

***Nitellopsis (Tectochara)* du groupe *merianii* (Charophyta) : les populations de la molasse suisse (types) et du gisement miocène de Li Mae Long, Thaïlande, biostratigraphie et paléoécologie**

Jean-Pierre BERGER

Institut de Géologie, Université de Fribourg,
CH-1700 Fribourg (Suisse)

Berger J.-P. 1997. — *Nitellopsis (Tectochara)* du groupe *merianii* (Charophyta) : les populations de la molasse suisse (types) et du gisement miocène de Li Mae Long, Thaïlande, biostratigraphie et paléoécologie. *Geodiversitas* 19 (4) : 773-781.

RÉSUMÉ

Les charophytes du gisement miocène de Li appartiennent toutes au même taxon : *Nitellopsis (Tectochara)* du groupe *merianii*. Les caractères morphologiques et statistiques de ces gyrogonites permettent de les comparer à celles des gisements de l'Oligo-Miocène européen, parmi lesquelles la population-type de l'espèce *meriani*, provenant de la molasse suisse. Bien qu'elles n'autorisent qu'une interprétation stratigraphique peu précise (Oligocène-Miocène) dans le problème des corrélations biostratigraphiques entre l'Europe et l'Asie, ces charophytes n'en représentent pas moins un jalon intéressant au point de vue paléogéographique, confirmant qu'un même groupe de charophytes vivait en Europe et en Asie à la fin du Miocène inférieur.

MOTS CLÉS

Miocène,
charophytes,
Thaïlande,
molasse suisse,
taxinomie,
paléoécologie.

ABSTRACT

The charophytes of the Miocene deposits from Li belong to the same taxon: *Nitellopsis (Tectochara) merianii* group. The morphologic and statistic characters of these gyrogonites are compared with those from the European deposits, including the type population of the Swiss molasse. The use of these charophytes is still questionable for stratigraphic purpose (only Oligo-Miocene) but they represent a good paleogeographic step for the comprehension of the charophyte common evolution between Europe and South Asia.

KEY WORDS

Miocene,
charophytes,
Thailand,
Swiss molasse,
Taxonomy,
Paleoecology.

INTRODUCTION

En raison de son intérêt paléontologique, le bassin de Li a récemment fait l'objet de plusieurs publications à but essentiellement biostratigraphique. Le lecteur en trouvera un résumé dans les récents travaux de Soulié *et al.* (1997) et de Mein & Ginsburg (1997, ce volume). Les charophytes étudiées ici ont été découvertes lors des lavages-tamisages effectués pour la recherche des micromammifères (Mein & Ginsburg 1997) et proviennent d'une argile fossilifère de la région SW du bassin, appelé « Mae Long Sub-Bassin » (Fig. 1). Elles sont représentées dans l'échantillon par quelques centaines de gyrogonites (= parties calcifiées de la fructification) qui appartiennent toutes au même groupe taxinomique : *Nitellopsis* (*Tectochara*) groupe *merianii*. Avant de discuter des caractères permettant cette attribution et des conséquences en découlant, il nous paraît utile de rappeler ici quelques principes de base de la systématique des charophytes.

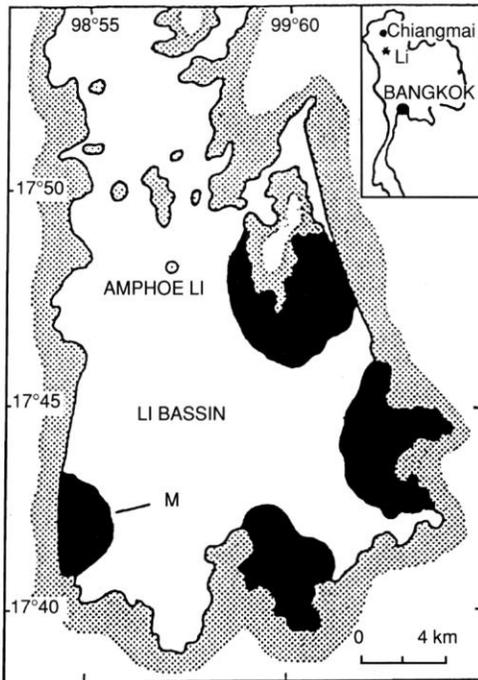


FIG. 1. — Le bassin de Li et le sous-bassin de Li Mae Long : les niveaux anté-tertiaires sont en pointillés ; les quatre sous-bassins tertiaires en noir. M = Mae Long.

