

Streel

52

B. ALPERN et M. STREEL

Palynologie et stratigraphie
du Paléozoïque moyen et supérieur



Extrait du
Mémoire du B.R.G.M., n° 77, (1972)

ble-t-il plus répandu et donc meilleur marqueur lithologique que ce dernier.

Si ces propositions devaient être définitivement entérinées, le sort de l'ancien Westphalien D, amputé de sa partie supérieure au profit du Stéphanien A, serait à régler. Il faudrait alors décider si d'anciennes étiquettes peuvent servir à désigner de nouvelles entités ou si au contraire les nouvelles sections doivent recevoir des noms nouveaux tirés de la géographie locale. Ainsi la zone SL 1, définie dans les sondages de Niedervisse, région de la Nied, pourrait par exemple être le « Niedien ». Pour de telles procé-

dures les stratigraphes manquent de directives et il appartiendrait aux Commissions internationales de stratigraphie compétentes de les fournir et à un colloque comme le nôtre de les discuter.

Cet exemple montre que, à condition de choisir un ensemble de marqueurs à large extension géographique (ensemble des Monolètes verruqueuses dans le cas présent) de vastes corrélations interrégionales sont parfois possibles. Sur le plan local interne aux bassins houillers une très grande précision peut souvent être atteinte.

DEUXIÈME PARTIE

PALYNOLOGIE DU SILURIEN AU DINANTIEN

I. — L'ANALYSE DES COUPES DE RÉFÉRENCE MARINES ET CONTINENTALES

La recherche systématique des spores dans les stratotypes et coupes de référence a fait progresser d'une manière décisive la biostratigraphie, particulièrement dans les régions européennes et nord-africaines (fig. 9 b).

Du Silurien au Dinantien, on connaît aujourd'hui les spores du Wenlockien et Ludlovien marin anglais; du Downtonien, Dittonien et Breconien continental anglais; de l'Emsien marin allemand; du « Middle Old Red Sandstone » continental d'Écosse; du Frasnien, Famennien et d'une partie du Tournaisien ardenno-rhénan, du Tournaisien et du Viséen continental de la plate-forme russe.

Cette alternance, dans la répartition des stratotypes étudiés, entre les sédiments marins et continentaux, n'entrave guère l'utilisation à des fins stratigraphiques des zonations palynologiques établies, à condition de s'astreindre à analyser l'incidence des variations de faciès sédimentaires sur la constitution des assemblages de spores (voir IV). Ainsi, dans la partie droite de la figure 9b, sont représentées d'autres coupes provenant d'Europe ou d'Afrique avec les positions stratigraphiques de leurs zones palynologiques locales (des cénozones surtout) telles que nous proposons de les déduire de la position des cénozones équivalentes dans les coupes de référence. Ceci illustre bien cette caractéristique majeure de la biostratigraphie palynologique de transgresser les faciès

sédimentaires et de couvrir à la fois les domaines continentaux et marins.

Dans la partie gauche de la figure 9 b, l'inventaire des coupes de référence étudiées jusqu'à présent montre bien les niveaux stratigraphiques sur lesquels l'effort des palynologistes devrait porter plus particulièrement. Il s'agit notamment du Dévonien inférieur marin ardenno-rhénan. En revanche, de nombreux échantillons prélevés dans les séquences carbonatées du Givétien, du Frasnien, du Tournaisien supérieur et du Viséen types, se sont révélés stériles jusqu'ici. Aussi, le Tournaisien et le Viséen de la partie occidentale de la plate-forme russe (G.I. КЕВО, 1963, 1967), le Givétien et le Frasnien de la partie centrale de la plate-forme russe (S.N. НАУМОВА, 1953) constituent-ils souvent les coupes de référence palynologiques les plus complètes dont on dispose actuellement. En ce qui concerne les premiers, il s'agit d'équivalents latéraux plus ou moins continentaux des formations bien datées par les faunes marines de la plate-forme russe orientale. Les corrélations stratigraphiques sont par conséquent moins précises à ces niveaux. De plus, leur inconvénient majeur est d'appartenir à une province floristique qui semble s'individualiser, au moins dès le Tournaisien supérieur (voir V), de la province floristique « ouest-européenne » dont les limites correspondent grosso modo à celles de l'aire varisque.

L'étude des stratotypes est particulièrement nécessaire pour établir les limites entre les séries et les différents étages. La définition palynologique des limites Silurien/Dévonien inférieur/Dévonien moyen/Dévonien supérieur/Dinantien est en cours. La der-

nière (toVI-cul) a fait particulièrement l'objet de notre attention (M. STREEL, 1966, 1969 et 1970).

Mais la palynologie a prouvé qu'elle était capable de descendre à l'échelle de l'étage et de ses subdivisions. Les successions d'assemblages de la plateforme russe que nous venons de citer sont extrêmement diversifiées comme en témoigne le remplacement rapide des sigles qui permettent de les identifier à droite des colonnes sédimentaires sur la figure 9 b.

II. — LES SPORES, REFLETS DU DÉVELOPPEMENT PROGRESSIF DES TRACHÉOPHYTES AU DÉVONIEN

L'apparition des plantes vasculaires (Trachéophytes) n'est pas liée directement à celle des spores à marque triradiée et à exine relativement épaisse comparée aux coques du microplancton. Il est bien connu, par exemple, que l'algue *Protosalvinia* possède des tétrades de spores du type *Retusotriletes*. Il n'est donc pas utile ici de discuter si les assemblages cambrien et trémadocien (Voir notamment A. COMBAZ 1967) contiennent ou non des spores *sensu stricto*.

En revanche, il est important de remarquer que la diversification soudaine des *sporae dispersae* au sommet du Silurien et au Dévonien inférieur est un phénomène qui cadre parfaitement avec les données actuelles de la mégaflore. Connaissant les énormes capacités de dispersion des microfossiles organiques végétaux, il est logique de constater que le nombre de spores connues des couches de transition Silurien-Dévonien dépasse de très loin le nombre des végétaux identifiés par la mégaflore.

