



Universitat Autònoma de Barcelona

ADVERTIMENT. L'accés als continguts d'aquesta tesi queda condicionat a l'acceptació de les condicions d'ús establertes per la següent llicència Creative Commons:  http://cat.creativecommons.org/?page_id=184

ADVERTENCIA. El acceso a los contenidos de esta tesis queda condicionado a la aceptación de las condiciones de uso establecidas por la siguiente licencia Creative Commons:  <http://es.creativecommons.org/blog/licencias/>

WARNING. The access to the contents of this doctoral thesis it is limited to the acceptance of the use conditions set by the following Creative Commons license:  <https://creativecommons.org/licenses/?lang=en>



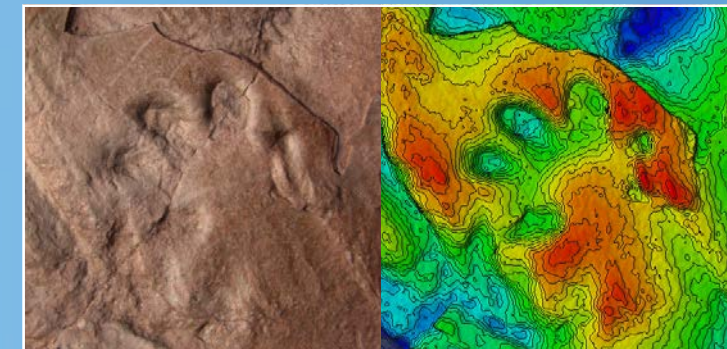
REGISTRE SEDIMENTARI I ICNOLÒGIC DEL FINI-CARBONÍFER,
PERMIÀ I TRIÀSIC CONTINENTALS DELS PIRINEUS CATALANS

EUDALD MUJAL GRANÉ

UAB

REGISTRE SEDIMENTARI I ICNOLÒGIC DEL FINI-CARBONÍFER, PERMIÀ I TRIÀSIC CONTINENTALS DELS PIRINEUS CATALANS

EVOLUCIÓ I CRISIS PALEOAMBIENTALS
A L'EQUADOR DE PANGEA



EUDALD MUJAL GRANÉ

· TESI DOCTORAL 2017 ·

UAB
Universitat Autònoma
de Barcelona

Dirigida pels Doctors
Oriol Oms Llobet | **Josep Fortuny Terricabras**

Doctorat en Geologia
Departament de Geologia, Facultat de Ciències



Departament de Geologia, Facultat de Ciències, Universitat Autònoma de Barcelona

Registre sedimentari i icnològic del fini-Carbonífer, Permià i Triàsic continentals dels Pirineus Catalans

Evolució i crisis paleoambientals a l'equador de Pangea

Memòria presentada per Eudald Mujal Grané per optar al títol de Doctor en Geologia

Juny de 2017

Tesi doctoral dirigida per:

Dr. Oriol Oms Llobet, Departament de Geologia, Universitat Autònoma de Barcelona

Dr. Josep Fortuny Terricabras, Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont

Dr. Oriol Oms Llobet

Dr. Josep Fortuny Terricabras

Eudald Mujal Grané

Portada: Triàsic del Port del Cantó, icnita i model 3D de *Linnopus* isp. del Permià inferior de Les Esglésies

Contraportada: Icnita de *Prorotodactylus mesaxonichnus* del Triàsic d'Erillcastell

Disseny de Xevi Cots

Als pares i família

*pel goig de seguir petjades
que ens han dut de molt lluny*

Lluís Llach, 2000. Temps de revoltes

La tesi doctoral s'ha realitzat gràcies al següent finançament:

- Universitat Autònoma de Barcelona (UAB)
 - Beca predoctoral de Personal Investigador en Formació (PIF) de la Unitat d'Estratigrafia, Departament de Geologia
 - Beca de mobilitat del programa Erasmus+ Pràctiques
 - Programa de Doctorat en Geologia, Departament de Geologia

- Generalitat de Catalunya
 - Beca de mobilitat 2013 CTP 00013 (Comunitat de Treball dels Pirineus, modalitat B AIRE-CTP) de l' Agència de Gestió d'Ajuts Universitaris i de Recerca (AGAUR)
 - Projecte "Vertebrats del Permià i el Triàsic de Catalunya i el seu context geològic" del Departament de Cultura
 - Projecte "Evolució dels ecosistemes amb faunes de vertebrats del Permià i el Triàsic de Catalunya" (ref. 2014/100606) del Departament de Cultura
 - Projecte "La Terra abans dels dinosaures" (ref. 57 641992013 03) del Parc Natural de l'Alt Pirineu (PNAP)

- European Community Research Infrastructure Action, programa FP7 "Capacities"
 - Beca de mobilitat SYNTHESYS DE-TAF-2560
 - Beca de mobilitat SYNTHESYS FR-TAF-3621
 - Beca de mobilitat SYNTHESYS FR-TAF-480

Índex

Resum	9
Abstract	11
Capítol 1. Introducció	13
1.1. Presentació.....	15
1.2. Evolució dels ecosistemes del fini-Carbonífer, Permià i Triàsic.....	16
1.3. Context geològic i localitats estudiades	19
1.4. Marc d'estudi i antecedents	25
1.5. Objectius.....	29
Capítol 2. Metodologia	31
2.1. Prospeccions, mostrejos, mapes i columnes estratigràfiques	32
2.2. Nomenclatura i anàlisis paleontològiques	34
2.3. Motlles i rèpliques d'icnites	36
2.4. Fotogrametria.....	37
Capítol 3. Aridification across the Carboniferous–Permian transition in Central equatorial Pangea: The Catalan Pyrenees succession (NE Iberian Peninsula)	39
Capítol 4. Palaeoenvironmental reconstruction and early Permian ichnoassemblage from the NE Iberian Peninsula (Pyrenean Basin)	75
Capítol 5. Constraining the Permian/Triassic transition in continental environments: Stratigraphic and paleontological record from the Catalan Pyrenees (NE Iberian Peninsula)	101
Capítol 6. Integrated multi-stratigraphic study of the Coll de Terrers late Permian–Early Triassic continental succession from the Catalan Pyrenees (NE Iberian Peninsula): a geologic reference record for equatorial Pangaea	123
Capítol 7. An archosauromorph dominated ichnoassemblage in fluvial settings from the late Early Triassic of the Catalan Pyrenees (NE Iberian Peninsula)	153
Capítol 8. First archosauromorph direct remains from the Early–Middle Triassic transition of the Iberian Peninsula	185
Capítol 9. Integrated discussion	199
9.1. Age and paleoenvironmental changes	201
9.2. Significance of the fossil content and paleobiogeography.....	204
9.3. The Paleozoic–Mesozoic transition events.....	212
Capítol 10. Conclusions	215

Agraïments	221
Referències	225
Annexes	241
Annex 1. First footprints occurrence from the Muschelkalk detrital unit of the Catalan Basin: 3D analyses and palaeoichnological implications.....	243
Annex 2. <i>Rhynchosauroides</i> footprint variability in a Muschelkalk detrital interval (late Anisian–middle Ladinian) from the Catalan Basin (NE Iberian Peninsula)	257
Annex 3. Material suplementari del capítol 3.....	276
Annex 4. Material suplementari del capítol 4.....	305
Annex 5. Material suplementari del capítol 5.....	322
Annex 6. Material suplementari del capítol 6.....	325
Annex 7. Material suplementari del capítol 7.....	334

Resum

L'estudi del registre sedimentari i paleontològic del fini-Carbonífer, Permià i Triàsic continentals dels Pirineus Catalans han permès caracteritzar-ne l'evolució paleoambiental i paleoclimàtica i la seva repercussió sobre els ecosistemes terrestres durant la transició Paleozoic–Mesozoic. Aquesta transició, marcada per diversos canvis climàtics i extincions en massa, s'ha analitzat mitjançant un estudi multidisciplinari.

Les diverses campanyes de camp han resultat en el descobriment de fins a deu noves localitats amb restes fòssils, principalment amb icnites de tetràpodes (de les quals se'n fa especial èmfasi), però també amb restes òssies, traces fòssils d'invertebrats i plantes. Fins al present treball es coneixien molt pocs jaciments de petjades d'aquestes edats als Pirineus Catalans. L'elaboració de columnes estratigràfiques i cartografies de detall ha permès establir la successió espacio-temporal dels jaciments i de les unitats geològiques corresponents (unitats deposicionals definides en treballs anteriors). L'estudi conjunt d'icnites i fàcies contribueixen a realitzar anàlisis paleoambientals. L'estudi del registre fòssil ha implicat l'establiment de diferents biozonacions, que s'ha complementat amb anàlisis paleomagnètiques, cicloestratigràfiques, mineralògiques i elementals.

El Carbonífer superior s'ha documentat a partir de l'associació de plantes de la Unitat Grisa, que indiquen una edat d'Estefanià C. Les dades sedimentològiques i de paleosòls indiquen un clima humit amb curts períodes de sequera.

El trànsit Carbonífer–Permià (Unitat de Trànsit) ve marcat per un increment en l'estacionalitat i l'aridesa. La manca de marcadors cronològics als afloraments estudiats no permet precisar l'edat de la unitat.

El Permià inferior constitueix l'inici de les successions de *red-beds*. Els paleosòls dels dipòsits volcanosedimentaris de la Unitat Roja Inferior i l'absència de carbó denoten una aridificació del clima i una estacionalitat marcada. Els esporàdics intervals més humits, representats per sistemes fluvials meandriformes i dipòsits derivats d'aigua d'escolament superficial, contenen una icnoassociació de tetràpodes característica de l'Artinskià i constituïda per: *Batrachichnus salamandroides*, *Limnopus* isp., cf. *Amphisauropus*, cf. *Ichniotherium*, *Dromopus* isp., cf. *Varanopus*, *Hylodichnus* isp., *Dimetropus leisnerianus* i tres tipus de *Characichnos* (traces fòssils de natació). Les traces fòssils d'artròpodes (especialment *Rusophycus* i *Acripes*) també són comunes.

El registre del Permià mitjà denota unes condicions climàtiques humides i estacionals. El sistema al·luvial distal de la Unitat Roja Superior inferior ha lliurat poques restes fòssils. La presència d'una vèrtebra assignada al grup dels casèids suggereix una edat de Wordià inferior i, juntament amb les icnites de tetràpode documentades en treballs previs, constata un reemplaçament de faunes.

El Permià superior es caracteritza per un clima semi-àrid, tal com indiquen les dades sedimentològiques, mineralògiques i elementals de la Unitat Roja Superior superior. El sistema de *playa-lake* o lacustre efímer mostra un control orbital de la sedimentació. La icnoassociació de tetràpodes documentada marca un reemplaçament de les faunes del Permià mitjà, possiblement lligat a una extinció.

El Triàsic Inferior i Mitjà està representat pel sistema fluvial (de rius *braided* a meandriformes i planes d'inundació) de la unitat en fàcies Buntsandstein, que conté una icnoassociació de tetràpodes

Resum

formada per: *Prorotodactylus mesaxonichnus* (erigida com a nova icnoespècie), cf. *Rotodactylus*, *Rhynchosauroides* cf. *schochardti*, *Rhynchosauroides* i chirotheriids indeterminats, un morfotip indeterminat (Morfotip A) i dos tipus de *Characichnos* associats a la nova icnoespècie i als chirotheriids. Aquest registre fòssil es complementa amb la presència de dues dents d'arcosauromorf i marca la recuperació dels ecosistemes terrestres després de l'extinció de finals del Permià, amb els arcosauromorfs com a grup cabdal.

El registre continu als trànsits Carbonífer–Permià i Permià–Triàsic (fins ara desconegut al sudoest europeu), així com també la inesperada riquesa fòssil, fa dels Pirineus Catalans una regió de referència a nivell global per comprendre alguns dels canvis més dràstics de la història de la Terra.

Abstract

The sedimentary and paleontological record study of the terrestrial end-Carboniferous, Permian and Triassic from the Catalan Pyrenees allowed to characterize its paleoenvironmental and paleoclimatic evolution and their influence on the terrestrial ecosystems during the Paleozoic–Mesozoic transition. This transition, featured by several climatic changes and mass extinctions, has been analyzed in a multidisciplinary study.

Diverse fieldworks have resulted in the discovery of up to ten new fossil localities, mainly bearing tetrapod ichnites (here especially emphasized), but also bearing bone remains, invertebrate trace fossils and plants. Until the present work, few fossil footprint sites were known from these ages in the Catalan Pyrenees. The detailed stratigraphic columns and cartography allowed to establish the spatio-temporal succession of fossil sites and of the corresponding geological units (depositional units defined in previous works). The coupled study of ichnites and facies contribute to carry out paleoenvironmental analyses. The study of the fossil record implied the establishment of different biozonations, which have been complemented with paleomagnetic, cyclostratigraphic, mineralogical and elemental analyses.

The late Carboniferous has been documented by the Grey Unit plant assemblage, indicating a Stephanian C age. The sedimentological and paleosol data point to a humid climate with short dry periods.

The Carboniferous–Permian transition (Transition Unit) is featured by increases in seasonality and aridity. The lack of chronological markers in the studied outcrop precludes to clarify the age of the unit.

The early Permian constitutes the beginning of the red-bed successions. Paleosols developed in the Lower Red Unit volcanosedimentary deposits and the absence of coal denote climate aridification and strong seasonality. Sporadic relatively humid intervals, depicted by meandering fluvial systems and deposits derived from unconfined runoff water, yield a tetrapod ichnoassemblage characteristic of the Artinskian and composed of: *Batrachichnus salamandroides*, *Limnopus* isp., cf. *Amphisauropus*, cf. *Ichniotherium*, *Dromopus* isp., cf. *Varanopus*, *Hyloidichnus* isp., *Dimetropus leisnerianus* and three types of *Characichnos* (swimming trace fossils). Arthropod trace fossils (especially *Rusophycus* and *Acripes*) are also common.

The middle Permian record denotes humid climatic conditions and seasonality. Few fossil remains have been reported from the lower Upper Red Unit distal alluvial system. The presence of a vertebra assigned to the caseid group suggests an early Wordian age and, together with tetrapod ichnites documented in previous works, a faunal replacement is confirmed.

The late Permian is characterized by a semi-arid climate, as indicated by the sedimentological, mineralogical and elemental data of the upper Upper Red Unit. Deposits of the playa-lake or ephemeral lacustrine system show orbital forcing during sedimentation. The documented tetrapod ichnoassemblage marks a replacement of the middle Permian faunas, possibly linked to an extinction.

The Early and Middle Triassic is recorded by the fluvial system (from braided to meandering rivers and floodplains) of the Buntsandstein facies unit, which yields a tetrapod ichnoassemblage composed

of: *Prorotodactylus mesaxonichnus* (erected as a new ichnospecies), cf. *Rotodactylus*, *Rhynchosauroides* cf. *schochardti*, undetermined *Rhynchosauroides* and chirotheriids, an undetermined Morphotype A and two types of *Characichnos* associated to the new ichnospecies and to chirotheriids. This fossil record is complemented with the presence of two recovered archosauromorph teeth and is indicative of the terrestrial ecosystems recovery after the end-Permian mass extinction, being archosauromorphs a relevant group.

The continuous record throughout the Carboniferous–Permian and Permian–Triassic transitions (so far unknown from southwestern Europe), as well as the unsuspected fossil richness, make the Catalan Pyrenees a reference region worldwide to untangle some of the most drastic changes of Earth history.

Capítol 1. Introducció

1.1. Presentació

La present tesi doctoral s'ha realitzat al Departament de Geologia de la Universitat Autònoma de Barcelona (UAB) en col·laboració amb l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), sota la direcció dels doctors Oriol Oms Llobet i Josep Fortuny Terricabras. La tesi doctoral ha estat finançada per una beca predoctoral PIF (2013-2017) de la Unitat d'Estratigrafia del Departament de Geologia (UAB). El treball de camp i anàlisis relacionades (campanyes de camp de 2012 a 2017) s'han portat a terme a través de projectes otorgats a l'ICP amb Josep Fortuny com a investigador principal en tots ells i finançats per la Generalitat de Catalunya. També s'han realitzat diverses estades breus a l'estranger: Museum für Naturkunde, Berlin, Alemanya (SYNTHESES DE-TAF-2560); Muséum National d'Histoire Naturelle, París, França (SYNTHESES FR-TAF-3621 i FR-TAF-4808); Institut des Sciences de l'Evolution, Montpellier, França (2013 CTP 00013; Erasmus+ Pràctiques, UAB; mitjançant les quals s'opta a la menció internacional del doctorat).

