

Estudio macroflorístico del Mioceno Inferior lacustre de la Cuenca de Rubielos de Mora (Teruel, España)

E. Barrón⁽¹⁾ y C. Diéguez⁽²⁾

(1) Dpto. de Paleontología - Instituto de Geología Económica CSIC-UCM,
Facultad de Ciencias Geológicas, Ciudad Universitaria, 28040 Madrid.
E-mail: ebarron@geo.ucm.es

(2) Museo Nacional de Ciencias Naturales CSIC, José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid.
E-mail: carmendieguez@mncn.csic.es

RESUMEN

En el presente trabajo, se realiza un minucioso estudio taxonómico de la macroflora encontrada en sedimentos lacustres de 5 afloramientos de la Cuenca miocena inferior de Rubielos de Mora. Se han identificado 48 taxones pertenecientes a dos familias de criptógamas vasculares, tres de gimnospermas y catorce de angiospermas, además de tres taxones de atribución incierta. En la actualidad, se conoce un escaso número de macrofloras del Mioceno Inferior en la Península Ibérica, por lo que es difícil su caracterización y comparación con las correspondientes del Tethys y Parathetys. La composición de la macroflora estudiada, en términos de biodiversidad, se diferencia netamente de cualquier otra flora de la misma o aproximada edad tanto en la Península Ibérica como en Europa. Al respecto, se cita por primera vez en el Mioceno Inferior de Europa la especie: *Acer vindobonensis* (Ettingshausen) Berger. Desde un punto de vista paleoecológico y paleoclimático, se deduce la existencia de un bosque mixto perennifolio de coníferas y frondosas de hoja ancha que se desarrolló en un clima templado cálido con una estación seca bien diferenciada. Desde un punto de vista tafonómico, los ejemplares estudiados se presentan mayoritariamente como compresiones sin cutícula. El análisis porcentual de la macroflora indica que se trata de una filocenosis que tuvo su origen en un depósito compuesto por restos de angiospermas ripícolas (37,86%), coníferas (36%), y otras angiospermas no ripícolas y criptógamas vasculares (26,14%). Por último, se compara la macroflora estudiada con otras del Mioceno Inferior y Medio de la Península Ibérica y el resto de Europa.

Palabras clave: España, macroflora, Mioceno continental lacustre, Paleoecología, Tafonomía, Taxonomía

Megaflora from Lower Miocene lacustrine sediments of Rubielos de Mora Basin (Teruel, Spain)

ABSTRACT

*In the present work, a detailed taxonomical study about plant remains from the lacustrine sediment of five outcrops from Lower Miocene Rubielos de Mora Basin (Teruel, Spain) have been carried out. Forty eight taxa belong to two families of vascular cryptogams, three families of gymnosperms and fourteen families of angiosperms, besides three uncertain attributed taxa, have been classified. Until now, a low number of Lower Miocene megafloras from the Iberian Peninsula is known, for this reason their distinction and comparison with the floras from Tethys and Parathetys basins is difficult. In terms of biodiversity, the composition of the studied megaflora compares badly to those of the same or similar age from Iberian Peninsula or from the rest of Europe. Regarding this point, it is the first time that the species *Acer vindobonensis* (Ettingshausen) Berger is recorded in the Lower Miocene of Europe. From a palaeoecological and palaeoclimatical point of view, a mixed broad-leaved evergreen and coniferous forests that grew in a warm-temperate climate with a well differentiated dry season, is inferred. From a taphonomical point of view, the specimens mainly occur as compressions without cuticle and the paleoflora could be considered as a phyllocenosis. The paleoflora was originated by fossilization of a leaf-litter which was composed of riparian angiosperms (37.86%), conifers (36%) and other non-riparian angiosperms and vascular cryptogams (26.14%). Finally, the studied megaflora is compared to other from Lower and Middle Miocene of the Iberian Peninsula and Europe*

Key words: lacustrine continental Miocene, megaflora, Palaeoecology, Spain, Taphonomy, Taxonomy

Introducción y antecedentes

Las macrofloras del Neógeno de la Península Ibérica se encuentran escasamente estudiadas, quizás por la

falta de especialistas en el tema tanto en España como en Portugal. Por esta razón, si se compara con Centroeuropa, los trabajos realizados son escasos y fragmentarios (Barrón *et al.*, 1996). Tanto por la diver-

sidad presentada, como por el estado de conservación de los ejemplares la paleoflora de Rubielos de Mora (provincia de Teruel, España) se puede considerar como una de las más importantes del Ramblense-Aragoniense Inferior (Mioceno Inferior) de Europa. Además de la abundante y diversa paleoflora, en los sedimentos de la cuenca se han encontrado otros grupos fosilizados, como restos de mamíferos, aves, anfibios, insectos, arácnidos, crustáceos y moluscos (Montoya *et al.*, 1996; Peñalver, 1998; Peñalver *et al.*, 1999).

Los primeros datos referidos a fósiles macroscópicos de vegetales se deben a Hernández-Sampelayo y Cincúnegui (1926). Los autores describieron material muy fragmentario y con mala preservación que atribuyeron a los géneros *Ostrya* y *Salix* y los relacionaron con los encontrados en la vecina cuenca de Ribesalbes (Castellón, España) de edad similar.

Hasta épocas recientes no se reinició el estudio de la macroflora de esta cuenca (Fernández Marrón y Álvarez Ramis, 1988; Álvarez Ramis y Fernández Marrón, 1994). Estas autoras realizan un listado de 20 taxones que comparan con el de palinomorfos extraídos en un yacimiento de la cuenca no determinado (posiblemente Río Rubielos) deduciendo el clima a partir de éstos. Recientemente, ha sido publicado un trabajo (Roiron *et al.*, 1999) en el que se incluye un listado sin figuración de 23 taxones recogidos en los afloramientos denominados como "Barranco de Alto Ballester" y "Río Estrecho", describen dos asociaciones polínicas presentes en dichos yacimientos y, como en los casos anteriores, realizan una deducción paleoclimática. La denominación original (Martínez-Delclòs *et al.*, 1991; Montoya *et al.*, 1996) de los diferentes yacimientos de la cuenca no ha sido respetada en dicho trabajo, lo que crea confusión y dificultad en la consecución de resultados por comparación. Así, el denominado Barranco de Alto de Ballester corresponde al yacimiento histórico de Río Rubielos.

Los primeros estudios de índole exclusivamente palinológica no se llevaron a cabo hasta las últimas dos décadas. Estos fueron realizados por Baltuille *et al.* (1992), que no citaron el afloramiento donde se tomaron las muestras analizadas, y Alcalá (1997) que estudia los afloramientos de Alto de la Venta y Río Rubielos, dando los porcentajes de polen obtenidos. Últimamente, Barrón y De Santisteban (1999) realizan el estudio palinológico de todos los afloramientos miocenos de la cuenca de Rubielos de Mora hasta ahora conocidos, con una base estratigráfica en la que se ubican los afloramientos estudiados en un esquema de correlación de facies deposicionales y analiza el clima y la evolución de la vegetación que existió en la zona durante el depósito de los sedimentos.

En el presente trabajo se realiza por primera vez un estudio exhaustivo de la macroflora presente en todos los yacimientos conocidos del Mioceno Inferior de la cuenca de Rubielos de Mora. Además, se lleva a cabo una reconstrucción de la vegetación que se desarrolló en la zona y se obtienen conclusiones de tipo paleoambiental, teniendo en consideración los estudios palinológicos previos. Por último, se compara la macroflora estudiada con otras del Mioceno Inferior y Medio de la Península Ibérica y el resto de Europa.

Marco geológico

La cuenca terciaria de Rubielos de Mora está situada en el sector sur del dominio tectónico del Sistema Ibérico denominado "Zona de Enlace". Sus depósitos, con una extensión de poco más de 15 km², forman parte del relleno de un graben asimétrico (Anadón, 1983; Anadón *et al.*, 1988, 1989), condicionado por una cubeta sinclinal (Guimerà, 1990), formada en los materiales del Cretácico Inferior (Fig. 1).

Posee una forma alargada y estrecha, con su eje mayor orientado en la dirección NNE-SSW. Los depósitos que forman el relleno sedimentario de la cuenca de Rubielos de Mora han sido asignados al Mioceno Inferior y Medio (Crusafont *et al.*, 1966). La potencia máxima de estos materiales alcanza los 400 m (Barrón y De Santisteban, 1999). Se hallan plegados formando una estructura sinclinal de orientación NNE-SSW, cuyo eje está próximo al margen suroriental de la cuenca. Sobre estos materiales se hallan, en posición horizontal, y discordantes, arcillas y conglomerados rojos, pertenecientes al Mioceno Superior-Plioceno.

Entre los materiales que constituyen el relleno sedimentario de esta cuenca se pueden diferenciar tres asociaciones de facies: a) Facies fluviales y fluvio-lacustres, b) Facies lacustres terrígeno-carbonáticas y c) Facies lacustres anóxico carbonáticas (Fig. 2).

La asociación de facies fluviales está formada por areniscas canalizadas y arcillas rojas, margas verdes, conglomerados y ocasionalmente lignitos y costras de óxidos de hierro. Estas litologías se alternan formando secuencias granodecrecientes. Se atribuye su medio de formación a los ambientes de un sistema fluvial con canales de baja sinuosidad y una amplia llanura de inundación con el desarrollo de pequeñas lagunas semipermanentes. Las facies fluvio-lacustres están formadas por areniscas, margas grises con materia orgánica y arcillas arenosas. Estas litologías se presentan en niveles organizados en secuencias estratocrecientes y granocrecientes hacia el techo, con los términos más lacustres a muro y evidencias

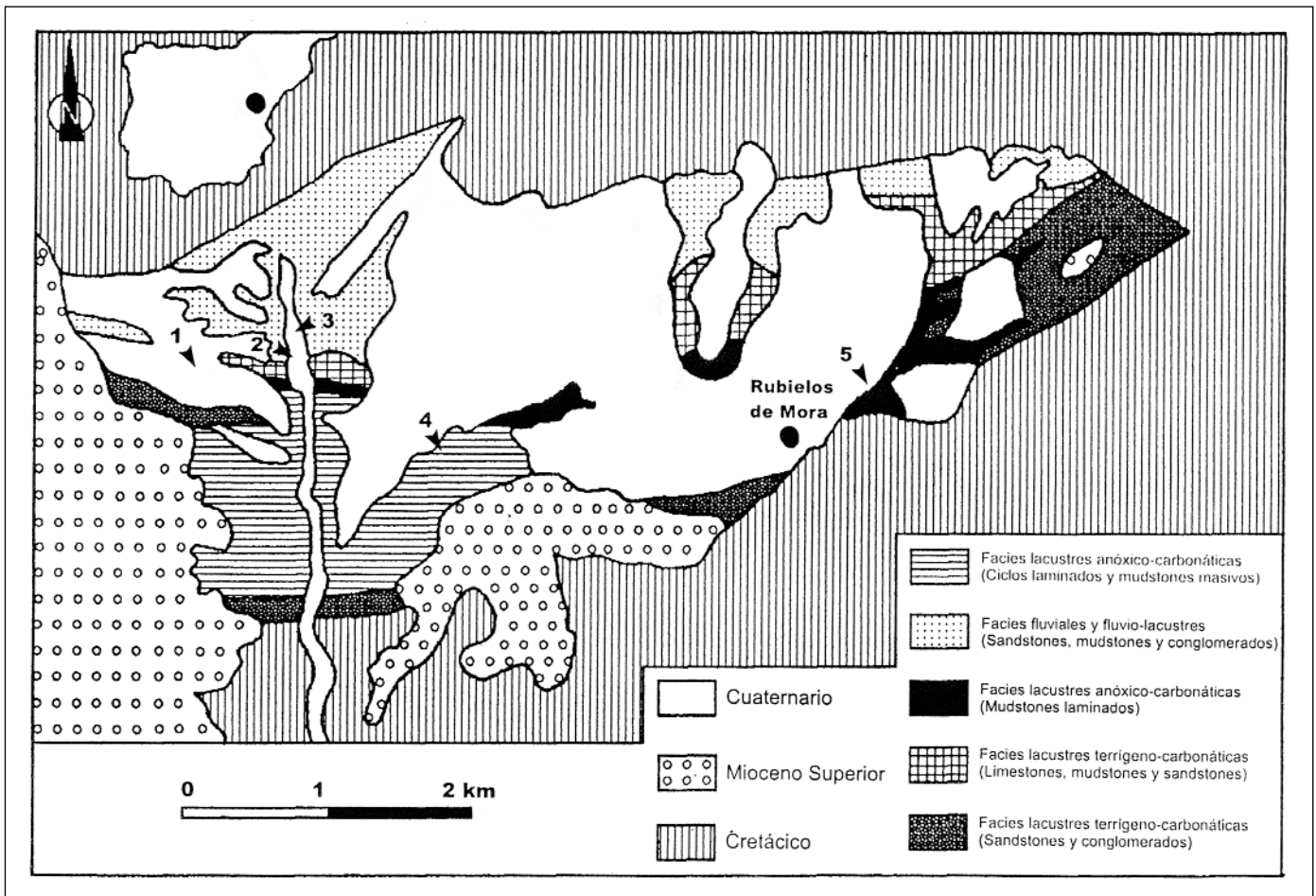


Fig. 1. Contexto geográfico y geológico. Afloramientos estudiados: 1. Barranco Casas, 2. El Rull, 3. Río Estrecho, 4. Alto de la Venta, 5. Río Rubielos

Fig. 1. Geographical and geological setting. Studied outcrops: 1. Barranco Casas, 2. El Rull, 3. Río Estrecho, 4. Alto de la Venta, 5. Río Rubielos

de somerización y exposición subaérea en su parte superior. Este tipo de facies puede interpretarse como depósitos de llanura deltaica y lóbulos de frente deltaico originados en el margen de un ambiente lacustre. Estos sedimentos no han proporcionado restos macroscópicos vegetales, aunque sí palinórfos (Barrón y De Santisteban, 1999).

La asociación de facies terrígeno-carbonáticas se distingue por su variedad litológica, constituida por margas, areniscas, conglomerados y carbonatos. Los carbonatos forman parte de una secuencia de 40 m de espesor caracterizada por la presencia de cinco unidades de calizas intercaladas con margas. Son carbonatos de origen orgánico, con cierta cantidad de componentes detríticos formados en un ambiente subacuático de agua dulce. Los conglomerados se presentan a lo largo del margen sur de la cuenca.

Constituyen unidades de hasta 9 m de espesor heterométricas y con estructura interna a menudo caótica. Su depósito está ligado a flujos subacuáticos gravitatorios en masa, asociados a la actividad de una estructura de fractura que limita el borde sur. Las areniscas se presentan en niveles de un espesor variable entre 10 cm y 2 m. Forman cuerpos con geometrías canaliformes o tabulares. Los cuerpos tabulares son de gran extensión y de 10 a 30 cm de espesor. Se presentan interestratificados con margas y algunos de ellos muestran moldes de grietas de retracción por desecación. Los materiales de esta asociación de facies hasta el momento no han proporcionado fósiles vegetales.

Los materiales descritos forman los depósitos estratigráficamente inferiores de la cuenca. Todos ellos presentan relaciones laterales de transición

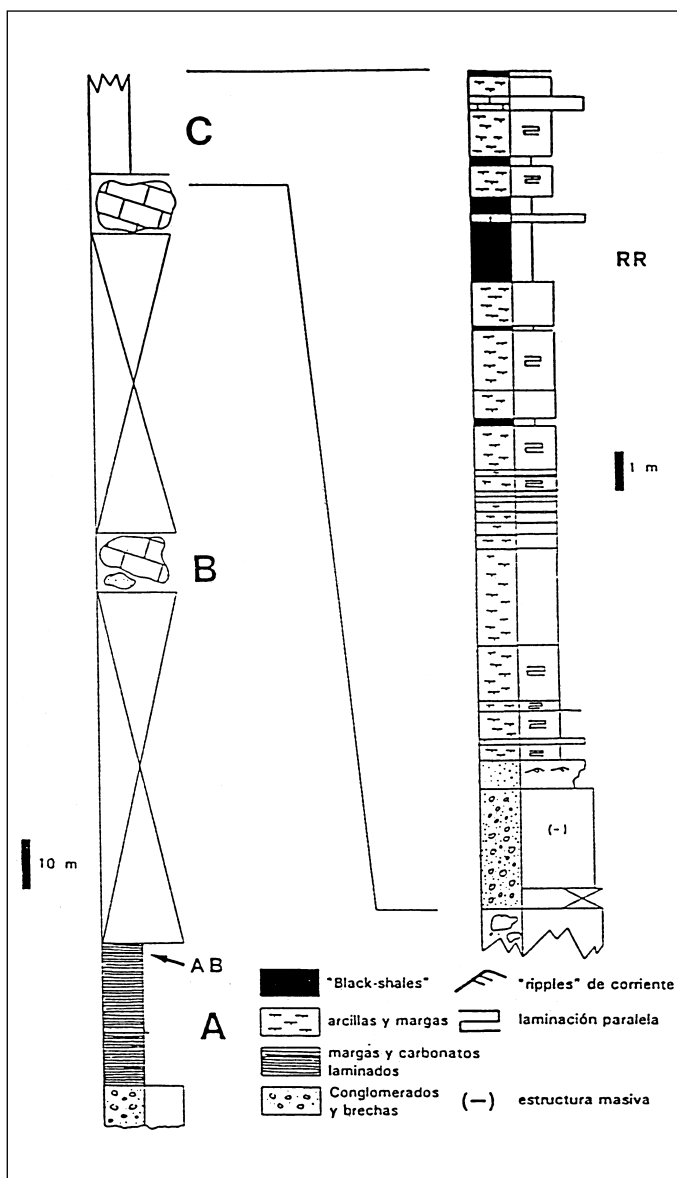


Fig. 2. Columna estratigráfica de los materiales de facies lacustres anóxico carbonáticas de los afloramientos de Alto de Ballester (AB) y Río Rubielos (RR), modificado de Montoya *et al.* (1996). Únicamente se han encontrado macrorrestos vegetales en el afloramiento de Río Rubielos

Fig. 2. Stratigraphic column of the anoxic-calcareous lacustrine facies of Alto de Ballester (AB) and Río Rubielos (RR) outcrops, modified of Montoya *et al.* (1996). Plant megaremain only have been found in Río Rubielos outcrop

entre sí. Superiormente se hallan los sedimentos de la asociación de facies lacustres anóxico-carbonáticas. Sus materiales son los volumétricamente más importantes de la cuenca, aunque afloran solamente en la mitad meridional. Están formados por 200 m de margas, limolitas laminadas y arcillas bituminosas

(Fig. 2). Estas litologías forman alternancias de margas y limolitas calcáreas laminadas o margas y arcillas bituminosas. Constituyen parte de una secuencia más amplia descrita por Anadón *et al.* (1989), formada en condiciones alternantes óxicas-anóxicas en un lago estratificado con un fondo anóxico permanente y han rendido una rica y diversa macro y microflora.

Dentro de las facies lacustres anóxico-carbonáticas, el primer yacimiento de vertebrados conocido fue estudiado por Crusafont *et al.* (1966). Desde entonces, se han descrito cuatro afloramientos en los que el contenido paleobotánico está ausente aunque han proporcionado abundantes restos de mamíferos (RM1, RM2, RM3 y Alto de Ballester 1) correspondientes al límite entre las zonas MN3 y MN4 de Mein (Montoya *et al.*, 1996). Al primero de ellos, debido a su alto contenido en micromamíferos, se le atribuyó una edad miocena inferior, al segundo una aragonesa inferior, al tercero una ramblense-aragonesa inferior y al último una ramblense (Bruijn y Moltzer, 1974; López-Martínez, 1977, 1989; Cerdeño, 1989; Montoya *et al.*, 1996). Todos estos estudios han llevado a determinar la edad de la cuenca como Ramblense-Aragonesa inferior.

Material y métodos

Las campañas de recolecta que se han realizado en la zona, han proporcionado una gran cantidad de restos vegetales de angiospermas, gimnospermas, Filicales y Equisetales. En general, los macrofósiles vegetales se encuentran asociados a lutitas y ritmitas bituminosas de facies lacustres anóxico-carbonáticas. En estos materiales también se ha encontrado una muy rica fauna de insectos (Montoya *et al.*, 1996; Peñalver, 1998; Peñalver *et al.*, 1999).

Los macrorrestos estudiados (309) son fundamentalmente restos foliares (75,73%), frutos y semillas aladas (12,61%), conos de gimnospermas (11%) y tallos de diversos grupos (0,66%). Los ejemplares presentan una buena preservación debido a que se encuentran en sedimentos micríticos. Aparecen mayoritariamente en forma de compresión sin cutícula conservada (75,6%), únicamente se han observado trazas cuticulares en especímenes de gimnospermas (4,4%). El resto de los especímenes estudiados (20%) están preservados como impresiones.

El material es atribuible a 48 taxones. Para su descripción se han seguido diversas nomenclaturas. Las semillas y conos masculinos de gimnospermas fueron descritas siguiendo la terminología de Gausson (1960, 1964, 1966, 1967), Ceballos y Ruiz de la Torre (1979) y Klaus (1989). Para las epidermis de gimnos-

permas hemos tenido en consideración las indicaciones de Kerp (1991). Para el estudio de sámaras se ha seguido a Wolfe y Tanai (1987). Para los restos foliares de angiospermas se han utilizado las nomenclaturas de morfología foliar propuestas por Hickey (1973) y Takhtajan (1991).

Se han tenido en cuenta, para realizar una reconstrucción climática y paleoecológica, las características fisonómicas de los taxones determinados, considerándose el tamaño foliar y el tipo de margen, según lo expuesto por Bailey y Sinnot (1915, 1916), Raunkiaer (1934) y Webb (1959). Asimismo, se ha considerado el biotipo del taxón determinado, si fue deciduo o perennifolio, y sus afinidades con la flora actual.

Los ejemplares estudiados actualmente forman parte de las colecciones del Museo de Ciencias Naturales de València (MPV), Museo de Geología de la Universitat de València (MGUV), Museo Geominero (MGM) y Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)(MNCNV), así como de la colección particular de Don Armando Díaz Romeral (ADR).

Sistemática

Orden EQUISETALES Trevisan, 1876

Familia EQUISETACEAE Richard ex De Candolle in Lamark y De Candolle, 1805
Género *Equisetum* Linné, 1753

Equisetum spp.
(Lám. 1, Figs. 1-2)

Descripción: se han encontrado dos ejemplares correspondientes a fragmentos caulinares que se describen a continuación:

1- Fragmento de tallo de 7,95 cm de longitud y 0,69 cm de anchura, en el que se observan 4 nudos de 0,71 cm de anchura y tres entrenudos completos y fragmentos de otros dos (Lám. 1, Fig. 1). Longitud de los entrenudos variable, de base a ápice: 1,36, 1,85, 0,99, 0,87, 0,68 cm, respectivamente. Entrenudos recorridos por 5 costillas longitudinales con estriaciones y 4 surcos estrechos y profundos; nudos en los que se observan las cicatrices dejadas por 5 hojas, que no han quedado preservadas.

2- Fragmento caulinar de 1,95 cm de longitud y 0,17 cm de anchura con 10 nudos y 9 entrenudos (Lám. 1, Fig. 2). Posiblemente se trata de un fragmento apical, debido a que los entrenudos se hacen progresivamente más cortos de base a ápice (2, 1,8, 1,4, 1, 0,9, 0,8 y 0,7 cm de longitud,

respectivamente). Los nudos, de 14 mm. de anchura, conservan verticilos de 7-8 hojas triangulares de 1,5 mm de longitud y anchura de la base foliar de 0,1 mm, preservadas como compresiones con cutícula. Desafortunadamente, el ejemplar había sido tratado con un barniz que ha impedido el estudio epidermico-cuticular. La preservación de verticilos con hojas, aún insertadas en el tallo, no permite poder observar la morfología de los entrenudos.

Observaciones: los ejemplares estudiados, dado su estado fragmentario, son de difícil comparación con especies de *Equisetum* actuales y fósiles, por lo que se determinan a nivel de género.

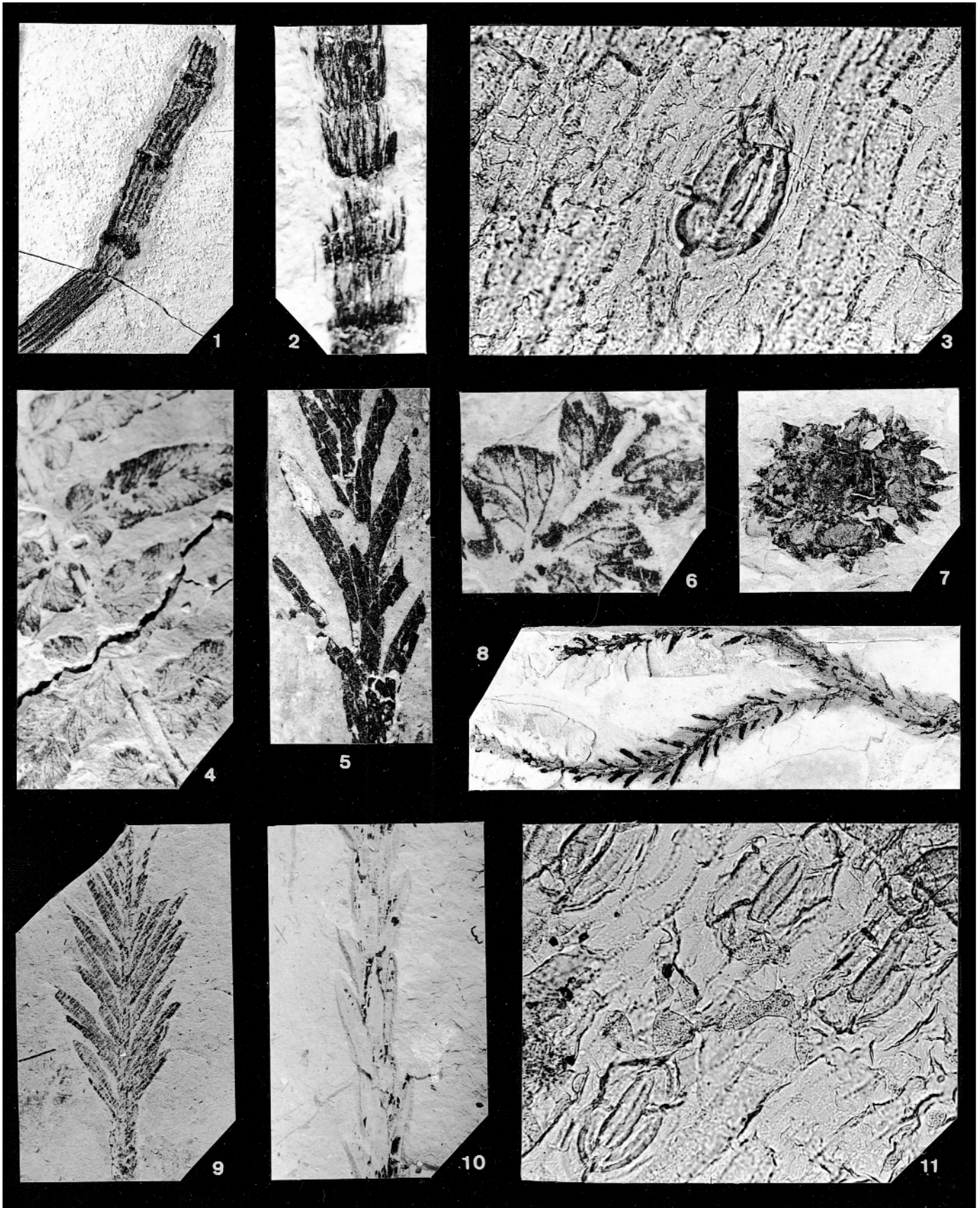
Orden FILICALES Engler y Prantl, 1902
Familia HYPOLEPIDACEAE Pichi Sermolli, 1970
Pteridium Gleiditch ex Scopoli, 1771-1772

Pteridium oeningense (Unger) Hantke, 1847
(Lám. 1, Figs. 4-6)

1847 *Pteris oeningensis* Unger: 124, lám. 37, figs. 6-7.
1954 *Pteridium oeningense* (Unger) Hantke: 40-41, lám. 1, figs. 6-7.