Le caractère progressif de cette diversification des *sporae dispersae* n'est cependant pas entièrement masqué par l'abondance des formes: par exemple, un trait majeur de l'évolution est sans aucun doute l'accroissement de taille décisif intervenant vers la base du Siegenien où l'ensemble des espèces voit sa taille (Voir fig. 9 a) pratiquement doublée (de 20 μ à 40 μ grosso modo). Il s'agit à coup sûr d'une étape essentielle de l'évolution des végétaux car, à peu près simultanément, apparaissent les premières formes « zonales » et les premières mégaspores (K. C. ALLEN 1965) au Spitzberg. J.B. RICHARDSON (1967) a bien mis ces phénomènes en évidence. L'abondance des formes zonales (et saccates) au Dévonien moyen et au Frasnien et l'accroissement considérable de leur taille, souvent au-delà de 200 μ représentent une nouvelle étape liée par W.G. CHALONER (1967) et J.B. RICHARDSON (1967) au développement progressif

de l'hétérosporie qui s'affirmera ensuite au Famennien et au Dinantien par une séparation nette de la taille des microspores (moins de 200 μ) et des mégaspores (plus de 200 μ). Cependant, dès la base du Dévonien supérieur, certaines mégaspores ont atteint la taille de 1 600 μ (F. STOCKMANS et M. STREEL, 1969) et on connaît dans le Dévonien supérieur du Canada (W.G. CHALONER et J.M. PETTIT, 1964) des mégaspores-graines qui ont atteint un stade de développement ultérieur: la dégénérescence de 3 des spores de la tétrade au profit de la quatrième.

Dans l'intervalle stratigraphique considéré, la dernière étape majeure est, sans nul doute, l'apparition au Tournaisien supérieur, des premiers grains de pollen à symétrie bilatérale qui amorcent dans le Paléozoïque l'énorme diversification des Gymnospermes du Mésozoïque.

III. — POINTS DE REPÈRES DANS LES SUCCESSIONS D'ASSEMBLAGES

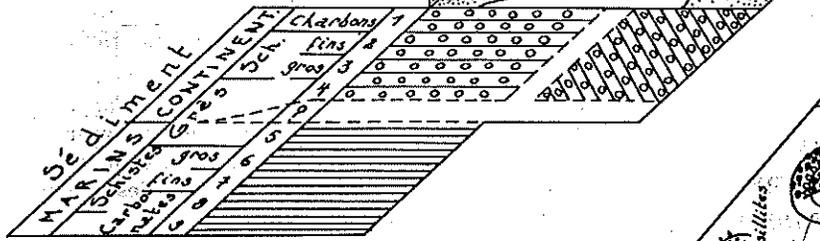
Le nombre de spores identifiées *in situ* est encore sans commune mesure avec le nombre de *sporae dispersae* décrites dans le Paléozoïque. Par conséquent, les critères d'évolution de ces *sporae dispersae* sont, dans la plupart des cas, non reliés à l'évolution de la mégaflore elle-même. Les paliers d'évolution des *sporae dispersae* ont cependant leur propre signification stratigraphique (Voir fig. 9 a).

a. Les principales structures de l'exine des spores paraissent s'être différenciées très tôt, au moins pour un examen superficiel au microscope optique; les genres rétusoïdes et les genres à épaississement distal (genres patinés), dès le Silurien; le dédoublement de l'exine conduisant aux formes saccates, dès le Siegenien. Ces structures donnent un caractère particulier à l'ensemble des formes dévoniennes mais elles se prolongent, moins abondantes, au-delà du Dévonien.

L'ornementation, en revanche, est plus progressive: très fine, et courte (moins de 1 μ), du type *Apiculiretusispora* au Silurien; cônes et épines des types *Aneurospora* et *Chelinospora*; verrues et mur réticulé, des types *Synorisporites*, *Cymbosporites* et *Diclyotriletes*, dès la base du Dévonien inférieur au moins. L'ornementation radiale des facettes proximales est très caractéristique du Dévonien inférieur où l'accroissement en densité et en diversité de cette ornementation radiale proximale est un guide précieux pour la biostratigraphie de détail (J.B. RICHARDSON, 1967).

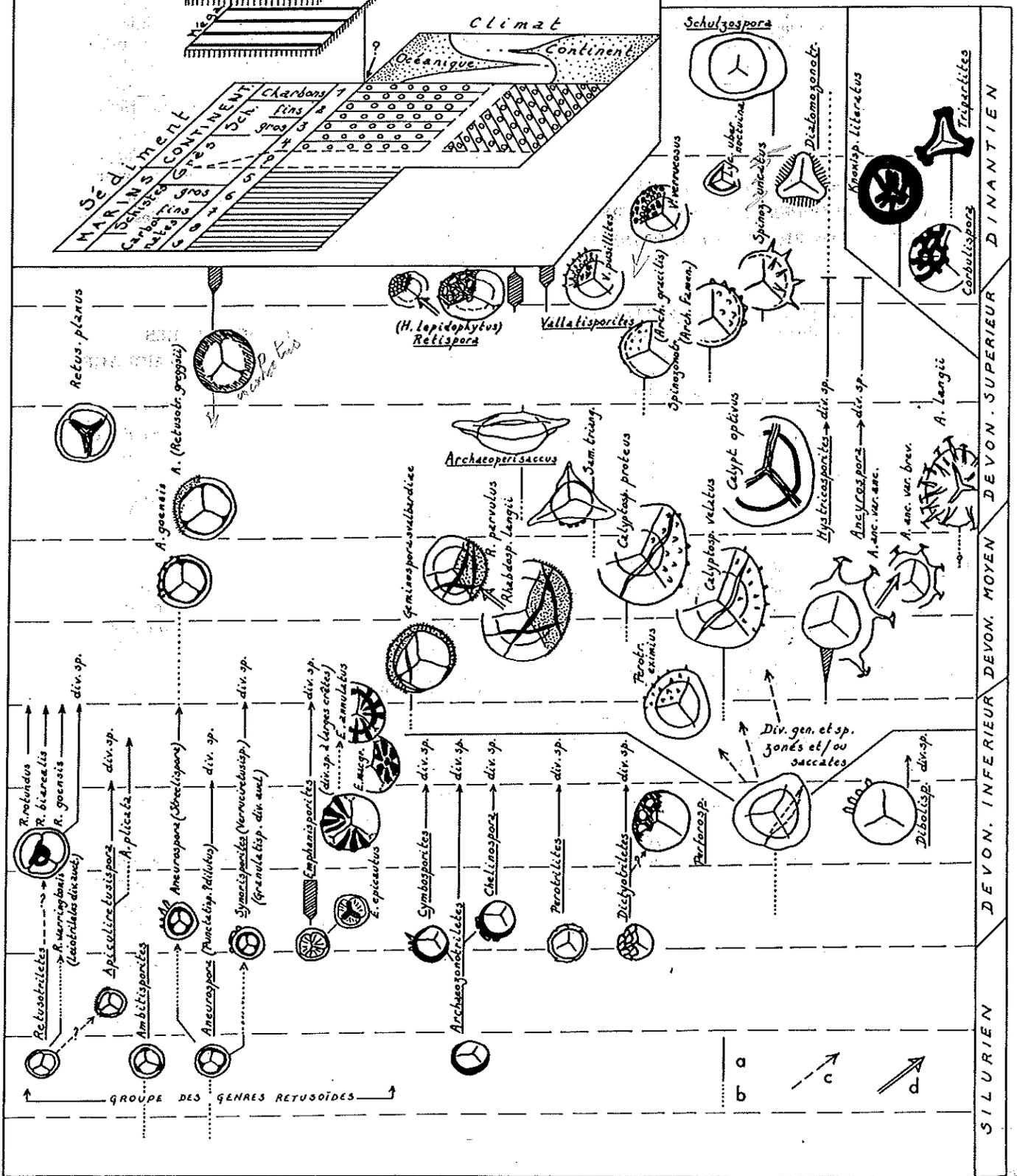
Parmi les formes zonées, ce sont les formes à appendices bi- ou plurifurqués qui marquent le mieux

