

# PRESENCIA DE *Fraxinus excelsior* LINNÉ (OLEACEAE, GENTIANALES) EN EL MIOCENO SUPERIOR DE LA DEPRESIÓN CERETANA. IMPLICACIONES TAFONÓMICAS Y PALEOECOLÓGICAS

Eduardo BARRÓN

Dpto. Paleontología,  
Facultad CC. Geológicas.  
U.C.M. Ciudad Universitaria. 28040 Madrid.

## ABSTRACT

The Upper Miocene outcrops of the Ceretana Basin (Lérida) have yielded remains of *Fraxinus excelsior*, both folioli and samari. This species is well represented in the Neogene of Europe and has survived until the Present. This paper presents a revision of *F. excelsior*, in the fossil state, as well as palaeoecological and taphonomic considerations.

**Keywords:** Palaeobotany, Palaeoecology, Taphonomy, Taxonomy, *Fraxinus excelsior*, Upper Miocene, Ceretana Basin, Lérida, Spain.

## RESUMEN

En los afloramientos del Mioceno Superior de la Depresión ceretana (Lérida) se han colectado restos de foliolos y de sámaras asignables a la especie *Fraxinus excelsior*. Esta especie se encontraba bien representada en el Neógeno europeo, como indica el registro fósil, habiendo sobrevivido hasta nuestros días. En este trabajo se realiza una revisión de *F. excelsior* en estado fósil, llegándose a conclusiones de tipo paleoecológico y tafonómico.

**Palabras clave:** Paleobotánica, Paleoecología, Tafonomía, Taxonomía, *Fraxinus excelsior*, Mioceno superior, Depresión Ceretana, Lérida, España.

## INTRODUCCIÓN

El género *Fraxinus* ha pasado desapercibido en gran medida en los estudios paleobotánicos, debido por un lado a que los ejemplares atribuibles a sus especies no aparecen representados en los yacimientos terciarios de una forma usual, y por otro a que su presencia no tiene valor estratigráfico significativo. Sin embargo, las especies de este género descritas en el Terciario procedentes de diferentes localidades del Hemisferio Norte, comportan toda una serie de valores desde un punto de vista taxonómico, paleoecológico y evolutivo de gran importancia paleobiológica.

En concreto, el estudio de *Fraxinus excelsior* tiene un marcado interés para el conocimiento de la filogenia del género *Fraxinus*, considerada dentro del contexto de la Familia Oleaceae, a la que pertenece. De igual modo, la misma presencia de esta especie tiene importantes connotaciones paleoecológicas de utilidad en la reconstrucción paleoambiental de la Cerdaña durante el Mioceno Superior.

## ANTECEDENTES

La Depresión Ceretana es una antigua cuenca lacustre que se formó a consecuencia de los deslizamientos dextrales de dirección NE-SW que provocó la falla de la Tet (Pirineos orientales) (Cabrera *et al.*, 1988) (Fig. 1).

Según Anadón *et al.* (1989), la unidad lacustre del Mioceno Superior se puede dividir en tres tramos (Fig. 2).

El tramo B se encuentra constituido por diatomitas y mudstones. Estos materiales afloran en barrancos producidos por erosión de tipo pluvial (yacimiento del Barranco de Salanca), torrentes (yacimiento del Torrente de Vilella) y cortes debidos a obras civiles (yacimientos de Coll de Saig y Beders) (Fig. 1); y en ellos se conservan los restos vegetales que se estudian en este trabajo.

El primero en señalar la existencia del género *Fraxinus* en la Cerdaña fue Rerolle (1884), quien describió una serie de sámaras y un conjunto de restos foliares. No obstante, la morfología que presentan estos últimos hace que su atribución a *Fraxinus* sea dudosa.

Más adelante, Villalta y Crusafont (1945), aunque apuntaron la presencia de restos foliares del mismo tipo que los que describió Rerolle, citaron y figuraron ejemplares de la especie *Fraxinus praedicta* Heer, por comparación de un solo ejemplar con el material portugués estudiado por Heer (1891).

Menéndez Amor (1955), atribuyó las sámaras hasta entonces encontradas a *Fraxinus praedicta*, dio una somera descripción de *Fraxinus gracilis* Saporta, y relacionó los restos foliares que Rerolle (1884) describió, creemos que erróneamente, con *Fraxinus scheuchzeri* (Alex Braun) Heer.

Finalmente, Álvarez Ramis y Golpe-Possé (1981) volvieron a citar a *F. praedicta* y *F. gracilis*, mencionaron la existencia de un fresno sin identificar, y no reconocieron la existencia de *F. scheuchzeri* en el Mioceno de la Cerdaña.

