

Estudio paleoecológico y paleoclimático de la macroflora oligocena de Cervera (Lleida, España)

* Adelardo SANZ DE SIRIA

ABSTRAT

SANZ DE SIRIA, A. Palaeoecological and palaeoclimatic study of the Oligocene macroflora of Cervera (Lleida, Spain).

After the taxonomic revision of the macroflora from Cervera (Lleida, Spain) of the "Martí Madern" (Museu de Geologia de Barcelona and Museu Comarcal de Cervera collections). We present here their palaeoecological and palaeoclimatic study.

A likely model of the vegetation existing in the area in the low Oligocene is established by comparison with the models existing today of similar content and structure. Similar models are presently located in tropical regions about 20° latitude North.

The main vegetal community that has been found corresponds to the tropical deciduous forest. In superior wetter levels, evergreen forest with laurisilva communities appears.

The climate in the early Oligocene in the region was probably of the tropical kind, with a long dry period followed by a rain period. The average temperature would be around 22° - 26°.

Key words: Palaeobotany, Macroflora, Oligocene, Palaeoecology, Palaeoclimatology, Ebro Basin, Cervera, Spain.

RESUMEN

Este trabajo es continuación de las revisiones taxonómicas realizadas de las colecciones de macroflora fósil "Martí Madern", del Museu de Geologia de Barcelona y del Museu Comarcal de Cervera.

Partiendo del estudio del conjunto de taxones fósiles hallado, se obtienen datos paleoecológicos y paleoclimáticos acerca de la cuenca y se intenta establecer el modelo de vegetación que debió existir durante el Oligoceno en esa zona.

La principal comunidad vegetal presente correspondió a bosques deciduos de tipo tropical. En niveles superiores se ubicaron bosques perennifolios semejantes a las actuales laurisilvas.

* Museu de Geologia, Parc de la Ciutadella, s/n. 08003 Barcelona.

El clima en la región en el Oligoceno inferior fue de tipo tropical, con una estación seca prolongada a la que seguía un período de lluvias. Las temperaturas medias podían situarse en torno a los 22°-26°.

Palabras clave: Paleobotánica, Macroflora, Oligoceno, Paleoecología, Paleoclimatología, Cuenca del Ebro, Cervera, España.

INTRODUCCIÓN

El presente estudio prosigue y completa los realizados anteriormente por el autor sobre la macroflora hallada en los yacimientos del Oligoceno inferior (Rupeliense) que se localizan en los alrededores de la ciudad de Cervera (Sanz de Siria, 1992 y 1996). Estos trabajos consistieron en el estudio de la colección "Martí Madern" del Museu de Geologia de Barcelona y de la colección depositada en el Museu Comarcal de Cervera.

El número de taxones identificados se eleva a 117, la mayoría de los cuales corresponde a dicotiledóneas (más del 90% de los macrorrestos).

Se ha procedido a realizar un estudio fisonómico de los restos foliares teniendo en cuenta fundamentalmente el tamaño foliar (Raunkiaer, 1934; Webb, 1959; Mouton 1976), el tipo de margen (Wolfe, 1971, 1978, 1979 y 1981; Mouton 1976; Krasilov, 1975; Dolph & Dilcher, 1979). Los datos obtenidos proporcionan importante información sobre las condiciones paleoecológicas y paleoclimáticas bajo las que se desarrollaban los vegetales.

Los taxones encontrados en la macroflora de Cervera se agrupan en conjuntos propios de diversas comunidades vegetales y pueden indicarnos los diversos ecosistemas presentes en la cuenca.

Se obtienen también datos que permiten determinar el posible modelo de vegetación existente en la cuenca, así como su disposición y el paleoclima, mediante la comparación de la macroflora encontrada con modelos actuales de vegetación que presentan una composición florística similar y unas características parecidas.

CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LA MACROFLORA DE CERVERA

Una vez analizados los datos proporcionados por el estudio de los macrorrestos depositados en el Museu de Geologia de Barcelona y en el Museu Comarcal de Cervera (Sanz de Siria, 1992 y 1996), las características más destacadas de la macroflora de la cuenca de Cervera son:

1) La mayor parte de las especies son propias de climas de tipo tropical. Casi todas las familias presentes son de tipo paleotropical y tienen la mayoría de sus representantes actuales en las regiones tropicales y subtropicales: Anacardiaceae, Apocynaceae, Bombacaceae, Caesalpinaceae, Ebenaceae, Mimosaceae, Moraceae, Myrtaceae, Rutaceae, Sapindaceae, Sapotaceae, etc.

No se han encontrado en cantidad apreciable, hasta el momento, macrorrestos correspondientes a especies arctoterciarias de carácter templado, hallándose en cierta cantidad únicamente representantes de dos familias: Fagaceae, con un elevado número de restos y diversas especies del género *Quercus* (con hojas enteras o escasamente aserradas, parecidas a las que se encuentran en niveles de altitud media en regiones tropicales o sus proximidades), y Salicaceae, con menor número de restos y especies, con hojas estrechas y alargadas parecidas a las de especies que actualmente viven en zonas cálidas e intertropicales. Se encuentran, como ejemplares únicos o en número de dos o tres, representantes de las familias Ulmaceae (sólo una sámara alada) y Rosaceae (con un ejemplar de *Crataegus* y varios de *Prunus*). Las Celastraceae están representadas por varios taxones con hojas de pequeño tamaño similares a las de diversas especies existentes en pisos de mediana altitud en latitudes tropicales.

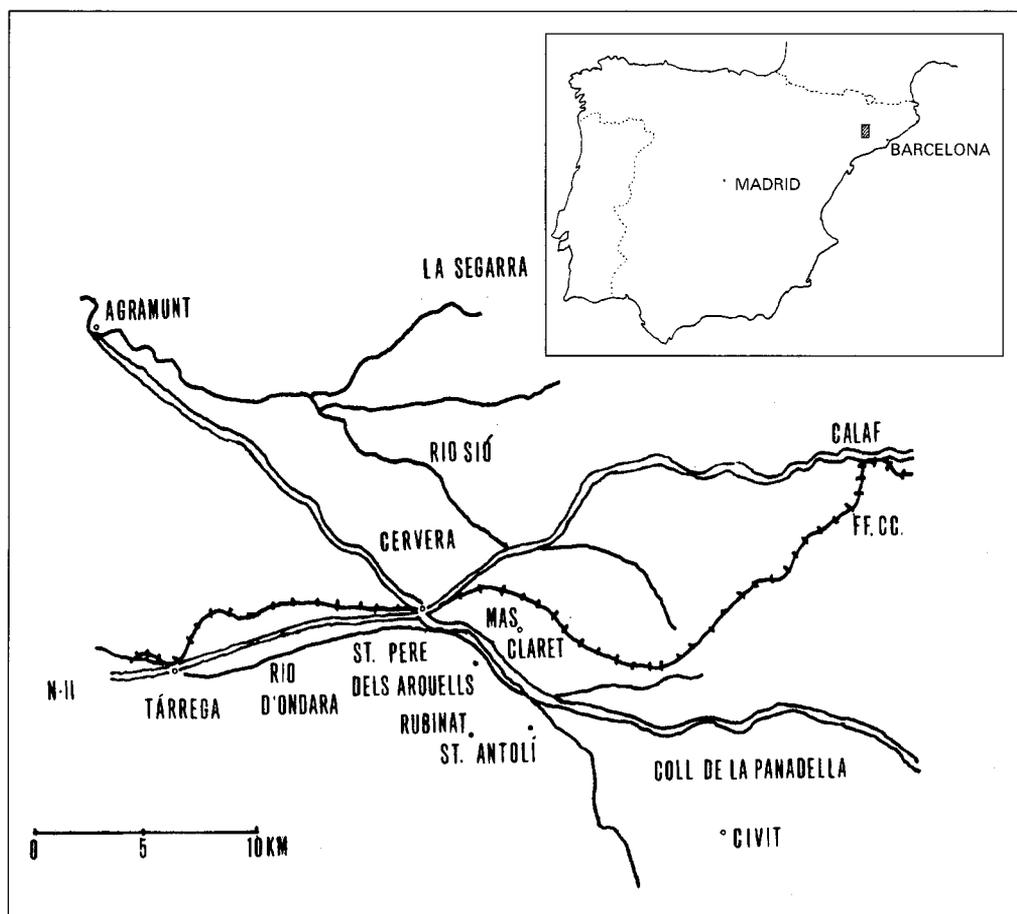


Fig. 1. Situación geográfica de Cervera (La Segarra) en la Península Ibérica.

Fig. 1. Geographical setting of Cervera (La Segarra) in the Iberian Peninsula.

No se han encontrado macrorrestos de géneros mesófilos, que en la actualidad viven en pisos de altitud media en las proximidades de los trópicos (*Acer*, *Betula*, *Carpinus*, *Liquidambar*, *Platanus*, *Ostrya*, etc.). Este hecho, junto a los elevados porcentajes de hojas con borde entero, pone de manifiesto la existencia de un ambiente cálido, con escasa diferenciación estacional de las temperaturas, de manera que la flora oligocena de Cervera pudo desarrollarse en un clima de características tropicales o paratropicales (Wolfe, 1979).

No se puede apreciar con claridad la existencia de especies dominantes en un determinado nivel, siendo numerosas las que debían convivir en los principales pisos y estratos de vegetación, aunque en algunas zonas pudieron abundar más unas que otras por su particular situación y condiciones.

2) La macroflora de Cervera presenta afinidades con las del Sudeste de Francia (Aix-en-Provence), de edad Oligoceno terminal-Mioceno basal (Saporta, 1863, 1889). Una gran parte de las especies encontradas en Cervera se han citado también en aquella zona. Sin embargo, las de Cervera presentan características más claramente tropicales; en Aix-en-Provence la mayor mezcla de elementos tropicales y de tipo templado permiten considerar que las condiciones climáticas debían de ser más bien subtropicales.

También se aprecian semejanzas entre la macroflora de Cervera y las del Eoceno superior y Oligoceno de Alemania, Hungría, Checoslovaquia, Rumanía, etc. (Andreánszky, 1966; Hably, 1982, 1985, 1989, 1991 y 1994; Knobloch, 1967; Petrescu & Givulescu, 1986 y 1987; Fisher, 1950), donde aparecen restos abundantes en Lauraceae, Fagaceae y diversos géneros tropicales, con predominio de los taxones paleotropicales.

3) La macroflora de Cervera contiene una importante representación de géneros cuyos descendientes filéticos pueblan hoy en día el SE de Asia y Oceanía (*Ailanthus*, *Callistemophyllum*, *Cinnamomum*, *Engelhardtia*, *Lindera*, *Litsea*, *Lomatites*, *Pimelea*, etc.). Ello pone de manifiesto afinidades entre las floras del Sur de Europa y del Sureste de Asia, bien intercomunicadas a través de las costas del antiguo Tethys, que gozaron de un clima cálido similar, de tipo tropical o paratropical. También aparecen elementos de clara similitud con formas actuales de América tropical, que demuestran la existencia de una flora bastante homogénea en el Hemisferio Boreal, durante el Oligoceno, y un intercambio florístico entre áreas geográficas que después constituirán América, Europa y Asia. De esta homogeneidad, desaparecida en el transcurso del Terciario, quedan indicios manifiestos (Wolfe, 1981; Mai, 1991).

4) En la macroflora de Cervera aparece un elevado componente de formas arbóreas y arbustivas, con una pequeña representación de plantas trepadoras (*Paullinia*, *Smilax*, etc.), siendo frecuentes los géneros con árboles de pequeño porte (*Acacia*, *Callistemophyllum*, *Cassia*, *Celastrus*, *Mimosa*, *Zanthoxylon*, etc.).