Descripción: fragmento de fronde con eje principal y 4 pinnas alternas, más o menos completas, de forma triangular. El raquis principal, de 0,3 cm de anchura media, presenta ligeras estriaciones. Los ejes de las pinnas son lisos saliendo del raquis según un ángulo variable entre 45° y 90°. Las pinnulas son subopuestas en la zona basal y alternas en la zona más apical. Las basales suelen tener lóbulos en su parte apical, mientras que las de la zona más apical no están lobuladas. Presenta los ápices de las pinnulas romos u obtusos. Pinnulas de 4,1 cm de longitud y 1,6 cm de anchura como media, pudiendo variar de 0,29 a 0,96 cm de longitud y de 0,1 a 0,2 cm de anchura, según estén situadas respectivamente en la zona apical o basal. En la zona proximal se encuentran constreñidas presentando un pequeño pedúnculo, mientras que las de la zona más apical de la pinna se presentan insertas por toda su base. Pinnulas subopuestas en la parte proximal de la pinna que progresivamente se van haciendo alternas, mientras que en la parte distal vuelven a convertirse en subopuestas. Nervio medio bien marcado con nervios secundarios que se dividen dicotómicamente dos veces. Los nervios de los lóbulos basales se dividen hasta tres veces. Sólo una de las pinnas posee una pinnula terminal que presenta dos lóbulos, y es entera faltando la parte apical.

Observaciones: restos de frondes semejantes a los



que se estudian en este trabajo, fueron descritos como *Pteris oeningensis* Unger, a partir de ejemplares encontrados en el Sarmatiense de Oehningen (Unger, 1847). A mediados de este siglo, Hantke (1954) demostró que, dada su morfología, no presentaban ninguna similitud con los frondes del género *Pteris*, atribuyéndolos a *Pteridium*. Según Grangeon (1958), *P. oeningense* es una especie muy semejante a *Pteris silvicola* Chaney, del Mioceno Superior de la cuenca de Crooked River (Oregón). Esta última especie y *P. oeningense* han sido comparadas con la actual *P. aquilinum* (L.) Kuhn in Kersten.

presión, de la que sólo nos ha quedado la huella con pequeños fragmentos carbonizados, presenta cierto grado de similitud con los de *C. rhenana* Kilpper y *C. anglica* Boulter, del Mioceno Superior del Oeste de Alemania, y Plioceno de Derbyshire (Inglaterra), respectivamente (Kilpper, 1968; Boulter, 1969). Debido a que el ejemplar está muy deformado, su atribución a cualquiera de las dos especies citadas no ha sido posible. Además, al no encontrar más restos atribuibles a este género, se nombra como *Cryptomeria* en nomenclatura abierta. La presencia de este género en la cuenca había sido citada como posible a partir de palinomorfos (Roiron et al., 1999).

Orden CONIFERALES Coulter y Chamberlain, 1910
Familia TAXODIACEAE Stud, 1924
Género *Cryptomeria* D. Don, 1841

Cryptomeria sp.
(Lám. 1, Fig. 7)

Descripción: cono femenino de 1,6x2,1 cm, deteriorado por aplastamiento, con forma subesférica; no presenta pedúnculo conservado; rodeando el ejemplar se observan 6 escamas de 1-0,7 cm de anchura, ornamentadas por espinas de 4-6 mm de longitud, que debieron desarrollarse en número variable sobre éstas.

Observaciones: este cono, preservado como com-

Género *Sequoia* Endlicher, 1847

Sequoia abietina (Brongniart) Knobloch, 1964
(Lám. 1, Figs. 3, 5, 9 y 11)

- 1822 *Phyllites abietina* Brongniart in Cuvier: 360, lám. 11, fig. 14.
1828 *Taxites langsdorfii* Brongniart: 108 (nomen nudum).
1855 *Sequoia langsdorfii* Brongniart. Heer: 54, lám. 20, fig. 2, lám. 21, fig. 4.
1964 *Sequoia abietina* (Brongniart) Knobloch: 601-602.
1994 *Sequoia langsdorfii* Brongniart. Álvarez Ramis y Fernández Marrón: 326, lám. 1, fig. 8.

Lámina 1

Fig. 1. *Equisetum* spp., MNCNV-8237, Barranco Casas, x1

Fig. 2. *Equisetum* spp., MPV-2241-RM, Río Rubielos, x13

Fig. 3. *Sequoia abietina* (Brongniart) Knobloch. Patrón epidérmico y estoma monociclocítico en la cara adaxial. MPV-25-RM, Río Rubielos, x500

Fig. 4. *Pteridium oeningense* (Unger) Hantke, MPV-1429-RM, sin localidad, x2

Fig. 5. *Sequoia abietina* (Brongniart) Knobloch. Ejemplar con cutícula conservada. MPV-420-RM, Río Rubielos, x3

Fig. 6. *Pteridium oeningense* (Unger) Hantke, MPV-1429-RM, sin localidad, x4,3

Fig. 7. *Cryptomeria* sp., Río Rubielos, MPV-1371-RM, Río Rubielos, x0,8

Fig. 8. Taxodiaceae gen. et sp. indet. 1. MPV-7-RM, Río Rubielos, x0,9

Fig. 9. *Sequoia abietina* (Brongniart) Knobloch. MNCNV-8151, Alto de la Venta, x1,5

Fig. 10. Taxodiaceae gen. et sp. indet. 2. MNCNV-8146, Alto de la Venta, x4,3

Fig. 11. *Sequoia abietina* (Brongniart) Knobloch. Células epidérmicas y estomas formando una banda estomática en la cara abaxial. MPV-25-RM, Río Rubielos, x500

Plate 1

Fig. 1. *Equisetum* spp., MNCNV-8237, Barranco Casas, x1

Fig. 2. *Equisetum* spp., MPV-2241-RM, Río Rubielos, x13

Fig. 3. *Sequoia abietina* (Brongniart) Knobloch. Epidermical pattern and monocyclocytic stomata in adaxial side. MPV-25-RM, Río Rubielos, x500

Fig. 4. *Pteridium oeningense* (Unger) Hantke, MPV-1429-RM, sin localidad, x2

Fig. 5. *Sequoia abietina* (Brongniart) Knobloch. Specimen with preserved cuticle. MPV-420-RM, Río Rubielos, x3

Fig. 6. *Pteridium oeningense* (Unger) Hantke, MPV-1429-RM, localitie not known, x4,3

Fig. 7. *Cryptomeria* sp., Río Rubielos, MPV-1371-RM, Río Rubielos, x0,8

Fig. 8. Taxodiaceae gen. et sp. indet. 1. MPV-7-RM, Río Rubielos, x0,9

Fig. 9. *Sequoia abietina* (Brongniart) Knobloch. MNCNV-8151, Alto de la Venta, x1,5

Fig. 10. Taxodiaceae gen. et sp. indet. 2. MNCNV-8146, Alto de la Venta, x4,3

Fig. 11. *Sequoia abietina* (Brongniart) Knobloch. Epidermical cells and stomatas forming a stomatal band in abaxial side. MPV-25-RM, Río Rubielos, x500

Descripción: fragmentos de ramas de 11,44-2,71 cm de longitud con hojas linear-lanceoladas (Lám. 1, Figs. 5 y 9), de 3,89-0,79 de longitud y 1,74-1,22 cm de anchura, y escuamiformes (Lám. 1, Fig. 9), de 0,98 de longitud y 0,09 cm de anchura, dispuestas helicoidalmente; hacia la zona apical de las ramas, las hojas linear-lanceoladas poseen progresivamente un tamaño más reducido. Todas las hojas presentan ápice agudo, base decurrente, márgenes lisos y nervio medio moderado de curso recto; las hojas escuamiformes se encuentran cerca de los nudos de ramificación de las ramas.

Hojas linear-lanceoladas anfiestomáticas; estomas hundidos, monociclocíticos (Lám. 1, Figs. 3 y 11), reunidos en dos bandas estomáticas en el haz y dos en el envés; estomas orientados de forma paralela al nervio medio; 5-4 células aneja; el resto de las células epidérmicas están muy mal conservadas y debieron presentar mayoritariamente una forma rectangular-alargada. Tamaño del conjunto de las dos células de guarda y el ostiolo: 40-50x30-28 μm ; tamaño células anejas: 46-8x10-8 μm .

Observaciones: se han recogido 14 ejemplares atribuibles a esta especie, fosilizados como compresiones con y sin cutícula.

Según Pamalarev et al. (1991) esta especie se desarrolló en el Oeste y Centro de Asia y Europa, menos su zona norte. Su distribución estratigráfica también es muy amplia, abarcando del Oligoceno inferior al Plioceno, aunque Knobloch (1969) señala su existencia en Centroeuroa a partir del Eoceno Superior.

Esta especie destaca por exhibir una extremada anisofilia, como puede observarse en los ejemplares del Mioceno Superior del norte de Rhenania, figurados por Kilpper (1968) como *S. langsdorfii*. En el trabajo citado, algunos de estos ejemplares poseen hojas escuamiformes de tipo glyptostroboide, otros hojas linear-lanceoladas y otros una mezcla de estos dos tipos foliares. Por esta razón, en muchas ocasiones es complicado concluir si un resto determinado pertenece a esta u otra especie de Taxodiaceae. Fundamentalmente, suele existir confusión con ejemplares de *Taxodium dubium* (Stern.) Heer, sobre todo si las dos especies se encuentran en un mismo afloramiento.

Algunos autores como Hably (1990) indican algunas diferencias morfológicas y de talla que, dada la anisofilia mencionada, no son resolutivas para distinguir las dos especies citadas. Últimamente, Worobiec y Lesiak (1998), expresan acerca de la dificultad en diferenciar ramas de *Sequoia* y *Taxodium*, que las de *Taxodium* tienen un nacimiento de las hojas relativamente irregular y estomas característicamente orientados con la longitud del eje usualmente perpendicu-

lar al nervio medio foliar. En *Sequoia* el nacimiento de las hojas generalmente es regular y los estomas tienen la longitud de su eje paralelo al nervio medio. Además, los estomas de las dos especies citadas se diferencian en tamaño.

Respecto a las cutículas de los ejemplares estudiados en este trabajo, no hemos encontrado diferencias apreciables de las que muestra *S. abietina* en el Mioceno Superior de Chiuzbaia (Rumanía) (Givulescu, 1991).

Taxodiaceae gen. et sp. indet. 1
(Lám. 1, Fig. 8)

Descripción: fragmento de rama birramificada de 11,45 cm de longitud y 2,35 mm de anchura, con hojas aciculares insertadas de forma helicoidal de 7,91 de longitud y 1,72 mm de anchura por término medio; éstas decrecen de tamaño según se aproxima la terminación de la rama donde alcanzan 2,9 mm de longitud y 0,9 mm de anchura.

Observaciones: sólo se ha encontrado un ejemplar conservado como compresión sin cutícula.

Ramas de este tipo se encuentran en el Mioceno Superior de Rhenania (Alemania) (Kilpper, 1968) y Satovca (Bulgaria) (Pamalarev et al., 1991), habiéndose descrito como *Cryptomeria rhenana*. La presencia en el Mioceno Superior de las regiones citadas del género *Cryptomeria* está avalada también por estudios cuticulares, ya que la especie *Sequoia abietina* en algunas ocasiones también posee en sus ramas terminales este tipo de ramificación (Kilpper, 1968). Actualmente, este tipo de ramas también son exhibidas por especies del género *Taxodium*. Tras el estudio morfológico de un único ejemplar cyptomerioide sin cutícula reservada procedente del afloramiento de Río Rubielos ha sido imposible atribuirlo en concreto a ningún género ni especie de Taxodiaceae.

Taxodiaceae gen. et sp. indet. 2
(Lám. 1, Fig. 10)

Descripción: fragmentos de ramas de 3,02-1,2 mm de longitud y 2,88-1,5 mm de anchura portando hojas escuamiformes dispuestas helicoidalmente de 3,56-2,1 de longitud y 0,99-0,8 mm de anchura.

Observaciones: los cinco ejemplares agrupados en este conjunto fueron encontrados en los afloramientos de Río Rubielos y Alto de la Venta y presentan semejanzas con *Glyptostrobus europaea* (Brong.) Heer, especie común en el Neógeno de Europa. No obstante, los especímenes estudiados carecen de cutículas que nos permitan atribuirlos sin duda a esta especie. Es posible que en realidad pudieran ser

ramas finales de *Sequoia abietina* como las que figura Kilpper (1968, lám. 33, fig 31, lám. 35, fig. 17).

Taxodiaceae gen. et sp. indet. 3
(Lám. 2, Fig. 1)

Descripción: conos femeninos esféricos o subesféricos de 2,05-1,3 cm de longitud y 1,18-1,62 cm de anchura que se encuentran divididos por la mitad, lo que nos permite observar un eje central: de 3-4 mm. de grosor y un conjunto de brácteas (se observan hasta 12 en el ejemplar MNCNV-8195), que posiblemente se encuentren dispuestas helicoidalmente alrededor del eje; no se observa ornamentación externa. Uno de los ejemplares, de mayor tamaño (2,3 cm. de longitud y 1,4 cm de anchura) y forma subesférica (MPV-24-RM), presenta señales de inserción de las escamas tectrices; aunque no se observa el número de éstas, que debió ser elevado y encontrarse por encima de 20.

Observaciones: se han estudiado seis ejemplares conservados como compresiones, en donde no se observan estructuras externas. Debido a esto, pudieran ser referidos tanto al género *Sequoia* como a *Taxodium*, no pudiéndose asignar a ninguno en concreto. Todos los ejemplares recolectados provienen de facies no varvadas fluvio-lacustres del afloramiento de Río Estrecho, excepto el MPV-24-RM que procede de Río Rubielos, donde no aparecen este tipo de facies.

Familia CUPRESSACEAE Stefanoff, 1940-1941
Género *Calocedrus* Kurz, 1878

Calocedrus sp.
(Lám. 2, Fig. 3)

Descripción: cono femenino de 1,84 cm de longitud, ovado, con dos escamas tectrices de ápices agudos de 1,66 cm de longitud y 0,5 cm de anchura. Se encuentra abierto por lo que se observa un eje central estrecho con una longitud algo mayor que el de las escamas.

Observaciones: el único ejemplar estudiado (MNCN-8656) corresponde a una compresión carbonificada que presenta unos caracteres idénticos a los del género *Calocedrus*. Gaudin y Strozzi (1859) describen y figuran (lám. 2, fig. 6) conos femeninos muy semejantes al procedente de Rubielos de Mora y a los del género *Calocedrus* determinándolos como *Thuja saviana*.

Dado la carencia de descripción de conos femeninos de este género lo indicado sería la creación de

una nueva especie. No obstante, el estado de preservación del cono colectado no permite la utilización de técnicas para la observación de otras características, aparte de las meramente morfológicas, por lo que se ha decidido describirlo en nomenclatura abierta.

Género *Juniperus* Linné, 1753

Juniperus sp.
(Lám. 2, Fig. 6)

Descripción: fragmentos de ramas delgadas entre 3,99 y 0,83 cm de longitud y 0,19-0,1 cm de anchura, con hojas escuamiformes y empizarradas dispuestas helicoidalmente de 2,41-1,3 mm de longitud y 1-1,06 mm de anchura; las ramas se ramifican a su vez a ambos lados de la rama principal observándose hasta 6 ramas que posiblemente también se encuentren helicoidalmente dispuestas en el tallo; en un ejemplar (MNCNV-8234) se observan dos tipos de hojas, unas más empizarradas al final de las ramas, y otras más aciculares, ligeramente mayores en la parte media y basal de éstas. El ápice de las ramas es redondeado.

Observaciones: los abundantes restos estudiados (19) se conservan mayoritariamente como compresiones sin cutícula conservada. La presencia de ramas con dos tipos foliares relacionan estos ejemplares con el género *Juniperus*. La ausencia de cutículas y de conos en conexión orgánica con los especímenes encontradas impide asignarlos a una u otra especie del género en concreto.

Cupressaceae gen. et sp. indet.
(Lám. 2, Figs. 4, 7-8)

Descripción: se han estudiado 7 ejemplares de los cuales seis están preservados en forma de compresiones sin cutícula y uno con cutícula (MPV-259-RM) que ha permitido su estudio epidérmico. Se trata de fragmentos de ramas con hojas escuamiformes y empizarradas (Lám. 2, Fig. 4) dispuestas en verticilos de tres en tres (es posible que existiera una cuarta que no se observa en los ejemplares recolectados al encontrarse en el lado contrario de la rama), envolviendo dos de ellas, que se destacan al sobresalir por los lados del tallo, a la tercera que se desarrolla debajo de éstas. Se han encontrado ejemplares como el MPV-259-RM del que de un eje central de 2,8 cm salen hasta 6 ramas, todas ellas con el ápice redondeado y hojas decurrentes, acuminadas, atravesadas por un nervio medio. Los fragmentos de ramas estudiados presentan un tamaño muy variable: longitud: 4,22-0,5 cm; anchura de las ramas, al rededor de 2,8-2,02 mm en las ramas apicales y de 2,22-1,81 mm en las basales.

Hojas de 2,6-2,47 mm de longitud y 1,69-1,67 mm de anchura; anfiestomáticas con estomas hundidos monocíclicos de 26-14x18-14 μm (Lám. 2, Fig. 8), organizados en bandas estomáticas; presencia de un anillo de 5 estrechas células acompañantes de 38-26x18-14 μm ; células estomáticas sin punteaduras visibles; células epidérmicas no estomáticas, rectangular-alargadas de 70-40x20-14 μm (Lám. 2, Fig. 7); células epidérmicas no estomáticas incluidas en las banda estomáticas de 32-30x24-18 μm y con forma poligonal; todas las células epidérmicas no estomáticas con punteaduras siendo el grosor de sus paredes celulares de 1 μm .

Observaciones: los primeros autores en estudiar ejemplares como los descritos fueron Gaudin y Strozzì (1859) quienes recolectaron un alto número de ejemplares correspondientes a ramas con hojas empizarradas y conos femeninos en materiales del Mioceno Superior de Massa Marittima (Italia). Estos autores relacionaron estos restos con la especie actual *Thuja occidentalis* L., describiendo por vez primera la especie *Thuja saviana*. Posteriormente, Saporta (1865) describió ramas con hojas idénticas a las italianas en materiales del Oligoceno superior de los Gypses de Camoins (Marsella, Francia) como *Thuiopsis massiliensis*. Este autor también relacionó esta especie con *T. occidentalis*. Todos estos ejemplares, tanto los italianos como los franceses, carecen de descripción de su epidermis.

Desde un punto de vista morfológico los especímenes italianos y franceses podrían relacionarse tanto con el género *Thuja* como con el género *Chamaecyparis*. Lo mismo se podría decir de los ejemplares de Rubielos de Mora, si atendemos únicamente a su morfología, aunque su epidermis se apro-

xima a la de la especie actual *Chamaecyparis pisifera* Sieb. et Zucc. del Este de Asia (Florin, 1931, lám. 19, figs. 6-7)

Familia PINACEA E Hutchinson, 1924
Género *Picea* A. Dietrich, 1824

Picea sp.
(Lám. 3, Fig. 5)

Descripción: se ha estudiado 1 ejemplar (MPV-1342-RM) del yacimiento de Río Rubielos que corresponde a un fragmento basal de un cono femenino conservado en forma de compresión. El ejemplar, de 1,27x1,01 cm, presenta 15 escamas tectrices helicoidalmente dispuestas sin una clara ornamentación probablemente debido a causas tafonómicas que determinaron su deterioro. Asimismo, debido a su estado fragmentario, no se puede determinar la forma que debió ser esférica o subesférica.

Observaciones: dado su tamaño y el número de escamas que presenta el ejemplar, se puede identificar como un cono femenino inmaduro de *Picea*, ya que el género *Tsuga* posee en sus conos un número muy inferior de escamas. El estado de conservación del espécimen estudiado no permite relacionarlo con ninguna especie en concreto.

Género *Pinus* Linné, 1753

Pinus sp. 1
(Lám. 3, Fig. 2)

Descripción: hojas aciculares de 4,64-11,8 de longitud

Lámina 2

Fig. 1. Taxodiaceae gen. et sp. indet. 3, MPV-24-RM, Río Rubielos, x1

Fig. 2. *Pinus* sp. 2, MNCNV-8203, Alto de la Venta, x4,3

Fig. 3. *Calocedrus* sp., MNCNV-8656, Barranco Casas, x2,5

Fig. 4. Cupressaceae gen. et sp. indet., MPV-259, Río Rubielos, x2

Fig. 5. *Pinus* sp. 2, MPV-292-RM, Río Rubielos, x4,3

Fig. 6. *Juniperus* sp., MNCNV-8147, Río Rubielos, x2,5

Fig. 7. Cupressaceae gen. et sp. indet. Patrón epidérmico de la cara adaxial mostrando células epidérmicas rectangular-alargadas, MPV-259, Río Rubielos, x500

Fig. 8. Cupressaceae gen. et sp. indet. Estomas monocíclicos hundidos, MPV-259, Río Rubielos, x500

Plate 2

Fig. 1. Taxodiaceae gen. et sp. indet. 3, MPV-24-RM, Río Rubielos, x1

Fig. 2. *Pinus* sp. 2, MNCNV-8203, Alto de la Venta, x4,3

Fig. 3. *Calocedrus* sp., MNCNV-8656, Barranco Casas, x2,5

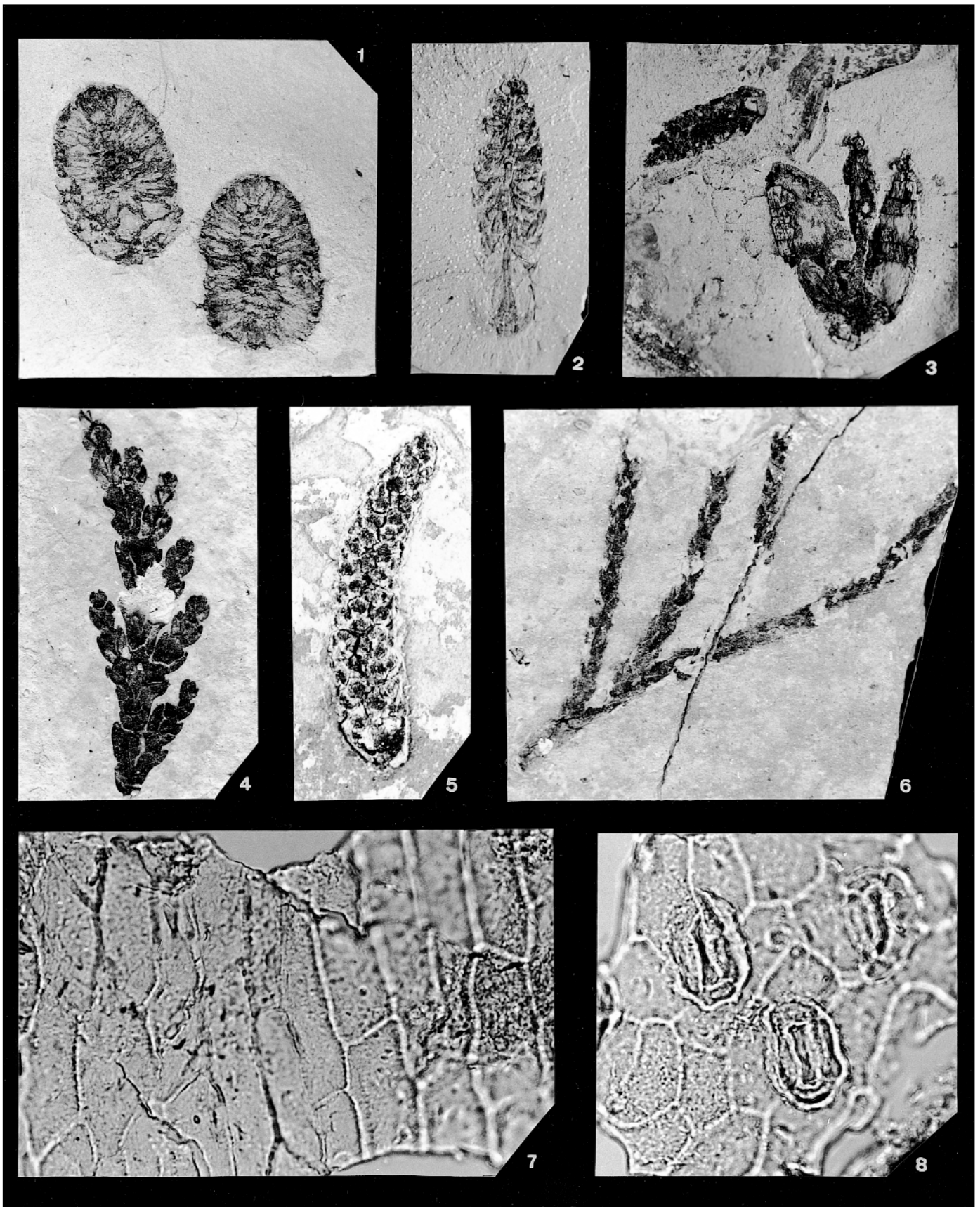
Fig. 4. Cupressaceae gen. et sp. indet., MPV-259, Río Rubielos, x2

Fig. 5. *Pinus* sp. 2, MPV-292-RM, Río Rubielos, x4,3

Fig. 6. *Juniperus* sp., MNCNV-8147, Río Rubielos, x2,5

Fig. 7. Cupressaceae gen. et sp. indet. Epidermical pattern of the adaxial side showing rectangular-elongated epidermical cells, MPV-259, Río Rubielos, x500

Fig. 8. Cupressaceae gen. et sp. indet. Sunked monocyclocytic stomatas, MPV-259, Río Rubielos, x500



y 0,05-0,09 cm de anchura, reunidas de dos en dos; braquiblastos de aspecto cilíndrico, de 2,5-6 mm de longitud y 1,1-1,3 mm de anchura. Zona distal del braquiblasto redondeada.

Observaciones: basándonos en la morfología de las acículas estudiadas y número de éstas por braquiblasto, no podemos atribuir los 13 ejemplares encontrados a una determinada especie.

Pinus sp. 2
(Lám. 2, Figs. 2 y 5)

Descripción: conos masculinos de 1,9-0,7 cm de longitud y 0,45-0,23 cm de anchura, alargados, sésiles, con forma estrecha y piriforme; zona distal y proximal de los conos siempre redondeada, la proximal se encuentra protegida por un conjunto de catáfilos que la rodean; presentan un eje central de hasta 0,5 mm de anchura que recorre longitudinalmente al cono, del que nacen escamas lisas y no ornamentadas helicoidalmente en un número superior a 47 que presentan su porción distal cuadrangular o redondeada. En uno de los ejemplares (MNCNV-8203) se observa como las escamas se curvan hacia la zona apical en su parte más distal.

Observaciones: los 24 ejemplares estudiados aparecen de forma solitaria en las muestras de mano, con excepción del ejemplar MPV-1369-RM que presenta un conjunto de 7. Los conos se encuentran conservados de dos formas diferentes: a- 13 compresiones carbonificadas que exhiben la estructura exterior del cono; b- 11 compresiones o impresiones divididas por su mitad. Debido a su morfología estos tipos de cono se relacionan con el género *Pinus*, aunque es imposible por el momento atribuirlos a una especie determinada.

Se ha incluido en este grupo un cono ligeramente mayor que el resto (MPV-292-RM) (Lám. 2, Fig. 5) que por sus características morfológicas podría relacionarse tanto con el género *Pinus* como con el género *Picea*, en particular con las especies actuales: *P. likiangensis* (Franch.) Pritz. de China occidental y el Tibet, *P. polita* (Sieb. & Zucc.) Carr., del Japón y *P. sitchensis* (Bongard.) Carr. de la costa occidental de Norteamérica.

