

MONOGRAFIAS
DE LA
**ACADEMIA
DE
CIENCIAS**

Exactas
Físicas
Químicas y
Naturales
DE
ZARAGOZA

**Nuevas tendencias en Paleobotánica.
Implicaciones en el estudio de los cambios climáticos,
Paleogeografía y Bioestratigrafía**

1.^{er} Ciclo de conferencias que conmemora el XXV aniversario de la
creación de la Sección de Ciencias Geológicas de la Universidad de
Zaragoza



N.º 13

Depósito legal: Z. 1.475 – 1998

Imprime:

Coop. de Artes Gráficas
LIBRERÍA GENERAL
Pedro Cerbuna, 23
50009 Zaragoza

NUEVAS TENDENCIAS EN PALEOBOTANICA

Implicaciones en el estudio de los cambios climáticos, Paleografía y Bioestratigrafía

Este primer ciclo de conferencias, que conmemora el XXV aniversario de la creación de la Sección de Geológicas de la Universidad de Zaragoza, ha sido organizado por D. José B. Diez Ferrer, y los profesores D. Javier Ferrer Plou y D. Eladio Liñán Guijarro, del Area de Paleontología de la Universidad y D. Joaquín Guerrero Peyrona de la Sociedad de Amigos del Museo Paleontológico de Zaragoza. En su desarrollo han colaborado: El Vicerrectorado de Extensión Universitaria, la Sociedad Española de Paleontología, la Organisation Française de Paléobotanique, la Academia de Ciencias Exactas, Físicas, Químicas y Naturales de Zaragoza, el Departamento de Ciencias de la Tierra (Area de Paleontología) y la Sociedad de Amigos del Museo Paleontológico de Zaragoza.

Su edición ha estado a cargo de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas, Químicas y Naturales de Zaragoza, en la presente Monografía, bajo la coordinación de D. José B. Diez y D. Pablo Muñoz.

Resumen de su contenido

Carta de D. Horacio Marco Moll

Carta de D. Eladio Liñán Guijarro

Carta de D. Joaquín Guerrero Peyrona

Consideraciones sobre los pisos de la Serie Estefaniense.

Conferencia por el Dr. Robert H. Wagner.

La Paleobotánica en Aragón.

Conferencia por D. José B. Diez y D. Pablo Muñoz.

**Les successions de flores au passage Carbonifère-Permien,
quand le massif central française était sous l'équateur.**

Conferencia por los Dres. Jean Broutin et Christelle Signol.

**Les méthodes d'études et l'interprétation des flores foliaires
du Néogène. Comparaison avec les flores polliniques.**

Conferencia por el Dr. Paul Roiron

Carta de D. Horacio Marco Moll

Entre los actos conmemorativos del XXV Aniversario de la creación de la Sección de Ciencias Geológicas en esta Universidad, ha tenido lugar el 1^{er} Ciclo de Conferencias sobre Paleontología, bajo el tema "Nuevas tendencias en Paleobotánica", a la que ha sido invitada, entre otras corporaciones, la Academia de Ciencias de Zaragoza.

Los estudios de Paleobotánica, puede decirse que tuvieron su nacimiento en el año 1828 cuando el botánico francés, Adolfo de Brongniart, publicó el "*Prodrome d'une histoire des vegetaux fossiles*", con un intento inicial de establecer relaciones entre los hallazgos de plantas fósiles con las especies actuales.

Rara vez se encuentran plantas completas. Se detectan restos de tallos, de hojas, semillas y especialmente granos de polen. Las técnicas actuales cada vez más sofisticadas, han permitido conocer el tipo de suelo vegetal reinante en aquellos tiempos, una incipiente Paleoedafología, e igualmente una interesante relación entre Paleobotánica y Paleoecología.

Las Conferencias que a continuación se ofrecen y que se han desarrollado a lo largo de este cursillo, han servido para conocer el impresionante avance que nos ofrece actualmente este campo de la Paleontología gracias a las nuevas técnicas puestas en juego.

Horacio Marco Moll
Presidente de la Academia de Ciencias
de la Universidad de Zaragoza

Carta de D. Eladio Liñan Guijarro

La impartición de un ciclo de conferencias sobre Paleobotánica era una de las disciplinas pendientes en la Universidad de Zaragoza, que ha podido hacerse realidad gracias al bien hacer e impulso de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas, Químicas y Naturales de Zaragoza y que ha contado con la estrecha colaboración del Vicerrectorado de Extensión Universitaria, la Sociedad de Amigos del Museo Paleontológico de Zaragoza y la Caja de Ahorros de la Inmaculada, en un ejemplo de cooperación y entendimiento entre diferentes instituciones en pro de un mejor y más armónico desarrollo de la ciencia y la cultura aragonesa.

La Paleobotánica es una disciplina paleontológica que estudia el origen y desarrollo de los vegetales en las biosferas del pasado; organismos que, como productores primarios, representan el primer eslabón en la cadena trófica de la vida y cuyos cambios inciden decisivamente en la estructura de las poblaciones y de las comunidades, siendo básicos sus estudios en las reconstrucciones paleoecológicas y paleobiogeográficas; pero que también lo son en el estudio de yacimientos minerales sedimentarios, donde la acumulación de sus restos permite concentraciones productivas de menas metálicas (contenidas como oligoelementos en sus células), de carbón o de petróleo.

La variedad de los temas elegidos sobre aspectos de cronoestratigrafía, paleobotánica aragonesa, paleobiogeografía o metodología científica en paleobotánica y el alto nivel de los conferenciantes, grandes especialistas en la materia, no sólo aseguraron el éxito alcanzado por este primer ciclo sino que, gracias a la publicación de las conferencias por la Academia de Ciencias de Zaragoza, sus beneficios científicos podrán expandirse ahora también a toda la comunidad científica interesada.

Finalmente, deseo destacar que el ciclo: *"Nuevas tendencias en Paleobotánica. Implicaciones en el estudio de los cambios climáticos, paleogeografía y bioestratigrafía"*, viene a refrendar la consolidación de un grupo aragonés de investigación en paleobotánica y también el buen nivel que han alcanzado estos estudios en nuestra universidad; estudios que son por otra parte acordes con el protagonismo que están alcanzando los datos de palinología en las investigaciones petrolíferas para la datación de rocas almacén y rocas madre, o en el estudio de los cambios climáticos mayores producidos en el pasado y sus efectos sobre las sucesivas biosferas, a fin de que sus conclusiones puedan ser utilizadas como fuente de predicción de riesgos naturales en la actualidad.

Eladio Liñan Guijarro
Catedrático y Director del Museo de Paleontología
de la Universidad de Zaragoza

Carta de D. Joaquín Guerrero Peyrona

Bajo el lema “Nuevas tendencias en Paleobotánica” ha tenido lugar un Ciclo de Conferencias entre los Actos Conmemorativos del 25 Aniversario de la creación de la Sección de Ciencias Geológicas de la Universidad de Zaragoza.

La Sociedad de “Amigos del Museo de la Universidad de Zaragoza” fue invitada a participar en tan importantes actos que no solamente suponen el merecido homenaje a la Sección de Ciencias Geológicas de la Universidad de Zaragoza, que tan importantes frutos científicos y culturales está proporcionando a la sociedad, sino, muy especialmente, poder estar presente en este Ciclo de Conferencias preparado con tanto acierto.

Esa colaboración entre los científicos y los interesados y aficionados a las Ciencias Naturales y, en concreto, a la Paleontología se está produciendo, de forma admirable en la Cátedra de Paleontología de la Universidad de Zaragoza y uno de los más claros ejemplos ha sido este Ciclo de Conferencias que no solamente ha sido una reunión de los más prestigiosos científicos especialistas en la materia, sino que se ha abierto a la posibilidad de que los conocimientos se extiendan a otros sectores sociales que también están interesados en tan interesante tema.

La felicitación de nuestra Asociación no solamente es, en consecuencia, por los frutos científicos, sino por la interesante experiencia de haber invitado a Agentes culturales de iniciativa social interesados por la Paleobotánica.

Joaquín Guerrero Peyrona
Presidente de la Asociación de Amigos del Museo
de Paleontología de la Universidad de Zaragoza

Consideraciones sobre los pisos de la Serie Estefaniense.

Robert H. Wagner

Jardín Botánico de Córdoba, Avenida de Linneo, s/n, 14004 Córdoba

Resumen

Se comentan los distintos pisos de la Serie Estefaniense, tomando como referencia la cuenca de Saint-Etienne en el Macizo Central francés y comparando el desarrollo de los estratos estefanienses en este lugar de gran interés histórico con la sucesión complementaria de Carmaux, también en el Macizo Central, así como las sucesiones estefanienses de la Cordillera Cantábrica en el Noroeste de España (Fig. 1). Se destaca la diferencia entre las cuencas intramontañas del Macizo Central y las tardi-orogénicas con facies continentales y marinas en la Cordillera Cantábrica, siendo estas últimas las más aptas para proporcionar estratotipos efectivos de los pisos del Estefaniense.

Abstract

A discussion is presented of the various stages in the Stephanian Series, starting with the historically significant basin of Saint-Etienne in the French Massif Central, and comparing with the complementary succession in the Carmaux Basin, also in the Massif Central. The problems of correlation between the various different basins in the Massif Central are highlighted. A generally more complete Stephanian succession in the Cantabrian Mountains of NW Spain, with both terrestrial and marine strata and the corresponding floral and faunal remains, provides better conditions for the recognition of stages in what seems to be a generally more complete Stephanian succession, which is in continuity with upper Westphalian D. The different geotectonic conditions in the Massif Central and in the Cantabrian Mountains involve local intramontane basins in the former and more laterally extensive tardi-orogenic basins in the latter area. The Cantabrian Mountains do not only contain a more varied suite of facies providing a more complete paleontological record, but the outcrop conditions make this area also more suitable for the designation of stratotypes of chronostratigraphic units.

El Estefaniense en relación con su definición histórica en el Macizo Central francés

Munier Chalmas y de Lapparent (1893) propusieron el Piso Estefaniense como término superior del Carbonífero y como equivalente del Uraliense en facies marina. Aunque el nombre se inspiró en la cuenca de

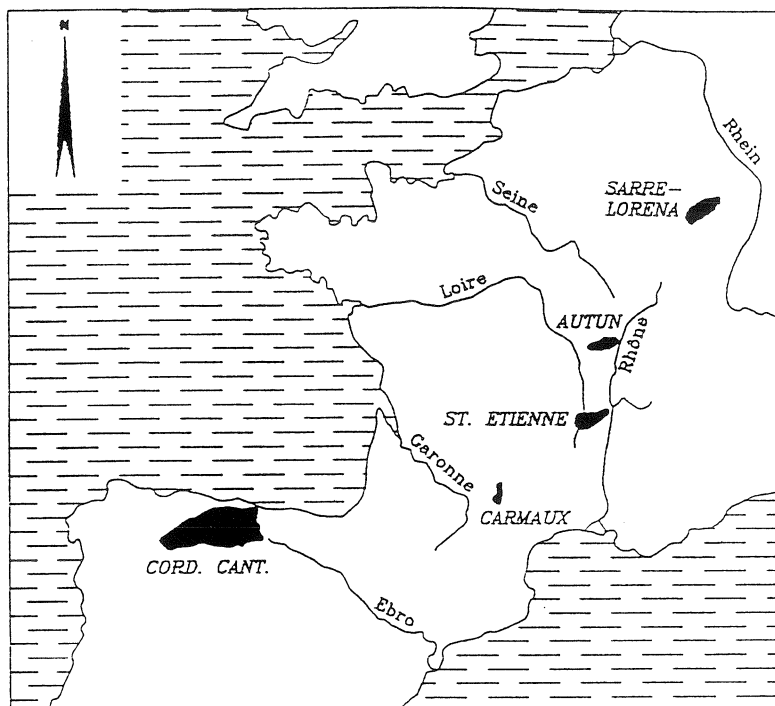


Figura 1: Mapa de situación de las cuencas de Sarre-Lorena, Autun, Saint-Etienne y Carmaux, así como de la Cordillera Cantábrica.

Saint-Etienne, una de las varias cuencas intramontañosas en la parte oriental del Macizo Central francés, Munier Chalmas y de Lapparent hacían referencia al conjunto de las cuencas continentales con floras fósiles en el Macizo Central, haciendo hincapié en los estudios paleobotánicos de Grand'Eury (1877). Las subdivisiones reconocidas por Grand'Eury y citadas por Munier Chalmas y de Lapparent, son las siguientes (en sentido ascendente): (1) Groupe de Rive-de-Gier, (2) Groupe des Cévennes, (3) Groupe des Cordaites, (4) Groupe des Filicacées, (5) Groupe des Calamodendrées, con una unidad de transición (sin nombre) entre las unidades 4 y 5. Las subdivisiones de Grand'Eury se basaron sobre todo en las asociaciones sucesivas de flora fósil, aunque mencionó también los estratos en que las había observado (p.ej. "Groupe de Rive-de-Gier"). Al extenderse sobre toda el área del Macizo Central, las subdivisiones de Grand'Eury llevaban implícitas una serie de correlaciones entre las distintas cuencas intramontañosas del Macizo Central, que resultaban discutibles. Son cuencas individuales de distintas características y con una historia diferente para cada cuenca. Los

trabajos de Bouroz (1970) sobre los niveles de "tonstein" de origen piroclástico y los estudios paleoflorísticos de varios autores han resultado en correlaciones entre varias sucesiones estratigráficas correspondientes a cuencas diferentes del Macizo Central (Bouroz y Doubinger, 1978). Aún así sigue habiendo algún problema de correlación, sobre todo donde los niveles de cinerita son aún escasos.

El Estefaniense fue subdividido formalmente en tres unidades A, B y C, por Jongmans y Pruvost (1950) que tomaron como referencia la cuenca de Saint-Etienne (Fig. 1). La eponimia jugaba su papel, pero más importante era el hecho de que P. Pruvost y sus colaboradores habían hecho una revisión de la estratigrafía de la cuenca de Saint-Etienne (Pruvost, 1949), y que les parecía relativamente bien conocida. La flora fósil de Saint-Etienne se había documentado parcialmente por Grand'Eury (1877), pero la documentación efectiva se logró mucho más tarde con el trabajo profusamente ilustrado de Doubinger *et al.* (1995). Este trabajo permite darse cuenta por primera vez de la variedad de formas existentes en las floras fósiles de los tres pisos A, B y C (concebidos originalmente como subpisos, pasaron al rango de Piso al elevarse la categoría del Estefaniense a una Serie; para la atribución correcta a series y pisos de las distintas subdivisiones del Carbonífero se consultará el informe de George y Wagner, 1972). Doubinger *et al.* (1995) parecen insistir en que la cuenca de Saint-Etienne sea considerada como el lugar de estratotipo de los pisos estefanienses, con la excepción del Piso Cantabriense introducido por Wagner (1969) para colmar un hiato en el tiempo entre las edades Westfaliense D y Estefaniense A. La edad cantabriense no está representada en la cuenca de Saint-Etienne, que empezó a acumular sedimentos en tiempos posteriores. Algunos autores franceses habían reconocido que tanto el Estefaniense A como el Estefaniense B de la cuenca de Saint-Etienne se presentaron incompletos en comparación con otras cuencas del Macizo Central; esto se deduce claramente del cuadro de correlación publicado por Bouroz y Doubinger (1978), que reproducimos aquí de forma simplificada como la Fig. 2. Esta correlación ha puesto de manifiesto que entre el Estefaniense A y el Estefaniense B de Saint-Etienne hay una laguna estratigráfica importante que se relaciona con una discordancia entre estos dos pisos en el interior de la cuenca. Los estudios sedimentológicos de D. Mercier (com. pers.) han demostrado la presencia de dos depocentros, separados en el tiempo y correspondientes a los intervalos A y B-C, y que encajan perfectamente con un modelo de cuenca strike-slip, controlada por fallas en dirección con movimiento horizontal predominante. J.-F. Becq-Giraudon, D. Mercier y H. Jacquemin en Doubinger *et al.* (1995) describen la presencia de abanicos aluviales sobre los bordes de la cuenca y su paso lateral, cuenca adentro, a sedimentos lacustres y fluviopalustres con las capas de carbón, lo cual da la imagen perfecta de una cuenca generada por fallas con movimiento strike-slip.

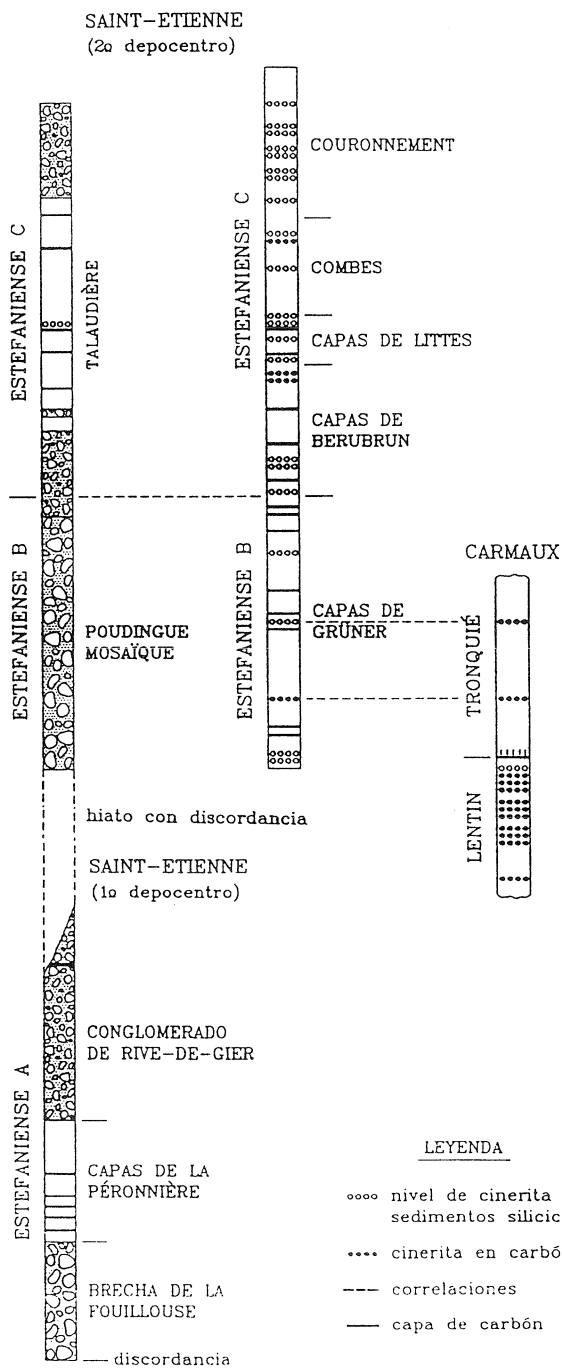


FIGURA 2

La importancia del hiato estratigráfico entre el Estefaniense A de la Formación Rive-de-Gier, la unidad representativa del primer depocentro en la cuenca de Saint-Etienne, y el Estefaniense B de las capas Grüner del segundo depocentro, se deduce del hecho de que el límite A-B se ha definido en la práctica por la composición diferente de las floras de la "Zone de Lentin" (atribuida al Estefaniense A *sensu lato*) y la "Zone de Tronquié" (Estefaniense B "inferior") de la cuenca de Carmaux en la parte sur del Macizo Central francés (Doubinger y Vetter, 1969). Si bien se ha correlacionado la "Zone de Tronquié" con la parte inferior de las capas de Grüner, en el mismo cuadro de correlación por Bouroz y Doubinger (1978) se ve que el Estefaniense A de Carmaux queda netamente por encima del nivel de la Formación Rive-de-Gier de Saint-Etienne. Por otra parte, Vetter (1968) y Doubinger y Vetter (1969) hablan de la "Zone de Tronquié" en Carmaux como representativa de un Estefaniense B "inferior" que se entiende como estando por debajo del Estefaniense B tipo tal como fue definido en Saint-Etienne. Resulta evidente que los autores franceses han utilizado los pisos Estefaniense A y Estefaniense B en un sentido más amplio que su definición primitiva por Jongmans y Pruvost (1950), que se basaron en la sucesión estratigráfica (incompleta) de la cuenca de Saint-Etienne. Al aumentar el Estefaniense A hacia arriba y el Estefaniense B hacia abajo, se debe hablar de un Estefaniense A *sensu lato* y de un Estefaniense B *sensu lato*, haciendo constar que estos conceptos ya no corresponden totalmente a los estratotipos. Esta distinción no se ha hecho en la revisión reciente de la flora fósil de los intervalos de Rive-de-Gier y de Grüner-Beaubrun (unidades de St. Etienne y de Avaize de Jongmans y Pruvost, 1950) por Doubinger *et al.* (1995) que, por otra parte, parecen seguir considerando la cuenca de Saint-Etienne como estratotipo global del Estefaniense. Efectivamente, aunque presentan la sucesión estratigráfica de la cuenca de Saint-Etienne desglosada en dos partes, es decir Assise de Rive-de-Gier seguido por Assise de Sorbiers por una parte, y Assise des Couches de St Etienne por otra (este último englobando las unidades de St Etienne y de Avaize de Jongmans y Pruvost, 1950, así como varias unidades superiores), no hacen referencia al hiato estratigráfico entre los dos conjuntos. De hecho, no recogen la correlación publicada por Bouroz y Doubinger (1978).

Sin embargo, Doubinger *et al.* (1995) observan claramente una diferencia entre la composición de la flora de Rive-de-Gier y la de su "Assise des Couches de St Etienne". Siendo así que los cambios florísticos en facies parecidas o idénticas son invariablemente graduales, esta diferencia sugiere que el hiato estratigráfico detectado por Bouroz y Doubinger (1978) se refleja en la composición diferente de las floras fósiles estudiadas. Basándose en esta diferencia florística, Doubinger *et al.* (1995) proponen dividir la Serie Estefaniense en dos pisos, es decir uno inferior que dejan sin nombre y otro superior a que dan el nombre de Foreziense, aunque sin definir un estratotipo. Indican que el piso inferior englobaría los pisos Cantabriense y Barrueliense, reconocidos

actualmente por la Subcomisión Internacional de Estratigrafía del Carbón (IUGS Subcommission on Carboniferous Stratigraphy), mientras que el superior correspondería a lo que se conoce como Estefaniense B y C (y probablemente también al Estefaniense D de Doubinger, 1956, no reconocido por la Subcomisión). Luego indican que los pisos Cantabriense y Barrueliense equivaldrían al Assise de Rive-de-Gier *p.p.* (Doubinger *et al.*, 1995, p. 317), pero ahí debe haber fallado la redacción, ya que el Barrueliense de por sí ya equivale al Estefaniense A *sensu lato*, de lo que las capas de Rive-de-Gier solamente ocupan una parte.

La propuesta estratigráfica de Doubinger *et al.* (1995) ignora un principio básico de la cronoestratigrafía, siendo inadmisibles que un estratotipo se defina por estratos que empiezan por una discordancia y que, por tanto, no tienen continuidad con el piso anterior. Este es el caso del Assise de Rive-de-Gier así como la sucesión de las Capas de St Etienne (Grüner-Beaubrun = St Etienne y Avaize de Jongmans y Pruvost, 1950). Si luego hay un hiato estratigráfico entre las dos unidades, la propuesta se justifica aún menos, quedando limitada a una mera apreciación bioestratigráfica apoyada en buena parte en una laguna en el tiempo entre las dos unidades con flora diferente (Fig. 3).