La familia más destacada, en cuanto al número de formas y restos, es Lauraceae, con unos 200 ejemplares (alrededor del 24% del conjunto total). La riqueza de formas de esta familia es extraordinaria, hallándose hojas de tamaños y aspectos variados: trilobadas, bilobadas, triplinervias, etc., que corresponden a un elevado número de géneros, entre los que destacan:

Litsea: se han estudiado 10 ejemplares que incluimos en género, actualmente desaparecido de la flora europea.

Lindera: del que se han encontrado 7 hojas, la mayoría sencillas, otras bilobadas y trilobadas de *L. stenoloba* (Sap.) Laurent, parecidas a diversas especies asiáticas.

Laurus: con 6 ejemplares que se han incluido en diversas especies fósiles, en las que se agrupan formas que pudieran pertenecer al género *Machilus* del extremo oriente, como *L. praecellens* Sap., y formas afines a las actuales *L. nobilis* L. y *L. azorica* (Seub.) Franco, de la cuenca mediterránea e islas atlánticas (Canarias, Madeira y Azores).

Daphnogene: destacamos la presencia de más de 70 hojas, que fueron incluidas inicialmente en *Cinnamomum* por sus características morfológicas y dado que los autores que estudiaron con anterioridad esta flora las situaron en este género; después de la última revisión (Sanz de Siria, 1996), se incluyen en diversas especies del género parataxonómico *Daphnogene*. Se han encontrado también 8 ejemplares atribuidos a *Daphnogene ungeri* Heer.

Phoebe: son abundantes los restos que incluimos en este género –más de 30–, posteriormente escaso o desaparecido del Terciario europeo. Se advierte la presencia de formas con afinidades americanas, como *Ph. cerverensis* Depape, cuyos descendientes filéticos actuales pueden ser *Ph. montana* Gris. y *Ph. granatensis* Meiss., de la cuenca del Caribe.

Nectandra: con 6 ejemplares que atribuimos a este género –pocos nervios secundarios, tamaños desiguales– de características análogas a diversas especies actuales tropicales y subtropicales americanas.

Laurophyllum: situamos en este género diversos ejemplares de Lauraceae próximas por sus características morfológicas a géneros de distribución tropical y subtropical (*Aniba*, *Endlicheria*, etc.).

Además hemos encontrado restos asignables a: *Apollonias* (actualmente viviente en las islas Canarias y en el Sur de Asia), *Ocotea*, *Persea* y *Sassafras*. También señalamos la presencia de numerosos fragmentos foliares de atribución dudosa que permanecen como Lauraceae indeterminadas.

Lauraceae es la familia más importante de la macroflora de la cuenca de Cervera, con especies que pudieron desarrollarse bajo un clima tropical o subtropical, a altitudes bajas y medias, y evidencian por lo general un ambiente húmedo con lluvias suficientes o bancos de nieblas. Su abundancia puede responder a la existencia de bosques perennifolios de tipo “paratropical rain forest” en niveles determinados.

Myricaceae es la segunda familia en cuanto al número de restos foliares, con más de 150 ejemplares, cifra a la que corresponde el 15% de la macroflora estudiada. Abundan, sobre todo, las hojas alargadas y de margen entero de *Myrica arenasi* Arenes et Depape, descrita en la flora burdigaliense de Mallorca (Arenes et Depape, 1956). En Cervera se encuentra esta especie con limbos de mayor longitud, algunas con dientes en los márgenes. Es una de las especies más comunes en la cuenca, habiéndose contabilizado algo más de 120 ejemplares. Menos frecuentes son hojas con gran parecido a *M. faya* Aiton, que en la actualidad forma parte del fayal-brezal y de la laurisilva de las islas Canarias.

Las Myricaceae medran en las zonas próximas a las masas acuáticas y en lugares boscosos y húmedos, en regiones tropicales y subtropicales, aunque pueden encontrarse también en latitudes más elevadas.

Fagaceae es una familia con afinidades arctoterciarias, que considerabamos mejor representada en la cuenca de Cervera antes del estudio de la Colección del Museu Comarcal de Cervera y de la revisión del material depositado en el MGB (Sanz de Siria, 1996). Está únicamente representada por el género *Quercus*, del cual hemos estudiado unos 90 ejemplares (11% del total). Las formas corresponden sobre todo a taxones afines a especies actuales asiáticas y americanas que pueblan regiones tropicales y subtropicales.

Destaca la presencia de especies próximas a *Quercus laurina* H. & B. y *Quercus phellos* L., del sur de Estados Unidos y Centroamérica, como parecen ser *Q. elaeana* Unger y *Q. palaeophellos* Saporta, y de algunas formas similares a *Q. sinensis* Bung. y *Q. serrata* Thunb., de extremo oriente, como *Q. drymeja* Unger. En este contexto tiene cabida *Q. cerverensis* Sanz de Siria, que acoge formas con escasos e irregulares dientes en el borde, estrechadas en el ápice y en la base, caracterizadas por poseer numerosos nervios secundarios.

La mayoría de las especies actuales que presentan estas morfologías foliares ocupan nichos con humedad suficiente durante todo el año. En diversas regiones de China forman bosques donde se asocian con Lauraceae ("Evergreen sclerophyllous-laurophyllum forest"; Wang, 1961).

La familia Simaroubaceae está representada por una sola especie bastante frecuente, característica de esta cuenca: *Ailanthus cerverensis* Depape. De tamaño muy variable, presenta claras afinidades con formas vivientes del Sur y Sureste de Asia, y en especial con *A. malabarica* D.C. Los restos de *A. cerverensis* Depape constituyen alrededor del 10% del total de la macroflora estudiada.

El orden Fabales está bien representado por las familias Mimosaceae, Caesalpiniaceae y Fabaceae, caracterizadas por habitar regiones tropicales y subtropicales del planeta. Muchas especies de estas familias están provistas de diminutos folíolos y constituyen arbustos y árboles pequeños y espinosos de marcado carácter xérico. En la cuenca de Cervera ocuparían los lugares áridos o semiáridos. Los géneros más destacados son *Acacia*, *Caesalpinia*, *Cassia* y *Mimosa*.

En conjunto, las leguminosas constituyen aproximadamente un 5% de todos los macrorrestos encontrados.

Después de estudiar los ejemplares depositados en el Museu Comarcal de Cervera, su importancia relativa en la macroflora de Cervera se ha incrementado (Sanz de Siria, 1996). En la mayoría de los casos, son formas presentes hoy día en latitudes tropicales y pueden encontrarse en regiones subtropicales.

Otra familia importante en Cervera es Rhamnaceae, con un 4%, aproximadamente, del total de macrorrestos. Está representada mayoritariamente por restos foliares asignados a *Rhamnus aizoon* Unger. Aún está sin descartar que tal vez se trate de una forma particular de esta cuenca o incluso de una especie distinta. Se aprecia parecido con la actual *R. lucida* Rox de Isla Mauricio.

Asimismo otros géneros de esta familia, *Paliurus* y *Zizyphus*, están representados, posiblemente con más de una especie. Manifiestan claras afinidades con formas tropicales vivas del SE de Asia que pueblan con preferencia lugares poco húmedos y forman parte de bosques secos espinosos.

Con un 4% del total estudiado, Anacardiaceae parece tener en la flora de Cervera una importancia mayor de la originalmente supuesta. Se han encontrado pequeños folíolos de *Pistacia* que tienen cierto parecido con *P. atlantica* Desf., de las islas

Canarias y la zona sahariana —donde existen ejemplares arbóreos que alcanzan gran tamaño—, y con *P. terebinthus* L., de la cuenca mediterránea, adaptada a vivir en un medio árido o semiárido. El representante más importante de esta familia es *Rhus pyrrhae* Unger, especie muy polimorfa, con formas y tamaños desiguales y rasgos generales comunes. Presenta semejanzas con especies vivas de extremo oriente y de América. Se trata, probablemente, de una variedad o una especie típica de la cuenca de Cervera. No obstante, hemos considerado preferible mantener aquella especie, siguiendo el criterio de los autores que han estudiado con anterioridad estos restos foliares, a la espera de un análisis detallado de los mismos.

La familia Celastraceae, con un 3% de los ejemplares estudiados, está presente por hojas que tienen gran parecido con formas vivientes del género *Celastrus* y *Maytenus* de regiones tropicales de América y África.

Un 3% de los macrorrestos se han incluido en la familia Salicaceae, representada por 5 especies. Son plantas caracterizadas por vivir en suelos ricos en humedad y por localizarse preferentemente en las orillas de lagos y ríos, aunque se pueden encontrar en barrancos y lugares brumosos a altitud media o alta.

La familia Sapindaceae, actualmente tropical, con el 2%, aproximadamente, de los macrorrestos de Cervera, está aquí representada por folíolos de *Sapindus falcifolius* Al. Braun. Alguno de ellos podrían corresponder a otra especie afin, de gran parecido con formas actuales del extremo oriente, como *S. mukorossi* Gaert. y *S. delavayi* Franch. También se encuentran folíolos de *Paullinia* y de *Dodonaea*, afines a diversas especies tropicales americanas. Estas plantas, que proliferan sobre todo en selvas tropicales deciduas húmedas o secas, denotan un clima cálido de tipo tropical.

Señalamos, con un 2% de los ejemplares estudiados, la familia Nymphaeaceae. Los restos, hojas, generalmente de gran tamaño, corresponden a *Nymphaea ameliana* Saporta, típica de las aguas tranquilas de los lagos.

Cabe asimismo señalar la presencia de helechos, entre los que destacan *Acrostichum lanzaeanum* (Vis.) Reid. & Chand. y *Goniopteris stiriaca* Unger, con un 3% del total estudiado. Caracterizan zonas lacustres y salobres próximas a manglares y desembocaduras de cursos de agua, aunque pueden poblar lugares más alejados de la costa.

Finalmente, mencionaremos la presencia de diversas familias con géneros de marcado carácter tropical como: Apocynaceae, Bombacaceae, Ebenaceae, Flacourtiaceae, Moraceae, Myrtaceae, Rutaceae, Sapotaceae, etc., en proporciones, todas ellas, inferiores al 1% del total de macrorrestos.

5) En el curso del estudio fisonómico de la macroflora de Cervera se ha efectuado el análisis biométrico de los restos foliares de un total de 550 ejemplares, de las diversas especies encontradas, que reúnen las condiciones adecuadas para ello. Se advierte gran abundancia de hojas y folíolos de tamaños muy reducidos. El 7,2% está constituido por restos de formas nanofilas (0,2-2,2 cm²); el 82,4% por microfilas (2,2-20,2 cm²), el 8,3% por notofilas (20,2-45 cm²) y el 2,1% por mesofilas (45-182 cm²). El 90,6% del total (nanofilas y microfilas) tiene una superficie foliar de dimensiones pequeñas (comprendidas entre 0,2-20,2 cm²). Estos datos revelan la existencia de un clima con una estación seca prolongada y déficit hídrico, donde predominan las plantas adaptadas a un ambiente árido o semiárido (Raunkiaer, 1934; Webb, 1959; Krasilov, 1975). El alto porcentaje de hojas microfilas puede señalar la presencia de bosques montanos o submontanos (Webb, 1959).

De un total de 96 taxones diferentes que consideramos adecuados para efectuar el estudio, 73 presentan el borde liso (76%) y 23 lo tienen dentado (24%). Estos datos ponen de manifiesto que el clima podía ser de tipo tropical, ya que los porcentajes corresponden a bosques húmedos tropicales ("tropical rain forest") con medias térmicas de alrededor de los 25° (Wolfe, 1971 y 1979).