PROBLÈMES DE DÉTERMINATION DES CHAROPHYTES FOSSILES

La détermination des charophytes nécessite souvent un matériel important (100 gyrogonites ou plus par espèce) afin d'en reconnaître les variations morphologiques intraspécifiques. Dans certains cas, ce sont même des caractères exclusivement biométriques qui permettent d'attribuer une population à une espèce plutôt qu'à une autre. Or les études fondées sur les populations actuelles (Soulié-Märsche 1989) montrent bien que les charophytes présentent à la fois les deux difficultés majeures de la taxinomie, à savoir :

1. Des phénomènes de convergence très forte entre les gyrogonites d'espèces différentes (par exemple dans le genre *Chara*) qui rendent impossible leur distinction. Résultat dans le fossile : des gyrogonites semblables peuvent avoir appartenu à plusieurs espèces.
2. Une très forte variation individuelle (une seule plante peut produire plusieurs centaines de gyrogonites), marquée sur les gyrogonites par une forte variabilité de certains caractères (notamment concavité des cellules et taille). Résultat dans le fossile : des formes apparemment différentes peuvent avoir appartenu à une seule espèce.

En outre, le degré de calcification des gyrogonites peut modifier certaines caractéristiques morphologiques (rapport longueur/largeur, convexité des cellules, etc.) et conduire à donner des noms différents à ce qui ne représente en fait qu'une seule espèce.

LE CAS DE *Nitellopsis* (*Tectochara*) *merianii* EN EUROPE

Nitellopsis (*Tectochara*) *merianii*
(Alex. Braun ex Unger)
Grambast *et* Soulié-Märsche, 1972

Le genre *Nitellopsis* n'est plus représenté actuellement que par une seule espèce, *Nitellopsis obtusa*. Dans le fossile, quatre sous-genres (*Nitellopsis*, *Tectochara*, *Campaniella*, *Microstomella*) et de

nombreuses espèces ont été créées. À l'exception de certaines espèces bien typées par leur ornementation [*N. (T.) thaleri* ou *N. (T.) ginsburgi*, par exemple] ou par leur taille [*N. (T.) major*, *N. (T.) latispira*], la majorité des taxons sont très difficiles à distinguer les uns des autres. Soulié-Märsche (1975) a proposé d'utiliser les caractères du pore basal pour séparer des populations du Miocène moyen au Pliocène. La méthode ne fonctionne malheureusement pas pour des âges antérieurs au Miocène moyen, ce qui rend toute séparation de population impossible, malgré le nombre élevé de gyrogonites découvertes (souvent plusieurs milliers par échantillon).

Les premiers auteurs s'étaient très tôt rendu compte du problème et la quasi-totalité des gyrogonites attribuées plus tard à *Nitellopsis* étaient alors séparées en « *Chara helicteres* » et en « *Chara meriani* » (les charophytes étaient à l'époque toutes attribuées au genre *Chara*). Par la suite, différentes sous-espèces de *merianii* ont été créées, puis érigées en espèces (« *Tectochara merianii*, *T. globula*, *T. huangi*, *T. helvetica*, cf. notamment Grambast & Soulié-Märsche 1972). Nous y avons nous-mêmes contribué (Berger 1983) en proposant deux nouvelles combinaisons : *N. (T.) meriani octospirae* et *N. (T.) meriani stipitata*.

Le créateur de l'espèce *merianii* reste une énigme : la première diagnose connue est due à Unger (1850 : 34) dans son *Genera et species Plantarum Fossilium*, mais l'espèce est notée « *Chara meriani* Alex. Braun Manuscr. ». Il semble qu'Unger ait eu en main un manuscrit écrit par Alex. Braun et concernant plusieurs espèces de charophytes fossiles (*meriani*, *escheri*, *inconspicua*). Quoiqu'il en soit, ce manuscrit n'ayant jamais été publié, l'espèce est généralement attribuée à Unger, 1850. Cet auteur n'en donne hélas pas de figure, ni de dessin. Il le fera quelques années plus tard, mais à tort : en effet, et comme le remarque très justement Heer (1855), les gyrogonites figurées par Unger (1852) dans son *Iconographia Plantarum Fossilium* (Tafel XXV/10-12) ne correspondent pas à la description du « *Chara meriani* ». La première illustration fiable de l'espèce est donc due à Heer (1855) (Flora I, p. 24 Taf. IV/3). Ce dernier la signale

dans de nombreux gisements suisses et allemands, mais ses figures ne proviennent que de trois d'entre eux, tous en provenance de la molasse suisse : Solitude, près de Lausanne (a, b, c, d, ? f et g), Belmont près de Lausanne (e) et Basel St Jakob (h, i, ? k). Nous avons retrouvé les spécimens de la Solitude et de Belmont au musée cantonal de Géologie de Lausanne.