Pinus sp. 3
(Lám. 3, Fig. 4)

Descripción: fragmento de cono ovoideo de 4,37 cm de longitud y 2,18 cm de anchura, con apófisis romboideas con longitud casi igual a la anchura (8-9 cm de longitud y 8,5 mm de anchura) con umbo centromucronado de aspecto oval no rodeado por una ceja;

las apófisis se presentan estriadas, terminando estas estriás en el umbo de forma radial.

Observaciones: el único ejemplar estudiado (MPV-1057-RM) posee las apófisis centromucronadas del mismo modo que *P. pinaster* Ait. (Klaus, 1989) que habita en la actualidad en el Oeste del Mediterráneo. Por la forma de las apófisis, sería relacionable con la especie *P. pinastroides* Ung., particularmente con los ejemplares recolectados en el Aragoniense de Sahinali (Provincia de Aydin, Turquía) (Mädler y Steffens, 1979). A diferencia de las piñas turcas, el espécimen de Rubielos de Mora presenta una cierta orientación de las apófisis hacia su zona proximal.

Existen, así mismo, similitudes entre este cono y los figurados por Buzek et al. (1996) en el Mioceno Inferior de Cypris Shale (República Checa) como *Pinus* sp. div. Estos autores expresan que los especímenes más completos que estudiaron presentan apófisis parecidas a *P. pinaster*. Concluyen, además, que las piñas que describen son muy parecidas a las especies actuales norteamericanas *P. rigida* Mill., *P. ponderosa* Doug. y *P. taeda* L. Al respecto, Klaus (1989) expone que la mayor parte de los pinos diploxylon que habitan en Estados Unidos y Centroamérica son centromucronados, lo que podría relacionarlos con el ejemplar estudiado. Éste es también comparable con los especímenes identificados como *P. princeps* Sap. y *P. ungeri* Stur del Mioceno de Stovsca (Bulgaria) (Pamalarev et al., 1991). Según estos autores, estas dos especies oligocenas son muy parecidas morfológicamente a las actuales *P. canariensis* Smith y *P. roxburghii* Sarg. Sin embargo, consideramos que no existe tal similitud morfológica aún cuando presenten una gran variabilidad de formas de conos las especies actuales citadas (Klaus, 1982, 1989) que poseen como característica determinativa un umbo excentromucronado. Al no poseer esta característica los ejemplares búlgaros, no creemos que deban ser relacionados con las dos especies actuales citadas, debiendo ser reestudiados. Con respecto al espécimen de Rubielos de Mora, al ser un fragmento no podemos relacionarlo sin lugar a dudas con ninguna especie en concreto, aunque resaltamos su proximidad a pinos con umbos centromucronados.

Pinus sp. 4
(Lám. 3, Fig. 1)

Descripción: piñón de 2,2-1,9 cm longitud con semilla ovalada de 6-5 mm de longitud y 3 mm de anchura; ala articulada de 1,6-1,1 cm de longitud y 0,6-0,5 cm de anchura, oblonga, alargada, estriada en toda su superficie, con la parte distal redondeada o ahusada de forma simétrica.

Observaciones: se han estudiado 5 ejemplares preservados como impresiones y uno como compresión de la que existe huella y contrahuella. Este tipo de piñones lo presentan casi todas las especies actuales mediterráneas de *Pinus* menos *P. canariensis* y *P. pinea* L. También lo poseen *P. sylvestris* L., *P. nigra* Arnold, *P. uncinata* Mill., *P. mugo* Turra, *P. heldreichii* Christ., las especies de la subespecie leucodermis y la mayor parte de los pinos diploxylon asiáticos, europeos y americanos (Klaus, 1989), por lo que es casi imposible relacionar los ejemplares descritos con ninguna especie en concreto.

Pinus sp. 5
(Lám. 3, Fig. 3)

Descripción: piñón de 2,3-0,9 cm de longitud; semilla muy pequeña (3-1 mm de longitud y 2-1 mm de anchura); elíptica, circular o triangular; ala articulada, oblonga, estriada longitudinalmente de 2,1-0,7 de longitud y 0,8-0,3 cm de anchura; con la zona de máxima anchura generalmente en la parte distal, aunque se han estudiado ejemplares que la presentan en su zona media (MPV-293-RM); parte distal ahusada de forma asimétrica.

Observaciones: es posible que los 16 piñones descritos sean ejemplares abortados, dado el pequeño tamaño de la semilla. Sin embargo, recuerdan a los figurados en el Mioceno Superior de Chiuzaia (Rumanía) como *P. cf. strobus* L. (Givulescu, 1991). Esta especie vive actualmente en el E de USA en bosques templados.

Orden LAURALES Lindley, 1833
Familia LAURACEAE A. L. de Jussieu, 1789
Género *Daphnogene* Unger, 1850

Daphnogene polymorpha (A. Braun)

Ettingshausen, 1851
(Fig. 3, C; Lám. 4, Fig. 5)

- 1845 *Ceanothus polymorpha* A. Braun: 171.
1847 *Ceanothus bilinicus* Unger: 145, lám. 49, fig. 9.
1851 *Daphnogene polymorpha* (A. Braun) Ettingshausen: 16, lám. 2, figs. 23-25.
1855 *Camphora polymorpha* (A. Braun) Heer: 112, lám. 1, fig. 11.
1856 *Cinnamomum polymorphum* (A. Braun) Heer: 88, lám. 91, fig. 11c-d, lám. 93, figs. 25-28, lám. 94, figs. 1-16, 19a, 20b, 20g, 21-26.
1964 *Cinnamomophyllum bilinicum* (Unger) Knobloch: p. 601.
1967 *Daphnogene bilinica* (Unger) Kvaček & Knobloch: 203.

Descripción: restos foliares ovados y simétricos de 4,39-1,93 cm de longitud y 2,74-1,47 cm de anchura; ápice de agudo a emarginado; base de redondeada a cuneada; margen entero; peciolo normal de 1,3-0,24 cm de longitud; nerviación curvipalmada; nervios primarios moderados, de curso derecho; 3 pares de nervios secundarios moderados con curso uniformemente curvado y ángulo de divergencia de 45°-85°; presencia de nervios intersecundarios; nerviación terciaria percurrente de curso derecho y sinuosos y oblicua respecto al nervio medio del limbo foliar, que nace de la secundaria formando ángulos rectos; nerviación de orden superior a la terciaria no conservada.

Observaciones: el hallazgo de dos únicos ejemplares asignables a *Daphnogene* en el Mioceno Inferior de Rubielos de Mora (MPV-2105-RM, ADR-16) resalta porque este género domina numéricamente en gran cantidad de localidades del Oligoceno superior y Mioceno Inferior del centro y este de Europa (Buzek et al., 1996; Ferguson, 1971; Givulescu, 1983, 1984; Hably, 1982, 1985, 1989, 1990, 1992; Knobloch y Kvaček, 1981; Kovar-Eder y Berger, 1987; Mihajlovic, 1996-1997; Sitar y Kvaček, 1997), y Mioceno del Norte de la Península Ibérica (Barrón, 1999).

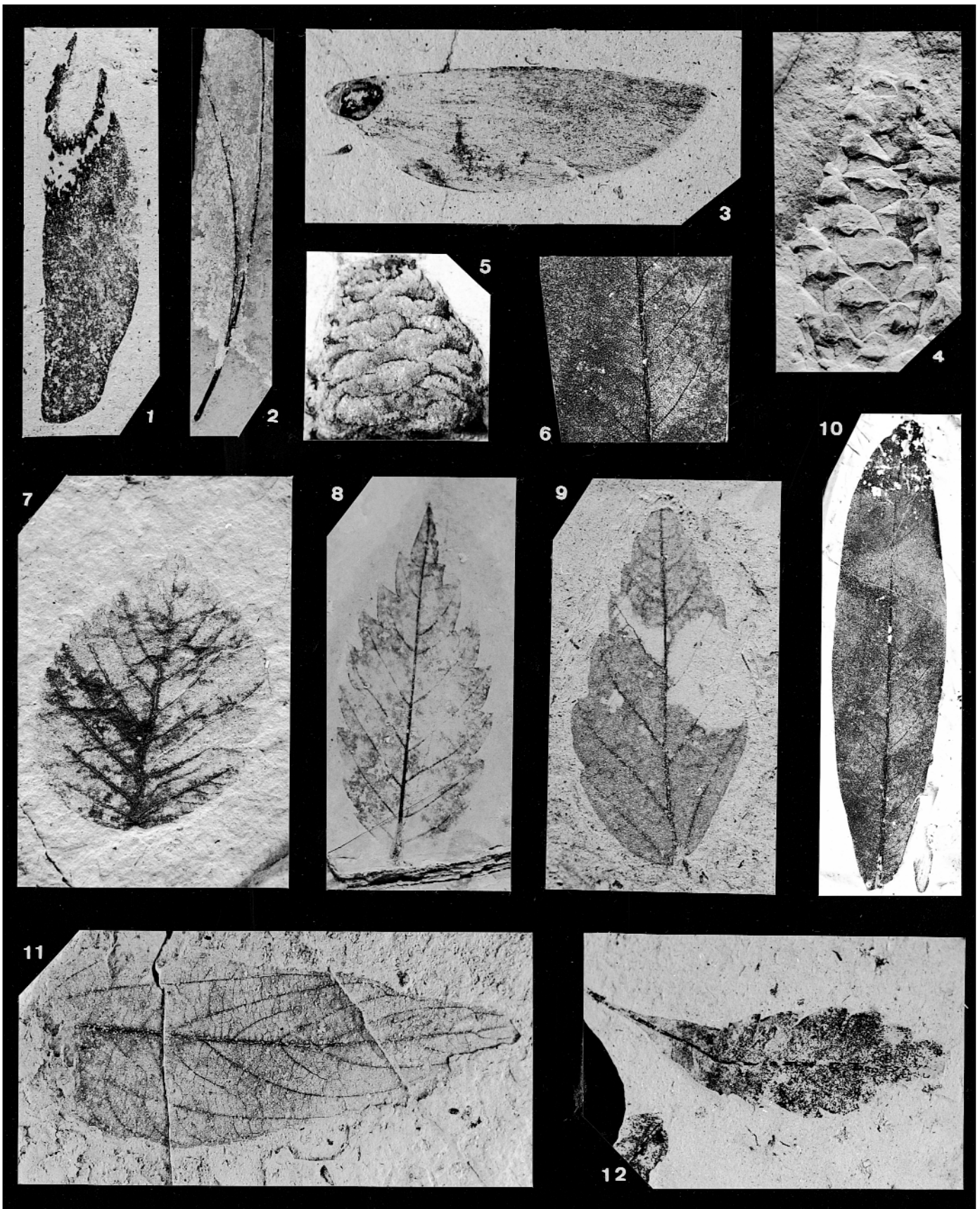
El descubrimiento en el Mioceno de Krezau (Alemania), en donde se han hallado abundantes restos de este género, de frutos del tipo de *Cinnamomum camphora* Nees y Eberm. (Pingen et al., 1994), parece relacionar el género fósil con el actual de Lauraceae.

Género *Neolitsea* Merrill in Philipp, 1906

Neolitsea paleosericea Takhtajan, 1963
(Fig. 3, H; Lám. 6, Fig. 2)

1963 *Neolitsea paleosericea* Takhtajan: 202, lám. 6, fig. 5-7.

Descripción: restos foliares simétricos de elípticos a lanceolados de 5,2-3,1 cm de longitud y 1,9-1,6 cm de anchura; ápice agudo; base y peciolo no preservados; margen liso; nerviación curvipinnada simple o curvipalmada, según los ejemplares; nervio medio moderado con curso derecho, encontrándose a veces ramificado; de 6 a 4 pares de nervios secundarios moderados, curvados uniformemente y con ángulo de divergencia de 45°-80°; ramificaciones en los nervios secundarios que dan lugar a arcos de segundo orden en las cercanías del margen; presencia de nervios intersecundarios; nerviación terciaria percurrente por lo general con curso derecho, aunque también aparecen nervios terciarios ahorquillados, perpendiculares con respecto al nervio medio; nerviación cua-



ternaria reticulada ortogonalmente formando areolas poligonales bien desarrolladas de tamaño medio.

Observaciones: los ejemplares determinados (MPV-1067-RM, MPV-1674-RM, MPV-2030-RM, ADR-15) son similares a los figurados por Givulescu y Olos (1973) y Givulescu (1991) en el Mioceno de Rumanía como *N. paleosericia*. Esta especie fue descrita por primera vez en el Neógeno de Gorderdzkogo Perelava (Rusia) (Takhtajan, 1963). Los autores mencionados indican semejanzas con las actuales *N. sericea* (Blume) Koidz. y *N. apiculata* (Blume) Koidz. *N. sericea* vive en la actualidad en Corea, China y las regiones japonesas de Honsu, Shikoku y Kyushu. Por nuestra parte, también hemos encontrado similitudes con las especies chinas *N. phanerophlebia* Merr. y *N. cambodiana* Lec., que se diferencian de la especie fósil por presentar el ápice acuminado.

Género *Laurophyllum* Goeppert, 1857

Laurophyllum sp. 1 (Fig. 3, B)

Descripción: restos foliares, por lo general, fragmentarios, simétricos y elípticos, de 6,4-6 cm de longitud y 3,7-3,1 cm de anchura; ápice obtuso; base redondeada; pecíolo no conservado; margen liso; nerviación curvipinnada simple y lazada; nervio medio robusto con curso derecho; 4-6 pares de nervios

secundarios moderados curvados uniforme y abruptamente con ángulo de divergencia de 40°-45° agudo moderado, que llega a medir más de 50° en la zona apical de ejemplar MPV-1677-RM; algunos nervios secundarios se ramifican dando lugar a arcos de segundo orden en las proximidades del margen; presencia de nervios intersecundarios; nerviación terciaria percurrente con curso derecho y ahorquillado y oblicua respecto al nervio medio; nerviación de cuarto y quinto orden reticulada ortogonalmente formando areolas poligonales bien desarrolladas de tamaño mediano y pequeño.

Observaciones: los ejemplares estudiados presentan similitudes con distintas especies fósiles con hojas notófilas y lauroides, siendo éstas: 1- *Litsea palaeolata* Givulescu, del Chatiense de Aninoasa (Schiltal, Rumanía) (Givulescu y Olos, 1973) y, 2- *Laurophyllum braunii* (Heer) Nemejc y Knobloch del Mioceno Superior de Chiuzbaia (Givulescu, 1991), ya que la morfología de algunos ejemplares de estas dos especies es idéntica a la del espécimen MPV-1673-RM. 3- *Litsea ipolytarnocense* Hably, del Mioceno Inferior de Ipolytarnóc (Hungria) (Hably, 1985) y del Eggenburgiense de Lipovany (S de Eslovaquia) (Sitár y Kvaček, 1997), no obstante esta especie presenta el ápice acuminado y una nerviación secundaria más robusta y densa. 4- De una forma más lejana, los ejemplares aquí estudiados poseen una cierta similitud con *Laurus (Persea) superba* Sap. del Mioceno

Lámina 3

- Fig. 1. *Pinus* sp. 4, MPV-1312-RM, Río Rubielos, x3,5
- Fig. 2. *Pinus* sp. 1, MPV-1344-RM, Río Rubielos, x0,9
- Fig. 3. *Pinus* sp. 5, MPV-293-RM, Río Rubielos, x3,3
- Fig. 4. *Pinus* sp. 3, MPV-1057-RM, Río Rubielos, x1,3
- Fig. 5. *Picea* sp., MPV-1342-RM, Río Rubielos, x2,5
- Fig. 6. *Laurophyllum* sp. 2. Detalle de la nerviación secundaria y terciaria, MGUV-7432, El Rull, x2
- Fig. 7. *Ulmus* sp., MPV-2108-RM, Río Rubielos, x1
- Fig. 8. *Zelkova zelkovifolia* (Unger) Buzek y Kotlaba, MPV-1680-RM, Río Rubielos, x1,1
- Fig. 9. *Tremophyllum tenerrimum* (Weber) Rüffle, MPV-2109-RM, Río Rubielos, x2,5
- Fig. 10. *Laurophyllum* sp. 2. MGUV-7432, El Rull, x0,9
- Fig. 11. *Celtis begonioides* Goeppert, MNCNV-8659, El Rull, x1,3
- Fig. 12. *Myrica vindobonensis* (Ettingshausen) Heer, Río Rubielos, x1

Plate 3

- Fig. 1. *Pinus* sp. 4, MPV-1312-RM, Río Rubielos, x3,5
- Fig. 2. *Pinus* sp. 1, MPV-1344-RM, Río Rubielos, x0,9
- Fig. 3. *Pinus* sp. 5, MPV-293-RM, Río Rubielos, x3,3
- Fig. 4. *Pinus* sp. 3, MPV-1057-RM, Río Rubielos, x1,3
- Fig. 5. *Picea* sp., MPV-1342-RM, Río Rubielos, x2,5
- Fig. 6. *Laurophyllum* sp. 2. Second and third venation detail, MGUV-7432, El Rull, x2
- Fig. 7. *Ulmus* sp., MPV-2108-RM, Río Rubielos, x1
- Fig. 8. *Zelkova zelkovifolia* (Unger) Buzek et Kotlaba, MPV-1680-RM, Río Rubielos, x1,1
- Fig. 9. *Tremophyllum tenerrimum* (Weber) Rüffle, MPV-2109-RM, Río Rubielos, x2,5
- Fig. 10. *Laurophyllum* sp. 2. MGUV-7432, El Rull, x0,9
- Fig. 11. *Celtis begonioides* Goeppert, MNCNV-8659, El Rull, x1,3
- Fig. 12. *Myrica vindobonensis* (Ettingshausen) Heer, Río Rubielos, x1

Inferior del Bois d'Asson y Armissan (Saporta, 1867) y, particularmente a los ejemplares figurados por Heer (1856, lám. 89, fig. 9) como *Persea braunii* Heer. Por último, el tipo de nerviación que muestran los especímenes encontrados recuerda a los de *Magnolia mirabilis* Kolakovszkij, del Mioceno Inferior de Ipolytarnóc (Hungria) (Hably, 1985).

Resumiendo: los ejemplares estudiados (MPV-1677-RM, MPV-1673-RM, MPV-2021-RM) que se presentan como impresiones, pueden relacionarse con un buen número de especies fósiles. Sin embargo, sería necesario realizar estudios cuticulares para relacionarlos con uno u otro género. Por esta razón, dada su morfología los atribuimos provisionalmente al género-forma *Laurophyllum*.

Laurophyllum sp. 2
(Lám. 3, Figs. 6 y 10)

Descripción: restos foliares estrecho-elípticos de 10,17-7,17 cm de longitud y 4,72-2,63 cm de anchura; ápice agudo, base cuneada; pecíolo no conservado; margen liso; nerviación curvipinnada simple; nervio medio de moderado a robusto con curso derecho; 15-11 pares de nervios moderados de segundo orden uniformemente curvados con ángulo de divergencia de 45°-65°, en algunos ejemplares es mayor de 65° en la zona basal; presencia de nervios intersecundarios; nerviación terciaria reticulada ortogonalmente formando areolas poligonales bien desarrolladas de tamaño medio.

Observaciones: resulta bastante complicado describir hojas notófilas lauroides si estas se presentan conservadas como impresiones sin cutículas conservadas. Éste es el caso de los ejemplares descritos, que por su morfología deben ser relacionados con el género-forma *Laurophyllum*. Los ejemplares estudiados (MNCNV-8233, MNCNV-8161, MNCNV-8171, RM-AV-043, MNCNV-8200, MNCNV-8161, MNCNV-8248, ADR-1, MGUV-7432) son similares a los del Sarmatiense de Oehningen descritos por Heer (1859, pág. 80, lám. 89, fig. 5) como *Laurus swosowicziana*, aunque la carencia de cutículas nos impide relacionar los ejemplares estudiados con el género *Laurus*.

Morfológicamente, también recuerdan a los de *Lauraceophyllum (Litsea) primigenia* (Ung.) Giv., del Chatiense de Schiltals (Rumanía), aunque a diferencia de los aquí descritos presentan la nerviación terciaria percurrente más o menos perpendicular al nervio medio (Givulescu y Olos, 1973). Asimismo, presentan similitud con los de *Apocynopyllum lanceolatum* Ung. del Mioceno de Alemania (Weber, 1851, págs. 188-189, lám. 21, fig. 1). Sin embargo, debiera revisarse la identificación de Weber (op. cit.) de los ejem-

plares de esta especie ya que no presentan la típica vena intramarginal que posee el género *Apocynophyllum*.

Orden URTICALES Lindley, 1833
Familia ULMACEAE Mirbel, 1815
Género *Celtis* Linné, 1753

Celtis begonioides Goeppert, 1855
(Lám. 3, Fig. 11)

1855 *Celtis begonioides* Goeppert: 33, lám. 8, fig. 10.
1991 *Celtis* cf. *occidentalis* Linné. Givulescu: 99, lám. 11, fig. 2.

Descripción: restos foliares simétricos y lanceolados, de 9,7-4,7 cm de longitud y 2,85-1,7 cm de anchura; ápice atenuado; base asimétrica más o menos redondeada; margen aserrado; dientes marginales pequeños, tipo C-1 (cóncavo/convexos); pecíolo corto y recto, de 1-0,28 cm de longitud; nerviación curvipinnada simple; nervio medio moderado con curso derecho; 5 pares de nervios moderados de segundo orden uniformemente curvados, con disposición alterna y ángulo de divergencia menor de 35°; presencia de nervios intersecundarios; desarrollo de ramas de segundo orden que forman arcos secundarios en la zona basal de los ejemplares; nerviación terciaria percurrente, perpendicular respecto al nervio medio y de curso simple o ahorquillado; nerviación de menor rango bien desarrollada, ortogonalmente reticulada formando areolas poligonales de tamaño medio, con venillas ramificadas una o dos veces.

Observaciones: debido a que presentan más de tres pares de nervios secundarios, los ejemplares estudiados (MPV-1063-RM, MNCNV-8659, MGUV-5701a, MGUV-5701b) son similares a las hojas de la especie actual *C. occidentalis* L. Por esta razón, Givulescu (1991) en el Mioceno Superior de Rumanía describió y figuró un resto foliar semejante al estudiado como *C. cf. occidentalis*. Por su parte, Laurent y Marty (1908) citan en el Plaisanciense de Niac (Cantal) a la especie *C. primigenia* Sap., la cual también presenta más de tres pares de nervios secundarios. Desgraciadamente, debido al estado fragmentario de los ejemplares de Niac, son difícilmente comparables con los de Rubielos de Mora.

Género *Tremophyllum* Ruffle, 1963

Tremophyllum tenerimum (Weber) Ruffle, 1963
(Lám. 3, Fig. 9)

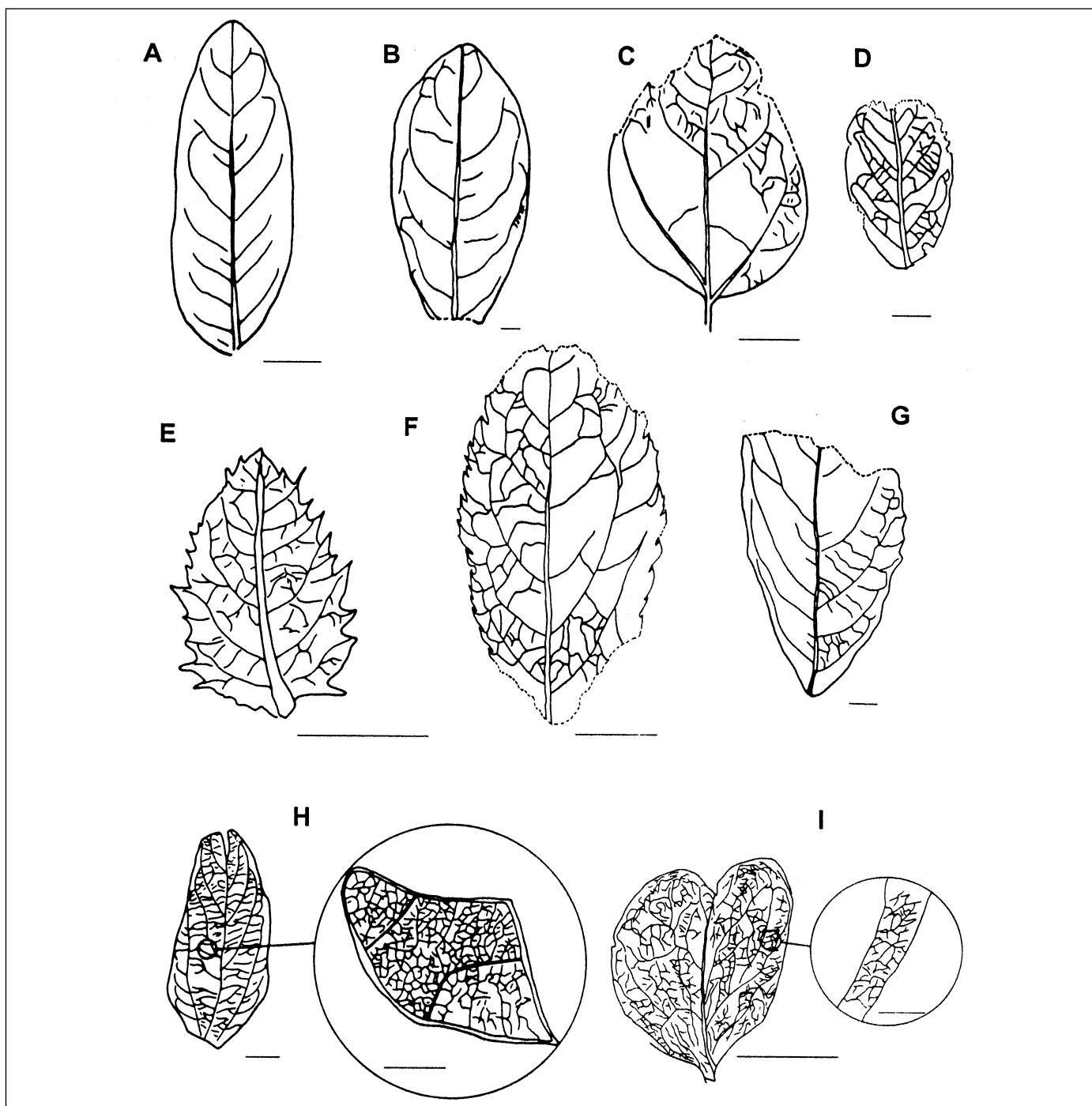


Fig. 3.

A. *Caesalpinia* gen. et sp. 2, MNCNV-8165, MNCNV-8165, Río Rubielos

B. *Laurophyllum* sp. 1, MPV-1673-RM, Río Rubielos

C. *Daphnogene polymorpha* (A. Braun) Ettingshausen, MPV-2105-RM, Río Rubielos

D. *Caesalpinia* gen. et sp. 1, MPV-2119-RM, sin localidad

E. *Dicotylophyllum* sp., MPV-2117-RM, Río Rubielos

F. Rosaceae gen. et sp. indet., MPV-667-RM, Río Rubielos

G. *Alnus* sp., MNCNV-8232, Alto de la Venta

H. *Neolitsea paleosericea* Takhtajan, MPV-1067-RM, Alto de la Venta

I. *Loranthus obovatifolia* Givulescu y Olos, MPV-2116-RM, Río Rubielos

(Escala gráfica: 5 mm menos E=0,5 mm. escala gráfica de los detalles de las nerviaciones de H e I=1 mm)

(Graphic scale: 5 mm except to E= 0,5 mm. H and I graphic scales of the third venation details= 1 mm)

1851 *Quercus tenerrima* Weber: 172-173, lám. 18, fig. 15.

1855 *Quercus rottensis* Weber. Wessel y Weber: 132, lám. 21, fig. 8-10.