6) Otro dato importante a tener en cuenta es la relación entre los elementos tropicales y los arctoterciarios de carácter templado que van introduciéndose en las comunidades vegetales. Dada la escasez de formas de este tipo que aparecen en la macroflora de Cervera, podríamos encontrarnos al inicio de su penetración en la región. La relación familiar de estos dos grupos es de 23 familias de tipo paleotropical (Apocynaceae, Bombacaceae, Caesalpiniaceae, Cunoniaceae, Ebenaceae, Flacourtiaceae, Lauraceae, Mimosaceae, Myrsinaceae, Moraceae, Myrtaceae, Rutaceae, Simaroubaceae, Sapindaceae, Sapotaceae, etc.), a las que corresponde el 76,7%, y 7 familias arctoterciarias (Celastraceae, Fagaceae, Jugandaceae, Myricaceae, Rosaceae, Salicaceae y Ulmaceae), con el 23,3%. En cuanto a los géneros, la relación es del 85% y del 15%, respectivamente. Los porcentajes denotan una incipiente penetración de la flora arctoterciaria en el área de Cervera, que progresivamente desplazará a la tropical. Los elementos de carácter mesófilo posiblemente se localizarían en lugares más alejados del lago, pues han proporcionado muy pocos macrorrestos, habiéndose señalado en cambio la presencia de palinomorfos (de más fácil transporte a distancias mayores) de diversos géneros en zonas próximas (Solé de Porta y Porta, 1979). Posiblemente se localizarían en niveles donde las condiciones ambientales les serían favorables, a mayor altitud y con medias térmicas inferiores.

El análisis polínico de los lignitos de la región de Calaf (Solé de Porta y Porta, 1979), no muy alejada de Cervera, practicados en niveles de parecida antigüedad, Oligoceno inferior (Anadón *et al.*, 1989), evidencian la presencia de microrrestos de las formas representadas por los macrorrestos (*Sabal*, *Quercus*, *Engelhardtia*, *Juglans*, *Myrica*, *Salix*, *Celtis*, Papilionaceae, Sapotaceae, etc.) y de otras que no lo están (*Acer*, *Betula*, *Carpinus*, *Carya*, *Platycarya*, etc.), posiblemente por ubicarse, como hemos dicho, en las elevaciones pirenaicas a distancia de la zona lacustre.

DATOS PALEOECOLÓGICOS PROPORCIONADOS POR LA MACROFLORA DE CERVERA

Para obtener datos que nos proporcionen información sobre las características paleoecológicas existentes en la cuenca, hemos agrupado los taxones determinados en conjuntos según su tendencia en formar parte de comunidades vegetales propias de los distintos ecosistemas. Estas especies poseen las características adecuadas que les permiten vivir y desarrollarse en un determinado biotopo. Teniendo en cuenta los taxones que constituyen la macroflora hallada en Cervera, inferimos las siguientes comunidades vegetales:

1) Comunidades de plantas hidrófitas características de zonas lagunares: *Potamogeton*, *Nymphaea ameliana* Saporta, *Typha latissima* Al. Braun, etc. Revelan la presencia de masas lacustres con aguas tranquilas y someras. Abundan especialmente los restos foliares de *Nymphaea*, que pueden alcanzar notables dimensiones.

2) Comunidades ripícolas de transición, que se ubicarían cerca de los bordes del lago y márgenes de los ríos, con suelos encharcados o ricos en humedad, caracterizados por la existencia de *Acrostichum lanzaeanum* (Vis.) Reid. & Chand., *Goniopteris stiriaca* Unger, *Phragmites oeningensis* Al. Braun, *Callistemophyllum priscum* Saporta, *Myrica*, *Salix*, etc. La abundancia de especies propias de este ambiente de transición permite suponer que las zonas anegadas por las crecidas del lago podrían ser amplias.

A lo largo de los cursos de los ríos y de los barrancos con corrientes más o menos permanentes, se extenderían los bosques galería formando franjas, a través de los cuales tuvo lugar una comunicación activa de vegetales de los distintos pisos o niveles de vegetación. Además, funcionarían como canales de distribución de las especies. Aquí se situaron plantas necesitadas de buenos suelos y suficiente humedad. Su composición fue heterogénea, con elementos de las diferentes fajas altitudinales de vegetación (*Salix*, Lauraceae, *Paullinia*, Myrtaceae, etc.).

3) Comunidades propias de bosques tropicales deciduos de tipo seco. Éstas se infieren del elevado porcentaje de hojas microfilas halladas. Un alto porcentaje del estrato arbóreo de estas comunidades pierde el follaje durante la estación seca, ya que soportaba épocas de precariedad hídrica, como consecuencia de un largo período de sequía durante la estación seca (al menos de 4 ó 5 meses). Su existencia está señalada por la abundancia de plantas arbóreas y arbustivas cuyos descendientes filéticos viven actualmente en regiones tropicales bajo esas condiciones: *Acacia*, *Ailanthus*, *Bombax*, *Bumelia*, Caesalpiaceae, *Ficus*, *Mimosa*, *Paullinia*, *Pisonia*, *Sapindus*, *Zanthoxylon*, *Zizyphus*, etc. (Legris, 1963; Rzedowski, 1978; Schnell, 1987; Castillo-Campos, 1991; Zamudio *et al.*, 1992). Su importancia en el conjunto de la vegetación de la zona debía de ser grande, dada la gran cantidad de especies y de macrorrestos que ha suministrado. Su desarrollo en los alrededores de la cuenca podía ser considerable.

La presencia de una gran cantidad de macrorrestos de reducidos tamaños, como es el caso de la macroflora de Cervera (82,4% de restos foliares de tipo microfilo), junto a elevados porcentajes de hojas con el margen entero (76%), unido a la presencia de escasos restos de lianas (sólo *Smilax* y *Paullinia*) y de pocas hojas provistas de ápices muy acuminados, constituyen una característica de la vegetación tropical seca, formada principalmente por selvas tropicales deciduas (Rzedowski y McVaugh, 1966).

4) Comunidades propias de bosques perennifolios. Constituyen en la actualidad una franja de vegetación a partir de una determinada altitud, caracterizada por la existencia de un ambiente con humedad suficiente durante todo el año, que palió los efectos de la falta de lluvias en la estación seca. Aquí se instalan selvas de hoja perenne lauriforme. Su existencia viene acreditada por la presencia de numerosas Lauraceae (*Daphnogene*, *Laurus*, *Lindera*, *Nectandra*, *Persea*, *Phoebe*, etc.), Celastraceae, *Quercus*, *Rhamnus*, *Myrica*, *Eugenia*, *Ficus*, etc. (Hoyos, 1985; Steyermark y Huber 1978; Wang, 1961; Ceballos y Ortuño, 1976; Wolfe, 1979, etc.).

La coexistencia en la cuenca de extensión limitada de Cervera de selvas tropicales caducifolias en niveles inferiores con selvas perennifolias en pisos más elevados, puede deberse a que al entrar en contacto los vientos cálidos y húmedos de procedencia marina con las vertientes montañosas del interior, ascendieron y se enfriaron, originando masas de nubes que dieron lugar a lluvias a partir de una determinada altitud.

En razón a los numerosos restos y taxones propios de estos tipos de bosques que se han hallado, podemos deducir que alcanzaron gran desarrollo.

5) Comunidades propias de bosques submontanos o montanos, con especies de hoja caduca y perennifolias. Aquí las temperaturas ambientales fueron menores, y la humedad similar o inferior a las del nivel anterior. Se localizaron sobre la franja de selvas perennifolia y proporcionaron un número pequeño de macrorrestos de vegetales arbóreos de hoja caduca y perenne. Su existencia viene justificada por la presencia de *Lauraceae*, *Celastrus*, *Celtis*, *Ilex*, *Juglans*, *Engelhardtia*, *Quercus*, etc.

POSIBLE MODELO DE VEGETACIÓN EXISTENTE EN LA CUENCA

Comparando el conjunto de especies hallado, y las comunidades vegetales que pueden haber existido en la cuenca Cervera, con los actuales modelos de vegetación de parecida composición y características, hemos intentado establecer su disposición en las cercanías del lago oligoceno. Para ello, tratamos de reconstruir, por comparación con los actuales, el modelo de vegetación existente que nos permitirá obtener datos sobre su distribución en la cuenca y la paleoclimatología de la zona.

La macroflora de Cervera esta formada, en su gran mayoría, por especies cuyos descendientes filéticos viven actualmente en regiones tropicales, muchas de las cuales pueden alcanzar también las subtropicales. Si tenemos en cuenta la biometría de los limbos foliares y los porcentajes de especies con hojas con el margen entero, dispondremos de datos importantes para tratar de determinar el ambiente y las temperaturas medias bajo las que se desarrollaba esta vegetación durante el Oligoceno. Teniendo en cuenta todo ello, se pueden considerar dos modelos actuales de vegetación que nos proporcionan datos sobre la que existió en Cervera durante el Oligoceno: 1) tipo subtropical y 2) tipo tropical.

1) Modelos de tipo subtropical

Localizados actualmente en latitudes comprendidas entre los 25° a los 35°, en regiones donde existen floras parecidas a la de Cervera por la cantidad de especies emparentadas con los taxones que en ella se encuentran y por tener unas condiciones climáticas que pueden ser más o menos similares.

Se trataría, teniendo en cuenta su composición, de una vegetación capaz de soportar estaciones secas. Por otro lado, la presencia de tantas formas tropicales exige elevadas temperaturas medias anuales en los niveles inferiores y escasas diferencias estacionales. La cuenca lacustre se situaría en una región afectada por vientos dominantes cargados de humedad, de procedencia marina, que originarían nieblas y lluvias a partir de una determinada altitud, que permitieron la existencia de humedad suficiente para el desarrollo de bosques perennifolios.

Las regiones subtropicales actuales con una flora parecida a la de Cervera, y con unas condiciones climáticas no muy diferentes a las de esta cuenca, son, entre

otras: Macronesia, Sureste de Estados Unidos (Florida, Georgia, Luisiana, etc.) y Sureste de China. El clima en estas áreas es cálido, de tipo subtropical, y en algunas de ellas las estaciones lluviosas alternan con períodos más secos. Además, existen niveles con nieblas o lluvias, originadas por causas diversas, que contrarrestan la época de sequía (borrascas marinas, lluvias orogénicas, etc.).

Hay regiones subtropicales donde la estación seca es prolongada (N de Méjico, N de África, etc.) y no se dan las condiciones adecuadas de humedad para la formación de niveles con bosques perennifolios lauriformes. Las medias térmicas se sitúan en zonas bajas en torno a los 18°- 20°, con diferencias estacionales que comienzan a ser acusadas y un período frío, poco intenso, susceptible de causar heladas en altitudes medias.

En en los niveles termófilos proliferan diversas especies tropicales, y en las zonas más áridas los bosques secos subtropicales, espinares o matorrales, donde son frecuentes Mimosaceae (*Acacia*, *Calliandra*, *Mimosa*, *Prosopis*, etc.), Caesalpiniaceae (*Caesalpinia*, *Cassia*, etc.), Rhamnaceae (*Paliurus*, *Zizyphus*, etc.), *Pistacia*, *Sapindus*, *Sideroxylon*, *Bumelia*, etc.

El bosque perennifolio, en el caso de darse las condiciones adecuadas de humedad para su formación, puede aparecer a partir de los 300-400 m, y en ellos puede haber asociaciones de Fagaceae-Lauraceae con asociaciones más o menos variadas de "Evergreen broad-leaved sclerophyllous forest" (Wang, 1961) y agrupaciones de tipo laurisilva (Ceballos y Ortuño, 1976). En estos niveles abundan Lauraceae (*Cinnamomum*, *Laurus*, *Lindera*, *Persea*, *Phoebe*, etc.), Magnoliaceae, Moraceae, Myricaceae, Celastraceae, etc., con predominio de especies de hoja perenne y lauriforme (ovaladas, coriáceas y lustrosas).