– MGL 7187 Solitude = Orig. OH. Taf. IV/3 a, b, c, d : il s'agit d'une plaque de marnes calcaires portant quelques *Nitellopsis* qui paraissent correspondre aux dessins de Heer. En plus de cet échantillon se trouve le MGL 7188, en provenance du même gisement, et qui résulte certainement d'un lavage des marnes de la même couche. Il s'agit en effet d'une éprouvette contenant plusieurs centaines de gyrogonites, que l'on peut considérer comme topotypes.

– MGL 3191 Belmont = Orig. OH. Taf. IV/3 e : il s'agit d'une éprouvette contenant une trentaine de gyrogonites du groupe *meriani*.

N. (T.) merianii a été désignée comme espèce-type du sous-genre *Nitellopsis (Tectochara)* par Grambast & Soulié-Märsche (1972), mais sans qu'un holotype ou une population-type ne soit décrite ou figurée : les auteurs se réfèrent à Unger et à Heer pour l'holotype.

Cette lacune sera comblée sous peu, du fait que des gyrogonites des échantillons MGL 7188 (Solitude) et MGL 3191 (Belmont) ont été choisies pour figurer l'espèce-type du sous-genre *Nitellopsis (Tectochara)* dans le futur volume « Charophyte » du *Treatise*.

Nitellopsis (Tectochara) groupe merianii

En examinant les riches populations récoltées dans divers gisements oligo-miocènes d'Europe, nous sommes constamment confrontés à la question : y a-t-il une ou plusieurs espèces de *Nitellopsis* dans nos populations ? Dans la quasi-totalité des cas, nous avons retrouvé toutes les « espèces » ensemble : aux côtés de typiques « *merianii* » se trouvaient des formes plus globuleuses (« *globula* »), ou plus petites (« *helvetica* ») ou plus allongées avec une base légèrement étirée (« *huangi* »). De plus, ces mêmes « espèces » se retrouvent aussi dans la population-type de *merianii* (MGL 7188).

En conséquence, il nous semble clair qu'il est inutile de séparer les populations « merianisantes » de l'Oligo-Miocène : toutes les formes se retrouvent ensemble quelle que soit leur position stratigraphique. Ainsi, bien qu'il paraisse probable que nous soyons en présence de plusieurs espèces, il est impossible, à partir des seules gyrogonites, de distinguer entre variation spécifique et variation individuelle ou entre convergence de forme et caractères phénotypiques. C'est pourquoi nous avons réuni toutes ces gyrogonites en un seul

groupe, le « groupe *merianii* » (Berger 1992). Cette notion de « groupes morphologiques » ne représente probablement qu'une entité artificielle, mais elle a au moins le mérite de clarifier la situation et de permettre une détermination rapide, fiable et utilisable par le géologue (Berger 1994).

Au total, nous avons étudié et attribué à *N.(T)* groupe *merianii* des charophytes provenant de plus de 500 gisements de la molasse suisse, près de 100 gisements de l'Oligo-Miocène de France,