Provinces floristiques.



Climat
Océanique ... Continent

FIG. 9 a. — Synthèse de l'évolution des spores dévoniennes et dinantiennes dans les coupes de référence.
a : position stratigraphique la plus basse connue.
b : Idem, probable.
c : évolution phylogénétique possible.
d : étude biométrique de l'évolution.



SILURIEN

DEVON. INFÉRIEUR

DEVON. MOYEN

DEVON. SUPÉRIEUR

DINANTIEN

le Dévonien dès la base du Couvinien. Elles s'éteignent pour la plupart au cours du Tournaisien inférieur, relayées par exemple, par des formes zonées typiquement carbonifères bien reconnaissables aux micro-lacunes distribuées dans la zone à la périphérie du corps central de la spore (type *Vallatisporites*).

Dans cette évolution progressive, de nombreuses espèces, voire même certains genres comme *Archaeoperisaccus* au Frasnien ont une distribution stratigraphique étroite. Ce sont d'excellents marqueurs stratigraphiques. Mais les points d'apparition de nombreuses autres espèces, lorsqu'on peut les définir après l'examen de nombreux échantillons, constituent aussi de très bons repères stratigraphiques (Voir fig. 9 a).

b. Présentes en très grand nombre dans les échantillons (de plusieurs milliers à plusieurs centaines de milliers par gramme de sédiment détritique) les spores sont un matériel de choix pour l'étude biométrique de la différenciation spécifique. Nous citons, figure 9 a, 3 exemples d'études biométriques au Dévonien qui ont permis l'élaboration de critères stratigraphiques extrêmement précis : variation de la largeur de la zone, de la taille et de la forme de l'ornementation et du diamètre de la spore chez *Ancyrospora ancyrea* (J.B. RICHARDSON, 1962) et *Hymenozonotriletes lepidophytus* (M. STREEL, 1966); entre *Rhabdosporites langii* et *Rhabdosporites parvulus* (J.B. RICHARDSON, 1965).

La zonation basée sur la biométrie de *H. lepidophytus* a permis par exemple de découper le sommet du Famennien et le Tournaisien inférieur en tranches biostratigraphiques extrêmement utiles à la délimitation de différentes bases possibles pour le Tournaisien des bassins ardenno-rhénans. Ces critères biométriques sont aussi reconnus valables, en Grande-Bretagne, en Irlande, au Spitzberg et sur la plateforme russe.

IV. — CONTROLE DE LA DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE DES SPORES DU DÉVONIEN ET DU DINANTIEN PAR LES FACIÈS SÉDIMENTAIRES ET LES CLIMATS LOCAUX

La majorité des sédiments considérés ici sont d'origine plus ou moins détritique. Les assemblages de spores qu'ils contiennent sont donc *a priori* suspects d'avoir subi un contrôle plus ou moins accentué de leur composition qualitative et surtout quantitative au cours des différentes étapes du transport séparant leur milieu de production du site de dépôt.

a. Le milieu de production lui-même est *a priori* diversifié et la coexistence de diverses communautés végétales distinctes correspondant aux différentes niches écologiques des continents paléozoïques doit être admise puisqu'elle existe même au sein du milieu marécageux côtier qui, bien qu'il soit pratiquement le seul fossilisable *in situ*, ne représente pourtant qu'un des nombreux aspects de ces niches écologiques. Nous avons attiré l'attention (M. STREEL, 1964, 1967) sur une distinction possible entre deux ensembles majeurs de faciès au Dévonien qui pourraient être sous le contrôle de climats locaux, à tendances océaniques dans les régions marginales plus ou moins côtières ou, au contraire, à tendances plus ou moins continentales dans l'hinterland (Voir fig. 10 et fig. 9 a, médaillon).

b. Dans les régions marginales elles-mêmes, les sites de dépôts sont plus ou moins influencés par la végétation locale et on peut démontrer que les assemblages sont un peu différents (au moins quantitativement) selon qu'ils proviennent des sites marqués A à D ou K à N sur la figure 10, qu'il s'agisse de dépôts de piedmont, de levées fluviales, de marais forestiers ou de franges côtières, etc. Pour rappeler d'une manière illustrée la variabilité de ces faciès sédimentaires, nous avons pris (fig. 10) 2 exemples correspondant à des sites où des assemblages de spores dévoniens ont été étudiés : l'un est repris de J.R.L. ALLEN et P.F. FRIEND (1967) et représente aux U.S.A. le Catskill delta du Dévonien supérieur : ce schéma correspond, au moins en partie (sites E, F, G, H), à l'image dans un miroir des formations famenniennes que nous avons étudiées de ce côté de l'Atlantique dans le Famennien supérieur (Voir J. BOUCKAERT, M. STREEL et J. THOREZ, 1968; M. STREEL et R. SCHUMACKER, 1972). Les variations latérales des assemblages de spores y sont par exemple évidentes de part et d'autre de la barre sableuse côtière (Ia) et cela justifie notamment une séparation du milieu marin en un site de dépôts de marée (tidal-flat) (Ib) et des sites nettement « off-shore » (II). Dans la partie externe de ceux-ci (IIa) nous avons montré (E. PAPROTH et M. STREEL, 1971) combien les assemblages de spores étaient tributaires des types de courants marins et combien les phénomènes de triage étaient importants. Il s'agit dans cet exemple d'une phase marine régressive où les sites marginaux côtiers sont souvent diversifiés.

