 (cliché Mottart).
9. Ensemble des graines isolées d'une loge. x 20.
10. Capsule sectionnée. x 8.
11. Détail au M.E.B. de l'ensemble des graines de la Fig.9, même planche; le placenta est visible. x 50.
12. Détail au M.E.B. de la paroi externe ornementée d'une valve. x 34.
- 13 à 15. Capsules d' *Ericaceae* sp. 13. ULg 13346/17. x 10. 14. ULg 13346/5. x 20. 15. Même capsule que celle de le Fig.14, même planche, mais brisée afin de montrer la graine unique dans chaque loge. x 20.
16. *Pirocarpella aquisgranensis*. ULg 13346/9. x 20.

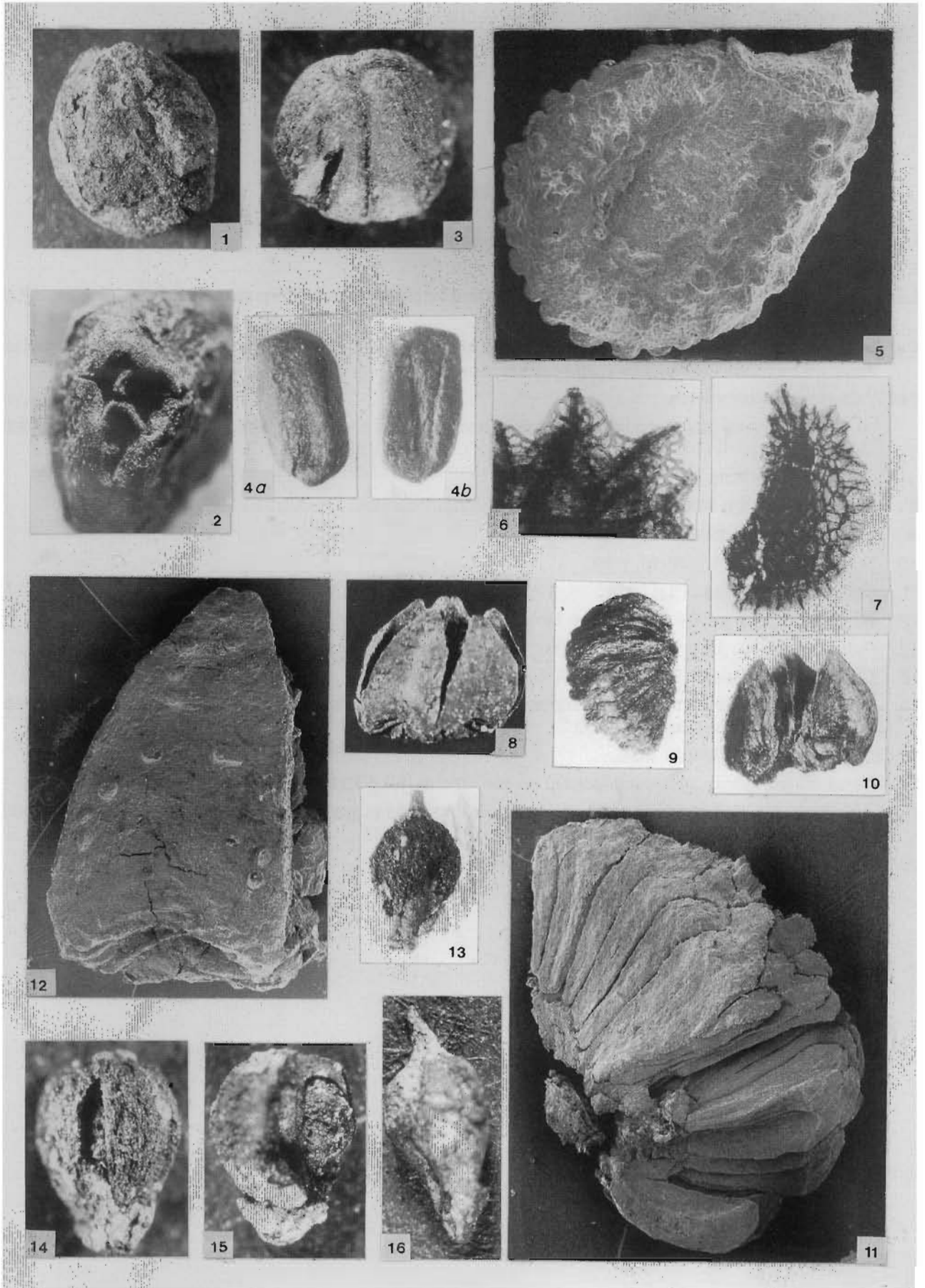


PLANCHE 5

1. *Epipremnites ornatus*. ULg 13301. x 20 (cliché Mottart).
2. *Cladium palaeomariscus*. ULg 13308. x 20.
- 3 à 5. *Monochoria striatella*. 3. Détail au M.E.B. montrant l'ornementation différente du testa et du tegmen. ULg 13346/19. x 130 (cliché Vettoretti).
- 4 et 5. Vue générale latérale de la graine de forme elliptique, tronquée au sommet et aspect de l'extrémité tronquée montrant la présence d'un opercule avec une mini-pointe micropylaire. ULg 13346/1. x 25.
- 6 et 7. *Cladiocarya trebovense*.
 6. Fruit complet à droite et partiellement débarrassé de son exocarpe à gauche. ULg 13305. x 16 (cliché Mottart).
 7. Endocarpe isolé. ULg 13346/14. x 20.
8. *Scirpus* sp. 1. ULg 13346/7. x 20.
9. *Cyperus* sp. ULg 13346/14. x 20.
10. *Scirpus* sp 2. ULg 13346/10. x 20.
11. *Carex* cf. *caespitosa*. ULg 13346/28. x 25.
12. *Carex* sp. 1. ULg 13304. x 20 (cliché Mottart).
13. *Potamogeton* sp. ULg 13346/17. x 25.
14. *Cladiocarya europeae*. ULg 13346/10. x 20.
15. *Cyperus* sp. . Detail (microscope Olympus HB, lumière réfléchie) des cellules à parois ondulées de l'achène illustré Fig. 9, même planche. x 250.
16. *Carex* sp. 2. ULg 13346/8. x 20.
17. *Carex* cf. *caespitosa*. Achène dépourvu de son utricule. ULg 13302. x 20 (cliché Mottart).
- 18 et 19. *Typha* sp. Vue générale, x 42 et détail du sommet de la graine avec la valve de germination, x 100 (microscope Olympus HB, lumière transmise). ULg 13346/15.
20. *Dulichium marginatum*. ULg 13346/9. x 50 (cliché Vettoretti).