La tesi doctoral està constituïda per un compendi de publicacions en revistes científiques i treballs en procés de revisió o preparació, així com dels capítols generals d'introducció, metodologia, discussió integrada i conclusions. Per seguir un ordre coherent en el fil argumental de l'estudi, els capítols corresponents a articles científics s'han ordenat segons l'edat de les successions geològiques estudiades, des del Carbonífer superior fins al Triàsic Mitjà, i no segons la seva data de publicació. Els capítols d'introducció i metodologia (**capítols 1 i 2**) s'han redactat en català, mentre que els capítols específics (publicacions científiques i treballs en revisió o preparació; **capítols 3–8**), la discussió integrada (**capítol 9**) i les conclusions generals (**capítol 10**) s'han redactat en anglès per tal d'optar a la menció internacional del doctorat. Els **Annexes 1 i 2** inclouen dos articles científics (un de publicat i un d'acceptat) de temàtica relacionada amb la de la tesi doctoral. Els **Annexes 3–7** inclouen el material suplementari dels **capítols 3–7**, respectivament. A la llista de **Referències** s'hi inclouen els treballs citats als capítols generals d'introducció, metodologia, discussió integrada i conclusions. Els articles dels capítols específics (**capítols 2–8**) i dels **Annexes 1 i 2** contenen el llistat propi de referències.

Inicialment, l'objectiu plantejat va ser l'estudi integrat del registre estratigràfic, sedimentològic i de les petjades fòssils (icnites) de tetràpodes del Permià dels Pirineus Catalans i del Triàsic de la Serralada Prelitoral (fins aleshores les úniques conegudes a Catalunya). Tanmateix, després de la primera campanya de camp als Pirineus, en la qual es van prospectar la majoria d'afloraments que conformen aquesta tesi, es va decidir focalitzar l'estudi només a l'àrea pirinenca. La raó d'això va ser per la inesperada riquesa de restes fòssils a les successions sedimentàries continentals del Carbonífer terminal al Triàsic Mitjà dels Pirineus, principalment constituïdes per icnites de tetràpodes, però també per algunes restes òssies, traces fòssils d'invertebrats i plantes. Per a la discussió final també s'han inclòs treballs sobre el registre del Triàsic Mitjà continental de la Serralada Prelitoral.

A partir d'aquí, el principal objectiu perseguit ha estat la reconstrucció de l'evolució paleoambiental, juntament amb l'estudi dels canvis climàtics i extincions en massa, del fini-Carbonífer (Carbonífer superior terminal), Permià i Triàsic continentals dels Pirineus Catalans i la seva correlació amb el registre global. Per tal d'assolir aquest objectiu, la tesi doctoral ha resultat en un treball multidisciplinari

en col·laboració amb altres investigadors i institucions que inclou no només estratigrafia, sedimentologia i icnologia (en aquesta darrera utilitzant tant mètodes clàssics com nous, com és la fotogrametria), sinó també paleomagnetisme, cicloestratigrafia, geoquímica, osteologia i paleobotànica. Tot plegat ha permès situar el registre pirinenc estudiat en un context global per aprofundir en el coneixement de la transició Paleozoic–Mesozoic.

1.2. Evolució dels ecosistemes del fini-Carbonífer, Permià i Triàsic

El final del Paleozoic i l'inici del Mesozoic estan marcats per una gran quantitat de canvis dràstics de repercussió global. Aquests canvis van comportar una gran variació en els ecosistemes i diverses extincions en massa, incloent-hi les més grans que ha testimoniat mai el planeta. Per entendre els esdeveniments que marquen la transició entre les dues eres (Fig. 1.1), ens hem de remuntar a finals del període Carbonífer, fa al voltant de 300 milions d'anys (Ma) (vegeu **Capítol 3**). Aleshores, la Terra tenia una configuració molt diferent a l'actual: les masses continentals s'estaven agrupant en una de sola, formant el supercontinent Pangea, el qual estava envoltat per l'oceà de Panthalassa, i el mar Paleotethys formant un tascó que entrava a la costa est de Pangea (Fig. 1.1). Aquest mar quedava tancat per la banda est per un gran arc d'illes que actualment constitueixen la Xina, el Japó i Indonèsia. La col·lisió de les masses continentals del sud, Gondwana, amb les del nord, Laurussia, va comportar el tancament de l'oceà Rheic (que entrava des de l'oest entre les masses nord i sud de Pangea) i la formació de l'orogen Varisc, estenent-se d'oest a est al llarg de l'equador de Pangea (Golonka i Ford, 2000; Domeier et al., 2012; Torsvik i Cocks, 2013; Scotese, 2014a). El sud de Gondwana (el pol sud durant el Carbonífer) estava cobert per diferents masses de gel, directament relacionades amb les fluctuacions de CO₂ atmosfèric, que van influir sobre el clima global, constituint així l'era glacial del Paleozoic superior (EGPS) (Montañez et al., 2007, 2016; Fielding et al., 2008; Isbell et al., 2012; Montañez i Poulsen, 2013). Durant el Carbonífer superior els nivells d'oxigen a l'atmosfera eren relativament elevats i el clima era humit, tot i que també hi havia curts períodes de més sequera (DiMichele, 2014; Montañez, 2016; Opluštil et al., 2017). Tot això va propiciar la formació de grans extensions de masses forestals al llarg del cinturó tropical i que actualment trobem com a grans dipòsits de carbó. Així, les successions continentals carboníferes d'aquestes latituds típicament presenten coloracions griseses (poc oxidants) i comunament amb capes de carbó associades. D'entre la gran diversitat de plantes que hi havia, en destaca el desenvolupament de formes arborescents (de diversos metres d'alçada) en alguns grups que en l'actualitat tenen mides més reduïdes, com és el cas de les falgueres i les cues de cavall (DiMichele, 2014). En aquests ambients terrestres ja hi habitaven diversos grups de tetràpodes (per exemple amfibis i sinàpsids basals), que sovint estaven lligats a medis aquàtics.

La transició entre el Carbonífer i el Permià està marcada per un pic de glaciació; posteriorment, durant el Sakmarià (Permià inferior), hi va haver una gran aridificació i gran reducció de les masses de gel resultant d'un escalfament global, marcant el final de l'EGPS (Tabor i Poulsen, 2008; Isbell et al., 2012; Montañez i Poulsen, 2013) (vegeu **Capítol 3**). Tots aquests canvis es veuen testimoniat per dipòsits continentals (sovint d'origen al·luvial) amb una coloració típicament vermella (a causa de la seva oxidació), els anomenats *red-beds*, de distribució global, i amb una gairebé total desaparició dels dipòsits de carbons (Chumakov i Zharkov, 2002). Pel que fa a la distribució i deriva continental, al

nord es van unir les masses d'Euramèrica amb part d'Àsia, formant Lauràsia (Golonka i Ford, 2000). Ja cap a finals del Permià, el Paleotethys es va començar a tancar, fins a desaparèixer, donant lloc l'obertura del Neotethys (en general, el mar de Tethys). Amb aquesta distribució, les masses continentals tenien una forma relativament simètrica amb el pla equatorial del planeta de referència. Amb tot això, els patrons de circulació atmosfèrica van tendir a una distribució simètrica que va comportar l'establiment de diferents biomes climàtics aproximadament paral·lels o subparal·lels a l'equador de la Terra (Rees et al., 2002; Tabor i Poulsen, 2008). En concret, des del Permià inferior, a la zona equatorial es va establir un clima monsonic (Tabor i Montañez, 2002).

Durant el Permià els ecosistemes van experimentar importants canvis. Malgrat l'aridificació i escalament global, els ecosistemes terrestres seguien sent rics i diversos, com indica la distribució global de jaciments de flora i fauna d'edat permiana (vegeu **Capítols 3–6**). Les faunes continentals del Permià inferior (Cisuralià) estaven dominades per amfibis (com són els temnospondils) i sinàpsids (“pelicosaures”), que presentaven una gran varietat de mides, des de pocs centímetres a diversos metres de llarg; també hi havia altres grups de tetràpodes, com amniotes basals (com seimouriamorfs i diadectomorfs) i diversos grups de diàpsids o rèptils basals (com captorhinomorfs, bolosàurids i araeoscèlids). La transició al Permià mitjà (Guadalupità) es troba marcada per l'Extinció d'Olson, que va suposar un reemplaçament de les faunes terrestres (desigual i diacrònica al llarg de Pangea), les quals van passar a estar dominades per teràpsids basals (com els dinocefàlids), acompanyats de diversos grups de pararèptils i una riquesa minvant d'amfibis (Brocklehurst et al., 2017). Cap a finals del Guadalupità s'ha descrit una gran extinció en massa, possiblement coincidint amb l'emissió de grans quantitats de basalts (gran província ígnia) a Emeishan, al sud-oest de la Xina (Retallack et al., 2006; Sheldon et al., 2014; Day et al., 2015 i referències incloses); tot i així, l'edat de l'extinció encara està en debat (vegeu referències anteriors). Després de l'extinció, al Permià superior (Lopingià), les faunes van passar a estar dominades per teràpsids derivats i pareiasaures (Sahney i Benton, 2008; Day et al., 2015) i també van aparèixer els primes arcosauromorfs, un grup d'importància cabdal durant el Triàsic (Ezcurra et al., 2014). Malgrat que els continents estaven units en un de sol, les faunes no presentaven una distribució homogènia a nivell global; així, els diferents biomes climàtics possiblement van induir endemismes faunístics (Sidor et al., 2005, 2013).

Cap a finals del Permià, fa aproximadament 252 Ma, hi va haver un gran increment en l'aridesa, i una acidificació i anòxia de les aigües marines (Algeo et al., 2011; Payne i Clapham, 2012). Aquests fets possiblement van ser induïts per grans emissions de metà i compostos de sofre provocades per l'activitat volcànica de Sibèria (*Siberian traps*), que va resultar amb la formació de grans províncies ígnies (Retallack et al., 2006; Svetlitskaya i Nevolko, 2016). Aquest conjunt de canvis i catàstrofes mediamientals van culminar amb la major extinció en massa de la història de la Terra, en la qual s'estima la desaparició d'aproximadament el 70 % de les famílies de vertebrats terrestres i una desforestació dels ecosistemes (Erwin, 1994; Benton, 2003, 2016; Hallam, 2004; Sahney i Benton, 2008; Benton i Newell, 2014).

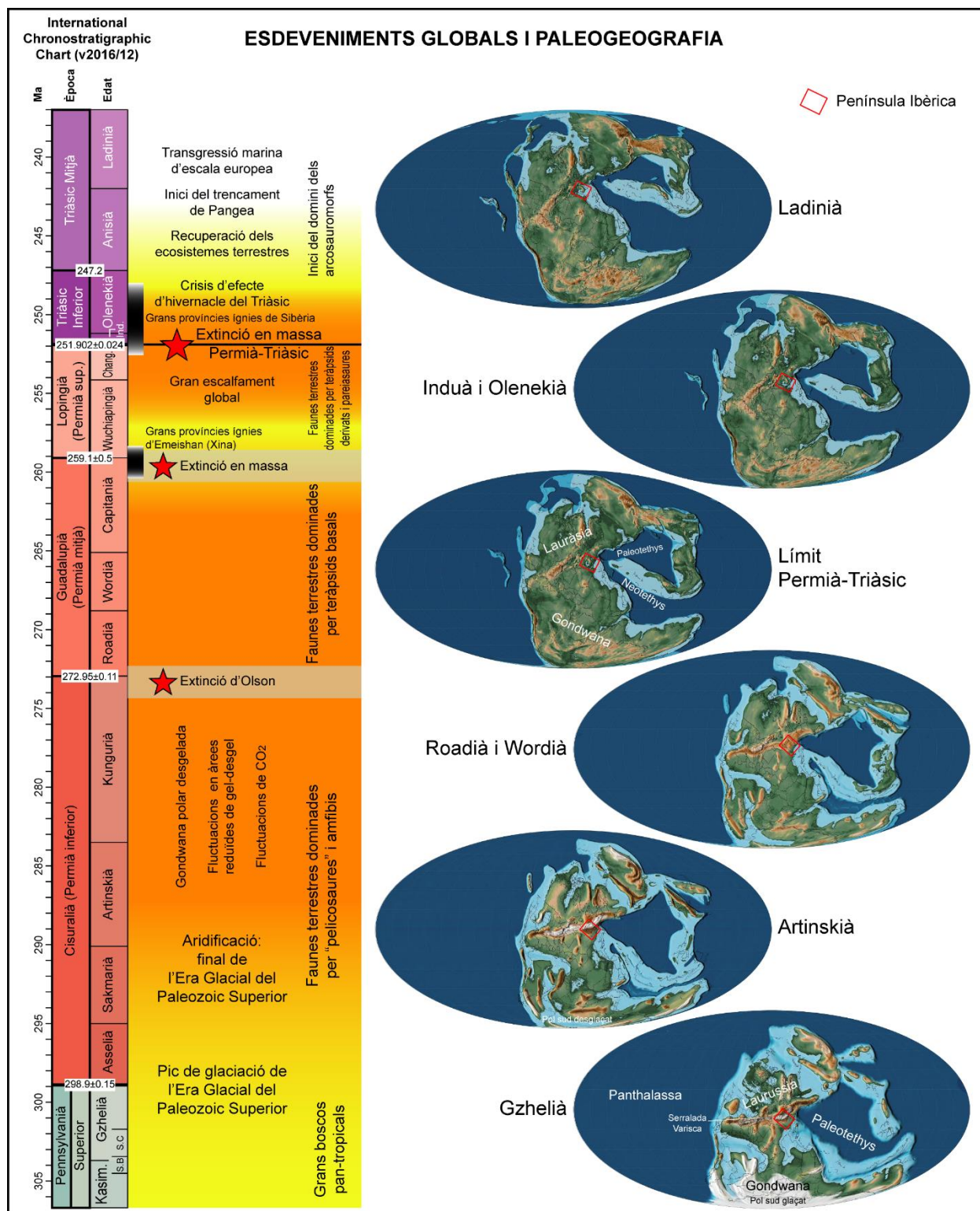


Figura 1.1. Context global. Principals esdeveniments i posició a l'escala dels temps geològics (vegeu referències al text). Mapes paleogeogràfics des del Carbonífer superior al Triàsic Mitjà (adaptats de Scotese, 2014a, 2014b) amb la localització (quadre vermell) de la Península Ibèrica (Pirineus Catalans a la franja superior dreta del quadre). La franja de fons groga i taronja indica condicions climàtiques generals humides i àrides, respectivament. La franja grisa de les extincions intra-permianes indica incertesa en l'edat. S.B. i S.C.: Estefania B i C, respectivament. Chang.: Changhsingia. Ind.: Induà.

La gran extinció de finals del Permian va comportar una profunda remodelació dels ecosistemes terrestres i l'establiment de les faunes modernes (Benton et al., 2004) (vegeu **Capítols 7 i 8**). Així,

l'inici del Triàsic està caracteritzat per la persistència de condicions d'extrema aridesa (Retallack et al., 2011; Retallack, 2013; Rey et al., 2016) i una gran quantitat de nínxols ecològics buits. Amb tot, la recuperació dels ecosistemes fou lenta, i no va ser fins a la transició del Triàsic Inferior a Mitjà (Olenekià–Anisià) que aquests van començar a regenerar-se i estabilitzar-se (Sahney i Benton, 2008; Irmis i Whiteside, 2012; Smith i Botha-Brink, 2014; Benton, 2016). Amb l'inici del Triàsic, també va tenir lloc l'inici del trencament de Pangea (tot i que la clara separació dels continents va ser a finals del Triàsic i inicis del Juràssic; Golonka i Ford, 2000), lligat amb el final del cicle Varisc (Torsvik i Cocks, 2013). Així, els dipòsits triàsics continentals estan majoritàriament caracteritzats per una coloració vermella, similars als *red-beds* permians. Generalment, a la transició entre el Permià i el Triàsic s'observa un increment de l'energia dels sistemes sedimentaris continentals, amb dipòsits més grollers, lligat a la pèrdua de massa vegetal després de l'extinció (Ward et al., 2000; Arche i López-Gómez, 2005; Newell et al., 2010; Benton i Newell, 2014); com a resultat, la transició Permià–Triàsic està registrada a pocs llocs del planeta, entre d'altres Rússia i Sud-Àfrica, però també possiblement als Pirineus Catalans (vegeu **Capítol 6**). A l'inici del Triàsic, les faunes en aquests ambients continentals estaven dominades per “taxons desastre”, supervivents de l'extinció en massa, com és ara *Lystrosaurus*; d'altra banda, els amfibis estereospòndils i arcosauromorfs basals eren abundants als ambients aquàtics (Sahney i Benton, 2008). A mesura que es van anar estabilitzant els ecosistemes, els arcosauromorfs es van diversificar, ocupant una gran diversitat de nínxols ecològics (Foth et al., 2016) i augmentant en percentatge (vegeu **Capítol 7**). Aquest èxit està relacionat amb els avantatges ecològics, tant en la locomoció com en l'alimentació, marginant progressivament altres grups com els temnospòndils (Fortuny et al., 2016). Finalment, entre finals del Triàsic Mitjà i inicis del Superior, els arcosaures, incloent el llinatge dels dinosaures, van començar a dominar els ecosistemes terrestres. Malgrat tot, grups constituïts per espècies de mides reduïdes, com el llinatge dels mamífers, van persistir.