PISOS	SAINT-ETIENNE	CARMAUX	BIOZONAS
Estefaniense C (= Autuniense inferior)	Assise d'Avaize (capas de Beaubrun)		<i>conferta</i>
Estefaniense B (<i>sensu</i> St Etienne)	Assise de St Etienne (capas de Grüner)		<i>angustifolium</i>
Estefaniense B (<i>sensu</i> Carmaux)	h i a t o	Tronqué	<i>zeilleri</i>
Barrueliense (Estefaniense A <i>s.l.</i>)	Assise de Rive-de-Gier (= Barrueliense inferior)	Lentin	<i>lamuriana</i>
Cantabriense			<i>cantabrica</i>

FIGURA 3

Comparaciones con el Estefaniense en el Noroeste de España

Una representación más completa del Estefaniense se presenta en la Cordillera Cantábrica, del Noroeste de España. Luego hay estratos estefanienses de más corto alcance estratigráfico en el Pirineo, Henarejos (Cuéncia) y Puertollano (Ciudad Real). Con respecto al Macizo Central francés, se observa un desarrollo mucho más completo del Estefaniense inferior, pisos Cantabriense y Barrueliense, en la parte oriental de la Cordillera Cantábrica (Wagner y Winkler Prins, 1985). El Cantabriense en España representa gran parte del tiempo que falta por el hiato estratigráfico que se aprecia entre el Westfaliense D tipo en Sarre-Lorena, una cuenca intramontañosa que se extiende a través de la frontera franco-alemana (Fig. 1), y un Estefaniense A *sensu lato* que se desarrolla con discordancia en esta misma cuenca. Este hiato en Sarre-Lorena se ha datado últimamente como representando cerca de dos millones de años (Burger *et al.*, 1997). El Barrueliense equivale al Estefaniense A *sensu lato* del Macizo Central francés y abarca sensiblemente más tiempo que el tramo de Rive-de-Gier en la cuenca de Saint-Etienne. El Barrueliense de la Cordillera Cantábrica está en continuidad con los estratos que han sido atribuidos al Estefaniense B, siendo así que el límite Barrueliense-Estefaniense B ha sido trazado de acuerdo con una correlación bioestratigráfica (por flora fósil) efectuada con Carmaux, en el sur del Macizo Central francés (Knight, 1983). La revisión de la flora fósil en la cuenca de Saint-Etienne por Doubinger *et al.* (1995) ha permitido apreciar que el Estefaniense B, tal como fue reconocido en las cuencas mineras de Sabero (Knight, 1983) y de Ciñera-Matallana (Wagner en Wagner y Artieda, 1970; Wagner, 1971), y que ha sido identificado con el Estefaniense B de Carmaux, es más antiguo que el Estefaniense B tipo (Assise de St Etienne de Jongmans y Pruvost, 1950) en la cuenca de Saint-Etienne. En términos de la biozonación florística descrita por Wagner, 1984 (y que fue atribuida erróneamente a Winkler Prins, 1990, por Doubinger *et al.*, 1995, p. 304), se trata de las biozonas de *Alethopteris zeilleri* y de *Sphenophyllum angustifolium*, respectivamente. Los estratos correspondientes a la biozona de *Sphenophyllum angustifolium* fueron atribuidos a un Estefaniense C inferior por Wagner (1984), pero la revisión de la flora de Saint-Etienne por Doubinger *et al.* (1995) permite corregir esta atribución y sustituirla por Estefaniense B *sensu* Saint-Etienne. Wagner (1984) describió una biozona de *Callipteris conferta* para el intervalo siguiente que fue atribuido a un Estefaniense C superior y al Autuniense inferior. Esto parece coincidir con el Estefaniense C en la cuenca de Saint-Etienne, cuya flora fósil, tal como fue descrita por Doubinger *et al.* (1995), parece comparable a la del Autuniense inferior de la cuenca de Autun-Epinac, en la parte nor-oriental del Macizo Central francés (Fig. 1).

La documentación abundante de los elementos de flora fósil registrados en las sucesiones de Rive-de-Gier y de St Etienne (*sensu* Doubinger *et al.*, 1995) ha permitido por primera vez atribuir correc-

tamente los intervalos correspondientes a las subdivisiones A, B y C del Estefaniense tal como fueron introducidas por Jongmans y Pruvost (1950) y darse cuenta del alcance considerable del hiato estratigráfico detectado por Bouroz y Doubinger (1978) entre el Estefaniense A tipo y el Estefaniense B tipo en la cuenca de Saint-Etienne. Este hiato corresponde no solamente a la parte superior de un Estefaniense A *sensu lato* (= Barrueliense), como ya se indicó por Bouroz y Doubinger (1978), sino también al Estefaniense B *sensu* Carmaux que se identificó como Estefaniense B en la Cordillera Cantábrica. Después de la revisión de las floras fósiles de la cuenca de Saint-Etienne por Doubinger *et al.* (1995) parece evidente que el Estefaniense B tipo de Saint-Etienne es más moderno que el Estefaniense B *sensu* Carmaux, y que el mal llamado Estefaniense C inferior de la Cordillera Cantábrica equivale al Estefaniense B *sensu* Saint-Etienne. Admitiendo estas correlaciones como un hecho, no hay más remedio que redefinir el Estefaniense B *sensu* Carmaux (que parece faltar en la cuenca de Saint-Etienne) y describirlo como un piso nuevo, ya que conviene siempre mantener los pisos en el sentido en que fueron definidos y el Estefaniense B fue definido en la cuenca de Saint-Etienne. El nuevo piso coincide con la biozona de *Alethopteris zeilleri*, tal como fue definida por Wagner (1984) quien dió el alcance (biocrón) de las especies vegetales implicadas. Siendo así que la cuenca minera de Sabero (León) y posiblemente también la cuenca minera de Ciñera-Matallana (León), ambas en la Cordillera Cantábrica, muestran el Estefaniense B *sensu* Carmaux en continuidad con el Barrueliense, y que la sucesión estratigráfica correspondiente en Carmaux es más limitada y aflora mucho peor que en la Cordillera Cantábrica, parece obvio que la descripción del nuevo piso y de su estratotipo tiene que basarse en las áreas de Sabero y de Ciñera-Matallana. Otra ventaja de la Cordillera Cantábrica está en la mayor conexión entre las áreas de afloramiento de los estratos estefanienses; salvo alguna excepción posible (p.ej. las áreas del Bierzo y de Tormaleo), se trata de cuencas mineras cuyos límites obedecen a la estructura tectónica y que forman parte de cuencas sedimentarias más amplias, incluyendo una conexión con el mar. No son cuencas intramontañosas como en el Macizo Central francés, donde cada cuenca tiene su historia evolutiva diferente, sino tardi-orogénicas, con facies muy variadas y tasas de sedimentación generalmente altas. Las correlaciones entre las partes casi exclusivamente continentales y las partes sobre todo marinas están siendo establecidas poco a poco para las dos cuencas tardi-orogénicas sucesivas post-leónica y post-astúrica, que abarcan el Westfaliense D superior/Cantabriense/Barrueliense inferior y superior/ Estefaniense B (*sensu* Carmaux y *sensu* Saint-Etienne), respectivamente (ver Wagner y Martínez-García, 1998). El Estefaniense C (*sensu* Saint-Etienne) forma parte de la cobertera post-orogénica de la Cordillera Cantábrica y se comporta de forma similar que los estratos pérmicos y triásicos, aunque existen discordancias poco angulares entre estos tres intervalos post-orogénicos que ya no participan en la estructura arqueada y fuertemente comprimida del Paleozoico,

formando el mal llamado "Arco Astórico", que terminó de configurarse después del Estefaniense B *sensu* Saint-Etienne.

Conclusiones

Las cuencas intramontañosas de edades estefanienses en el Macizo Central francés no cumplen con las exigencias a que deben someterse los estratotipos de las unidades básicas de la cronoestratigrafía, que son los pisos. La cuenca de Saint-Etienne, epónima del Estefaniense, y que fue el lugar donde Jongmans y Pruvost (1950) definieron las subdivisiones A, B y C (consideradas más adelante como pisos de la Serie Estefaniense), contiene dos sucesiones estratigráficas formadas en dos depocentros diferentes, con un hiato estratigráfico y discordancia separando a las dos sucesiones. Muestran un registro incompleto que invalida la cuenca de Saint-Etienne como lugar de estratotipo efectivo, quedando, sin embargo, su significado histórico. Efectivamente, los dos pisos inferiores de la Serie Estefaniense, es decir los pisos Cantabriense y Barrueliense, este último equivalente al Estefaniense A *sensu lato* del Macizo Central, ya tienen sus estratotipos en la Cordillera Cantábrica del Noroeste de España, como consecuencia del trabajo que fue resumido ampliamente por Wagner y Winkler Prins (1985) y por decisión de la Subcomisión internacional de Estratigrafía del Carbonífero. El piso siguiente, equivalente al Estefaniense B *sensu* Carmaux (Macizo Central), debe ser definido también en la Cordillera Cantábrica, ya que Carmaux no reúne las condiciones adecuadas. Una propuesta a este efecto tendrá que formularse en breve. A continuación vienen el Estefaniense B *sensu stricto* y el Estefaniense C, ambos definidos en la cuenca de Saint-Etienne, donde el Estefaniense B tiene el defecto de estar representado por una formación discordante, lo cual le resta continuidad con el piso anterior. A juzgar por los datos publicados sobre las floras fósiles de las cuencas de Saint-Etienne y de Autun-Epinac, el Estefaniense C de Saint-Etienne parece tener la misma edad que el Autuniense inferior de la cuenca de Autun.

Es evidente que las cuencas intramontañosas del Macizo Central francés, con una historia tectono-sedimentaria diferente para cada cuenca, son poco aptas para proporcionar estratotipos efectivos de los pisos de la Serie Estefaniense. La propuesta de Doubinger *et al.* (1995) para reconocer un piso Foreziense representando a un Estefaniense superior se inserta en una serie de iniciativas francesas para mantener el papel histórico de la cuenca de Saint-Etienne y del Macizo Central francés en general para la definición de los pisos del Estefaniense. Su justificación científica es bioestratigráfica y la propuesta no cumple con los requerimientos para la definición de las unidades cronoestratigráficas. La Cordillera Cantábrica en el Noroeste de España reúne mejores condiciones para la definición de los pisos estefanienses, ya que tanto el Estefaniense inferior post-leónico (Cantabriense y Barrueliense inferior) como el Estefaniense más alto (Barrueliense superior y Estefaniense B *sensu lato*) post-astórico muestran estratos continentales

y marinos depositados en cuencas más amplias y con los afloramientos adecuados para la definición de estratotipos efectivos. Aquí hay que hacer una pequeña llamada de atención; aunque la literatura geológica de la Cordillera Cantábrica incluye alguna referencia a cuencas estefanienses intramontañosas, esto se debe a comparaciones poco críticas con las cuencas estefanienses del Macizo Central francés, con un modelo sedimentológico y geotectónico muy diferente. La historia geológica de la Cordillera Cantábrica es muy diferente de la que presenta el Macizo Central francés.

Agradecimientos

A Jean Broutin y Daniel Mercier por explicar detalles aún inéditos de la Cuenca de Saint-Etienne.

Referencias bibliográficas

- BOUROZ, A. (1970). Synthèse des corrélations, par les cinérites, des bassins stéphaniens français (Massif Central, Alpes externes, Jura). *Comptes rendus Académie des Sciences, Paris*, **271**, Série D: 1171-1174.
- BOUROZ, A ET DOUBINGER, J. (1978). La position stratigraphique du Faisceau de la Talaudière et du Poudingue mosaïque dans le Carbonifère de Saint-Etienne. *Revue de la société de l'Industrie minière*, **60** (10): 485-492.
- BURGER, K., HESS, J.C. UND LIPPOLT, H.J. (1997). Tephrochronologie mit Kaolin-Kohlentonsteinen: Mittel zur Korrelation paralischer und limnischer Ablagerungen des Oberkarbons. *Geologisches Jahrbuch*, (A), **147**: 3-39.
- DOUBINGER, J. (1956). Contribution à l'étude des flores autono-stéphaniennes. *Mémoires Société Géologique de France*, (N.S.), **75**: 180 pp, pls I-XVII.
- DOUBINGER, J. ET VETTER, P. (1969). Observations et réflexions sur les zones paléobotaniques des bassins de Carmaux et de Decazeville. *Compte Rendu VI Congrès International de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère, Sheffield 1967*, **I**: 171-182.
- DOUBINGER, J., VETTER, P., LANGIAUX, J., GALTIER, J. Y BROUTIN, J. (1995). La flore fossile du bassin houiller de Saint-Etienne. *Mémoires Muséum National Histoire naturelle*, **164**, Paléobotanique: 355 pp. (395 figs).
- GEORGE, T.N. AND WAGNER, R.H. (1972). I.U.G.S. Subcommittee on Carboniferous Stratigraphy. Proceedings and Report of the General Assembly at Krefeld, August, 21-22. *Compte Rendu VII Congrès International de Stratigraphie et Géologie du Carbonifère, Krefeld 1971*, **1**: 139-147.
- GRAND'EURY, F.C. (1877). Mémoire sur la flore carbonifère du département de la Loire et du centre de la France, étudiée aux trois points de vue botanique, stratigraphique et géognostique. *Mémoires*

- présentés par divers savants à l'Académie des Sciences de l'Institut de France*, **24**, 2^e série: 624 pp., carte géol., pls I-XXXIV, A-D.
- JONGMANS, W.J. ET PRUVOST, P. (1950). Les subdivisions du Carbonifère continental. *Bulletin Société Géologique de France*, (5), XX: 335-344.
- KNIGHT, J.A. (1983). The stratigraphy of the Stephanian rocks of the Sabero Coalfield, León (NW. Spain) and an investigation of the fossil flora. Part I. The stratigraphy and general geology of the Sabero Coalfield. *Palaeontographica*, Abteilung B, **187**: 1-88.
- MUNIER-CHALMAS, E. ET DE LAPPARENT, A. (1893). Note sur la Nomenclature des Terrains sédimentaires. *Bulletin Société Géologique de France*, (3), XXI: 438-493.
- PRUVOST, P. (1949). Le Stéphanien du Bassin houiller de la Loire. *Annales Société Géologique du Nord*, **LXVII** (1947): 279-295.
- VETTER, P. (1968). Géologie et Paléontologie des bassins houillers de Decazeville, de Figeac et du Déroit de Rodez, I. Description géologique: 442 pp., pls A-C, cartes géol.; II. Etude paléontologique: 192 pp., pls I-XLIX. *Houillères du Bassin d'Aquitaine, Albi*.
- WAGNER, R.H. (1969). Proposal for the recognition of a new "Cantabrian" Stage at the base of the Stephanian Series. *Compte Rendu VI Congrès International de Stratigraphie et Géologie du Carbonifère, Sheffield 1967*, I: 139-150.
- WAGNER, R.H. (1971). The stratigraphy and structure of the Ciñera-Matallana Coalfield (prov. León, N.W. Spain). In "The Carboniferous of Northwest Spain" (R.H. Wagner, ed.). *Trabajos de Geología*, **4**: 385-429.
- WAGNER, R.H. (1984). Megafloral Zones of the Carboniferous. *Compte Rendu Neuvième Congrès Intern. de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère*, Washington and Champaign/Urbana, 1979, **2**: 109-134.
- WAGNER, R.H. Y ARTIEDA, J.I. (1970). *La cuenca minera Ciñera-Matallana*. Sociedad Anónima Hullera Vasco-Leonesa, León, 288 pp. (láms I-XIX).
- WAGNER, R.H. AND MARTINEZ-GARCIA, E. (1998). Floral remains from the highest Valdeón Formation, a marine Stephanian unit south of the Picos de Europa, and comparisons with eastern Asturias, NW Spain. *Revista Española de Paleontología*, **13** (1): 93-106.
- WAGNER, R.H. AND WINKLER PRINS, C.F. (1985). The Cantabrian and Barruelian stratotypes: A summary of basin development and biostratigraphic information. In "Papers on the Carboniferous of the Permian Peninsula" (M.J. Lemos de Sousa & R.H. Wagner, eds). *Anais Faculdade de Ciências, Porto*, Supplement Vol. **64** (1983): 359-410.
- WINKLER PRINS, C.F. (1990). SCCS Working Group on the subdivision of the upper Carboniferous s.l. ("Pennsylvanian"): A summary report. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, **130**: 297-306.

La Paleobotánica en Aragón.

José Bienvenido Diez^{1, 2} y Pablo Muñoz Barragán¹

1. *Area de Paleontología. Departamento de Geología. Universidad de Zaragoza.*

2. *Lab. Paléobotanique et Paléoécologie. Univ. Paris VI, France.*

Breve introducción histórica

En España la Paleobotánica es una disciplina científica relativamente joven, en comparación con otras escuelas europeas alemanas, holandesas, francesas, inglesas, etc. Algunas de ellas, con más de un siglo de antigüedad, han sentado las bases y desarrollado las técnicas que actualmente posibilitan nuestro trabajo. Nuestro atraso relativo en estas modalidades del saber se pone de manifiesto en los foros internacionales, donde la escasez de comunicaciones de investigadores españoles en los congresos indica el exiguo número de personas dedicado a estas investigaciones. El número de paleobotánicos es verdaderamente escaso en nuestro país. A mediados de los 90 este grupo no superaba la docena de componentes distribuidos, en grupos de 1 a 3 personas, entre el Museo de Ciencias Naturales de Madrid, la Universidad Complutense de Madrid, el Jardín Botánico de Córdoba, la Universidad de Barcelona y la Universidad de Zaragoza.

La historia del grupo de paleobotánica de Zaragoza es muy corta a diferencia de otras instituciones con departamentos similares, como las de Madrid, antes citadas. Nuestra andadura comienza hace 10 años con la entrada de Javier Ferrer en el Area de Paleontología de La Universidad de Zaragoza y el estudio de los restos vegetales encontrados en el Pérmico de Fombuena y en el Mioceno de Épila (ambas en Zaragoza). Más tarde el grupo se amplía con la entrada de dos doctorandos más en los años 93 y 95.

Durante este corto pero intenso periodo de tiempo se han realizado gran número de descubrimientos científicos, dirigidos principalmente en tres líneas investigación: las floras terciarias, la microflora y macroflora permotriásicas y la paleoxilología cretácica. Debido a nuestra situación de comienzo es necesario realizar un esfuerzo suplementario para intentar dejar reflejado en la bibliografía los yacimientos que van apareciendo, de cara a que un futuro éstos puedan ser retomados por los investigadores que se formen en los diferentes aspectos que abarca la paleobotánica.

¿Que es la Paleobotánica?

La Paleobotánica es la rama de la Paleontología en particular y de la ciencia en general, que se ocupa del estudio las plantas que habitaron la Tierra en el pasado, a través de su registro fósil. Es una disciplina de carácter fundamentalmente histórico, pues no sólo se ocupa de clasificar

los restos vegetales del pasado, sino también de ubicar los distintos tipos de plantas en una secuencia temporal y espacial, desde su aparición hasta la actualidad. Se pretende, por lo tanto, observar en conjunto los aspectos de aparición, evolución, desaparición y relación entre sí de los diferentes grupos taxonómicos en el registro fósil, relacionándolos con el medio de sedimentación, ubicación y distribución geográfica, así como su sentido paleoecológico y paleoclimático. Es, por definición, una disciplina científica que aúna la Botánica con la Geología.

La Paleobotánica reviste una gran importancia para la Geología al ser de aplicación fundamental en campos como la biocronoestratigrafía, paleoecología y paleogeografía. El estudio de los vestigios vegetales que encontramos como fósiles es una pieza clave en la reconstrucción de la historia de los reinos Monera, Fungi, Protista y Plantae (esquema 1).

Procariota:

- A) Tipo de organización Bacterios:
- B) Tipo de organización: Algas Procariotas.

Eucariota:

- A) Tipo de organización: Algas Eucariotas.
- B) Tipo de organización: Mixófitos.
- C) Tipo de organización: Hongos.
- D) Tipo de organización: Líquenes.
- E) Tipo de organización: Briófitos y Plantas Vasculares (Embriófitos).
 - 1ª división: Bryophyta.
 - 2ª división: Pteridophyta.
 - 3ª división: Spermatophyta.
 - a) Nivel de organización Gymnospermae.
 - Subdivisión 1: Coniferophytina.
 - Clase 1: Ginkgoatae.
 - Clase 2: Pinatae.
 - Subdivisión 2: Cycadophytina.
 - Clase 1: Lyginopteridatae.
 - Clase 2: Cycadatae.
 - Clase 3: Bennettitatae.
 - Clase 4: Gnetatae.
 - b) Nivel de organización Angiospermae.
 - Subdivisión 3: Angiospermae.
 - Clase 1: Dycotyledoneae. (Angiospermas dicotiledóneas).
 - Clase 1: Monotyledoneae. (Angiospermas monotiledóneas).

Esquema 1: Organización de los principales grupos taxonómicos de los que se ocupa la Paleobotánica (Denffer *et al.*, 1988).

Desde el punto de vista de la Botánica (Denffer *et al.*, 1988) se consideran vegetales (y, por tanto, objeto de su estudio) aquellos organismos con clorofila, autótrofos, que aprovechan directamente la energía solar, productores, de crecimiento ilimitado, con forma "abierta", pared celular rígida y arraigados y fijos (en contraposición con los animales). Claro está que, sobre todo en niveles de organización más simples, podemos encontrar grupos que presenten excepciones a diversos de estos caracteres. Los hongos, por ejemplo, no tienen la capacidad de vivir de manera autótrofa y la mayoría de los bacterios no poseen clorofila, por lo que deben de alimentarse como saprofitos o parásitos. Esto sin

embargo, no es un problema para su inclusión entre los vegetales basándose en su configuración general y en sus métodos reproductivos.

Hay otros grupos que son difíciles de definir en términos zoológicos o botánicos puros, y muchas veces los vemos reflejados en tratados de ambas disciplinas científicas. Entre ellos hemos de hacer referencia a un número de protistas unicelulares de carácter mixótrofo, que se pueden mover independientemente para capturar partículas alimenticias y, a la vez, vivir autótrofamente gracias a la presencia de clorofila. Deben considerarse vegetales precisamente por este segundo carácter, aunque a la vez puedan nutrirse de una forma "animal".

Breve reseña de la evolución vegetal

Hablar de la evolución de los vegetales es hablar de la evolución de los sistemas ecológicos de nuestro planeta o, lo que es lo mismo, de toda la dinámica evolutiva de los seres vivos. Esta dependencia queda claramente plasmada desde el desarrollo de las primeras cianobacterias en los mares hace más de 3.000 m.a., hasta la revolución que a principios del Cretácico Superior supuso la aparición de las plantas Angiospermas.

Podemos destacar cuatro hitos principales en la historia paleobotánica de nuestro planeta. El primero y más importante fue el desarrollo de los primeros organismos fotosintetizadores que, hace 3.800 m.a. empezaron a generar el oxígeno necesario para la aparición de la capa de ozono, y el posterior desarrollo, hace 1.400 m.a., de las primeras faunas marinas compuestas por seres eucariotas.

La aparición de la capa de ozono favoreció, al evitar la influencia de los letales rayos ultravioletas, el desarrollo de las primeras floras terrestres y la colonización de este nuevo medio. Las primeras formas de bacterios del suelo, hongos, plantas inferiores y líquenes (simbiosis de hongos y algas) pudieron colonizar, ya durante el Cámbrico, las orillas de las marismas y las bahías, produciendo niveles de organización más resistentes y semiacuáticos. Pero habríamos de esperar hasta el Silúrico para observar la aparición de los primeros "phyla" no acuáticos, como los psilófitos del tipo *Rhynia* y *Zosterophyllum* de escaso desarrollo. Más tarde aparecieron los precursores de los grupos pteridófitos de mayor organización y ya adaptadas a la vida terrestre. Conjuntamente existían gran cantidad de hongos y bacterios que cumplían la función de descomponedores, estableciendo así los primeros ecosistemas terrestres, que fundamentalmente funcionaban como los actuales, a falta de los animales que posteriormente colonizaron el medio terrestre. Apoyándose en el aumento de los cinturones verdes se empezó a desarrollar una "fauna" básica de "gusanos" y artrópodos, que se alimentaban de los residuos vegetales y posiblemente de las mismas plantas, conformándose así la base alimenticia para el desarrollo de los tetrápodos a finales del Devónico. El progresivo aumento de la biomasa de las Pteridofitas, favorecido por una composición atmosférica muy similar a la actual, produjo el desarrollo durante el Carbonífero de extensos bosques en las áreas tropicales.

Durante el Devónico aparecieron las plantas con semillas y granos de polen, las Gimnospermas, que empezaron a ocupar áreas más alejadas del agua. Así, durante el Carbonífero, en las zonas secas habitaban formas de coníferas primitivas, como las pertenecientes al género *Cordaites*, con un grueso leño secundario que les daba ventajas evidentes sobre sus predecesores en cuanto a la economía hídrica. La ocurrencia de climas más secos durante el Pérmico produjo la sustitución a nivel global de las floras de Pteridofitas imperantes por las coníferas, que dominarían las floras mesozoicas.