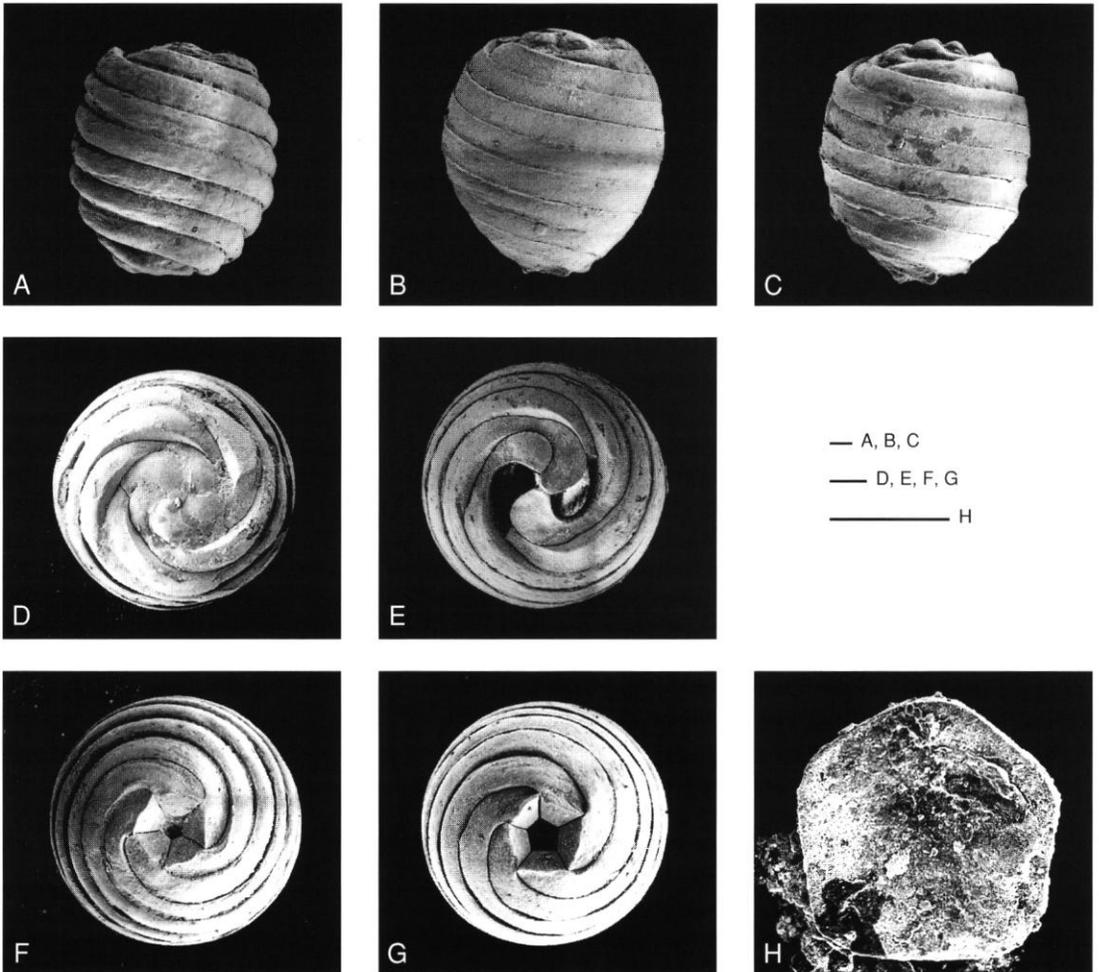


FIG. 2. — *Nitellopsis (Tectochara)* groupe *merianii* de Li : **A**, profil, forme à cellules convexes, noter l'apex et la base légèrement tronquée ; **B**, profil, forme globuleuse à cellules plan-convexes ; **C**, profil, forme à cellules plan-concaves et à sutures marquées, noter les nodules apicaux proéminents et la base légèrement étirée ; **D**, vue apicale, noter le très fort rétrécissement des cellules apicales et les nodules proéminents ; **E**, vue apicale, noter le très fort rétrécissement, bien visible grâce à la partie manquante ; **F**, vue basale, noter le pore basal dans un entonnoir pentagonal ; **G**, vue basale, noter le pore basal de grande taille dans un entonnoir pentagonal ; **H**, plaque basale pentagonale, très mince, vue de l'apex. Échelles : 100 μ m.

ainsi que divers gisements d'Allemagne, d'Angleterre, d'Autriche, d'Espagne, d'Italie, de Tchécoslovaquie et de Turquie (Berger 1992).

LES *Nitellopsis (Tectochara) groupe merianii*
DU GISEMENT DE LI

Les charophytes figurées dans cet article sont conservées à l'Institut de Géologie de l'université de Fribourg (coll. Berger : gisement Li).

Les charophytes du gisement de Li sont constituées de plusieurs centaines de gyrogonites ovoïdes présentant 8-10 tours, généralement convexes, rarement plans (Fig. 2A-C). L'apex est typique du genre *Nitellopsis*, montrant un très fort amincissement et un net rétrécissement des cellules (Fig. 2D, E). Les nodules apicaux sont généralement proéminents (Fig. 2C, D). La base est tronquée (Fig. 2A), parfois légèrement étirée (Fig. 2C), avec un pore basal intégré dans un entonnoir bien marqué (Fig. 2F, G). La plaque basale très mince est typique de *Nitellopsis* (Fig. 2H).

Au niveau des tailles, la population de Li se trouve entre 960 et 1240 µm de long (moyenne 1106 µm) pour 860 à 1080 µm de large (moyenne 978 µm). Le rapport longueur/largeur est de 1,04 à 1,22 (moyenne 1,13). Les histogrammes des longueurs, largeurs et du rapport L/l sont donnés dans la figure 3.

Les caractères morphologiques (forme, apex) de ces charophytes ne laissent aucun doute quant à leur appartenance au sous-genre *Nitellopsis (Tectochara)*, Grambast et Soulié-Märsche, 1972. De même, les caractères morphométriques joints à l'absence totale d'ornementation permettent d'attribuer ces gyrogonites au *Nitellopsis (Tectochara) groupe merianii*. On y retrouve d'ailleurs tous les intermédiaires entre les petites formes (anciennement « *helvetica* ») et les formes plus globuleuses (« *globula* ») et à base plus étirée (« *huangi* »), confirmant l'impossibilité de séparer ces « espèces ».