1.3. Context geològic i localitats estudiades

Els Pirineus Catalans són una regió clau per al coneixement de tota la successió d'esdeveniments des del fini-Carbonífer fins al Triàsic Mitjà. L'interval de temps geològic estudiat en aquesta tesi doctoral aproximadament va dels 303 Ma als 242 Ma. Durant aquest interval, la zona pirinenca era una gran conca continental composta, la Conca Pirinenca. Aquesta es trobava al límit entre les masses continentals del nord i les del sud, als voltants de l'equador de Pangea, al sud-est de la serralada Varisca o Herciniana, al marge nord-est de la microplaca Ibèrica i amb el mar de Tethys a l'est. A escala regional, la zona pertany al reialme del peri-Tethys Oest (*Western peri-Tethys* o *Western Tethys*), que inclou la Conca Catalana (Serralada Prelitoral), la Conca Ibèrica (Serralada Ibèrica), les Illes Balears, diverses conques del sud-est de França (com Lodève, Saint-Affrique, Provence, Gonfaron, Rodez, Autun entre d'altres), Sardenya i diverses regions del sud dels Alps (nord d'Itàlia) (vegeu Dercourt et al., 2000; Bourquin et al., 2007, 2011; Cassinis et al., 2012, 2013; Gretter et al., 2015). La Conca Pirinenca constituïa un sistema de rift de tipus *strike-slip*, de manera que es dividia en diversos depocentres o subconques (Gisbert, 1981, 1986; Speksnijder, 1985; Saura i Teixell, 2006; Izquierdo-Llavall et al., 2014; Gretter et al., 2015). En general, aquest sistema tenia una geometria tipus semi-graben d'orientació nordoest-sudest amb el marge actiu (subsident) al sud i el passiu al nord (Saura, 2004; Saura i Teixell,

2006). En aquesta tesi doctoral les sub-conques estudiades són les d'Erillcastell-Estac i del Cadí, situades a l'oest i al centre dels Pirineus Catalans, respectivament (Figs. 1.2, 1.3, 1.4, 1.5, 1.6). Cal tenir en compte que les sub-conques tenen diferents nomenclatures i divisions segons els autors (vegeu referències anteriors). La sub-conca d'Erillcastell-Estac també s'anomena de Malpàs-Sort, el Pont de Suert-Sort o es divideix en sub-conca d'Erillcastell i sub-conca d'Estac. La part estudiada de la conca del Cadí (de Rubió a La Trava, vegeu més avall) també s'anomena sub-conca de Gramós.

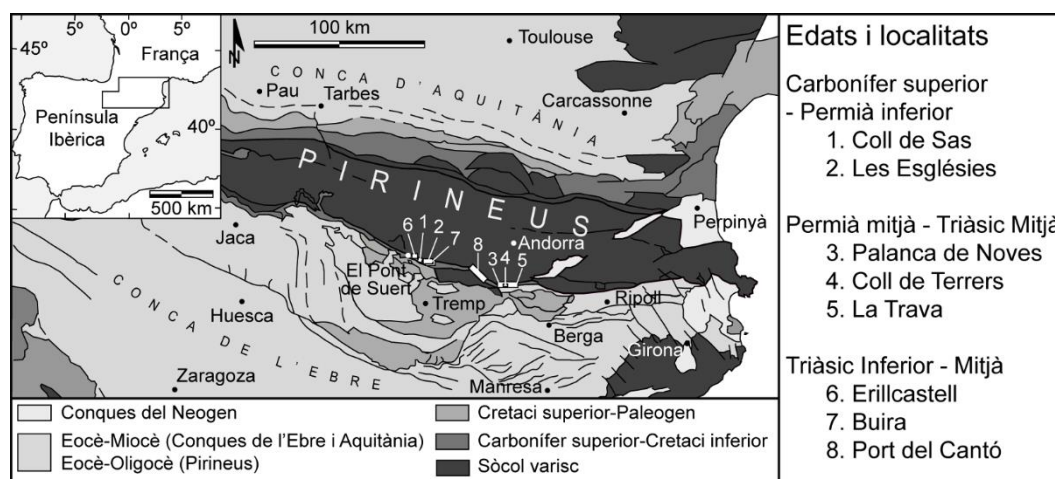


Figura 1.2. Situació geogràfica i context geològic regional. Localitats estudiades numerades de l'1 al 8 (vegeu detalls a Figs. 1.4, 1.5, 1.6).

Actualment, els dipòsits de la Conca Pirinenca afloren en una franja estreta que s'estén d'oest a est al llarg del sud del Pirineu axial (format pel sòcol pre-Varisc d'origen igni i metamòrfic; Fig. 1.2). A causa de les fases compressives durant l'orogènia alpina (Cretaci superior–Miocè inferior), l'estructura del sistema de rift es va invertir. Fruit d'això, l'estructura tectònica és complexa, i la disposició dels estrats generalment presenta un cabussament cap al sud, i en alguns casos es troben verticalitzats o fins i tot invertits (Saura i Teixell, 2006; Fig. 1.3). Estructuralment, les successions estudiades corresponen al mantell del Cadí (sub-conca del Cadí) i a la zona de les Nogueres (sub-conca d'Erillcastell-Estac) (Muñoz, 1992; Saura, 2004; vegeu també Poblet, 1991; Vergés, 1993).

Les successions objecte d'estudi són d'origen volcanosedimentari i sedimentari (Fig. 1.3). Principalment, s'han classificat de dues maneres diferents: en unitats litostratigràfiques (UL; Mey et al., 1968; Nagtegaal, 1969) i en unitats deposicionals (UD; Gisbert, 1981). Al llarg de la tesi s'ha utilitzat la nomenclatura en unitats deposicionals (excepte al **capítol 4**, on tanmateix es mencionen ambdues nomenclatures). Com a síntesi, les equivalències entre les unitats, de més antigues a més modernes, és la següent (Fig. 1.3):

- Formacions Aguiró, Erill-Castell i part inferior de la Formació Malpàs (UL) = Unitat Grisa (*Grey Unit, GU*) (UD). Edat: Carbonífer superior.
- Part mitjana i superior de la Formació Malpàs (UL) = Unitat de Trànsit (*Transition Unit, TU*) (UD). Edat: Carbonífer superior–Permià inferior.
- Formació Peranera (UL) = Unitat Roja Inferior (*Lower Red Unit, LRU*) (UD). Edat: Permià inferior.

- La Unitat Roja Superior (*Upper Red Unit, URU*) (UD) no té equivalència d'UL, ja que aquesta UD només apareix des de la zona de Port del Cantó (vegeu a sota, Fig. 1.3) i cap a l'est, mentre que les UL es van definir a l'àrea oest dels Pirineus Catalans. Edat: Permiana mitjà–superior.
- Formació Bunter (UL) = Unitat en Fàcies Buntsandstein (UD). Edat: Triàsic Inferior–Mitjà.

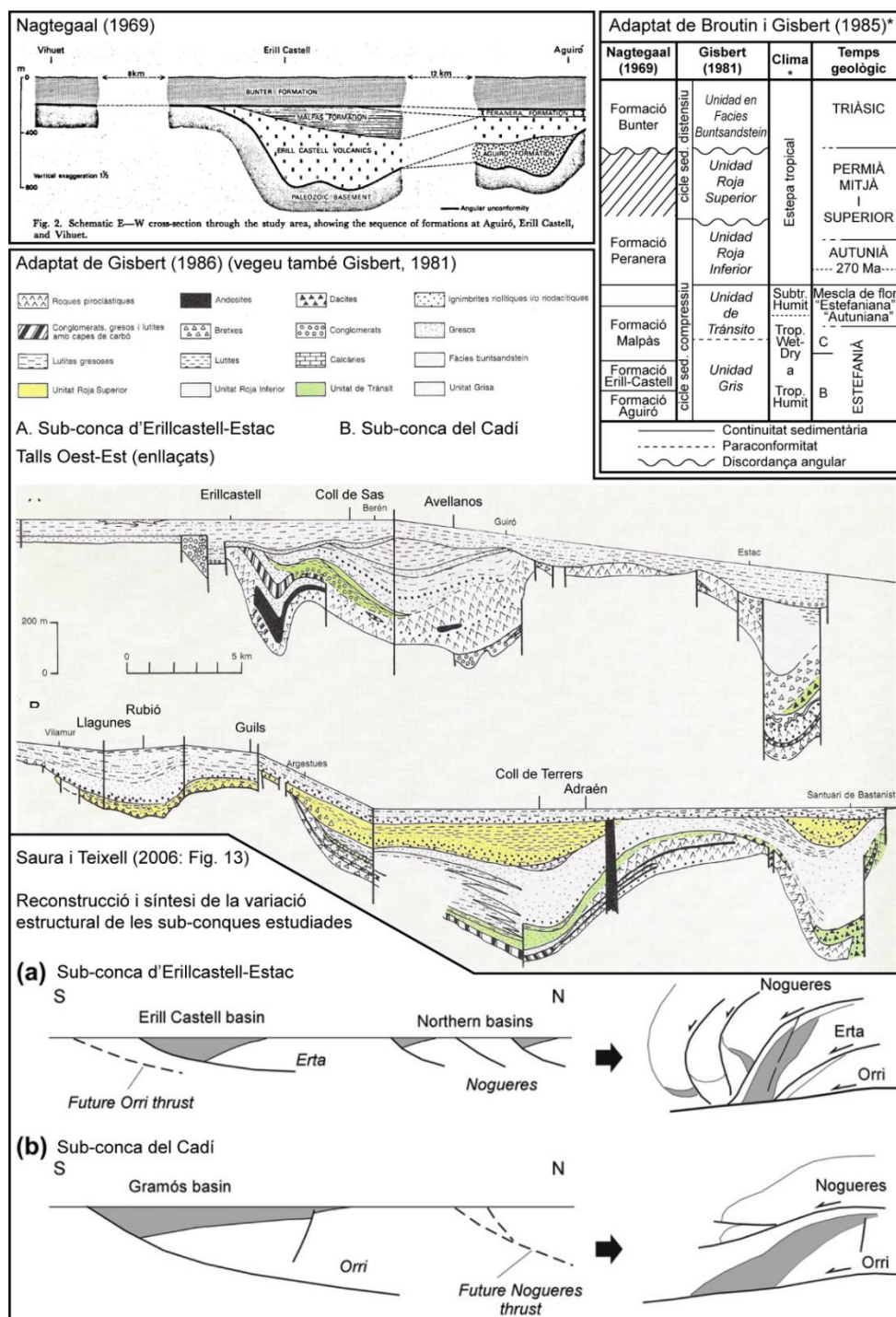


Figura 1.3. Context geològic regional d'estudis previs, incloent el tall esquemàtic de les formacions analitzades per Nagtegaal (1969), les equivalències entre formacions i unitats deposicionals (adaptat de Broutin i Gisbert, 1985), els climes de les unitats (*) segons Gascón i Gisbert (1987), els panells de correlació Oest-Est de les sub-conques d'Erillcastell-Estac i del Cadí (adaptat de Gisbert, 1986), i la reconstrucció i variació estructural de les sub-conques de Saura i Teixell (2006). sed.: sedimentari. Subtr.: Subtropical. Trop.: Tropical.

El present estudi inclou l'anàlisi des de la part superior de la Unitat Grisa (Formació Malpàs) fins a les fàcies Buntsandstein. Per cobrir totes aquestes unitats, s'ha treballat en diferents àrees (Fig. 1.2). La part basal de la Unitat Grisa consisteix principalment en dipòsits de tobes piroclàstiques riodiacítics amb intercalacions de dipòsits volcànics epiclàstics i laves andesítiques fruit d'un magmatisme calcoalcalí i erupcions explosives (Martí, 1983).

La part superior de la Unitat Grisa consisteix principalment en dipòsits volcànics retreballats en sistemes fluvials i fluviolacustres; són característics els intervals carbonosos i la presència de plantes fòssils (vegeu **capítol 3**). Aquesta successió, generalment volcanosedimentària, s'ha estudiat a l'àrea de Coll de Sas i Les Esglésies (Sarrocà de Bellera, Pallars Jussà) (Fig. 1.4).

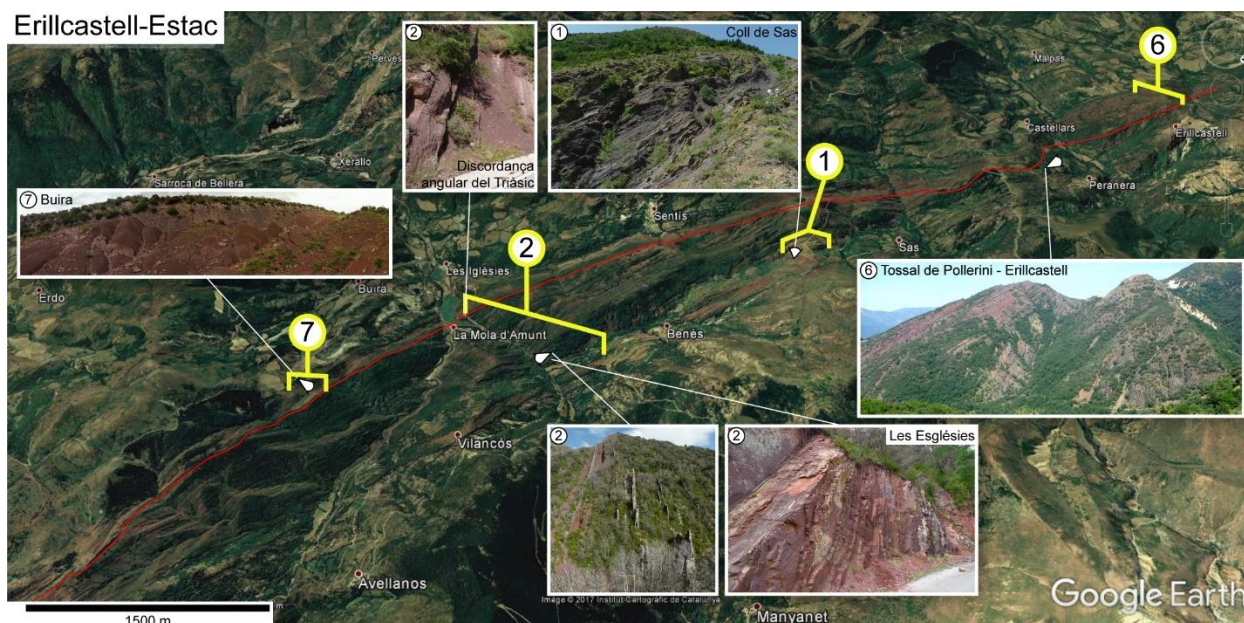


Figura 1.4. Localització i aspecte general dels afloraments de la sub-conca d'Erillcastell-Estac (oest de la Conca Pirinenca). Línia vermella: discordança triàsica. Icona blanca: lloc de presa i punt de vista (cap a l'obertura) de les imatges dels afloraments. Imatge de fons: Google Earth.

La Unitat de Trànsit s'ha estudiat a la mateixa àrea que la Unitat Grisa (Fig. 1.4). Aquesta segona unitat, en contacte concordant amb la unitat inferior, també consisteix en dipòsits volcànics retreballats en sistemes fluvials i lacustres, però el seu contingut en carbó i restes fòssils de plantes és molt menor.

La Unitat Roja Inferior s'ha estudiat detalladament a l'àrea al nord de Les Esglésies (o de La Mola d'Amunt al **capítol 4**), juntament amb les unitats anteriors (vegeu **capítol 3**; Fig. 1.4). A més, el **capítol 4** inclou l'estudi detallat del contingut fòssil, principalment icnites de tetràpodes, però també de traces fòssils d'invertebrats. Aquesta unitat, constituïda per *red-beds* d'origen volcanosedimentari, reposa concordantment sobre la Unitat de Trànsit. Principalment està composta per dipòsits piroclàstics (ignimbrites) i, en menor mesura, cinerites. Els fòssils anteriorment anomenats es troben en intervals volcànics retreballats per aigua, entre els quals es distingeixen sistemes fluvials meandriformes i superfícies d'escolament desconfinades.