L'autre exemple (fig. 10, droite) est repris de P. WALLACE (1969) : c'est un modèle correspondant à une phase marine transgressive avec un rétrécissement de la plaine marginale alluviale et un caractère plus grossier de la sédimentation, au début du Dévonien moyen, dans le Boulonnais.

WALLACE a aussi analysé dans ce travail la paléologie des formations givétiennes et frasnienues de

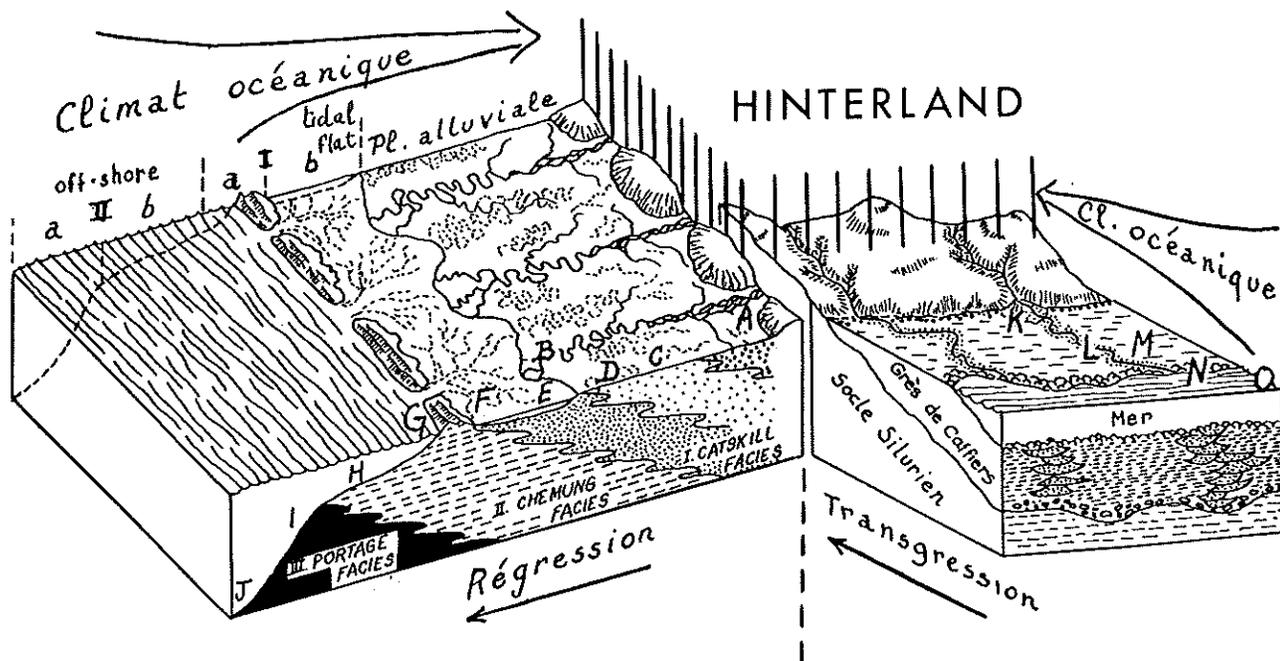


FIG. 10. — Illustration de différents faciès sédimentaires et climats locaux, d'après ALLEN et FRIEND, 1967 et WALLACE, 1969.

cette région et cela nous intéresse particulièrement dans la mesure où il éclaire d'un jour nouveau les recherches palynologiques conduites par M^{me} TAUGOURDEAU-LANTZ (1960, 1967 *a* et *b*). On est frappé en effet par la simultanéité entre les différentes étapes de l'histoire de ce bassin sédimentaire et la succession des assemblages de spores :

Le calcaire de Blacourt correspond d'abord à une zone quiescente (M. LECOMPTE, 1958) et comme il n'y a guère d'apports détritiques, il n'y a guère de spores non plus. Au sommet du Calcaire de Blacourt, le contenu argileux des sédiments s'accroît (faciès P, voir colonne sur le Boulonnais fig. 9 *b*); les spores du Gvb apparaissent. Dès la base des Schistes de Beaulieu, la barrière récifale qui protégeait la côte, isole complètement le bassin, suite à une chute du niveau de la mer; le milieu devient salin à hypersalin au sommet, le contenu en matière organique s'accroît en l'absence de bactéries (voir P. WALLACE); les assemblages de spores aussi (Q). Au Calcaire de Ferques correspond une nouvelle transgression marine (faciès R) et des assemblages (Fr2) plus diversifiés. Une autre cause possible: les vents dominants frasnien auraient été différents de ceux du Givétien selon WALLACE (1969, p. 112). Enfin, avec un apport argileux (faciès S) puis gréseux, le site sédimentaire passe à un faciès de dépôts de marées (faciès F): probablement le mode de transport et les phénomènes de triage interviennent-ils dans le brusque changement entre les assemblages de spores Fr2s et Fr3.

c. En l'absence d'une étude paléoécologique détaillée des sédiments, il est possible de rechercher, par des tests statistiques notamment, les relations éventuelles entre l'abondance des spores et les caractéristiques des sédiments, par exemple leur granulométrie. La figure 11 analyse ces relations à partir des données très complètes des travaux palynologiques réalisés dans le Dévonien (K. C. ALLEN, 1965, 1967) et le Dinantien (G. PLAYFORD, 1962, 1963) du Spitzberg.

Les résultats montrent que les spores ont des comportements dynamiques différents; certaines formes sont plus abondantes dans les sédiments grossiers que dans les sédiments fins; pour d'autres, c'est l'inverse que l'on observe et, si elles sont aussi abondantes dans les charbons, on peut en déduire un plus grand caractère d'autochtonie pour les secondes que pour les premières.