1963 *Tremophyllum tenerrimum* (Weber) Ruffle: 189-190, lám. 5, figs. 16-26, lám. 20, figs. 4-5.

Descripción: hoja asimétrica y ovada con 2,51 cm de longitud y 0,53 cm de anchura; ápice agudo; base asimétrica y cuneada; margen aserrado; dientes marginales pequeños, mucronados, de tipo C-4 (cóncavo/acuminados) y C-1 (cóncavo/convexos), con ángulo apical agudo; pecíolo ausente; nerviación rectipinnada simple; nervio medio moderado, con curso derecho; 6 pares de nervios secundarios, alternos, moderados, uniformemente curvados, con ángulo de divergencia de 45°-70°; los nervios secundarios de la zona apical tienen ángulos de divergencia más anchos que los de la zona media y la base; nerviación terciaria percurrente, mal conservada, oblicua respecto al nervio medio.

Observaciones: el ejemplar descrito (MPV-2109-RM) es idéntico a los del Mioceno de Alemania figurados por Wessel y Weber (1855, págs. 131-132, lám. 21, figs. 6-10) como *Quercus tenerrima* Web. En especial recuerda al de la Fig. 10, aunque este último posee 10 pares de nervios secundarios. Posteriormente, Schimper (1870-1872) indicó que esta especie se parecía mucho a pequeños ejemplares simétricos de *Planera ungeri* (= *Zelkova zelkovifolia*), relacionándolos por primera vez con la familia Ulmaceae.

Más adelante, los ejemplares citados fueron revisados por Ruffle (1963) quien cambió de posición taxonómica a éstos, relacionándolos con el género *Trema*, ulmácea típica de los trópicos y subtrópicos. Al no poderse atribuir con toda seguridad estos fósiles al género citado, por la ausencia de frutos y cutículas, el autor citado creó el género parataxónico *Tremophyllum* y la especie *T. tenerrimum*, en espera que se hallen ejemplares con las características adecuadas para realizar un estudio con mayor profundidad.

T. tenerrimum han sido registrada en afloramientos alemanes del Oligoceno superior al Sarmatiense (Ruffle, 1963; Mosbrugger, 1989).

El ejemplar de Rubielos de Mora también presenta un cierto parecido con el del Aquitaniense de Céreste y Nancy (Francia), descrito como *Hemiptelea flichei* Sap. (Saporta, 1981, págs. 74-75, lám. 20, fig. 5a).

Género *Ulmus* Linné, 1753

Ulmus sp.
(Lám. 3, Fig. 7)

1994 *Ulmus braunii* Heer. Álvarez Ramis y Fernández Marrón: 327, lám. 2, fig. 5.

Descripción: hojas simétricas de elípticas a ovadas, de 5,43-1,8 cm de longitud y 3,36-1,05 cm de anchura; ápice agudo; base de cuneada a redondeada; margen aserrado irregularmente; presencia de dientes marginales compuestos con denticulaciones de primer, segundo y tercer orden; dientes marginales de primer orden de tipo B-2 (rectos) y C-1 (cóncavo/convexos); dientes marginales separados por senos angulares; pecíolo recto y corto del pecíolo: 0,24-0,28 cm de longitud; nerviación rectipinnada compuesta; nervio medio moderado con curso derecho; 15-10 pares de nervios moderados de segundo orden, usualmente alternos, con ángulos de divergencia de 45°-65° y curso derecho; algunos especímenes presentan nervios secundarios con ángulo de divergencia de hasta 80° en su zona apical (p. e. MNCNV-8145); en algunos ejemplares los nervios más basales se curvan abruptamente sobre el nervio secundarios superior; presencia de nervios secundarios ramificados una o dos veces en su zona más apical, cada una de las ramificaciones acaba en los dientes marginales de segundo y tercer orden; presencia de nervios intersecundarios; nerviación terciaria percurrente con curso derecho u ahorquillado que forma un ángulo oblicuo con respecto al nervio medio (en la parte apical de algunos ejemplares, como el MNCNV-8145, la nerviación terciaria es ortogonalmente reticulada); nerviación de menor rango bien desarrollada, ortogonalmente reticulada formando areolas poligonales de tamaño medio.

Observaciones: el género *Ulmus* presenta polimorfismo y anisofilia. Esta es la razón por lo que se han descrito en el pasado formas muy distintas que en realidad corresponden a una misma especie. Tal es el caso de las especies: *U. braunii* Heer, *U. bronni* Ung., *U. fischeri* Heer, *U. massalongii* Heer, *U. minuta* Goepp., *U. plurinervia* Ung. y *U. wimmeriana* Goepp., descritas por Heer (1856) en la flora sarmatiense de Oehningen. Algunos autores como Zastawniak (1980) consideran válidas la mayor parte de éstas, mientras que otros, como Hantke (1954), aduciendo un elevado grado de polimorfismo, reconocen una única especie: *U. longifolia* Ung.

Los ejemplares de Rubielos de Mora son similares a los del Mioceno Superior de Chiuzbaia (Rumanía), descritos como *U. pyramidalis* (Givulescu, 1991, lám. 30, fig. 3), aunque este autor indica que presentan limbos asimétricos. Los ejemplares estudiados también recuerdan, sobre todo los de talla más pequeña, a *U. minuta*, del Mioceno Superior de Bory, Eslovaquia (Kotlaba, 1963), ya que, al contrario que los rumanos, tienen el limbo simétrico. En el Mioceno Inferior de Krezau (Alemania), Ferguson (1971) des-

cribió hojas semejantes a las de Rubielos de Mora en tamaño y forma como *Ulmus* sp.

Las formas más grandes de Rubielos de Mora, debido a su limbo simétrico, se asemejan a algunos ejemplares del Vallesiense de Sprendlingen (Alemania), figurados por Meller (1989, lám. 13, fig. 2) como *Ulmus* spp. Form. A. No obstante, esta especie por sus hojas lanceoladas se distingue netamente del conjunto de los especímenes estudiados. También se asemejan a *U. fischeri*, del Sarmatiense de Oehningen (Heer, 1856, lám. 79, fig. 18) al presentar doble denticulación, hojas simétricas con 12-14 pares de nervios secundarios, y un tamaño similar. Sin embargo, como hemos indicado anteriormente, Hantke (1954) considera a esta especie sinónima de *U. longifolia*, no encontrándose la diagnosis de esta última especie en consonancia con las características de los ejemplares recolectados en Rubielos de Mora.

Por su parte, Schimper (1870-1872, lám. 89, fig. 1) figuró como *U. bronni* un ejemplar del Sarmatiense de Oehningen con doble denticulación, semejante a varios de los especímenes estudiados, que Heer (1856) había considerado como *U. braunii*. A diferencia de las especies hasta ahora mencionadas, *U. braunii* posee 13-10 pares de nervios secundarios, limbo asimétrico y doble denticulación. No obstante, también se han incluido en esta especie ejemplares de limbos simétricos. Schimper (1870-1872) consideró que *U. braunii* presentaba tres variedades: a- hojas pequeñas, cordado-elípticas, b- hojas mucho más grandes, cordado-elípticas largamente acuminadas y, c- hojas cordado-lanceoladas. Sin embargo, en la descripción original de Heer (1856), se dice: "base valde inequalibus". De la misma manera que para *U. fischeri*, Hantke (1954) considera a *U. braunii* sinónima de *U. longifolia*.

Zastawniak (1980) intentó diferenciar las distintas especies descritas atendiendo a su tamaño y características marginales. Sin embargo, no parece tener en cuenta ni los estudios realizados por autores como Hantke (1954), ni la anisofilia de este género.

En resumen, los 16 ejemplares de Rubielos de Mora podrían asignarse a diferentes especies cuya diferenciación no está suficientemente clarificada. Por esta razón en este trabajo se citan en nomenclatura abierta.

Género *Zelkova* Spach, 1811

- Zelkova zelkovifolia* (Unger) Buzek y Kotlaba, 1963
(Lám. 3, Fig. 8)
- 1843 *Ulmus zelkovaefolia* Unger: 94-95, lám. 24, figs. 7, 9-13, lám. 26, fig. 7.
- 1851 *Planera ungeri* Ettingshausen: 14, lám. 2, figs. 3-18.

- 1856 *Zelkova ungeri* (Ettingshausen) Kováts: 27-29, lám. 5, figs. 1-12, lám. 6, fig. 1-6.
- 1963 *Zelkova zelkovaefolia* (Unger) Buzek y Kotlaba: 59-62, lám. 3, figs. 7-8.
- 1994 *Rhus pyrrhae* Unger. Álvarez Ramis y Fernández Marrón: 327, lám. 3, figs. 7-9.

Descripción: hojas simétricas con limbos de ovados a elípticos, de 6,1-0,6 cm de longitud y 2,5-0,2 cm de anchura; ápice agudo, en ocasiones con su extremo redondeado; base de redondeada a cuneada, simétrica o asimétrica; por lo general, margen regularmente aserrado, aunque en algunos casos (p. e. MPV-739-RM) se encuentra irregularmente espaciado y presenta dientes de segundo orden; dientes marginales de primer orden de tipo C-1 (cóncavo/convexos) (el ejemplar mencionado posee dientes marginales mucronados); dientes marginales separados por senos angulares; pecíolo corto y recto de 0,37-0,2 cm de longitud; nerviación simple rectipinnada; nervio medio moderado con curso derecho; 8-6 pares de nervios moderados de segundo orden con ángulo de divergencia de 45°-65°, siendo más ancho en la parte apical, y curso derecho o uniformemente curvado; presencia de nervios secundarios ramificados una vez, estas ramificaciones terminan en el seno angular de los dientes marginales; presencia ocasional de nervios intersecundarios; nerviación terciaria percurrente con curso derecho u ahorquillado que forma un ángulo oblicuo con respecto al nervio medio; nerviación de menor rango bien desarrollada, ortogonalmente reticulada formando areolas poligonales de tamaño medio.

Observaciones: los 23 ejemplares estudiados presentan características comunes con las hojas de *Z. carpinifolia* (Pall.) K. Koch, del Cáucaso y *Z. serrata* (Thunb.) Makino, del E de Asia. Esta característica es típica de *Z. zelkovifolia* según lo expresado por Tralau (1963) y Kotlaba (1963). Sin embargo, debemos señalar un mayor parecido con la especie de Asia oriental.

Orden JUGLANDALES Engler, 1892

Familia JUGLANDACEAE A. Richard ex Kunth, 1824

Género *Pterocarya* Kunth, 1824

Pterocarya paradisiaca (Unger) Iljinskaja, 1962
(Lám. 6, Fig. 7)

- 1850b *Prunus paradisiaca* Unger: 7, lám. 14, fig. 22.
- 1858 *Pterocarya massalongi* Gaudin y Strozzi: 40, lám. 8, figs. 1-6, lám. 9, fig. 2.
- 1859 *Pterocarya denticulata* Heer: 94, lám. 131, fig. 5-7.
- 1962 *Pterocarya paradisiaca* (Unger) Iljinskaja: 104.

Descripción: folíolos simétricos estrecho-elípticos, de 7,71-7,28 cm de longitud y 3,84-2,92 cm de anchura; ápice no conservado; base cuneada; margen aserrado; dientes marginales, presentes en gran número, pequeños, de tipo C-1 (cóncavo/convexos) y con ángulo apical agudo; ausencia de peciólulo; nerviación curvipinnada semilazada; nervio medio robusto con curso derecho; 16-10 pares de nervios secundarios curvados abruptamente con ángulo de divergencia de 45°-65°, que llega a ser de 65°-80° para algunos nervios; presencia de arcos de segundo orden y de nervios intersecundarios; nerviación terciaria reticulada ortogonalmente o percurrente; en este último caso, se origina en ángulo recto respecto a los nervios secundarios, posee curso derecho o ahorquillado y disposición oblicua respecto al nervio medio; nerviación de cuarto y quinto grado ortogonalmente reticulada, formando areolas poligonales de tamaño medio bien desarrolladas.

Observaciones: esta especie, que Iljinskaja (1962) relaciona con la actual *P. pterocarpa* (Michx.) Kunth., se desarrolló en Europa desde el Oligoceno superior hasta el Plioceno (Knobloch, 1969). Han sido estudiados 6 ejemplares algunos de los cuales se encuentran con agallas sobre sus limbos.

Orden MYRICALES Engler, 1892
Familia MYRICACEAE Blume, 1829
Género *Myrica* Linné, 1753

Myrica banksiaefolia Unger, 1850
(Lám. 4, Fig. 4)

1850a *Myrica banksiaefolia* Unger: 395.

1856 *Dryandroides banksiaefolia* Heer: 102, lám. 100, figs. 3-10.

1956 *Myrica arenesi* Arènes y Depape: 355-356, lám. 15, figs. 9-11, lám. 16, figs. 1-14, lám. 19, figs. 2-8.

Descripción: restos foliares simétricos lanceolados de 9-7,5 cm de longitud y 1,76-1,3 cm de anchura; ápice agudo; base cuneada; margen aserrado, pero por lo general no presenta dientes en su zona basal; dientes marginales de pequeño tamaño de tipo B-2 (rectos) o C-1 (cóncavo/convexos) con ángulo apical agudo; peciolo ausente; nerviación compuesta rectipinnada; nervio medio robusto con curso derecho; 20-16 pares de nervios de segundo orden alternos, moderados uniformemente curvados con ángulo de divergencia de 70°-90°, éste suele variar siendo más estrecho hacia el ápice y más ancho hacia la base; presencia de nervios intersecundarios; nerviación terciaria percurrente, no muy bien conservada; nerviación de menor rango reticulada ortogonalmente formando areolas cuadrangulares bien desarrolladas de tamaño medio.

Observaciones: han sido hallados 7 ejemplares conservados como impresiones, de morfología muy semejante a los descritos como *Myrica* sp. por Ferguson (1971, fig. 12. A-C, E-F) en el Mioceno Inferior de Krezau (Alemania). Son, también, relacionables con *M. arenesi* Arènes y Depape, especie descrita en el Oligoceno de Cervera (España) (Bataller y Depape, 1950). En este mismo lugar también se han descrito especímenes de *M. banksiaefolia*, por lo que con seguridad ambas especies sean sinónimas.

Lámina 4

Fig. 1. *Quercus* sp., ADR-12, Barranco Casas, x2

Fig. 2. *Alnus gaudinii* (Heer) Knobloch & Kvaček, MPV-2106-RM, Río Rubielos, x0,5

Fig. 3. *Populus populina* (Brongniart) Knobloch, MPV-2101, Río Rubielos, x0,7

Fig. 4. *Myrica banksiaefolia* Unger, MNCNV-8241, Alto de la Venta, x0,6

Fig. 5. *Daphnogene polymorpha* (A. Braun) Ettingshausen, ADR-16, Barranco Casas, x1

Fig. 6. *Acer* sp. 3, MPV-39-RM, Río Rubielos, x3,2

Fig. 7. *Acer* sp. 1, MPV-43-RM, Río Rubielos, x3,5

Fig. 8. *Acer tricuspidatum* Bronn, MGVU-5591, Barranco Casas, x1

Plate 4

Fig. 1. *Quercus* sp., ADR-12, Barranco Casas, x2

Fig. 2. *Alnus gaudinii* (Heer) Knobloch & Kvaček, MPV-2106-RM, Río Rubielos, x0,5

Fig. 3. *Populus populina* (Brongniart) Knobloch, MPV-2101, Río Rubielos, x0,7

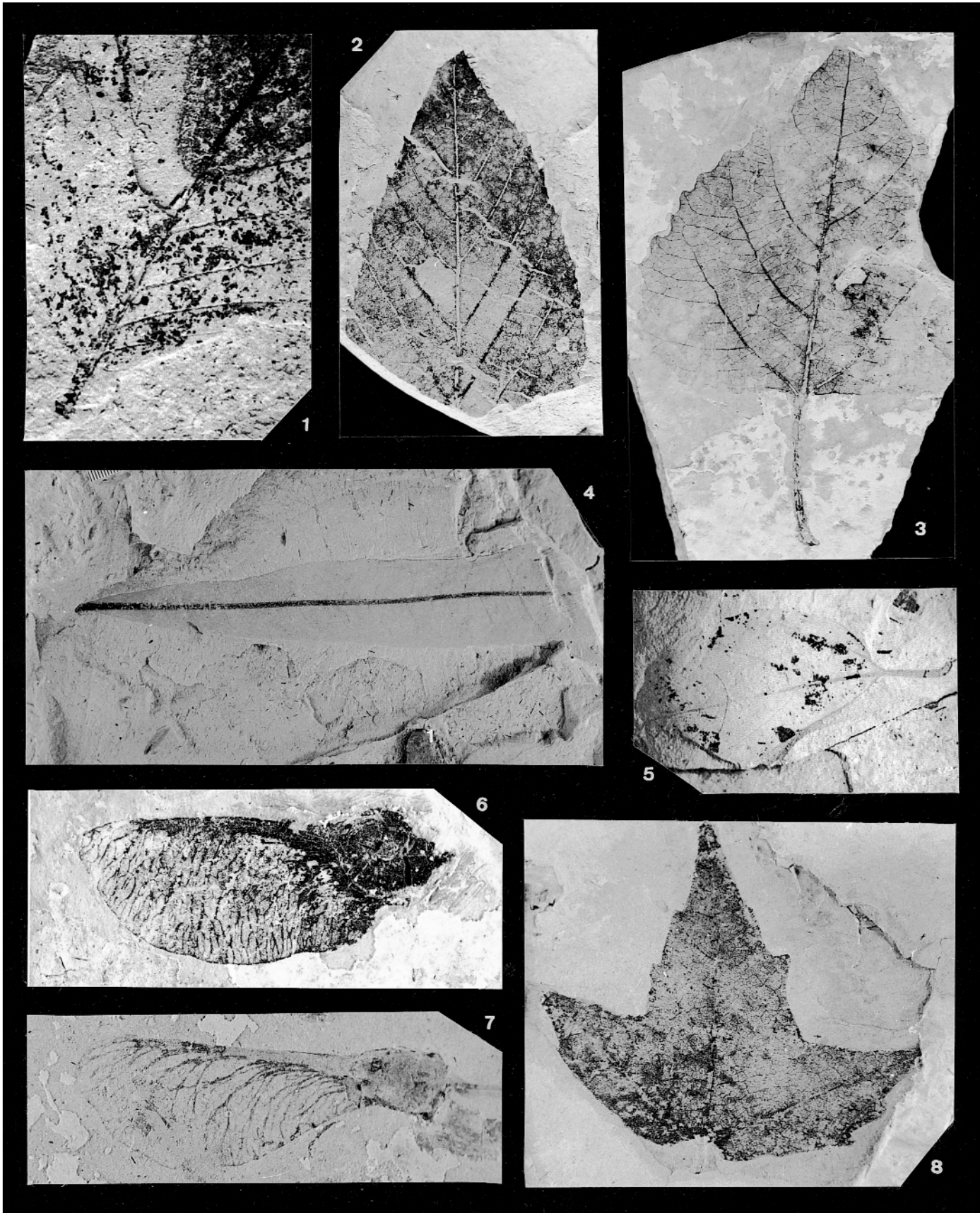
Fig. 4. *Myrica banksiaefolia* Unger, MNCNV-8241, Alto de la Venta, x0,6

Fig. 5. *Daphnogene polymorpha* (A. Braun) Ettingshausen, ADR-16, Barranco Casas, x1

Fig. 6. *Acer* sp. 3, MPV-39-RM, Río Rubielos, x3,2

Fig. 7. *Acer* sp. 1, MPV-43-RM, Río Rubielos, x3,5

Fig. 8. *Acer tricuspidatum* Bronn, MGVU-5591, Barranco Casas, x1



M. banksiaefolia se encuentra representada en el Burdigaliense de Mallorca en donde presenta un alto grado de polimorfismo foliar, apareciendo ejemplares con margen aserrado y liso (Arènes y Depape, 1956).

Myrica vindobonensis (Ettingshausen) Heer, 1856
(Lám. 3, Fig. 12)

1851 *Dryanda vindobonensis* Ettingshausen: 18, lám. 3, fig. 6.

1856 *Myrica (Comptonia) vindobonensis* Heer: 34, lám. 70, figs. 5-6.

Descripción: hojas simétricas, estrecho-elípticas y lanceoladas de 6,2-3,1 cm de longitud y 2,1-1,1 cm de anchura; ápice agudo; base simétrica de aguda a cuneada; margen aserrado; dientes marginales compuestos con dientes de segundo orden pequeños; dientes marginales de primer orden de tipo A-1 (convexos) o C-1 (cóncavo/convexos) con ángulo apical agudo; pecíolo recto de 1-0,86 cm de longitud; nerviación rectipinnada simple; nervio medio robusto o moderado, de curso derecho; 14-8 pares de nervios secundarios alternos, moderados, con ángulo de divergencia de 45°-80° (según los ejemplares estudiados) y curso uniformemente curvado; presencia de nervios intersecundarios; nervios terciarios reticulados ortogonalmente formando arelas poligonales bien desarrolladas de tamaño medio.

Observaciones: esta especie, de la que se han recogido 6 ejemplares, posee afinidades con la especie actual *M. californica* Hort, aunque presenta dientes mucho más desarrollados (Saporta, 1863). Entre las especies fósiles, su mayor similitud se encuentra con los ejemplares determinados como *M. graeffi* Heer, de la flora paleógena de Gergovie (Puy-de-Dôme, Francia), de la que se diferencia por la posesión de hasta 12 pares de nervios secundarios que se ramifican al llegar a los dientes marginales (Boulay, 1899); y con *M. serotina* (Heer) Schimper, del Mioceno Superior de Chiuzbaia (Givulescu, 1991, lám. 17, fig. 9). El último autor mencionado compara los ejemplares de Chiuzbaia con la especie actual *M. cerifera* L. de Norteamérica.

Orden FAGALES Engler, 1892
Familia FAGACEAE Dumortier, 1829
Género *Quercus* Linné, 1753

Quercus sp.
(Lám. 4, Fig. 1)

Descripción: resto foliar basal con base simétrica y cuneada; limbo preservado de 6,85 cm de longitud y

3,91 cm de anchura con margen aserrado; nervios marginales de tipo C-1 (cóncavo/convexos) con ángulo apical agudo; pecíolo recto de 0,69 cm de longitud; nerviación rectipinnada simple; nervio medio robusto de curso derecho; más de 8 nervios secundarios alternos, moderados, con curso recto y ángulo de divergencia de 65°-80°; nerviación terciaria percurrente, oblicua en relación con el nervio medio que se origina formando ángulos rectos con los nervios secundarios; nerviación de menor rango no preservada.

Observaciones: es remarcable la escasez de restos atribuibles al género *Quercus* que se han hallado en los afloramientos de la cuenca de Rubielos de Mora. El único ejemplar recolectado (ADR-12) es un fragmento de una hoja de tipo castaniforme que pudiera ser relacionado con un buen número de especies descritas en el Mioceno de Europa como *Q. kubinyi* (Kov.) Czechtz, *Q. licudensis* Knobloch y Velitzelos, *Q. schoetzii* Knobloch, *Q. gregori* Knobloch y *Q. latifolia* (Sord.) Knobloch.

Familia BETULACEAE S. F. Gray, 1892
Género *Alnus* Miller, 1754

Alnus gaudinii (Heer) Knobloch y Kvaček, 1976
(Lám. 4, Fig. 2)

1859 *Rhamnus gaudinii* Heer: 79, lám. 124, figs. 4-15, lám. 125, figs. 1, 7, 13.

1859 *Rhamnus inaequalis* Heer: 80, lám. 125, figs. 8-12.

1976 *Alnus gaudinii* (Heer) Knobloch y Kvaček: 33, lám. 5, figs. 1, 3, lám. 6, figs. 1, 5, lám. 13, fig. 4, lám. 15, figs. 1-4, 7-8, 10-11, 13, 15, 17, lám. 16, fig. 1-5.

Descripción: fragmento apical de un resto foliar posiblemente ovado; longitud conservada: 6,46 cm; anchura máxima conservada: 4,06 cm; ápice agudo; margen aserrado, dientes marginales compuestos con presencia de dientes de primer y segundo orden; dientes marginales de primer orden de tipo B-1 (rectos), con ángulo apical agudo; nerviación a la vez rectipinnada simple y curvipinnada semilazada; nervio medio, posiblemente, robusto, con curso derecho; más de 8 pares de nervios secundarios opuestos y moderados con curso derecho y uniformemente curvado y ángulo de divergencia de 45° que se hace estrecho en la zona apical; presencia de ramificaciones en la zona terminal de algunos nervios secundarios que van a terminar en los dientes marginales de segundo orden; nerviación terciaria percurrente que nace de los nervios secundarios formando ángulos rectos, con curso derecho u ahorquillado y oblicua

respecto al nervio medio; nerviación de menor rango bien desarrollada, ortogonalmente reticulada formando areolas poligonales de tamaño medio.

Observaciones: la especie *A. gaudinii* presenta gran variabilidad morfológica, siendo el ejemplar estudiado idéntico a las partes apicales de los ejemplares del Mioceno Inferior de Miljevina (Este de Bosnia) (Kvaček et al., 1993). Según los autores citados, los especímenes bosnios entran dentro de la variabilidad de las poblaciones europeas del Oligoceno superior-Mioceno Inferior.

A. gaudini muestra similitudes con la especie actual *Alnus pringlei* Fernald, de México. Según Givulescu (1991), la especie fósil también podría relacionarse con *A. nitida* (Spach.) Endl., del Himalaya.

Alnus sp.
(Fig. 3, G)

Descripción: se han estudiado tres restos foliares fragmentarios (MPV-883-RM, MNCNV-8222, MNCNV-8232), que correspondían a hojas elípticas u orbiculadas; longitud preservada: 4,9-3,5 cm; anchura máxima: 2,6-2,3 cm; ápices no conservados; bases de cuneadas a redondeadas; margen irregularmente aserrado; dientes marginales de tipo C-1 (cóncavo-convexos); pecíolo de curso recto de 2 cm de longitud; nerviación curvipinnada simple; nervio medio moderado de curso recto; se conservan 5 pares de nervios secundarios alternos, moderados, uniformemente curvados con ángulo de divergencia de 45°; presencia de lazos en la zona final de los nervios secundarios; el ejemplar MNCNV-8232 presenta una dicotomía en unos de sus nervios secundarios; nerviación terciaria percurrente que nace de los nervios secundarios formando ángulos rectos, oblicua respecto al nervio medio; nervios terciarios con curso derecho o ahorquillado; nerviación de menor rango ortogonalmente reticulada formando areolas cuadrangulares con ramificación simple o dicótoma.

Observaciones: debido a que los ejemplares se han recolectado en estado fragmentario, no ha sido posible su atribución a ninguna especie en concreto. No obstante, su semejanza con los descritos en el Mioceno de Moravská Nova Ves (Eslovaquia) y en el Sarmatiense de Holy Cross Mts. (Polonia) (Knobloch, 1969; Zastawniak, 1980) como *A. ducalis* (Gaudin) Knobloch, podrían relacionarlos con esta especie.

Orden SALICALES Lindley, 1833
Familia SALICACEAE Mirbel, 1815
Género *Populus* Linné, 1753

Populus populina (Brongniart) Knobloch, 1964
(Lám. 4, Fig. 3)

1822 *Phyllites populina* Brongniart: 237, lám. 14, fig. 4.

1836 *Populus latior* A. Braun: 512.

1856 *Populus attenuata* A. Braun p.p. Heer: 15, lám. 57, fig. 9, lám. 58, figs. 2, 4.

1856 *Populus Heliadum* Unger. Heer: 16, lám. 57, figs. 4-5.

1954 *Populus latior* A. Braun sensu Hantke: 80, lám. 3, figs. 14-16, lám. 4, figs. 1-2.

1964 *Populus populina* (Brongniart), Knobloch: 601.