La Unitat Roja Superior no es troba representada a la sub-conca d'Erillcastell-Estac, ja que en aquesta àrea la unitat en fàcies Buntsandstein es troba en discordança angular directament sobre la Unitat Roja Inferior, la Unitat de Trànsit o la Unitat Grisa (vegeu a sota; Fig. 1.3). Així doncs, als Pirineus Catalans, la Unitat Roja Superior aflora tan sols a la sub-conca del Cadí, des de l'àrea de Port del Cantó (de Rubió a Argestues; Montferrer i Castellbò, Soriguera, les Valls d'Aguilar; Alt Urgell i Pallars Sobirà), entre Sort i Adrall i a la sub-conca més oriental de Castellar de n'Hug (Gisbert, 1986). A l'àrea d'estudi, aquesta unitat reposa en discordança angular sobre la Unitat Roja Inferior o sobre el sòcol pre-Varisc (Fig. 1.3), la unitat es pot dividir en dues parts: (1) la part inferior consisteix en dipòsits vermells-vinosos de sistemes al·luvials distals, corresponents a rius meandriformes i planes d'inundació; (2) la part superior consisteix en una successió d'alternança rítmica de lutites vermelles-ataronjades amb capes primes (d'entre 2 i 15 cm de gruix) de gresos fins (Fig. 1.5). Principalment s'ha estudiat la part superior de la unitat a l'Alt Urgell, a l'àrea de La Trava (la Vansa i Fórnols), Palanca de Noves i Coll de Terrers (Ribera d'Urgellet) (vegeu **capítols 5 i 6**; Fig. 1.5). El contingut fòssil principalment consisteix en petjades de tetràpodes de la part inferior de la unitat (Robles i Llompart, 1987) actualment perdudes, una vèrtebra propera al límit entre la part inferior i superior de la unitat, i diversos morfotips de petjades de tetràpodes i traces fòssils d'invertebrats de la part superior de la unitat.

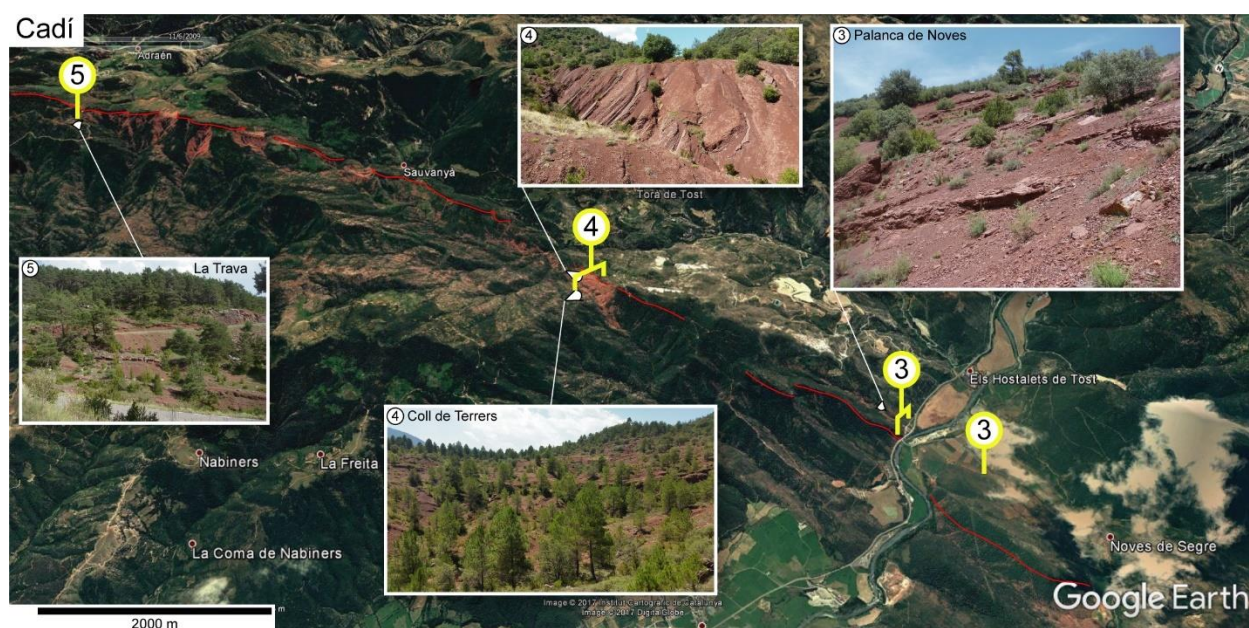


Figura 1.5. Localització i aspecte general dels afloraments de la sub-conca del Cadí (centre de la Conca Pirinenca). Punt 3 a la dreta (oest): aflorament de l'entrada de Noves de Segre, inclòs a l'àrea de Palanca de Noves (vegeu **capítol 5**). Línia vermella i icona blanca a Fig. 1.3. Línia vermella discontinua a Coll de Terrers: contacte concordant Permià-Triàsic. Imatge de fons: Google Earth.

La unitat en fàcies Buntsandstein s'estén al llarg de tots els Pirineus Catalans, sovint cobrint per mitjà d'una discordança angular els dipòsits permians i carbonífers (i en alguns casos fins i tot sobre el sòcol pre-Varisc; Fig. 1.3), tot i que hi ha excepcions, com en el cas de Coll de Terrers (Ribera d'Urgellet, Alt Urgell), en què els dipòsits triàsics (Buntsandstein) reposen en contacte concordant sobre els permians (Unitat Roja Superior) (vegeu **capítol 6**; Fig. 1.5). Les àrees d'estudi comprenen Erillcastell (El Pont de Suert, Alta Ribagorça), Buirà (Sarrocà de Bellera, Pallars Jussà), Port del Cantó,

Palanca de Noves i Coll de Terrers (vegeu **capítols 5–7**; Figs. 1.4, 1.5, 1.6). És remarcable el fet que d'oest a est les fàcies Buntsandstein cobreixen dipòsits cada vegada més joves: a Erillcastell cobreixen la Unitat Grisa; a Coll de Sas, Les Esglésies i Buira cobreixen la Unitat Roja Inferior (de menys a més gruix de la unitat permiana, respectivament; Fig. 1.4); a Port del Cantó cobreixen la part inferior de la Unitat Roja Superior (Fig. 1.6); a Coll de Terrers cobreixen (contacte concordant) la part superior de la Unitat Roja Superior (Fig. 1.5). Més cap a l'est, ja a La Trava, les fàcies Buntsandstein es troben altra vegada en discordança angular sobre la Unitat Roja Superior, evidenciant erosió de la unitat permiana.

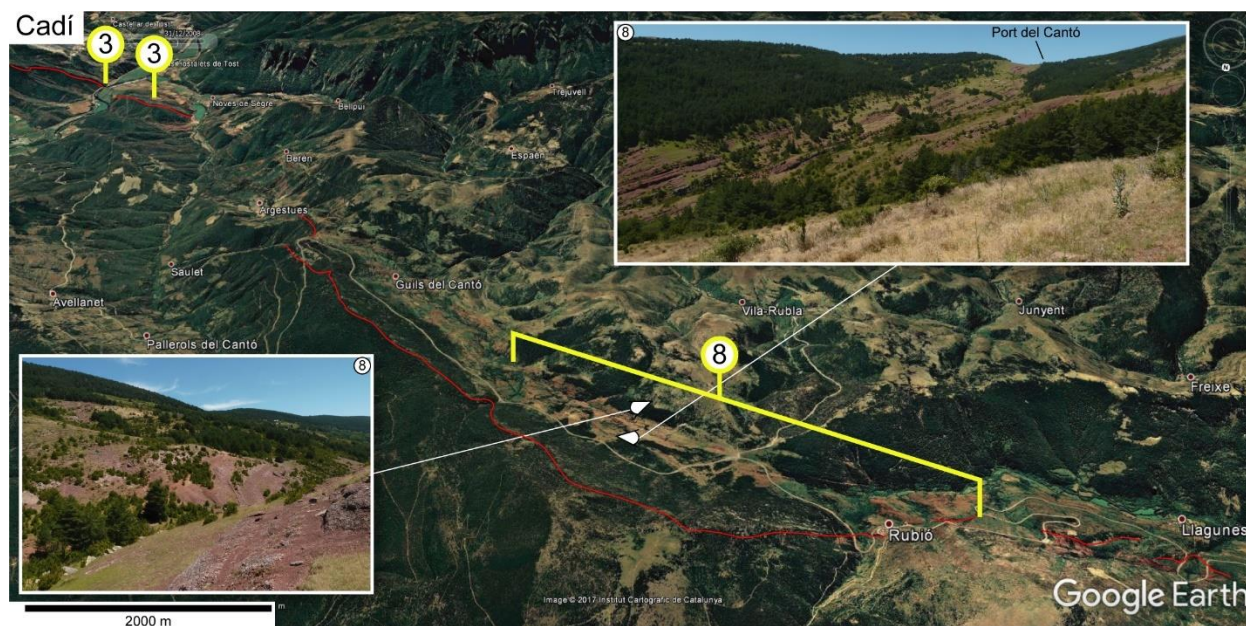


Figura 1.6. Localització i aspecte general dels afloraments al marge oest de la sub-conca del Cadí (centre de la Conca Pirinenca). Els punts 3 corresponen als de la Fig. 1.4. Línia vermella i icona blanca a Fig. 1.3. Imatge de fons: Google Earth.

A grans trets les fàcies Buntsandstein constitueixen una seqüència granodecreixent de *red-beds* dipositats en medis al·luvials, que permeten dividir-les en unitats informals (vegeu Calvet et al., 1993) i evolucionen de: (1) un sistema fluvial trenat (*braided*; unitat de conglomerats) a (2) un sistema fluvial meandriforme i de plana d'inundació (unitat de lutites i gresos) i fins a (3) un sistema de plana d'inundació i parts fluvials distals (unitat de lutites). Com es detalla als **capítols 6 i 7**, aquestes tres unitats litològiques poden presentar gruixos diferents i, en general, la potència de la unitat és molt variable (de 103 m a Coll de Terrers, passant per 213 m a Palanca de Noves i fins a 350 m a Port del Cantó). Les fàcies Buntsandstein estan cobertes per les fàcies marines i costaneres Muschelkalk (lutites gris-blavoses laminades i calcàries) i Keuper (lutites versicolors; ocasionalment amb ofites intercalades). Aquestes tres unitats de fàcies són equivalents a les fàcies triàsiques germàniques, registrades a escala europea, però diacròniques (López-Gómez et al., 2002). El contingut fòssil de les fàcies Buntsandstein consisteix en traces fòssils de xifosúrids (al sostre de la unitat de conglomerats), i una gran diversitat de petjades de tetràpodes, dents d'arcosauromorfs, fragments d'ossos indeterminats, traces fòssils d'invertebrats, i impressions i fragments de plantes (unitat de lutites i gresos i unitat de lutites).

Com a remarca final, el **capítol 8** inclou l'estudi de dues dents d'arcosauromorf del Port del Cantó juntament amb una procedent de la Serralada Prelitoral. Aquesta darrera procedeix del jaciment de La

Mora (Tagamanent, Vallès Oriental), constituït per dipòsits vermells d'origen fluvials meandriforme corresponents a la fàcies Buntsandstein (Triàsic Mitjà inferior; Virgili, 1958; Marzo, 1980; Dinarès-Turell et al., 2005; Fortuny, 2011; Fortuny et al., 2011a, 2011b, 2014). L'Annex inclou l'estudi de petjades de tetràpodes de les fàcies al·luvials distals i costaneres (*sabkha*) del Muschelkalk Mitjà (resultat d'un interval regressiu durant el Triàsic Mitjà dins de la transgressió general del Muschelkalk; Calvet i Marzo, 1994) localitzades a Collcardús (Vacarisses i Viladecavalls, Vallès Occidental) i a la Pedrera de Can Sallent (Castellar del Vallès, Vallès Occidental).

1.4. Marc d'estudi i antecedents

Històricament, els Pirineus Catalans han despertat interès a investigadors d'arreu a causa de la gran diversitat i riquesa de registre geològic i paleontològic. Malgrat això, hi ha pocs treballs, sobretot pel que fa a les restes fòssils de vertebrats, sobre les successions estudiades aquí, sovint anomenades tardihercinianes o posthercinianes (Gisbert, 1986), o tardivarisques o postvarisques (referent a les fases finals i posteriors de l'orogènia Herciniana o Varisca, respectivament).

El primer treball remarcable correspon a Dalloni (1930), que consisteix en l'estudi general dels Pirineus Catalans. Altres treballs posteriors són els d'anàlisis geoestructurals, entre els quals destaquen les tesis de Séguret (1972) i Saura (2004) (vegeu també Saura i Teixell, 2006) i la sèrie holandesa de mapes i talls geològics de Hartevelt (1970) i Zwart (1979) (per altres referències històriques, vegeu Santanach, 2008). També existeixen nombrosos treballs sobre el magmatisme i vulcanisme dels Pirineus Catalans: Martí (1986) analitza el vulcanisme explosiu de finals del Paleozoic (vegeu també Martí, 1983, 1996 i referències incloses); Bixel (1987) i Bixel i Lucas (1987) distingeixen diversos episodis volcànics a les successions del Carbonífer i el Permià dels Pirineus; Lago et al. (2004) fan un estudi sobre el magmatisme i la dinàmica de la Conca Pirinenca dins del context tectònic varisc i alpí; Galé (2005) analitza des d'un punt de vista geoquímic, petrogenètic i geodinàmic l'evolució dels magmatismes permians dels sectors central (Aragó) i occidental (Cadí) dels Pirineus; més recentment, s'ha publicat un estudi amb datacions absolutes dels processos de cambra magmàtica i eruptius durant el Carbonífer–Permià dels Pirineus Catalans i el seu significat en la geodinàmica global (Pereira et al., 2014).

De les disciplines tractades en aquesta tesi doctoral, cal destacar com a principals estudis de referència per a la successió estratigràfica i paleoambiental dels Pirineus Catalans els treballs de Nagtegaal (1969) i Gisbert (1981). Com s'ha exposat anteriorment, en aquests treballs es defineixen les unitats litostratigràfiques (vegeu també Mey et al., 1968) i les unitats deposicionals (vegeu també Gisbert et al., 1985), respectivament. A més a més, aquests treballs presenten anàlisis de la sedimentologia i diagenèsi de les successions del Carbonífer superior al Triàsic Mitjà. Altres treballs similars són l'estudi de la secció carbonífera d'Erillcastell (equivalent a la de Coll de Sas) de Besly i Collinson (1991), l'estudi d'evolució de la Conca Pirinenca de Speksnijder (1985), i l'anàlisi de l'evolució climàtica de la successió basat en paleosòls de Gascón i Gisbert (1987). D'altra banda, ja durant el curs del present estudi, Gretter et al. (2015) va realitzar una revisió de l'evolució paleoambiental i paleogeogràfica del Paleozoic superior–Mesozoic inferior dels Pirineus Catalans, amb especial èmfasi a la zona del Cadí i de Castellar de n'Hug.