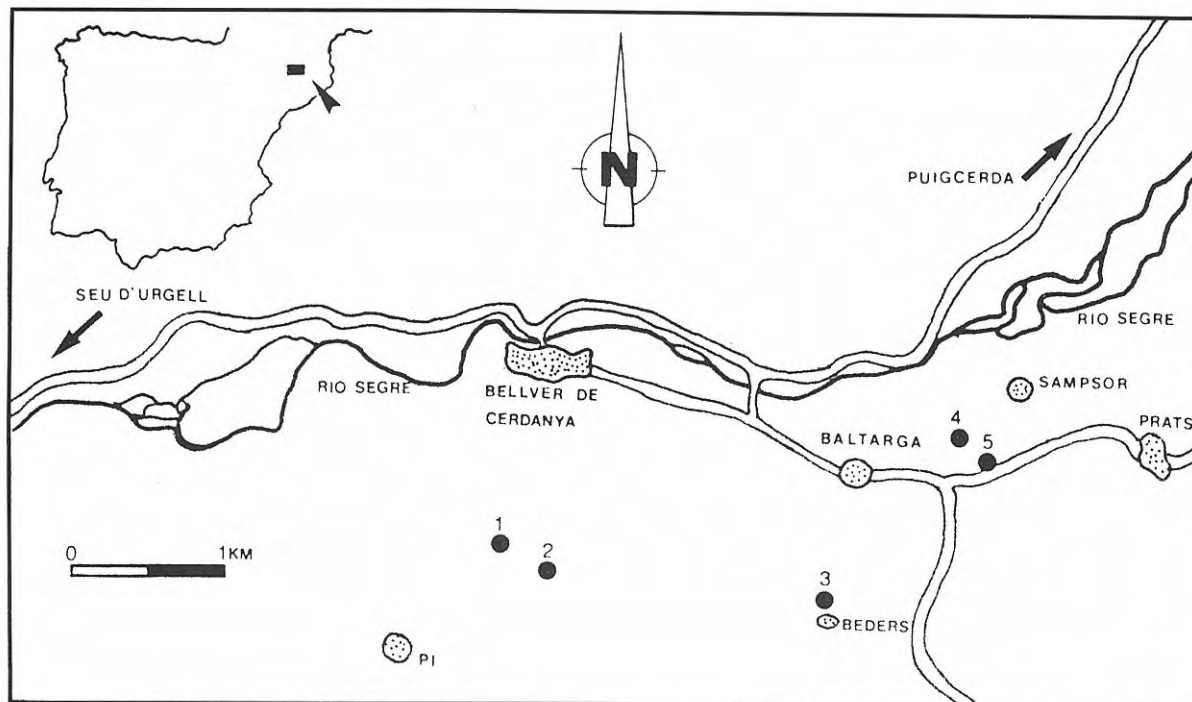


Figura 1. Situación geográfica de la Cerdaña. 1. Yacimiento del Barranco de Salanca. 2. Yacimiento del Torrente de Vilella. 3. Yacimiento de Beders. 4. Yacimiento de Can Pilbre. 5. Yacimiento de Coll de Saig.

## MATERIAL Y MÉTODOS

En el presente trabajo se describen y analizan un conjunto de restos fósiles atribuibles a *F. excelsior*, colectados en los yacimientos de la citada cuenca (Fig. 1). Consisten en restos foliares y sámaras que aparecen siempre en forma de impresiones y compresiones en las que la materia carbonosa que ha quedado, tras su análisis, no da información sobre características cuticulares ni de la epidermis; e integran las colecciones de J. Menéndez Amor y de J. F. Villalta (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, y Museo de Geología de Barcelona), de colecciones particulares; así como a ejemplares por nosotros colectados en diferentes campañas de campo.

Los restos foliares se han analizado siguiendo las normas propuestas por Hickey (1973), en las cuales se hace hincapié en la forma, margen y nerviación de las hojas.

El análisis de las sámaras fósiles ceretanas, atribuibles al género *Fraxinus*, se realizó en el pasado (Rerolle, 1884; Menéndez Amor, 1955), de una forma menos exhaustiva que el de los foliolos. Sin embargo el estudio de la morfología de los foliolos, dada su variabilidad de aspecto, puede llevar a confundir a este género con otros, mientras que el estudio de las sámaras confirmará concluyentemente la existencia de *Fraxinus* y, por su morfología, tamaño de la semilla, cicatriz media y venación, la especie de fresno de que se trate.

Tanto a las sámaras como a los foliolos (por problemas de polimorfismo de estos últimos), los hemos comparado con ejemplares actuales, para lo cual hemos tomado como referencia los pliegos que se guardan en el Herbario del Departamento de Botánica de la Facultad de Farmacia de la Universidad Complutense de

Madrid, así como con otros restos fósiles del género que nos ocupa que se encuentran en los museos y colecciones ya mencionados.

También se ha realizado una revisión bibliográfica que ha puesto de manifiesto la existencia de *F. excelsior* en otros yacimientos neógenos del Hemisferio Norte, y el incorrecto tratamiento taxonómico al que han sido sometidos los ejemplares fósiles atribuibles a esta especie.

## ESTUDIO PALEBOTÁNICO

Actualmente el género *Fraxinus* comprende unas 60 especies vivientes de fanerófitos con hojas deciduas, compuestas, imparipinnadas, a veces tripinnadas y raramente reducidas a una sola; flores, hermafroditas o unisexuales, que se encuentran en panículas axilares o terminales; y fruto en aquenio, alado distalmente (Cronquist, 1981).

Su área de distribución está restringida al Hemisferio Norte, desde la costa pacífica de América hasta Asia oriental (Zittel, 1891); la mitad son americanas, cuatro son indígenas de Europa y el resto asiáticas. Durante el Mioceno existieron en este último continente al menos 15 especies, las cuales tenían analogías con las que ahora habitan Norteamérica, Asia Menor y Europa.

Atendiendo a los restos fósiles macroscópicos (hojas, semillas, leños, flores), los primeros vestigios de este género provienen del Eoceno Superior de Aix-en-Provence (Francia) donde se colectó una sámara (Saporta, 1888) de exiguo tamaño y un fragmento de foliolo que hizo relacionar estos restos con *Fraxinus ornus* Linné, especie que vive actualmente en la Región Mediterránea.