El último gran evento que cambió de manera radical la composición de los ecosistemas terrestres fue la aparición de las Angiospermas entre el Cretácico Inferior y Superior (del Barremiense al Cenomaniense), hace 125 m.a. Al principio ocupaban una posición poco relevante, pero durante el Cretácico Superior se diversificaron formando los principales grupos y alcanzaron, gracias a una plasticidad adaptativa superior a todos los grupos anteriores, el predominio en la mayoría de las biocenosis terrestres. Desplazaron a las Gimnospermas y alcanzaron una distribución cosmopolita aprovechando que la separación de los continentes iniciada durante el Jurásico, no llegaba al desarrollo actual. Las Angiospermas conforman la mayoría de las especies vegetales de la actualidad y sirven de sustento a la mayoría de los animales, incluido el hombre. Su aparición supuso un cambio radical en los ecosistemas terciarios cuyas consecuencias aún no se han llegado a determinar. En cada periodo de tiempo, en cada época geológica, encontramos ejemplos del importante papel que las plantas juegan en la evolución y desarrollo de los ecosistemas.

Tipos de conservación y técnicas de estudio utilizadas en Paleobotánica

Las técnicas de estudio aplicadas sobre los ejemplares recogidos dependen del tipo de conservación que presentan. El registro fósil vegetal aparece de muy diversa manera. Normalmente se encuentra en el sustrato geológico los diferentes elementos que componen las entidades fósiles, tanto a nivel macroscópico (hojas, piñas, fragmentos de madera, semillas...) como a nivel microscópico (esporas, granos de polen, hifas de hongos, algas unicelulares, restos de tejidos...). A cada una de estas partes se la considera un parataxón y se le aplica un nombre, como al resto de los taxones, según la nomenclatura linneana.

Los restos de plantas pueden presentar diversos tipos de conservación, en función de los diferentes procesos tafonómicos que les afectan. Aquí mostraremos algunos de las más habituales (Archangelsky, 1970; Gastaldo, 1988; Taylor y Taylor, 1993).

La **permineralización** es posiblemente la forma de conservación que más información proporciona. Consiste en la impregnación de los tejidos vegetales a favor de las soluciones mineralmente cargadas que circulan en el sistema. El mineral en disolución se une físico-químicamente a los

radicales libres de la materia orgánica en descomposición, replicando microscópicamente la estructura. Posteriormente se puede producir, si existen huecos en la entidad, el relleno de estas cavidades como resultado, en la mayoría de los casos, de la cristalización del mismo mineral permineralizador. Normalmente las mineralizaciones se producen en sílice o carbonato cálcico, aunque pueden presentarse como piritizaciones, fosfatizaciones, ferruginizaciones, etc, dependiendo del porcentaje en que están presentes los minerales en la solución circulante.

Las petrificaciones ocurren generalmente en troncos y ramas, a veces de dimensiones considerables como los encontrados en el yacimiento de "El Barranquillo" (Castellote, Teruel), del que posteriormente hablaremos. La paleoxilología se ocupa de la identificación y clasificación de este tipo de fósiles, basándose en la observación, mediante laminas delgadas de la estructura histológica conservada.

Sin embargo, el tipo de conservación mas común son las **impresiones** en las que, como su nombre indica, la forma del vegetal queda impresa al incorporarse el macroresto a un sedimento de grano fino. Pueden encontrarse reflejados en este apartado todas las partes del los vegetales, pero los que realmente tienen una importancia relevante son las improntas de hojas y fructificaciones, de las cuales se pueden deducir consideraciones de carácter taxonómico basándose en los caracteres descriptivos morfológicos.

En función de los procesos tafonómicos sufridos, junto con las impresiones pueden aparecer restos de la materia orgánica original en forma de películas, generalmente carbonosas. En este caso hablamos de **compresiones**, en las que se preservan los detalles anatómicos pero de distorsiona la forma. Según el grado de compactación sufrido pueden llegar a observarse restos de la estructura celular, que suponen una importante fuente de información adicional en los estudios paleobotánicos.

Los restos de plantas también aparecen como **moldes y rellenos**. En estructuras tridimensionales la zona interna del vegetal puede degradarse y desaparecer, dando lugar a un hueco que actúa como molde. Este hueco puede rellenarse posteriormente con sedimentos detríticos o cementos cristalinos, dando lugar a los rellenos. Este tipo de conservación es común en tallos y troncos, siendo la forma un excelente indicador de los procesos fosildiagénicos sufridos.

Cuando los fósiles conservan la estructura y la composición química original hablamos de **momificaciones**. Este proceso se desarrolla cuando los restos presentan una gran resistencia a la descomposición, como es el caso de la cutina de las cutículas, o el de la esporopolenina de las exinas de palinomorfos. En el caso de los restos cuticulares se pueden aplicar para su identificación, aparte la simple observación visual, técnicas microscópicas (en Gimnospermas y Angiospermas), que nos permiten establecer relaciones de parentesco entre los órganos fértiles y las hojas encontradas, así como las relaciones evolutivas de las mismas.

De los restos momificados de granos de polen y esporas se ocupa la palinología. Esta técnica paleobotánica consiste en la disolución total de los componentes minerales de las rocas, para poder observar su contenido orgánico. Éste puede ser muy variado, abarcando desde los clásicos palinomorfos hasta acritarcos, dinoflagelados, algas unicelulares, hongos, traqueidas, trozos de tejidos y segmentos de insectos.

Existen otros métodos de carácter más especializado y novedoso, como los aplicados en mesobotánica, consistentes en la disgregar la roca hasta su nivel de clasto, y realizar un tamizado y un posterior triado, o búsqueda a la lupa, de restos de estambres, pistilos, etc. También podemos destacar los estudios realizados sobre restos de ADN encontrados en los fósiles vegetales, la antracología (estudio de carbones), el estudio de carofitas para medios lacustres continentales, la arqueobotánica, etc.

El registro paleobotánico presente en Aragón

Observando el entorno geológico de nuestra región se distinguen numerosas formaciones sedimentarias, que abarcan estratigráficamente casi todos los periodos geológicos desde el Cámbrico hasta la actualidad. La mayoría de estas formaciones contienen testimonios de la vida vegetal en el pasado, lo cual nos permite reconstruir, al menos parcialmente, los ecosistemas marinos y continentales que existieron en el pasado en las tierras que hoy forman Aragón.

En este artículo queremos hacer una enumeración, en orden cronoe stratigráfico, de los principales descubrimientos realizados por los paleobotánicos del Museo y Area de Paleontología de la Universidad de Zaragoza, encuadrándolos en su contexto geológico y haciendo hincapié en los aspectos más relevantes de cada uno de ellos.

Precámbrico

El Neoproterozoico superior

Las primeras formas de vida aparecieron en el mar. Entre los seres más antiguos que se conocen se encuentran las cianofíceas, organismos procariotas capaces de realizar la fotosíntesis, que pueden ser considerados como vegetales en un sentido amplio. Algunas de estas cianobacterias podían vivir formando colonias conocidas como estromatolitos y oncolitos. De estas últimas en Aragón existe una representación en los niveles precámbricos próximos a la localidad de Codos.

Los estromatolitos (Liñán, 1995) son fósiles carbonatados con estructura laminar y de formas muy variadas: Estratiformes, domáticas, ramificadas o incluso esféricas. La estructura laminar se debe a los cambios de metabolismo inducidos por las variaciones diurnas, lunares y estacionales, los cuales generan una alternancia de precipitación y fijación de partículas inorgánicas junto con las paredes celulares de las células muertas y otros productos residuales de la comunidad. Estos complejos llegan a alcanzar dimensiones muy grandes, de hasta varios

metros de longitud. La mayoría de los estromatolitos se forman en ecosistemas litorales de baja energía. Han persistido, con muy escasas variaciones, desde su origen hace unos 3.500 m.a. hasta la actualidad.

Un caso muy distinto es el de las Vendoténias que sólo se conocen, por el momento, en el Precámbrico de Paracuellos, cerca de Calatayud. Son restos orgánicos que sólo se encuentran entre el Neoproterozoico Superior y del Cámbrico, y no parece que en la actualidad existan organismos semejantes a ellos. Recientemente se ha observado que poseen un gran parecido con las paredes mucilaginosas de algunas sulfobacterias pertenecientes al grupo de las arqueobacterias. Podría tratarse de los primeros organismos pertenecientes a este grupo, del cual no se conocía hasta ahora ningún representante fósil.

Paleozoico

El Cámbrico

Caso excepcional es el descubrimiento de *Aragonia szzuyi* (Ferrer, Liñán y Diez, 1995), realizado en los yacimientos del Cámbrico aragonés. Existe un único ejemplar que fue encontrado rodado dentro de los materiales lutíticos de la Formación Murero (Cámbrico Medio). La fauna asociada, en el nivel donde fue encontrada, está integrada por los trilobites *Conocoryphe* sp. y *Solenopleuropsis* sp., mientras en el reverso de la muestra aparece un ejemplar de *Paradoxides brachyrhachis* Linnarsson, 1883, que indica una edad Caesaraugustiense superior.

La importancia de este hallazgo reside en la escasez de fósiles de algas macroscópicas de pared no mineralizada, debido a que la delicadeza del talo sólo permite su conservación en yacimientos de fosilización excepcional, que son conocidos como *Fossil Lagerstätte* en la bibliografía científica. Así, el hallazgo de *Aragonia szzuyi* tiene el valor científico de complementar el impreciso conocimiento que tenemos de este grupo.

El único ejemplar recolectado hasta la fecha es un fragmento de 51 mm. de largo por 14 mm. de ancho, que presenta un talo laminar, lanceolado, con márgenes enteros, ondulados y dispuestos simétricamente respecto a un eje central central papilado y con finas estriaciones longitudinales en su cara interna, estrecho, cilíndrico, ligeramente arqueado, de un grosor de 0,5 mm. El ejemplar presenta una relativa mayor anchura en el extremo inferior y se estrecha ligeramente hacia el ápice, cuyo final no se conserva en el espécimen.

Como *Aragonia szzuyi* presenta un eje central bien diferenciado y una lámina desarrollada (Fig. 1), pensamos que habría de incluirse entre las algas pardas superiores, aunque no se puede descartar su pertenencia a alguno de los otros grupos de algas existentes actualmente o, incluso, a alguno ya extinto. Decir que es un alga parda implica afirmar que este tipo de organismos aparecieron aproximadamente 100 m.a. antes de lo que se suponía, ya que los primeros ejemplares fósiles asignados a este grupo antes de este descubrimiento fueron encontrados en estratos del

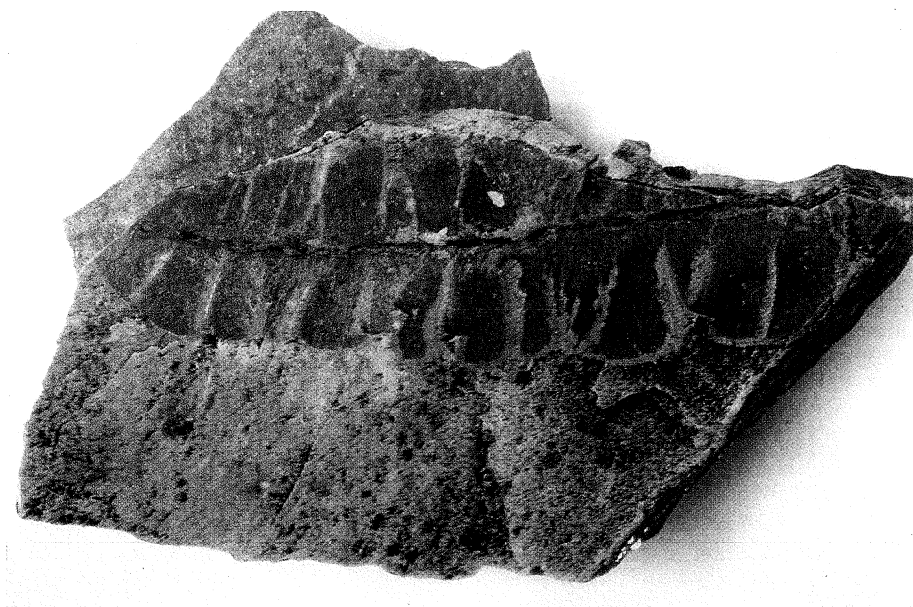


Figura 1: *Aragonia szczygi* (yacimient de Murero)

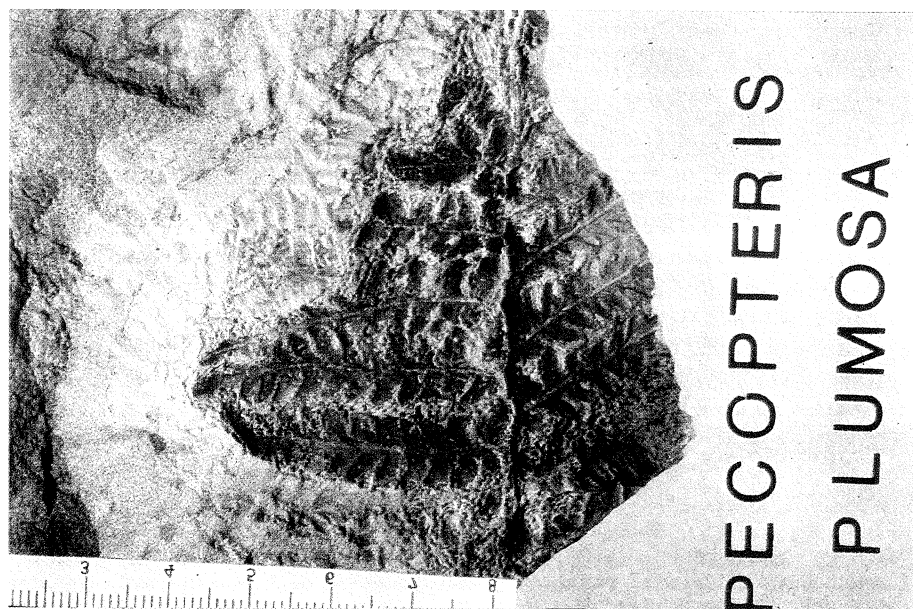


Figura 2: *Pecopteris plumosa* (yacimient de Fombuena)

Ordovícico superior de Canadá y se les atribuye una edad de unos 440 m.a. (Taylor and Taylor, 1993). El alga probablemente se desarrolló en una zona sublitoral abierta y en un bioma infralitoral donde actualmente las algas macroscópicas presentan una mayor extensión.

Los periodos Ordovícico, Silúrico y Devónico en Aragón por el momento no han aportado restos paleobotánicos. Todavía no se han realizado en estos periodos estudios en este sentido y no es descartable que en un futuro aporten nuevos datos acerca de este interesante lapso de tiempo, durante el cual, como ya hemos comentado, se produjo la adaptación de los vegetales a los medios terrestres.

El Carbonífero

Este periodo geológico, tan célebre por su abundancia de fósiles y clásico en los primeros estudios paleobotánicos, también aparece representado en Aragón. Aunque las citas bibliográficas son escasas, debido a los pocos estudios realizados hasta el momento, permiten atisbar importantes descubrimientos paleobotánicos en el futuro. Dalloni (1910) describe en su trabajo sobre la geología de los Pirineos Aragoneses numerosos afloramientos carboníferos con diversos *Calamites* sp. y *Calamites suckowi*. Mención aparte merecen los yacimientos del flanco norte del río Ezcarra con *Sphenopteris obtusiloba*, *Sphenopteris* sp., *Neuropteris schlehani*, *Alloiopteris essinghi*, *Mariopteris acuta*, *Mariopteris* cf. *muricata*, *Calamites* cf. *cisti*, *Sigillaria*, *Syringodendron* y lepidodendráceas. Esta flora es identificada y atribuida por Zeiller al Westphaliense Medio. También en Aguiró, sobre el río Flamisel, Roussel describe una asociación compuesta por *Sphenopteris obtusiloba*, *Pecopteris plumosa*, *Alethopteris grandini*, *Neuropteris heterophylla*, *Neuropteris tenuifolia*, *Linopteris obliqua*, *Annularia sphenophylloides*, *Annularia stellata*, *Bruckmannia tuberculata*, *Calamites undulatus* y *Calamites* cf. *suckowi*.

La cuenca carbonífera de Montalbán fue datada de forma simultánea y de manera independiente por Riba *et al.* (1966) y Sacher (1966), al encontrar diferentes restos vegetales. Este último encuentra una asociación compuesta por *Lepidodendron* sp., *Stigmaria* sp., *Calamites* sp., *Sphenophyllum* sp., *S. tenerrimum* y *Trigonocarpus*, asignándole una edad entre Viseense y Namuriense Inferior. Posteriormente Almela *et al.* (1977) y Martín *et al.* (1977) aportan nuevos datos sobre esta flora al describir *Eusigillaria* sp., *Calamites cistii* y *C. suckowi*, que atribuyen al Westphaliense.

El Pérmico

Hace unos 280 m.a. finalizó el Periodo Carbonífero, caracterizado por la existencia de un clima de tipo ecuatorial con elevada humedad y altas temperaturas durante todo el año. El clima cambió durante el Pérmico, haciéndose mucho más seco y con mayores variaciones de temperatura.

Durante esta época se desarrollaron las Gimnospermas, plantas mejor adaptadas a este tipo de clima, al poseer granos de polen que les permiten reproducirse sin depender de la existencia de agua libre, y presentar semillas que protegen al embrión en las primeras fases de su desarrollo, posibilitando un periodo de latencia cuando las condiciones ambientales no son favorables.

Cerca de la localidad de Fombuena (Zaragoza) se ha encontrado uno de los pocos vestigios de la flora de este periodo. Según la reconstrucción de Ameron *et al.* (1993), existió un pequeño lago rodeado de montañas, alrededor del cual crecía una vegetación formada predominantemente por Pteridofitas (*Calamites multiramis*, *Calamostachys tuberculata*, *Calamostachys dumasii*, *Sigillaria brardii*, *Sigillaria* sp., *Sigillanostrobis* sp., *Sphenophyllum oblongifolium*, *Sphenophyllum angustifolium*, *Sphenophyllum* sp., *Annularia mucronata* y *Annularia stellata*) (fig. 2). Sobre las laderas próximas al lago crecían otros helechos y algunas Gimnospermas, en su mayoría pertenecientes al grupo de las Pteridospermas, con hojas semejantes a los helechos, y hoy totalmente extintas (*Callipteridium rochei*, *Taeniopteris abnormis*, *Pecopteris candolleana*, *Pecopteris hemitelioides*, *Pecopteris unita*, *Pecopteris polymorpha*, *Pecopteris plumosa*, *Pecopteris* cf. *monyi*, *Pecopteris* sp., *Callipteris conferta*, *Cordaitea* spp., *Sphenopteris leptophylla*, *Sphenopteris* sp., *Dicksonites leptophylla*, *Neuropteris planchardii*, *Reticulopteris germarii*, cf. *Odontopteris lingulata*, *Samaropsis* y *Cardiocarpus*). En las montañas que rodeaban la cuenca lacustre había ya bosques de Gimnospermas más próximas a las actuales (*Arthropitys bistriata*, *Arthropitys* sp., *Dadoxylon* (*Cordaioxylon*) *brandlingii*).

En cuanto a la formación del yacimiento, los sedimentos fosilíferos de la cuenca de Fombuena pueden interpretarse como secuencias de materiales volcánicos de tipo ignimbrítico, en las cuales los términos de cineritas y tobas corresponderían a los depósitos de huracán piroclástico, y los argilo lapillis representan los depósitos de ignimbritas *sensu stricto*. Los autores interpretan la existencia de cineritas muy finas en la base de las secuencias como de *base surge deposits* frontales, ligados a la onda de choque y al frente de desplazamiento de la nube piroclástica.

Las sucesivas erupciones derivadas de la actividad volcánica provocaron periódicas destrucciones de la vegetación y el arrastre de los restos hasta el fondo del lago, donde eran enterrados. Se ha podido conocer con gran precisión la composición de la flora y su distribución sobre el terreno. Para explicar los diferentes grados de conservación observados para los restos de plantas, así como las categorías de vegetales fósiles, los autores proponen un modelo en el que las coníferas, que ocupaban las pendientes próximas al centro eruptivo, muy alejadas por tanto de la cuenca de sedimentación, fueron los primeros vegetales arrastrados por la nube ardiente y sufrieron un largo y destructivo transporte, en el que perdieron las ramas y hojas por el transporte y por la combustión, con lo que solo quedan preservados los fragmentos de tronco. Las asociaciones vegetales de las riberas lacustres fueron

bruscamente tumbadas por la onda de choque, pero no sufrieron más que un transporte muy corto y con una temperatura menos elevada. Además, el depósito en un medio acuoso permitió la conservación en sedimentos de grano muy fino, a veces con una calidad excepcional. Finalmente, la vegetación que poblaba los bordes del lago fue abatida casi *in situ* por la onda de choque y empastada por las cenizas enfriadas en el descenso de la nube y el contacto con el agua. Esta sedimentación es la que corresponde a una mejor preservación, conservándose los órganos más delicados, como los esporangios encontrados unidos al eje de sus estróbilos.

Mesozoico

El Triásico

Hace 250 m.a. se produjo la que, sin duda, se considera la mayor crisis biológica de la historia (Edwin, 1993), en la cual se extinguen la gran mayoría de los seres vivos, aproximadamente el 57% de las familias y el 83% de las especies. Las causas todavía no se conocen en profundidad. Se especula con una combinación de factores como cambio climático, aumento del magmatismo, etc. Esta crisis, que se toma como límite entre la era Paleozoica y la Mesozoica, además de extinguir totalmente a un grupo de animales tan significativo como los trilobites, provocó la extinción de la mayoría de los helechos arborescentes que formaron las masas arbóreas del Carbonífero y Pérmico.

La recuperación de la paleobiodiversidad necesitó 10 m.a. Justo sobre este límite se ha observado, en los registros fósiles encontrados, un aumento desproporcionado del número de esporas de hongos, lo cual indica una mayor cantidad de organismos saprofitos. De este "evento fúngico", como se ha venido a llamar, no hemos podido encontrar ningún vestigio por el momento en Aragón, pero sí de los nuevos bosques de coníferas que ocuparon los ecosistemas terrestres (Diez, Broutin *et al.*, 1996; Diez, Grauvogel-Stamm *et al.*, 1996).

Al oeste de la provincia de Zaragoza, en las inmediaciones de Épila, se ha encontrado la que es hasta el momento la paleoflora triásica descrita mas completa del territorio peninsular. Este tipo de floras eran conocidas principalmente en el centro de Europa y, sobre todo, en el área de los Vosgos, al noreste de Francia. Se denominan en la literatura científica como "Flora de Voltzia", al ser este el género que normalmente es el predominante.

Los fósiles encontrados son el resultado de avenidas torrenciales eventuales producidas por las lluvias, que arrastraban hasta las plataformas fragmentos de los bosques que se desarrollaban en el interior, probablemente desde un área no muy lejana. Se ha recogido una gran cantidad de ejemplares fósiles, que representan una muestra apreciable de la macroflora triásica anisiense de la zona, la cual es la primera descrita en la Península Ibérica (Diez, Grauvogel-Stamm *et al.*, 1996). Se han identificado los taxones *Equisetites* sp., *Neocalamites* cf.

carrerei, *Neocalamites* sp., cf. *Neocalamites*, *Schizoneura* sp., *Albertia* sp., *Voltzia walchiaeformis*, *Voltzia heterophylla*, *Voltzia* sp., *Yuccites vogesiacus*, *Willsiostrobos rhomboidalis*, *Willsiostrobos* sp., *Darneya peltata* y *Darneya* sp. Asociada a estos macrorestos aparece también una microflora (fig. 3) en la cual se han identificado los taxones *Verrucosisporites* sp., *Alisporites* sp., *Triadispora* spp., *Triadispora* cf. *crassa*, *Voltziaceasporites heteromorpha* y *Chordasporites* cf. *voltziaformis*. La pequeña asociación paleopalinológica es coherente con la asociación de macroflora encontrada y es similar a la paleoflora clásica, ya definida en los Vosgos, Francia (Grauvogel-Stamm, 1978). Este registro fósil permitió datar la unidad litológica informal denominada por Arribas (1984) como "Lutitas y areniscas de Calcena" y la parte más superior de la unidad "Areniscas de Tierga" como de Edad Anisiense.

En cuanto a las consideraciones paleoclimáticas, por paralelismo con el Trias de los Vosgos, en la zona debió existir un clima cálido con alternancia de periodos húmedos y secos, pudiéndose asimilar a un clima de tipo subtropical con estaciones muy contrastadas.