En estas latitudes, en niveles elevados (a partir de los 800 m) son frecuentes las especies de hoja caduca que constituyen bosques mixtos, como *Acer*, *Betula*, *Carpinus*, *Carya*, *Castanea*, *Fagus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Quercus*, *Platanus*, *Pterocarya*, *Zelkova*, etc., que revelan una vegetación adaptada ya a un clima con una estación fría más claramente definida. En los pisos más altos se localizan diversas Pinaceae: *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Tsuga*, etc. (Wang, 1961).

En el Hemisferio Norte este modelo presenta cierta similitud en latitudes parecidas (islas Canarias, Madeira, Noroeste de Méjico, Sureste de China y Sureste de Estados Unidos), con variaciones locales dependientes del grado de humedad, altitud, temperaturas medias de la zona, vegetación de la región, etc. (Brown, 1945; Wang, 1961; Ceballos y Ortuño, 1976).

El modelo de vegetación subtropical que mayor parecido presenta con el de la cuenca de Cervera es el de las islas Canarias. El piso bajo termófilo puede llegar a ser bastante árido (precipitaciones anuales de 200-300 mm), con cardones de aspecto cactiforme y tabaibales (*Euphorbia*, *Pistacia*, *Rhus*, *Rhamnus*, *Zygophyllum*, etc.), reliquias tropicales (*Ardisia*, *Clethra*, *Sideroxylon*, etc.), Palmaceae (*Phoenix canariensis* Hort.), etc. La laurisilva, con un ambiente húmedo producido por nieblas persistentes originadas por los alisios, se sitúa en niveles superiores a los 400 m. Es de tipo subtropical, con unas 20 especies arbóreas perennifolias entre las cuales predominan Lauraceae (*Apollonias*, *Laurus*, *Ocotea* y *Persea*), *Visnea*, *Maytenus*, *Ilex*, etc. En pisos superiores (fayal-brezal), la humedad es inferior, encontrándose principalmente *Myrica faya* Aiton y *Erica arborea* L. También aparecen especies de carácter templado en lugares más frescos (*Salix*, etc.), y en las zonas elevadas más secas es muy frecuente *Pinus canariensis* Poir. (Ceballos y Ortuño, 1976).

Una vez analizados estos modelos, apreciamos que la macroflora de Cervera no encaja de manera satisfactoria en ellos, bien por diferencias florísticas, bien por la distinta proporción entre formas tropicales y templadas o por presentar una mayor riqueza de formas. La mayoría de los taxones presentes en Cervera son de tipo tropical y responden a un clima cálido con pocas diferencias térmicas estacionales, en tanto que las floras de las regiones subtropicales antedichas presentan un componente muy superior de formas templadas caducifolias, hecho que permite inferir que a partir de cierta altitud las diferencias estacionales de las temperaturas eran apreciables, como corresponde a un clima subtropical de transición entre los tropicales y los templados.

2) Modelos de tipo tropical

En regiones de clima tropical situadas entre los 10° y los 22° de latitud N encontramos modelos de vegetación con características más acordes con los de Cervera. Dichos modelos se localizan principalmente en Centroamérica y Cuenca del mar Caribe, zonas costeras de Indochina y Sur de China y diversas regiones de la India, etc. Normalmente, en estas latitudes existe una alternancia de una estación seca prolongada, de al menos 5 ó 6 meses, y lluvias zenitales de verano, a menudo torrenciales, que arrojan una media anual de 700 a 2000 mm o más. Conforme aumenta la latitud, decrece la pluviosidad y las diferencias térmicas estacionales son mayores. Hacia los 20° de latitud N las oscilaciones térmicas anuales pueden ser de unos 5°-7°, y aún son más amplias a mayor altitud. Las temperaturas medias se sitúan en niveles bajos alrededor de los 25° (22° a 26°), con unos meses más fríos que otros. La época seca coincide con el período más fresco y las lluvias se producen en el verano.

La vegetación zonal en Cervera debía corresponder a selvas tropicales deciduas de tipo más bien seco (deducción extraída del tamaño preferentemente microfilo de los limbos foliares), con medias pluviométricas que podrían oscilar entre los 800 y los 1200 mm. Pudieron existir niveles, generalmente a baja altitud, con posibles condiciones de aridez (menos de 500 mm de lluvias anuales), donde aparecen macrorrestos que pueden pertenecer a asociaciones arbustivas y arbóreas de tipo espinar, con predominio de las *Caesalpiniaceae*, *Mimosaceae*, *Rhamnaceae*, etc. En estas selvas tropicales deciduas actuales son frecuentes géneros de las familias *Bombacaceae*, *Caesalpiniaceae*, *Flacourtiaceae*, *Mimosaceae*, *Myrtaceae*, *Rutaceae*, *Sapindaceae*, *Simaroubaceae*, etc., que están bien representadas en la macroflora de Cervera (Rzedowski, 1978; Castillo-Campos, 1991; Zamudio *et al.*, 1992).

En la actualidad, en las regiones tropicales de Centroamérica, islas del Caribe, Península de Arabia (Yemen, Omán, etc.), cerca de las costas existen zonas de baja altitud a las que siguen rápidas elevaciones hacia el interior. Los vientos húmedos, de procedencia marina, pueden atravesar las tierras bajas sin apenas producir precipitaciones; pero al entrar en contacto con las vertientes montañosas ascienden y se enfrían, formando masas de nubes que ocasionan lluvias a partir de una determinada altitud, paliando los efectos de la larga estación seca (Kassas, 1957; Rzedowski, 1978; Walter, 1976).

La vegetación de esta franja húmeda corresponde a un bosque perennifolio con abundancia de *Lauraceae* y otras familias con hojas pequeñas, laurófilas, coriáceas y lustrosas, y está condicionada por la humedad y las temperaturas medias. Podría tra-

tarse de bosques de características parecidas a los “paratropical rain forest” o “submontane rain forest”, teniendo en cuenta los porcentajes de hojas con margen entero y el tamaño de los limbos foliares (Wolfe, 1979). Según las zonas, estos pisos pueden comenzar a partir de los 500 m de altitud, e incluso de los 1000 m. En este nivel se acumulan Lauraceae, Moraceae, Myrtaceae, Celastraceae, etc., y por encima se sitúa un piso montano más fresco, con humedad similar o algo inferior, donde se encontrarían *Engelhardtia*, *Ilex*, *Juglans*, Lauraceae, *Celtis*, *Pinus*, *Podocarpus*, *Quercus*, etc.

2.1) Cuenca del Caribe y Sur del golfo de Méjico

En la cuenca del Caribe y golfo de Méjico (Norte de Venezuela, Centroamérica, Sureste de Méjico, etc.) existen comunidades parecidas a las del Oligoceno de Cervera. En las zonas bajas, cerca de las costas, aparecen formaciones de tipo espinar, de carácter xerófilo, con árboles pequeños y arbustos espinosos en donde se integran las familias: Cactaceae (*Cereus*, *Opuntia*, *Pereskia*, etc.), Mimosaceae (*Acacia*, *Calliandra*, *Mimosa*, *Prosopis*, etc.), Caesalpiniaceae (*Caesalpinia*, *Cassia*, etc.), Sapotaceae (*Bumelia*), Rhamnaceae, etc. Las selvas tropicales deciduas se extienden por amplias áreas, más o menos degradadas, siendo sus componentes principales: Bombacaceae (*Bombax*, *Pachira*, etc.), Caesalpiniaceae, Mimosaceae, Flacourtiaceae (*Casearia*, *Xylosma*, etc.), Sapotaceae (*Bumelia*, *Sideroxylon*, etc.), Palmaceae, Rhamnaceae, Rubiaceae (*Coutarea*, *Guettarda*, etc), Sapindaceae (*Paullinia*, *Sapindus*, etc.) (Adans, 1972; Rzedowski, 1978; Zamudio *et al.*, 1992; Castillo-Campos, 1991).

Sobre estos niveles pueden encontrarse, dado que las lluvias son más frecuentes, a altitudes variables (generalmente 400-1000 m), selvas perennifolias en las faldas de las cadenas montañosas; en este piso abundan Lauraceae (*Aniba*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Persea*, *Phoebe*, etc.), Moraceae (*Dorstenia*, *Ficus*, etc.), Myrtaceae (*Eugenia*, *Myrcia*, etc.), Palmaceae, etc. Por encima se encuentran los bosques altos, a más de 1000 m, denominados selvas templadas o bosques frescos, donde se localizan Lauraceae, *Podocarpus*, *Pinus*, *Ilex*, *Juglans*, *Myrica*, *Quercus*, *Rhus*, *Viburnum*, etc. (Zamudio *et al.*, 1992, Castillo-Campos, 1991).

En la isla Margarita (Hoyos, 1985), a una latitud de 11° N aparece una vegetación xerofítica en las zonas costeras y cerros bajos, con escasas lluvias (250 mm de media anual). Aquí, se desarrollan comunidades de arbustos espinosos (Cactaceae, Mimosaceae, Rhamnaceae, etc.) seguidas de bosques deciduos que alcanzan hasta una altitud de unos 550 m, donde se integran numerosos taxones entre los que destacan Caesalpiniaceae, Bignoniaceae, Mimosaceae, Sapindaceae, Sapotaceae, etc. A partir de esta altura, en las zonas orientadas hacia el NE, debido al aumento de las lluvias aparece el piso húmedo, con precipitaciones de hasta 1000 mm. Prevalcen vientos del NE, que al entrar en contacto con las pequeñas elevaciones (altura máxima 910 m) forman bancos de nubes acreciendo la humedad ambiental. A estas bajas latitudes alternan aún dos períodos lluviosos con dos secos, uno de ellos principal y el otro dependiente de la importancia y desarrollo de aquél. En el bosque húmedo se concentran las formas necesitadas de mayor humedad, entre las que destacan Lauraceae (*Beilschmiedia*, *Nectandra*, etc.), *Ilex*, *Maytenus*, Myrtaceae (*Eugenia*, *Myrcia*, *Myrcianthes*, etc), *Ficus*, *Rapanea*, etc.

En Venezuela (Steyermark y Huber, 1978), a latitudes de unos 10° N, las principales formaciones vegetales son:

1) Selvas xerofíticas, con espinares que se presentan en las cercanías de las costas, con pocas precipitaciones (entre 200-500 mm). Las temperaturas medias alcanzan los 25°. Abundan Cactaceae, Mimosaceae, *Bumelia*, etc. En zonas secas del interior aparecen los chaparrales, donde predominan *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Curatella americana* L., *Bowditchia* y *Byrsonima crassifolia* (L.) H.B.K.

2) Selvas deciduas, que constituyen aproximadamente los 2/3 de las selvas venezolanas, donde predominan Bombacaceae (*Bombacopsis*, *Ceiba*, etc.), Meliaceae, Mimosaceae, Sapindaceae, Sapotaceae, etc. Suelen alcanzar hasta una altitud de unos 800-1000 m. Las medias de pluviosidad se sitúan en torno a los 800-1400 mm, con medias térmicas del orden de los 21°- 22°. La estación lluviosa comprende los meses de abril a octubre.

3) Selvas húmedas, situadas sobre el nivel anterior, con un bosque semiperennifolio de transición y selvas perennifolias originadas por las lluvias orogénicas producidas por los alisios al contactar con las faldas de los Andes, con precipitaciones superiores a los 1500 mm y medias térmicas alrededor de los 17°. Aquí son frecuentes Palmaceae, Caesalpiniaceae, Crisobalanaceae, Lauraceae, Rubiaceae, Moraceae, Myrtaceae, etc.

4) Selvas templadas, con lluvias frecuentes, dispuestas sobre el nivel anterior. Alcanzan hasta los 3100 m de altitud. Las temperaturas medias son frescas, inferiores a los 16°, llegando a los 7°-8° en los límites del bosque. Son frecuentes los helechos arbóreos (*Alsophylla*), *Podocarpus*, Lauraceae, Myrtaceae, *Myrica*, *Ilex*, *Rhus juglandifolia* Will. [= *Toxicodendron striatum* (R. & P.) Ktze.], etc.