Tanto los datos polínicos como los referentes a macrorrestos indican que los fresnos ya estaban bien

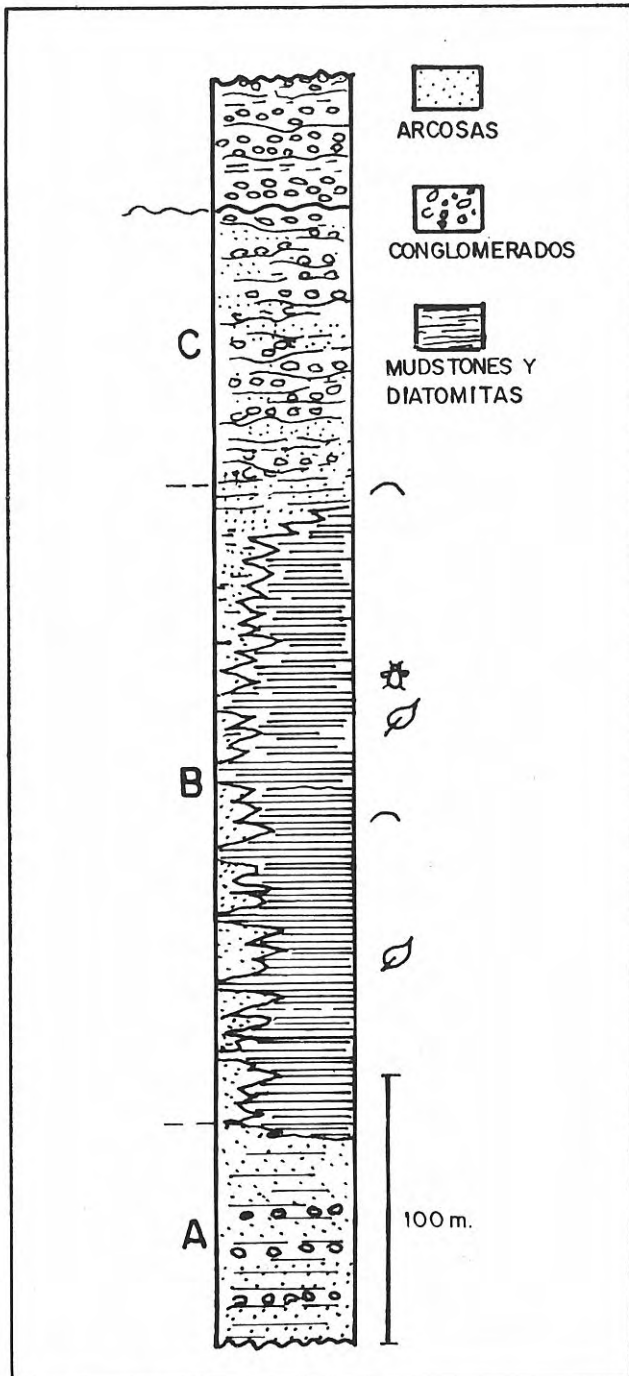


Figura 2. Columna estratigráfica sintética del Neógeno Superior de la Cuenca de la Cerdaña, según Anadón et al. (1989).

representados durante el Mioceno (Zittel, 1981; Muller, 1981).

Saporta (1888) estableció dos teorías sobre los posibles períodos y ambientes de origen del género *Fraxinus*:

— Bien que viviera durante el Paleógeno en una zona montañosa, circunstancia que explicaría su escasez en el registro fósil de esta época.

— Bien que su origen fuera ártico.

Apoyando la primera idea, Meyen (1987) opinó que este género se pudo originar en la región de Turmania, zona del SE de Eurasia; y que desde allí colonizó las regiones que hoy habita.

La segunda es defendida por Takhtajan (1969), quien situó el lugar de origen de los *Fraxinus* en la zona Boreal terciaria, que abarcaba el norte de Eurasia y Norteamérica. Asimismo, opinó que los fresnos emigraron a las áreas que hoy ocupan durante el Oligoceno y el Mioceno.

## SISTEMÁTICA

(Según Heywood, 1985)

Orden GENTIANALES de Jussieu, 1789

Familia *Oleaceae* Hoffmannseg & Link, 1813-1820

Género *Fraxinus* Linné, 1753

*Fraxinus excelsior* Linné, 1753

Figs. 3-5; Lám. I, Figs. 1-9

- 1855 *Fraxinus excelsifolia* Wessel und Weber, 150, Taf. XXVII.  
 1873 *Fraxinus gracilis* Saporta, 226.  
 1884 *Fraxinus* sp., Rerolle, 291, pl. X, Fig. 9.  
 1908 *Fraxinus excelsior* Linné var. *pliocenica* Laurent, 62-63, pl. VIII, Fig. 9.  
 1923 *Fraxinus excelsior* Linné *fossilis* Laurent et Marty, 46-47, pl. XIII, Figs. 3-4.  
 1945 *Fraxinus praedicta* Heer; Villalta y Crusafont, 351-352, Lám. V.  
 1952 *Fraxinus* sp., Grangeon, 48-49, pl. IV, Figs. 4-5.  
 1955 *Dicotiledonea* sp., Menéndez Amor, 182, Lám. LI, Fig. 4.

**Material estudiado:** Se han estudiado 13 ejemplares correspondientes a sámaras y a foliolos procedentes de los yacimientos de Coll de Saig, Torrente de Vilella, Barranco de Salanca, Beders y Can Pilbre.