En esta época tenemos dos grupos principales de plantas vasculares: el de las Pteridofitas representadas por las plantas articuladas (*Equisetites*, *Neocalamites* y *Schizoneura*) y el de las Gimnospermas, representadas por los diferentes grupos de coníferas aparecidos como *Voltzia*, *Albertia*, *Yuccites*, *Willsiostrobos* y *Darneya*. Entre estas plantas podemos encontrar caracteres que son reconocibles en la actualidad: *Equisetites* son comparables con *Equisetum*, *Voltzia* y *Albertia* con las Araucariáceas actuales, y los diferentes tipos de conos, son también comparables con los de las actuales coníferas.

En el momento en que estas las plantas cominezan su fosilización, el paisaje de la zona debía de corresponder a un área de plataforma con un ambiente oxidante, que estacionalmente podría haber sido afectada por depósitos torrenciales eventuales, los cuales dieron como resultado los lentejones areniscosos de color verde-grisáceo, a causa de la materia orgánica que viene contenida en ellos. La zona de origen de las plantas no debía de estar muy distante, porque las estructuras pequeñas y frágiles como los esporangios de los conos no han sido totalmente destruidas por el transporte.

El Jurásico

Este periodo es sin duda, entre todos los estudiados, el que menos niveles de interés paleobotánico ha proporcionado, ya que la mayor parte de las rocas de este intervalo de tiempo en Aragón son de origen marino. Desde el punto de vista palinológico se han encontrado dos o tres niveles productivos hasta el momento, y solo muy recientemente se ha hallado en la Sierra de Javalambre de Teruel un pequeño conjunto macroflorístico compuesto por Gimnospermas y Pteridofitas. Este nivel, en estos momentos en fase de estudio, aparece ligado a los depósitos volcanoclásticos producidos por la erosión de un pequeño volcán, que

debió de ser colonizado por una flora exigua arrastrada hasta allí por medio del viento y las tormentas.

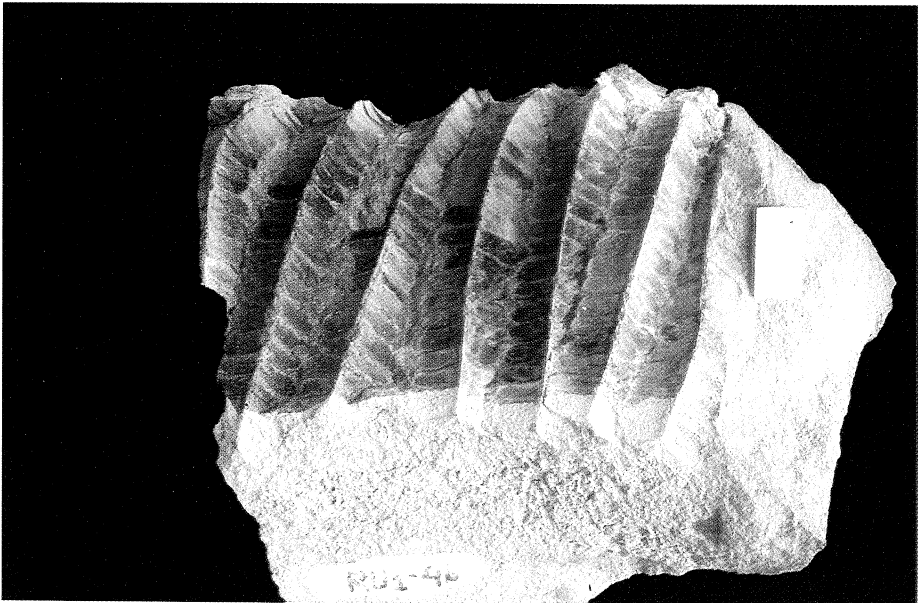
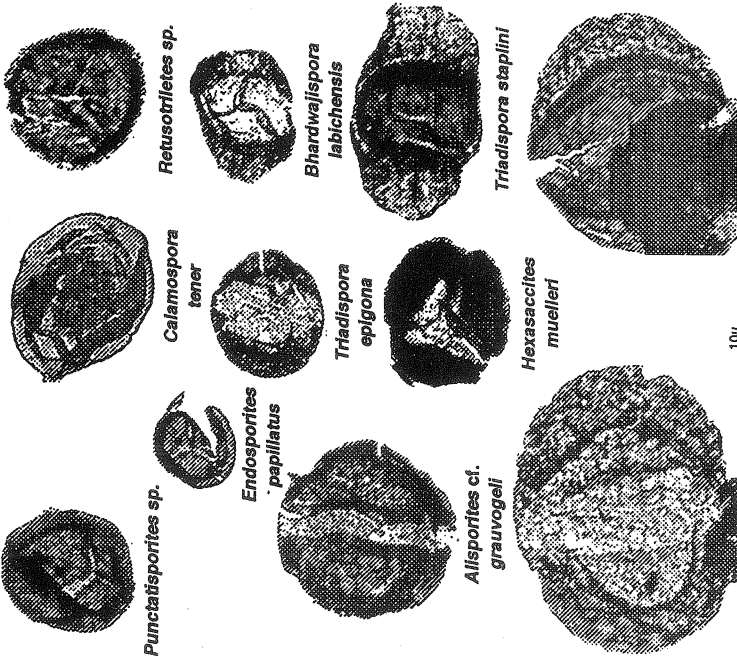


Figura 4: *Weichselia reticulata* (yacimiento de Alcaine)



Asociación palinológica anisiense inferior de Morata de Jalón (Zaragoza).
(Todas las figuras a la misma escala).

Figura 3

Se ha encontrado un conjunto palinológico (Pons *et al.* 1997) compuesto por *Ischyosporites variegatus*, *Klukisporites pseudo-reticulatus*, *Cerebropollenites thiergartii*, asociados a numerosos *Inaperturopollenites* sp. y *Spheripollenites psilatus*, algunos *Calamospora mesozoica*, *Cyathidites australis*, *Cyathidites minor* y una pequeña representación de Tasmanaceae y de dinoflagelados mal conservados, que permite datar este nivel como del intervalo Aalenense-Bajociense.

El Cretácico

Si hubiéramos de destacar un periodo geológico por la cantidad de información que ha aportado, este sería el Cretácico. Además, como ya comentamos anteriormente, a comienzos del mismo se produjo el último gran acontecimiento evolutivo en el mundo vegetal: La aparición de las Angiospermas. Estos organismos desplazaron a los géneros de Gimnospermas dominantes hasta el momento, y se impusieron a la mayoría de las comunidades vegetales terrestres preexistentes.

Los afloramientos más importantes se localizan en las explotaciones de lignito de las cuencas mineras turolenses, formadas por la acumulación de los árboles que componían las vastas forestas cretácicas. Paleogeográficamente, durante el Aptiense, hace 110 m.a., un amplio sistema deltaico hizo avanzar la línea de costa durante 10 m.a., gracias a los aportes detríticos que, desde el Noroeste, eran transportados hasta allí por un sistema fluvial.

Las temperaturas medias eran varios grados más altas que las actuales y las precipitaciones elevadas. Este tipo de climatología favoreció también la diversificación, en menor medida, de Gimnospermas y helechos. Un ejemplo de estos últimos es *Weichselia reticulata* (Muñoz Barragán *et al.*, 1996b, Fig. 4), que aparece de una manera prácticamente monoespecífica en los niveles calcáreo-arenosos de la Formación Escucha en las proximidades de Alcaine (Teruel).

Este helecho presenta una morfología muy particular, en la que las frondes vegetativas constan de un peciolo, con una estructura similar a la del tallo, de cuyo ápice parten las pinnas primarias, dispuestas de forma palmada. De ellas parten las pinnas secundarias con sus correspondientes pínnullas. Las pínnullas miden aproximadamente unos 5 mm de longitud y están unidas por toda su base al raquis de la pinna. Presentan una típica venación reticulada, con una vena principal claramente marcada y poseen una cutícula gruesa, con los estomas hundidos. Las frondes fértiles son también bipinnadas, pero tienen una estructura filiforme, no laminar. De las pinnas de último orden nacen los soros agrupados en estructuras redondeadas, cada una de las cuales lleva unos 12 esporangios, totalmente recubiertos por el indusio.

El material fósil de Alcaine consta fundamentalmente de impresiones de frondes vegetativas, que presentan un buen estado de conservación. En muchos casos se conserva la estructura de las pinnas primarias y se

puede observar la inserción en ellas de las pinnas secundarias. También está bien conservada la venación de las pínulas. Los fragmentos de tallos son menos numerosos, pero no son raros. Presentan el contorno irregular típico de la especie, debido a la presencia de los restos de la base de los peciolos y de los órganos rizoforales. No se han encontrado hasta el momento estructuras reproductoras.

La especial morfología, de características claramente xeromórficas, y los datos sedimentológicos indican que formaba comunidades prácticamente monoespecíficas, que se desarrollaban en zonas tropicales y templado-cálidas. La presencia de órganos de tipo "rizóforo" sugeriría un medio pantanoso, quizás con presencia de aguas salobres, próximo al mar. Por otra parte, la presencia de los soros con los esporangios completamente encerrados por un indusio endurecido y sin ninguna vía para la salida de las esporas recuerda a las estructuras de *fire-climax*, cuyas semillas sólo quedan libres después de que los frutos o las piñas hayan sido quemadas por el fuego.

Weichselia reticulata sería un helecho que formaba una comunidad prácticamente monoespecífica, desarrollada en un ambiente cálido, próximo al mar, y con una alternancia de periodos húmedos, con suelo inundado, y periodos secos, con frecuentes incendios.

Sin embargo lo más habitual en la Cordillera Ibérica es encontrar los abundantes restos de los grandes bosques de Gimnospermas. Los taxones que ese encuentran en este tipo de yacimientos son muy variados, y el que encontremos unas formas u otras depende directamente de los procesos tafonómicos que les hayan afectado.

Los transportes cortos y la inclusión en sedimentos con alto contenido en carbonatos favorecen la conservación de las partes más blandas de los ejemplares, mientras que con más transporte se seleccionan los restos con mayor resistencia: conos y fragmentos de ramas con hojas pequeñas. Como ejemplo sirven determinados niveles de las explotaciones de carbón en Utrillas (Teruel) en los que aparecen fragmentos de ejes de *Brachyphyllum* y *Pagiophyllum* junto con conos de la clase (Pinópsida), además de fragmentos de Bennetitales, Equisetales y algunos helechos de la clase Polypodiopsida (Muñoz Barragán *et. al.*, 1996a).

Cuando el transporte es considerablemente largo y el sedimento es siliciclástico se favorece la fosilización de los grandes troncos, más o menos fragmentados. Esto ocurre a mediados del Albiense, cuando el aparato deltaico antes mencionado deja paso a la instauración de considerables sistemas fluviales de tipo meandriforme en la cuenca cretácica de Castellote. Así se formaría el yacimiento denominado "El Barranquillo" (fig. 5), que se encuentra en el termino municipal de Castellote (NO Teruel).

Este es el único yacimiento paleobotánico en nuestra comunidad autónoma que ha sido acondicionado para su visita, siendo accesible

desde la localidad de Mas de las Matas. El apoyo y la sensibilidad por la conservación de su patrimonio demostrada por el Museo de Mas de las

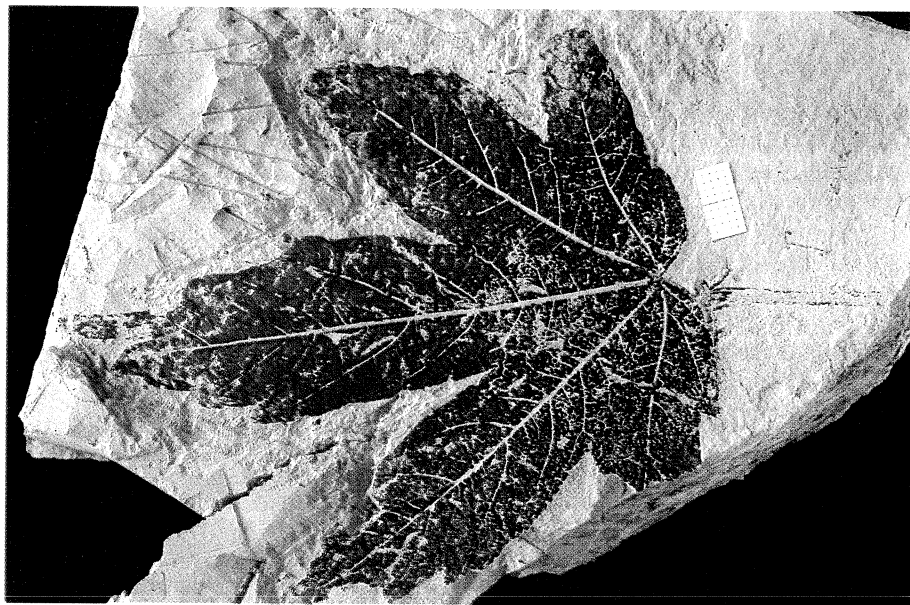


Figura 6: Acarácea del yacimiento de Rubielos de Mora.



Figura 5: Uno de los troncos fósiles silicificados del yacimiento de "El Barranquillo".

Matas y el Grupo de Estudios Masinos hizo posible la conservación de tan excepcional hallazgo (Diez *et al.*, 1997).

Geológicamente, se ubica en materiales de la Formación Utrillas. En el área del yacimiento esta unidad está formada por arenas y areniscas versicolores alternando con lutitas. Las areniscas, de grano fino a grueso, se presentan en estratos de geometría tabular, lenticular y canaliforme de potencia métrica.

La extensión real del yacimiento de "El Barranquillo" no se conoce. Se ha excavado la zona donde afloraban en superficie los troncos fósiles que, aún sin estar completos, llegan a presentar longitudes de hasta 4,75 m y diámetros entre 0,5 y 0,7 m. Los tres troncos mayores presentan la misma alineación debido a que fueron depositados por un curso fluvial, como se deduce del estudio del sedimento que los contiene. Todos los indicios demuestran que los troncos fueron arrancados una vez muertos por una tormenta y transportados aguas abajo hasta la zona de depósito. Tras ser enterrados por el propio río la interacción de los restos (aún orgánicos) con el sedimento siliciclástico que los contenía provocó la permineralización de los mismos, apareciendo hoy como fragmentos de madera silicificada.

El proceso descrito ha propiciado la conservación de los ejemplares, posibilitando su estudio. Se han clasificado hasta el momento los géneros *Taxodioxylon* y *Araucarioxylon*, coníferas cretácicas de grandes dimensiones cuyo estudio histológico revela que el clima del área origen de los troncos era cálido y sin estaciones marcadas.

Cenozoico

El Terciario

Este intervalo de tiempo es el menos conocido actualmente, aunque los restos encontrados sean muy abundantes, sobre todo durante el Mioceno. En este periodo el clima en Aragón fue de tipo tropical o subtropical, con temperaturas elevadas y lluvias abundantes, al menos durante una parte del año. Aún estando el estudio de estas floras en sus comienzos, los resultados preliminares obtenidos hasta ahora permiten vislumbrar la gran riqueza de los mismos.

Un conjunto paleobotánico interesante se ha encontrado recientemente en las proximidades de Épila, Zaragoza (Ferrer *et al.*, 1993), en materiales formados por margas y calizas micríticas de origen lacustre, atribuibles al tránsito Mioceno Inferior y Medio. La flora se depositó en este ambiente lacustre, como parte de los niveles travertínicos que se formaron en el momento de la colmatación, al sustituirse el medio acuático por otro más terrestre, donde se desarrollaron helechos y monocotiledóneas, bajo un clima tropical o subtropical. Así, con base en el registro encontrado, es posible imaginar una distribución floral en la que, al borde del lago, crecía una población compuesta en su mayor

parte por el helecho *Osmunda parrishiana* y distintas Monocotiledóneas, semejantes a las cañas y juncos actuales, algo más alejadas crecían palmeras del género *Sabalites* estrechamente emparentadas con sus equivalentes tropicales actuales.

Al pie de la Sierra de Alcubierre, en los Monegros, aparecieron gran cantidad de fragmentos de troncos silicificados, que fueron arrastrados por una corriente fluvial desde un área de origen situada más al norte y que quedaron sedimentados en un ambiente deltaico. El estudio preliminar de estos fósiles (Privé-Gill *et al.*, 1992) ha mostrado la existencia de distintas especies de Gimnospermas, palmeras y algunas Dicotiledóneas.

El caso más excepcional lo constituyen los yacimientos de las proximidades de Rubielos de Mora (Teruel). Corresponden en su origen a medios lacustres con fondos poco oxigenados de carácter reductor, que favorecieron por esta razón la excelente conservación de los restos de flora y fauna. Se trata de uno de los pocos yacimientos con biotas de conservación excepcional encontrados en Aragón. En este yacimiento, aparte de numerosos restos de insectos y vertebrados extraordinariamente conservados, se encuentra una rica flora, compuesta por restos de numerosas especies vegetales. Actualmente estamos realizando los estudios paleobotánicos y hemos encontrado una abundante representación tanto de Gimnospermas como de Angiospermas (Taxodiáceas, Pináceas, Cupresáceas, Lauráceas, Fagáceas, Myricáceas, Ulmáceas, Salicáceas, Aceráceas, etc., (fig. 6). Esta flora, por el magnífico estado de conservación que presenta, permite esperar la obtención de resultados espectaculares.

El Cuaternario

La particular orografía de Europa, con cadenas montañosas de orientación este-oeste, y la situación del Mediterráneo provocó durante las glaciaciones un empobrecimiento de la flora en Europa occidental. Los sucesivos periodos glaciares e interglaciares favorecieron que las bandas climáticas se trasladaran varias veces latitudinalmente, arrastrando a su vez las poblaciones vegetales ligadas a ellas, sucesivamente hacia el norte y hacia el sur. Durante estas migraciones algunas especies, debido a la existencia de estas barreras geográficas que impedían el avance, ya no volvieron a recolonizar sus antiguos territorios y desaparecieron. Este fenómeno afectó a la Península Ibérica también, aunque en menor medida. Además en algunos casos los taxones supervivientes han producido fenómenos de especialización y microendemismo, lo cual ha revertido en que la flora aragonesa actual sea mucho más numerosa y variada que la de los países centroeuropeos. Este rico patrimonio vegetal, fruto de la evolución de las plantas a lo largo de tantos millones de años, es de carácter excepcional y habría de ser de obligada conservación.

Con esta enumeración se ha buscado hacer una recapitulación y una puesta al día de los conocimientos paleobotánicos en Aragón, permi-

tiéndonos ver globalmente el estado actual del problema. Han quedado sin explicar multitud de yacimientos que han sido recientemente encontrados y otros para los que no ha habido tiempo material y/o recursos para estudiarlos. Quedan muchas cosas por hacer, somos un grupo reducido y los medios son claramente insuficientes, pero poco a poco vamos adicionando nuevos conocimientos a este primer esbozo del patrimonio paleobotánico aragonés.

A modo de epílogo queremos dejar constancia de que el Grupo de Paleobotánica del Area de Paleontología de la Universidad de Zaragoza ha gozado, durante este corto pero muy prolífico periplo, del apoyo científico y moral de muchos colegas que nos han enseñado y animado. Especialmente nos parece justo recordar en estas líneas a los miembros de la Association Française de Paléobotanique, al Dr. Robert Wagner y al equipo investigador del Laboratoire de Paléoécologie et Paléobotanique de l'Université Pierre et Marie Curie de Paris, encabezado por el Prof. Jean Broutin, con el que siempre estaremos en deuda.

Queremos agradecer a D. Antonio Gámez Vintaned y al Dr. Javier Ferrer Plou la lectura crítica de este manuscrito, al igual que su valiosas aportaciones que han redundado en la mejora del mismo.

Bibliografía.

- ALMELA, A., QUINTERO, I., GOMEZ, E. Y MANSILLA, M. (1977). *Oliete. Mapa Geológico de España, E. 1:50.000, 493*, IGME, Madrid, 44 p., 1 mapa geol.
- AMERON, H.W.J. VAN, BROUTIN, J., FERRER, J., GAMEZ-VINTANED, J.A., GISBERT, J. Y LIÑAN, E. (1993). Les flores du Permien basal et la paléoichnologie de la fosse de Fombuena (province de Zaragoza, Espagne). *Meded. Rijks Geol. Dienst*, **48**. 63 p.
- ARCHANGELSKY, S.(1970). *Fundamentos de Paleobotánica*. Univer. Nac. de la Plata, Série Técnica y Didáctica, No. 10, 347 p. Buenos Aires.
- ARRIBAS, J.(1984). *Sedimentología y diagénesis del Buntsandstein y Muschelkalk de la Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica (provincias de Soria y Zaragoza)*. Tesis doct., Univer. Complutense de Madrid, 354 p.
- DALLONI, M. (1910). Etude géologique des Pyrénées de l'Aragon. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, **19**, 78-99.
- DENFFER VON, D., ZIEGLER, H., EHRENDORFER, F. Y BRESINSKY, A. (1988). *Tratado de Botánica Strasburger 32ª ed. actualizada, 7ª ed. española*. Ediciones Omega, Barcelona. 1100 p.
- DIEZ, J.B., BROUTIN, J., FERRER, J., GISBERT, J. Y LIÑAN, E. (1996). Estudio paleobotánico de los afloramientos triásicos de la localidad de Rodanas (Epila, Zaragoza), Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica. In: Arche, A. y López-Gómez, J. (coords.). Pérmico y Triásico de la Península Ibérica II. Permian and Triassic of the Iberian Peninsula II. *Cuadernos de Geología Ibérica*, **20**. 217-226.

- DIEZ, J.B., GRAUVOGEL-STAMM, L., BROUTIN, J., FERRER, J., GISBERT, J. Y LIÑAN, E. (1996). Première Découverte d'une paléoflore anisienne dans le facies "Buntsandstein" de la Branche aragonaise de la Cordillère Ibérique (Espagne). *C. R. Acad. Sci. Paris*. **323**, série II a, 341-347.
- DIEZ, J.B., FERRER, J., MUÑOZ-BARRAGAN, P., GAMEZ VINTANED, J.A. Y SORIA, A.R. (1997). Interés científico, sociocultural y didáctico del yacimiento paleontológico de troncos petrificados de "El Barranquillo" (Castellote, Teruel). *Mas de las Matas*, **16**, 89-110.
- EDWIN, D.H. (1993). The Great Paleozoic Crisis. In: Bottjer, D.J. and Rambach, R. K. (Edit.) *The Critical Moments in Paleobiology and Earth History Series*. Columbia University Press, 327p
- FERRER, J., FERNANDEZ-MARRON, M.T. Y LIÑAN, E. (1993). Nota sobre las plantas fósiles del mioceno de Epila (Zaragoza). *Geogaceta*, **14**, 94-97.
- FERRER, J., LIÑAN, E. Y DIEZ, J.B. (1995). *Aragonia szzuyi* nov. gen., nov. sp., posible alga del Cámbrico Medio de las Cadenas Ibéricas. In: Gámez Vintaned, J.A. y Liñán, E. (eds.). *Mem. de las IV Jorn. Aragonas de Paleontología: "La expansión de la vida en el Cámbrico"*. Libro hom. al Prof. Klaus Sdzuy. Institución "Fernando El Católico", Zaragoza. 195-203.
- GASTALDO, R. A. (1988). A conspectus of phytotaphonomy. In DiMichelle, W. A. y Wing S. L. (eds.). *Methods and aplications of plant paleoecology*, Paleont. Soc. sp. pap., **3**, 14-28.
- GRAUVOGEL-STAMM, L. (1978). La flore du Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur) des Vosges du Nord (France). Morphologie, anatomie, interprétations phylogénique et paléogéographique. *Sci. Géol. Mém.*, **50**, 1-225.
- LIÑAN, E. (1995). Una aproximación a los ecosistemas marinos cámbricos. In: Gámez Vintaned, J.A. & Liñán, E. (eds.). *Mem. de las IV Jorn. Aragon. de Paleont: "La expansión de la vida en el Cámbrico"*. Libro homenaje al Prof. Klaus Sdzuy. Institución "Fernando El Católico", Zaragoza. 27-48.
- MARTIN, M., CANEROT, J. Y LINARES, A. (1977). Segura de los Baños. *Mapa Geológico de España, E. 1:50.000*, 492, IGME, Madrid, 25 p., 1 mapa geol.
- MUÑOZ-BARRAGAN, P., DIEZ, J.B. Y FERRER, J. (1996a). Primeras aportaciones paleobotánicas en los materiales de la Formación Escucha (Cretácico Inferior) de la localidad de Utrillas, (Teruel). *Resúmen. de la XII Bienal de la Real Acad. Esp. de Hist. Nat.*, Madrid. 195.
- MUÑOZ-BARRAGAN, P., DIEZ, J.B. Y FERRER, J. (1996b). Nuevos datos paleobotánicos y paleoecológicos sobre la Formación Escucha en la Cuenca de Castellote (Teruel, España). *Revista de la Academia de Ciencias de Zaragoza*, **51**, 141-150.
- PONS, D., DIEZ, J.B., MARTINEZ-GONZALEZ, R.M. Y VALENZUELA-RIOS, J.I. Datation palynologique de matériaux volcanoclastiques jurassiques de la Sierra de Javalambre (province de Teruel, Espagne). In: Diez, J. B. et Broutin, J. (coords.). *Livre de résumes des Communications. Colloque*

- Organisation Française de Paléobotanique.. Paris, 14-15 novembre 1997. Laboratoire de Paléobotanique et Paléoécologie. Université Pierre et Marie Curie, Paris 6.*
- PRIVÉ-GILL, C., AZANZA, B., GILL, G.A. Y LEMOINE, M. (1992). Middle Miocene wood from the Ebro basin, Spain. In: Pons, D. et Broutin, J. (Coord.). *Résumés des communications. Organisation Internationale de Paléobotanique, IVème Conférence*, Paris, 127.
- SACHER, L. (1966). Über Karbonische Sedimente bei Montalbán in den Ostlichen Iberischen Ketten (Spanien). *Neues Jahrbuch Geol. und Palaont*, 7, 436-443.
- TAYLOR, T. N. Y TAYLOR, E. L. (1993). *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Prentice Hall, 982 p.