Este modelo de vegetación se parece al que existió en Cervera, aunque en conjunto se aprecian condiciones más claramente tropicales que en el Oligoceno catalán, ya que parece corresponderse más con los climas tropicales actuales situados en latitudes más altas, alrededor de los 20° de latitud N.

Un modelo muy parecido al del Oligoceno de Cervera, por la presencia de abundantes especies de *Quercus* y de elementos propios de bosques tropicales deciduos, aunque Lauraceae sea menos frecuente, se da en Xalapa (Estado de Veracruz, Méjico), en las estribaciones orientales del Cofre de Perote, cerca de la costa del mar Caribe (entre 19° y 20° de latitud N) (Castillo-Campos, 1991). La vegetación se dispone como sigue:

1) Selva baja caducifolia, hasta los 900 m. Los árboles pierden las hojas durante unos 6 meses, y las recuperan en la época lluviosa. Temperaturas medias de 22° o más. En el estrato arbóreo abundan *Ceiba aesculifolia* (H.B.K.) Brit & Baker, *Bursera simaruba* Sarg., Gard. & For., *Acacia pennatula* (Schlech. & Cham.) Benth., *Wimmeria pubescens* Radlk., etc.; en el arbustivo, *Acacia cornigera* (L.) Willd., *Pisonia aculeata* L., *Celtis iguanaceae* (Jacq.) Sarg., *Diospyros*, etc.

2) Encinar: situado por encima de las selvas deciduas, con un clima semicálido-cálido húmedo y medias térmicas de unos 20°. Abundan diversas especies de *Quercus* (*Quercus xalapensis* Humb.&Bonp., *Quercus acutifolia* Humb.&Bonp., *Quercus laurina* Humb.&Bonp., etc.) asociadas a *Carpinus caroliniana* Walt., *Clethra mexicana* D.C., *Liquidambar macrophylla* Oerst, *Ostrya virginiana* (Mill.) Koch, *Rhamnus*, *Nectandra*, etc.

3) Hasta los 1600 m se da el bosque mesófilo de montaña o caducifolio, con temperaturas medias de 18° y unos 1500 mm anuales de lluvia. Aquí los árboles son perennifolios y caducifolios; estos últimos pierden el follaje durante los meses más fríos. Destacan las especies: *Pinus pseudoestrobis* Lindl., *Ilex tolucana* Hemsl., *Clethra mexicana* D.C., *Carpinus caroliniana* Walt., *Liquidambar macrophylla* Oerst., *Ostrya virginiana* (Mill.) Koch, *Eugenia xalapensis* (H.B.K.) D.C., *Platanus*, *Nectandra*, *Rhamnus*, *Myrica*, *Smilax*, etc. (Castillo-Campos, 1991).

En el estado de Querétaro, en el centro de Méjico, hacia los 20°-22° de latitud N y entre los 300-1100 m de altitud, se encuentra el bosque tropical caducifolio (Zamudio *et al.*, 1992). La precipitación media anual oscila entre los 500-1100 mm, las precipitaciones se concentran (90%) de junio a octubre, y las temperaturas medias anuales se sitúan en torno a 22°. Predominan: *Acacia*, *Bombax*, *Bursera*, *Caesalpinia*, *Ficus*, *Mimosa*, *Pisonia*, *Zanthoxylon*, etc. Por encima de los 1000 m está el bosque de *Quercus* (*Quercus laurina* Humb. & Bonp., *Quercus mexicana* Humb. & Bonp., *Quercus crassifolia* Humb. & Bonp., etc.). En cotas superiores (2000 m) aparece el bosque mesófilo de montaña, con *Ostrya virginiana* (Mill.) Koch, *Liquidambar styraciflua* Oerst., *Carpinus caroliniana* Walt., *Ilex*, *Quercus*, *Ulmus*, *Clethra*, *Myrica*, *Ocotea*, *Persea*, *Rhamnus*, *Smilax*, etc., y en niveles de mayor altitud los bosques de Coníferas con diversas especies de *Pinus*. Los bosques xerófilos se encuentran a baja altitud, generalmente, con precipitaciones anuales comprendidas entre los 350-650 mm, 4 ó 5 meses lluviosos y temperaturas medias anuales del orden de los 20°-22°. En este bosque abundan: *Acacia*, *Bahuinia*, *Bursera*, *Calliandra*, *Mimosa*, etc.

En Huasteca, E de Méjico, Puig (1976) señala la existencia de bosques caducifolios tropicales a baja y media altitud, sin sobrepasar los 1400 m de altitud, formados por un estrato arbóreo de 8-12 m (extremos entre 4-15 m), un estrato arbustivo y un estrato herbáceo discontinuo. Aquí no hay ninguna especie verdaderamente dominante. En esta zona la estación seca puede durar de 4 a 7 meses, período en el que la mayoría de árboles se desprenden de las hojas. La pluviosidad anual está comprendida entre los 800-1500 mm. Estas selvas se extienden por la costa del Pacífico (Chiapas, Sinaloa, etc.) y de manera discontinua por la costa atlántica (N de Yucatán, Veracruz, Huasteca). Se citan como frecuentes: *Acacia*, *Bombax*, *Bursera*, *Caesalpinia*, *Ceiba*, *Paullinia*, *Serjania*, etc.

En las grandes islas de las Antillas (Cuba, La Española, Jamaica, etc.), entre los paralelos comprendidos entre los 17° a 23° latitud N que presentan zonas llanas cerca del mar y hacia el interior elevaciones que pueden superar los 2000 m, se encuentra un ejemplo de estos tipos de vegetación. En esas islas se desarrollan zonas secas con pocas lluvias donde aparecen bosques espinosos; regiones donde se deja sentir los efectos de la estación seca de varios meses de duración, con selvas deciduas que pierden gran parte de sus componentes el follaje en el período sin precipitaciones, en donde abundan los géneros *Acacia*, *Bombax*, *Calliandra*, *Cassia*, *Caesalpinia*, *Dodonea*, *Mimosa*, *Murraya*, *Prosopis*, *Paullinia*, *Zizyphus*, etc. En zonas más húmedas, con lluvias más continuas durante el año por situarse a mayor altitud, aparecen selvas perennifolias, con frecuentes Lauraceae (*Nectandra*, *Ocotea*, *Persea*, *Phoebe*, etc.), Moraceae, *Smilax*, Myrtaceae, etc. En los pisos más altos aparecen *Celtis*, *Ilex*, *Juglans*, *Myrica*, *Pinus*, *Viburnum*, etc. (Marie-Victorin et Lion, 1942-1944, 1956; Adans, 1972).

2.2) India, Sureste de Asia y Australia

En el Sureste de Asia se dan asociaciones vegetales comparables a las que pudieron existir en Cervera durante el Oligoceno, pues en ellas abundan las especies que se pueden considerar descendientes filéticos de las presentes en esta cuenca. Tanto en las regiones costeras de Indochina, como en zonas comprendidas entre las estribaciones del Himalaya y las costas del Índico, la disposición de la vegetación y su composición pueden ser indicativas de la flora de Cervera.

En la India, en latitudes comprendidas entre los 15° a 25°, más o menos, la vegetación zonal se corresponde principalmente con bosques deciduos monzónicos húmedos o secos, según el grado de precipitación anual y su distribución. Cuando la estación seca tiene una duración de entre 4 y 7 meses y la media de pluviosidad está comprendida entre 800-1500 mm, se instala una selva monzónica húmeda (Bidar: 860 mm de precipitación y aproximadamente 5 meses de sequía). Si la estación seca se prolonga entre 5 y 8 meses y las lluvias anuales se sitúan entre los 600-1200 mm, se origina un bosque monzónico seco (Jaipur: 610 mm de precipitación anual y aproximadamente 7 meses de sequía). La duración del período seco y la media de lluvias anual son factores de gran importancia ecológica y no pueden ser considerados independientemente (Walter, 1976).

En estos bosques se encuentran: *Caesalpiniaceae* (*Caesalpinia*, *Cassia*, etc.), *Anacardiaceae*, *Bombacaceae* (*Bombax*), *Flacourtiaceae* (*Flacourtia*, *Xilosma*, etc.), *Mimosaceae* (*Acacia*, *Mimosa*, etc.), *Rhamnaceae* (*Paliurus*, *Rhamnus* y *Zizyphus*), *Rutaceae* (*Murraya*, *Zanthoxylon*, etc.), *Simaroubaceae* (*Ailanthus*, etc.), *Sapindaceae* (*Dodonea*, *Sapindus*, etc.), *Sterculia*, *Sapotaceae*, etc. (Legris, 1963).

Champion (1936) señala que a lo largo de los ríos de las regiones tropicales de la India, la vegetación puede ser predominantemente decidua; aquí se incluye el género típicamente arctoterciario *Salix*.

Por el elevado porcentaje de hojas y especies que presentan el margen entero, la vegetación de la cuenca de Cervera (76%) se correspondería con los "tropical rain forest" o "paratropical rain forest" (Wolfe, 1979), que se extienden por el E de Asia (Birmania, Indochina, Filipinas, etc.), en niveles bajos y medios con humedad suficiente, para los que se señalan unas temperaturas medias de 25° o más ("tropical rain forest") y entre 20°-25° ("paratropical rain forest"). Las familias destacadas y características de estos bosques son también las más abundantes en esta cuenca, presentando la macroflora de Cervera taxones con hojas de tamaños mucho menores y abundancia de Leguminosas (comunes en la vegetación seca tropical). El alto porcentaje de hojas con margen entero y los tamaños pequeños de los limbos foliares son características de la vegetación tropical con estaciones secas (Rzedowski y McVaugh, 1966).

En las vertientes montañosas más o menos cercanas a las costas de la India, Indochina y Sureste de China, entre 500-1000 m las precipitaciones aumentan (2000 mm o más) y se dan las condiciones de humedad necesarias para compensar la estación seca. Aquí predominan los bosques de hoja perenne y asociaciones vegetales con características de laurisilvas (hojas laurófilas pequeñas, ovalado-alargadas, coriáceas y lustrosas), donde abundan *Lauraceae* (*Cinnamomum*, *Lindera*, *Litsea*, *Machillus*, etc.), *Moraceae* (*Ficus*, *Morus*, etc.), *Myrtaceae* (*Eugenia*, etc.), *Magnoliaceae*, etc. En niveles superiores, por encima de los 1000 m, aparecen *Engelhardtia*, *Juglans*, *Acer*, *Celtis*, *Platycarya*, *Lauraceae*, etc. (Wang, 1961).

En las regiones costeras del Este de Asia, conforme se asciende de latitud, a los bosques tropicales suceden insensiblemente otros de tipo subtropical, por disminución de las formas tropicales y aumento de las templadas (sobre todo a altitudes medias y altas), siendo cada vez más frecuentes los géneros caducifolios adaptados a una estación fría de mayor duración (*Acer*, *Betula*, *Castanea*, *Carpinus*, *Fagus*, *Juglans*, *Tilia*, *Ulmus*, *Zelkova*, etc.) (Wang, 1961).

A latitudes superiores, los bosques pasan a templado-cálidos, extendiéndose más las especies templadas y desapareciendo o escaseando progresivamente las formas tropicales, que sólo persisten en las zonas cálidas a baja altitud y en lugares resguardados donde han podido preservarse (Wang, 1961; Wolfe, 1979; Walter, 1976).