L'ensemble de ces critères climatiques locaux et sédimentologiques sont résumés et schématisés en médaillon de la figure 9 *a*. Dans les colonnes stratigraphiques de la figure 9 *b*, nous avons essayé de tenir compte dans quelques cas des quelques informations « paléoécologiques » disponibles, à titre d'exemple; mais il est évident que la palynologie du Paléozoïque ferait des progrès considérables si ces critères étaient systématiquement pris en considération.

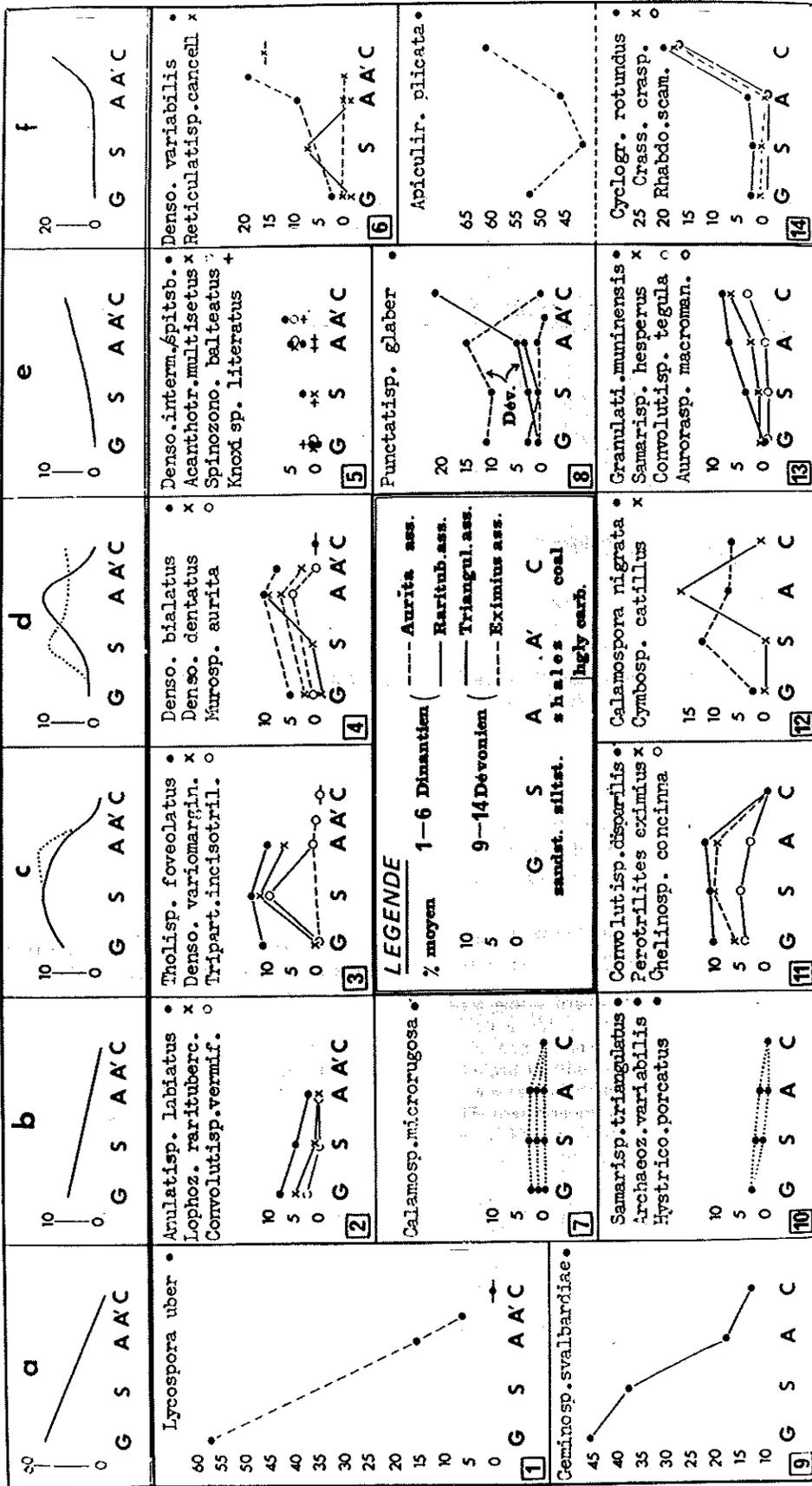


Fig. 11

V. — LES PROVINCES FLORISTIQUES ET LEUR INCIDENCE SUR LA BIOSTRATIGRAPHIE DES SPORES DU PALÉOZOÏQUE

Un des succès récents de la palynologie du Paléozoïque est la mise en évidence de provinces floristiques distinctes à un niveau stratigraphique, le Dinantien, que l'on s'accordait généralement à caractériser par une flore de type cosmopolite. Plusieurs auteurs se sont attachés à démontrer l'existence de ces provinces et parmi d'autres, nous reprenons sur la figure 12 les travaux de A.A. LUBER (1960), H. SULLIVAN (1964) et M.A. BUTTERWORTH (1965). Un véritable régionalisme de la flore apparaît au moins dès le Tournaisien supérieur (Voir M. STREEL, 1971).

Par exemple, la dépendance de *Tripartites inciso-trilobus* vis-à-vis d'une province floristique particulière et la migration de cette province au cours du Carbonifère nous paraissent assez évidentes à la lumière de ces travaux.

En effet LUBER (1960) a remarquablement montré, d'une part que les *Trilobozonotriletes* abondants dans le Donbass sont absents du bassin de Karaganda, d'autre part que leur proportion dans le Donbass décroît considérablement de la base du Viséen au Carbonifère supérieur. Or on constate que si cette espèce décroît en abondance sur la marge ouralienne de son aire de distribution, elle apparaît au même moment en Grande-Bretagne. Il y a migration évidente et cette migration explique l'apparition retardée au Viséen supérieur en Grande-Bretagne d'une espèce qui apparaît en Biélorussie au sommet du Tournaisien supérieur.

LUBER (1960) montre aussi que parallèlement à la diminution des *Trilobozonotriletes* vers le haut de l'échelle stratigraphique, on assiste aussi à une diminution des spores cingulées (le groupe 7). Or BUTTERWORTH (1965) a attiré l'attention sur la migration évidente de ces faciès à densospores vers la Grande-Bretagne et les régions ardenno-rhénanes à un moment où ces faciès tendent à disparaître de la plate-forme russe et du Spitzberg (voir carte fig. 12). Il y a une similitude de position entre les faciès à Densospores du Viséen et la « suite à *Montlospora* » de SULLIVAN (1964) et nous croyons que l'ensemble de ces données convergent vers une représentation régionale de la flore.