L'altre principal estudi d'aquesta tesi doctoral és el registre fòssil continental dels Pirineus Catalans, amb especial èmfasi a les traces fòssils de vertebrats. Fins l'any 2008, els estudis sobre les faunes de vertebrats del Permià i el Triàsic de Catalunya eren molt escassos (vegeu Fortuny et al., 2011a i referències incloses). Tanmateix, a partir del 2008 aquesta tendència va canviar, amb els primers projectes per prospectar, excavar i estudiar les faunes triàsiques i que va resultar amb la primera tesi doctoral sobre el registre fòssil de vertebrats triàsics i permians de Catalunya (Fortuny, 2011). Abans de l'esmentada tesi doctoral, tan sols hi havia dos treballs publicats sobre els vertebrats terrestres presents a la Conca Pirinenca, ambdós a la successió de Palanca de Noves (Alt Urgell; vegeu Fortuny et al., 2011a): Robles i Llompart (1987) van analitzar petjades fòssils del sostre de la part inferior de la Unitat Roja Superior (actualment perdudes; vegeu **capítol 6**); Fortuny et al. (2010) van fer un estudi preliminar sobre diverses petjades fòssils de la part inferior de les facies Buntsandstein (revisades al **capítol 5**). Pel que fa a la macroflora fòssil, als Pirineus Catalans se'n coneix registre al Carbonífer superior de Surroca i Ogassa (Gómez-Alba, 2007; Martín-Closas i Martínez-Roig, 2007), d'Erillcastell (Talens i Wagner, 1995) i també d'Argestues, Coll de Jou i Gotarta (Broutin i Gisbert, 1985). També s'han fet estudis de microflora i palinologia en diversos punts del Permià i Triàsic dels Pirineus Catalans (Broutin i Gisbert, 1985; Álvarez-Ramis i Doubinger, 1987; Broutin et al., 1988; Calvet et al., 1993; Diez et al., 2005). Aquesta escassetat d'informació paleontològica és a causa principalment del poc o nul esforç realitzat fins aleshores en la prospecció i estudi d'àrees susceptibles de contenir restes fòssils. A partir del 2012, però, es van posar en marxa un seguit de projectes (vegeu apartat 1.1) que han permès obtenir les dades que constitueixen aquesta tesi doctoral i que constaten la riquesa del registre fòssil del Carbonífer, Permià i Triàsic continentals dels Pirineus Catalans. A grans trets, el contingut fòssil de les successions estudiades consta de: plantes del Carbonífer superior; petjades i restes òssies de tetràpodes i traces fòssils d'invertebrats del Permià i Triàsic (amb icnoassociacions de tetràpodes característiques al llarg d'ambdós períodes).

A la resta de Catalunya, el registre continental d'aquests períodes és bàsicament del Triàsic. En el camp de l'estratigrafia i la sedimentologia, destaquen els treballs de Virgili (1958), Marzo (1980), Gómez-Gras (1993a), Calvet i Marzo (1994), Dinarès-Turell et al. (2005), Galán-Abellán et al. (2013) (aquest darrer derivat de la tesi doctoral de Galán-Abellán, 2011) i Borrueal-Abadía et al. (2015). Sobre el registre fòssil de vertebrats, Fortuny et al. (2011a) va fer-ne un exhaustiu repàs no només a nivell català, sinó també peninsular i balear. Del català, a les facies Buntsandstein (Triàsic Mitjà, Anisià) del Montseny, es coneixen petjades de tetràpodes (Calzada, 1987; Valdiserri et al., 2009) i restes òssies d'amfibis (Gaete et al., 1993, 1994, 1996; Fortuny et al., 2011b) i pararèptils (Fortuny et al., 2014). També es coneixen restes de vertebrats de les facies marines/transicionals del Muschelkalk inferior i superior (Fortuny et al., 2011a i referències incloses), però fins al present estudi, no se'n coneixien de les facies al·luvials distals i costaneres del Muschelkalk mitjà (vegeu **Annex**).

A les Illes Balears (concretament a Mallorca i Menorca), tant del Permià com del Triàsic, hi ha un extens registre sedimentari (Gómez-Gras, 1993b; Gómez-Gras i Alonso-Zarza, 2003; Bercovici et al., 2009; Linol et al., 2009), que fins ara ha lliurat un limitat registre de restes òssies (Pretus i Obrador, 1987; Liebrecht et al., 2017) i petjades de vertebrats (Calafat et al., 1987), i de plantes (Bercovici et al., 2009).

A nivell peninsular, hi ha un extens registre de paleoflora del Carbonífer, del qual Wagner i Álvarez-Vázquez (2010) en van fer una revisió exhaustiva (incloent també el registre pirinenc conegut fins aleshores). Del Carbonífer superior de Puertollano (Ciudad Real) es coneixen restes òssies de temnospondils i condriactis (Laurin i Soler-Gijón, 2001), i petjades de vertebrats i traces fòssils de peixos (Soler-Gijón i Moratalla, 2001). El 1987, es va publicar un volum dedicat al Permià i Triàsic de la Península Ibèrica, incloent els Pirineus Catalans (volum 11 de *Cuadernos de Geología Ibérica*). El registre sedimentari del Permià i el Triàsic és molt conegut de la Serralada Ibèrica (antiga Conca Ibèrica), on s'han fet nombrosos treballs (entre molts d'altres Arche i López-Gómez, 2005; De la Horra et al., 2012; López-Gómez et al., 2012; Borruel-Abadía et al., 2015, 2016; vegeu Galán-Abellán, 2011 i referències incloses). Com a revisió de la transició Permià–Triàsic de la península i en el seu context europeu, destaquen Virgili (2008) i Bourquin et al. (2007, 2011). Tot i l'extens coneixement de les successions permianes de la península, es coneixen molt poques restes de vertebrats fòssils, tan sols unes petjades de tetràpodes del Permià inferior (Gand et al., 1997) i del (possiblement) Permià mitjà–superior (Demathieu et al., 2008) de les Muntanyes Cantàbriques. Del Triàsic continental peninsular, a les fàcies Buntsandstein, hi ha força registre de petjades de tetràpodes (principalment d'arcosauromorfs) a la Serralada Ibèrica (Demathieu et al., 1978; García-Bartual et al., 1996; Gand et al., 2010; Díaz-Martínez i Pérez-García, 2012), la Serralada Bètica (Pérez-López, 1993; Demathieu et al., 1999; Reolid i Reolid, 2016) i a les Muntanyes Cantàbriques (Demathieu i Saiz de Omeñaca, 1977, 1990). Recentment, Díaz-Martínez et al. (2015) van fer una revisió de la biocronologia de les icnites de tetràpodes de la Península Ibèrica. A Portugal es coneixen restes de vertebrats fòssils (temnospondils i fitosaures) en successions continentals del Triàsic Superior (Witzmann i Gassner, 2008; Mateus et al., 2014; Brusatte et al., 2015).

L'interval de temps geològic estudiat és molt ampli, així que els antecedents bibliogràfics a nivell internacional (alguns dels quals ja mencionats a l'apartat 1.2) es presenten en detall al llarg dels **capítols 3, 4, 5, 6, 7, 8 i Annexos**. Tanmateix, a continuació es fa una breu contextualització de les successions continentals més rellevants per la present tesi doctoral.

La transició del Carbonífer superior al Permià inferior és coneguda en diverses localitats europees, d'entre les quals destaquen les de la conca francesa de Graissessac-Lodève (Schneider et al., 2006; Lopez et al., 2008; Gand et al., 2013; Michel et al., 2015), diverses localitats del nord d'Europa (Roscher i Schneider, 2006) i les conques de la República Txeca (Opluštil et al., 2013, 2017). Al Marroc també hi ha registre de la transició Carbonífer–Permià (Hmich et al., 2006). D'altra banda, aquesta transició està molt ben caracteritzada a l'oest dels Estats Units i al Canadà (amb nombroses localitats de paleolatituds equivalents a la Conca Pirinenca), on hi ha nombroses reconstruccions de l'evolució paleoambiental i paleoclimàtica principalment a partir del registre sedimentari, de paleosòls (incloent anàlisis isotòpiques i geoquímiques) i de plantes (entre d'altres: DiMichele et al., 2001, 2006, 2009, 2010, 2017; Tabor i Montañez, 2002, 2004; Tabor et al., 2008; Falcon-Lang et al., 2006, 2011; DiMichele, 2014).

Tant del Permià com del Triàsic també hi ha diversos treballs sobre models paleoclimàtics globals i/o reconstruccions paleogeogràfiques, entre d'altres: Ziegler et al. (1997), Dercourt et al. (2000), Golonka i Ford (2000), Zharkov i Chumakov (2001), Chumakov i Zharkov (2002, 2003), Gibbs et al. (2002), Rees et al. (2002), Tabor i Poulsen (2008); Roscher et al. (2011), Domeier et al. (2012) Torsvik

i Cocks (2013), Scotese (2014a, 2014b). Sobre la transició Permià–Triàsic (la qual engloba l’extinció més gran de la història de la Terra), Benton i Newell (2014) van destacar diverses regions de referència per al seu estudi en successions continentals que inclouen: (1) oest i centre d’Europa (incloent-hi la Península Ibèrica), (2) Rússia i Sibèria, (3) Índia central, (4) sud de la Xina, (5) est i centre de Sud-Amèrica, (6) Sud-Àfrica, (7) Austràlia i (8) l’Antàrtida. En el cas de les successions de l’oest d’Europa la transició sovint està caracteritzada per un important hiatus sedimentari, que deriva d’una erosió de part del Permià superior i una constant ressedimentació durant el Triàsic Inferior (Bourquin et al., 2011; Gretter et al., 2015). Tanmateix, com es discuteix al **capítol 6**, certes àrees d’aquest estudi (Coll de Terrers) poden no presentar aquest hiatus.

Les petjades de tetràpodes són un dels elements principals en l’estudi de les successions permianes i triàsiques d’aquesta tesi doctoral. A nivell global hi ha un gran nombre de localitats amb icnoassociacions equivalents a les dels Pirineus Catalans que (ometent les ja citades de la Península Ibèrica) inclouen:

- Permià inferior, Cisuralià:

França (Heyler i Lessertisseur, 1963; Gand, 1988; Demathieu et al., 1992; Gand i Durand, 2006 i referències incloses), Itàlia (Nicosia et al., 2000; Bernardi i Avanzini, 2011; Marchetti et al., 2013a, 2013b, 2014, 2015a, 2015b, 2015c, 2017; Marchetti, 2016 i referències incloses), Marroc (Hmich et al., 2006; Voigt et al., 2011a, 2011b; Hminna et al., 2012), Alemanya (Haubold, 1970, 1984; Voigt et al., 2007; Voigt, 2005, 2012 i referències incloses), Polònia (Voigt et al., 2012), Turquia (Gand et al., 2011), Estats Units (Haubold et al., 1995; Haubold i Lucas, 2001, 2003; Lucas et al., 2001, 2011, 2016; Van Allen et al., 2005; Voigt et al., 2005, 2013; Minter i Braddy, 2009; DiMichele et al., 2012; Voigt i Lucas, 2015, 2016a i referències incloses), Canadà (Brink et al., 2012), Argentina (Melchor i Sarjeant, 2004; Krapovickas et al., 2010, 2015; Mancuso et al., 2016).

- Permià mitjà, Guadalupia:

França (Heyler i Lessertisseur, 1963; Gand, 1988; Gand et al., 1995, 2000), Sud-Àfrica (Valentini et al., 2009).

- Permià superior, Lopingià:

Itàlia (Leonardi et al., 1975; Ceoloni et al., 1988; Valentini et al., 2007, 2009; Bernardi et al., 2015; Kustatscher et al., 2017), Alemanya (Voigt, 2012), Marroc (Voigt et al., 2010), Rússia (Gubin et al., 2003; Surkov et al., 2007), Níger (Smith et al., 2015), Sud-Àfrica (de Klerk, 2002), Austràlia (Warren, 1997), Brasil (Silva et al., 2012).

- Triàsic Inferior–Mitjà:

França (Demathieu, 1984, 1985; Demathieu i Durand, 1991; Demathieu i Demathieu, 2004; Gand i Demathieu, 2005; Gand et al., 2007), Marroc (Tourani et al., 2010; Klein et al., 2010, 2011, 2013), Suïssa (Avanzini i Cavin, 2009; Cavin et al., 2012; Klein et al., 2016); Itàlia (Avanzini i Lockley, 2002; Avanzini i Renesto, 2002; Valdiserri i Avanzini, 2007; Avanzini i Mietto, 2008; Avanzini et al., 2011),

Àustria (Krainer et al., 2012), Holanda (Demathieu i Oosterink, 1983, 1988, Diedrich, 2008), Alemanya (Haubold, 1966, 1971a, 1971b, 1984; Demathieu i Fichter, 1989; Diedrich, 2002, 2008, 2015; Haubold i Klein, 2002; Fichter i Kunz, 2004, 2013, 2015; Klein et al., 2015), Polònia (Ptaszyński, 2000; Niedźwiedzki i Ptaszyński, 2007; Brusatte et al., 2011; Klein i Niedźwiedzki, 2012; Niedźwiedzki et al., 2013), Regne Unit (King i Thompson, 2000; King et al., 2005; Coram i Radley, 2013, 2015), Tunísia (Niedźwiedzki et al., 2017), Estats Units (Peabody, 1948; Klein i Lucas, 2010a, Lovelace i Lovelace, 2012; Thomson i Droser, 2015), Argentina (Melchor i de Valais, 2006), Xina (Xing et al., 2013), Sud-Àfrica (Smith i Botha-Brink, 2014), Austràlia (Retallack, 1996).

Cal remarcar l'escassetat de registre conegut principalment al Permià mitjà, però també al Permià superior. D'altra banda, a partir de les diverses icnoassociacions de tetràpodes, hi ha diversos estudis sobre biòcrons (Avanzini et al., 2001; Gand i Durand, 2006; Lucas, 2007; Klein i Haubold, 2007; Klein i Lucas, 2010b; Marchetti, 2016; Voigt i Lucas, 2016b), treballs sobre icnofàcies i icnocenosis de vertebrats (Lockley et al., 1994; Hunt i Lucas, 2007, 2016 i referències incloses; Lockley, 2007; Diedrich, 2008; Minter i Braddy, 2009) i treballs sobre l'ús de petjades en anàlisis paleoambientals (Melchor i Sarjeant, 2004; Melchor, 2015 i referències incloses).

1.5. Objectius

El principal objectiu de la present tesi doctoral és fer una reconstrucció de l'evolució paleoambiental del fini-Carbonífer, Permià i Triàsic continental dels Pirineus Catalans. Amb aquesta finalitat, es busca situar l'àrea d'estudi en un context global per entendre els grans esdeveniments de la transició Paleozoic–Mesozoic. Així doncs, es tracta de cercar indicis dels canvis climàtics i ambientals, les extincions en massa i les recuperacions faunístiques que van tenir lloc durant aquest interval de temps. Per poder assolir-ho, s'ha donat una visió de conjunt a totes les anàlisis realitzades, fent una relació entre la successió estratigràfica i sedimentològica amb el contingut fòssil i una comparació amb el registre global. Així doncs, els objectius concrets són els següents:

- Establir un marc litostratigràfic del Carbonífer superior al Triàsic Mitjà dels Pirineus Catalans a partir de la mesura de seccions de detall i la seva correlació.
- Reconstruir els diferents paleoambients de les successions estudiades i establir la seva evolució al llarg del temps a partir de l'estudi i l'associació de fàcies sedimentàries i volcanosedimentàries.
- Identificar la tendència paleoclimàtica a partir de l'estudi de paleosòls i la seva successió a les seccions del Carbonífer superior i Permià inferior, i a partir de la mineralogia (semiquantificacions en difracció de raigs X) i dels elements (intensitats en fluorescència de raigs X) a les seccions del Permià mitjà–superior i Triàsic Inferior.
- Contribuir a identificar la polaritat magnètica de les successions i correlacionar-la amb l'escala paleomagnètica global (magnetostatigrafia).
- Identificar els morfotips de plantes (taxonomia) preservats a la successió carbonífera, entendre el seu significat paleoambiental i establir el seu interval biostratigràfic a partir de comparacions amb associacions similars d'arreu.

- Identificar les restes òssies de les successions permianes i triàsiques (taxonomia) i establir el seu interval biostratigràfic a partir de comparacions amb d'altres d'arreu.
- Identificar els morfotips d'icnites de tetràpodes i (preliminàrment) de traces fòssils d'invertebrats (icnotaxonomia) preservats al llarg de les successions permianes i triàsiques a partir dels paràmetres quantitius i qualitius dels espècimens i elaborant-ne models fotogramètrics tridimensionals (per a les icnites de tetràpodes).
- Revisar i reanalitzar les icnites de tetràpodes ja conegudes als Pirineus Catalans (Robles i Llompart, 1987; Fortuny et al., 2010).
- Identificar els potencials productors de les icnites de tetràpodes a partir de la comparació amb el registre osteològic d'arreu per tal de reconstruir l'evolució de les associacions faunístiques al llarg de les successions estudiades.
- Correlacionar les icnites de tetràpodes amb les fàcies sedimentàries per entendre el seu significat paleoambiental.
- Establir intervals biostratigràfics (icnostratigràfics) a partir de les comparacions amb icnotaxons i icnoassociacions de tetràpodes similars d'arreu per tal de concretar i limitar o restringir l'edat de les successions estudiades.

Capítol 2. Metodologia

Per portar a terme aquesta tesi doctoral s'han seguit diverses metodologies, tant de treball de camp com de laboratori i gabinet. Acompanyant aquestes tasques, durant tota la tesi s'ha fet un constant recull bibliogràfic per tal de donar suport a les idees, hipòtesis i resultats obtinguts. Per al processament i maquetació final de mapes, columnes, esquemes i figures s'ha fet servir el programa de dibuix vectorial Adobe Illustrator CS3 i el programa de tractament d'imatges GIMP 2.