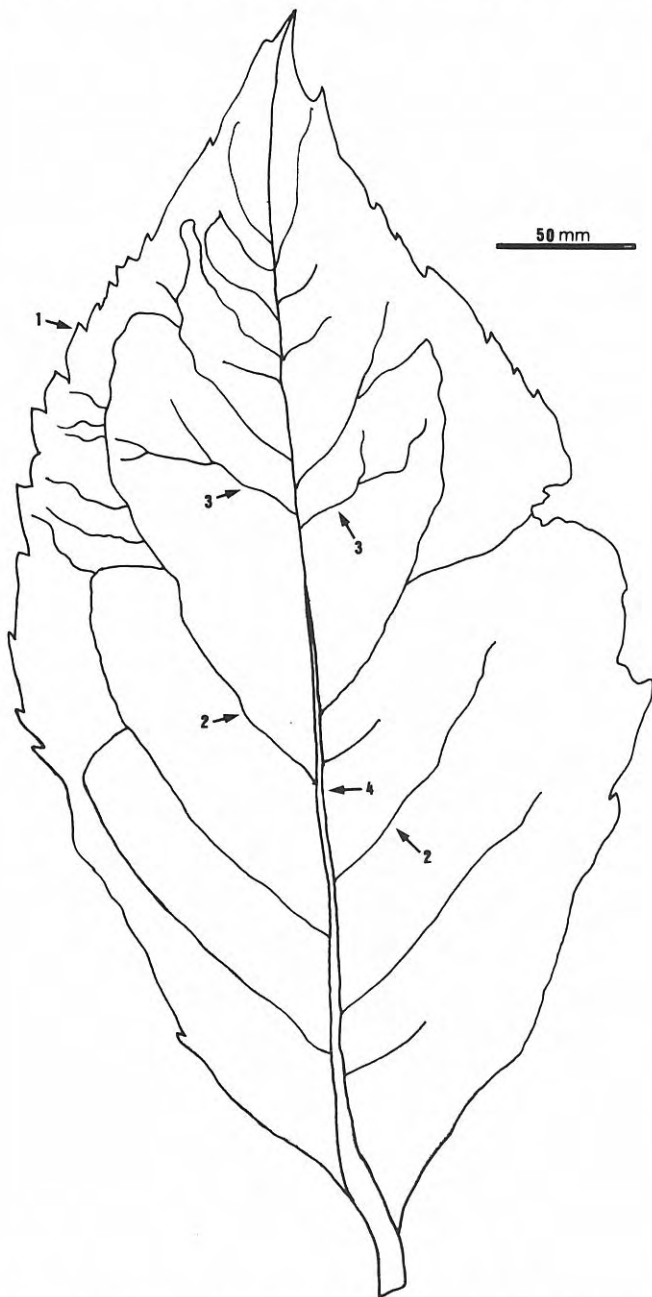
La descripción se ha realizado teniendo en cuenta únicamente la morfología de hoja y frutos, ya que no se han hallado hasta el momento inflorescencias, flores o maderas atribuibles a esta especie en los yacimientos ceretanos. Tampoco este trabajo ha podido contar con estudios cuticulares, ya que el material que hemos tenido a nuestra disposición no presentaba las características necesarias para aplicarle las técnicas correspondientes.

**Descripción:** *F. excelsior* es una fanorófito con hojas deciduas, compuestas, imparipinnadas de 20 a 35 cm de largo, provisto de 7 a 13, a veces 15, foliolos (raramente reducido a uno terminal). Éstos tienen una longitud de 5-12 cm con forma que varía de elíptica (Lám. I, Figs. 4 y 7) a lanceolada (Lám. I, Fig. 1); acuminados hacia el ápice y por lo general con base cuneiforme (Lám. I, Fig. 7); margen aserrado irregularmente (Lám. I, Fig. 5), presentando en algunas ocasiones un número mayor de dientes que de nervios secundarios (Fig. 3); nerviación pinnada semicraspedódroma (Fig. 4; Lám. I, Fig. 8) con nervios terciarios percurrentes (Fig. 4; Lám. I, Fig. 1); presencia de nervios intersecundarios (Fig. 3).

Los aquenios alados de esta especie (Fig. 5) tienen de 2,5 a 5 cm de longitud, una forma obovada con el ala truncada o escotada en su ápice (en los yacimientos ceretanos solamente se han extraído sámaras con el ápice truncado); semillas que ocupan alrededor de un tercio de la longitud de la sámara (Lám. I, Figs. 6 y 9) recorridas longitudinalmente por venas (Lám. I, Fig. 3);

cicatriz por donde el achenio se abriría en el momento de la germinación, y que recorre longitudinalmente a todo el fruto (Lám. I, Fig. 2); superficie ornada por venas (que se desarrollan muy juntas sobre la cicatriz) con ramificaciones dicótomas (Lám. I, Fig. 2).