Ces critères paléophytogéographiques devraient être recherchés plus souvent, car il est évident qu'ils conditionnent la sécurité de toute zonation biostratigraphique. En médaillon de la figure 9 a et dans les colonnes du haut de la figure 9 b, nous les avons représentés par des symboles différents.

Leur contrôle par des zones climatiques latitudinales nous paraît encore une hypothèse. Si elle se vérifiait, nous préférierions remplacer les termes « équatorial », « tropical », « subtropical » et « tempéré » par les termes « méga-, méso- et microtherme » (VAN STENIS, 1962) parce qu'ils traduisent mieux à la fois les composantes latitudinale et altitudinale des zonations climatiques.

ABSTRACT

Although coals may have different facies: humic (vitrite or durite coals) or sapropelic, they are sediments particularly favourable for the preservation of spores which are often present in very great quantity.

FIG. 11. — Distribution en fonction de la granulométrie du sédiment des principales espèces des Dévonien et Dinantien continentaux du Spitzberg, d'après les travaux de ALLEN et PLAYFORD.

De a à f, le pourcentage optimal se déplace des grès, aux schistes carbonés et aux charbons.

Les assemblages ont été regroupés selon les indications données par ALLEN (1965, appendix I) et PLAYFORD (1963, appendix A), les pourcentages moyens ont été ensuite calculés par classe granulométrique pour chacune des espèces les plus abondantes ou les plus fréquentes. Ces pourcentages sont obtenus parfois à partir de pourcentages extrêmes très marqués; nous avons pour chaque espèce, comparé les moyennes deux à deux en appliquant le test de STUDENT-FISHER. Seules paraissent significatives ($\geq 99\%$) les relations suivantes :

1. *Lycospora uber* : G et A'.
2. *Lophozonotriletes rarituberculatus* : G et A.
6. *Reticulatisporites cancellus* : S et A.
8. *Punctatisporites glaber* : C et A, S, G, (triangul. ass.), A' et G (aurita ass.).
9. *Geminospora svalbardiae* : G et C, A—S et A.
10. *Archaeozonotriletes variabilis* : —G et S. A.
12. *Cymbosporites catillus* : S et A.
13. *Granulatisporites muninensis* : G et C.
Convolutispora tegula : C et A, S, G.
Auroraspora macromanifestus : C et A, S, G.
14. *Cyclogranisporites rotundus* : C et G, S, A.
Craspedispora craspeda : C et A.
Rhabdosporites scamnus : C et G.

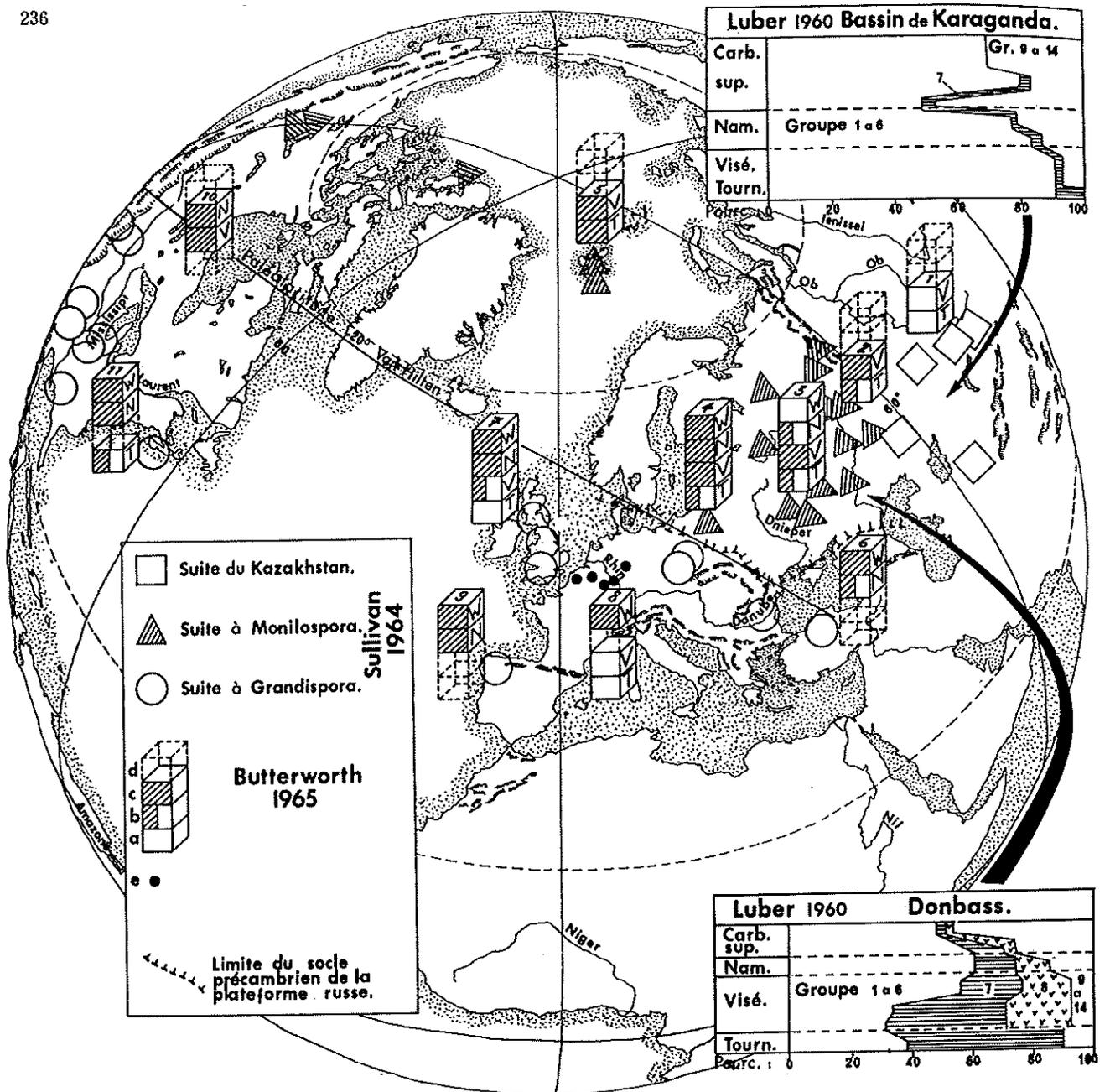


FIG. 12. — Carte de distribution des assemblages carbonifères dans l'hémisphère nord.