En el NE de Australia, Webb (1959) señala hacia los 20° de latitud S la existencia de subformaciones compuestas por bosques semiperennes y deciduos dentro de la vegetación tropical. A pesar de las diferencias, destacamos como más parecidas a la vegetación que existía en el piso inferior de Cervera: A) Bosques "semi-evergreen vine thicket" (SEVT), con porcentajes entre 65-75% de especies con margen entero y hasta un 80% de especies microfilas; se caracterizan por tener un estrato arbóreo entre 4,5-9 m con mezcla de especies perennes, con semiperennes y perennes emergentes que forman un estrato entre 9-18 m de altura y, sobresaliendo sobre ellas, Bombacaceae. B) Bosques "deciduous vine thicket" (DVT), con porcentajes de hasta el 85% de especies de hojas con margen entero y hasta un 60% de especies microfilas, con un estrato arbóreo discontinuo de 4,5-9 m. Prácticamente, todos los emergentes son deciduos y muchas especies del piso inferior son deciduas o semiperennes. Aquí son comunes las Bombacaceae de gruesos troncos.

Estos bosques se consideran equivalentes a bosques próximos, a su vez, a los "dry evergreen thicket" y a los "deciduous seasonal forest" de América tropical.

Analizados estos modelos, apreciamos que la macroflora de Cervera presenta mayor similitud, por su composición, características y disposición, con la vegetación existente hoy en día en las zonas situadas alrededor de los 20° de latitud N, con un clima de tipo tropical caracterizado por la existencia de una estación seca de cierta duración (5-8 meses), seguida de una estación húmeda con abundantes precipitaciones concentradas en varios meses lluviosos. Tal como sucede en diversas zonas de estas latitudes, se daban las condiciones para la presencia de niveles húmedos a mayor altitud donde se instalan bosques perennifolios "paratropical rain forest" o "submontano rain forest". Especialmente se observa parecido con la vegetación actual de las cercanías de las costas de Centroamérica, Sureste de Méjico, India y Sureste de Asia.

DATOS PALEOCLIMÁTICOS OBTENIDOS DE LA FLORA DE CERVERA

Teniendo en cuenta la información paleoecológica proporcionada por la macroflora de Cervera, y una vez determinado el posible modelo de vegetación existente, utilizaremos los resultados conseguidos a fin de obtener los datos necesarios para intentar determinar las condiciones climáticas de la cuenca durante el Oligoceno inferior (Rupeliense).

La región estaba cubierta por una vegetación rica y variada, compuesta por gran diversidad de taxones, circunstancia obviamente indicativa de unas condiciones favorables para el desarrollo la vida vegetal. La presencia de una gran mayoría de formas

tropicales revela un clima de altas temperaturas, sin grandes cambios estacionales. El grado de humedad variaba mucho localmente, circunstancia advertida por la posible existencia de zonas semiáridas en la cuenca, no lejos de niveles con humedad suficiente y constante.

El estudio fisonómico de los limbos foliares nos suministra datos para tratar de determinar las condiciones climáticas existentes en la cuenca. El porcentaje de especies que presentan el margen entero en relación a las que presentan el borde dentado, es un dato que se considera válido para determinar las temperaturas medias existentes en los bosques actuales y en los terciarios (Wolfe, 1971, 1978 y 1979). Aproximadamente, un 76% de las especies encontradas presentan el margen entero; este dato permite situar la flora de Cervera en un clima de tipo tropical con medias térmicas anuales de alrededor de 25°, correspondientes a bosques de tipo tropical ("tropical rain forest" o "paratropical rain forest") (Wolfe, 1971 y 1979).

La vegetación que correspondería al clima general o macroclima de la cuenca sería la situada en niveles de baja altitud, no influidos o determinados por la humedad local del lago; sería, en suma, la que de manera natural estaría en equilibrio con las

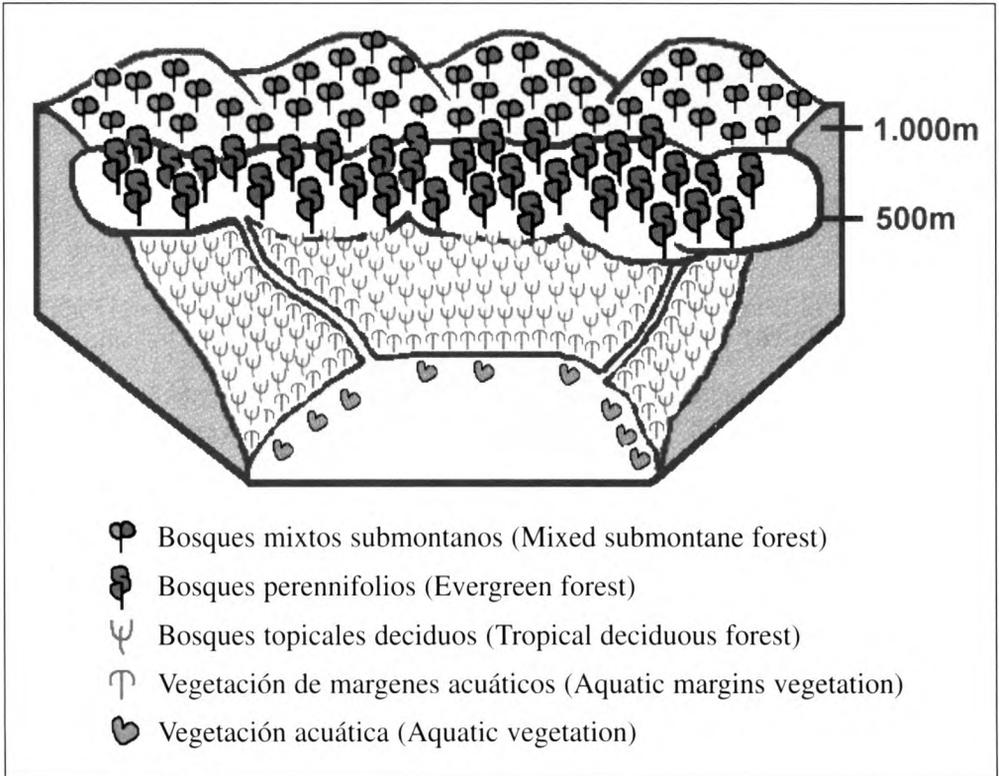


Fig. 2. Posible disposición de la vegetación en la cuenca de Cervera durante el Oligoceno inferior (Rupeliense).
Fig. 2. Possible distribution of the vegetation in the basin of Cervera during the early Oligocene (Rupelien).

condiciones climáticas generales de la región. Las asociaciones de microfósiles encontradas proceden de los diversos pisos de vegetación existentes en la cuenca; su conjunto global se sitúa en un clima con medias anuales próximas a los 25°, lo que puede significar que en los niveles inferiores las temperaturas podían ser superiores.

La vegetación zonal correspondiente a la cuenca en sus niveles inferiores, si tenemos en cuenta los datos paleoecológicos obtenidos, se identifica con bosques tropicales deciduos que pierden el follaje en la estación seca durante un período de 4 meses o más. Probablemente, las condiciones ambientales evolucionaban hacia un mayor predominio de la estación seca, si consideramos que los tamaños medios de los limbos foliares de Cervera son mayoritariamente microfilos, señal de que la aridez ya comenzaba a ser importante. Esta comunidad vegetal se extendería por los alrededores del lago hasta una altitud variable; a partir de 500 m las condiciones ambientales cambiarían localmente. La selva decidua, por su composición en especies y los reducidos tamaños de las hojas, encaja aceptablemente con las denominadas selvas monzónicas secas. Y comparando el clima actual de las distintas áreas geográficas que presentan ese tipo de bosque (India, cuenca del Caribe, etc.), las condiciones bajo las cuales se habría desarrollado la flora de Cervera podrían resumirse como sigue:

Temperaturas medias anuales altas, comprendidas entre 22° a 26°, en los niveles inferiores, disminuyendo conforme aumenta la altitud.

Existencia de estaciones secas superiores a 4 meses (media de 5-8), con lluvias zenitales concentradas durante el verano y precipitaciones ocasionalmente de carácter torrencial. La media pluviométrica anual podría ser del orden de 600 a 1200 mm.

A niveles medios, por encima de los 500 m, se situarían las selvas húmedas perennifolias, bajo condiciones ambientales diferentes de las de los bosques tropicales deciduos, sobre todo en cuanto a humedad. La presencia de este conjunto vegetal necesitado de un elevado grado de humedad cerca de comunidades que se desarrollan en un ambiente seco, incluso árido o semiárido, ocurre actualmente en muchas regiones con clima tropical (cuenca del Caribe, costas del mar Rojo, S de Arabia, etc.). Los vientos húmedos de procedencia marina al contactar con los relieves ascienden y se forman nubes que producen abundantes lluvias que favorecen la creación de franjas húmedas a partir de una determinada altitud, paliando los efectos de la prolongada estación seca. Las temperaturas medias en dicho nivel se situarían en torno a los 20°, con humedad suficiente a lo largo de todo el año. En altitudes superiores decrecen las temperaturas y, generalmente, la humedad. Esta circunstancia explicaría la presencia de importantes selvas perennifolias por encima de bosques tropicales caducifolios. Por otra parte, las selvas perennifolias son frecuentes en nuestros días en las vertientes montañosas cercanas a las costas por la influencia de vientos húmedos periódicos, como los alisios o monzones en las regiones tropicales.

En resumen, el clima general en la cuenca de Cervera, a baja altitud, era de tipo tropical, con una estación húmeda durante los meses más cálidos, en los que se concentrarían las lluvias, ocasionalmente torrenciales, y una estación seca bastante prolongada (entre 5 y 8 meses). La precipitación media anual se situaría entre los 600-1200 mm, necesaria para el mantenimiento del bosque tropical caducifolio existente. Las temperaturas medias anuales se situarían en torno a los 25° (22°-26°). Ya existiría una pequeña diferencia estacional de varios grados entre los meses más cálidos y los más fríos.

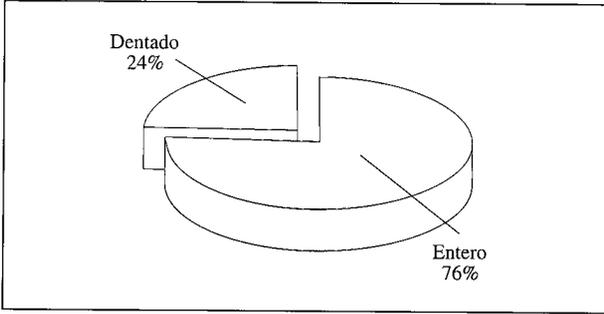


Fig. 3. Porcentajes de especies con margen entero y dentado de la macroflora de Cervera.

Fig. 3. Percentage of species that have entire or nonentire margins leaves.

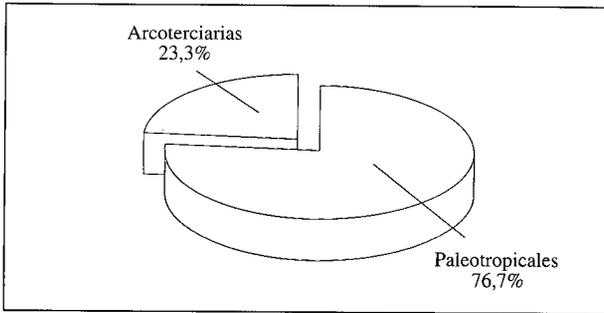


Fig. 4. Porcentajes de familias paleotropicales y arctoterciarias.

Fig. 4. Percentage of palaeotropical and arctotertiary families.

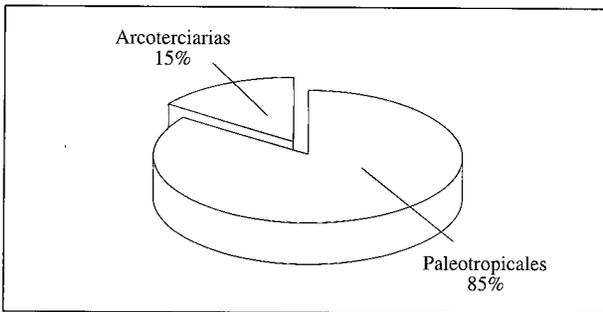


Fig. 5. Porcentajes de géneros paleotropicales y arctoterciarias.