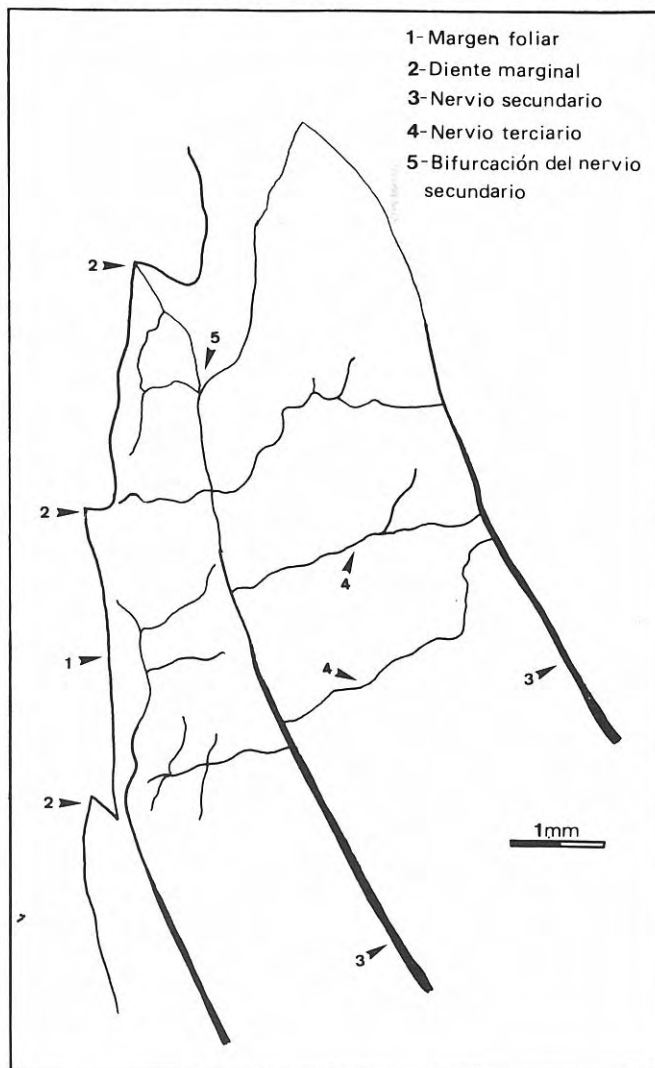
**Discusión:** Los ejemplares foliares procedentes de los lignitos pardos de la Baja Renania descritos por



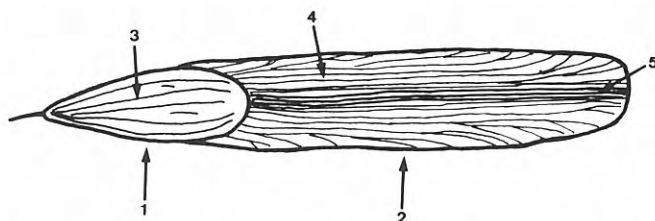
**Figura 3.** Ejemplar MNCNV924. 1. Margen foliar irregularmente aserrado. 2. Nervio secundario. 3. Nervio intersecundario. 4. Nervio medio.

Wessel und Weber (1855), como *Fraxinus excelsifolia* presentan todas las características morfológicas enunciadas, por lo que, de momento, a falta de datos anatómicos debe considerarse sinónima de *F. excelsior*.

Saporta (1873) citó en la flora pliocena de Ceysac



**Figura 4.** Detalle superior izquierdo del ejemplar MNCNV467.

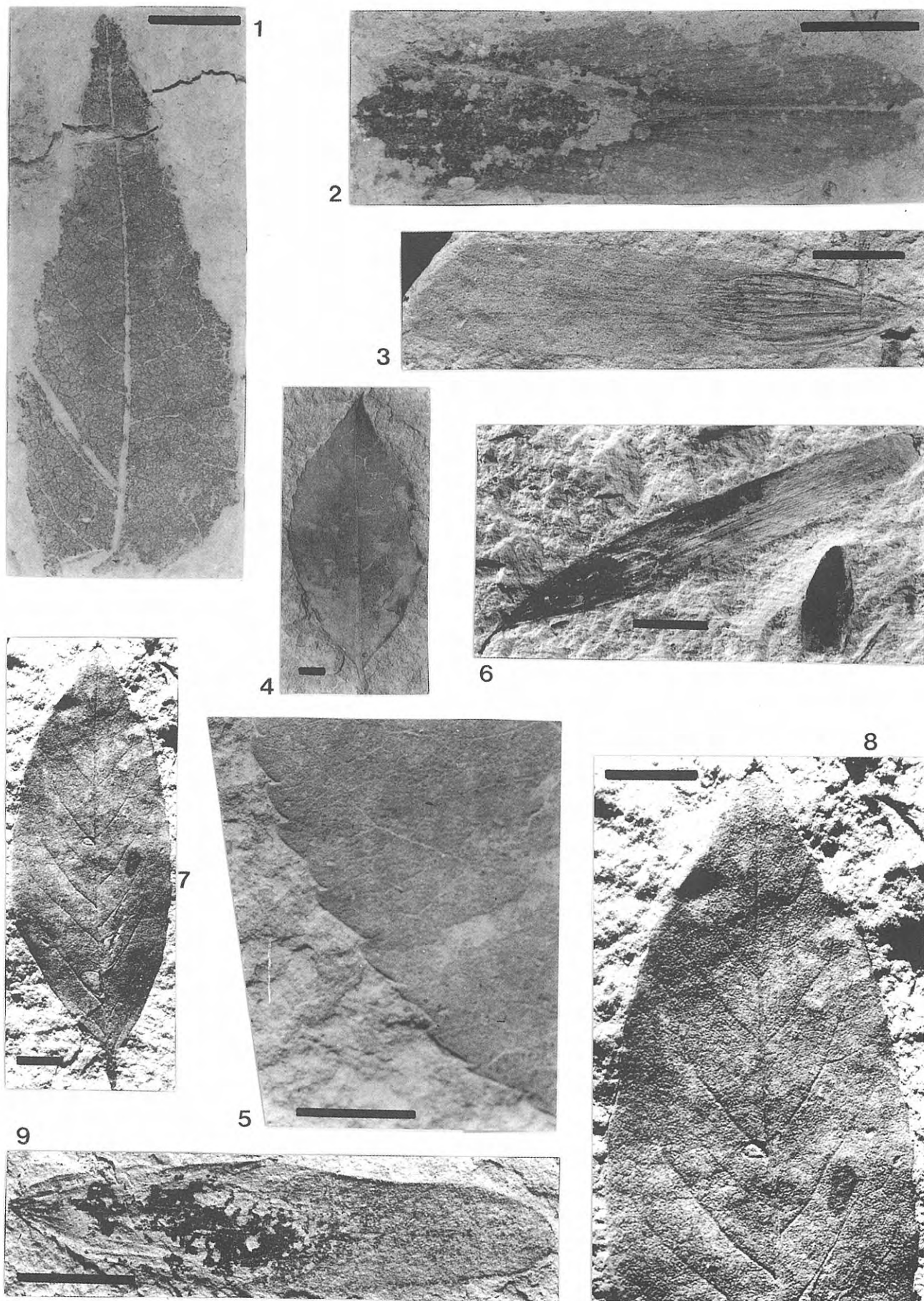


**Figura 5.** Dibujo esquemático de una sámara. 1. Semilla. 2. Ala. 3. Nerviación de la semilla. 4. Nerviación del ala. 5. Cicatriz.