Les successions de flores au passage Carbonifère-Permien, quand le massif central français était sous l'équateur.

Jean Broutin et Christelle Signol

Lab. Paléobotanique et Paléoécologie. Univ. Paris VI, France.

Introduction

Pour reconstituer les flores et les végétations du passé on ne dispose, le plus souvent, que d'éléments fragmentaires :

* *macroscopiques* : feuilles, tiges, racines, graines etc... conservés en empreintes, en compression ou en structure perminéralisées;

* *microscopiques* : spores, grains de pollen, cuticules dispersées, débris ligneux (en particulier éléments conducteurs du xylème), qui constitue le contenu "palynologique" fossilisé dans les strates sédimentaires.

L'étude de tous ces éléments, considérés ensemble, aident à "mener l'enquête".

Cet exposé porte sur quelques exemples montrant comment l'utilisation de ces diverses sources d'information permet de mieux comprendre certains mécanismes qui ont présidé aux changements floristiques observés dans des bassins sédimentaires du Massif Central français à la transition entre le Carbonifère et le Permien, c'est à dire il y a environ 300 millions d'années.

La prise en compte de la nature fondamentalement biologique de ces "objets fossiles" n'est pas sans conséquences sur leur utilisations comme outil biostratigraphique.

Contexte paléogéographique et paléoclimatique

Au Stéphanien, c'est à dire à la fin des temps carbonifères il y a quelque 300 millions d'années, les continents étaient agglomérés en deux "supercontinents", situés de part et d'autre de l'équateur, constituant la fameuse "pangée" (fig. 1A). Une partie des terres émergées aujourd'hui étaient recouvertes par des mers épicontinentales mais la majeure partie de l'Europe occidentale était, elle, émergée (fig.1B). Le Massif Central français, au coeur de la chaîne hercynienne, appartenait au domaine floristique paléoéquatorial de "l'Euramérique" (fig. 1B). Un climat constamment chaud et humide y avait régné pendant des millions

Las figuras correspondientes están incluidas al final de esta conferencia.

d'années permettant l'installation de forêts marécageuses à l'origine d'importantes accumulations de charbon dans des bassins intramontagneux, comme ceux de Montceau-les-Mines (Poplin et Heyler, 1988) ou de Saint-Étienne (fig.1B). A partir de l'Autunien (début de l'ère permienne), en relation avec le début de modifications paléogéographiques complexes, le climat allait devenir progressivement moins humide ce qui entraîna des modifications majeures dans le couvert végétal de cette région.

Utilisation biostratigraphique des associations micro- et macrofloristiques au passage Carbonifère-Permien en milieu continental

En procédant à des comptages sur les grains libres présents dans les lames palynologiques correspondant aux horizons fossilifères superposés, préparées selon un protocole technique classique, on peut évaluer les variations quantitatives des miospores. Ainsi, le passage du Stéphanien à l'Autunien paraît se traduire par une inversion brutale du pourcentage relatif des spores de Cryptogames vasculaires (particulièrement des monolètes) et des grains de pollen bisaccates et, surtout, monosaccates (Doubringer, 1974). Ainsi sont définies une association "stéphanienne" dominée par les spores (fig. 3) et une association "autunienne" à grains de pollen dominants (fig.5), notamment ceux du genre *Potonieisporites* (fig. 6). En fait, cela dépend de l'échelle de temps à laquelle on observe la substitution spores/pollens: l'observation d'oscillations quantitatives le long des carottes de sondages, a abouti à une reconsidération de cette définition de la limite Stéphanio-Autunienne.

On a pendant longtemps caractérisé le passage du Stéphanien à l'Autunien comme une succession d'associations sporo-polliniques distinctes: l'association "autunienne" se substituant à la "stéphanienne" de façon nette et définitive. Initialement, on expliquait cette substitution par un changement brusque dans la composition de la végétation du à une aridification soudaine, liée à un réchauffement global du climat. Depuis lors, des observations plus fines concernant la limite Stéphanio-Autunienne, dans plusieurs bassins d'Europe occidentale, notamment dans le Massif Central français, ont conduit à revoir ce modèle. Ainsi, divers auteurs (cf *in* Broutin et al., 1986) ont montré qu'une telle "succession", unique, des flores n'était ni réaliste ni surtout synchrone dans tous les bassins.

Les horizons d'argilites grises sont les plus appropriés pour l'extraction des grains de pollen puisqu'ils sont les plus susceptibles de renfermer une grande quantité de matière organique convenablement conservée : leur couleur provient en effet de la réduction du fer ferrique; ils se sont donc déposés dans des conditions réductrices très favorables à la fossilisation.

Sur des carottes de sondage, réalisées dans le bassin stéphanien de Decize, dans le Massif Central français, on a ainsi choisi de travailler uniquement sur le contenu palynologique des sédiments gris afin de comparer des éléments qui se sont déposés sous les mêmes conditions; une des variables fondamentales restante serait alors d'ordre biologique (Broutin et al., 1990).

Le contenu sporo-pollinique du niveau le plus profond atteint (-305m) montre une majorité de grains de pollen pour une minorité de spores (cf. fig.5), sa composition est quasi identique à celle qui caractérise l'Autunien dans le bassin d'Autun (Doubinger et Elsass, 1979). On pourrait donc l'interpréter comme biostratigraphiquement caractéristique de "l'Autunien". Elle ne reflète que la présence d'une végétation à dominance mésoxérophile: on "voit" une forêt de conifères parsemée de quelques Ptéridophytes.

La cote fossilifère immédiatement supérieure (-288.10m), présente une association sporo-pollinique à spores dominantes de caractéristiques "stéphanien". Elle ne reflète que la végétation hygrophile: on "voit" un marécage houiller à Ptéridophytes et Arthropytes.

De telles "incursions" d'associations à caractère autunien, dans des séries globalement stéphanien, ont été observées dans de nombreux autres bassins intramontagneux de la chaîne hercynienne (Broutin et al., 1986) y compris sous la forme de macrofossiles végétaux. Ainsi, dans le bassin de Sain-Etienne même, stratotype historique du Stéphanien, on observe la présence dans la partie supérieure de la série (toit de la "3e Beaubrun") de végétaux fossiles de Callipteridées y compris *Autunia conferta* (fig.4) dont la première apparition est encore souvent considérée comme caractéristique du début de l'Autunien (Doubinger, Jacob et Vetter, 1976; Doubinger et al., 1995). L'association palynologique extraite de ce niveau lacustres à écailles de poisson est, elle aussi, typiquement "autunienne" (fig. 5).

Symétriquement, des "réurrences" d'associations hygrophile de cachet stéphanien sont connues jusque dans des niveaux élevés de séries indiscutablement d'âge Permien inférieur (J. Broutin, 1986, fig. 2).

Ces multiples observations attestent sans conteste de la coexistence de deux types de flores d'affinités écologiques différentes occupant des biotopes voisins. Qui plus est, on n'a souvent qu'une idée très approximative de paramètres déterminants tels que:

- L'accentuation réelle du relief de la région (altitude..)
- La direction des vents dominants, important pour le transport de grains de pollen jusqu'au bassin de sédimentation. (On sait par exemple qu'actuellement des cortège de grains de pollen tropicaux peuvent se déposer en masse dans des lacs oligotrophes de très haute altitude (plus de 5000 m.) dans l'Himalaya, à la faveur de vents ascendants: quelle interprétation du contenu fossilifère d'un tel horizon serait donné postérieurement, hors de son contexte.

- Les accidents tectoniques pouvant modifier brusquement et considérablement le paysage.

- Les relations entre les cycles biologiques des végétaux et les phases de sédimentation actives.

- La durée de dépôt d'un "événement autunien ou stéphanien" ou le temps écoulé entre deux dépôts fossilifères successifs. Etc..

Pourtant, la prise en compte de ces divers paramètres est indispensable lorsque l'on travaille sur des paléoflores car ils peuvent interférer avec l'enregistrement fossile des cortèges micro et macro-floristiques et masquer en partie la réalité, ainsi "la flore houillère des marécages paraît avoir joué un rôle clef de barrage biologique" (J. Broutin et al., 1986).

Compte tenu des considérations précédentes, on peut définir:

Un palynofaciès "Stéphanien": riche en spores, il correspond à une flore hygrophile qui peuplait le bassin même; il est issu de la sédimentation "normale" qui se déroulait dans ce bassin.

Un palynofaciès "Autunien" (fig. 5) : riche en pollen, il correspond à une flore méso-xérophile qui s'épanouissait, un peu plus à l'écart, sur les pentes plus drainées du bassin et dont les éléments dispersés parvenaient plus rarement jusqu'au lieu de sédimentation. Très faiblement représentés, ils passent, la plupart du temps, inaperçus au sein de la masse des spores "stéphanien" produites par les végétaux installés dans le bassin proprement dit.

Le cas du faciès "Stéphanien appauvri" (fig. 3) Il contient assez peu de miospores dispersées (d'où son "qualificatif") mais renferme de nombreux fragments de sporanges immatures; il correspondrait à un "événement météorologique exceptionnel (tempête, par exemple) survenant à un moment "prématuré" du cycle biologique des plantes mères de certaines "spores guides" pour qu'une microflore stéphanienne "normale" puisse être... disséminée!" (Broutin J. et al., 1990). On perçoit ici que les palynomorphes ne sont pas uniquement des particules détritiques inertes mais des éléments biologiques produits à des moments précis du cycle biologique de leur plante mère (fig. 7).

De plus, on constate que la mise en oeuvre du seul protocole de préparation "standard" peut conduire également à une vision biaisée de la diversité paléofloristique du fait du rejet d'une partie de l'information: l'observation de la fraction supérieure à 160 µm permet de constater la présence de ces fragments de sporanges qui sont moins aisément détectables lors de l'observation des fractions de calibrage habituel. Une analyse biostratigraphique "classique" (= sur l'identification et le comptage des grains libres) conclurait à un niveau stratigraphique très élevé dans la période stéphanienne: Stéphanien terminal en relation avec la constatation de la "disparition" de taxons guides!

Analyse du reflet de la végétation donné par la palynologie

L'apparition de ce phénomène d'alternance de flores d'affinités écologiques différentes est vraisemblablement diachrone dans les bassins carbonifère-permiens continentaux. Elle peut s'expliquer ainsi : une mise en place de barrières naturelles, interrompant le transit fluvial, peut être à l'origine d'un épisode lacustre provoquant une quasi disparition de la flore palustre (stéphanienne). Un accès direct de la flore méso-xérophile des pentes plus sèches aux aires de sédimentation du bassin devient alors possible (fig. 8).

Cette coexistence des deux cortèges floristiques d'affinités différentes est alors enregistrée par les sédiments comme une succession d'alternances "Autunien"/ "Stéphanien". Le cortège "Autunien" peut donc ainsi s'intercaler en contexte "normal stéphanien" comme un événement exceptionnel de sédimentation, dans des horizons lacustres, pendant une période dont il est très difficile d'évaluer la durée mais qui doit cependant être assez brève.

Deux "incursions" de flores autuniennes ont ainsi été observées à Saint-Étienne, en liaison avec deux épisodes lacustres détruisant la végétation palustre de la plaine d'inondation telle qu'elle est représentée sur la (fig. 8)

Ainsi, une flore hygrophile "stéphanienne" a coexisté pendant un certain laps de temps, avec une flore méso-xérophile "autunienne", cette dernière annonçant les changements floristiques à venir au Permien, période à climat plus sec qui verra s'épanouir la flore à Coniférophytes et Calliptéridées de l'Autunien

La distribution "verticale" des paléoflores dans la série stratigraphique permet donc de mettre en évidence, intercalés dans un ensemble de strates à flores hygrophiles "stéphanien", installées dans les milieux fluvio-lacustres et palustres (fig. 8, 4 et 5) des horizons renfermant des associations méso-xérophiles "autuniennes". Ces derniers cortèges corres pondent à des éléments de la végétation "**contemporaine**" installée sur les milieux bordiers (fig. 8, 1 à 3). Cette coexistence, reconnue maintenant dans toute la chaîne hercynienne, est un phénomène très général, dont la durée peut excéder celle du fonctionnement d'un bassin donné.

Conclusions

Les cortèges sporopolliniques considérés précédemment n'ont donc plus valeur de "d'associations- guides" du fait des multiples récurrences des assemblages "stéphanien" à la suite de cortèges "autunien". De plus les interférences entre contextes biologique et abiotique, comme on l'a vu, peuvent compliquer fortement l'interprétation des associations de miospores fossilisées.

Les alternances de palynofaciès conduisent donc à tracer une limite sinueuse entre Stéphanien et Autunien comme elle est représentée sur

la figure 9 Ces considérations "interdisent donc toute conclusion chronologique précise à partir d'une analyse palynologique **unique**, isolée de son contexte paléocéologique, sédimentaire et dynamique" (J. Broutin et al., 1990).

Tout cela montre bien que la stabilisation des cortèges méso-xérophiles dans les bassins n'a pas été instantanée. Les avancées et reculs des deux types de flores, l'une par rapport à l'autre, pourraient alors traduire aussi les répercussions sur le couvert végétal des oscillations qui n'ont pas manqué de se produire à l'occasion du bouleversement climatique qui a marqué le passage Carbonifère-Permien.

Il est donc fondamental d'essayer de préciser l'échelle de temps à laquelle correspondent ces anomalies, dans chacun des cas observés, de manière à déterminer dans la mesure du possible s'il s'agit d'une réponse à un changement climatique de valeur générale ou, seulement, d'un épisode de la vie d'un bassin donné à signification purement locale.

Références bibliographiques.

BROUTIN, J. (1986): *Etude paléobotanique et palynologique du passage Carbonifère Permien dans le Sud-Ouest de la péninsule ibérique*. Cah. de Paléont., Editions du CNRS, Paris, 165 p., 48 fig., 30 pl.

BROUTIN, J., DOUBINGER, J., LANGIAUX, J. ET PRIMEY, D. (1986): Conséquences de la coexistence de flores à caractères stéphanien et autunien dans les bassins limniques d'Europe occidentale. *Mém. Soc. Géol. France*, N.S., **149**: 15-25.

BROUTIN J., DOUBINGER J., FARJANEL G., FREYTET P., KERP H., LANGIAUX J., LEBRETON M.L., SEBBAN S. ET SATTA S. (1990): Le renouvellement des flores au passage Carbonifère Permien. Approches stratigraphique, biologique, sédimentologique. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 311, **II**: 1563-1569.

DOUBINGER, J. (1974): Études palynologiques dans l'Autunien *Rev. Palaeobot. Palyn.*, **17**, 21-38.

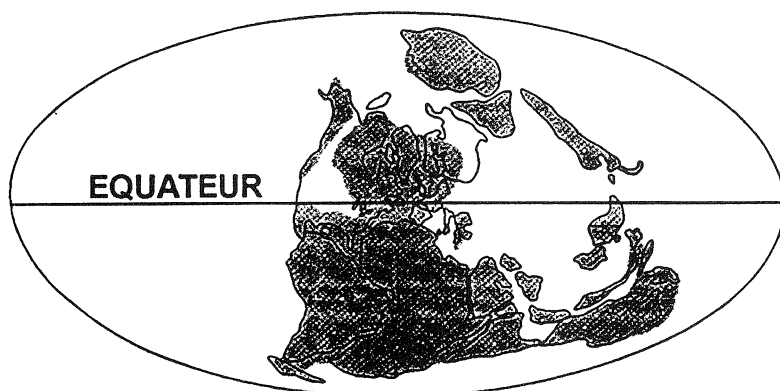
DOUBINGER J., JACOB A. ET VETTER P. (1976): Sur la présence de végétaux fossiles du genre *Callipteris* BRONG. dans le terrain houiller de la Loire. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **282**: 9-25.

DOUBINGER J. ET ELSASS P. (1979): Le bassin permo-carbonifère d'Autun, nouvelles données stratigraphiques et palynologiques *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, **91**: 9-25

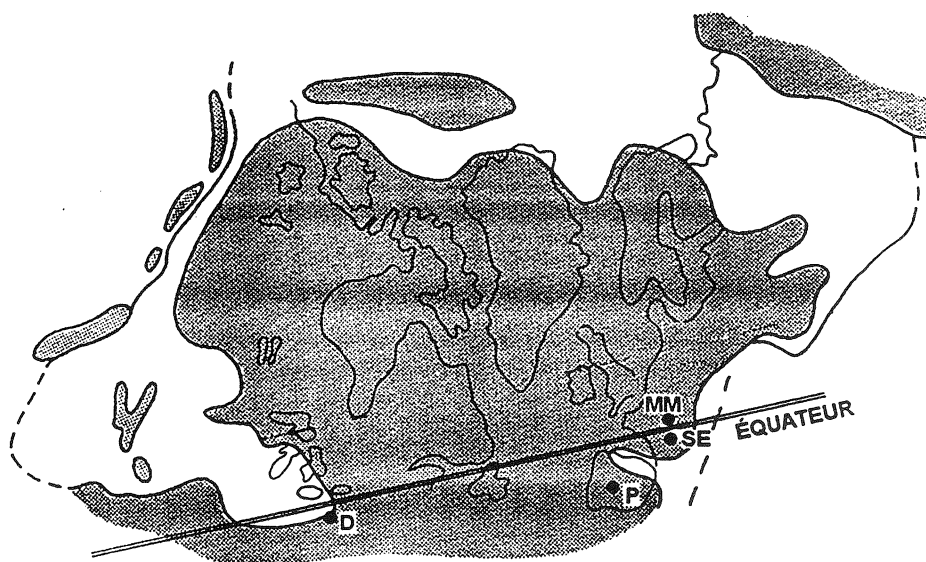
DOUBINGER J., VETTER P., LANGIAUX J., GALTIER J. ET BROUTIN J. (1995): La flore fossile du bassin houiller de Saint-Etienne. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, **164**: 1-351.

POPLIN C. (1994): Un écosystème carbonifère à Montceau-les-Mines. In *Quand le Massif Central était sous l'équateur* (Dir. publ. Poplin C. et Heyler D.), C.T.H.S. Ed., 289-328.

POPLIN C. ET HEYLER D. (1988): Les fossiles de Montceau-les-Mines. *Pour la Science*, **133**, 80-89.



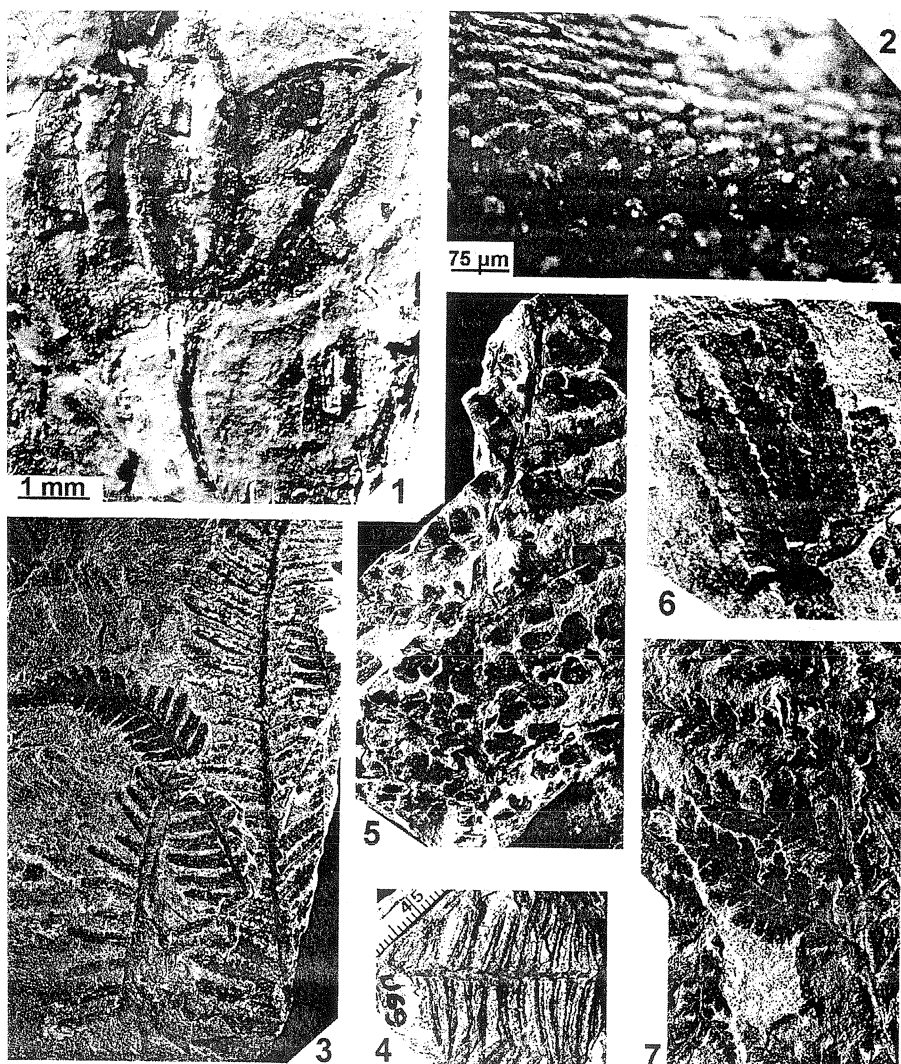
Reconstitution des continents (en grisé) au Stéphanien.
(Modifié, d'après C. Poplin, 1994).



Reconstitution paléogéographique de l'Euramérique au Stéphanien.
(Modifié, d'après C. Poplin, 1994).

MM = Montceau-les-Mines ; **SE** = Saint-Étienne ; **P** = Puertollano ;
D = Dunkard.

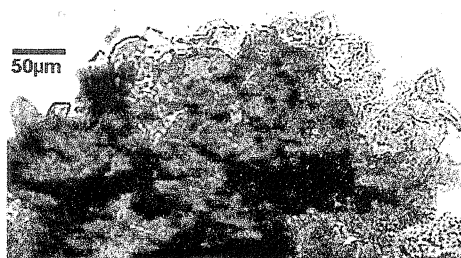
Figure 1



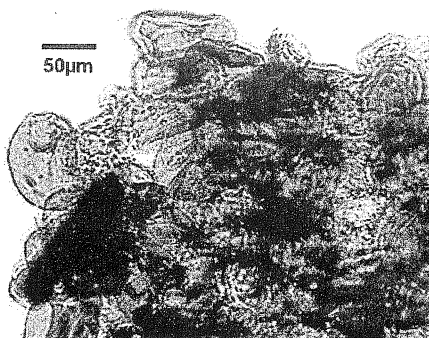
Quelques éléments hygrophiles d'affinités "stéphaniennes"

1, 2 : *Schizostachys hispanica* Broutin; 3, 4 : *Pecopteris lamuriana* Heer;
 5 : *Sphenopteris rotundiloba* Nemejc; 6 : *Pecopteris elaverica* Zeiller;
 7 : *Sphenopteris mathetii* Zeiller. (Bassin de Guadalcanal, Permien inférieur)

Figure 2



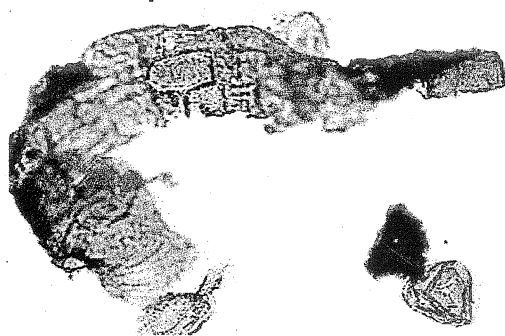
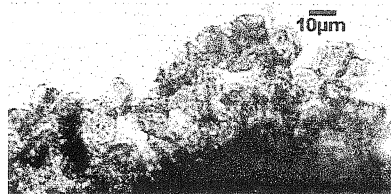
---- *Punctatisporites* "immatures"



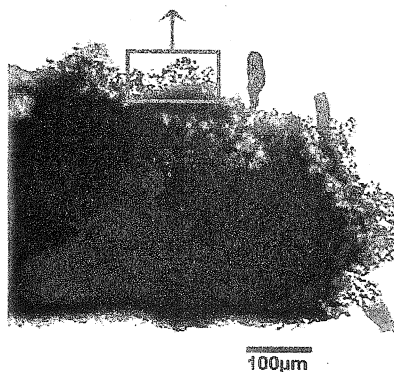
Thymospora "immatures"



Granulatisporites sp.