Descripción: hojas simétricas de orbiculadas a suborbiculadas, de 6,61-2,76 cm de longitud y 6,37-3,81 cm de anchura; ápice agudo y obtuso; base obtusa, truncada o cordada; margen irregularmente aserrado; dientes marginales de tipo C-1 (cóncavo/convexos) y ángulo apical agudo, con diferentes tamaños encontrándose los más patentes en la zona medio apical de la hoja; nerviación curvipinnada semilazada; nervio medio robusto con curso derecho; 9-4 nervios secundarios moderados, alternos, uniformemente curvados, con ángulos de divergencia de 70°-90° en el ápice y, a veces, en la base, y de 45°-65° en la zona media y, en algunos ejemplares, también en la base; algunos ejemplares poseen los nervios secundarios más basales con el mismo grosor que el nervio medio; nervios secundarios de la zona basal con ramificaciones que se curvan formando arcos de segundo orden; los nervios secundarios se ramifican hasta tres veces; presencia ocasional de nervios intersecundarios; nerviación terciaria percurrente, que nace de los nervios secundarios con ángulo agudo y presenta curso derecho u ahorquillado, que forma ángulos oblicuos respecto al nervio medio; nerviación de menor rango bien desarrollada, ortogonalmente reticulada formando areolas poligonales de tamaño medio.

Observaciones: los 15 ejemplares estudiados, por su morfología, se podrían incluir en la Sección Leuce Duby del género *Populus* (Ferguson, 1971).

Schimper (1870-1872), relacionó esta especie con la actual *P. canadensis* Desf. Más adelante, Hantke (1954) indicó semejanzas con la actual *P. deltoides* Marsh. Estudios cuticulares llevados a cabo en Krezau relacionan esta especie con la actual *P. bonatii* Lévl. de China (Ferguson, 1971).

Algunos de los ejemplares estudiados muestran un aspecto semejante a los de la especie *P. serrulatus* (Heer) Pais, descrita en el Burdigaliense de la Cuenca del Tajo (Pais, 1981). Se trata de un taxón polimórfico cuyos restos foliares fueron relacionados por Heer (1881) con seis géneros diferentes de angiospermas

fósiles. No obstante, su forma ancho-ovada, margen crenulado y la falta de cutículas, impide por el momento relacionar a *P. populina* con la especie del Mioceno Inferior portugués.

Género *Salix* Linné, 1753

Salix lavateri A. Braun, 1851 sensu Hantke, 1954
(Lám. 5, Fig. 8)

1851 *Salix lavateri* A. Braun in E. Stizenberger: 78.

1856 *Salix acutissima* Goeppert. Heer: 29, lám. 66, fig. 14.

1856 *Salix denticulata* Heer: 30, lám. 68, figs. 1-4.

1856 *Salix longa* A. Braun. Heer: 31, lám. 69, figs. 12-14.

1856 *Salix media* A. Braun. Heer: 32, lám. 68, figs. 14-17, 19.

1856 *Salix tenera* A. Braun. Heer: 32, lám. 68, figs. 7-12.

1856 *Salix integra* Goeppert (ex parte). Heer: 32, lám. 68, figs. 20-21.

1954 *Salix lavateri* A. Braun sensu Hantke: 55-57, lám. 5, fig. 2-16.

Descripción: hojas simétricas de elípticas a lanceoladas de 11,34-3 cm de longitud y 4,53-1,2 cm de anchura; ápice agudo; base de aguda a cuneada; margen liso o irregularmente aserrado; si el margen es aserrado, los dientes presentan una glándula y son de tipo C-1 (cóncavo/convexos) y B-1 (recto/convexos) con ángulo apical agudo; pecíolo recto de 1,5-0,34 cm de longitud; nerviación curvipinnada simple, si el margen es liso, o curvipinnada semilazada, si es aserrado; nervio medio derecho y robusto; 14-9 pares de nervios secundarios alternos, moderados, uniformemente curvados y, generalmente, con ángulo de divergencia de 45°-65°; algunos ejemplares exhiben un ángulo de divergencia de 70°-80° en la zona apical (p.e. MPV-536-RM) y en la basal (p.e. RM-AV-014); formación de gran cantidad de lazos en las zonas cercanas al margen foliar; presencia ocasional de nervios intersecundarios; nerviación terciaria percurrente con curso derecho u ahorquillado, que nace de los nervios secundarios formando ángulos rectos y forma ángulos oblicuos respecto al nervio medio; nerviación de menor rango bien desarrollada, ortogonalmente reticulada formando areolas poligonales de tamaño medio; nerviación de cuarto y quinto orden reticulada ortogonalmente bien desarrollada formando areolas poligonales de tamaño medio.

Observaciones: esta especie es la mejor representada en la cuenca de Rubielos de Mora con 24 ejemplares. Se trata, al igual que *P. populina*, de una especie polimórfica que presenta ejemplares con

márgenes enteros, aserrados y crenulados, como los hallados en el Mioceno Inferior de Krezau (Alemania) (Ferguson, 1971). Nosotros no hemos encontrado en Rubielos de Mora ejemplares con este último tipo de margen.

Hantke (1954) indica la semejanza de *S. lavateri* con: *S. fragilis* L., *S. nigra* Marsh, *S. caroliniana* Michx, *S. babylonica* L y *S. fluviatilis* Wutt. *S. lavateri*. Está considerada como una forma riparia siendo análoga a especies actuales norteamericanas (Collinson, 1992).

Orden ROSALES Lindley, 1833

Familia ROSACEAE A. L. de Jussieu, 1789

Género *Sorbus* Linné, 1753

Sorbus sp.

(Lám. 5, Figs. 2-3)

Descripción: hojas compuestas imparipinnadas; folíolos terminales, usualmente asimétricos, de elípticos a obovados; con 2,5-5,18 cm de longitud y 1,60-1,64 cm de anchura; folíolos laterales simétricos, en número de 3 a 5 pares, de disposición opuesta, forma estrecha elíptica, ovada u oblonga, y 1,85-3,6 cm de longitud y 0,72-1,99 cm de anchura; ápices agudos; bases de obtusas a truncadas; márgenes aserrados irregularmente, a partir de la mitad o del tercio distal del folíolo, según los ejemplares; dientes marginales compuestos; dientes marginales de primer orden de tipo B-2 (rectos) o C-1 (cóncavo/convexos) con ángulo apical agudo; peciólulos rectos, cortos, de alrededor de 0,2 cm de longitud; algunos folíolos laterales son sentados; nerviación rectipinnada simple, compuesta o curvipinnada semilazada, según el ejemplar; nervios medios moderados con curso derecho; 6-11 pares de nervios secundarios, alternos, moderados, ramificados, curvados uniformemente con ángulo de divergencia de 45°-65°, aunque algunos ejemplares lo presentan de 65°-80° en sus ápices; la ramificación terminal de los nervios secundarios acaba en los dientes marginales o en el seno de estos; presencia de nervios intersecundarios; nerviación terciaria percurrente con curso derecho u ahorquillado, que nace de los nervios secundarios formando ángulos rectos y forma un ángulo oblicuo respecto al nervio medio; nerviación de menor rango bien desarrollada, ortogonalmente reticulada formando areolas poligonales de tamaño medio y pequeño. Con frecuencia aparecen ejemplares con distintos tipos de agallas.

Observaciones: han sido recolectados ocho ejemplares conservados como impresiones y compresiones sin cutícula. De algunos de ellos existe huella y contrahuella (p.e MNCNV-8134; MNCNV-8231).

Los ejemplares estudiados presentan hojas compuestas imparipinnadas, del mismo modo que la especie euroasiática actual *S. aucuparia* L. Folíolos aislados semejantes a los estudiados se hallaron en el Mioceno Superior de Senigaglia (Italia) (Massalongo y Scarabelli, 1859) describiéndose como *S. synoica* Massal. Asimismo, también se han encontrado especímenes semejantes a los estudiados en el Mioceno Superior de Chiuzbaia (Rumanía) (Givulescu, 1991) y Plio-Pleistoceno de Crespià (Cataluña, España) y Bernasso (Francia) (Roiron, 1992).

Los ejemplares de Rubielos de Mora, debido a la morfología de sus limbos y cortos peciólulos, recuerdan a los de Senigaglia. Sin embargo, estos últimos se diferencian netamente de los estudiados por el margen aserrado desde la base y un mayor número de pares de nervios secundarios. Por su parte, los ejemplares descritos y figurados por Givulescu (1991) como *S. cf. aucuparia*, superan en tamaño a los ejemplares de Rubielos de Mora; no pudiendo dilucidar su posible semejanza con respecto a la morfología del margen foliar, dado que en la descripción no se menciona este aspecto y en la figura que se incluye en el trabajo (lám. 28, fig.10) es imposible constatar esta característica. La mayor semejanza de los ejemplares estudiados se encuentra con el ejemplar del Plio-Pleistoceno de Crespià, figurado por Roiron (1992, lám. 16 fig. 12) como *S. domestica* L., aunque éste se encuentra incompleto en su zona apical. Otros ejemplares atribuidos a la misma especie y figurados en la obra citada, aunque próximos a los estudiados por nosotros, muestran un margen aserrado a partir del primer tercio de la lámina que lo que los diferencia netamente.

Debido a su menor tamaño, menor número de nervios secundarios y su margen aserrado a partir de la mitad o el tercio distal de la hoja, podría tratarse de una nueva especie fósil de *Sorbus*. No obstante, debido al polimorfismo que presentan los folíolos estudiados, especialmente los apicales, y a la falta de cutículas, nos parece más apropiado, a la espera del estudio de ejemplares más completos, citarlos en nomenclatura abierta.

Rosaceae gen. et sp. indet.
(Fig. 3, F)

Descripción: resto de un folíolo (MPV-667-RM), probablemente elíptico, de 2,37 cm de longitud y 1,3 cm de anchura; ápice y base no conservados; margen aserrado; dientes marginales compuestos; dientes marginales de primer orden de tipo C-1 (cóncavo/convexos) con ángulo apical agudo; peciólulo con conservado; nerviación curvipinnada semilazada; nervio

medio moderado con curso derecho; 5 pares de nervios secundarios, alternos, moderados, curvados abruptamente con ángulo de divergencia de 45°-65°; nervios secundarios con ramificaciones que unas veces van a terminar en los dientes marginales y otras forman arcos; presencia de nervios intersecundarios; nerviación terciaria reticulada ortogonalmente en la zona más apical, formándose areolas cuadrangulares bien desarrolladas de tamaño medio y pequeño, y percurrente en la zona basal, que nace de los nervios secundarios formando ángulos rectos, con curso derecho u ahorquillado y oblicua respecto al nervio medio; nerviación de menor rango bien desarrollada, ortogonalmente reticulada formando areolas poligonales de tamaño medio.

Observaciones: se ha estudiado un único ejemplar que dada su morfología, es fácil de relacionar con la familia Rosaceae, aunque es difícil asignarlo a uno u otro género de ella a causa de la similitud que presentan las hojas de muchos de ellos.

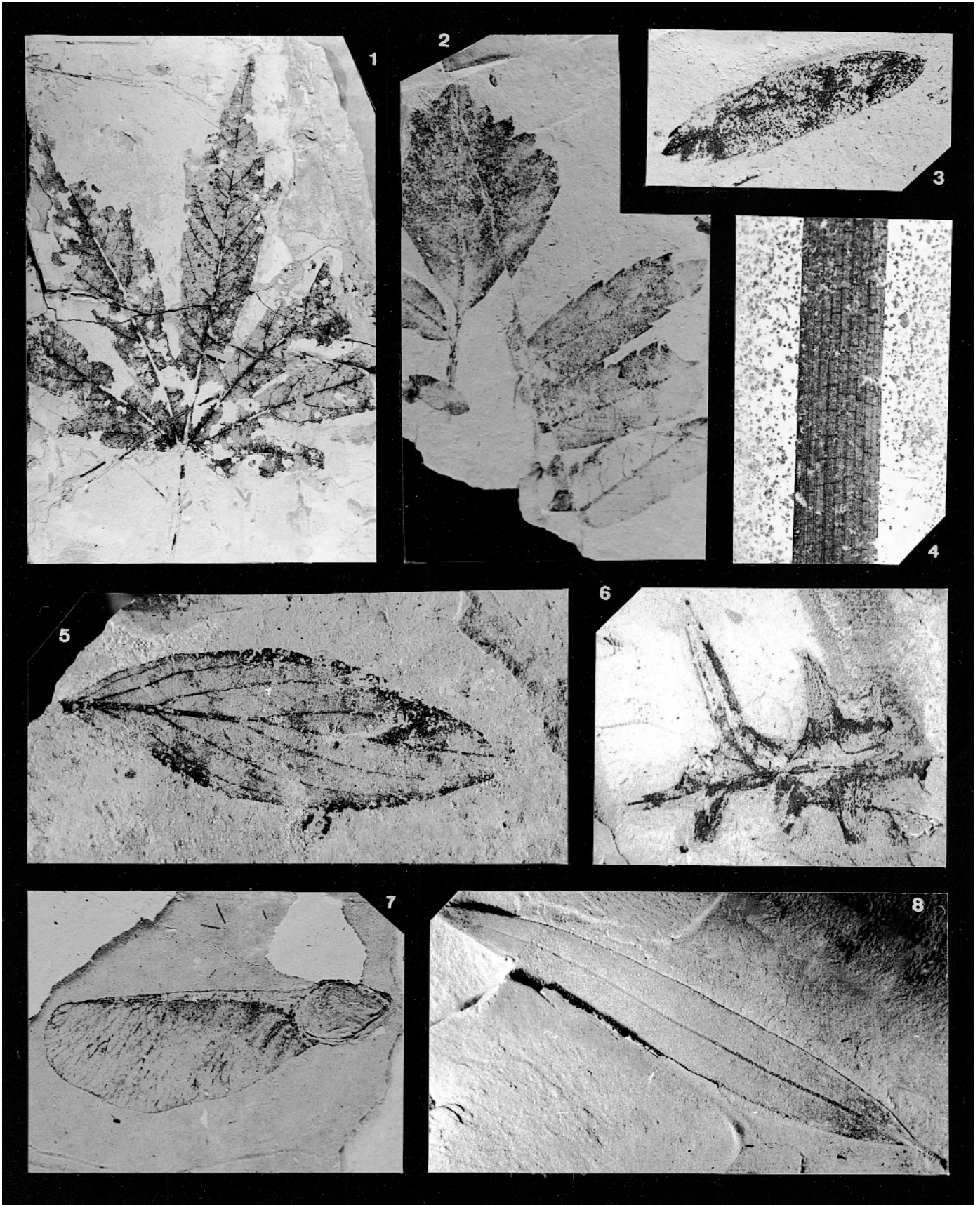
Especímenes semejantes al estudiado fueron descritos por Ferguson (1971) en la flora del Mioceno Inferior de Krezau. Este autor figura tallos espinosos y hojas compuestas. Particularmente, encontramos un cierto parecido con los folíolos de los especímenes de las Fig. 30C y 30G. El primero se relaciona con el género *Rosa* y el segundo con Rosaceae, concretamente con *Rosa* o *Sorbus*.

Orden FABALES Bromhead, 1838
Familia CAESALPINIACEAE R. Brown in Flinders,
1814

Caesalpiniaceae gen. et sp. indet. 1
(Fig. 3, D)

Descripción: resto de un folíolo posiblemente elíptico de 2,14 cm de longitud y 1,35 cm de anchura; ápice no conservado; base obtusa; margen liso; peciólulo no conservado; nerviación curvipinnada lazada simple; nervio medio robusto con curso derecho; 6 pares de nervios secundarios opuestos y alternos, moderados, curvados abruptamente con ángulo de divergencia de 45°-65°; ramificaciones en los nervios secundarios que dan lugar a arcos de segundo orden en las cercanías del margen; presencia de nervios intersecundarios; nerviación terciaria y cuaternaria reticulada ortogonalmente, formando areolas bien desarrolladas, poligonales, de tamaño pequeño, con venillas ramificadas.

Observaciones: se ha recolectado un único resto foliar (MPV-2119-RM) que se podría asemejar a las especies figuradas en Heer (1859): *Podogonium lye-*



Ilanium Heer, particularmente a varios de los folíolos del ejemplar figurado en la lám. 136, fig. 23; y *Caesalpinia falconeri* Heer, en especial con los ejemplares de la lám. 136, figs. 1 y 2. Debido a que no hemos sido capaces de relacionar este ejemplar con ningún género ni especie en concreto lo citamos a nivel familiar.

Caesalpiniaceae gen. et sp. indet. 2
(Fig. 3, A; Lám. 6, Fig. 1)

Descripción: folíolos elípticos de 3,26-2,1 cm de longitud y 1,16-0,7 cm de anchura; ápice redondeado; base asimétrica y aguda; margen liso; peciolo recto de 0,17 cm de longitud; nerviación cuvipinnada lazada simple; nervio medio robusto de curso derecho; 8-4 pares de nervios secundarios moderados, alternos y opuestos, abruptamente curvados, con ángulos de divergencia de 70°-80° en el ápice y la base y de 45° en la zona media foliolar; presencia de nervios intersecundarios; nerviación de menor rango no conservada.

Observaciones: debido al estado de preservación de los ejemplares estudiados (MNCNV-8165, ADR-9) sólo es posible determinarlos a nivel familiar aunque podrían compararse con diferentes especies como: *Dalbergia bella* Heer, de la que se diferencia por no poseer la base cuneada; *Cassia phaseolites* Ung., en especial con el ejemplar figurado por Heer (1859, lám. 138, fig. 3); y con varias especies de *Leguminosites*, como *L. proserpinae* Heer (1859, lám. 138, fig. 50).

Orden CORNALES Lindley, 1833
Familia CORNACEAE Dumortier, 1829
Género *Cornus* Linné, 1753

Cornus sp.
(Lám. 6, Fig. 6)

Descripción: resto foliar fragmentario de 7,26 cm de longitud y 3,55 cm de anchura; ápice no conservado; base asimétrica y cuneada; margen liso; peciolo recto de 0,56 cm de longitud; nerviación curvipinnada simple; nervio medio moderado, de curso derecho; más de 5 pares de nervios secundarios, moderados, alternos y opuestos; uniformemente curvados con ángulo de divergencia de 45°; nerviación terciaria percurrente, que nace de los nervios secundarios formando ángulos rectos y también forma ángulos rectos en relación con el nervio medio; nerviación cuaternaria no conservada.

Observaciones: se trata de un fragmento foliar (MGUV-7433) que no se puede relacionar con el género *Swida*, dado que presenta un número de pares de nervios secundarios superior a 4, siendo estos moderados en grosor. Es muy semejante a los ejemplares atribuidos a *C. studerii* Heer, del Sarmatiense de Oehningen. Sin embargo, aunque la estructura de la nerviación secundaria es idéntica a la de la especie mencionada, no presenta una nerviación terciaria tan densa como ésta. Dado el estado fragmentario del ejemplar y las características de su nerviación terciaria no se atribuye a ninguna especie en concreto mencionándose en nomenclatura abierta.

Género *Swida* (Koehne) W.K. Hu, 1984

Swida graeffii (Heer) Shtephyrtza, 1974
(Lám. 5, Fig. 5)

1859 *Rhamnus Gräeffii* Heer: 79, lám. 126, fig. 4.
1954 *Cornus Graeffii* (Heer) Hantke: 79-80, lám. 14, figs. 1-3.

Lámina 5

Fig. 1. *Acer vindobonensis* (Ettingshausen) Berger, MPV-1720-RM, Río Rubielos, x0,6

Fig. 2. *Sorbus* sp. Hoja compuesta, MNCNV-8231, Río Rubielos, x1,8

Fig. 3. *Sorbus* sp. Folíolo, MNCNV-8134, Río Rubielos, x2

Fig. 4. *Typha latissima* A. Braun, MPV-1719-RM, Río Rubielos, x1

Fig. 5. *Swida graeffii* (Heer) Shtephyrtza, MNCNV-8123, Alto de la Venta, x3

Fig. 6. *Pungiphyllum cruciatum* (A. Braun) Frankenhäuser y Wilde, ADR-20, Barranco Casas, x0,5

Fig. 7. *Acer* sp. 1, MPV-1372-RM, Río Rubielos, x3,4

Fig. 8. *Salix lavateri* A. Braun sensu Hantke, MNCNV-8242, Alto de la Venta, x1

Plate 5

Fig. 1. *Acer vindobonensis* (Ettingshausen) Berger, MPV-1720-RM, Río Rubielos, x0,6

Fig. 2. *Sorbus* sp. composite leaf, MNCNV-8231, Río Rubielos, x1,8

Fig. 3. *Sorbus* sp. Folíolo, MNCNV-8134, Río Rubielos, x2

Fig. 4. *Typha latissima* A. Braun, MPV-1719-RM, Río Rubielos, x1

Fig. 5. *Swida graeffii* (Heer) Shtephyrtza, MNCNV-8123, Alto de la Venta, x3

Fig. 6. *Pungiphyllum cruciatum* (A. Braun) Frankenhäuser & Wilde, ADR-20, Barranco Casas, x0,5

Fig. 7. *Acer* sp. 1, MPV-1372-RM, Río Rubielos, x3,4

Fig. 8. *Salix lavateri* A. Braun sensu Hantke, MNCNV-8242, Alto de la Venta, x1

1974 *Swida graeffii* (Heer) Shtephyrtza: 126, lám. 6, fig. 8, lám. 23, figs. 6-7.

Descripción: hoja elíptica de: 3,44 cm de longitud y 1,24 cm de anchura; ápice agudo; base cuneada; margen liso; pecíolo no conservado; nerviación curvipinnada simple; nervio medio robusto con curso recto; 4 pares de nervios secundarios finos, alternos, con ángulo de divergencia de 30°; que se curvan abruptamente y poseen un recorrido casi paralelo al del nervio central; nerviación terciaria muy mal conservada percurrente, que nace de los nervios secundarios formando ángulos rectos, con curso recto o ahorquillado y nervios orientados de forma perpendicular al nervio medio; no se observa nerviación de menor rango.

Observaciones: se ha recolectado un único espécimen (MNCNV-8123) muy semejante a los que Heer (1859) describió como *Rhamnus Gräeffii* en el Sarmatiense de Oehningen, debido a que presenta el mismo número de nervios secundarios y la nerviación terciaria perpendicular al nervio medio. El resto de las especies descritas como *Cornus* por el citado autor presentan todos ellos un número de nervios secundarios superior a 8.

Hantke (1954), quien asignó los restos foliares de Oehningen descritos como *R. Gräeffii* al género *Cornus*, indicó que esta especie se asemejaba a las actuales de Norteamérica: *C. racemosa* Lamk., *C. femina* Mill. y *C. asperifolia* Michx. En 1974, Shtephyrtza, debido al bajo número de nervios secundarios atribuye correctamente este tipo foliar al género *Swida*, relacionando la especie que nos ocupa con la actual *S. sanguinea* (L.) Opiz.

Orden SANTALALES Lindley, 1833

Familia LORANTHACEAE A. L. de Jussieu, 1808

Género *Loranthus* Linné, 1753

Loranthus obovatifolia Givulescu y Olos, 1973

(Fig. 3, I; Lám. 6, Fig. 5)

1973 *Loranthus obovatifolia* Givulescu y Olos: 37-38, lám. 15, fig. 13, lám. 16, fig. 10, lám. 21, figs. 8-9.

Descripción: hojas de elípticas a orbiculares de 4,3-0,6 cm de longitud y 2,4-0,4 cm de anchura; ápice emarginado o redondeado; base cuneada; margen liso; pecíolo recto de 0,34-0,17 cm; nerviación curvipinnada lazada simple; nervio medio de moderado a robusto con curso derecho; 10-4 pares de nervios secundarios alternos u opuestos, moderados, curvados abruptamente con ángulo de divergencia de 20°-35°;

presencia de más de una ramificación al final de los nervios secundarios en los ejemplares de mayor talla, estas ramificaciones forman arcos en las zonas cercanas al margen; presencia ocasional de nervios intersecundarios; nerviación terciaria bien desarrollada reticulada ortogonalmente; nerviación de cuarto y quinto orden, reticulada ortogonalmente formando areolas cuadrangulares bien desarrolladas de tamaño medio y pequeño.

Observaciones: los ejemplares estudiados (MPV-2116-RM, MPV-587-RM, MPV-671-RM, MPV-1065, MPV-1675) corresponden a la descripción de *L. obovatifolia*, especie descrita por primera vez en el Pannoniense de Chiuzbaia (Rumanía) (Givulescu y Olos, 1973) que está relacionada con la actual *Loranthus europaea* Jacq (Givulescu, 1991). Debemos señalar la semejanza existente entre el ejemplar rumano (Givulescu y Olos, 1973, lám. 15, fig. 13 y lám. 21, fig. 12) y el MPV-2116-RM.

La especie fósil *L. semaki* Giv., también del Mioceno de Rumanía (Givulescu, 1991), presenta morfologías similares a las de los ejemplares MPV-671-RM y MPV-1065-RM, aunque estos tienen un tamaño menor, entrando dentro de la variabilidad de *L. obovatifolia*. Es posible que *L. semaki* y *L. obovatifolia* pudieran ser sinónimas, aunque para afirmar esto deberían revisarse los ejemplares tipo rumanos.

Orden SAPINDALES Bentham y Hooker, 1862

Familia ACERACEAE A. L. de Jussieu, 1789

Género *Acer* Linné, 1753

Acer tricuspidatum Bronn, 1838

(Lám. 4, Fig. 8)

1938 *Acer tricuspidatum* Bronn: 2, lám. 35, fig. 10a-b.

1845 *Acer trilobatum* A. Braun: 172.

1845 *Acer productum* A. Braun: 172.

1859 *Acer dasycarpoides* Heer: 198, lám. 114, figs. 3,9, lám. 115, fig. 6.

1859 *Acer crassipes* Heer: 55, lám. 117, figs. 1-2.

1859 *Acer brachyphyllum* Heer: 56, lám. 117, figs. 10-13.

1859 *Acer heeri* Massalongo in Massalongo y Scarabelli: 345, lám. 12, fig. 5, lám. 17, figs. 1-2, 4, lám. 18, figs. 1-2, lám. 15, lám. 16, figs. 1-4, lám. 41, fig. 11.

Descripción: hojas palmadas con tres lóbulos de 2,15-3,5 cm de longitud y 2,92-4 cm de anchura; ápices agudos; base cordada o aguda; margen irregularmente aserrado; dientes marginales de muy distinto tamaño de tipo C-1 (cóncavo/convexos) y ángulo apical agudo; pecíolo recto de 1-1,8 cm de longitud; ner-

viación palmada; nervios de primer orden moderados con curso derecho; 4-7 pares de nervios secundarios rectipinnados compuestos, moderados, alternos y opuestos, uniformemente curvados con ángulo de divergencia de 45°-80°; nerviación terciaria percurrente, que nace de los nervios secundarios formando ángulos rectos, con curso derecho o ahorquillado y oblicua respecto a los nervios de primer orden; nerviación de menor rango reticulada ortogonalmente formando areolas poligonales bien desarrolladas de tamaño medio.

Observaciones: específicamente, los dos ejemplares estudiados presentan un gran parecido con algunos especímenes del Burdigaliense de Portugal (Pais, 1981, fig. 39), Sarmatiense de Oehningen (Hantke, 1965, lám. 8, fig. 5; Walther, 1972, lám. 14, fig. 5, lám. 16, figs. 2, 6) y Pannoniense de Moravska Nova Ves (Eslovaquia) (Knobloch, 1969, tex.-fig. 279).

Acer vindobonensis (Ettingshausen) Berger, 1955
(Lám. 5, Fig. 1; Lám. 6, Fig. 9)

1851 *Sterculia vindobonensis* Ettingshausen: 20, lám. 4, fig. 2.

1867 *Acer Sanctae crucis* Stur: 178, lám. 5, figs. 9-12.

1955 *Acer sanctae-crucis* Stur. Berger: 101, figs 134-136.

1955 *Acer (Palmata) nordenskjöldi* Nathorts. Berger: 101, figs. 137-139.

1955 *Acer (Palmata) vindoboniensis* Berger: 101, fig. 140.