**Lámina I.** *Fraxinus excelsior* Linné. Foliolos y sámaras.

- 1 Ejemplar MNCNV687.
- 2 Ejemplar MNCNV3121. Torrente de Vilella.
- 3 Ejemplar MNCNV3293b. Coll de Saig.
- 4 Ejemplar MNCNV312.
- 5 Ejemplar MNCNV312. Detalle de la zona marginal izquierda.

- 6 Ejemplar núm. 032 de la colección Lladó. Torrente de Vilella.
  - 7 Ejemplar MGBV9493. Can Pilbre.
  - 8 Ejemplar MGBV9493. Detalle de la zona apical.
  - 9 Ejemplar MNCNV3294. Torrente de Vilella.
- Escala gráfica = 5 mm.



(Alto Loira) a *Fraxinus gracilis*, especie que consideró idéntica a *F. excelsior*. Más tarde, el mismo autor (1879) figura una sámara y un par de folíolos unidos a un raquis que atribuye a la primera especie. Estos últimos son lanceolados, aserrados regularmente y parecen presentar la nerviación típica de la especie: se les puede relacionar con el ejemplar **MNCNV687** (Lám. I, Fig. 1).

Aunque figurado y citado, *F. gracilis* nunca fue descrito. En 1955 Menéndez Amor realizó la siguiente diagnosis basándose en las figuras del autor anteriormente mencionado:

“Folíolas elípticas, denticuladas estrechadas en la base y sentadas.”

No obstante, figuró un ejemplar (Lám. XXXVI, Fig. 1) que debe ser atribuido al género *Myrica*, y asignó a *F. gracilis* varios ejemplares de leguminosas y de queríceas que no resisten la comparación con folíolos de la especie que nos ocupa.

Las sámaras figuradas por Saporta (1879, 1888) y atribuidas a *Fraxinus gracilis* son idénticas a las figuradas por Rerolle (1884), a las recogidas en el Mioceno Superior de Sinigaglia (Italia) (Rerolle, 1884), y a las colectadas por nosotros. Éstas, así como las estudiadas pertenecientes a las colecciones ya citadas y las figuradas en los trabajos a los que ya hemos hecho referencia, no presentan diferencias apreciables con las que presenta *F. excelsior*.

Pensamos pues, que *F. gracilis* no tiene valor taxonómico, siendo una especie sinónima de *F. excelsior*, ya que las sámaras y los folíolos figurados por Saporta (1879, 1888) presentan las características ya enunciadas para la especie.

En 1908, Laurent dio a conocer a *F. excelsior* en la flora plaisanciense (Plioceno) de Niac (Cantal), describiendo la variedad *pliocenica* en función de la variabilidad morfológica de los folíolos que encuentra. Este autor no tuvo en cuenta el polimorfismo foliar que presenta *F. excelsior* por lo que la variedad *pliocenica* no parece tener valor taxonómico.

Villalta y Crusafont (1945, pp. 351-352, Lám. V) describieron y figuraron un folíolo (**MGBV9493**, Lám. I, Figs. 7-8) recogido en Coll de Saig con un peciólulo recto de 5 mm, un limbo elíptico con una longitud de 43 mm, una anchura de 17 mm y una distancia de la zona de máxima anchura a la base de 20 mm. Presenta el ápice y la base agudos, un margen debidamente aserrado de tipo recto-recto y una nerviación pinnada semicraspedódroma con nervios terciarios percurrentes.

Este ejemplar fue determinado como *F. praedicta* tras su comparación con el material recogido en el Burdigaliense de Quinta do Bacalhau (Lisboa) (Heer, 1881). Sin embargo pensamos que no se trata de un folíolo de *F. praedicta*, sino de la especie que nos ocupa, por presentar las siguientes características:

- a) Limbo con mayor superficie.
- b) Dientes del margen no alternados con lobulaciones.
- c) Nerviación regular, a diferencia del material portugués que presenta nervios secundarios con distintos ángulos de divergencia.

Seguramente este ejemplar se determinó erróneamente a causa de la reducción del tamaño de los dientes de su margen, poniendo de manifiesto una vez más el polimorfismo foliar que posee la especie *F. excelsior*.

Por lo tanto no se puede considerar como cierta la presencia de *F. praedicta* en la flora miocena ceretana.

Menéndez Amor (1955, p. 182, Lám. LI, Fig. 4) describió y figuró como dicotiledonea a los ejemplares aquí refigurados **MNCNV312** y **MNCNV924** (Fig. 3; Lám. I, Figs. 4-5), expresando la falta de afinidad de éstos con el material figurado en la bibliografía que había consultado. Tras su comparación con material de herbario creemos que pertenecen a un folíolo terminal de *F. excelsior*, a causa de su forma y por presentar un corto peciólulo que podría ser la parte final del raquis de una hoja compuesta.