Trois séries de données sont reprises sur cette carte :

- 1) LUBER, 1960 : morphogroupes de spores dans les bassins du Don et de Karaganda :
 - 7 : spores à épaisissements de l'exine et à cingulum.
 - 8 : spores à contours triangulaires, avec excroissances particulières.
 - 1 à 6 et 9 à 14 : divers autres morphogroupes.
- 2) SULLIVAN, 1965 : 3 suites microfloristiques mississippiennes d'après la figure 2 de l'auteur : la suite à *Grandispora* représenterait une végétation équatoriale, la suite à *Monilospora* une végétation tropicale et subtropicale et la suite du Kazakhstan, une végétation plus tempérée. Voir le tracé partiel d'une paléolatitudes carbonifère, d'après VAN HILTEN (1962).

- 3) BUTTERWORTH, 1965. Sur chaque colonne numérotée de 1 à 11 et groupant les données en différentes régions :
 - T : Tournaisien ; V : Viséen ; N : Namurien ; W : Westphalien ;
 - a : pas de densospores ;
 - b : densospores moins abondantes que dans c ;
 - c : densospores abondantes ;
 - d : pas d'informations ;
 - e : travaux plus récents sur le Dinantien, notamment sur le Viséen (DOUBINGER et RAUSCHER, 1966) justifiant la partie inférieure de la colonne 8.
 Dans ces trois séries de données, celles mises en évidence par des hachures se recoupent partiellement.

Owing to their high rate of compressibility they represent a true evolutive condensate, provided representative mean samples, collected laterally and vertically from the whole thickness of the seam, are taken in consideration. Subsident geosynclinal coalfields are particularly suitable for fundamental and applied palynological investigations, since they comprise scores of seams distributed over several thousands meters of sediments formed more or less under the same conditions and having consequently a practically constant facies (within the seam). It was thus possible to investigate true biozones as a whole and to determine the real points of origin of the sporologic morphospecies. The use of epibole bases makes it possible to establish correlations within coalfields (quasi-isochronous levels) with great accuracy. For interregional correlations, certain comprehensive group were selected to serve as guides, in particular verrucate monoletes, and a biostratigraphic definition was proposed for the Westphalian-Stephanian limit in the continental series (para-biostratotype).

The inventory of marine and continental reference profiles of the Devonian and the Dinantian of Europe reveals the continuity of the series of available spore associations and their complementary character. Reflecting the progressive development of the tracheophytes in the Devonian, spores provide palaeobotanists with a diversified and very abundant material. Their successive levels of evolution form stratigraphical horizons of interregional value. Emphasis is laid on the control of the stratigraphical distribution of spores by the sedimentary facies and by the productive medium, in which local elements play an important role as early as the Devonian. From at least the Upper Tournaisian, distinct floristic provinces exist. It is desirable that all these factors should be integrated in the graphical representation of the stratigraphical distribution of assemblages (fig. 12).

BIBLIOGRAPHIE

I. — CARBONIFÈRE

- ALPERN B. et LIABEUF J.J. (1967). — Considérations palynologiques sur le Westphalien et le Stéphaniens. Propositions pour un stratotype. C.R. Ac. Sci. Fr., 265, sér. D, n° 12, p. 840-43.
- ALPERN B., LIABEUF J.J. et LACHKAR G. (1967). — Le bassin houiller lorrain peut-il fournir un stratotype pour le Westphalien supérieur. 2^e Conf. Int. Palyn. Utrecht 1966. *Rev. Palaeobot. Palyn.*, 5, p. 75-91.
- ALPERN B., CHOFFE M., LACHKAR G. et LIABEUF J.J. (1969). — Synthèse des zonations palynologiques des bassins houillers de Lorraine et de Sarre. *Rev. Micropaléontol.*, Fr., 11, n° 4, p. 217-221.
- BHARADWAJ D.C. (1969). — Lower Gondwana formations. 6^e Congr. Internat. Geol. Carbon., Sheffield, 1967, 1, p. 255-279.
- LIABEUF J.J., DOUBINGER J. et ALPERN B. (1967). — Caractères palynologiques des charbons du Stéphaniens de quelques gisements français. *Rev. Micropaléontol.*, Fr., 10, n° 1, p. 3-14.
- NEVES R. (1969). — A review of some recent advances in the palynology of the Carboniferous. 6^e Congr. Internat. Geol. Carbon. Sheffield, 1967, I, 337-349.
- POTONIÉ R. et KREMP G. (1954). — Die Gattungen der paläozoischen Sporae dispersae und ihre Stratigraphie. *Geol. Jb.*, 69, p. 111-194.
- POTONIÉ R. et KREMP G. (1955-1956). — Die Sporae dispersae des Ruhr Karbons. *Palaeontographica*, *Allem.*, 1955, Teil I, B 98 1-136; 1956, Teil II, B 99 85-191; 1956, Teil III, B100 65-121.
- SMITH A.H.V. et BUTTERWORTH M.A. (1967). — Miospores of the coal seams of the Carboniferous of Great Britain *Spec. Pap. Palaeont.*, I, 324 p.
- STACH E. (1954). — Crassidurain - a means of seam correlation in the Carboniferous Coal Measures of the Ruhr. *Fuel*, G.B., 1955, 34, pp. 95-118.
- SULLIVAN H.J. (1965). — Palynological evidence concerning the regional differentiation of Upper Mississippian Floras. *Pollen Spores*, 7, p. 539-63.
- ZERNDT J. (1934-1937). — Les mégaspores du bassin houiller polonais. *Bull. Acad. polon. Sci. Let.* Cracovie, I, 1934, p. 1-56; II, 1937, p. 1-78.