1994 *Acer palaeosaccharinum* Stur. Álvarez Ramis y Fernández Marrón: 37, lám. 3, figs. 1-3.

Descripción: hojas palmadas penta o heptalobuladas de 4,56-11,69 cm de longitud y 5,24-13,15 cm de anchura; los dos lóbulos más basales suelen ser siempre de pequeño tamaño; ápices agudos; base de redondeada a cordada; margen aserrado; dientes marginales de tipo C-1 (cóncavo-convexos) con ángulo de apical agudo; los dientes marginales de los lóbulos centrales son grandes, presentándose en bajo número (por ejemplo, el ejemplar MNCNV-1720-RM posee únicamente 4 dientes en su lóbulo central); margen basal liso; pecíolo recto de 2,01-6,63 cm de longitud; nerviación palmada; nervios de primer orden moderados con curso derecho; de 18 a 9 pares de nervios de segundo curvipinnados semilizados, moderados, alternos, uniformemente curvados con ángulo de divergencia de 45°-65°, siendo en la zona basal de 65°-80°; presencia de nervios intersecundarios; nerviación terciaria percurrente, que nace de los nervios secundarios formando ángulos rectos, con curso derecho u ahorquillado y oblicua respecto a los nervios de primer orden; nerviación de menor rango

bien desarrollada, ortogonalmente reticulada formando areolas poligonales de tamaño medio; las areolas presentan venillas con forma de árbol que se desarrollaron de forma dicótoma.

Observaciones: restos idénticos a los estudiados (MNCNV-8224, MNCNV-8252, MNCNV-8247, MNCNV-8230, MPV-1720-RM, MPV-1746-RM, MNCNV-8160, MGM-1185M) fueron identificados en el Pannoniense de Moravska Nova Ves (Eslovaquia) como *A. vindoboniense* (Ett.) Berger, e incluidos en la sección *Palmata* Pax, del género *Acer* (Knobloch, 1969). Esta especie es similar a *A. sanctae-crucis* Stur, del Mioceno y Plioceno de Europa, que posee dientes marginales más pequeños y regularmente dispuestos que la especie que estamos estudiando; a *A. nordenskjoeldi* Nathorst, especie neógena asiática que probablemente nunca existió en Europa (Knobloch, 1969), con características morfológicas similares a *A. sanctae-crucis*; y *A. protomatsumurae* Tanai, del Mioceno de Corea y Japón (Tanai, 1983). Esta última especie posee un margen doblemente aserrado, aspecto éste no presente en *A. vindoboniense*. Algunos ejemplares de esta especie también se han relacionado con las actuales asiáticas *A. polymorphum* Sieb. y Zucc. y *A. palmatum* Thunb. Álvarez Ramis y Fernández Marrón (1994), de forma errónea, relacionaron ejemplares de Rubielos de Mora con hojas de la especie actual candiense *A. saccharinum* L., citándolos como *A. palaeosaccharinum* Stur.

Kovar-Eder et al. (1996) señalaron que *A. vindobonensis* presenta en el Paratethys una distribución estratigráfica que va del Sarmatiense al Plioceno. Los datos sarmatienses proceden de Amvrosievka (Ukrania). No hay constancia de la presencia de *A. vindobonensis* en el Oeste de Europa, por lo que la cita en el presente trabajo es la primera para esta región. Por otra parte, extiende el registro fósil de la especie al Mioceno Inferior.

Acer sp. cf. *haselbachensis* Walther, 1972
(Lám. 6, Fig. 3)

1972 *Acer haselbachensis* Walther: 27-35, lám. 1, lám. 2, figs. 1-4, láms. 29-32.

Descripción: hojas palmadas tri o pentalobuladas con 7,2-2,15 cm de longitud y 7,2-2,92 cm de anchura; ápices agudos; base de truncada a cordada; margen irregularmente aserrado; dientes marginales de tipo B-1 (rectos) y C-1 (cóncavo/convexos), ángulo apical agudo y muy diferentes tamaños; margen basal liso; pecíolo recto de 1,8-1 cm de longitud; nerviación rectipalmada; nervios de primer orden moderados con curso derecho; 7-5 pares de nervios secundarios rectipinnados simples, moderados, alternos y opuestos,

uniformemente curvados con ángulo de divergencia con un amplio rango de variación, de 30°-80°; presencia de nervios intersecundarios; nerviación terciaria percurrente, que nace de los nervios secundarios formando ángulos rectos, con curso derecho u ahorquillado y oblicua respecto a los nervios de primer orden; nerviación de menor rango bien desarrollada, ortogonalmente reticulada formando areolas poligonales de tamaño medio mal conservadas.

Observaciones: morfológicamente, los ejemplares estudiados (MPV-1074-RM, MPV-2104-RM, MPV-523-RM) presentan un gran parecido con los de *A. haselbachensis* de la Sección *Spica* Pax, procedentes de los materiales del Eoceno Superior/Oligoceno inferior de Haselbach (Alemania) (Walther, 1972). Según el autor mencionado, *A. haselbachensis* presenta morfologías y epidermis semejantes a las de las especies actuales *A. heldreichii* Orph., *A. troutvetteri* Medw. y *A. pseudoplatanus* L. Debido a la falta de cutículas en los ejemplares estudiados, los relacionamos con duda con los del Paleógeno alemán.

Acer sp. 1

(Lám. 4, Fig. 7; Lám. 5, Fig. 7)

Descripción: sámaras compuestas por una nuez y un ala; nueces de 7-3 mm de longitud y 4,19-3 mm de anchura en su parte basal, con margen apical marcadamente redondeado, recorridas en su superficie por nervios poco patentes y, en su zona media, por dos rebordes idénticos casi paralelos al eje longitudinal del fruto; ángulo de conexión entre nueces hermanas: 80°-90°; ángulo de la nuez con el basamento del ala: 5°; alas de 36,2-10,5 mm de longitud y 16-5,5 mm de

anchura; margen proximal del ala recto; margen distal del ala anchamente convexo, formando un sulco semicircular; zona proximal del ala con 7-10 nervios coalescentes que parecen originarse igualmente espaciados a lo largo del margen apical de la nuez; los nervios del ala divergen desde el margen proximal con ángulos de 20° a 40°, y se dicotomizan de una a tres veces, presentando numerosas anastomosis entre ellos.

Observaciones: las numerosas sámaras estudiadas (14) tienen morfología similar a las de *A. rousei* Wolfe y Tanai, de la parte media del Eoceno Inferior del Sur de la Columbia Británica (Wolfe y Tanai, 1987, pág. 74, lám. 4, figs. 1-6, 15). También recuerdan a las de *A. paleodiabolicum* Endo de la Sección *Lithocarpa* Pax, del Mioceno del E de Asia (Tanai, 1983, págs. 342-345, lám. 13, figs. 4-7), aunque en el margen apical forma un ángulo con el margen inferior de la semilla de 8° a 17°.

Acer sp. 2

(Lám. 6, Fig. 4)

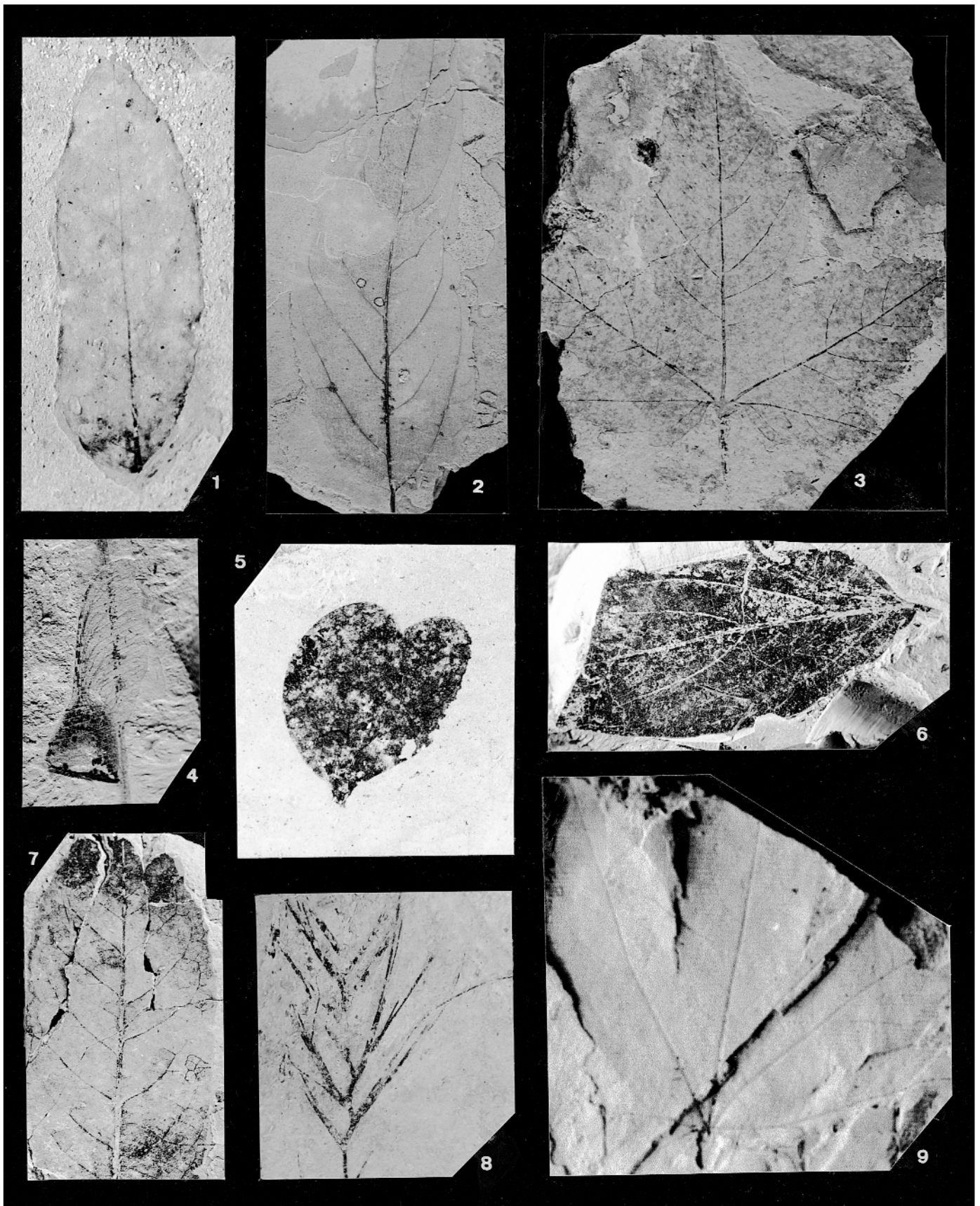
Descripción: sámaras compuestas por una nuez y un ala; nuez de 7 mm de longitud y 7,3 mm de anchura en su parte basal, de contorno ancho con forma de U, encontrándose recorrida por nervios poco patentes en su superficie; margen proximal de la nuez expandido más allá del margen proximal del ala; ángulo de conexión entre nueces hermanas: 90°; ángulo de la nuez con el basamento del ala: 30°; longitud de la cicatriz de unión entre sámaras: 6 mm; ángulo del sulco: 170°; ala de 14,9 mm de longitud y 6,6 mm de anchura; margen distal del ala ligeramente convexo;

Lámina 6

- Fig. 1. *Caesalpinia* gen. et sp. indet. 2, MNCNV-8165, Río Rubielos, x1
- Fig. 2. *Neolitsea paleosericea* Takhtajan, MPV-1674-RM, Río Rubielos, x2
- Fig. 3. *Acer* sp. cf. *haselbachensis* Walther, MPV-1720-RM, Río Rubielos, x1
- Fig. 4. *Acer* sp. 2, MNCNV-8138, Alto de la Venta, x1
- Fig. 5. *Loranthus obovatifolia* Givulescu y Olos, MPV-2116-RM, Río Rubielos, x4
- Fig. 6. *Cornus* sp., MGV-7433, El Rull, x0,5
- Fig. 7. *Pterocarya paradisiaca* (Unger) Iljinskaja, MPV-1726, Río Rubielos, x0,8
- Fig. 8. *Potamogeton geniculatum* A. Braun, MPV-1395-RM, Río Rubielos, x1,3
- Fig. 9. *Acer vindobonensis* (Ettingshausen) Berger, MNCNV-8224, Alto de la Venta, x1

Plate 6

- Fig. 1. *Caesalpinia* gen. et sp. indet. 2, MNCNV-8165, Río Rubielos, x1
- Fig. 2. *Neolitsea paleosericea* Takhtajan, MPV-1674-RM, Río Rubielos, x2
- Fig. 3. *Acer* sp. cf. *haselbachensis* Walther, MPV-1720-RM, Río Rubielos, x1
- Fig. 4. *Acer* sp. 2, MNCNV-8138, Alto de la Venta, x1
- Fig. 5. *Loranthus obovatifolia* Givulescu & Olos, MPV-2116-RM, Río Rubielos, x4
- Fig. 6. *Cornus* sp., MGV-7433, El Rull, x0,5
- Fig. 7. *Pterocarya paradisiaca* (Unger) Iljinskaja, MPV-1726, Río Rubielos, x0,8
- Fig. 8. *Potamogeton geniculatum* A. Braun, MPV-1395-RM, Río Rubielos, x1,3
- Fig. 9. *Acer vindobonensis* (Ettingshausen) Berger, MNCNV-8224, Alto de la Venta, x1



margen proximal del ala con desarrollo cóncavo; ápice alar estrechamente redondeado; 7 venas coalescentes se desarrollan a lo largo del margen proximal, dicotomizándose de una a tres veces; las venas alares divergen gradualmente, curvándose suavemente y anastomosándose entre ellas de forma frecuente.

Observaciones: el único ejemplar encontrado es una compresión sin cutícula (MNCNV-8138, huella; MNCNV-8249, contrahuella) similar a los ejemplares atribuidos a *A. axelrodii* por Wolfe y Tanai (1987, págs. 186, 188, lám. 20, figs. 5-7, 10) del Eoceno del NE de Nevada, y a *A. protomiyabei* Endo (Tanai, 1983, pág. 334-336, lám. 6, fig. 3, lám. 7, fig. 4, lám. 8, figs. 2, 6), del Mioceno del Este de Asia y Alaska. Esta última especie, incluida en la Sección *Campestris* Pax, es semejante en su morfología a la presentada por las sámaras determinadas como *A. cf. campestre* L. por Givulescu (1991, pág. 128, lám. 29, figs. 12-13) del Mioceno Superior de Rumanía.

Acer sp. 3
(Lám. 4, Fig. 6)

Descripción: sámara compuesta por una nuez y un ala; nuez de 5,8 mm de longitud y 5,5 mm de anchura en su parte basal, con el margen apical redondeado y con el contorno no conservado; Ala de 16,5 mm de longitud y 8 mm de anchura; margen proximal del ala con desarrollo derecho; margen distal del ala anchamente convexo formando un sulco con forma de V; a lo largo de la parte proximal del ala se observan 13 nervios colalescentes que divergen con ángulos de 30° a 90°, dicotomizándose de 1 a 2 veces con anastomosis muy numerosas.

Observaciones: aunque nuestro ejemplar (MPV-39-RM) posee una menor longitud y un aspecto más compacto, por su nerviación sería comparable con *A. tyrillense* Smiley, del Mioceno Inferior del Oeste de Norteamérica y *A. busamarum* Wolfe y Tanai (Wolfe y Tanai, 1987, lám. 50, figs. 2-3, 5-6, lám. 56, figs. 3-4), del Mioceno del E de Norteamérica.

Dicotyledonidae incertae sedis

Género *Pungiphyllum* Frankenhäuser y Wilde, 1995
Pungiphyllum cruciatum (A. Braun) Frankenhäuser y Wilde, 1995
(Lám. 5, Fig. 6)

1851 *Quercus cruciata* A. Braun in Stizenberger: 76.
1995 *Pungiphyllum cruciatum* (A. Braun) Frankenhäuser y Wilde: 101.

Descripción: resto foliar fragmentario, elíptico de 5,25

cm de longitud y 4,70 cm de anchura; ápice atenuado; base obtusa; margen con profundos lóbulos, aserrado; cada lóbulo se encuentra coronado por un diente; dientes marginales de tipo B-1 (rectos) con ápice atenuado y ángulo apical recto; pecíolo no conservado; nerviación rectipinnada simple; nervio medio moderado de curso derecho; 4 pares de nervios secundarios alternos, moderados, de curso derecho con ángulo de divergencia de 75°-90°; nerviación terciaria percurrente, mal conservada; en los lóbulos los nervios terciarios forman arcos marginalmente.

Observaciones: este tipo foliar, representado por un sólo ejemplar (ADR-20), se ha atribuido usualmente a géneros muy diferentes como *Ilex*, *Mahonia* y *Quercus* de la sección *Rubrae*. No obstante, estudios epidérmicos de especies actuales han demostrado que no existe afinidad con este tipo de restos fósiles (Kvaček y Walther, 1981). Por esta razón, Frankenhäuser y Wilde (1995) crearon el género forma *Pungiphyllum* en el cual incluyeron morfologías como la encontrada en Rubielos de Mora.

Género *Dicotylophyllum* Bandulska, 1923

Dicotylophyllum sp.
(Fig. 3, E)

Descripción: hoja ovada, seguramente coriácea, completamente cubierta por impresiones de tricomas de aspecto redondeado, de 1 cm de longitud y 0,6 cm de anchura; ápice agudo; base redondeada; margen aserrado irregularmente; dientes marginales vulnerantes de tipo B-1 (rectos) y D-2 (acuminado/rectos), separados por senos angulares; pecíolo corto y recto, de 0,2 cm de longitud; nerviación rectipinnada compuesta; nervio medio masivo con curso derecho; 6 pares de nervios secundarios, moderados, opuestos y alternos, uniformemente curvados con ángulo de divergencia de 80°; presencia de nervios intersecundarios; nerviación terciaria percurrente, que nace de los nervios secundarios formando ángulos rectos, con curso derecho y ahorquillado que forma ángulos oblicuos respecto al nervio de primer orden; no se observa nerviación de menor rango.

Observaciones: el único ejemplar recolectado (MPV-2117-RM) es parecido al figurado y descrito por Saporta (1873, págs. 28-30, lám. 6, fig. 2) en el Oligoceno superior del sur de Francia como *Myrica aculeata* el cual había sido anteriormente descrito por el mismo autor como *Banksites aculeatus* (Saporta, 1863), y que relacionó con la especie actual *Myrica salicifolia* Hochst, de Abisinia. El tamaño del ejemplar descrito por Saporta es mucho mayor que el de Rubielos de Mora pudiéndose tratar este último de un estado juvenil.

El espécimen de Rubielos de Mora también puede compararse con la especie subarborescente actual *Waltheria americana* L. de América tropical, incluida en la familia Sterculiaceae (Cheng-hong y Zelian, 1991, lám. 47: 1-2). También presenta algunos rasgos comunes con distintas especies de los géneros *Ilex*, *Mahonia*, *Berberis* y *Osmanthus*. Por esta razón, y por no presentar cutícula conservada, se determina como *Dicotylophyllum* sp.

La presencia de gran cantidad de impresiones de tricomas y su aspecto espinoso y coriáceo, nos hace pensar que esta hoja perteneció a una planta adaptada a condiciones de sequía.

Orden NAJADALES Nakai, 1930
Familia POTAMOGETONACEAE Dumortier, 1829
Género *Potamogeton* Linné, 1753

Potamogeton geniculatum A. Braun, 1845
(Lám. 6, Fig. 8)

1845 *Potamogeton geniculatum* A. Braun: 19, lám. 3, fig. 4.

Descripción: fragmentos de ramas con hojas, que en algunas ocasiones se encuentran en grandes masas. Tallos de más de 10 cm de longitud y 0,7-0,6 mm de anchura, de tipo herbáceo con hojas de 5 cm de longitud y 0,4-0,2 mm de anchura, lineales recorridas por haces vasculares paralelinervios que envainan el tallo, presentando nudos con aspecto geniculado; anchura de las vainas foliares: 0,8 mm.

Observaciones: se han estudiado 11 compresiones que son muy similares a los ejemplares figurados por Heer (1855), particularmente a las partes apicales del espécimen de la lám. 47, fig. 1, ya que no se encuentran densamente ramificados. Massalongo y Scarabelli (1859) figuraron un ejemplar (lám. 3-4, figs. 1) que se asemeja a los nuestros, y que compararon con los figurados por Heer (op. cit) y Braun (1845), de los que distinguen por su carencia de geniculación, y de los que no especifican medidas. Schimper (1870-1872), habla de la semejanza de la especie que estamos estudiando con la actual *P. pusillus* L.

En algunos niveles de los afloramientos de la Cuenca de Rubielos de Mora se encuentra una muy alta cantidad de ejemplares de esta especie, siendo el único resto vegetal macroscópico que aparece en ellos representado.

Orden TYPHALES Lindley, 1833
Familia TYPHACEAE A. L. de Jussieu, 1789
Género *Typha* Linné, 1753

Typha latissima A. Braun, 1851 in Heer, 1855
(Lám. 5, Fig. 4)

1855 *Typha latissima* A. Braun in Heer: 98-99, láms. 43-44.

Descripción: restos de hojas lineares, de 20,5-4,4 cm de longitud y 1,15-0,4 cm de anchura; margen liso y nerviación paralela; 7 nervios de primer orden, moderados en grosor, nervios de segundo orden numerosos, distribuidos paralelamente a los de primer orden y conectados por venillas transversales que pueden abarcar más de un nervio principal.

Observaciones: esta especie está representada en Rubielos de Mora tan sólo por dos ejemplares (MPV-1208-RM, MPV-1719-RM). Este tipo morfológico presenta una amplia distribución estratigráfica en Europa Occidental, encontrándose del Luteciense al Plaisanciense (Menéndez Amor, 1950; Fernández Marrón, 1971).

Monotyledonidae incertae sedis

Descripción: fragmentos foliares, de 2,54-1,5 cm de longitud y 3 mm de anchura, con margen liso y nerviación paralela; nervios primarios de 1 mm de anchura; nerviación secundaria consistente en dos nervios secundarios que recorren la hoja longitudinalmente; el resto del limbo foliar está recorrido por otros nervios de menor grosor, casi imperceptibles.

Observaciones: no ha sido posible relacionar los cinco restos atribuibles a este taxón con ninguna familia de monocotiledónea en concreto, ya que podrían pertenecer a distintas especies de las familias Poaceae, Cyperaceae, Sparganiaceae y Juncaceae.

Análisis de la vegetación

Se han reconocido 48 taxones de los cuales 27 son de tipo arctoterciario, 16 de tipo paleotropical, 3 plurirregionales y 2 incertae. Los ejemplares estudiados se han podido atribuir en su totalidad a grandes grupos (Fig. 4), siendo el mejor representado el de las angiospermas dicotiledóneas (30 taxones), seguido por gimnospermas (13 taxones), angiospermas monocotiledóneas (3 taxones) y criptógamas vasculares (2 taxones).

El hallazgo de restos de gimnospermas en todos los afloramientos de la Cuenca de Rubielos de Mora es algo usual. Un 36% de los ejemplares estudiados son asignables a este grupo y atribuibles al orden Coniferales. Entre ellos, el género *Pinus* es el mejor representado numéricamente con un 19,74% de todos los ejemplares estudiados. Los restos fosiliza-

Familias	Especies	Caducifolio/ perennifolio	Margen foliar entero	Tipo foliar	Afinidades florísticas
CRIPTOGAMAS VASCULARES					
Equisetaceae	Equisetum spp.				Co
Hypolepidaceae	Pteridium oeningense				E
GIMNOSPERMAS					
Taxodiaceae	Cryptomeria sp.	P			As
	Sequoia abietina	P			Am
	gen. et sp. indet. 1, 2 y 3	P			Am-As
Cupressaceae	Calocedrus sp.	P			Am
	Juniperus sp.	P			Am-As-E
	gen. et sp. indet.	P			
Pinaceae	Picea sp.	P			Am-As-E
	Pinus sp. 1, 2, 3, 4, y 5	P			Am-As-E
ANGIOSPERMAS					
Lauraceae	Daphnogene polymorpha	P	sí	notófilo	As
	Neolitsea paleosericea	P	sí	notófilo	As
	Laurophyllum sp. 1 y 2	P	sí	notófilo	?
Ulmaceae	Celtis begonioides	C	no	notófilo	Am
	Tremophyllum tenerrimum	P	no	notófilo	As
	Ulmus sp.	C	no	notófilo	Am-As-E
	Zelkova zelkovifolia	C	no	notófilo	As
Juglandaceae	Pterocarya paradisiaca	C	no	mesófilo	As
Myricaceae	Myrica banksiaefolia	C/P	no	notófilo	Af
	Myrica vindobonensis	C/P	no	micrófilo	Am
Fagaceae	Quercus sp.	C	no	mesófilo	As
Betulaceae	Alnus gaudinii	C	no	mesófilo	Am-As
	Alnus sp.	C	no	notófilo	
Salicaceae	Populus populina	C	no	mesófilo	As
	Salix lavateri	C	sí/no	notófilo	Am
Rosaceae	Sorbus sp.	C	no	mesófilo	E-As
	gen. et sp. indet.	C	no	micrófilo	
Caesalpiniaceae	gen. et sp. indet. 1 y 2	P?	sí	nanófilo	Af-As
Cornaceae	Cornus sp.	C(P)	sí	notófilo	E-As-Am
	Swida graeffii	C	sí	microfilo	As
Loranthaceae	Loranthus obovatifolia	C(P)	sí	nanófilo	As-E
Aceraceae	Acer tricuspidatum	C	no	mesófilo	Am
	Acer vindobonensis	C	no	mesófilo	As
	Acer sp. cf. haselbachensis	C	no	mesófilo	As?
	Acer sp. 1, 2 y 3	C			
Potamogetonaceae	Potamogeton geniculatum				As-E
Typhaceae	Typha latissima				Am-As-E
INCERTAE SEDIS					
	Pungiphyllum cruciatum	C(P)	no	notófilo	
	Dicotylophyllum sp.	P?	no	nanophyll	
	Monocotiledonidae incertae sedis				

Fig. 4. Datos macroflorísticos de Rubielos de Mora. Caducifolio/Perennifolio: C=Caducifolio, P=Perennifolio. Afinidades florísticas actuales: Co: Cosmopolita, E: Europa, Am: Norteamérica, As: Asia, Af: África

Fig. 4. Megafloristic dates of Rubielos de Mora. Deciduous/Evergreen: C=Deciduous, P=Evergreen. Present floristic affinities: Co: Cosmopolitan, E: Europe, Am: North America, As: Asia, Af: África

dos de este género corresponden a impresiones y compresiones de hojas (4,21%), conos masculinos (7,12%) y femeninos (0,32%) y semillas (7,12%).

La presencia de dos tipos de semillas no creemos que se deba a dos especies de *Pinus* sino, como ya se ha indicado en el caso de *Pinus* sp. 5, a la presencia

de semillas abortadas. Este tipo morfológico es habitual en el conjunto de las semillas de los *Pinus* que habitan actualmente la Península Ibérica. La presencia de una mayor cantidad de semillas aladas de *Pinus* sp. 5, podría deberse a una mayor capacidad de vuelo por tener un ala de tamaño normal y una semi-

lla de menor peso y tamaño que las usuales. De una forma más escasa se han encontrado hojas aciculares (13 ejemplares) con dos hojas por cada braquiblasto.

Puntualmente, hemos encontrado un cono femenino. La presencia de este cono indica que posiblemente el árbol productor no se desarrollaba muy lejos de la zona lacustre. Del mismo modo, se ha hallado una piña relacionable con el género *Picea*.

La presencia de abundantes restos, tallos con hojas y conos femeninos, de otras coníferas como *Sequoia abietina*, *Cryptomeria* sp., *Calocedrus* sp., *Juniperus* sp. y Cupressaceae gen. et sp. indet., parece indicar una comunidad diversa y bien establecida de coníferas que podría haber sido dominante en la región.