La especie *F. excelsior* fue descrita por primera vez en estado fósil en el Plioceno (Laurent, 1908; Laurent et Marty, 1923). Grangeon (1952) la citó con duda por primera vez para el Mioceno Superior de Aubepin (Alto Loira), ya que consideró que los ejemplares por él colectados, al no presentar la nerviación terciaria percurrente, no deben ser incluidos en la especie que nos ocupa. Nosotros pensamos que esta característica no es lo suficiente sólida para no atribuir estos restos a *F. excelsior*, ya que muchos de los folíolos de esta especie (en particular los más pequeños), presentan en gran parte una nerviación reticulada ortogonalmente, como la que aparece en los folíolos recogidos por Grangeon.

Si tenemos en cuenta los datos aportados tanto por los folíolos como por las sámaras encontradas en la Depresión Ceretana, debemos concluir que sin duda la especie que nos ocupa estuvo presente en la Cerdeña durante el Mioceno Superior, por lo que se confirman las sospechas de Grangeon (1952) sobre la presencia de *F. excelsior* durante este período.

Considerando este dato, esta especie se debió originar en Eurasia durante el Mioceno; podría ser incluso una especie cuyos antepasados tuvieran un origen ártico, ya que folíolos muy parecidos, idénticos según Schimper (1874) a los de ella, fueron descritos en la flora miocena inferior/media del Ártico por Heer (1868) como *Fraxinus denticulata*.

Nosotros no nos definiremos sobre el tema de la presencia de *F. excelsior* en el Ártico durante el Mioceno, puesto que existen especies norteamericanas de fresnos que presentan morfologías en sus folíolos análogas a las de *F. denticulata*.

## ASPECTOS TAFONÓMICOS Y PALEOECOLÓGICOS

Durante el Mioceno Superior la Cerdeña estuvo ocupada por un lago (Cabrera *et al.*, 1988) adonde fueron a parar los restos vegetales de la flora circundante.

Frecuentemente a las especies del género *Fraxinus* se les cita como plantas ripícolas, ya que para su desarrollo necesitan un porcentaje elevado de humedad, encontrándose por lo general cerca de los cursos de agua en un segundo plano por detrás de plantas más hidrófilas como los sauces (*Salix*) y los alisos (*Alnus*). No obstante, si la disponibilidad hídrica así lo permite, abandonan los márgenes de los ríos y arroyos y se asocian a otras especies formando bosques mixtos. Esto ocurre en las zonas lluviosas de clima atlántico (Ferrera y Arozena, 1987) y pudiera ser que también tuviera

lugar en la Cerdaña durante el Mioceno Superior, ya que *Fraxinus excelsior* es una planta escasamente representada en la flora fósil ceretana, cuyos restos se encontrarían abundantemente si hubiese poblado el margen de los cursos de agua, como debió acaecer a otros géneros como *Alnus* y *Zelkova*.

Los fresnos actuales presentan una abscisión foliar que se produce escalonadamente, cayendo en primer lugar todos los foliolos menos el apical, que acompaña a uno de los fragmentos en que luego se dividirá el raquis (Molina & Bostrack, 1972; Ferguson, 1985).

A su vez, los foliolos están muy poco lignificados y, después de su abscisión en contacto con la humedad, se debilitan rápidamente adhiriéndose al suelo, formando una especie de "alfombra" que impide su dispersión por el viento. Este efecto hace que los foliolos sean atacados por organismos detritívoros por lo que su posibilidad de dispersión es muy pequeña (Ferguson, 1985).

Si este comportamiento se extrapola al de hojas de otros taxones más abundantemente representadas en los yacimientos terciarios, se concluye que las hojas de *F. excelsior* tienen menor probabilidad de fosilización que las de otras especies con hojas simples más lignificadas.

El escaso número de sámaras se podría atribuir a una o varias de las siguientes causas:

1. Su diseminación por el viento, cosa que parece la menos probable dado que se han colectado numerosas semillas aladas de pináceas y aceráceas.

2. A una baja capacidad de fosilización, como en el caso de los foliolos.

3. Al nicho ecológico ocupado por *F. excelsior*, que podría haber poblado de forma puntual los hayedos y robledales que se desarrollaron en las laderas de las montañas que circundaban la Cerdaña; siendo, por lo tanto, desde un punto de vista paleofitosociológico, una especie acompañante.

Actualmente, este fresno no aparece en las zonas montañosas que rodean la Depresión Ceretana, pero lo podemos encontrar en los valles donde es un elemento importante de los bosques galería de los numerosos arroyos que aparecen en la región. Lo que nos indica, si la tercera causa anteriormente mencionada fuera cierta, un cambio de nicho ecológico debido, seguramente, a un posible recrudescimiento del clima.

## CONCLUSIONES

En este trabajo se han analizado un conjunto de restos foliares y sámaras, procedentes de los yacimientos del Mioceno Superior de la Cerdaña (Lérida), atribuibles a la especie *Fraxinus excelsior*, dándose por primera vez descripciones completas de sus aquenios alados.

Ésta se cita por primera vez tanto para el Mioceno Superior de la Cerdaña, como para el conjunto del Terciario español.

Tras el análisis taxonómico, la especie *F. excelsior*, debe considerarse sinónima de: *Fraxinus excelsifolia* Weber, *Fraxinus gracilis* Saporta y *F. excelsior* Linné

var. *pliocenica* Laurent. No se debe tener en cuenta la cita de *F. praedicta* Heer en el Mioceno de la Cerdaña.