II. — DÉVONIEN

- ALLEN J.R.L. et FRIEND P.F. (1968). — Deposition of the Catskill facies appalachian region: with notes on some other Old Red Sandstone Basins. *Geol. Soc. Amer. spec. paper*, 106, pp. 21-74.
- ALLEN K.C. (1965). — Lower and Middle Devonian spores of North and Central Westspitsbergen. *Palaeontology*, G.B., 8, Part 4, pp. 687-748.
- ALLEN K.C. (1967). — Spore assemblages and their stratigraphical application in the Lower and Middle Devonian of North and Central Westspitsbergen. *Palaeontology*, G.B., 10, 2, pp. 280-297.
- BOUCKAERT J., STREEL M. et THOREZ J. (1968). — Schéma biostratigraphique et coupes de référence du Famennien belge. *Ann. Soc. Géol. Belg.*, 91, Bull. III, pp. 317-336.
- BUTTERWORTH M.A. (1965). — The distribution of Densospores. *The Palaeobotanist*, India, 15, n° 1-2, pp. 16-28.
- CHALONER W.G. (1967). — Spores and land-plant evolution. *Rev. Palaeobotan.*, 1, pp. 83-93.
- CHALONER W.G. et PETTITT J.M. (1964). — A seed megaspore from the Devonian of Canada. *Palaeontology*, G.B., 7, 1; pp. 29-36.

- COMBAZ A. (1967). — Un microbios du Trémadocien dans un sondage d'Hassi-Messaoud. *Actes soc. Linn. Bordeaux*, 104, série B, n° 29, pp. 1-26, pl. I-IV.
- KEDO G.I. (1963). — Les spores de la zone tournaisienne de la dépression du Pripet et leur signification stratigraphique. *Paléontol. Stratigr. Biélorussie*, pp. 3-121, pl. I-XI.
- KEDO G.I. (1967). — Les spores du Carbonifère inférieur de la dépression du Pripyat. *Paléontol. Stratigr. Biélorussie* (B.S.S.R.), recueil V, Minsk, pp. 1-142, pl. I-XII.
- LECOMPTE M. (1958). — Les récifs paléozoïques en Belgique. *Geol. Rdsch., Dtsch.*, 47, H. 1, pp. 384-401.
- LUBER A.A. (1960). — Mise en parallèle des complexes sporo-polliniques des formations houillères paléozoïques du Kazakhstan avec les complexes de spores et de pollens des bassins de Donetz et de Kouznetsk. *Trudy Sovensch. Univ. Stratigr. Skhem. Dopalez. Paleoz. Vost. Kazaksht. Alma-Ata, Izd. A.N. Kaz. S.S.R.*, 2, pp. 161-171.
- NAUMOVA S.N. (1953). — Complexes sporo-polliniques du Dévonien supérieur de la plate-forme russe et leur valeur stratigraphique. *Trans. Acad. Sci. Géol.*, 143, sér. géol., n° 60, 154 p.
- PAPROTH E. et STREEL M. (1971). — Corrélations biostratigraphiques près de la limite Dévonien/Carbonifère entre les faciès littoraux ardennais et les faciès bathyaux rhénans. In : colloque sur la stratigraphie du Carbonifère, *Congr. Coll. Univ. Liège*, 55, pp. 365-398.
- PLAYFORD G. (1962). — Lower Carboniferous microfloras of Spitsbergen. Part One. *Palaeontology, G.B.*, 5, 3, 550-618.
- PLAYFORD G. (1963). — Lower Carboniferous microfloras of Spitsbergen. Part two. *Palaeontology G.B.*, 5, 4, 620-678.
- RICHARDSON J.B. (1962). — Spores with bifurcate processes from the Middle Old Red Sandstone of Scotland. *Palaeontology, G.B.*, 5, pp. 171-194.
- RICHARDSON J.B. (1965). — Middle Old Red Sandstone spore assemblages from the Orcadian basin, North-East Scotland. *Palaeontology, G.B.*, 7, 4, pp. 559-605.
- RICHARDSON J.B. (1967). — Some British Lower Devonian spore assemblages and their stratigraphic significance. *Rev. Palaeobotan. Palynol.*, 1, pp. 111-129, 4 pl.
- STOCKMANS F. et STREEL M. (1969). — Une mégaspore de grande taille au sommet du Givétien à Sart Dame Aveline. *Ann. Soc. Géol. Belg.*, 92, pp. 37-40.
- STREEL M. (1964). — Une association de spores du Givétien inférieur de la Vesdre à Goé (Belgique). *Ann. Soc. Géol. Belg.*, 87, Bull. n° 7, pp. 1-29.
- STREEL M. (1966). — Critères palynologiques pour une stratigraphie détaillée du Tn1a dans les bassins ardennorhénans. *Ann. Soc. Géol. Belg.*, 89, Bull. n° 1-4, pp. 65-96.
- STREEL M. (1967). — Associations de spores du Dévonien inférieur belge et leur signification stratigraphique. *Ann. Soc. Géol. Belg.*, 90, 1-3, pp. B11-B53.
- STREEL M. (1969). — Corrélations palynologiques entre les sédiments de transition Dévonien/Dinantien dans les bassins ardennorhénans. *C.R. 6^e Congr. internat. strat. Géol. Carbonif.*, Sheffield, 1967, 1, pp. 3-18.
- STREEL M. (1971). — Distribution stratigraphique et géologique d'*Hymenozonotriletes lepidophytus* KEDO, d'*Hymenozonotriletes pusillites* KEDO et des assemblages tournaisiens. In : colloque sur la stratigraphie du Carbonifère, *Congr. coll. Univ. Liège*, 55, pp. 121-147.
- STREEL M. et SCHUMACKER R. (1972). — Relations entre palynofaciès et sédiments au sommet du Dévonien dans la vallée de l'Ourthe (Belgique). *Ann. Soc. Géol. Belg.* (sous presse).
- TAUGOURDEAU-LANTZ J. (1960). — Sur la microflore du Frasnien inférieur de Beaulieu (Boulonnais). *Rev. Micropaléontol. Fr.*, 3, 144-54.
- TAUGOURDEAU-LANTZ J. (1967 a). — Les spores du Frasnien du Bas Boulonnais (France). *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 1, pp. 131-139.
- TAUGOURDEAU-LANTZ J. (1967 b). — Spores nouvelles du Frasnien du Bas Boulonnais (France). *Rev. Micropaléontol. Fr.*, 10, 1, pp. 48-60.
- VAN STEENIS C.G.G.J. (1962). — The land-bridge theory in Botany. *Blumea, Pays-Bas*, XI, 2, pp. 235-372.
- WALLACE P. (1970). — The sedimentology and palaeoecology of the Devonian of the Fergues inlier, northern France. *Quart. J. geol. Soc. Lond.*