Con respecto a las angiospermas dicotiledóneas, las familias que se encuentran mejor representadas numéricamente son: Ulmaceae (14,24%) y Salicaceae (12,62%) y dentro de ellas *Zelkova zelkovifolia* (Ulmaceae) y *Salix lavateri* (Salicaceae). Esto pudiera deberse a que las diversas especies de estas dos familias fueron los principales constituyentes de los bosques riparios de la zona.

La escasa representación de Lauraceae (5,82%) destaca si comparamos este porcentaje con los que presenta esta familia en otros afloramientos del Mioceno Inferior de Europa. Particularmente, es reseñable la escasez de restos del género *Daphnogene*, del que únicamente se han recolectado 2 ejemplares. Este género fue un componente importante de la vegetación de algunos ecosistemas terciarios del Centro de Europa, desarrollándose sus diferentes especies tanto en zonas no influenciadas por las aguas (Hably, 1988, 1990), como en bosques riparios (Kvaček y Hably, 1991). En el caso del Mioceno Inferior de Rubielos de Mora los representantes de esta familia pudieron integrar bosques riparios, o formar parte, como especies de sotobosque, de las formaciones de coníferas.

Por su parte, la baja proporción de helechos y de angiospermas monocotiledóneas como *Typha latissima* probablemente sea debida a procesos biostratigráficos. Las plantas hidrófitas se encuentran pobremente representadas en Rubielos de Mora.

El estudio realizado nos permite inferir tres asociaciones diferentes:

1.- Praderas sumergidas de plantas hidrófitas entre las cuales la más abundante sería *Potamogeton geniculatum*, que en algunos niveles de los afloramientos estudiados aparece en gran cantidad, formando acumulaciones en una misma muestra de mano. Esto podría indicar que se trataba de la especie que fundamentalmente formaba las praderas subacuáticas. Podría suponerse que

en ellas se incluirían otros tipos de plantas acuáticas que no han llegado a fosilizar dada la fragilidad de sus tejidos, aunque este punto es de difícil demostración.

2.- Bosques mesófilos ripícolas, en los que se incluirían *Populus populina*, *Salix lavateri*, *Alnus gaudinii*, *Alnus* sp., *Celtis begonoides*, *Ulmus* sp., *Zelkova zelkovifolia* y *Pterocarya paradisiaca* en el estrato arbóreo. Posiblemente, los géneros *Salix*, *Alnus* y *Pterocarya* se desarrollarían en una banda a lo largo de los arroyos que proveían de agua al lago, en isletas de sus cauces y en primera línea en las orillas del lago, sometidos a inundaciones y encharcamientos frecuentes. Por su parte, *Populus*, *Ulmus* y *Zelkova* prosperaron en una banda posterior, en lugares con suelos profundos a salvo de las inundaciones periódicas. Posiblemente, junto con estos taxones se integrarían ejemplares de *Sequoia abietina*, *Sorbus* sp. y *Acer vindobonensis*, especie que se desarrolló en bosques riparios y mesofíticos según indican Kovar-Eder et al. (1996).

En el estrato arbustivo de estos bosques ripícolas se desarrollaron arbustos de los géneros *Myrica* y *Cornus*, así como algunas Lauraceae. Un conjunto de plantas herbáceas habitaron estas formaciones, entre ellas se encontraban criptógamas vasculares como *Equisetum* y *Pteridium oeningense*, y monocotiledóneas anfíbias del tipo de *Typha latissima*.

3.- Bosques de coníferas en donde el género *Pinus* sería dominante. Este tipo de bosques estaría condicionado por la presencia de humedad ambiental o edáfica, que no sería tan alta como la que presentaban los bosques ripícolas. En estos bosques también debieron integrarse *Cryptomeria* sp., *Sequoia abietina*, *Calocedrus* sp. y *Picea* sp. que nos confirman ese grado de humedad. Por otra parte, no se puede descartar que los pinares también llegaran a poblar zonas húmedas relacionadas con la asociación anterior, ya que en el SW de Estados Unidos algunas especies de *Pinus* forman parte de las zonas forestales de tierras húmedas y pantanosas (Pantic y Dulic, 1993). Como especies acompañantes debieron encontrarse diferentes taxones de Lauraceae, Myricaceae, Rosaceae, Caesalpiniaceae, Cornaceae, Aceraceae, *Quercus* sp., *Tremophyllum tenerrimum* y *Pungiphyllum cruciatum*. En estas comunidades se debieron desarrollar plantas parásitas arbustivas como *Loranthus obovatifolia*.

Posiblemente, estas formaciones mixtas de coníferas podrían relacionarse con las denominadas "bosques de coníferas con elementos deciduos" (Bessedik, 1985). Según este autor, estos tipos de

bosques se desarrollaron en la zona oeste-mediterránea del Aquitaniense al Langhiense, en la cima de macizos costeros o en sus vertientes NNE.

La presencia de *Caesalpiniaceae*, *Pungiphyllum cruciatum* y *Dicotylophyllum* sp. nos hace pensar en la existencia de un período de sequía anual, más detectable en los bosques de coníferas, lo que queda corroborado por los datos palinológicos expuestos por Barrón y De Santisteban (1999).

Álvarez Ramis y Fernández Marrón (1994) indican que un bosque caducifolio debió ocupar los terrenos menos húmedos de la región, observación con la que no podemos estar de acuerdo ya que consideramos que estas áreas tuvieron que estar pobladas por un bosque de coníferas dada la abundancia de *Pinus* y la presencia de *Picea*, *Cupressaceae* y ciertas *taxodiaceae* (*Cryptomeria* y *Sequoia*).

Roiron *et al.* (1999) en su análisis vegetacional no tienen en cuenta los elementos constitutivos de una catena y de forma muy laxa consideran tan sólo una vegetación acuática y una habitante de los "uplands" con elementos como *Carya*, *Zelkova* o *Acer*, que, evidentemente ocuparon zonas cercanas a la cubeta, siendo las coníferas las ocupantes de estos "uplands", como indicábamos anteriormente.

Aspectos paleoecológicos y paleoclimáticos

En el análisis del margen foliar de los restos de dicotiledoneas estudiados (Fig. 4), se observa un 65,38% de especies con hojas de margen aserrado, frente a un 30,77% de hojas con el margen liso. El 3,85% restante lo constituyen los restos de *Salix lavateri* que presenta hojas tanto con márgenes lisos como con márgenes dentados. Para el estudio comparativo no se ha tenido en cuenta este último porcentaje. Si nos atenemos a los datos de Wolfe (1971, pág. 34, tabla 1) la flora de Rubielos de Mora, por el porcentaje de hojas de margen liso, podría asemejarse a la que existe en la actualidad en el Este de Szechuan-Oeste de Hupeh, en el Este de China y que corresponde a un bosque mixto mesofítico con media de rango anual del rango de las temperaturas entre 21,5°-28°C y una media anual de temperaturas entre 10°-13° C.

No obstante, los datos aportados por el estudio fisionómico de los restos mencionados (Fig. 4) indican una mayoría de elementos notófilos (50% del total de angiospermas dicotiledóneas) mientras que los porcentajes de mesófilos (23.07%), micrófilos (11,54%) y nanófilos (15,38%) son relativamente bajos. Si tenemos en cuenta la clasificación de bosques realizada por Wolfe (1979, págs. 12-14) tanto por el tipo de margen foliar como por la fisonomía, la

flora de Rubielos de Mora podría incluirse tanto en un bosque mixto mesofítico como en uno mixto perennifolio de coníferas y frondosas de hoja ancha. Es muy difícil discriminar con cual de los dos tipos de formaciones descritas por Wolfe se podría relacionar la flora estudiada ya que el mismo autor expresa que los parámetros de temperatura son comunes diferenciándose, tan sólo, en la media de las temperaturas del mes más frío que es de 1°C o mayor en el bosque mixto perennifolio de coníferas y frondosas de hoja ancha, y menor de 1°C en la otra formación.

La alta proporción y diversidad de coníferas existente nos inclinarían a considerar un bosque mixto perennifolio de coníferas y frondosas de hoja ancha. Observación que queda confirmada por la presencia de escasos elementos subtropicales como *Daphnogene polymorpha*, *Neolitsea paleosericea*, *Tremophyllum tenerimum* y *Pungiphyllum cruciatum* que no admitirían temperaturas por debajo de 1°C.

La presencia de taxones como: *Calocedrus* sp. y el conjunto de las *Lauraceae* determinadas, sugieren un alto grado de humedad. Por otra parte, y aunque *Cryptomeria* sp. y *Sequoia abietina* no son taxones idóneos para realizar reconstrucciones paleoambientales (Ferguson y Knobloch, 1998), su presencia es indicativa de un alto y permanente grado de humedad (Michaux *et al.*, 1979). Éste pudo deberse tanto a precipitaciones como a la formación de nieblas. El período húmedo debió encontrarse concentrado en unos meses determinados, ya que la presencia de elementos como *Caesalpiniaceae* y taxones con adaptaciones xerofíticas como *Pungiphyllum cruciatum* y *Dicotylophyllum* sp., podrían apuntar una estación seca.

Por todo lo anteriormente expuesto consideramos que la flora de Rubielos de Mora se desarrolló bajo un clima templado-cálido con un alto grado de humedad y una estación seca. Estas observaciones concuerdan con los datos obtenidos a partir de los análisis palinológicos efectuados por Barrón y De Santisteban (1999) y, en líneas generales, con las conclusiones de Roiron *et al.* (1999). En este mismo sentido, también hay un punto de coincidencia con las conclusiones de Álvarez Ramis y Fernández Marrón (1994), que consideran que la vegetación propia del Mioceno de Rubielos de Mora correspondió a un bosque mixto formado fundamentalmente por plantas de tipo arctoterciario, que estuvo bajo la influencia de un clima cálido en tránsito a uno templado. Asimismo, las autoras mencionadas indican una fuerte regresión de la flora subtropical que existía en la zona a causa de una invasión de taxones propios de climas templados (Fernández Marrón y Álvarez Ramis, 1988). La exis-

tencia de taxones subtropicales ha sido también constatada por nosotros. Sin embargo, dada la falta de registro no es posible confirmar la regresión de una flora subtropical anterior.

Barrón y De Santisteban (1999) registraron granos de polen de plantas que consideran posiblemente inexistentes en la zona y cuyos palinomorfos, que se produjeron en una muy elevada cantidad, se dispersaban de forma anemófila y fueron arrastrados por los vientos desde regiones alejadas. Entre éstas destacan los tantos por ciento que *Picea* presenta a lo largo de toda la sucesión. La presencia de este género fue interpretada como indicativa de formaciones montañosas cercanas ya que en la actualidad sus poblaciones de zonas bajas y costeras por lo general se encuentran en latitudes elevadas (Farjon, 1990). El hallazgo de conos femeninos atribuibles a este género en Rubielos de Mora, cuestiona la interpretación palinológica ya que *Picea* debía integrar formaciones vegetales no muy alejadas de la zona de fosilización, ya que sus conos femeninos son pesados y posiblemente llegaron al lago a través de transporte acuático. Este género también puede llegar a habitar zonas cercanas a la costa en bajas latitudes, pero en estas zonas es exigente con las precipitaciones. Por ejemplo, *P. sitchensis* se extiende en California hacia el sur con precipitaciones anuales de 1.180 mm (Wolfe, 1971).

Aspectos tafonómicos

Los ejemplares estudiados presentan una buena preservación debido al grano muy fino del sedimento que los englobaba. Aparecen mayoritariamente en forma de compresiones sin cutícula conservada (75,5%), únicamente se han observado trazas cuticulares en especímenes de gimnospermas (4,5%). El resto de los especímenes estudiados (20%) están preservados como impresiones. Los macrorrestos estudiados (309) son fundamentalmente restos foliares (75,73%), frutos y semillas aladas (12,61%), conos de gimnospermas (11%) y tallos de diversos grupos (0,66%). Estos porcentajes nos llevan a definir la paleoflora de Rubielos como una filocenosis, según el concepto de Krasilov (1975).

En cuanto al grado de articulación de los restos, llama la atención la presencia de hojas pinnadas enteras tanto frondes de helechos como de angiospermas, aunque en pequeño porcentaje. Asimismo, en el caso de los conos, existe una gran proporción de conos enteros, aunque no unidos a la rama. Esto parece indicar que se desprendieron del árbol una vez maduros, sin que en ese desprendimiento intervinie-

ran otros agentes como viento o lluvias. Por otra parte, al no haber sido encontradas escamas seminíferas aisladas, el tiempo desde la caída del cono por maduración hasta su enterramiento tuvo que ser pequeño.

Hasta el momento no hemos encontrado explicación para la aparición de conos partidos por la mitad.

En general los restos encontrados presentan una mínima deformación consistente en la compresión natural de la fase fosildiagenética. Ésta se hace muy evidente en los conos estudiados.

Los restos vegetales encontrados parecen indicar una baja energía tanto en el medio de transporte como en el de fosilización. La presencia de conos enteros, hojas pinnadas, sámaras y piñones se explicaría por la existencia de una distancia corta desde el lugar de producción de los restos al de fosilización, o bien, por una baja residencia en agua, siempre en un medio de baja energía. La gran representación de dicotiledóneas arbóreas entre los macrorrestos indica condiciones de baja energía en las aguas del lago, ya que si hubiera habido una alta energía hidráulica los restos foliares de las angiospermas hubieran sido en su mayor parte destruidos (Spicer y Wolfe, 1987). Las asociaciones en donde dominan las hojas de angiospermas, como es el caso que nos ocupa, revelan baja velocidad de depósito. Asimismo, el estado de no fragmentación de la mayor parte de los restos estudiados nos indica, siempre teniendo en cuenta las diferencias de comportamiento de los restos dada su naturaleza y morfología, que transcurrió un intervalo corto de tiempo desde su caída al suelo del bosque hasta su llegada al fondo del lago (ver Ferguson, 1985).

Por otra parte, las criptógamas vasculares y algunas angiospermas monocotiledóneas como *Typha latissima*, se encuentran en una baja proporción probablemente por el tipo de abscisión foliar que presentan. Así, la entrada en el medio acuático de sus restos foliares se debió ver dificultada porque al morir estos quedaron aún durante un largo tiempo unidos al tallo de la planta parental (Scheihing y Pfefferkorn, 1984).

Comparación con otras paleofloras

La comparación de la paleoflora de Rubielos de Mora es difícil tanto a nivel global como regional debido a diferencias de tipo paleogeográfico, medioambiental y a la existencia de dataciones erróneas o imprecisas, en algunos casos.

Las paleofloras centroeuropeas de la misma o aproximada edad estuvieron influenciadas por el Paratethys durante el Oligoceno superior y el

Mioceno Inferior. En esta zona se desarrolló una vegetación subtropical de tipo cálido en donde abundaban las lauráceas, destacándose *Daphnogene* por su abundancia, y especies de los géneros *Platanus*, *Castanopsis*, *Ulmus*, *Palaeocarya*, *Engelhardia*, *Taxodium*, *Tetraclinis*, *Acer*, *Debeya*, etc. (Buzek et al., 1996; Givulescu, 1983, 1984; Hably, 1982, 1985, 1988, 1989, 1990, 1992; Knobloch y Kvaček, 1981; Kovar-Eder y Berger, 1987; Kovar-Eder et al., 1998; Mihajlovic, 1996-1997; Sitár y Kvaček, 1997). Estas floras se distinguen de la de Rubielos de Mora por el número superior en taxones paleotropicales notófilos y micrófilos indicativos de bosques lluviosos que se desarrollaría con medias anuales de temperaturas de al menos unos 15°C y la media del mes más frío por encima de los 0°. Tan sólo hemos encontrado en común algunos taxones de amplia distribución durante el Neógeno europeo como *Sequoia abietina*, *Daphnogene polymorpha*, *Zelkova zelkovifolia* y *Pungiphyllum cruciatum*. Algunas paleofloras contemporáneas como las del Egenburgiense de Cypris Shale (MN3)(Buzek et al., 1996) y Lipovany (MN4)(Sitár y Kvaček, 1997) presentan al género *Pinus* como elemento importante en la vegetación, prevaleciendo sobre las otras coníferas del mismo modo que en la flora que nos ocupa.

Dentro de estas paleofloras centroeuropeas, la del Mioceno Inferior de Bilina (norte de Bohemia) (MN3b) (Kvaček, 1998) es la que presenta una mayor diferencia con la de Rubielos de Mora, con un mínimo de elementos comunes debido a causas medioambientales. La flora eslovaca es típica de una zona pantanosa en donde hubo una mezcla de elementos termófilos (*Pistia*, *Calamus*, *Sabal*, *Engelhardia*, *Trigonobalanopsis*), asociados a bosques deciduos de hoja ancha.

Por su parte, las floras sarmatienses europeas (Heer, 1855-1859; Rüffle, 1963) muestran floras de aspecto más tropical que la de Rubielos de Mora, y aunque en ellas aparecen elementos comunes como *Pteridium oeningense*, *Daphnogene polymorpha*, *Celtis begonioides*, *Tremophyllum tenerrimum*, *Zelkova zelkovifolia*, *Populus populina* entre otros taxones, debido a la mayor cantidad de elementos paleotropicales que presentan como *Sapindus*, *Ficus*, *Koelreuteria*, *Ailanthus*, no podemos relacionarla con la flora española estudiada.

Las floras del Mioceno Inferior del Sur y Este de Europa bajo la influencia del Tethys poseen una considerable representación de fagáceas de los géneros *Quercus* y *Fagus* (Saporta, 1891; Velitzelos y Gregor, 1990; Mihajlovic, 1996-1997; Kvaček et al., 1993). En estas floras, la representación de Lauraceae es oca-

sional o inexistente, y la presencia de encinas parece ser indicativa de períodos secos. Por todo ello, presentan pocas semejanzas con las de Rubielos de Mora. Sin embargo, la composición florística sugiere que se desarrollaron en un marco climático más parecido al de Rubielos de Mora que al de las floras centroeuropeas.

Por otra parte, y a nivel regional, existen ciertos problemas para la comparación de floras dentro de la Península Ibérica dada la escasez de yacimientos con contenido paleobotánico de esta época y de estudios sobre esta región y período (Barrón et al., 1996), así como a la datación errónea de algunas de las floras descritas.

La macroflora de Rubielos de Mora no presenta semejanza con otras floras conocidas de la Península Ibérica de semejante o cercana edad probablemente debido a factores geográficos y climáticos, si nos basamos en los datos palinológicos y megaflorísticos (Sanz de Siria, 1994) que indican que en la Península Ibérica, durante el Mioceno Inferior se desarrolló en cotas bajas de la zona mediterránea una vegetación de tipo xerofítico con elementos megatérmicos muy diferente a la de Rubielos de Mora.

Las floras que se desarrollaron durante el Burdigaliense en Martorell (Sanz de Siria, 1981) y la Isla de Mallorca (Arènes, 1951), corresponden a floras mediterráneas fácilmente relacionables con las del Oligoceno Superior de Francia, al tener gran cantidad de elementos florísticos en común. Alguno de estos elementos como: Mimosaceae y Caesalpinaceae son plantas indicadoras de condiciones subtropicales con períodos de sequía, que confirmarían el período de calentamiento del Burdigaliense indicado por Suc (1989) con datos palinológicos.

La flora del Mioceno Inferior de Izarra (Álava, N de España) (Barrón, 1999), también se diferencia netamente de la de Rubielos de Mora, ya que se encuentra dominada por Lauráceas, que se organizaban en bosques mediatizados edáficamente, y elementos paleoflorísticos claramente xerofíticos que están relacionados con los que existieron en Centroeuropa durante el Mioceno Inferior y Medio. Específicamente, esta flora no presenta más que un elemento en común (*Daphnogene polymorpha*) con la de Rubielos de Mora.

Los estudios macroflorísticos llevados a cabo en el Mioceno Inferior de la Cuenca del Tajo (Portugal) indican la existencia de algunos elementos comunes con la de Rubielos de Mora como *Daphnogene polymorpha*, *Zelkova zelkovifolia*, *Salix lavateri* y *Acer tricuspidatum* (Pais, 1981; Telles Antunes et al., 1999). Sin embargo, la presencia de taxones subtropicales

como *Magnolia oedipa* (Heer) Pais, *Engelhardia orsbergensis* (Wessel y Weber) Jahnichen, Mai y Walther, *Terminalia miocenica* Unger, *Cornus ribeiranus* (Heer) Pais, *Apocynophyllum longipes* (Heer) Pais y *Toddalia maii* Gregor, entre otros, son indicativos de condiciones climáticas de tipo subtropical. Esto está de acuerdo con los datos fisonómicos obtenidos que señalan una elevada representación de especies micrófilas: 75% en la división II de la Región de Lisboa-Almada y un 61,1% en la IVb, así como un 55% de restos foliares con márgenes lisos en esta última división (Pais, 1981).

Luego, de forma diferente, en la Cuenca del Tajo durante el Burdigaliense se desarrolló un clima subtropical en donde abundaban elementos arbóreos ripícolas como *Populus*, *Fraxinus*, *Ulmus* y *Zelkova*, plantas notófilas como *Cinnamomum* y *Magnolia*, y árboles mesófilos como *Acer* (Pais, 1979). La presencia de estos taxones revela una vegetación de carácter húmedo, posiblemente influenciada por el océano Atlántico. En algunos momentos del Burdigaliense en esta zona fueron dominantes las gimnospermas (Antunes y Pais, 1984), aunque siempre se encuentran un conjunto de géneros que indican condiciones subtropicales como: *Diospyros*, *Sapindus*, *Sapotaceae* y, particularmente, *Bombax* (Pais, 1981). A pesar de que los estudios en esta zona son aún escasos, se encuentra una cierta relación con la flora de Rubielos de Mora a causa de la proporción de elementos ripícolas y gimnospermas. No obstante, la presencia en el Mioceno Inferior de la Cuenca del Tajo de elementos mega-mesotérmicos como *Magnolia*, *Rhus* y *Myrtaceae* y de coníferas exóticas como *Keeteleria* (Pais, 1986), señalan para la zona de estudio unas condiciones ambientales más frías y, con seguridad, menos húmedas.

La flora peninsular más próxima a la de Rubielos de Mora en términos geográficos y de medio sedimentario es la de la cuenca de Ribesalbes (provincia de Castellón, España). Esta cuenca fue datada como perteneciente a la base del Mioceno por Fernández Marrón (1971) y como aquitaniense en un trabajo posterior de la misma autora (1979). Existen una serie de elementos comunes como *Sequoia abietina* y *Populus populina*, aunque la gran mayoría del resto de los taxones estudiados son más parecidos fisonómicamente a los del Mioceno Inferior y Medio de Cataluña. Creemos que la flora de Ribesalbes exige un estudio más profundo ya que dada la proximidad indicada sería muy probable que su composición tuviera más taxones en común con la flora que nos ocupa.

En general, la flora estudiada no se puede compa-

rar con las inferidas a partir de estudios palinológicos en los materiales del Mioceno Inferior y Medio estudiadas por Bessedik (1984, 1985) y Suc (1989) en Cataluña, el Languedoc, la Provenza y el valle del Ródano. Con respecto al Mioceno Inferior, los autores señalados destacan la abundancia de taxones megatérmicos como Sapindaceae, tipo *Grewia/Corchorus* o *Malpighia*. Estos no han sido detectados a partir de macrorrestos ni de palinomorfos (Barrón y De Santisteban, 1999). Sin embargo, aunque en la Cuenca del Duero durante el Aragoniense se constata la existencia de zonas esteparias (Rivas-Carballo, 1991a, 1991b; Rivas-Carballo et al., 1994), existe una cierta relación entre la palinoflora de Rubielos de Mora y la de esta región, concretamente la que se encuentra en algunos niveles del Aragoniense superior/Vallesiense de Torremormojón (Palencia) y del Vallesiense de Peñafiel (Valladolid) (Barrón y De Santisteban, op. cit.).

En resumen, tras realizar una comparación con las floras del Mioceno Inferior peninsular y europeo, pensamos que la cuenca de Rubielos de Mora presenta caracteres de excepcionalidad con un elevado número de elementos florísticos que la diferencian claramente de cualquier otra cuenca miocena europea debido, fundamentalmente a las condiciones climáticas bajo las que se desarrolló. Además, entre sus taxones se encuentran especies como *Acer vindobonensis*, que no se encontraban hasta la fecha registradas en el Mioceno Inferior siendo típicas del Mioceno superior y Plioceno del Paratethys (Kovar-Eder et al., 1996).

Conclusiones

Se han identificado 48 taxones pertenecientes a 2 Familias de Criptógamas vasculares, 3 de coníferas y 14 de angiospermas, más tres taxones sin atribución a ninguna familia. La composición de la paleoflora, como corresponde a la edad atribuida (Ramblense-Aragoniense Inferior), está dominada por angiospermas dicotiledóneas con un 62,5% de los taxa identificados, seguida por el 27,08% de Coníferas y el 6,25% de angiospermas monocotiledóneas y 4,16% de criptógamas vasculares. Se cita por primera vez en el Mioceno Inferior de Europa la especie *Acer vindobonensis*. Además, se citan por primera vez en la Península Ibérica a partir de macrorrestos: *Sequoia abietina*; *Cryptomeria* sp.; *Calocedrus* sp.; *Picea* sp.; *Neolitsea paleosericea*; *Celtis begonioides*; *Tremophyllum tenerrimum*; *Pterocarya paradisiaca*; *Myrica banksiaefolia*; *Myrica vindobonensis*; *Alnus*

gaudinii; *Populus populina*; *Swida graeffii*; *Loranthus obovatifolia*; *Acer tricuspidatum*; *Acer vindobonensis*; *Acer* sp. cf. *haselbachensis*; *Pungiphyllum cruciatum* y *Potamogeton geniculatum*. La presencia de estos taxones, así como la composición total de la flora, tiene gran importancia ya que diferencia netamente la flora de Rubielos de Mora de cualquier otra flora miocena de la Península Ibérica y de las de su misma o aproximada edad del resto de Europa. La diferencia encontrada en el análisis comparativo de presencia/ausencia de taxa consideramos que es debida a una diferencia climática caracterizada por un alto grado de humedad y una estación seca; clima que se desarrolló en la zona por la influencia de sistemas montañosos. Este clima, de tipo templado-cálido, permitió el desarrollo de un *mixed broad-leaved evergreen and coniferous forest*, según la clasificación de Wolfe (1979) con taxones, en su mayor parte de origen arctoterciario, y cuyos descendientes actuales se encuentran en Asia Oriental y Norteamérica.

Desde un punto de vista tafonómico, el análisis porcentual muestra: 75,73% de hojas; 12,61% de frutos y semillas aladas; 11% de conos de gimnospermas y 0,66% de tallos de diversos grupos. Esta composición corresponde a una filocenosis probablemente debida a un depósito constituido por restos de angiospermas ripícolas (37,86%), coníferas (36%), y un 26,14% de restos de otras angiospermas más criptógamas vasculares. La proporción de coníferas es debida a procesos biostratigráficos, mientras que la de los taxones ripícolas es debida a su lugar de desarrollo muy cercano al lugar de deposición. Un dato a tener en cuenta es que estos taxones no presentan una mejor preservación a pesar de que el transporte tenemos que considerarlo como mínimo. Este hecho podríamos considerarlo debido a la alta concentración en carbonatos de las aguas del paleolago.

Agradecimientos

Este trabajo no hubiera podido ser terminado sin la ayuda prestada por Enrique Peñalver, Dr. Plinio Montoya, Dr. Carles De Santisteban, Dra. Anna García Forner y Dr. Miguel De Renzi, de la Universitat de València; por la Dra. Margarita Belinchón y Amparo Salinas Jaques, del Museu de Ciències Naturals de València; Carlos Alonso, del Dpto. de Paleontología (UCM); Dra. Isabel Rábano del Museo Geominero y Ana Rodrigo (IGME) y Armando Díaz Romeral; así como a los Doctores João Pais de la Universidade Nova de Lisboa y Carlos Morla Juaristi, de la Escuela Superior de Ingenieros de Montes

(UPM), por sus acertados comentarios y críticas. A todos ellos, muchas gracias.