La presencia de la especie *F. excelsior* en el Mioceno Superior de la Cerdaña viene corroborada por el hallazgo tanto de foliolos como de sámaras. Desgraciadamente, como ya hemos puesto de manifiesto, no se han podido realizar estudios cuticulares en los ejemplares analizados.

En los yacimientos ceretanos se han hallado pocos ejemplares atribuibles a foliolos, seguramente a causa de su mala capacidad de dispersión. También se han hallado sámaras en bajo número comparado con la cantidad de semillas aladas correspondientes a otros géneros. Esto parece indicar que, posiblemente, *F. excelsior* habitó laderas de montaña por encima de los 600 m de altura salpicando bosques de hayas y robles.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero hacer patente mi más sincero agradecimiento a la Dra. M.<sup>a</sup> del Carmen Diéguez Jiménez. Este agradecimiento también debe hacerse extensivo a Jaume Gallemí y Julio Gómez-Alba, conservadores de Paleontología del Museo de Geología de Barcelona; a la Dra. M.<sup>a</sup> Dolores Gil Cid, a los integrantes del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid y muy especialmente a D. Josep Lladó Fuster, que me permitió estudiar su magnífica colección de fósiles.

## BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez Ramis, C. y Golpe-Posee, J. M. 1981. Sobre la paleobiología de la cuenca de Cerdanya (depressiones pirenaicas). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Geológica*, 79, 31-44.
- Anadón, P., Cabrera, L., Julià, R., Roca, E. & Rosel, L. 1989. Lacustrine oil-shale basins in the Tertiary grabens from N. E. Spain (Western European Rift System). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 70, 7-28.
- Cabrera, L., Roca, E. and Santanach, P. 1988. Basin formation at the end of a strike-slip fault: the Cerdanya Basin (Eastern Pyrenees). *Journal of the Geological Society of London*, 145, 261-268.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press. New York, 1262 pp.
- Ferguson, D. K. 1985. The origin of leaf-assemblages - New light on an old problem. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 46, 117-188.
- Ferrera, C. y Arozena, M.<sup>a</sup> E. 1987. *Guía física de España: los bosques*. Alianza Editorial. Madrid, 394 pp.
- Grangeon, P. 1952. Étude du gisement de plantes tertiaires de l'Aubepin (Hte. Loire). *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne*, 18, 30-58.
- Heer, O. 1868. *Flora fossilis arctica, die fossile flora der Polarländer*. Verlag von Friedrich Schulthess. Zürich, 192 pp.
- Heer, O. 1881. *Contributions à la flore fossile du Portugal*. Sections des travaux géologiques du Portugal. Academie Royale des Sciences. Lisbonne, 51 pp.
- Heywood, V. H. 1985. *Las plantas con flores*. Ed. Reverté, S. A. Barcelona, 332 pp.

- Hickey, L. J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany*, **60**, 17-33.
- Laurent, L. 1908. Flore plaisancienne des argiles cinéritiques de Niac (Cantal). *Annales du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille. Géologie*, **12**, 2-88.
- Laurent, L. et Marty, P. 1923. Flore foliaire pliocène des argiles de Reuver et des gisements synchroniques voisines (Limbourg hollandais). *Mededeelingen van 's Rijks Geologische Dienst*, (B)**1**, 1-80.
- Menéndez Amor, J. 1955. La depresión ceretana española y sus vegetales fósiles. Característica fitopaleontológica del Neógeno de la Cerdaña española. *Memorias de la Real Academia de Ciencias exactas, físicas y naturales de Madrid, serie Ciencias Naturales*, **XVIII**, 1-344.
- Meyen, S. V. 1987. *Fundamentals of Palaeobotany*. Chapman & Hall. London & New York, 432 pp.
- Molina, H. E. and Bostrack, J. M. 1972. Abscission of leaves and leaflets in *Acer negundo* and *Fraxinus americana*. *American Journal of Botany*, **59**, 83-89.
- Muller, J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. *Botanical Review*, **47**, 1-142.
- Rerolle, L. 1884. Études sur les végétaux fossiles de Cerdagne. *Revue des Sciences Naturelles de Montpellier*, (3)**IV**, 167-191, 252-298, 368-386.
- Saporta, G. de. 1873. Sur les caractères propres à la végétation pliocène à propos des découvertes de M. J. Rames dans le Cantal. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (3)**I**, 212-232.
- Saporta, G. de. 1879. *Le monde des plantes avant l'apparition de l'homme*. G. Masson Éditeur. Librairie de l'Académie de Médecine. Paris, 146 pp.
- Saporta, G. de. 1888. *Origine paléontologique des arbres cultivés ou utilisés par l'homme*. Librairie J. B. Baillièere et fills. Paris, 360 pp.
- Schimper, W. Ph. 1874. *Traité de Paléontologie végétale. Ou la flore du monde primitif dans ses rapports avec les formations géologiques et la flore du monde actuel*. II. J. B. Baillièere et fills. Paris, 968 pp.
- Takhtajan, A. 1969. *Flowering plants. Origin and dispersal*. Oliver & Boyd. Edimbourg, 310 pp.
- Villalta, J. F. y Crusafont, M. 1945. La flora miocénica de la depresión de Bellver. *Ilerda*, **III**, 339-353.
- Wessel, P. und Weber, O. 1855. Neuer Beitrag zur Tertiär Flora der Niederrheinischen Braunkohlenformation. *Palaeontographica*, **4(IV)**, 11-178.
- Zittel, K. A. 1891. *Traité de Paléontologie. Paléophytologie*, **I(II)**. Octave Doin Éditeurs. Paris, 949 pp.

*Manuscrito recibido:* 19 de noviembre, 1991

*Manuscrito aceptado:* 9 de marzo, 1992