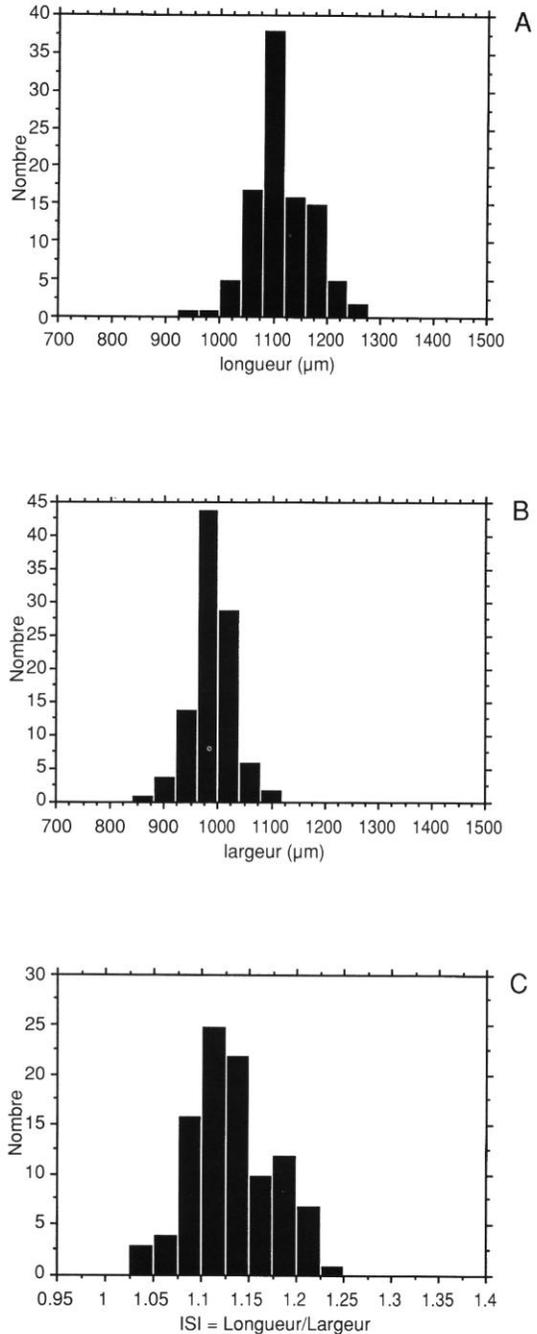


FIG. 3. — *Nitellopsis (Tectochara) groupe merianii*, gisement Li (Thaïlande) : **A**, histogramme des longueurs ; **B**, histogramme des largeurs ; **C**, histogramme ISI du rapport longueur/largeur. Mesures (en µm) effectuées sur 100 gyrogonites. Programme Statview 4.02 (Macintosh).

BIOSTRATIGRAPHIE

Depuis de nombreuses années, et malgré les difficultés mentionnées plus haut, les charophytes se sont révélées être un outil excellent pour la biostratigraphie du Tertiaire, et plus particulièrement du Paléogène. En effet, et jusqu'au Miocène au moins, de nombreux taxons bien différenciables ont pu être créés, permettant l'élaboration d'une biostratigraphie fine (GEC 1992 ; Riveline *et al.* 1996). La situation semble se détériorer à partir du Miocène moyen et jusqu'à l'actuel : durant cette période, la majorité des gyrogonites rencontrées sont morphologiquement si proches que l'on arrive à peine à distinguer deux ou trois formes différentes. La raison en est inconnue pour l'instant, mais une hypothèse peut être formulée : les convergences de formes ont fortement augmenté à partir du Miocène en raison de la prédominance du genre *Chara* (genre actuellement bien connu pour la difficulté de détermination de ses gyrogonites) et de genres dont les gyrogonites ne calcifient pas (*Nitella* par exemple). L'apparente uniformité des charophytes fossiles post-miocènes est donc peut-être simplement due à la disparition des genres et espèces bien reconnaissables, notamment de toutes les espèces ornées.

Les *Nitellopsis* du groupe *merianii* ne sont pas considérées comme de bons marqueurs stratigraphiques : elles débutent dans la zone à *Vasiformis-tuberculata* (Éocène supérieur) et se poursuivent probablement jusqu'au Miocène supérieur (Fig. 4). Si l'apparition de ces formes paraît clairement établie en Europe, la date précise de leur extinction reste incertaine :

– Elles sont encore abondantes au Miocène moyen (MN6-MN8, Berger 1992), où elles coexistent avec *N. (T.) ginsburgi* (facilement reconnaissable à son ornementation) et avec *N. (T.) etrusca* (qui se distingue des *merianii* par sa grande taille et le faible rétrécissement des cellules apicales).