Fig. 5. Percentage of palaeotropical and arctotertiary genus.

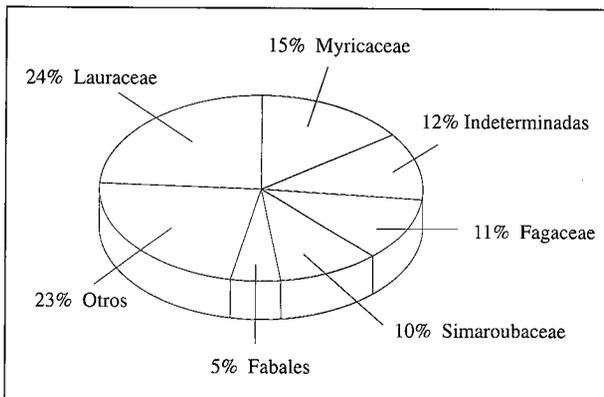


Fig. 6. Porcentajes de los principales grupos taxonómicos de la macroflora de Cervera.

Fig. 6. Percentage of the main taxonomic group of the macroflora of Cervera.

CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES

Estudiados los ejemplares de la colección "Martí Madern" depositados en el Museu Comarcal de Cervera y en el del Museu de Geologia de Barcelona (Sanz de Siria, 1992 y 1996), las consideraciones más importantes que podemos señalar sobre la macroflora oligocena de Cervera, son las siguientes:

1) Los datos obtenidos mediante el estudio de los conjuntos fósiles hallados, el análisis de las características de los limbos foliares y la biometría de los ejemplares, reafirman el carácter tropical de esta macroflora, la mayoría de cuyos taxones tienen sus actuales descendientes filéticos repartidos por las zonas intertropicales del planeta. Como quiera que se extienden por regiones próximas a los trópicos, y por comparación con la vegetación actual, la flora de Cervera podría situarse en nuestros días en las proximidades de los 20° de latitud N.

2) Los macrorrestos y taxones de tipo paleotropical constituyen la mayor parte de la macroflora. Se aprecia la existencia de formas arctoterciarias de tipo mesófilo en pequeña proporción, con escasos restos y pocos géneros (*Celtis*, *Crataegus*, *Engelhardtia*, *Juglans*, *Myrica*, *Quercus*, *Salix* y *Ulmus*), con un número inferior al hallado en el Eoceno del Sudeste de Estados Unidos, donde se han identificado 14 géneros arborescentes templados (*Abies*, *Alnus*, *Betula*, *Carya*, *Castanea*, *Celtis*, *Fagus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Liriodendron*, *Myrica*, *Nyssa*, *Tilia* y *Ulmus*) (Graham, 1973). Se aprecia una penetración de taxones de tipo templado similar a la señalada por los análisis de polenes del Mioceno medio de Chiapas (Méjico), con la presencia de 10 géneros (*Abies*, *Picea*, *Alnus*, *Celtis*, *Fagus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Myrica*, *Populus* y *Ulmus*) (Graham, 1973).

3) Los elevados porcentajes de macrorrestos foliares encontrados con el margen entero (76%) indican la existencia de un clima cálido de tipo tropical. Estudios realizados (Dolph & Dilcher, 1979) señalan que un 50% de hojas con el borde entero indican unas temperaturas medias anuales de 17° y que cada aumento de un 3% en el porcentaje significa la subida en un grado de las medias térmicas; a un 76% de limbos de margen entero le correspondería una temperatura media de unos 25°. Otros estudios indican que porcentajes de hojas enteras del orden del 75% corresponden a temperaturas medias anuales del orden de los 25° (Wolfe, 1979).

4) Se incrementa el número de macrorrestos y de especies de Leguminosas conocido hasta ahora en la cuenca. *Mimosa ilderdensis*, de nueva creación, parecida a formas del Burdigaliense inferior de Martorell (Sanz de Siria, 1981), con folíolos reducidos, al igual que otras especies de la cuenca señala la existencia de una vegetación adaptada a un medio seco.

Aumenta también el número de taxones que pueden formar parte de bosques tropicales deciduos (*Ailanthus*, *Bombax*, *Caesalpiniaceae*, *Mimosaceae*, *Casearia*, *Paullinia*, *Rutaceae*, *Sapindus*, *Sapotacites*, etc.). Ello permite señalar que en la cuenca abundan los bosques de ese tipo y constituían la vegetación zonal adaptada a las condiciones climáticas generales de la región.

5) Disminuye la importancia relativa de las Fagaceae después del estudio de la colección del Museo Comarcal de Cervera. Están representadas por varias especies de *Quercus*, con características parecidas a las que actualmente pueblan los niveles mesófilos de las regiones tropicales y subtropicales (*Quercus phellos* L., *Quercus laurina* H. & B., etc.) Probablemente debían ser frecuentes en las zonas altas de los bosques perennifolios, o en pisos superiores; no obstante, el reducido número de macrorrestos que hemos encontrado en la colección del Museo de Cervera cuestiona la importancia que hasta la fecha habíamos atribuido a este grupo (Sanz de Siria, 1992).

6) El modelo de vegetación que se extendería por las cercanías de la zona lacustre oligocena de Cervera se asemeja al presente en nuestros días en algunas regiones de altas latitudes tropicales, aproximadamente hacia los 20° de latitud N. El mayor parecido se da con floras actuales del Sureste asiático y cuenca del Caribe.

7) Los principales ecosistemas que hemos encontrado en la cuenca de Cervera son:

a) Lacustre. Con abundantes plantas acuáticas, de las que se han localizado las especies hidrófitas, *Nymphaea*, *Potamogeton*, *Typha*, etc. que se pueden desarrollar bajo condiciones tropicales.

b) Ripícola. Con suelos encharcados o húmedos y plantas higrófitas de ribera, entre ellas: *Acrostichum*, *Goniopteris*, *Sabal*, *Phragmites*, *Salix*, *Callistemophyllum*, etc.

c) Bosques deciduos. Constituyen la vegetación zonal, extendida por amplias áreas a baja altitud, con elevadas temperaturas y déficit hídrico debido a una estación larga carente de lluvias. Son selvas tropicales monzónicas, probablemente secas en razón el pequeño tamaño de los limbos foliares, con *Bombax*, *Bumelia*, Caesalpiniaceae, Flacourtiaceae, Mimosaceae, Rutaceae, *Paullinia*, *Sapindus*, Simaroubaceae, etc.

d) Sobre estas selvas, por encima de los 500 m, existiría ya la humedad necesaria para la instalación de selvas perennifolias que evocan a laurisilvas por la forma y el tamaño de las hojas. Por encima de los 800-1000 m comenzarían los bosques frescos submontanos y montanos hasta los límites del bosque.

8) El modelo de vegetación que se extendería por las proximidades de la cuenca lacustre sería de características parecidas a los que encontramos en las zonas de alta latitud de las regiones intertropicales, donde existe una estación seca prolongada y las temperaturas medias se sitúan alrededor de los 25°.

Se aprecia similitud, en cuanto a la composición y distribución de la vegetación, con determinadas zonas del Sureste de Méjico (18°-20° latitud N), donde los pisos inferiores están ocupados por selvas tropicales deciduas con especies parecidas a las que se encuentran en Cervera (hasta los 800 m); sobre este nivel aparecen pisos más húmedos, con Lauraceae, Myrtaceae, *Quercus*, etc. (hasta los 2000 m) y, por encima, vegetación mesoterma con *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Liquidambar*, *Quercus*, *Pinus*, etc. (Schnell, 1987). Tienen parecido con la vegetación del N de la India y del Nepal, con bosques monzónicos en los niveles inferiores y niveles con mayor humedad en pisos superiores (Lauraceae, *Cinnamomum*, *Lindera*, *Litsea*, *Machilus*, etc.), *Ficus*, Myrtaceae, *Rhamnus*, *Rhus*, etc. Bosques tipo "Oak-laurel" hacia los 2000 m, con *Litsea*, *Machilus*, diversas especies de *Quercus*, *Lithocarpus*, *Rhododendron*, etc. (Champion, 1936; Legris, 1973).

9) El clima general en la cuenca de Cervera debía ser de tipo tropical, similar a los actuales de las proximidades de los trópicos (alrededor de los 20° latitud N). Presentaría una estación seca prolongada, de 5 a 8 meses, y una media de pluviosidad que podía estar comprendida entre 800-1200 mm, en los niveles inferiores, aumentando la humedad con la altura. El grueso de las lluvias, ocasionalmente torrenciales, se produciría durante la estación húmeda, que correspondería a la época más calurosa (lluvias zenitales). Las temperaturas medias se debían situar en torno a los 25° (22° a 26°). Las variaciones diarias de las temperaturas serían todavía superiores a las anuales, carácter indicativo de que aún prevalecerían las condiciones tropicales. No obstante, las diferencias estacionales ya debían comenzar a notarse.

10) La flora de Cervera presenta gran similitud con las del Sudeste de Francia (Aix-en-Provence), datadas como pertenecientes al Oligoceno-Mioceno. Muchas de las especies allí citadas (Saporta, 1863 y 1889) se han encontrado en Cervera. En la cuenca catalana, de mayor antigüedad, no son tan abundantes como en aquella las especies de tipo templado arctoterciarias, circunstancia que obedece a que al finalizar el Oligoceno se había alcanzado una mayor penetración de estos taxones, como consecuencia de la existencia de unas condiciones menos favorables para las floras paleotropicales, posiblemente debido a la disminución general de las temperaturas. La vegetación hallada en el Sur de Francia tiene unas características más claramente de tipo subtropical que la española.

Las floras de Europa central (Alemania, Checoslovaquia, Hungría, Rumanía, Suiza, etc.) pertenecientes al Eoceno superior, Oligoceno inferior y Oligoceno-Mioceno (Fisher, 1950; Knobloch, 1967, 1969; Andreánsky, 1966; Hably, 1982, 1985, 1989, 1991 y 1994; Petrescu & Givulescu, 1986 y 1987), señalan la presencia de floras de características similares en el Eoceno superior y Oligoceno inferior, con preponderancia de elementos paleotropicales y abundancia de Lauraceae y unas condiciones paleoclimáticas de tipo tropical o subtropical. En cuanto a las floras del Oligoceno superior y del Oligoceno-Mioceno, los porcentajes de elementos arctoterciarios de carácter templado aumentan y son superiores a los encontrados en Cervera, con un componente de Lauraceae importante. Las condiciones paleoclimáticas son de tipo subtropical.

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi agradecimiento al Sr. Lluís Sanfeliu, Catedrático de Ciencias Naturales del I. B. de Cervera, por sus gestiones para posibilitar la realización del trabajo. A los Dres. Julio Gómez-Alba y Jaume Gallemí, conservadores del Museu de Geologia de Barcelona, por la ayuda prestada para la realización del mismo, y al Dr. Àngel Romo, del Institut Botànic de l'Ajuntament de Barcelona, por las facilidades dadas para consultar los herbarios y biblioteca de dicho centro. Finalmente, doy las gracias a Eduardo Barrón, por su ayuda y sus consejos, y al Sr. Salvador Fructuoso, que ha realizado la Fig. 2.