2.1. Prospeccions, mostrejos, mapes i columnes estratigràfiques

La base d'aquesta tesi ha estat la prospecció d'afloraments de successions continentals dels Pirineus Catalans majoritàriament corresponents al Permià i Triàsic, però també, en menor mesura, del Carbonífer superior terminal, amb la finalitat de trobar restes fòssils i seccions ben exposades per tal de mesurar columnes estratigràfiques i realitzar estudis sedimentològics. Les prospeccions i intervencions paleontològiques s'han realitzat en el marc de projectes autoritzats i finançats pel Servei d'Arqueologia i Paleontologia del Departament de Cultura (Generalitat de Catalunya) i pel Parc Natural de l'Alt Pirineu (Generalitat de Catalunya).

Abans d'iniciar les campanyes, es van consultar els mapes ja publicats, de l'Institut Cartogràfic i Geològic de Catalunya (www.icgc.cat) i de l'Instituto Geográfico Nacional (www.ign.es), obtenint mapes geològics i cartogràfics i ortofotos. També s'han utilitzat altres mapes geològics com els de la sèrie holandesa (Hartvelt, 1970; Zwart, 1979) i els de Séguret (1972). D'altra banda, geòlegs, naturalistes i excursionistes de les diferents zones estudiades, ens han guiat a diversos afloraments. Amb aquesta base, i a partir de les dades de camp (mesures d'angle i sentit de cabussament amb brúixola, coordenades GPS, seguiment físic d'estrats) s'han realitzat cartografies de detall de cadascuna de les àrees estudiades. El sistema de coordenades utilitzat és UTM ETRS89 (equivalent a WGS84). En relació a l'escala dels temps geològics, s'ha seguit la carta internacional de cronostratigrafia més recent (Cohen et al., 2013 actualitzat). Els mapes paleogeogràfics s'han generat amb l'editor de *Paleobiology Database* (Alroy, 2013) o s'han utilitzat els de Scotese (2014a, 2014b).

Pel que fa a les columnes estratigràfiques, s'han mesurat capa a capa amb vara de Jacobs, brúixola i regla mètric (Fig. 2.1A). Les columnes s'han situat sobre les cartografies realitzades i s'han correlacionat a partir d'equivalències entre localitats. El principal datum o nivell de correlació (horitzontal) que s'ha fet servir és la base de les fàcies Muschelkalk; la base de les fàcies Buntsandstein també s'ha utilitzat com a nivell guia. De forma local també s'han fet servir altres nivells de correlació, com es detalla als capítols corresponents. Els afloraments s'han documentat amb fotografies i esquemes.

Les anàlisis sedimentològiques (descripcions i interpretacions de fàcies i associacions de fàcies) es basen principalment en característiques físiques dels cossos o estrats com composició litològica, gruix, extensió, potència, geometria, estructures, granulometria i color, i la relació i associació (en vertical i lateral) entre els diferents cossos. Les interpretacions (les successions són majoritàriament d'origen al·luvial) segueixen principalment els criteris de Miall (1985, 1992), els treballs d'anàlisis més específics dels capítols (com fàcies volcanosedimentàries i paleosòls) es citen als apartats corresponents al llarg dels capítols.



Figura 2.1. Recol·lecció de dades i mostres. **A.** Mesura de secció estratigràfica amb vara de Jacobs i brúixola. **B.** Perforació mecànica de la roca per obtenir una mostra per paleomagnetisme. **C.** Polvorització de mostra per DRX i FRX. **D.** Mostres de DRX i FRX preparades pels anàlisis. **E.** Excavació de plantes.

S'han realitzat mostrejos de roques per tres tipus d'anàlisis: làmines primes, paleomagnetisme i difracció i fluorescència de raigs X (DRX i FRX). Les mostres s'han siglat segons la localitat, l'edat i la seva posició relativa a les columnes estratigràfiques (vegeu detalls als capítols corresponents). S'han agafat mostres de roca fresca per tal d'ometre alteracions per meteorització; les mostres s'han georeferenciat i situat a les columnes estratigràfiques. Per cada mostreig s'han seguit els següents criteris i procediments:

- **Làmines primes:** Les mostres corresponen a roques d'especial interès per veure detalls d'estructures i/o composició al microscopi petrogràfic, i per aquesta raó s'han orientat també segons la polaritat de la capa (base i sostre). Les làmines han estat preparades amb un gruix d'uns 30 μm pels laborants al servei de làmines primes del Departament de Geologia de la UAB. Amb aquestes mostres es complementen les anàlisis sedimentològiques.
- **Paleomagnetisme:** Les mostres s'han obtingut de tres successions (Coll de Sas, Les Esglésies i Coll de Terrers, que inclouen la Unitat Grisa, la Unitat Roja Inferior i la Unitat Roja Superior, respectivament) amb dos procediments diferents; en els dos casos s'han orientat segons el sentit i angle de cabussament de l'estrat. El primer consisteix en obtenir mostres amb forma cúbica (d'uns 2 cm de costat), que s'han preparat a les serres mecàniques del Departament de Geologia

de la UAB i amb paper de vidre. El segon consisteix en obtenir testimonis de roca amb perforadora mecànica (Fig. 2.1B). Les mostres han estat analitzades a l'Istituto Nazionale di Geofisica e Vulcanologia (INGV, Roma, Itàlia). Pels detalls dels procediments en l'anàlisi, vegeu els **capítols 3 i 6**. Amb aquestes mostres es busca la polaritat magnètica al llarg de les successions (magnetostratigrafia).

- **Difracció i fluorescència de raigs X (DRX, FRX):** Els mostrejos s'han realitzat a Coll de Terrers, en intervals on s'observen canvis estratigràfics i/o sedimentològics, a les transicions entre la part inferior i superior de la Unitat Roja Superior i la transició de la Unitat Roja Superior a les fàcies Buntsandstein. Cada mostra, d'aproximadament 200 g de roca (principalment lutites, però en alguns casos també gresos), s'ha guardat amb bossa de plàstic de tancament hermètic. Un cop al laboratori, les mostres s'han triturat primer amb martell i després amb morter d'àngata fins a polvoritzar-les (Fig. 2.1C). Posteriorment s'han col·locat en recipients (Fig. 2.1D) per tal de ser analitzades a l'Institut Ciències de la Terra Jaume Almera (ICTJA – CSIC, Barcelona). Pels detalls dels procediments en l'anàlisi, vegeu el **capítol 6**. Amb aquestes mostres es complemenen les interpretacions paleoambientals i paleoclimàtiques.

Les intervencions paleontològiques s'han realitzat amb les autoritzacions corresponents del Servei d'Arqueologia i Paleontologia del Departament de Cultura (Generalitat de Catalunya). La prospecció per trobar restes fòssils, principalment petjades de tetràpodes (icnites), ha consistit en la recerca d'estrats (amb preferència per gresos fins) amb bona exposició de superfícies, tan de base com de sostre de capa. Les icnites trobades s'han georeferenciat i ubicat a les columnes estratigràfiques. També s'han documentat amb fotografies i esquemes (vegeu apartat 2.2). Quan ha estat possible, s'han recuperat les icnites per a la seva conservació i estudi al laboratori. Pel que fa a les restes de flora fòssil, s'han excavat de forma sistemàtica obrint petites superfícies i traient les roques amb impressions de plantes, que s'han guardat en bosses de tancament hermètic (Fig. 2.1E). Els diferents punts on s'han recollit mostres s'han situat a la columna estratigràfica. La majoria de les restes òssies s'han trobat rodades (*ex situ*), però les *in situ* s'han excavat per mitjà de martell i escarpra, netejant la superfície amb pinzell i consolidant els fòssils.

Totes les restes fòssils recuperades es troben en dipòsit a l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP, Sabadell, Catalunya). El llistat de les restes recuperades, amb sigla IPS, es detalla a cadascun dels treballs on s'han analitzat.

2.2. Nomenclatura i anàlisis paleontològiques

El contingut fòssil analitzat s'ha classificat, quan ha estat possible, segons els codis internacionals de nomenclatura corresponents a les plantes (www.iapt-taxon.org) i els corresponents a ossos, petjades de vertebrats i traces fòssils d'invertebrats (www.iczn.org).

Pel que fa a l'estudi icnològic de vertebrats, els paràmetres quantitius i qualitius atribuïts a petjades i rastres segueixen principalment la nomenclatura de Haubold (1971a, b), Leonardi (1987) i Hasiotis et al. (2007). Les mesures biomètriques s'han adquirit directament sobre els espècimens, sobre esquemes realitzats en plàstics transparents on s'han calcat els espècimens i/o mitjançant el programa

ImageJ (v.1.48, <http://rsbweb.nih.gov/ij/>) amb els models fotogramètrics 3D (vegeu apartat 2.4) o amb els esquemes en plàstics (escanejats i processats amb dibuix vectorial). La nomenclatura utilitzada és la següent:

Ícnita (*ichnite* en anglès) fa referència tant a traces fòssils de tetràpodes com d'invertebrats, mentre que petjada (*footprint* i *track* en anglès) fan només referència a tetràpodes. Per les icnites de tetràpodes, manus-pes set fa referència a una parella d'impressions de les extremitats d'un mateix costat del productor (*trackmaker* en anglès) de les petjades. Rastre (*trackway* en anglès) fa referència a tres o més petjades o manus-pes sets associats (és a dir, del mateix organisme). Per cada petjada, la numeració dels dígits va de la par interna a l'externa amb números romans: I-II-III-IV-V. A la Fig. 2.2 es detallen altres termes específics.

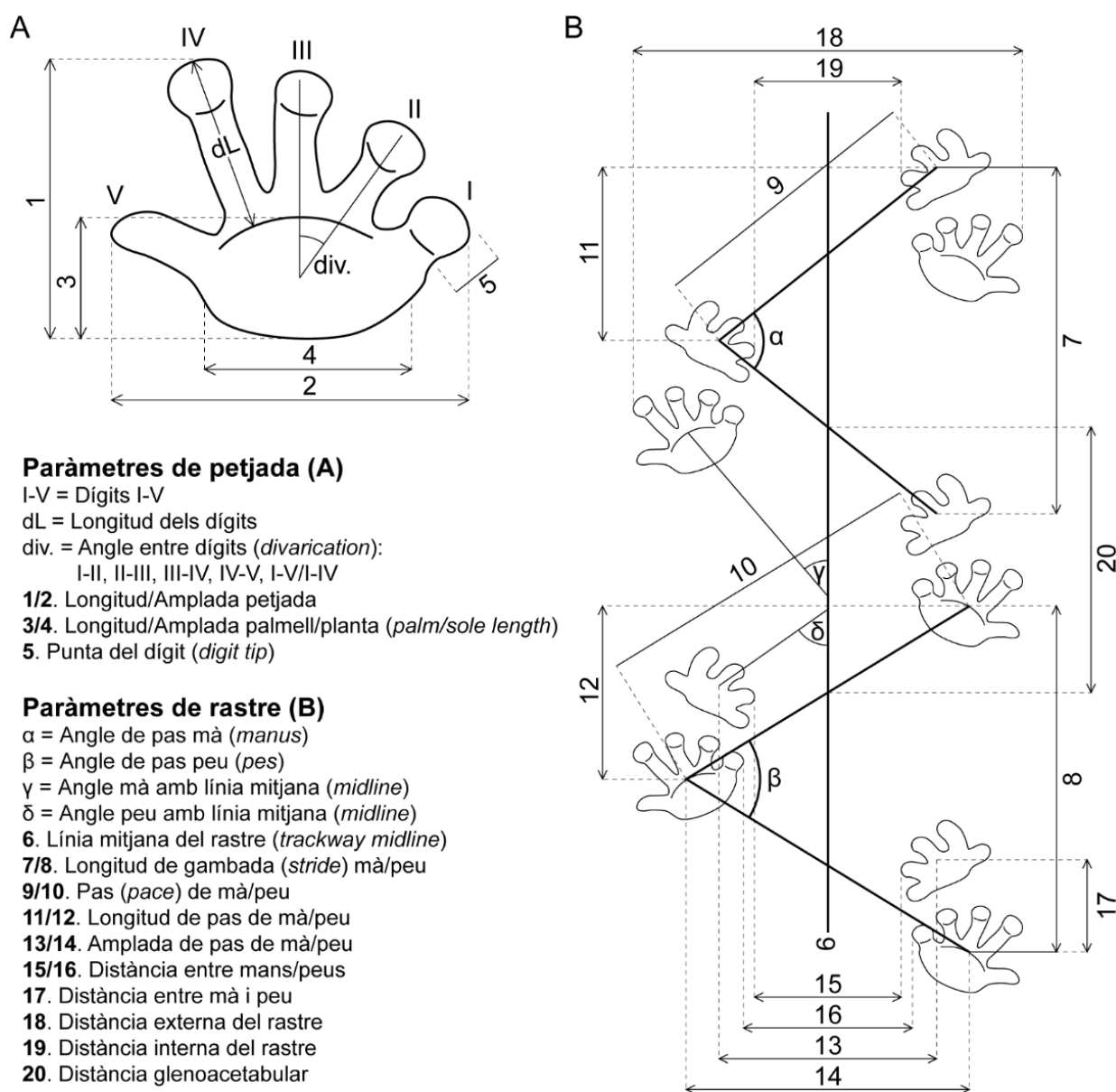


Figura 2.2. Paràmetres mesurats en petjades (A) i rastres (B) de tetràpodes.

2.3. Motlles i rèpliques d'icnites

Per a la preservació del registre icnològic de vertebrats i el seu estudi al laboratori, s'han fet diversos motlles i rèpliques d'alta resolució de petjades i rastres (Fig. 2.3), en dipòsit a l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont amb sigles IPS. L'elaboració de motlles consisteix en l'aplicació de diversos productes sobre les superfícies amb icnites sense malmetre les peces originals. Els passos que es van seguir són els següents:

1. Aplicació amb pinzell d'una fina capa de vaselina a la superfície per protegir-la i facilitar la posterior retirada del motlle (Fig. 2.3A).
2. Barreja dels productes Harduplex® 23SH per a formar la silicona (que resulta en un líquid viscos) i aplicar-la sobre la superfície amb icnites. Primerament es fa una capa molt prima per tal de cobrir tota la superfície evitant que quedin bombolles (Fig. 2.3B). Un cop s'asseca aquesta primera capa, s'hi aplica més silicona fins aconseguir un gruix d'aproximadament 0.5 cm (Fig. 2.3C).
3. Un cop s'ha assecat la silicona es barregen els productes Acrystal Prima® per formar una resina acrílica, que s'aplica sobre la silicona. Es fan diverses capes (fins aproximadament 0.5-1 cm de gruix), en les quals s'hi posen trossos de tela de fibra de vidre per donar resistència a la resina un cop seca. La resina servirà de suport rígid pel motlle de silicona (Fig. 2.3D).
4. Quan els productes s'han assecat, es retiren de la superfície. Primerament es treu la capa de resina acrílica i, tot seguit, la capa de silicona (Fig. 2.3E). Finalment es neteja la superfície de possibles restes que hi hagin quedat del producte.
5. Un cop al laboratori es neteja el motlle (Fig. 2.3F) i s'utilitza la mateixa resina acrílica de suport per fer les rèpliques.



Figura 2.3. Elaboració de motlles de petjades i rastres de tetràpodes. **A.** Aplicació de vaselina amb pinzell a la superfície. **B.** Aplicació de la primera capa de silicona; al costat, motlle assecat-se ja amb el suport de resina acrílica. **C.** Aplicació de la silicona per donar gruix al motlle. **D.** Aplicació de resina acrílica sobre la silicona ja assecatada. **E.** Extracció de la silicona de la superfície. **F.** Motlle de silicona on s'aprecien les petjades i rastres conservant els detalls originals (corresponent a IPS-93867, vegeu capítol 7).