– Elles semblent disparaître entre la fin du Miocène moyen (MN9) et le début du Pliocène (MN13), où ne subsistent plus que *N. (T.) etrusca* et les espèces du sous-genre *Nitellopsis* (*Nitellopsis*), qui reste le seul représentant du

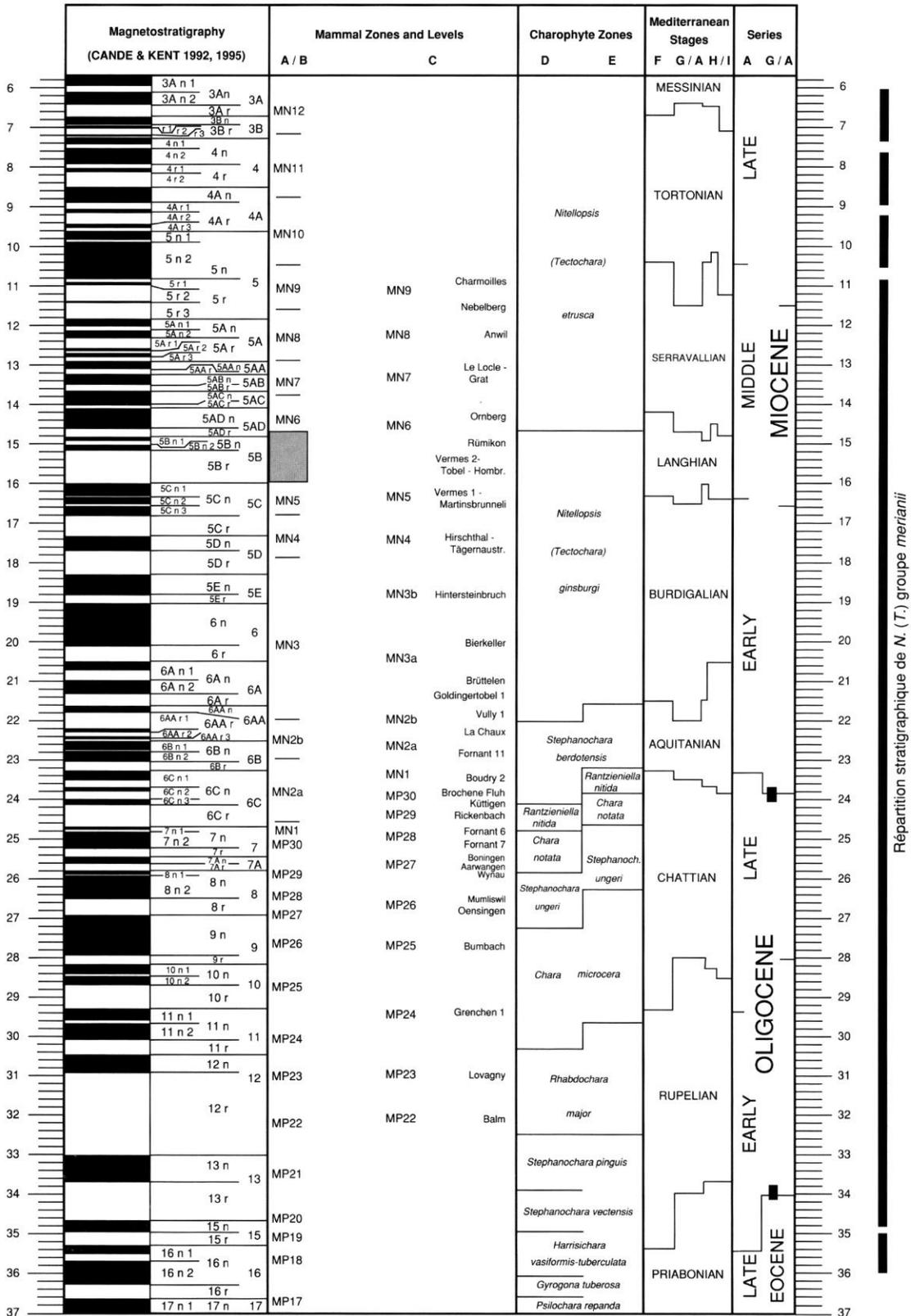
genre *Nitellopsis* au Plio-Pléistocène (Riveline *et al.* 1996).