Referencias

- Alcalá, B. 1997. Prospección palinológica en el Neógeno de Teruel. *Teruel*, 85(1), 9-20.
- Álvarez Ramis, C. y Fernández Marrón, M.T. 1994. Conexiones establecidas entre los palinomorfos y los macrorrestos vegetales del Mioceno Medio de Rubielos de Mora (Teruel). En: La-Serna Ramos, I. (ed.), *Polen y esporas: contribución a su conocimiento*. Universidad de la Laguna, Tenerife, 323-331.
- Anadón, P. 1983. Características generales de diversas cuencas lacustres terciarias con pizarras bituminosas del NE de la Península Ibérica. *Comunicaciones del IX Congreso Nacional de Sedimentología*, Menorca, 1, 9-12.
- Anadón, P., Cabrera, L. y Julià, R. 1988. Anoxic-oxic cyclical lacustrine sedimentation in the Miocene Rubielos de Mora Basin, Spain. En: Fleet, A.J., Kelis, K. y Talbot, M.R. (eds.), *Lacustrine Petroleum Source Rocks*. Geological Society of London, Special Publication, London, 40, 353-367.
- Anadón, P., Cabrera, L., Julià, R., Roca, E. y Rosell, L. 1989. Lacustrine oil-shale basins in tertiary grabens from N.E. Spain (Western European Rift System). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 70, 7-28.
- Antunes, M.T. y Pais, J. 1984. Climate during Miocene in Portugal and its evolution. *Paléobiologie Continentale, Montpellier*, 14(2), 75-89.
- Antunes, M.T., Pais, J., Balbino, A., Mein, P. y Aguilar, J.-P. 1999. The Cristo Rei section (Lower Miocene) Distal fluvial environments in a marine series, plants, vertebrates and other evidence, age. *Ciências da Terra* (UNL), 13, 141-155.
- Arènes, J. 1951. Contribution à l'étude de la flora burdigalienne des Baléares. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)*, 49, 73-85.
- Arènes, J. y Depape, G. 1956. La flore burdigalienne des Iles Baléares (Majorque). *Revue Générale de Botanique*, 63, 347-389.
- Bailey, I.W. y Sinnot, E.W. 1915. A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science*, 41, 831-834.
- Bailey, I.W. y Sinnot, E.W. 1916. The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany*, 3, 24-39.
- Baltuille, J.M., Becker-Platen, J.D., Benda, L. y Ivanovic Calzaga, Y. 1992. A contribution to the subdivision of the Neogene in Spain using Palynology. *Newsletter on Stratigraphy*, 27, 41-57.
- Barrón, E. 1999. Estudio macroflorístico del afloramiento mioceno de concreciones carbonáticas de Izarra (Álava, España). Aspectos tafonómicos, paleoecológicos y biostratigráficos. *Revista Española de Paleontología*, 14(1), 123-145.

- Barrón, E. y De Santistéban, C. 1999. Estudio palinológico de la cuenca miocena de Rubielos de Mora (Teruel, España). Aspectos paleoecológicos y paleobiogeográficos. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)*, 95(1-4), 67-82.
- Barrón, E., Rivas-Carballo, M.R. y Valle, M.F. 1996. Síntesis bibliográfica de la vegetación y clima de la Península Ibérica durante el Neógeno. *Revista Española de Paleontología*, n° extraord., 225-236.
- Bataller, J.R. y Depape, G. 1950. Flore oligocène de Cervera (Catalogne). *Anales de la Escuela de Peritos Agrícolas y especialidades Agropecuarias del Servicio Técnico de Agricultura*, 9, 1-60.
- Berger, W. 1955. Die altpliozäne Flora des Laerberges in Wien. *Palaeontographica Abteilung B*, 97, 81-113.
- Bessedik, M. 1984. The early Aquitanian and upper Langhian-lower Serravalian environments in the Northwestern Mediterranean region. *Paleobiologie Continentale, Montpellier*, 14(2), 153-179.
- Bessedik, M. 1985. *Réconstitution des environnements miocènes des régions Nord-Ouest Méditerranéennes a partir de la Palynologie*. Académie des Sciences de Montpellier, 162 pp.
- Boulay, M. 1899. *Flore fossile de Gergovie (Puy-de Dome)*. Librairie de Sciences Naturelles Paul Klincksiek, Paris, 82 pp.
- Boulter, M.C. 1969. *Cryptomeria* - a significant component of the European Tertiary. *Palaeontographica Abteilung B*, 3, 279-288.
- Braun, A. 1836. En: Buckland, W. (ed.), *Geology and Mineralogy considered with reference to Natural Theology*, University of London, 1, 510-514.
- Braun, A. 1845. Der Tertiär-Flora von Öningen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde, Stuttgart*, 1, 64-73.
- Brongniart, A. 1822. Description des végétaux fossiles du terrain de sédiment supérieur. En: Cuvier, M.G. y Brongniart, A. (eds.), *Description géologique des environs de Paris, Paris*, 353-402.
- Brongniart, A. 1828. Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles. *Dictionnaire des Sciences Naturelles, Paris*, 57, 1-233.
- Bronn, H.G. 1838. *Lethaea Geognostica*. 2. Aufl. Stuttgart.
- Brujin, H. de y Moltzer, J.G. 1974. The rodents from Rubielos de Mora: the first evidence of the existence of different biotopes in the Early Miocene of eastern Spain. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 77B, 129-145.
- Buzek, C., Holý, F. y Kvaček, Z. 1996. Early Miocene flora of the Cypris Shale (Western Bohemia). *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B*, 52(1-4), 1-72.
- Ceballos, L. y Ruiz de la Torre, J. 1979. *Árboles y arbustos de la España peninsular*. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Madrid, 512 pp.
- Cerdeño, E. 1989. *Revisión de la sistemática de los rinocerontes del Neógeno de España*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 206/89, 429 pp.
- Cheng-hong, Y. y Ze-lian, Ch. 1991. *Leaf architecture of the woody dicotyledons from Tropical and Subtropical China*. International Academic Publishers, Oxford, 414 pp.
- Collinson, M. 1992. The early history of Salicaceae: a brief review. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 98B, 155-167.
- Crusafont, M., Gautier, F. y Ginsburg, L. 1966. Mise en évidence du Vindobonien inférieur continental dans l'Est de la province de Teruel (Espagne). *Compte Rendu Sommaire des Séances de la Société Géologique de France*, 1966 (1), 30-31.
- Ettingshausen, C.v. 1851. Die Tertiäre Flora der Österreichischen Monarchie: 1. Die tertiäre Flora der Umgebungen von Wien. *Abhandlungen der Kaiserlich-Königlichen geologische Reichsanstalt, Wien*, 1(1), 1-36.
- Farjón, A. 1990. *Pinaceae*. Koeltz Scientific Books, Königstein, 330 pp.
- Ferguson, D. K. 1971. The Miocene Flora of Krezau, Western Germany I. The leaf-remains. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Afdeling Natuurkunde, Tweede Reeks*, 60, 1-297.
- Ferguson, D. K. 1985. The origin of leaf-assemblages - New light on an old problem. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 46, 117-188.
- Ferguson, D.K. y Knobloch, E. 1998. A fresh look at the rich assemblage from the Pliocene sink-hole of Willershausen, Germany. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 101, 271-286.
- Fernández Marrón, M.T. 1971. *Estudio paleoecológico y revisión sistemática de la flora fósil del Oligoceno español*. Publicaciones de la Facultad de Ciencias, Universidad Complutense de Madrid, 177 pp.
- Fernández Marrón, M.T. 1979. Essais de résolution de problèmes stratigraphiques de la limite Paleogene-Neogene par les études de macroflore. *Annales Géologiques des Pays Helléniques*, n° hors de série, 1, 403-421.
- Fernández Marrón, M.T. y Álvarez Ramis, C. 1988. Note préliminaire sur l'étude paléobotanique du gisement de Rubielos de Mora (Teruel, Espagne). *Séminaire de Paléobotanique, Lille, Résumés*, p. 7.
- Florin, R. 1931. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. *Klung. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, tredje Serien*, 10(1), 1-588.
- Frankenhäuser, H y Wilde, V. 1995. Stachelspitzige Blätter aus dem Mitteleozän von Eckfeld (Eifel). *Abhandlungen des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden*, 41, 97-115.
- Gaudin, C.T. y Strozzi, C. 1858. Mémoire sur quelques gisements de feuilles fossiles de la Toscane. *Neue Denkschriften allgemeine Geschichtforschende Gesellschaft Naturwissenschaftliche*, 16, 1-47.
- Gaudin, C.T. y Strozzi, C. 1859. Contribution à la flore fossile italienne. Troisième Mémoire. Massa Marittima. *Neue Denkschriften allgemeine Geschichtforschende Gesellschaft Naturwissenschaftliche*, 17, 1-20.
- Gaussen, H. 1960. *Les Gymnospermes actuelles et fossiles. Fasc. VI. Genre Pinus*. Faculté des Sciences de Toulouse, 272 pp.
- Gaussen, H. 1964. *Les Gymnospermes actuelles et fossiles. Fasc. VII. Genre Pinus (suite), Cedrus et Abies*. Faculté des Sciences de Toulouse, 273-480 pp.

- Gaussen, H. 1966. *Les Gymnospermes actuelles et fossiles. Fasc. VIII. Genres Pseudolarix, Keteleeria, Larix, Pseudotsuga, Pityytes, Picea, Cathaya et Tsuga*. Faculté des Sciences de Toulouse, 481-672 pp.
- Gaussen, H. 1967. *Les gymnospermes actuelles et fossiles. Fasc. IX. Les Taxodiacees*. Faculté des Sciences de Toulouse, 64 pp.
- Givulescu, R. 1983. Revision einiger originale aus M. Staub "Die Aquitanische Flora des Zsilthales im Comitate Hunyad". *Acta Palaeobotanica, Cracow*, 23(1), 77-100.
- Givulescu, R. 1984. La foret du Miocene Inferieur (Aquitaniens) des environs de Cluj-Napoca (Roumanie). *Paléobiologie Continentale, Montpellier*, 13(2), 283-286.
- Givulescu, R. 1991. *Flora Fosila a Miocenului Superior de la Chiuzbaia*. Academiei Române, Bukarest, 235 pp.
- Givulescu, R. & Olos, E. 1973. Paläobotanische studien im Tertiär Siebenbürgens. *Institutul Geologic Bucuresti, Memorii*, 19, 1-60.
- Goepfert, H.R. 1855. *Die Tertiäre Flora von Schosnitz in Schlesien*. Theodor Oswald Weigel, Leipzig, 52 pp.
- Grangeon, P. 1958. *Contribution à l'étude de la Paléontologie végétale du Massif du Coiron (Sud-Est du Massif Central Français)*. Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand, 291 pp.
- Guimerà, J. 1990. Formación de una cubeta sinclinal en un contexto extensivo: la cuenca miocena de Rubielos de Mora (Teruel). *Geogaceta*, 8, 33-35.
- Hably, L. 1982. Egerian (Upper Oligocene) macroflora from Verocegaros (Hungary). *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 28(1-2), 91-111.
- Hably, L. 1985. Early Miocene plant fossils from Ipolytarnóc, N Hungary. *Geologica Hungarica, serie Paleontologica*, 44-46, 133-255.
- Hably, L. 1988. Egerian fossil flora from Keszölc, NW Hungary. *Studia Botanica Hungarica*, 20, 33-61.
- Hably, L. 1989. The Oligocene flora of Nagysáp. *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica, Budapest*, 14, 83-99.
- Hably, L. 1990. Egerian plant fossils from Vértesszolos, NW Hungary. *Studia Botanica Hungarica*, 22, 3-78.
- Hably, L. 1992. Early and late Miocene floras from the Iharosberény-I and Tiszapalkonya-I boreholes. *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica, Budapest*, 15, 7-40.
- Hantke, R. 1954. Die fossile Flora der obermiozän Oehningen-Fundstelle Schrotzberg (Schienenberg, Süd-Baden). *Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, Zürich*, 80(2), 1-118.
- Hantke, R. 1965. Die fossilen Eichen und Aorne aus der Molasse der Schweiz und von Oehningen (Süd-Baden). *Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft, Zürich*, 167, 3-140.
- Heer, O. 1855-1859. *Flora tertiaria Helveticae*. (Wuster) Winterthur, I (1855), 118 pp.; II (1856), 110 pp.; III (1859), 378 pp.
- Heer, O. 1881. *Contributions à la flore fossile du Portugal*. Section de travaux de Géologie du Portugal, Lisboa, 51 pp.
- Hernández-Sampelayo, P. y Cincúnegui, M. 1926. Cuenca de esquistos bituminosos de Ribesalbes (Castellón). *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, 6, 3ª serie, 3-86.
- Hickey, L.J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany*, 60(1), 17-33.
- Ilijinskaja, I.A. 1962. Tortonian flora of Svosovice and Pliocene flora of Zakarpatja. *Paleontologiceskii Zhurnal, Moscow*, 3, 102-110 (en ruso).
- Kerp, H. 1991. The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis. *Palaios*, 5, 548-569.
- Kilpper, K. 1968. Koniferen aus den Tertiären Deckschichten des Niederrheinischen Hauptflözes, 3. Taxodiaceae und Cupressaceae. *Palaeontographica Abteilung B*, 124(4-6), 102-111.
- Klaus, W. 1982. Ein *Pinus canariensis* Smith – Zapfenfund aus dem Ober-Miozän (Pannon) des Wiener Beckens. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, A*, 84, 79-84.
- Klaus, W. 1989. Mediterranean pines and their history. *Plant Systematics and Evolution*, 162, 133-163.
- Knobloch, E. 1964. Haben *Cinnamomum scheuchzeri* Heer and *Cinnamomum polymorphum* (Al. Braun) Heer nomenklatorisch richtige Namen? *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 10, 597-603.
- Knobloch, E. 1969. *Tertiäre Floren von Mähren*. Moravské Museum, Brno, 201 pp.
- Knobloch, E. y Kvaček, Z. 1976. Miozäne Blätterfloren vom Westrand der Böhmisches Masse. *Rozprawy. Ustredniho ustavu Geologickeho, Praha*, 42, 1-129.
- Knobloch, E. y Kvaček, Z. 1981. Miozäne Pflanzenreste aus der Umgebung von Tamsweg (Niedere Tauern). *Acta Universitatis Carolinae, Geologica*, 2, 95-120.
- Kotlaba, F. 1963. Tertiary plants from three new localities in Southern Slovakia. *Acta Musei Nationalis Pragae*, 19B(2), 53-73.
- Kovar-Eder, J. y Berger, J.-P. 1987. Die oberoligozäne Flora von Unter-Rudling bei Eferding in Oberösterreich. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, A*, 89, 57-93.
- Kovar-Eder, J., Meller, B. y Zetter, R. 1998. Comparative investigations on the basal fossiliferous layers at the opencast mine Oberdorf (Köflach-Voistberg lignite deposits, Styria, Austria; Early Miocene). Review of Palaeobotany and Palynology, 101, 125-145.
- Kovar-Eder, J., Kvaček, Z., Zastawniak, E., Givulescu, R., Hably, L., Mihajlovic, D., Teslenko, J y Walther, H. 1996. Floristic trends in the vegetation of the Paratethys surrounding areas during Neogene time. En: Bernor, R.L., Fahlbusch, V y Mittmann, H.-W. (eds.), *The evolution of western eurasian neogene mammal faunas*. Columbia University Press, New York, 395-413.
- Kováts, J. 1856. Fossile Flora von Erdöbénye. *Arbeiten der geologischen Gesellschaft für Ungarn*, 1, 1-37.
- Krasilov, V.A. 1975. *Paleoecology of terrestrial plants. Basic principles and techniques*. Wiley, J. & Sons, New York, 283 pp.
- Kvaček, Z. 1998. Bílina: a window on Early Miocene mars-hland environments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 101, 111-123.
- Kvaček, Z. y Hably, L. 1991. Notes on the Egerian stratotype flora at Eger (Wind brickyard), Hungary, Upper Oligocene. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 83, 49-82.

- Kvaček, Z. y Knobloch, E. 1967. Zur Nomenklatur der Gattung *Daphnogene* Unger und die neue Art *Daphnogene pannonica* sp. n. *Vestník Ustředního ústavu geologického*, 44(3), 201-210.
- Kvaček, Z. y Walther, H. 1981. Studium über "*Quercus*" *cruciata* Al. Braun und analoge Blattformen aus dem Tertiär Europas. *Acta Palaeobotanica*, Cracow, 21(2), 77-100.
- Kvaček, Z., Mihajlović, D. y Vrabac, S. 1993. Early Miocen flora of Miljevina (Eastern Bosnia). *Acta Palaeobotanica*, Cracow, 33(1), 53-89.
- Laurent, L. y Marty, P. 1908. Flora palisancienne des argiles cinéritiques de Niac (Cantal). *Annales du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille, Geologie*, 12, 1-88.
- López Martínez, N. 1977. *Revisión sistemática y biostratigráfica de los Lagomorpha (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 469 pp.
- López Martínez, N. 1989. Revisión sistemática y biostratigráfica de los Lagomorpha (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España. *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza*, 3, 1-350.
- Mädler, K. y Steffens, P. 1979. Neue Blattfloren aus dem Oligozän, Neogen und Pleistozän der Türkei (Känozoikum und Braunkohlen der Türkei. 20). *Geologisches Jahrbuch, Reihe B*, 33, 3-33.
- Martínez-Delclòs, E., Peñalver, E. y Belinchón, M. 1991. Primeras aportaciones al estudio de los insectos del Mioceno de Rubielos de Mora, Teruel (España). *Revista Española de Paleontología*, nº extraordinario, 125-137.
- Massalongo, A. y Scarabelli, G. 1859. *Studii sulla flora fossile e Geologia Stratigrafica del Senigalliese*. Ignazio Galeati e figlio, Imola, 504 pp.
- Meller, B. 1989. Eine Blatt-Flora aus den Obermiozänen Dinotherien-Sanden (Vallesium) von Sprendlingen (Rheinessen). *Documenta Naturae*, 54, 1-109.
- Menéndez Amor, J. 1950. Flora fanerogámica del Terciario y su extensión en la Península Ibérica. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 48(2), 155-166.
- Michaux, J., Suc, J.-P. y Vernet, J.-L. 1979. Climatic inference from the history of the Taxodiaceae during the Pliocene and the Early Pleistocene in Western Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 27, 185-191.
- Mihajlović, I. 1996-1997. Two fossil floras from Fruska Gora Mt. And their significance for stratigraphy of terrigenous-lacustrine deposits. *Annales Géologiques des Pays Helléniques*, 1e série, 37, 75-81.
- Montoya, P., Peñalver, E., Ruiz-Sánchez, F.J., De Santisteban, C., Alcalá, L., Belinchón, M. y Lacomba, J.I. 1996. Los yacimientos paleontológicos de la cuenca terciaria continental de Rubielos de Mora (Aragón). *Revista Española de Paleontología*, nº extraordinario, 215-224.
- Mosbrugger, V. 1989. Die Pflanzenwelt des Ober-Oligozäns von Rott. En: Koenigswald, W.v. (ed.), *Fossilagerstätte Rott bei Hennef am Siebengebirge*. Institut für Paläontologie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms, Universität Bonn, Rheinlandia Verlag Siegburg, 21-32.
- Pais, J. 1979. La végétation de la basse vallée du Tage (Portugal) au Miocène. *Annales Géologiques des Pays Helléniques*, hors de série, 2, 933-942.
- Pais, J. 1981. *Contribuição para o conhecimento da vegetação miocénica da parte ocidental da Bacia do Tejo*. Tese de Doutoramento, Universidade Nova de Lisboa, 328 pp. (Inédita).
- Pais, J. 1986. Évolution de la végétation et du climat pendant le Miocène au Portugal. *Ciências da Terra (UNL)*, 8, 179-191.
- Pamalarev, E., Usunova, K. y Bojanova, I. 1991. Fossil plants of Class Pinopsida from the neogene sediments of Satovca Graben in Rhodopes Region (Southwest Bulgaria). *Documenta Naturae*, 66, 1-15.
- Pantic, N. y Dulic, I. 1993. Pontian palynomorphs in Serbia. En: Planderová, E., Konzalová, M., Kvaček, Z., Sitár, V., Snopková, P. y Suballyová, D. (eds.), *Paleofloristic and paleoclimatic changes during Cretaceous and Tertiary*, Geologicky ústav Dionýza Stúra, Bratislava, 181-186.
- Peñalver, E. 1998. *Estudio tafonómico y paleoecológico de los insectos del Mioceno de Rubielos de Mora (Teruel)*. Diputación Provincial de Teruel, 179 pp.
- Peñalver, E., De Santisteban, C. y Barrón, E. 1999. Fossil insects and palaeobotany of the Rubielos de Mora Basin. *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, 4, 95-116.
- Pingen, M., Ferguson, D.K. y Collinson, M.E. 1994. *Homalanthus costatus* Mai: a new Miocene fruit of *Cinnamomum Schaffer* (Lauraceae). *Palaeontographica Abteilung B*, 232, 155-174.
- Raunkiaer, C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford, 632 pp.
- Rivas-Carballo, M.R. 1991a. La vegetación y el clima durante el Mioceno (Aragoniense superior-Vallesiense) en el sector suroriental de la Depresión del Duero (España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Geológica*, 86(1-4), 53-64.
- Rivas-Carballo, M.R. 1991b. The development of vegetation and climate during the Miocene in the south-eastern sector of the Duero Basin (Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 67, 341-351.
- Rivas-Carballo, M.R., Alonso-Gavilán, G., Valle, M.F. y Civis, J. 1994. Miocene palynology of the central sector of the Duero basin (Spain) in relation to palaeogeography and palaeoenvironment. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 82, 251-264.
- Roiron, P. 1992. *Flores, végétation et climats du Neogène Méditerranéen: apports de macroflores du Sud de la France et du Nord-Est de l'Espagne*. Université de Montpellier II. Sciences et Techniques du Languedoc, 296 pp.
- Roiron, P., Ferrer, J., Liñán, E., Rubio, C., Díez, J.-B., Popescu, S. y Suc, J.-P. 1999. Les flores du bassin lacustre de Rubielos de Mora. Nouvelles données sur les conditions climatiques au Miocène inférieur dans la région de Teruel (Espagne). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la terre et des planètes*, 329, 897-904.
- Rüffle, L. 1963. Die obermiozäne (sarmatische) Flora vom Randecker Maar. *Palaeontographica Abteilung B*, 1(3), 141-295.
- Sanz de Siria, A. 1981. La flora burdigaliense de los alrededores de Martorell (Barcelona). *Paleontologia i Evolució*, 16, 3-13.

- Sanz de Siria, A. 1994. La evolución de las paleofloras en las cuencas cenozoicas catalanas. *Acta Geológica Hispánica*, 29(2-4), 169-189.
- Saporta, G. de. 1863. Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, (4)19, 5-124.
- Saporta, G. de. 1865. Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, (5)3, 5-152.
- Saporta, G. de. 1867. Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, (5)8(3), 5-136.
- Saporta, G. de. 1873. Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. Supplément I. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, (5)18, 23-146.
- Saporta, G. de. 1891. Végétation du niveau aquitain de Manosque. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 9, 1-83.
- Scheihing, M.H. y Pfefferkorn, H.W. 1984. The Taphonomy of land plants in the Orinoco delta: a model for the incorporation of plant parts in clastic sediments of Late Carboniferous age of Euramerica. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 41, 205-240.
- Schimper, W. P. 1870-1872. *Traité de Paléontologie végétales ou la flore du monde primitif dans ses rapports avec les formations géologiques et la flore du monde actuel*, tome second. J. B. Baillièrre et fils, Librairie de l'Académie de médecine, Paris, 966 pp.
- Sitár, V. y Kvaček, Z. 1997. Additions and revisions to the Early Miocene flora of Lipovany (Southern Slovakia). *Geologica Carpathica, Bratislava*, 48(4), 263-280.
- Shtephyrtza, A.G. 1974. Rannesarmatskaja flora Bursuka. *Verhandlungen der "Sthiinca"*, Kishinev, 1974, 1-144 (en ruso).
- Spicer, R.A. y Wolfe, J.A. 1987. Plant Taphonomy of the Late Holocene deposits in Trinity (Clair Engle) Lake, Northern California. *Paleobiology*, 13, 227-245.
- Stizenberger, E. 1851. *Übersicht der Versteinerungen des Grossherzogthums Baden*. Inaugural-Dissertation, University of Freiburg, 144 pp.
- Stur, D. 1867. Beiträge zur Kenntnis der Flora der Sübwasserquarze, der Congerien- und Cerithien-Schichten im Wiener und Ungarischen Becken. *Jahrbuch der Kaiserlich-Königlichen geologische Reichsanstalt*, 17, 77-188.
- Suc, J.P. 1989. Distribution latitudinale et étagement des associations végétales au Cénozoïque supérieur dans l'aire ouest-méditerranéenne. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (8)5(3), 541-550.
- Takhtajan, A.L. 1963. Neogene Flora of Goderzskogo pere-lava. *Palaeobotany, Leningrado*, 4, 191-204 (en ruso).
- Takhtajan, A.L. 1991. Evolutionary trends in flowering plants Columbia University Press, New York, 241 pp.
- Tanai, T. 1983. Revisions of Tertiary Acer from East Asia. *Journal of the Faculty of Sciences, Hokkaido University*, (4)20(4), 291-390.
- Tralau, H. 1963. Asiatic dicotyledonous affinities in the Cainozoic flora of Europe. *Klung Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Fjärde Serien*, 9(3), 1-87.
- Unger, F. 1841-1847. *Chloris Protogaea. Beiträge zur flora der Vorwelt*. Wilhelm Engelmann, Leipzig, 150 pp.
- Unger, F. 1850a. *Genera et species plantarum fossilium*. Sumptibus Academiae Caesare, Vindobonae, 627 pp.
- Unger, F. 1850b. Blätterabdücke aus dem Schwefelflötze von Swoszowice in Galizien. *Naturwissenschaften Abhandlungen zu Herausgegeben. V. W. Haidinger, Abteilung I*, 3, 121-128.
- Velitzelos, E. y Gregor, H.-J. 1990. Some aspects of the Neogen floral history in Greece. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 62, 291-307.
- Walther, H. 1972. Studien über tertiäre Acer Mitteleuropas. *Abhandlungen des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden*, 19, 1-309.
- Webb, L.J. 1959. A physiognomic classification of Australian rain forests. *Journal of Ecology*, 47, 551-570.
- Weber, O. 1851. Die Tertiärflora der Niederrheinischen Braunkohlenformation. *Palaeontographica Abteilung*, 2(4), 115-236.
- Wessel, P. y Weber, O. 1855. Neuer Beitrag zur Tertiärflora der niederrheinischen Braunkohlenformation. *Palaeontographica Abteilung*, 4(4), 111-178.
- Wolfe, J.A. 1971. Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of tertiary floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 9, 27-57.
- Wolfe, J.A. 1979. Temperature parameters of humid to mesic forests of Eastern Asia and relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australasia. *U. S. Geological Survey, Professional Papers*, 1106, 1-37.
- Wolfe, J.A. y Tanai, T. 1987. Systematics, phylogeny, and distribution of Acer (maples) in the Cenozoic of Western North America. *Journal of the Faculty of Sciences, Hokkaido University*, (4)22(1), 1-246.
- Worobiec, G. y Lesiak, M.A. 1998. Plant megafossils from the Neogene deposits of Stawek-1A (Belchatów, Middle Poland). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 101, 179-208.
- Zastawniak, E. 1980. Sarmatian leaf flora from the southern margin of the Holy Cross Mts. (South Poland). *Prace Museum Ziemi*, 33, 39-107.

Recibido: Mayo 2001

Aceptado: junio 2001