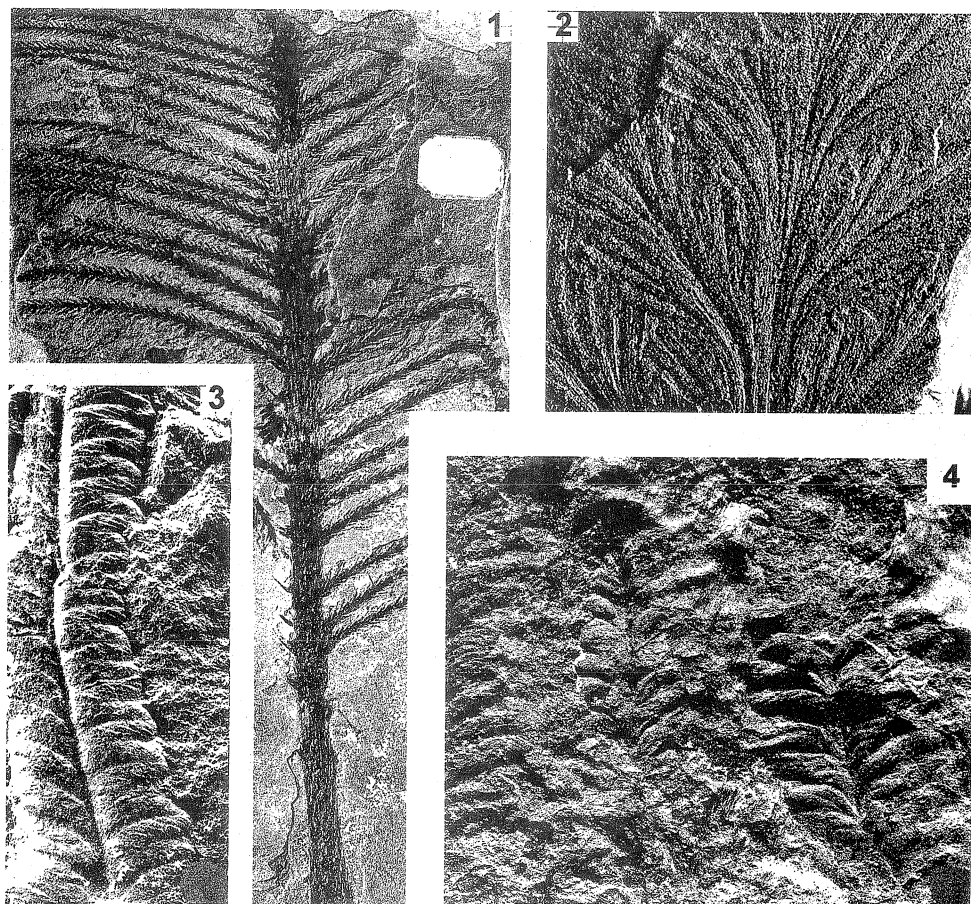
Fragment de paroi sporangiale "éclatée"



Gros fragment de sporange de *Laevigatosporites* sp.

Fragments de sporanges renfermant des
"taxons guides" du Stéphanien

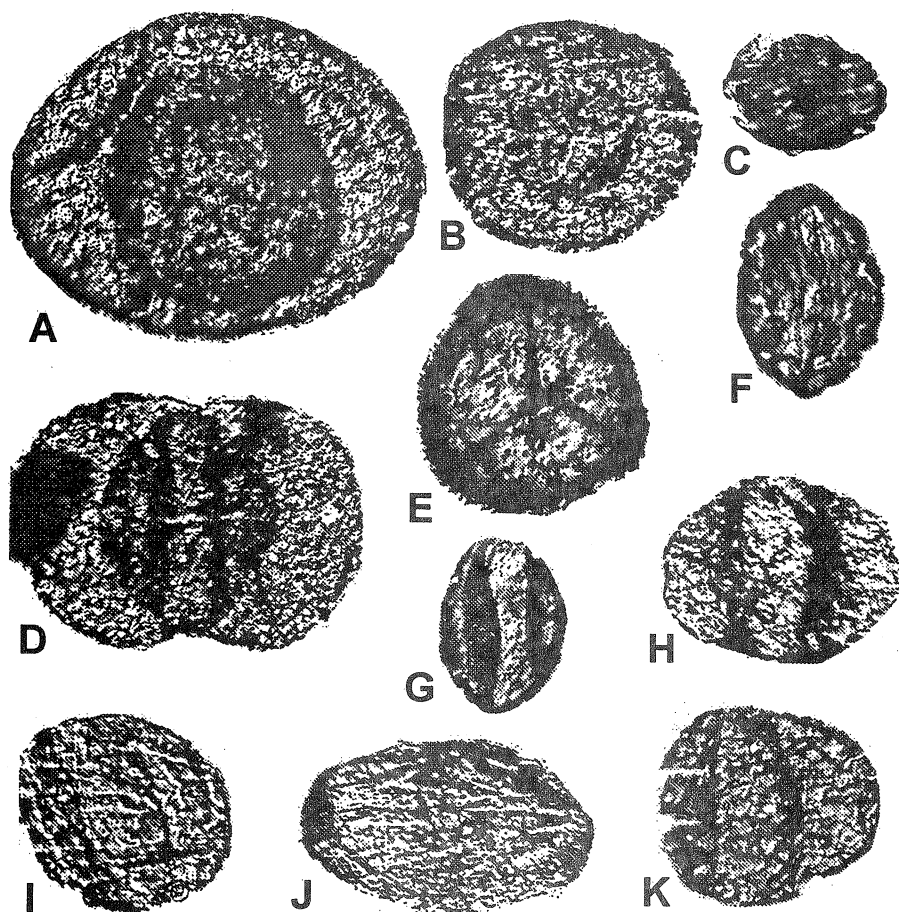
Figure 3



Quelques éléments méso-xérophiles d'affinités "autuniennes"

1 : *Walchia piniformis* Sternberg; 2 : *Lodevia* (al. *Callipteris*) *nicklesii* (Zeiller) Haubold et Kerp
3, 4 : *Autunia conferta* (Sternberg) Kerp. (Bassin de Saint-Etienne, Stéphanien supérieur)

Figure 4

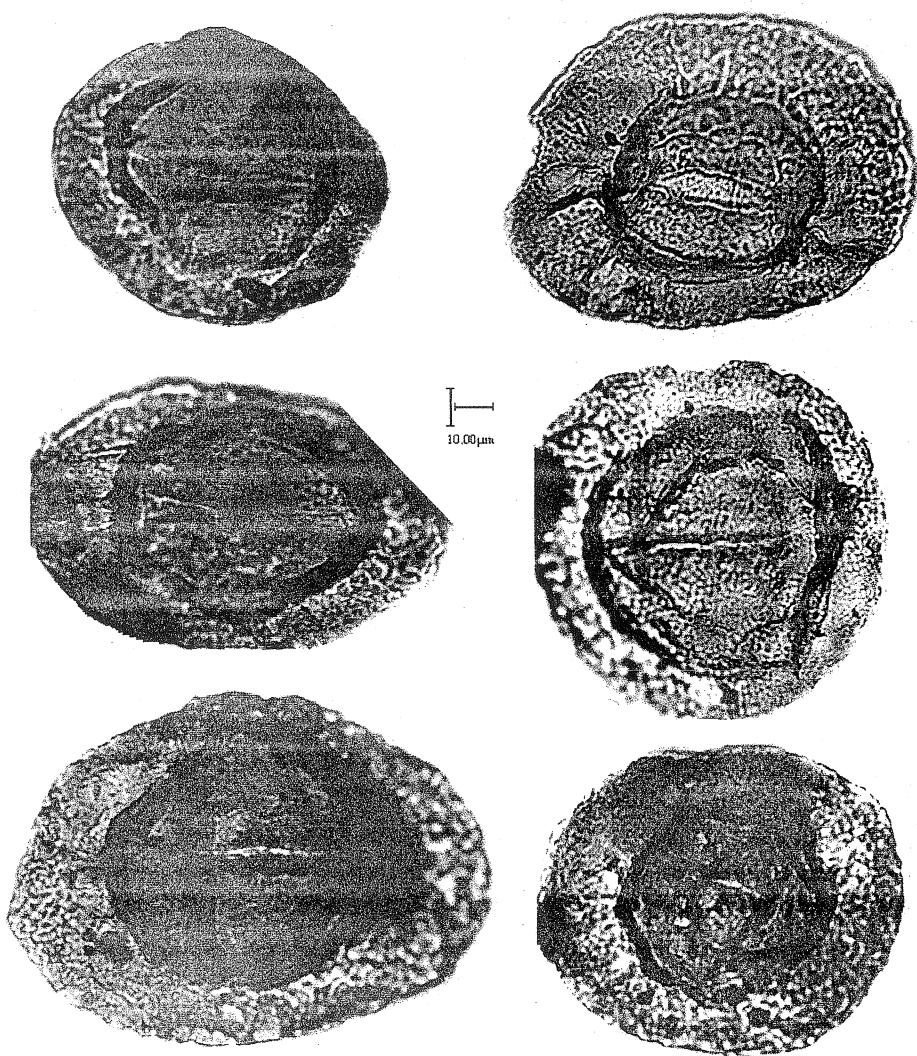


Éléments d'une association palynologique de caractéristiques typiquement "autuniennes".

(Origine : horizon lacustre du faisceau de Beaubrun, Stéphanien supérieur du bassin de Saint-Étienne).
D'après Doubinger et al., 1995.

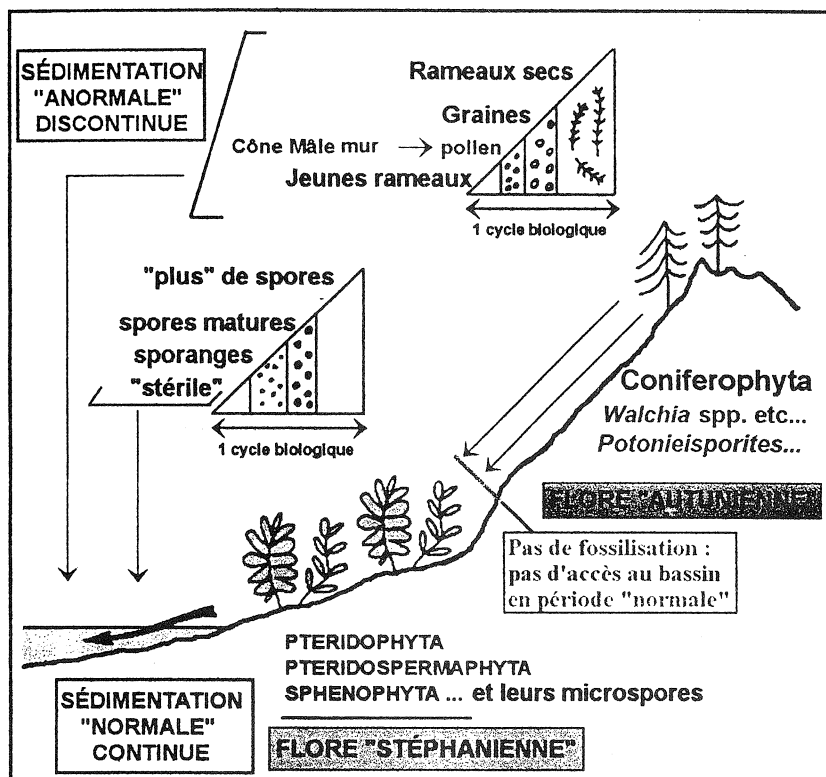
A : *Potonieisporites novicus*; B : *Wilsonites vesicatus*; C : *Vittatina costabilis*; D : *Gardenasporites heisselii*; E : *Lundbladispора gigantea*; F : *Costapollenites ellipticus*; G : *Cycadopites* sp.; H : *Vesicaspora* sp.; I : *Vittatina* sp.; J : *Ephedripites* sp.; K : *Protohaploxypinus* sp.

Figure 5



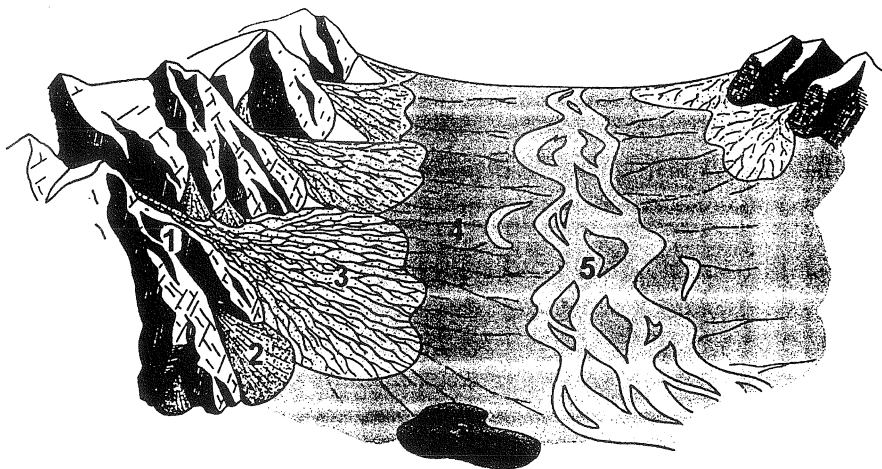
QUELQUES "MORPHOTYPES" DU GENRE
POTONIEISPORITES

Figure 6



Dynamique de dépôt des cortèges végétaux hygrophiles
 "stéphaniens" et méso-xérophiles "autuniens"
 dans le bassin de Decize.

Figure 7



"Sequence paysage" dans le Stéphaniens du bassin de Saint-Étienne.

L'interprétation la distribution "verticale" des paléoflores dans la série stratigraphique a permis de montrer, intercalés dans un ensemble de strates à flores hygrophyles "stephaniennes", installées dans les milieux fluvio-lacustres et palustres (4, 5) des horizons renfermant des associations méso-xérophiles "autuniennes".

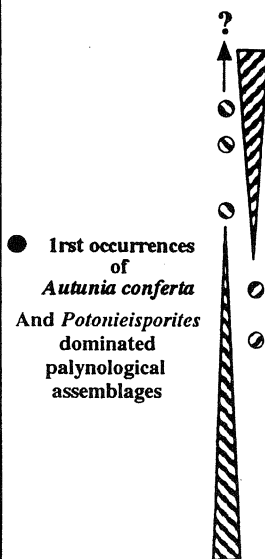
Ces cortèges correspondent aux végétations "CONTEMPORAINES" installées sur les milieux bordiers (1 à 3).

Cette coexistence, reconnue maintenant dans toute la chaîne hercynienne, est un phénomène très général, dont la durée peut excéder celle d'un bassin donné.

D'après Becq-Giraudon, J.F., Mercier, D. et Jacquemin, H. in Doubinger, J. et al., (1995)

Figure 8

After WAGNER (1966)		After BOERSMA (1972)	After WAGNER (1985)	DOUBINGER & al. (1995) St.Étienne basin
AUTUNIAN		AUTUNIAN	AUTUNIAN	AUTUNIAN
STEPHANIAN	"C"	LATE STEPHA- NIAN	"C"	● ● LATE STEPHA- NIAN
	"B"	EARLY STEPHA- NIAN	"B"	
	"A"		BARRUELIAN	EARLY STEPHA- NIAN
	CANTABRIAN	WESTPHA- LIAN "D"	CANTABRIAN	NIAN
WESTPHALIAN "D"			WESTPH. "D"	WESTPH. "D"



Unpublished

⊘ : 1st known "Autunian-like" assemblages

● : recurrences of "Stephanian like" floras

Figure 9

Les méthodes d'études et l'interprétation des flores foliaires du Néogène. Comparaison avec les flores polliniques.

P. Roiron

ESA 5059, Paléoenvironnements, Anthracologie et Action de l'Homme, Institut de Botanique, 163 rue Auguste Broussonet, 34090 Montpellier, France

Introduction

Le Néogène est une période relativement récente de l'histoire de notre planète qui couvre les 25 derniers millions d'années. Cette période a été le théâtre de grands bouleversements de la végétation liées essentiellement à des modifications climatiques, mais aussi tectoniques et paléogéographiques.

Contrairement aux périodes plus anciennes du Paléozoïque et du Mésozoïque, la flore néogène d'Europe est largement dominée par les Angiospermes et la plupart des genres de cette époque existent encore aujourd'hui dans l'hémisphère nord.

Au début du Tertiaire, le climat qui régnait sur l'Europe était globalement de type tropical, chaud et humide. On peut cependant noter un premier refroidissement qui intervient vers - 35 Ma, à la limite Eocène-Oligocène. Le Miocène (-25 à -5 Ma) voit progressivement disparaître les taxons les plus thermophiles. Pendant les cinq derniers millions d'années, les flores sont profondément modifiées sous l'effet de fréquentes oscillations climatiques. Les restes végétaux et les microfossiles planctoniques ont enregistré de nombreux refroidissements et réchauffements successifs. Les résultats obtenus par les différentes méthodes dans des séries marines ou continentales ont montré que les changements climatiques importants étaient globaux et synchrones. La courbe globale des températures moyennes des eaux marines de surface obtenue à partir de l'étude du microplancton calcaire dans des carottes marines ou des coupes continentales (fig. 1) montre un maximum du chaud au Burdigalien-Langhien, puis une période froide au Serravalien et à partir du Messinien, de nombreuses fluctuations thermiques jusqu'aux glaciations quaternaires (Müller, 1984).

La palynologie peut aussi donner des indications sur les variations globales des températures et des précipitations. La courbe des températures moyennes annuelles obtenue à partir de résultats palynologiques de plusieurs sites marins ou continentaux du sud de la France (fig. 2) montre aussi que le Langhien a été la période la plus chaude du Miocène (climat tropical humide) et qu'elle est précédée par une phase à

Las figuras correspondientes están incluidas al final de esta conferencia

sécheresse estivale (Bessedik, 1985). En effet, c'est pendant le Néogène que l'on voit apparaître des phases à groupements herbacés steppiques (avec Graminées, Composées) ou à ligneux xérophiles au dépens des éléments mégathermes. Ce phénomène est déjà sensible à la fin du Burdigalien (vers -17 Ma) puis au cours du Pliocène. Il indique des conditions climatiques contrastées, avec un déficit des précipitations en saison chaude, premiers témoignages d'un climat méditerranéen moderne.

Un autre moyen d'avoir une idée des variations globales du climat au cours du Néogène consiste à étudier les variations du rapport isotopique $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ sur les coquilles calcaires des foraminifères sur de longues séquences marines (Shackleton *et al.*, 1995). Cela indique les variations de la température moyenne des eaux de mer et permet d'établir une chronologie isotopique (fig. 3).

Les quatre glaciations anciennement reconnues pendant le Quaternaire ne sont plus considérées aujourd'hui que comme des phases majeures regroupant plusieurs fluctuations chaud-froid. Il est à noter que ces glaciations débutent bien avant le Quaternaire dont la limite est actuellement placée au sommet de l'Olduvai vers -1,77 Ma. Mais il y a actuellement un débat et plusieurs auteurs souhaitent que le début du Quaternaire soit repoussé à la limite Gauss-Matuyama vers - 2,6 Ma (Suc *et al.*, 1997). En effet cela correspond au maximum d'un refroidissement qui a commencé vers -3,1 Ma (Vergnaud Grazzini *et al.*, 1990) en relation avec la mise en place de la calotte glaciaire arctique.

Méthodologie

Différents types de restes végétaux peuvent être fossilisés dans des sédiments continentaux ou même marins. On peut trouver des fragments de tiges ou de racines sous forme de bois ou de charbon de bois, des rameaux ou des organes végétaux détachés tels que les feuilles, les fruits, les graines ou les cônes de conifères. L'ensemble de ces restes macroscopiques constituent ce que l'on appelle les macroflores et leur étude est désignée sous le terme général de paléobotanique. Un certain nombre de sous-disciplines se sont développées depuis une trentaine d'années en fonction du type de matériel étudié. La xylogologie et l'anthracologie pour l'étude anatomique des bois et des charbons de bois, la carpologie pour l'étude des fruits et des graines.

D'autres éléments végétaux plus petits comme les pollens, les spores ou les algues microscopiques comme les Diatomées, forment des assemblages désignés sous le terme de microflores. La palynologie est l'étude des flores polliniques ou palynoflores (pollens et spores).

Les macroflores foliaires

Les fossiles sont conservés dans différents types de sédiments: argiles, marnes sableuses, calcaires, craies ou calcarénites, travertins, diatomites, tufs volcaniques.... Ces sédiments peuvent être continentaux

(lacustres, fluviatiles, marécageux, deltaïque) ou parfois marins (sables littoraux, argiles).

1. Prélèvements sur le terrain

La méthode de travail sur le terrain est pratiquement toujours la même quelquesoit le gisement et le type de sédiment dans lequel les fossiles sont conservés. Il s'agit de dégager les niveaux fossilifères sur des surfaces assez grandes pour pouvoir ensuite prélever des gros blocs à l'aide de masses et de burins, de barre à mine ou même parfois de marteau-piqueur.

Ces blocs sont ensuite fracturés au marteau et au burin, les cassures se produisant souvent là où se trouvent les empreintes. Dans le cas de sédiments argilo-sableux, de craies ou de diatomites, les blocs sont ouverts sur le terrain soit au marteau et au burin soit avec des spatules. Les échantillons sont grossièrement dégagés et taillés au couteau puis enveloppés dans des sacs en plastique. Ils sont ensuite amenés au laboratoire où ils sont nettoyés et traités si nécessaire.

Les fossiles se présentent sous deux formes souvent liées au type de sédiment. On peut avoir des **empreintes** ou des **compressions**.

Dans le cas de marnes, de calcaires, de craies ou de travertins, il ne reste en général que des empreintes plus ou moins nettes. Dans les cas les plus favorables (argiles, diatomites) on a des compressions, c'est à dire que les feuilles sont conservées avec leur matière organique.

2. Au laboratoire

Les empreintes se conservent sans traitement particulier. Dans le cas de compressions, la matière organique se désagrège en séchant. Il faut alors les traiter rapidement, soit en appliquant plusieurs couches de vernis sur les feuilles fossiles, soit en réalisant des transferts entre lame et lamelle dans une résine.

Le transfert s'obtient en trempant chaque spécimen dans plusieurs bains d'acétone, puis en déposant à sa surface un film plastique d'acétate de cellulose qui va fondre au contact de l'acétone. Après dessiccation sous hotte, on décolle la pellicule de plastique sur laquelle la feuille fossile est fixée. On fait ensuite une attaque acide (fluorhydrique pour la diatomite) et un rinçage pour nettoyer l'échantillon, puis un passage dans des bains d'alcool 90° et 100° et de xylène et un montage dans une résine de type araldite entre lame et lamelle. On peut alors observer les détails les plus fins de la nervation et la comparer avec des feuilles actuelles qui peuvent être elles aussi réduites à leur squelette.

La technique est la suivante. On trempe les feuilles préalablement séchées dans un bain chaud de soude ou de potasse (5 à 20%) pendant 5 à 10 mn, puis on rince à l'eau froide et on frotte délicatement le limbe. On blanchit ensuite le squelette à l'eau de Javel ou à l'eau oxygénée. Après séchage on peut le conserver et le photographier.