Il faut également rappeler ici un problème plus général : les zones de charophytes du Tertiaire ont été établies et corrélées sur la base des données connues en Europe, et leur application à la stratigraphie de l'Asie est encore à l'état d'ébauche. Les nombreuses études de charophytes tertiaires publiées par les paléontologues de Chine ou d'Inde ne sont pas toujours corrélées avec des données bio- ou chronostratigraphiques précises. Dans cette optique, le gisement de Li, bien daté par les mammifères, représente un jalon supplémentaire dans la comparaison entre les biozones des deux continents.

PALÉOÉCOLOGIE

La paléoécologie de toutes les *Nitellopsis* fossiles est généralement déduite de l'écologie de la seule espèce du genre encore vivante, *Nitellopsis obtusa*. Celle-ci ne vit que dans les milieux strictement dulcicoles, sous quelques mètres d'eau seulement (Corillion 1957). Encore faut-il que ce seul représentant actuel du genre soit considéré comme représentatif des quatre sous-genres et des dizaines d'espèces connues dans le fossile ! Il faut toutefois noter que les *Nitellopsis* tertiaires sont très fréquentes dans les dépôts attribués à des milieux palustres de faible profondeur et strictement dulcicoles.

Fig. 4. — Répartition stratigraphique de *N. (T.)* groupe *merianii* selon les biozones de charophytes et de mammifères. Les corrélations entre magnétostratigraphie, biostratigraphie, chronostratigraphie et géochronologie sont reprises de la synthèse stratigraphique de l'Oligo-Miocène de Berger (1996). **A**, Steininger, Bernor & Fahlbusch 1990 (Néogène) ; **B**, Legendre & Bachelet 1993 (Paléogène, « numerical ages ») ; **C**, niveau suisse à mammifères, corrélié avec les études biostratigraphiques, radiométriques et magnétostratigraphiques récentes, cf. Berger 1996 ; **D**, biozones d'après Riveline *et al.* 1996, corrélées avec la colonne A/B ; **E**, biozones d'après Riveline *et al.* 1996, corrélées avec la colonne C ; **F**, Harland *et al.* 1989 ; **G**, Odin & Odin 1990 in Odin & Luterbacher 1992 (Paléogène) ; **H**, en accord avec les deux échelles différentes publiées par Riveline, Berger *et al.* 1996 ; **I**, Berggren, Kent, Aubry & Hardenbol 1995. ■ = GSSP.



Répartition stratigraphique de N. (T.) groupe merianii

RÉPARTITION PALÉOGÉOGRAPHIQUE DE *N. (T.)* groupe *merianii* DANS L'OLIGO-MIOCÈNE

En plus des nombreuses découvertes européennes, *N. (T.)* groupe *merianii* a été abondamment décrite en Asie du Sud-Est. Le récent article de Soulié-Märsche *et al.* (1997) en donne une excellente synthèse, montrant la présence de ce taxon dans divers bassins chinois et thaïlandais. L'analyse de ces populations pourtant géographiquement très éloignées ne montre pas de différences significatives. Bien que les corrélations stratigraphiques entre gisements asiatiques et européens soient encore trop peu fiables, tant pour discuter de l'origine de cette espèce que pour en reconstituer l'évolution biogéographique, il est frappant de constater le succès qu'ont connu les *Nitellopsis* du groupe *merianii* au cours de l'Oligo-Miocène. Dès leur apparition, elles semblent coloniser tout le continent eurasiatique, et ceci dans un laps de temps qui échappe à la résolution stratigraphique traditionnelle. Elles dominent la charoflore durant tout l'Oligo-Miocène puis diminuent brusquement sans raison évidente. Seule une analyse détaillée de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène inférieur des divers bassins eurasiatiques (et notamment de Turquie, d'Ukraine, du Kazakhstan, d'Inde, de Thaïlande et de Chine) permettrait de mieux comprendre l'origine, les directions des migrations et les raisons du succès de ce groupe durant une grande partie du Tertiaire.

CONCLUSION

La présence simultanée de charophytes et de mammifères dans un même gisement est toujours d'un grand intérêt pour les corrélations stratigraphiques en milieu non marin. Bien que, dans le cas précis, les charophytes récoltées appartiennent à un groupe dont l'intérêt stratigraphique reste mineur, elles démontrent néanmoins la présence simultanée, à la fin du Miocène inférieur (MN4), de *N. (T.)* groupe *meriani* depuis l'Europe occidentale jusqu'en Asie du Sud-Est. Il s'agit donc bien d'un nouveau

jalón dans la compréhension des phénomènes de colonisation et de « migration » des charophytes.

Remerciements

Je remercie P. Mein (Lyon) et L. Ginsburg (Paris) de m'avoir fait part de l'existence des charophytes de Li et de m'avoir donné l'occasion de publier les résultats de leur étude. Je remercie également I. Soulié-Märsche (Montpellier) et C. Martin-Closas (Barcelone) de leurs remarques constructives lors de la révision du présent manuscrit.