2.4. Fotogrametria

La fotogrametria és una tècnica que consisteix en l'obtenció de models 3D digitals d'un objecte (Fig. 2.4). En el cas d'aquesta tesi doctoral la tècnica s'ha utilitzat en icnites de tetràpodes per poder-les estudiar amb més detall i també conservar-ne el registre. Els models fotogramètrics s'obtenen a partir de fotos dels espècimens. Per a l'obtenció apropiada de les fotos s'han seguit els procediments de Matthews (2008), Falkingham (2012) i Mallison i Wings (2014), que s'han adaptat en funció de les condicions de cada exemplar (la majoria dels models s'han fet al camp). En primer lloc, es col·loquen escales centimètriques i/o mil·limètriques al voltant de la icnita o rastre a modelitzar (Fig. 2.4A), després es comprova que al llarg de l'obtenció de les fotos la llum sigui sempre amb la mateixa incidència i posició, i comprovant que sobre l'espècimen no hi hagi ni massa ombres ni massa zones brillants. Un cop adequat l'espai, es fan les fotos de les següents maneres: (1) fotos de l'espècimen des de totes les perspectives i angles (Fig. 2.4B) i/o (2) fotos perpendiculars a la superfície i cobrint tota la zona per modelitzar tenint en compte les fotos es solapin almenys un terç (Fig. 2.4C). De mitjana s'obtenen unes 30 fotos, però en poden ser més o menys depenent de la mida i complexitat de cada espècimen. S'ha utilitzat una càmera digital compacta Sony DSC-T200 8.1 Megapíxel. Un cop obtingudes les fotos, s'han processat amb tres programes gratuïts i de distribució lliure diferents:

1. Visual SFM (v.0.5.22 i v.0.5.24, <http://www.ccwu.me/vsfm/>): Generació del núvol de punts dens amb el qual es basa el model 3D (Fig. 2.4B, C).
2. MeshLab (v.1.3.2, <http://meshlab.sourceforge.net/>): Generació de la malla triangular a partir del núvol de punts dens, aplicació de la textura original de l'espècimen, alineació, escalament i orientació del model 3D (Fig. 2.4D).
3. ParaView (v.3.98.1 a v.4.1.0, <http://www.paraview.org>): Generació de mapa de profunditats a partir de colors i/o degradats i de les línies de contorn (corbes de nivell) (Fig. 2.4E).

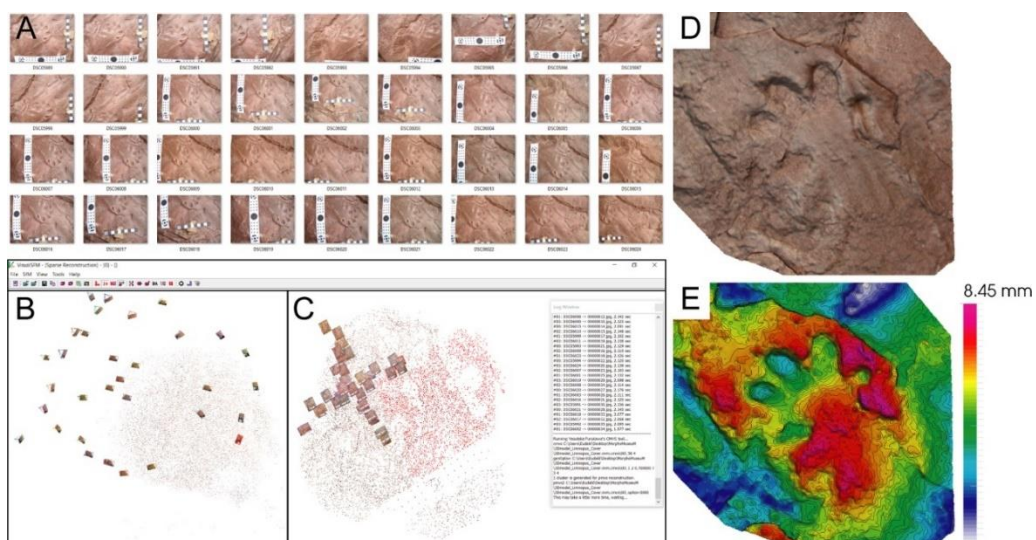


Figura 2.4. Fotogrametria. **A.** Conjunt de fotos per construir el model 3D amb diferents escales. **B, C.** Posició relativa de les fotos vista dins del programa Visual SFM; les fotos s'han obtingut canviant la perspectiva per cada una (**B**) i movent lateralment la càmera (**C**). **D.** Model 3D amb la textura original preparat amb MeshLab. **E.** Mapa de profunditats en color (amb la corresponent escala) i corbes de nivell del model 3D preparat amb ParaView. **A, C, D i E** corresponen al mateix espècimen (parella dreta de mà i peu de *Limnopus* isp., vegeu capítol 4).

Capítol 3. *Aridification across the Carboniferous–Permian transition in Central equatorial Pangea: The Catalan Pyrenees succession (NE Iberian Peninsula)*

El capítol 3 correspon al treball en preparació:

Mujal, E., Fortuny, J., Marmi, J., Dinarès-Turell, J., Bolet, A., Oms, O. Aridification across the Carboniferous–Permian transition in Central equatorial Pangea: the Catalan Pyrenees succession (NE Iberian Peninsula)

En aquest treball l'autor E. M. ha contribuït en: plantejament del treball; tasques de camp, incloent elaboració del mapa geològic i de les columnes estratigràfiques, mostreig de roques per làmina prima i paleomagnetisme, excavació de plantes fòssils, prospecció i documentació de traces fòssils; anàlisis de sedimentologia i paleopedologia; interpretació i discussió de tots els resultats; redacció del manuscrit; preparació de les figures 1–8, 15; maquetació de les figures 1–8, 12–15; preparació del material suplementari.

Aridification across the Carboniferous–Permian transition in Central equatorial Pangea: The Catalan Pyrenees succession (NE Iberian Peninsula)

Eudald Mujal^{*a}, Josep Fortuny^{b,c}, Josep Marmi^b, Jaume Dinarès-Turell^d, Arnau Bolet^b, Oriol Oms^a

^a Departament de Geologia, Universitat Autònoma de Barcelona, E-08193 Bellaterra, Spain.

^b Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, ICTA-ICP building, c/ de les columnes, s/n, E-08193 Cerdanyola del Vallès, Spain.

^c Centre de Recherches en Paléobiodiversité et Paléoenvironnements, UMR 7202 CNRS-MNHN-UPMC, Muséum national d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, CP38, F-75005 Paris, France.

^d Istituto Nazionale di Geofisica e Vulcanologia, Via di Vigna Murata 605, I-00143 Roma, Italy.

*Corresponding author: E. Mujal, eudald.mujal@gmail.com

Abstract

In recent years, the knowledge of the Carboniferous–Permian (C–P) paleoclimatic evolution in terrestrial successions has notably increased. Our present multidisciplinary study documents an aridification trend throughout the ~1000 m thick composite terrestrial succession of the western Catalan Pyrenees (NE Iberian Peninsula). The detailed stratigraphic framework integrates sedimentology, paleopedology, biochronology (plant fossils and tetrapod footprints) and geochronology (paleomagnetism). Additional absolute age correlation is also carried out. The new and reviewed data show that the late Carboniferous wet environments (with short drought periods) progressively changed to a strong seasonal semi-arid and arid climate (with short humid periods) through the early Permian. This paleoclimatic trend supports the previously suggested aridification of the Pangean pan-tropical belt and sheds light on the influence of the recurrent atmospheric fluctuations in Central Pangea, being tentatively correlated to the Southern Gondwanan glaciation-deglaciation periods. Therefore, the C–P terrestrial succession from the Catalan Pyrenees emerges as a continuous record that allows to constrain late Paleozoic paleoenvironmental events.

Key-words

Carboniferous–Permian transition; paleosols; biostratigraphy; paleoclimate; Pyrenean Basin; Western Tethys

1. Introduction

The Carboniferous–Permian (C–P) transition is characterized by a global aridification, with recurrent warming-cooling fluctuations that coincided with the end of the late Paleozoic ice age (LPIA; Fielding et al., 2008) and the formation of Pangea (Tabor and Poulsen, 2008; Montañez and Poulsen, 2013). This icehouse-greenhouse transition was driven by an increase of atmospheric $p\text{CO}_2$ (with associated fluctuations) resulting in a global warming (Montañez et al., 2007, 2016; Peyser and Poulsen, 2008; Isbell et al., 2012) and being an important analogue for the Pleistocene–present climatic change

(DiMichele et al., 2001; Chumakov and Zharkov, 2002; Tabor and Poulsen, 2008; Tabor et al., 2013; DiMichele, 2014; Montañez et al., 2016).

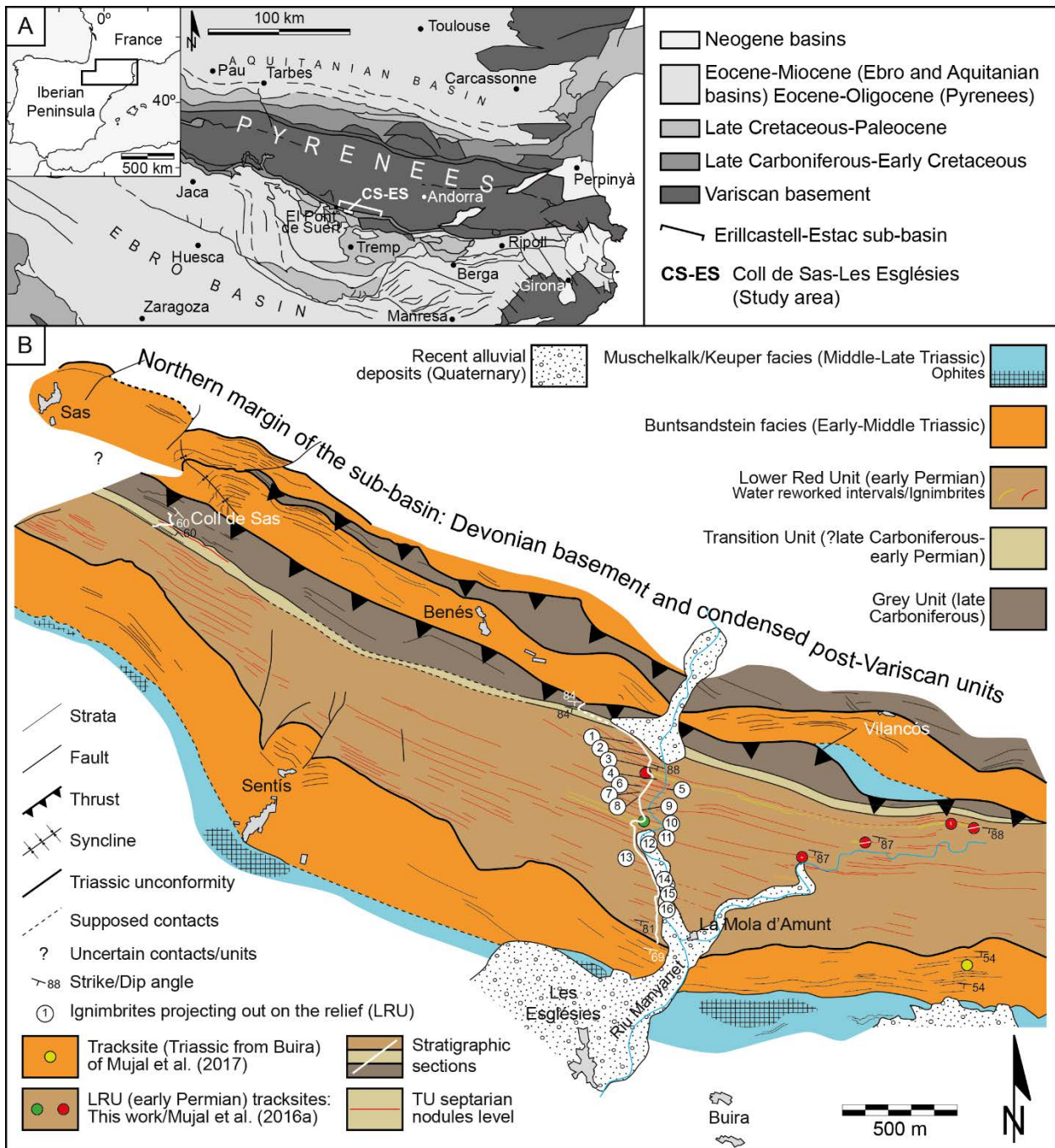


Figure 1. Geographical and geological setting. **A.** European situation and regional geology. **B.** Geological map of the studied area based on field cartography and photointerpretation; the area around La Mola d'Amunt village is updated from Mujal et al. (2016a, 2017).

Paleoenvironmental and paleoclimatic trends across C–P terrestrial successions are well-constrained in many areas of Western equatorial and tropical Pangea (e.g., Tabor and Montañez, 2002, 2004; DiMichele et al., 2006, 2009; Falcon-Lang et al., 2006; Tabor et al., 2008, 2013; DiMichele, 2014). On the contrary, few regions have been analyzed in equivalent latitudes from Central Pangea. Such regions include Central and Eastern Europe (Roscher and Schneider, 2006; Eros et al., 2012; Opluštil

et al., 2013, 2017) and the French Lodève Basin (Schneider et al., 2006; Lopez et al., 2008; Michel et al., 2015, 2016). In fact, C–P terrestrial successions of Southwestern Europe (Western Tethys or eastern equatorial Euramerica) are mostly characterized by large stratigraphic hiatuses, both due to erosion and/or lack of sedimentation (Cassinis et al., 2013; Gretter et al., 2015). Nevertheless, some regions record relatively long and continuous successions, such as the case here studied.

We analyze a ~1000 m thick composite terrestrial succession, including newly reported sites, from the Catalan Pyrenees (NE Iberian Peninsula). Our goals are: (1) to provide a detailed stratigraphic framework of the C–P transition in order to (2) discuss the paleoenvironmental and pedotype evolution, (3) allocate the paleontological (plant megafossils and tetrapod footprints) and paleomagnetic data, reviewing and constraining the bio- and magnetostratigraphy, and (4) unravel the paleoclimatic trends across the studied succession, correlating it to the global record. The expanded and continuous record throughout the Pyrenean C–P succession sheds light on the imprint of the recurrent climatic fluctuations in Central equatorial Pangea.

2. Geological setting

The late Paleozoic–early Mesozoic Catalan Pyrenean deposits crop out in a narrow E–W oriented belt with strata generally dipping southwards due to the Mesozoic–Cenozoic Alpine orogeny (Fig. 1A). During the late Paleozoic, the collision of Gondwana and Laurussia landmasses resulted in the equatorial Variscan orogenic belt (Pereira et al., 2014). At the southern margin of the Variscan mountains in Central equatorial Pangea (Western Tethys margin), the Pyrenean region (NE Iberian microplate) displayed several continental depocenters of half-graben geometry and bounded by strike-slip faults derived from a dextral-transpression tectonic activity (in the whole the Pyrenean rift system, divided in sub-basins; Gisbert, 1981; Speksnijder, 1985; Saura and Teixell, 2006; Gretter et al., 2015). The infilling of such depocenters started in the late Carboniferous and persisted until the Middle Triassic marine transgression (Mujal et al., 2017). Overlying the Cambro-Ordovician and Devonian basement, the lowermost Carboniferous deposits are the result of an intense volcanic activity that generated rhyodacitic pyroclastic tuffs and andesitic lavas (Martí, 1983).

The studied area is placed at the Erillcastell-Estac sub-basin, at the westernmost part of the Catalan Pyrenees (Fig. 1A). In this sub-basin, the basal Carboniferous volcanic sequences are conformably overlaid by grey to green volcanic and fluvio-lacustrine deposits (Grey and Transition Units: GU and TU, respectively). The latter are conformably overlaid by volcanosedimentary and alluvial red-beds (Nagtegaal, 1969; Martí, 1996; Lower Red Unit: LRU). The grey to green and red-bed deposits analyzed build up a ~1000 m thick continuous sequence. Strata dip southwards (183°N to 228°N), with inclinations ranging from 60° (grey-beds) to 80°–90° (red-beds) (Fig. 1B). The red-beds are unconformably overlaid by the Triassic Buntsandstein facies (Figs. 1B, 2; Mujal et al., 2017). On the one hand, the grey to green beds have been attributed to the late Carboniferous–earliest Permian (Stephanian C–“Autunian”) by plant fossil content (Broutin and Gisbert, 1985; Talens and Wagner, 1995; Wagner and Álvarez-Vázquez, 2010; here reviewed through the study of a newly reported plant fossil-site). On the other hand, the red beds have been attributed to the middle–late early Permian

(Artinskian) by means of tetrapod ichnotaxa (Mujal et al., 2016a). Furthermore, Pereira et al. (2014) dated igneous rocks from different Pyrenean sub-basins, constraining the Permo-Carboniferous magmatic cycles from ca. 307 Ma to ca. 266 Ma. The regional stratigraphic units here used (Fig. 2) are based in those defined by Gisbert (1981). Their equivalent nomenclatures (by Mey et al., 1968; Nagtegaal, 1969) are synthesized in figure 2B by Mujal et al. (2016b).