3. Description des échantillons, dessins, photographies

Les échantillons sont ensuite décrits, en particulier la forme du limbe, la base, le sommet, les bords et la nervation en utilisant une nomenclature précise (Dilcher, 1974). La plupart des échantillons sont photographiés ou dessinés à l'aide d'une loupe binoculaire équipée d'une chambre claire en utilisant un éclairage latéral pour mieux faire apparaître la nervation ou les dents.

4. Déterminations

L'identification des échantillons nécessite un long travail de comparaison avec de nombreuses feuilles d'espèces actuelles ou fossiles. En effet, la détermination des plantes à l'aide d'une flore est basée surtout sur les caractères des fleurs ou des fruits et il n'existe pas de clés d'identification basées sur les feuilles. La détermination des échantillons est difficile, d'autant plus qu'ils sont souvent fragmentaires. Il faut donc absolument que le paléo-botaniste ait déjà une bonne connaissance des feuilles des espèces actuelles.

Si le gisement est ancien (par exemple miocène ou pliocène), la connaissance de la flore européenne ne sera pas suffisante. En effet, la flore fossile contiendra sans doute encore des espèces tropicales ou subtropicales (mégathermes ou méga-mésothermes) dont les représentants actuels ne vivent plus en Europe mais dans les zones chaudes de l'hémisphère Nord (Amérique du Nord ou Asie). Cela implique une connaissance aussi complète que possible des espèces actuelles de ces régions afin de pouvoir comparer leurs feuilles aux échantillons fossiles.

Les outils utilisés sont des ouvrages représentant des feuilles d'espèces actuelles, une collection de référence de feuilles actuelles et un herbier très riche en espèces du monde entier. D'autre part on utilise aussi les illustrations des nombreux travaux sur les flores tertiaires.

Cette partie systématique est sans doute la plus difficile de ce genre d'études car elle nécessite par avance une bonne connaissance de la morphologie foliaire. Il faut aussi tenir compte des nombreuses espèces qui présentent un polymorphisme foliaire, par exemple les feuilles de *Quercus ilex* peuvent être à bords entiers ou dentés sur le même arbre. D'autre part dans les zones chaudes, la plupart des espèces ligneuses ont des feuilles lancéolées à bords entiers qui présentent des convergences de forme.

Les degrés d'identification vont varier en fonction de la plus ou moins grande similitude entre les échantillons fossiles et les feuilles actuelles.

Il ne faut pas oublier que les espèces évoluent au cours des temps géologiques, qu'elles apparaissent à certaines périodes, se transforment, migrent à travers les continents et parfois disparaissent en laissant ou non une descendance. Pour les périodes relativement récentes du Miocène supérieur, du Pliocène ou du Pléistocène, certaines espèces fossiles seront identifiées à des actuelles, alors que cela est moins probable pour

les périodes anciennes. D'autres espèces fossiles auront des caractères morphologiques légèrement différents ou intermédiaires entre deux ou plusieurs espèces actuelles et seront identifiées par un nom paléontologique.

Liquidambar europaea est un bon exemple de la difficulté du rapprochement avec les espèces actuelles. Les feuilles néogènes de ce taxon se rapprochent de l'espèce actuelle américaine *Liquidambar styraciflua*, mais on peut trouver aussi dans les mêmes sites des fruits globuleux de *Liquidambar* qui par leur taille et la longueur des valves épineuses, se rapprochent de l'espèce orientale *Liquidambar orientalis*. Cette opposition entre les feuilles et les fruits a été observée dans plusieurs gisements néogènes d'Europe. Il semble donc que le *Liquidambar europaea*, qui a disparu d'Europe au Pliocène supérieur, soit un type intermédiaire entre les deux espèces actuelles.

Dans d'autres cas, seul le genre pourra être précisé, et enfin certains échantillons resteront indéterminés soit parcequ'ils sont trop fragmentaires, soit parcequ'aucun rapprochement n'aura pu être obtenu.

5. Interprétation des macroflores

Une fois le travail d'identification terminé, on obtient une liste floristique caractérisant la flore, c'est à dire l'ensemble des espèces végétales fossilisées dans le dépôt. Cette flore doit ensuite être interprétée en terme de végétation, c'est à dire qu'il faut considérer la répartition et les groupements de ces espèces en fonction de différents critères comme le relief, l'exposition, le type de sol, le climat ...

Pour passer de la flore à la végétation, il faut essayer de comprendre d'où viennent ces feuilles, comment ont elles été transportées, sur quelle distance, comment se sont elles fossilisées et quelle est la représentation qualitative et quantitative de l'échantillonnage.

L'observation des modes de transport et de dépôt des restes végétaux concerne la **taphonomie**. Les feuilles sont transportés d'abord par le vent puis surtout par l'eau depuis leur lieu d'émission jusqu'au lieu de dépôt qui peut être un marécage, un lac, un delta ou éventuellement le bord de mer. Ce transport s'effectue généralement sur de faibles distances (quelques km à quelques dizaines de km) et les macroflores sont donc le témoin de végétations locales. Les feuilles qui ne sont pas broyées par le transport et qui résistent à la putréfaction sont ensuite enfouies dans le sédiment où elles se fossiliseront. Il y a là une première sélection entre les feuilles des plantes herbacées qui sont fragiles et se conservent très rarement et les feuilles d'arbres ou d'arbustes qui sont plus rigides grâce à une cuticule plus épaisse. L'image obtenue par l'étude des flores foliaires ne reflète généralement que les plantes ligneuses (arbres ou arbustes) et donc une végétation essentiellement forestière.

En général, les dépôts lacustres ou de faible énergie (peu de courant) contiennent surtout des feuilles fossilisées dans des sédiments fins, alors

que les dépôts de forte énergie (crues, inondations) sont plus grossiers (sables, graviers) et contiennent surtout des fruits, graines, cônes, tiges.

a) Aspect qualitatif

La reconstitution de la paléovégétation s'appuie sur la répartition actuelle des taxons similaires et le climat des régions où elles se développent, ainsi que sur l'écologie de ces espèces et les groupements végétaux dans lesquels elles vivent. Pour les flores néogènes d'Europe, les espèces actuelles comparables se répartissent dans 5 grandes zones :

- Asie (Himalaya, Chine, Japon)
- Amérique du Nord
- Europe
- Macaronésie (îles Canaries, Madère)
- Zone méditerranéenne (sud de l'Europe, Afrique du Nord, Moyen-Orient, Caucase)

Pour chacune de ces grandes zones, il faut bien sûr distinguer dans quelles régions se trouvent les espèces. En effet la végétation du nord de la Chine (forêts boréales) est tout à fait différente de celle du sud de ce pays (forêts subtropicales). En Amérique du Nord, la flore de Floride est tropicale alors que celle de Californie est méditerranéenne.

Une autre façon d'aborder le problème consiste à regrouper les espèces en fonction de leur écologie pour obtenir des groupements végétaux homogènes. Ainsi, on peut trouver dans la même flore fossile des:

éléments thermophiles: plantes tropicales ou subtropicales

éléments mésophiles: arbres de la forêt tempérée

éléments hygrophiles: arbres de la ripisylve

éléments froids: arbres d'altitude

éléments méditerranéens: taxons adaptés à la sécheresse estivale

Mais il paraît difficile de penser que toutes ces plantes pouvaient vivre en un même lieu alors que certaines ont des exigences écologiques très différentes. On voit mal comment un arbre tropical pouvait cohabiter avec un arbre montagnard. L'ensemble des feuilles qui se sont fossilisées en un même lieu ne signifie pas que les espèces correspondantes vivaient toutes au même endroit. On rejoint ici l'aspect taphonomique et on est obligé de faire intervenir un transport différentiel avec éventuellement des étages de végétation s'il existe des reliefs à proximité ou un paysage en mosaïque avec par exemple des versants rocheux bien exposés et donc plus secs, des fonds de vallée plus humide ...

La répartition par zones géographiques permet aussi de rechercher des modèles de végétation actuels sous la forme d'une association forestière contenant le plus grand nombre d'espèces ou de genres présents dans la flore fossile (Roiron, 1992).

Selon la dominance de tel ou tel groupe et par rapprochement avec un ou plusieurs modèles actuels, on peut arriver à une reconstitution de la végétation et en déduire des indications sur le climat de cette époque. Par exemple les flores tropicales ou subtropicales du Miocène moyen et supérieur ont beaucoup de genres ou d'espèces communs avec les flores actuelles du sud des Etats Unis (Louisiane, Floride) ou avec la laurisylve du sud de la Chine. Certaines flores pliocènes du sud de la France ont plutôt des affinités avec la flore de Californie ou des îles Canaries. D'autres se rapprochent de la végétation du Caucase ou du sud de la mer Caspienne. En général, un seul modèle actuel ne suffit pas à donner une bonne image de la végétation correspondant à chaque gisement.

Une autre difficulté provient du fait que cette image reste ponctuelle, dans l'espace et dans le temps. En effet, il s'agit d'une reconstitution de la végétation locale qui n'est pas forcément généralisable à l'ensemble de la région. D'autre part les macroflores sont presque toujours limitées à un seul niveau fossilifère, ce qui signifie que le dépôt a été pratiquement instantané (10 à 20000 ans) par rapport à l'échelle géologique du Tertiaire. Seule la comparaison avec d'autres macroflores ou microflores bien datées et de la même région peut permettre d'établir des corrélations et d'avoir une idée des variations de la végétation et du climat au cours du temps.

Un autre élément, très important et souvent sous estimé, concerne l'évolution des végétaux. On a vu que les taxons fossiles ne sont pas toujours entièrement semblables à ceux d'aujourd'hui et ces variations morphologiques peuvent impliquer une écologie différente de l'actuelle. Même si les identifications sont menées jusqu'à l'espèce, il faut être prudent, en particulier pour les périodes anciennes, lorsque l'on transpose l'écologie des végétaux actuels à leurs homologues fossiles. Les études des macrorestes (feuilles, fruits ou graines) et des pollens fossiles du Pliocène et du Quaternaire ancien semblent montrer que certains taxons ont eu une évolution relativement rapide aboutissant à une différenciation de nouveaux types spécifiques, en particulier chez *Quercus*, *Fagus*, *Carpinus* ...

b). Aspect quantitatif

Il est possible de compter le nombre d'échantillons de chaque espèce dans un même gisement et d'obtenir des pourcentages. L'histogramme de la flore de Crespià (limite plio-pléistocène) montre qu'elle est largement dominée par les échantillons de *Quercus cerris* et de *Carpinus orientalis* (fig. 4). Il est vraisemblable que ces deux espèces devaient dominer dans la forêt qui entourait le paléolac de Crespià, mais il faut toujours rester prudent pour les interprétations quantitatives (Roiron, 1983). En effet, le mode de transport favorise les arbres vivant au bord de l'eau (ripisylve) au dépens des espèces qui vivent dans des zones plus sèches (xérophytes). De plus, la plupart des arbres des forêts tempérées sont à feuillage caduque et donc de gros producteurs de litière ce qui augmente leurs chances d'être bien représentés dans les

gisements fossiles par rapport aux espèces à feuillage persistant plus fréquentes dans les milieux secs (garrigue : Chêne vert ou Chêne kermès, Buis) ou tropicaux (Lauracées).

Il faut donc faire très attention lorsque l'on essaye de faire une interprétation quantitative d'une macroflore. L'abondance des feuilles d'une même espèce ne signifie pas obligatoirement que cet arbre était l'élément dominant de la forêt qui se développait autour du site.

Les flores polliniques

Les grains de pollen sont produits en grande abondance par l'ensemble des plantes à fleurs et des Conifères. La plupart se conservent très bien dans les sédiments grâce leur paroi externe (exine) très résistante. Il faut cependant noter une exception: les pollens de Lauracées qui ont une exine trop fine ne se conservent pas.

La présence des pollens fossiles est fréquente aussi bien dans des dépôts marins ou littoraux que dans les niveaux continentaux (lacs ou tourbières). Ils se reconnaissent grâce au nombre et à la forme des ouvertures (pores et sillons) et à l'ornementation de l'exine. Les études polliniques sont réalisées à partir d'affleurements ou à partir de forages à terre ou en mer.

Pour chaque prélèvement, une petite quantité de sédiment (20g) est traité au laboratoire par des attaques successives avec des acides (HCl, HF, HNO₃) et des centrifugations. Une partie du culot est montée entre lame et lamelle puis observé au microscope.

L'identification des pollens fossiles est obtenue par comparaison à une collection de référence des grains de pollen actuels ou à un fichier photographique de grains fossiles du Néogène. Le plus souvent les déterminations se font au niveau du genre ou seulement de la famille. Contrairement aux macroflores, l'identification à l'espèce est beaucoup plus rare. Il est donc difficile de faire une interprétation paléoécologique à partir des flores polliniques, puisque le même genre comprend souvent plusieurs espèces qui peuvent vivre dans des milieux très différents.

L'analyse des grains de pollen présents dans un échantillon de sédiment donne un spectre pollinique. Il correspond à une liste de taxons avec un dénombrement de la totalité des pollens observés. Un ensemble de prélèvements dans une série ou un forage permet alors d'obtenir une suite de spectres qui forment un diagramme pollinique.

Interprétation d'un diagramme pollinique.

Tous les diagrammes polliniques détaillés sont construits de la même façon. Les taxons arborescents sont regroupés avec d'abord les Gymnospermes puis les feuillus. On a ensuite les pollens des plantes herbacées puis les spores de fougères et enfin le microplancton.

Le sondage Garraf, situé en mer à quelques km au large de Barcelone, profond de 1200 m, a traversé tout le Pliocène et atteint le Miocène

supérieur. Il s'agit d'argiles marines, parfois sableuses. La biochronologie a été précisée par l'étude des foraminifères. Le diagramme pollinique compte 47 prélèvements (fig. 5).

Si l'on essaie de voir les grandes variations mise en évidence dans ce diagramme de Garraf, on remarque que les pollens de Taxodiacées qui sont des Gymnospermes tropicales ou subtropicales (avec *Taxodium*, *Sequoia* ou *Glyptostrobus*), diminuent vers le haut du diagramme, en même temps que d'autres arbres subtropicaux comme *Engelhartia* et *Myrica*, tandis que les *Pinus* et les Herbacées steppiques (*Artemisia*, Compositae, Graminées) augmentent (Suc et Cravatte, 1982).

L'interprétation des diagrammes polliniques repose sur les variations relatives des pollens des différents taxa. Mais ces pourcentages polliniques n'ont pas tous la même valeur. La petite taille des grains de pollen favorise leur transport sur des distances plus ou moins grandes par l'air, l'eau ou les insectes. Certains taxons sont de gros producteurs polliniques (*Pinus*, *Quercus*) qui sont dispersés sur de grandes distances par le vent (espèces anémophiles), alors que d'autres plantes produisent très peu de pollen et la pollinisation se fait alors le plus souvent par les insectes sur de faibles distances (espèces entomophiles).

L'origine des pollens contenus dans les sédiments est donc aussi bien locale que lointaine et leur étude reflètera une flore régionale englobant des milieux plus éloignés que dans le cas des macroflores. L'intérêt essentiel des études palynologiques réside dans l'obtention de séries continentales ou marines qui permettent de mettre en évidence les fluctuations des différents taxons au cours du temps.

Pour observer plus facilement ces variations de la végétation et donc du climat, les palynologues regroupent eux aussi les taxa en fonction de leur écologie. Ils obtiennent alors des diagrammes synthétiques qui ont l'avantage de faire apparaître plus nettement les fluctuations de la végétation, avec l'alternance des phases chaudes caractérisées par un milieu forestier dominé par les Taxodiacées et les autres arbres thermophiles et les phases froides où la forêt régresse au profit d'un milieu steppique dominé par les herbacées, en particulier *Artemisia* et *Ephedra* et avec parfois une augmentation des conifères d'altitude comme *Cedrus* (fig. 6).

Passons à une autre question délicate. Compte tenu des variations de production et de transport des pollens, comment arriver à une reconstitution la plus exacte possible de la végétation à partir de l'interprétation d'un diagramme pollinique? Les palynologues utilisent eux aussi des modèles actuels concernant les pluies polliniques pour observer les distorsions entre la végétation et les dépôts polliniques de surface des sites correspondants.

L'exemple d'un transect palynologique de 5 km effectué dans la montagne Cagna en Corse entre 400 et 1200 m d'altitude, à partir de prélèvements de surface, fait apparaître des distorsions entre la végétation et le diagramme pollinique (fig. 7). En particulier le chêne vert qui

est un gros producteur de pollen et qui est anémophile est surreprésenté, y compris en altitude où il est totalement absent de la végétation. D'autres espèces comme la bruyère arborescente ou l'aulne sont aussi surreprésentés, alors que les pollens du Sapin sont produits en plus faible quantité et restent sur place. Ce modèle actuel montre toute la difficulté pour une bonne interprétation d'un diagramme pollinique.

L'interprétation des macroflores foliaires et des microflores polliniques montre l'aspect complémentaire de ces deux approches de la végétation néogène et l'intérêt de la comparaison de ces deux types de flores sur un même site.

Prenons l'exemple du gisement de Pichegu (Gard, France), situé au débouché de la ria pliocène du Rhône. Au début du Pliocène, la mer a envahi la vallée creusée pendant la crise de salinité messinienne et a déposé des argiles bleues visibles sur 40m (sondage voisin : 180m) et contenant des foraminifères, des mollusques, des dents de poissons et des pollens. Ce remplissage provoque le recul de la mer et les argiles deviennent plus sableuses, puis on passe à des sables jaunes littoraux, des argiles limoneuses et des bancs de grès. Au dessus on a des formations continentales plus grossières (cailloutis fluviatiles). La macroflore se trouve dans les niveaux sablo-argileux littoraux (37 esp).

Les espèces les mieux représentées en nombre d'échantillons sont *Carpinus suborientalis*, *Fagus pliocenica*, *Platanus aceroides*, *Quercus hispanica*, *Laurus nobilis*. D'autres arbres dont les *Lauraceae*, *Quercus ilex*, *Carya minor*, *Zelkova ungeri*... sont également bien représentés (Roiron, 1979, 1992). Cette macroflore permet de reconstituer la végétation qui vivait dans cette région. On trouve dans ce gisement de nombreux taxons de la forêt mésophile caducifoliée qui devait couvrir l'arrière pays, quelques Lauracées subtropicales (*Ocotea foetens*, *Cinnamomum pedunculatum*, *Neolitsea sericea* et *Persea gratissima*) qui devaient vivre dans les parties basses du littoral et des éléments de la ripisylve (*Alnus*, *Populus*, *Salix*, *Platanus*). Il y a peu de Gymnospermes ou d'autres arbres montagnards (*Abies*, *Fagus*, *Quercus libani*) car les reliefs étaient assez éloignés du littoral.

Les éléments xérophiles sont aussi présents à Pichegu avec *Carpinus orientalis*, *Quercus ilex*, *Quercus faginea* et *Laurus nobilis*.

Un seul modèle actuel ne suffit pas pour représenter la végétation pliocène de Pichegu (sud de la Chine, Caucase, Canaries) mais c'est avec le Moyen Orient et le Caucase que les affinités sont les plus grandes. L'absence de feuilles dans les argiles marines inférieures s'explique par un éloignement trop grand du rivage. Pour avoir une idée de l'évolution de la végétation depuis le Pliocène basal dans cette région, il faut comparer la macroflore de Pichegu à celle de Saint Marcel d'Ardèche située plus au nord et légèrement plus ancienne (Depape, 1922). On constate alors la disparition de plusieurs taxons thermophiles comme les Palmiers (*Sabal*), les Taxodiacees, *Liriodendron*, *Sassafras* ... ce qui indique un climat un peu moins chaud au moment du dépôt de Pichegu.

La flore pollinique de la coupe de Pichegu a également été étudiée (Suc, 1980). Le diagramme pollinique détaillé montre l'évolution de la flore depuis les argiles marines de la base de la carrière jusqu'aux 2 niveaux à feuilles des sables littoraux (fig. 8). On voit que les Gymnospermes d'altitude (*Abies*, *Cedrus*, *Picea*, *Tsuga*) sont bien représentés même s'ils restent cantonnés en altitude. Les Taxodiacées sont présentes dans les argiles marines puis disparaissent dans les niveaux à feuilles, ce qui confirme leur absence de la macroflore. La disparition des Taxodiacées ne peut pas s'expliquer par la légère baisse des températures puisqu'il reste encore dans la macroflore quelques Lauracées tropicales et que les Gymnospermes d'altitude n'augmentent pas dans le haut du diagramme. Même si l'on constate une baisse graduelle des températures depuis le Miocène, la flore de Pichegu est antérieure aux premiers froids. Par contre on remarque dans le dernier niveau l'importance des pollens de Cupressacées (*Juniperus*, *Cupressus*) et de *Quercus ilex* ou *coccifera* qui sont des espèces xérophiles et qui indiquent l'apparition d'une phase climatique à étés secs, c'est à dire d'un climat méditerranéen. C'est cette sécheresse estivale qui a provoqué la disparition des Taxodiacées et non pas une phase froide.

Cet exemple montre tout l'intérêt d'une étude comparative entre macroflore et microflore d'un même gisement.

Conclusion

Rappelons les apports respectifs des deux méthodes.

Les macroflores sont le reflet d'une végétation locale essentiellement forestière; elles permettent souvent des déterminations à l'espèce et donc une bonne approche paléoécologique du milieu en particulier par comparaison avec des modèles de végétation actuels. Par contre elles sont souvent réduites à un seul niveau ce qui donne des images très ponctuelles de la végétation. Il faut alors comparer différentes macroflores espacées dans le temps pour avoir une idée de l'évolution de la végétation (avec souvent des risques d'erreurs). D'autre part les phases froides steppiques ne sont pas enregistrées par les macroflores puisque l'absence d'arbres interdit toute possibilité de fossilisation de flore foliaire.

Les flores polliniques sont moins performantes au niveau de la détermination qui reste souvent au niveau du genre ou de la famille mais elles intègrent les plantes herbacées et ont l'avantage d'être présentes dans de longues séquences et donc de montrer l'évolution des grands groupes végétaux au cours du temps.

Si cela est possible, il est préférable d'intégrer cette double approche de la végétation dans le cadre d'une étude pluridisciplinaire associant d'autres études : stratigraphie, paléomagnétisme, datations absolues, foraminifères, malacologie, faunes de poissons, de mammifères... qui apportent chacune d'autres informations sur le paléoenvironnement.

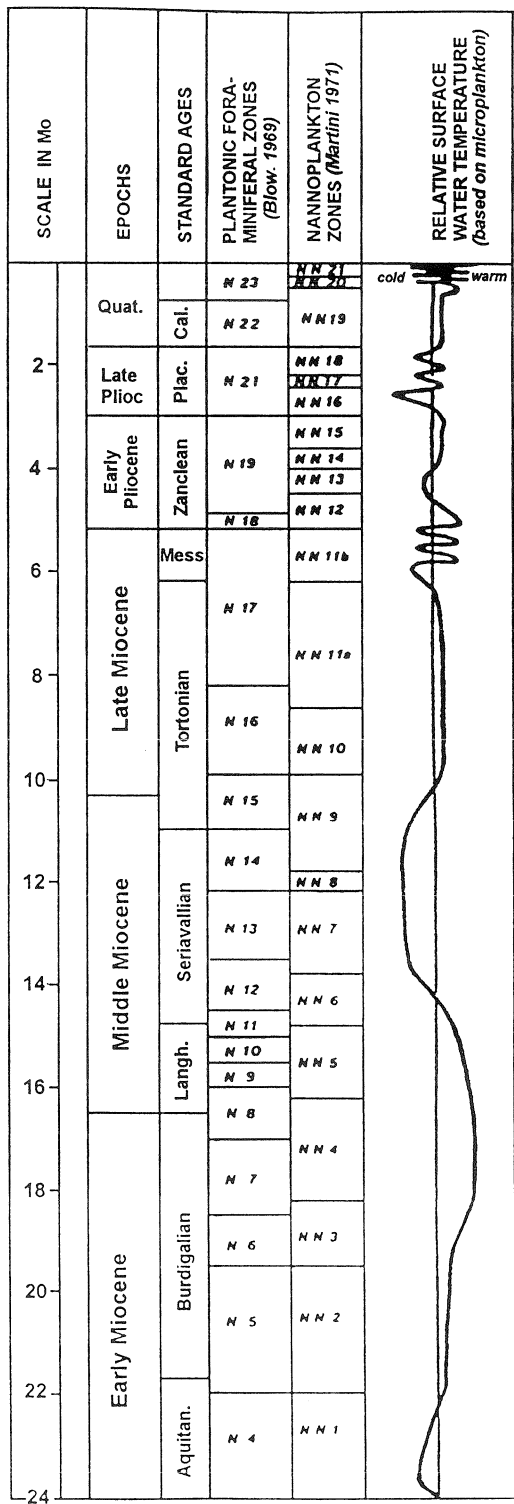


Figure 1: Courbe des températures moyennes des eaux marines de surface pendant le Néogène et le Quaternaire (Müller, 1984).