RÉFÉRENCES

- Berger J.-P. 1983. — Charophytes de l'« Aquitanien » de Suisse occidentale. Essai de taxonomie et biostratigraphie. *Geobios* 16/1 : 5-37.
- 1986. — Biozonation préliminaire des charophytes oligocènes de Suisse occidentale. *Eclogae geologicae Helvetiae*, 79/3: 897-912.
- 1992. — *Paléontologie de la Molasse de Suisse occidentale*. Thèse d'habilitation, université de Fribourg, 25.5.1992, 500 p.
- 1994. — Grouping species: necessity or heresy? *Abstract volume VIIIth meeting of the GEC* (Group of European Charophytologists), Barcelona, July 1994: 1, 2.
- 1996. — Cartes paléogéographiques-palinspastiques du bassin molassique suisse (Oligocène inférieur-Miocène moyen). *Neues Jahrbuch für Geologie/Paläontologie Abhandlungen* 202/1: 1-44.
- Berggren W. A., Kent D. V., Aubry M.-P. & Hardenbol J. 1995. — Geochronology, Time scales and global stratigraphic correlation. *SEPM*, Special Publication 54: 1-386.
- Corillion R. 1957. — Les Charophycées de France et d'Europe occidentale. *Travaux du Laboratoire de botanique de la Faculté des Sciences d'Angers*, fascicules 11 et 12.
- GEC 1992 (Berger J.-P., coord.). — Biostratigraphical correlations between European charophytes and mammals from the Palaeocene to Middle Miocene: first results, in Kovar-Eder J. (ed.), *Palaeovegetation development in Europe, Proceedings Pan-European Palaeobotanical Conference 19-23.IX.1991*, Museum Natural History Vienna: 107-110.
- Grambast L. & Soulié-Märsche I. 1972. — Sur l'ancienneté et la diversification des *Nitellopsis* (Charophytes). *Paléobiologie continentale*, Montpellier, 3 (3), 14 p.
- Harland W. B., Armstrong R. L., Cox A. V., Craig L. E., Smith A. G. & Smith D. G. 1989. —

- A geologic time scale 1989*. Cambridge University Press, Port Chester.
- Heer O. 1855. — *Die tertiäre Flora der Schweiz*. I. Winterthur: 1-118.
- Legendre S. & Bachelet B. 1993. — The numerical ages: a new method of datation applied to Paleogene mammalian localities from Southern France. *Newsletter in Stratigraphy* 29 (3): 137-158.
- Mein P. & Ginsburg L. 1997. — Les mammifères du gisement miocène inférieur de Li Mae Long (Thaïlande). *Geodiversitas* 19 (4): 783-843.
- Odin G. S. & Luterbacher H. P. 1992. — The age of the Paleogene stage boundary. *Neues Jahrbuch für Geologie/Paläontologie Abhandlungen* 186 (1-2): 21-48.
- Riveline J., Berger J.-P., Feist M., Martin-Closas C., Schudack M. & Soulié-Märsche I. 1996. — European Mesozoic-Cenozoic charophyte biozonations. *Bulletin de la Société géologique de France* 167/3: 453-468.
- Soulié-Märsche I. 1975. — Entwicklungslinien der *Nitellopsis* (Characeen) vom Obermiozän bis zum Quartär. *VIth Congr. RCMNS Bratislava*: 429-432.
- 1989. — *Étude comparée de fructifications de charophytes actuelles et fossiles (Néogène et Quaternaire) et phylogénie des genres actuels*. Thèse de la faculté des Sciences de Montpellier, Imprimerie des Tilleuls, Millau, France, 237 p.
- Soulié-Märsche I., Gemayel P., Chaimanee Y., Suteethorn V., Jaeger J.-J. & Ducrocq S. 1997. — *Nitellopsis* (Charophyta) from the Miocene of Northern Thailand. *Alcheringa* 21: 141-156.
- Steininger F., Bernor R. & Fahlbusch V. 1990. — European Neogene marine/continental chronologic correlation: 15-46, in Lindsay E. et al. (eds), *European Neogene mammal chronology*, Plenum Press, New York.
- Unger F. 1850. — *Genera et species plantarum fossilium*, W. Braumüller, Wien, 627 p.
- 1852. — *Iconographia plantarum fossilium*. *Denkschriften Kaiserliche Akademie Wissenschaft Mathematik-Naturwissenschaft*, Wien 4: 73-118.

*Soumis pour publication le 14 janvier 1997 ;
accepté le 17 avril 1997.*