BIBLIOGRAFÍA

- Adans, C. D. 1972. *Flowering plants of Jamaica. University of the West-Indies.* Mona, Jamaica.
- Anadón, P., Cabrera, L., Colldeforns, B. y Sáenz, A. 1989. Los sistemas lacustres del Eoceno superior y Oligoceno del sector oriental de la Cuenca del Ebro. *Acta Geológica Hispánica*, **24** (3-4): 205-220.
- Andreánszky, G. 1966. On the Upper Oligocene Flore of Hungary. Analysis at the site at the Wind Brickyard, Eger. *Studia Biol. Hung.*, **5**: 1-151.
- Arenes, J. et Depape, G. 1956. La flore burdigalienne des îles Baléares (Majorque). *Revue Gen. Bot.*, **63**: 347-390, 5 láms.
- Bataller, J. R. et Depape, G. 1950. Flore oligocène de Cervera (Catalogne). *An. Esc. Per. Agric. Barcelona*, **9**: 3-60, 3 láms.
- Beard, J. S. 1955. The cassification of tropical American vegetation-types. *Ecology*, **36**: 89-100.
- Bessedik, M. 1984. The early Aquitanian and upper Langhian-Lower Serravallian environments in the northwestern Mediterranean region. *Paléobiologie continentale*, **14** (2): 153-179.
- Brown, C. A. 1945. *Louisiana Trees and Shrubs.* Louisiana Forestry Commission. Bull. N° 1. H. Massey H. Anderson. Baton Rouge.
- Castillo-Campos, G. 1991. *Vegetación y flora del municipio de Xalapa, Veracruz.* Instituto de Ecología. Programa del hombre y la Biosfera.
- Ceballos, L. y Ortuño, F. 1976. *Estudio sobre la vegetación y flora forestal de las Canarias occidentales.* 2ª edic. 433 pp. Excmo. Cabildo Insular, Santa Cruz de Tenerife.
- Champion, H. G. 1936. A preliminary survey of the forest types of India and Burma. *Ind. For. Rec.* (n.s), **1**: 1-286.
- Cronquist, A. 1981. *An integred system of classification of flowering plants.* 1262 pp. Columbia University Press. New York.
- Depape, G. et Bataller, J. R. 1931. Note sur quelques plantes fossiles de la Catalogne. *Bull. Inst. Catal. Hist. Nat.*, **31** (7): 15 pp., 3 láms.
- Depape, G. et Brice, P. 1965. La flore oligocène de Cervera (Catalogne). Données complementaires. *Annls. Soc. Géol. Nord*, **85**: 111-117.

- Dilcher, D. D. 1973. A paleoclimatic interpretation of the Eocene Floras of Southeastern North America. In *Vegetation and Vegetation history of Northern Latin America*: 39-59. Elsevier Co. Edit., Amsterdam.
- Dolph, G. 1979. Variation in leaf margin with respect to climate in Costa Rica. *Torrey Bot. Club Bull.*, **105**: 104-109.
- Dolph, G. and Dilcher, D. 1979. Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate. *Paleontographica B*, **170** (4-6): 151-172.
- Dolph, G. and Dilcher, D. 1980. Variation in leaf size with respect to climate in the tropics of the Western Hemisphere. *Bull. Torrey Bot. Club*, **107** (2): 154-162.
- Fernández Marrón, M. T. 1971. Estudio paleoecológico y revisión sistemática de la flora fósil del Oligoceno español. *Publ. Fac. Cien. Univ. Compl. Madrid*, (A) **152**:1-77, 7 láms.
- Fernández Marrón, M. T. 1973a. Nuevas aportaciones a la sistemática y paleoecología de la flora oligocénica de Sarreal (Tarragona). *Estudios Geológicos*, **29**: 157-169. Madrid.
- Fernández Marrón, M. T. 1973b. Reconstrucción del paleoclima del yacimiento oligocénico de Sarreal (Tarragona), a través del estudio morfológico de los restos foliares. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Geol.)*, **71**: 237-242. Madrid.
- Fischer, E. 1950. *Pflanzenabdrücke aus dem alttertiär von Mosel bei Zwickau in Saschen*. 28 pp., 10 láms. Akademie Verlag, Berlín.
- Fliche, P. 1906. Note sur quelques végétaux tertiaires de la Catalogne. *Bull. Inst. Catal. Hist. Nat.*, **6** (8-9): 115-133, 1 lám.
- Fliche, P. 1908. Nouvelle note sur quelques végétaux tertiaires de la Catalogne. *Bull. Inst. Catal. Hist. Nat.*, **8** (7): 77-87.
- Goepfert, H. R. 1855. *Die Tertiäre von Schossnitz in Schlessien*. 52 pp., 26 láms. Gortitz.
- Graham, A. 1973. *Vegetation and vegetational history of northern latin America*. 393 pp. Ed. Elsevier.
- Hably, L. 1982. Egerian (Upper Oligocene) macroflora from Veröcemas (Hungary). *Act. Bot. Acad. Sci. Hung.*, **28** (1-2): 91-111.
- Hably, L. 1985. New data to the Eocene flora of Hungary. *Ann. Hist-Nat. Mus. Nat. Hungar.*, **77**: 25-33
- Hably, L. 1989. The Oligocene flora of Nagysáp. *Fragm. Min. Paleont.*, Budapest, **14**: 83-99.

- Hably, L. 1991. Notes on the Egerian stratotype flora at eger (Wing brickyard), Hungary, Upper Oligocene. *Ann. Hist-Nat. Mus. Nat. Hungar.*, **83**: 49-82.
- Hably, L. 1994. Egerian plant fossils from Pomáz, Hungary. *Fragm. Min. Paleont.*, **17**: 5-70.
- Heer, O. 1855-1859. *Flora Tertiaria Helvetiae. Die Tertiäre flora der Schweiz*. 3 vols., 604 pp., 156 láms. Anstal von Wurster & Co., Winterthur.
- Hickey, L. J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Amer. J. Bot.*, **60** (1): 17-33.
- Hickey, L. J. and Wolfe, J. A. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morfology. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **62**: 538-589.
- Hoyos, J. 1985. Flora de la isla Margarita (Venezuela). *Soc. Fund. La Salle*, **34**: 927 pp., 11 láms. Caracas.
- Kassas, M. 1957. On the ecology of the Red Sea coastal land. *Journ. Ecol.*, **45**(1): 187-203.
- Knobloch, E. 1967. Die florenabfolge im tchechoslowakischen Tertiär. *Abh. Zentr. Geol. Inst.*, **10**: 129-143.
- Knobloch, E. 1969. *Tertiäre Floren von Mähren*. 201 pp., 78 láms., 309 Abb. Morauké Musejni Spolek, Brno.
- Krasilov, V. A. 1975. *Paleoecology of terrestrial plants. Basic principles and techniques*. 276 pp. Israel Program scientific translations Jerusalem, John Willey & Sons., New York.
- Legris, P. 1963. La végétation de l'Inde: écologie et flore. Inst. Fra. Pondichéry, *Trav. Sect. Sci. Tech.*, **6**:1-596.
- Mai, D. H. 1991. Palaeofloristic changes in Europe and the confirmation of the Arctotertiary-Palaeotropical geofloral concept. *Rev. Palaeobot. Palyn.*, **68**: 29-36.
- Marie-Victorin et Léon. 1942, 1944 y 1956. Itinéraires botaniques dans l'île de Cuba. *Inst. Bot. Univ. Montreal*, **41**, **50**, **68**. Montreal.
- Mouton, J. A. 1976. La biométrie du limbe: mise au point de nos connaissances. *Bull. Soc. Bot. France*, **123** (3-4): 145-157.
- Petrescu, I. et Givulescu, R. 1986. Flore et végétation de la "Vallee du Jiu" (Bassin de Petrosani) Rumanie. *Rev. de Paléobiologie*, **5** (1): 109-116.

- Petrescu, I. et Givulescu, R. 1987. Considerations on the Eocene vegetation in the North-Western part of the basin of Transylvania. In: *The Eocene from the Transylvanian basin*: 59-70, 4 láms. Cluj-Napoca.
- Pittier, H. 1920. *Esbozo de las formaciones vegetales de Venezuela*. Caracas.
- Puig, H. 1976. Sur l'étage montagnard tropical au Mexique oriental. *C. R. Acad. Sci. Paris, (D)* 1976: 2861-2864.
- Raunkiaer, C. 1934. The use of leaf in biological plant geography. In: *The life forms of plants and statistical plant geography*: 368-378. Clarendon Press, London.
- Rzedowski, J. 1978. *La vegetación de México*. 432 pp. 356 figs. Edit. Limusa,
- Rzedowski, J. y McVaugh, R. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Michigan Univ. Herbarium Contr.* 9: 1-123.
- Sanz de Siria, A. 1981. La flora burdigaliense de los alrededores de Martorell (Barcelona). *Paleontologia i Evolució*, 16: 3-13, 1 lám. Sabadell.
- Sanz de Siria, A. 1985. Datos para el conocimiento de las floras miocénicas de Cataluña. *Paleontologia i Evolució*, 19: 166-177. Sabadell.
- Sanz de Siria, A. 1992. Estudio de la macroflora oligocena de las cercanías de Cervera (Colección Martí Madern del de Barcelona). *Treb. Mus. Geol. Barcelona*, 2: 269-379, 7 láms.
- Sanz de Siria, A. 1996. La macroflora oligocena de la cuenca de Cervera, Lérida, España. (Colección del Museu Comarcal de Cervera). *Treb. Mus. Geol. Barcelona*, 5: 97-141.
- Saporta, G. de. 1863. *Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire*. Prem. Part. 286 pp. Edit. Masson. Paris.
- Saporta, G. de. 1889. *Dernières adjonctions à la flore fossile d'Aix-en-Provence*. Second part. 192 pp. Edit. Masson. Paris.
- Schimper, W. Ph. 1870-74. *Traité de Paléontologie végétale ou la flore du monde primitif dans les rapports avec les formations géologiques et la flore du monde actuel*. 3 vols. 740+968+896 pp. Atlas de 110 láms. J.B. Baillièere et fils, Paris.
- Snell, R. 1987. *La flore et la végétation de l'Amérique tropicale*. 2 vols. Masson et Cie., Paris.
- Solé de Porta, N. y Porta, J. 1979. Contribución a la palinología de la región de Calaf (Barcelona). *Acta Geológica Hispánica*, 14: 351-355. Barcelona.

- Steyermark, J. y Huber, O. 1978. *La flora del Avila (Venezuela)*. 971 pp., 308 láms. Soc. Ven. Cienc. Nat., M. A. R. N. R., Caracas.
- Takhtajan, A. 1986. *Floristic Regions of the World*. University California Press, Los Angeles.
- Takhtajan, A. 1991. *Evolutionary trends in flowering plants*. 241 pp. Columbia University Press, New York.
- Unger, F. 1860-1865. *Sylloge Plantarum Fossilium*. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien*, **19**: 48 pp., 21 láms.; **25**: 76 pp., 24 láms.
- Walter, H. 1976. *Vegetació i climes del mon. Resum breu d'orientació causal i continental*. 234 pp., 79 figs. Depart. Botànica Univ. Barcelona, Barcelona.
- Wang, C. W. 1961. *The forest of China*. 313 pp. Harvard Univ., Cambridge Mass.
- Webb, L. J. 1959. A physionomic classification of Australian rain forest. *J. Ecol.*, **47** (3): 551-570.
- Wolfe, J. A. 1971. Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of tertiary floras. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, **9**: 27-57
- Wolfe, J. A. 1978. A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *Amer. Scien.*, **6**: 694-703.
- Wolfe, J. A. 1979. Temperature parameters of humid to mesic forest of Eastern Asia and relation to forest of the other regions of the Northern Hemisphere and Australasia. *U.S. Geol. Surv. Prof. Pap.*, **1106**: 1-37.
- Zamudio, R. S., Rzedowski, J., Carranza G., E. y Calderón de Rzedowski, G. 1992. *La vegetación en el estado de Querétaro*. 92 pp. Instituto de Ecología A.C., Centro regional del Bajío, Pázcuaró.