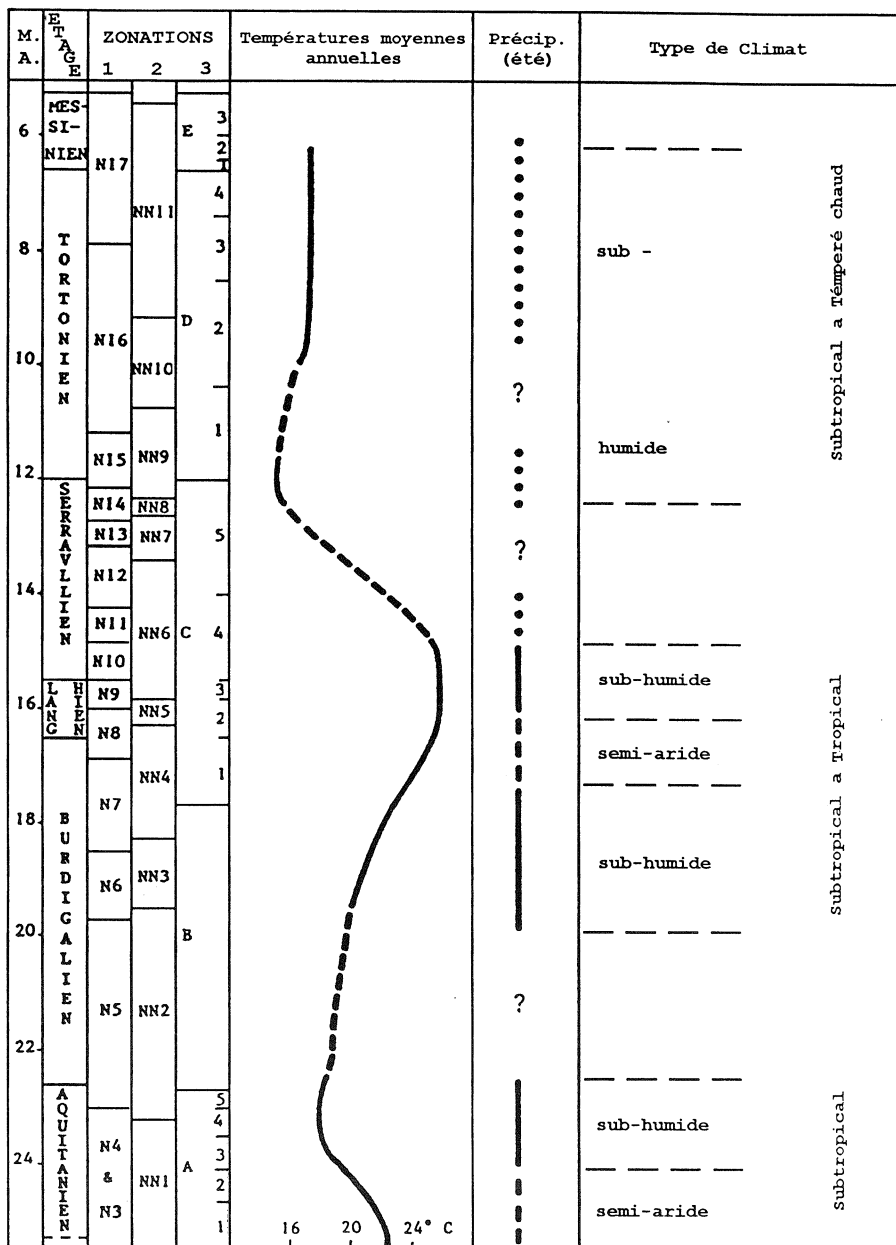


Figure 2: Evolution du climat miocène des régions nord-ouest méditerranéennes à partir de la palynologie (Bessedik, 1985).

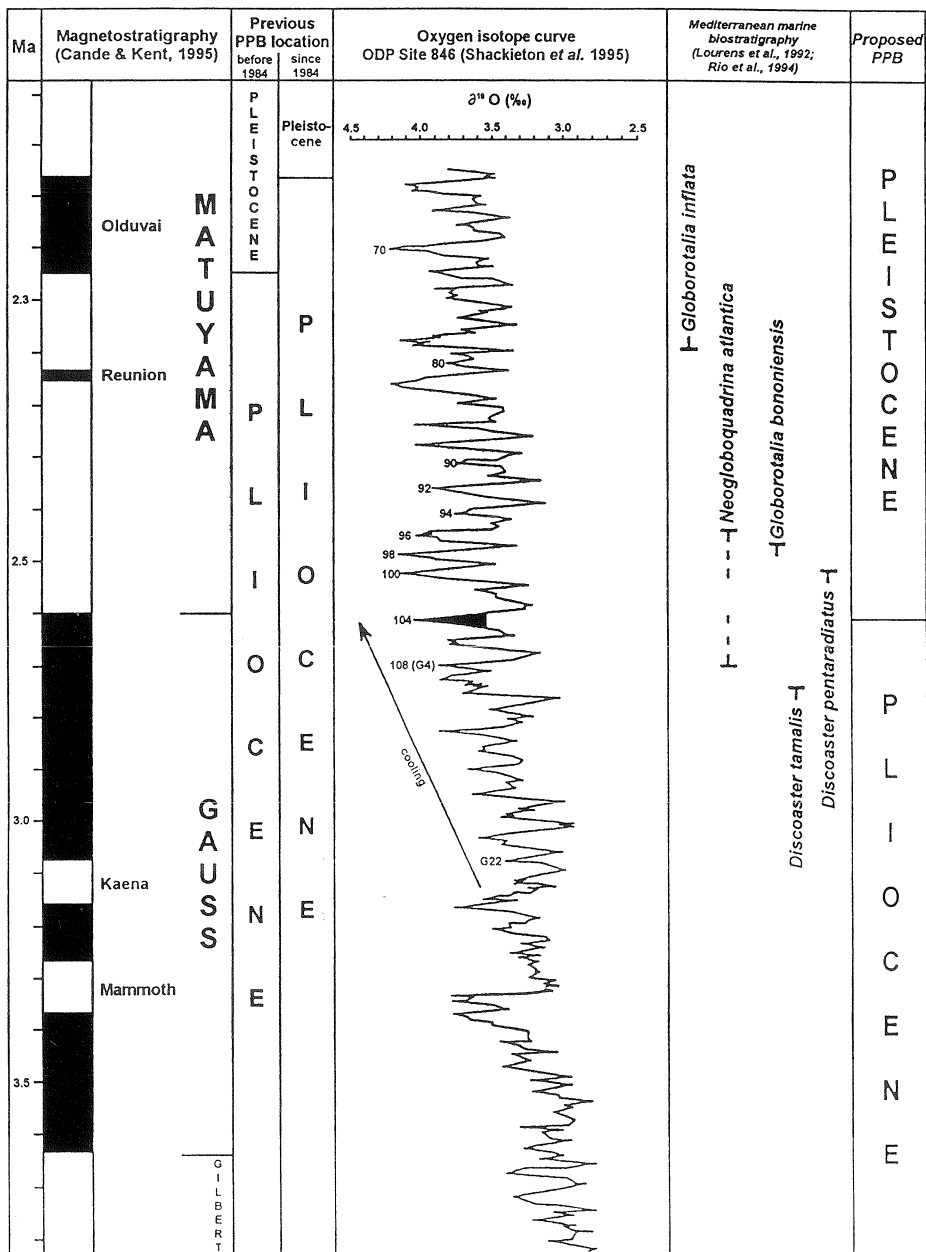


Figure 3: Courbe isotopique $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ (ODP Site 846) et nouvelle proposition pour la limite plio-pléistocène (Suc et al., 1997)

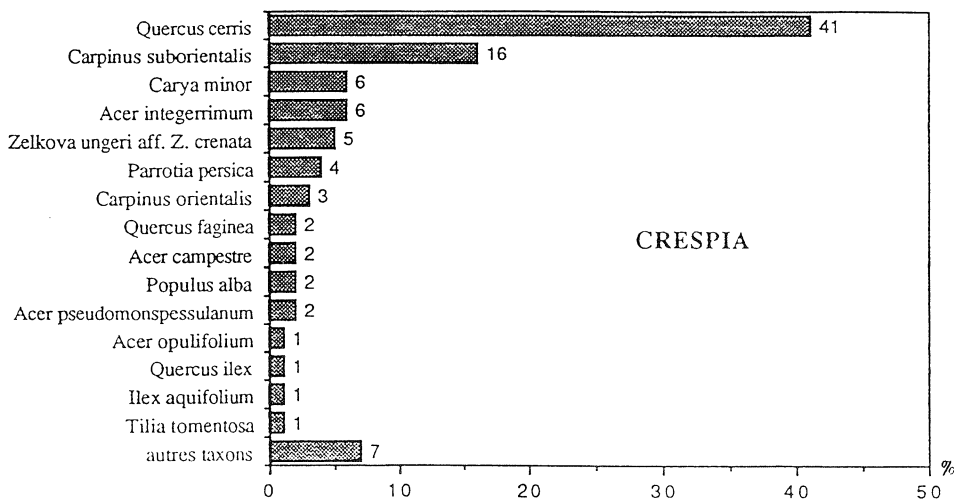
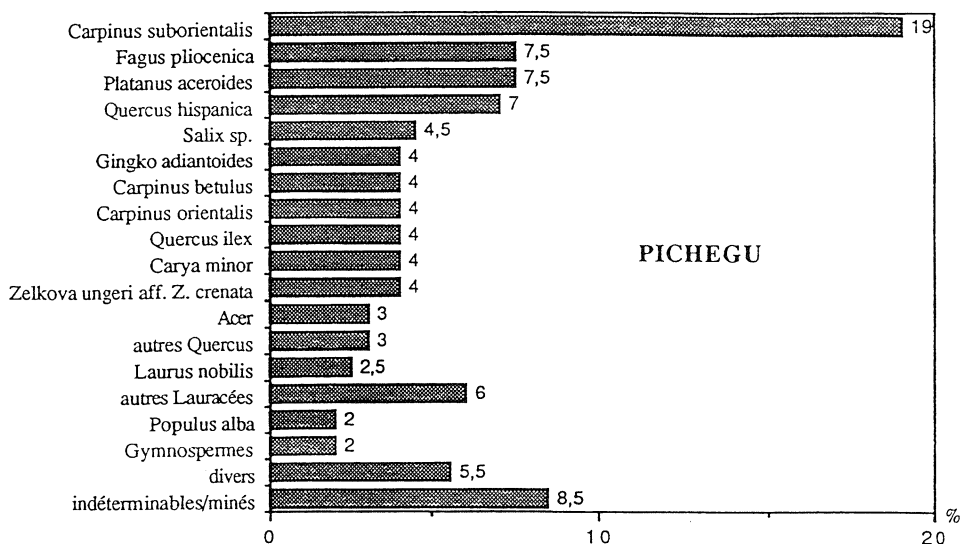
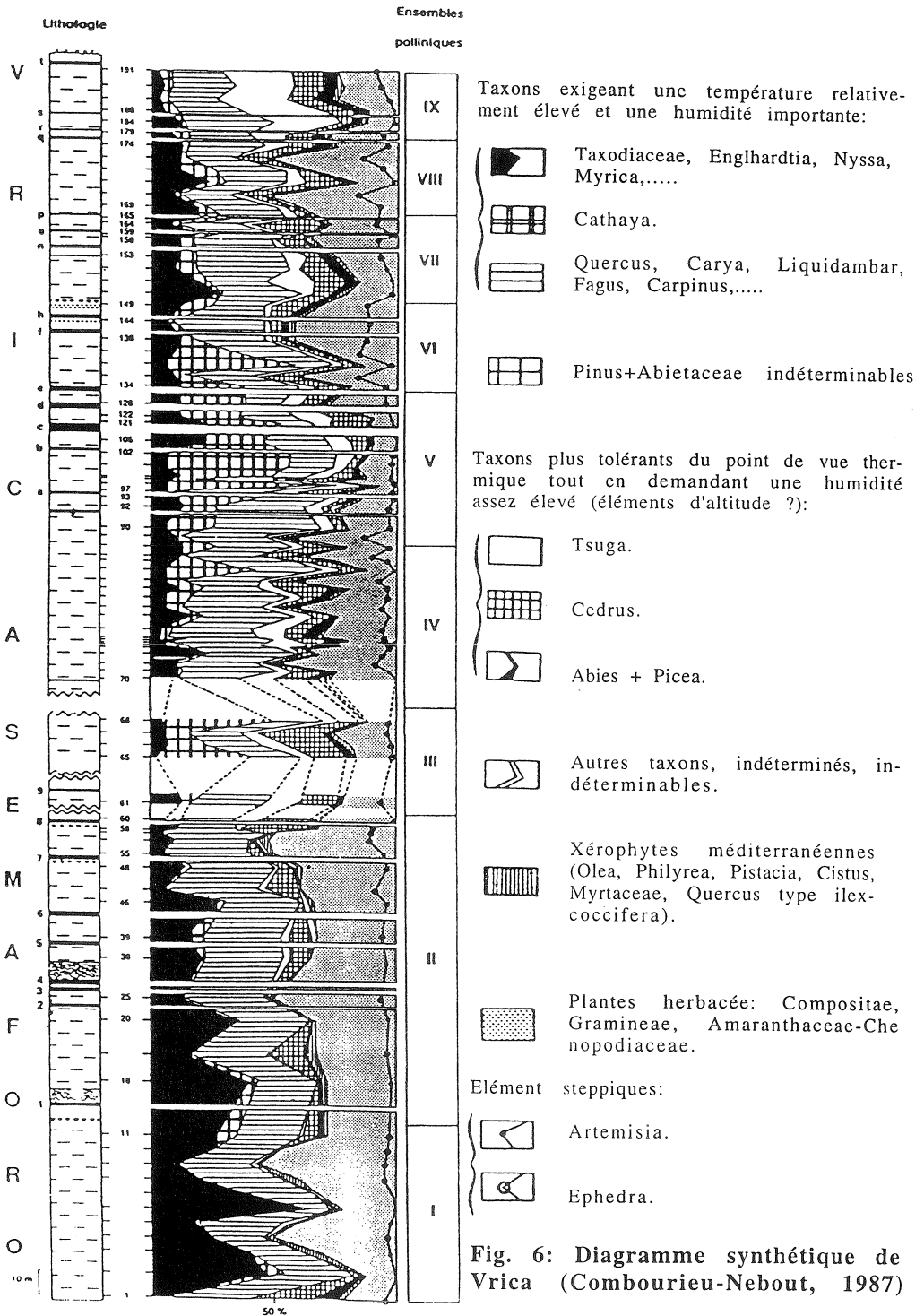


Figure 4: Histogramme de la flore de Pichegu y Crespià (Roiron, 1992)



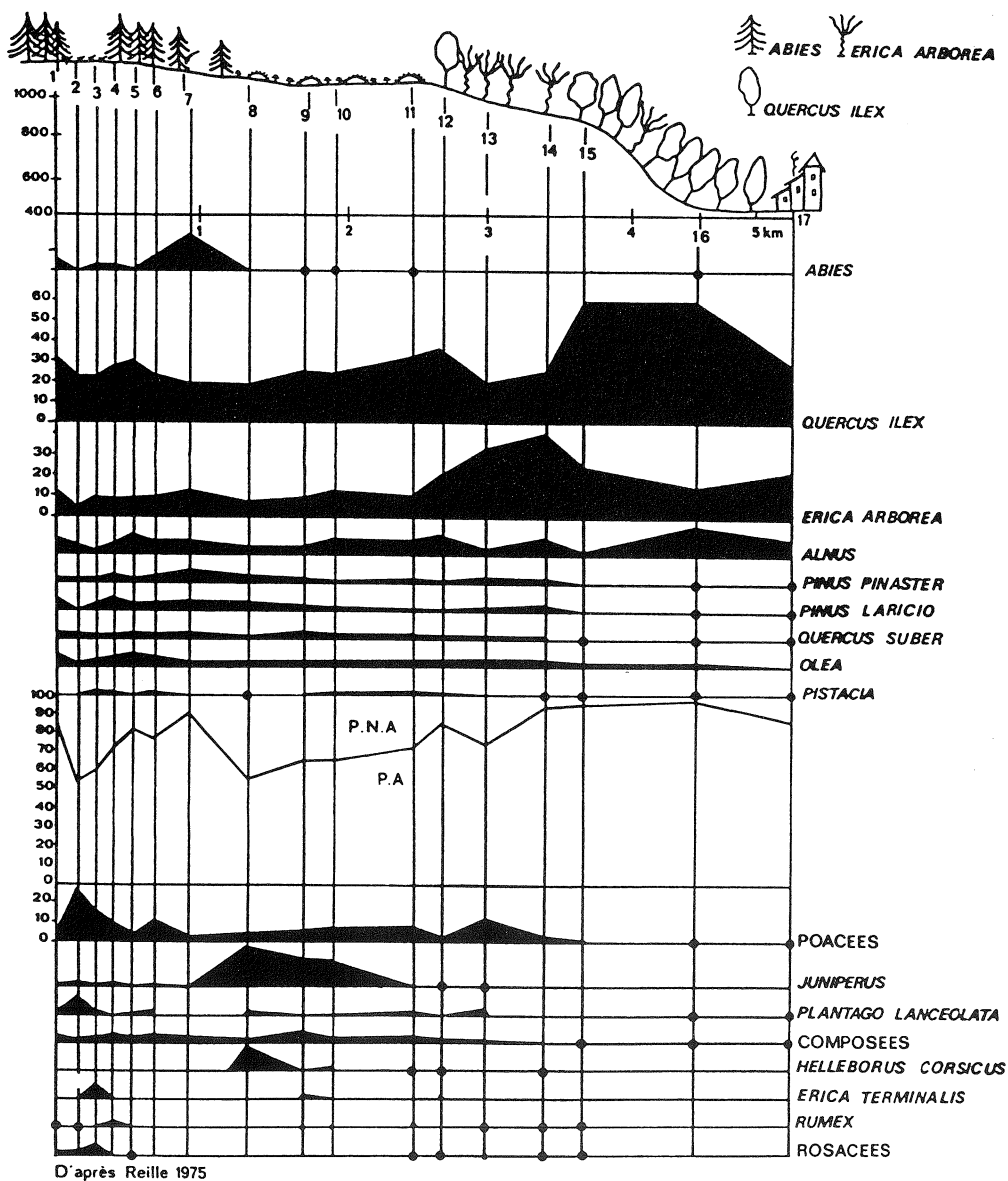


Figure 7: Trancsect de pluie pollinique actuelle dans la montagne de Cagna (Corse).



78

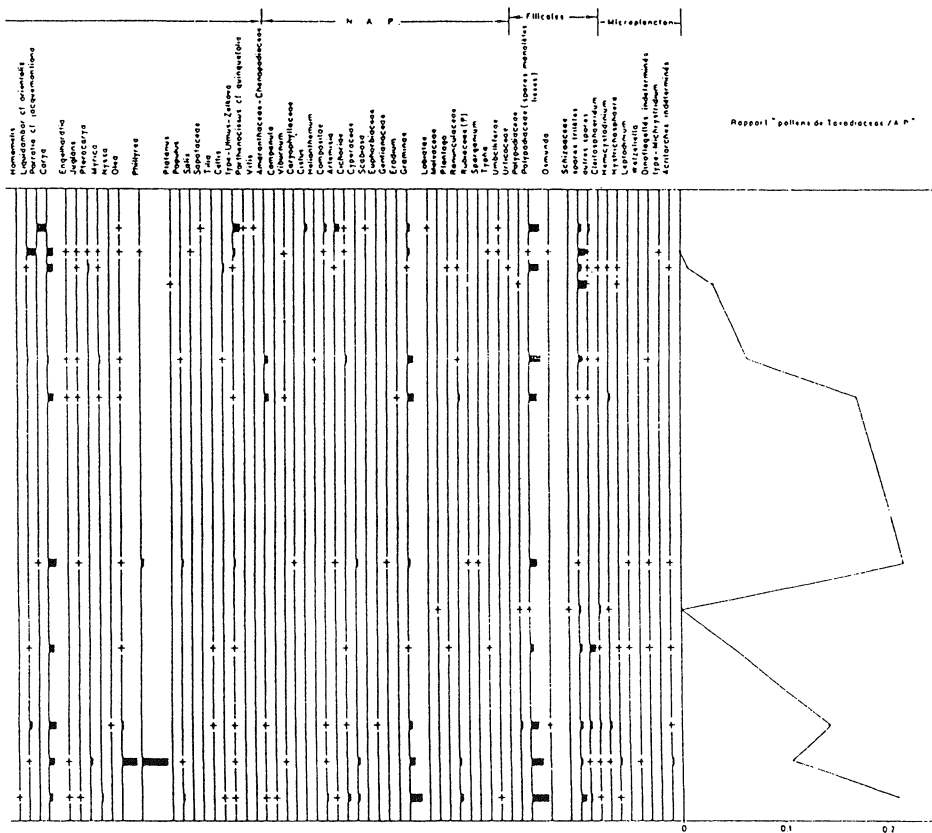


Figure 8: Diagramme pollinique de Pichegu (Suc, 1980)

Bibliographie

- BESSEDIK, M. (1985). *Reconstitution des environnements miocènes des régions nord-ouest méditerranéennes à partir de la palynologie*. Thèse d'état, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 162 p.
- DEPAPE, G. (1922). Recherches sur la flore pliocène de la vallée du Rhône. Flore de Saint-Marcel (Ardèche) et des environs de Théziers (Gard). *Ann. Sc. nat. Bot.*, 10^e sér., t. 4, 265 p., 15 pl.
- DILCHER, D.L. (1974). Approaches to the identification of Angiosperm leaf remains. *The Botanical Review*, New York, 40 (1), 157 p.
- MÜLLER, C. (1984). Climatic evolution during the Neogene and Quaternary evidenced by marine microfossil assemblages. *Paléobiologie continentale*, Montpellier, 14 (2): 359-369.
- ROIRON, P. (1979). *Recherches sur les flores plio-quaternaires méditerranéennes : la macroflore pliocène de Pichegu près de Saint-Gilles (Gard)*. Thèse 3ème cycle, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 221 p., 32 pl.
- ROIRON, P. (1983). Nouvelle étude de la macroflore plio-pléistocène de Crespià (Catalogne, Espagne). *Geobios*, Lyon, 16 (6): 687-715.
- ROIRON, P. (1992). *Flores, végétations et climats du Néogène méditerranéen : apports de macroflores du sud de la France et du nord-est de l'Espagne*. Thèse d'Etat, Univ. Montpellier 2, 296 p., 35 pl.
- SHACKLETON, N.J., HALL, M.A. & PATE, D. (1995). Pliocene stable isotope stratigraphy of site 846. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, 138: 337-355.
- SUC, J.-P. (1980). *Contribution à la connaissance du Pliocène et du Pléistocène inférieur des régions méditerranéennes d'Europe occidentale par l'analyse palynologique des dépôts du Languedoc-Roussillon (sud de la France) et de la Catalogne (nord-est de l'Espagne)*. Thèse d'Etat, Montpellier, 2 vol., 198 p.
- SUC, J.-P. ET CRAVATTE, J. (1982). Etude palynologique du Pliocène de Catalogne (nord-est de l'Espagne) : apports à la connaissance de l'histoire climatique de la Méditerranée occidentale et implications chronostratigraphiques. *Paléobiologie continentale*, Montpellier, 13 (1): 1-31.
- SUC, J.-P., BERTINI, A., LEROY, S. & SUBALLYOVA, D. (1997). Towards the lowering of the Pliocene/Pleistocene boundary to the Gauss-Matuyama reversal. *Quaternary International*, 40: 37-42.
- VERGNAUD GRAZZINI, C., SALIEGE, J.F., URRUTIAGUER, M.J. & IANNACE, A. (1990). Oxygen and carbon isotope stratigraphy of ODP Hole 653A and Site 654. The Plio-Pleistocene glacial history recorded in the Tyrrhenian Basin (West Mediterranean). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, College Station, 107: 361-386.