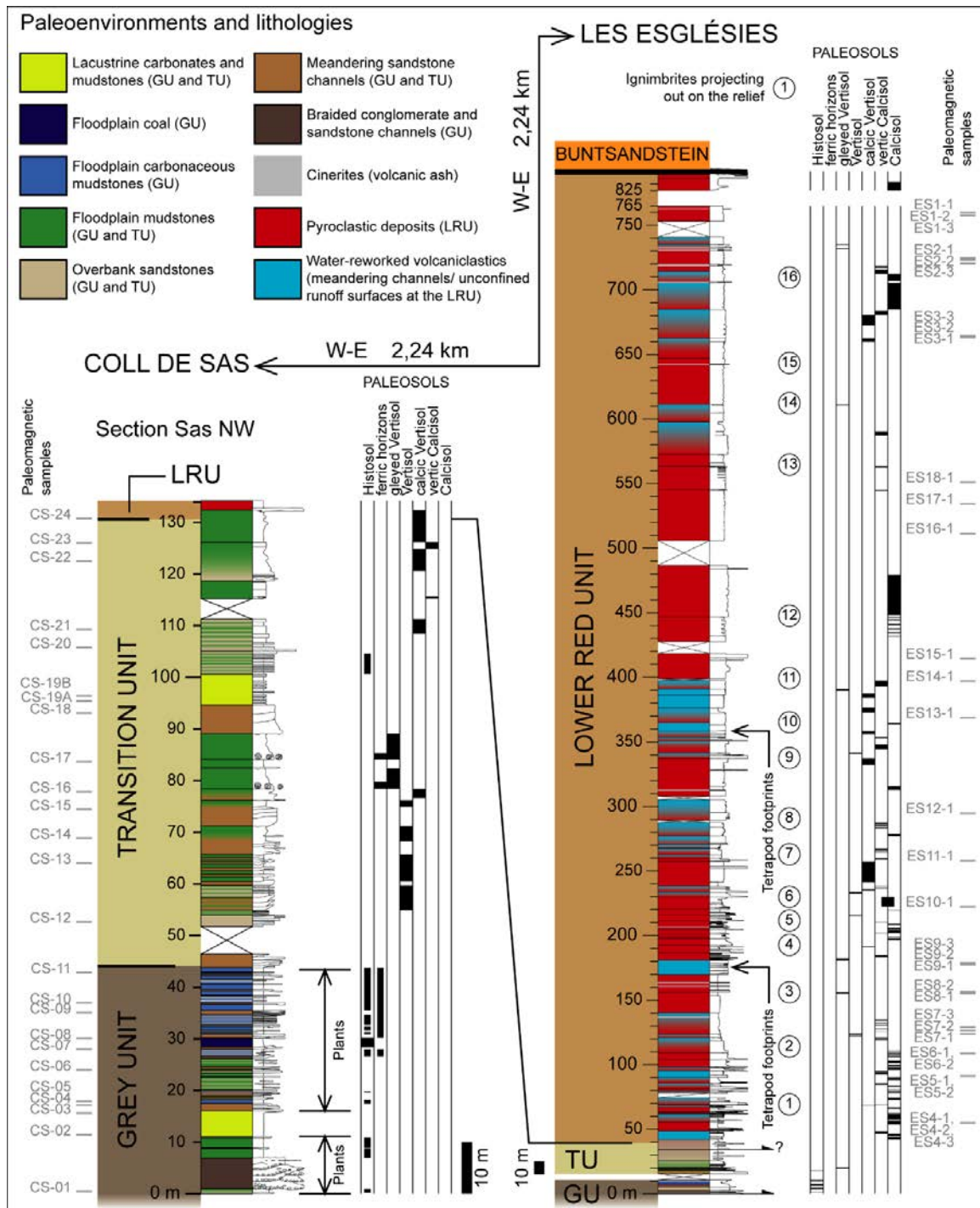


Figure 2. Stratigraphy of the studied sections. Paleosols are ordered from more humid to more arid climates based on Tabor et al. (2008). Note that Coll de Sas vertical scale is four times that of Les Esglésies. Numbers of Les Esglésies ignimbrites are those from Figure 1. Sections details are found as supplementary material (Data S1, S2).

3. Material and methods

Two different areas, Coll de Sas and Les Esglésies, were analyzed and correlated. A detailed geological map (Fig. 1B) was carried out based on field-tracking of strata, photointerpretation and a revision of previous regional maps (Hartevelt, 1970). Two main stratigraphic sections were measured by means of a Jacobs staff and a meter (Fig. 2; Data S1, S2).

The stratigraphically lower locality, Coll de Sas (place name of the locality), was systematically excavated to recover plant fossils, resulting in a collection of 99 sacks (mean weight of ~2kg/sack) distributed along the measured sections: 33 levels from the main section (Coll de Sas NW, ~134 m thick) and 9 levels from two complementary sections located at the ESE and the W from the main section (Fig. S1).

The stratigraphically upper locality, Les Esglésies (name derived from the nearby town; “Las Iglesias” of Nagtegaal, 1969), is a ~840 m thick section. Additional sections and sites (Mujal et al., 2016a) were correlated to the measured section.

Sedimentological analyses are mainly based on macroscopic features. Our results are further compared with those from nearing and equivalent localities (Nagtegaal, 1969; Besly and Collinson, 1991; Gretter et al., 2015; Mujal et al., 2016a). Volcaniclastic rocks are classified and interpreted following Branney and Kokelaar (2002) and further coupled with those of Martí (1996).

Identification and interpretation of paleosols are studied and classified after Mack et al. (1993), with additional remarks from further works cited throughout the text. The USDA Soil Taxonomy system (Soil Survey Staff, 2014) is used to define horizons (O, A, B, C and suffixes). Carbonate pedotypes are also classified following Gile et al. (1966) (Stages I-IV). Paleosol identifications and derived paleoclimatic interpretations are compared and coupled with data from Gascón and Gisbert (1987) and Aso et al. (1992).

Plant fossils from Coll de Sas (mostly from the Grey Unit) are identified and classified by comparison with previous works (e.g., Wagner and Álvarez-Vázquez, 2010; Charbonnier, 2014). Tetrapod footprints from Les Esglésies (from the Lower Red Unit) were analyzed by Voigt and Haubold (2015) and Mujal et al. (2016a). Here we provide additional remarks as well as new footprint-bearing levels identified through the measured section. The newly plant fossils collected here reported are stored at Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (Sabadell, Spain) under label IPS, each label is specified in the supplementary Text S1.

Paleomagnetic sampling consisted on hand-oriented blocks collected from 24 stratigraphic levels distributed along the ~134m studied Carboniferous section at Coll de Sas (coded CS). Paleomagnetic core samples from 26 stratigraphic levels were taken with a portable rock coring drill along ~750m Permian of Les Esglésies section (coded ES). Samples were subsequently cut in standard paleomagnetic specimens for laboratory analysis. Natural remanent magnetization (NRM) and remanence through demagnetization were measured on a 2G Enterprises DC SQUID high-resolution pass-through cryogenic magnetometer (manufacturer noise level of 10-12 Am²) operated in a shielded room at the Istituto Nazionale di Geofisica e Vulcanologia in Rome, Italy. A Pyrox oven in the shielded

room was used for thermal demagnetizations and alternating field (AF) demagnetization was performed with three orthogonal coils installed in line with the cryogenic magnetometer. Progressive stepwise AF demagnetization was routinely used and applied after a single heating step to 150°C. AF demagnetization included 14 steps (4, 8, 13, 17, 21, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 60, 80, 100 mT). Thermal demagnetization included 13 demagnetization steps up to 680°C. Characteristic remanent magnetizations (ChRM) were computed by least-squares fitting (Kirschvink, 1980) on the orthogonal demagnetization plots (Zijderveld, 1967). The magnetic stratigraphy is based on virtual geomagnetic polar (VGP) latitudes, the latitude relative to the mean paleomagnetic pole for the individual section.

4. The late Carboniferous – early Permian Pyrenean succession

Here we describe and interpret the studied localities to provide a general framework of the terrestrial succession (integrating previous data), eventually discussed in the subsequent section.

4.1. Sedimentology and paleopedology

4.1.1. Grey Unit (GU)

Outcrops of this unit are well exposed at Coll de Sas (Fig. 3A). However, the base of the succession is affected by a north-directed inverse fault thrusting over the Triassic Buntsandstein facies (Fig. 1B). This tectonic structure represents the inversion of a normal fault, reactivated during the Alpine orogeny (Saura and Teixell, 2006). As this basal portion is highly tectonized and does not present well-exposed outcrops, it was neither measured nor studied in detail.

The measured section starts with laminated siltstones and very fine-grained sandstones (floodplain and overbanks deposits) with accumulations of plant remains. These fine-grained facies are overlaid by a 6-m-thick sequence of conglomerates grading to coarse-grained sandstones (Fig. 3B). Conglomerates display erosive bases with flow structures and trough cross stratification; pebbles are large (~10 cm of diameter) and of andesitic composition (Fig. 3B); the overlying sandstones grading from the conglomerates display planar cross stratification and ripples at the topmost surface. These deposits are interpreted as a multi-story infilling of fluvial braided channels. They are laterally tracked along the entire outcrop (oriented SE-NW, ca. 400 m).

The rest of the GU, ending at the 44 m of the measured section, consists of mudstones (both claystones and siltstones), carbonaceous mudstones (i.e., mudstones with a significant content of coal), generally thin (<50 cm thick) coal seams, and fine- to coarse-grained sandstones (Fig. 3A). Carbonaceous mudstones are the most abundant deposits that, together with mudstones and coals, represent laminated floodplain and overbank deposits with abundant plant remains (Fig. 3A, 3C). Thin sandstone bodies (10-30 cm thick) with tabular geometry are often interbedded within mudstones; these deposits correspond to ephemeral floods of the fluvial plain, resulting in overbanks and occasional crevasse splay deposits. A distinct interval occurs from 11 to 16 m of the main section: these deposits are built up of finely-laminated carbonaceous mudstones rhythmically alternated with thin coal layers. This interval, roughly coarsening upwards, is a lake infilling equivalent to that documented by Besly

and Collinson (1991) in westwards adjacent areas (Peranera and Erillcastell sites: at 2.64 km and 4.21 km from Coll de Sas, respectively).



Figure 3. Grey Unit. **A.** Overview of the SE outcrop at Coll de Sas exposing coals with interbedded relatively small meandering sandstone deposits. **B.** Braided deposits at the base of Coll de Sas composed of andesitic pebbles (detail in B'). **C.** Set of lateral accretions building point bars of meandering systems at Coll de Sas section; floodplain deposits are composed of carbonaceous mudstones and overbanks are composed of sandstones.

The medium- and fine-grained sandstones commonly display lateral accretions, with occasional lags of pebbles. Bodies are commonly 50-70 cm thick (and up to 1 m thick) and have a low lateral continuity (extending <4-5 m); they rapidly grade to mudstones and carbonaceous mudstones (Fig. 3C). Occasionally, sandstones display longitudinal accretions. Lateral accretions and the relatively small extension indicate that such sandstones result from the infilling of small meandering fluvial channels; longitudinal accretions would indicate increased stream flow, resulting in the formation of sporadic low sinuosity channels. Plant remains preserved in channel fills indicate a relatively low energetic flow (see Section 4.5 below). In sum, the uppermost part of the GU (the 44 m measured) build

up a fining-upwards sequence of a distal alluvial system reworking volcanic deposits. Such interpretations also agree with those of Besly and Collinson (1991), who observed a rapid lateral change of facies, indicative of short-lived meandering streams.

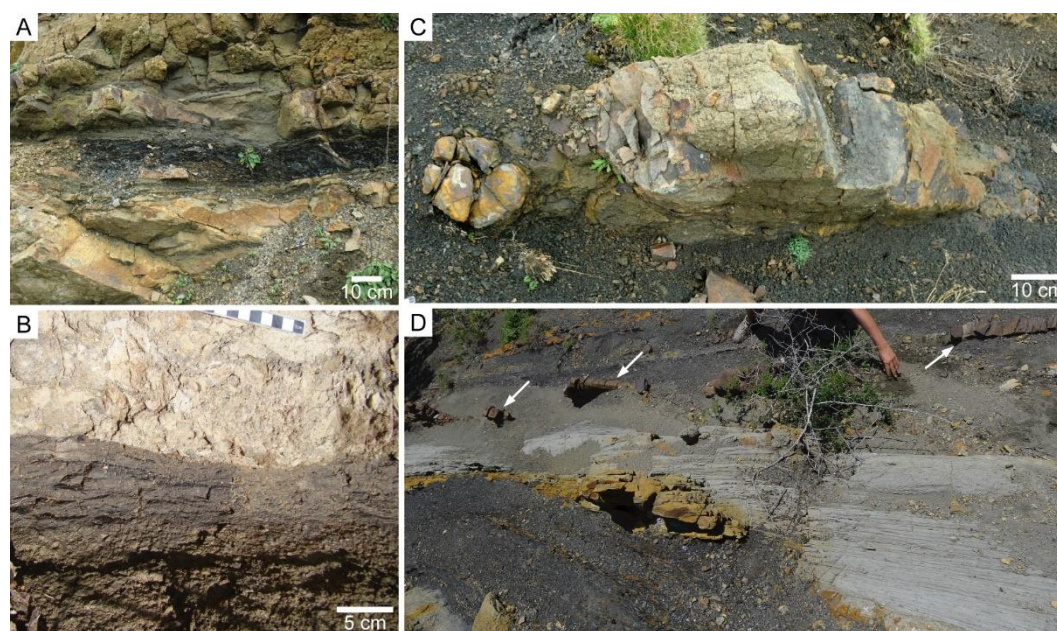


Figure 4. Grey Unit pedotypes. **A, B.** Coal intervals (horizons O, Histosol) at the top of sandstone channels at Coll de Sas (A) and Les Esglésies (B). **C.** Cracked nodule with ferric crusts from a sandstone overbank at Coll de Sas. **D.** Ferric nodules (white arrows) defining the stratification within floodplain mudstones above a sandstone channel.

Coal seams occurring at the GU are composed of mass accumulations of plants, often formed above meandering channel fills and interbedded within floodplain mudstones (Figs. 3A, 3C, 4A, 4B). Although no root traces have been identified, these coal intervals can be interpreted as horizons O and A of Histosols (Mack et al., 1993; Tabor et al., 2008). Some sandstone intervals, mostly from overbanks and the uppermost parts of meandering channels, display nodule-like cracked structures with ferric crusts (Fig. 4C). Gascón and Gisbert (1987) interpreted these structures as ferric and lateritic paleosols (occurring both at GU and TU). Large ferric nodules parallel to stratification and embedded in floodplain carbonaceous mudstones also occur (Fig. 4D). Additionally, in the GU succession at the westwards Erillcastell site (see Besly and Collinson, 1991) large reddish nodules within sandstones and gley structures have been identified. They would be equivalent to the ferric Argillisols described by Tabor et al. (2008) in the late Carboniferous of western Pangea.

At Les Esglésies, only a small portion of the GU is exposed (~12 m), as the basal inverse fault reaches stratigraphically higher levels than in the Coll de Sas succession. The GU at Les Esglésies is composed of coarse- to very fine-grained sandstones with interbedded mudstones and small coal seams; occasional grey, crystal-rich (crystals of a few millimeters) and thin-layered (around 5 cm thick) volcanic cinerites (ash falls) occur. Sandstones, the predominant lithology, mostly display lateral accretions and trough and planar cross stratification; they correspond to point bars of meandering rivers as those from Coll de Sas. Carbonized plant fragments are common in sandstones. The finely laminated mudstones grade from sandstones and preserve abundant plant fragments. Coal seams often

appear within mudstones and sandstones (Fig. 4B). Together, mudstones and coals correspond to floodplain deposits where paleosols (horizons O and A of Histosols) developed under humid conditions. The subsequent interval, corresponding to the GU/TU transition is composed of semi-covered mudstones.

Although a general equivalence is observed between Coll de Sas and the westwards successions of Besly and Collinson (1991), some differences exist: Coll de Sas displays a higher proportion of mudstones while sandstone bodies are smaller than those of Peranera and Erillcastell. Even in the ca. 400 m of lateral extension of Coll de Sas, the correlation of the three measured sections shows an uneven paleorelief (Fig. S1). This explains differences in grain size proportions between close localities, influenced by intense sin-tectonic and volcanic activities (see Besly and Collinson, 1991 for further details). Despite this high lateral variation, all GU localities display equivalent vertical patterns.

The transition to the Transition Unit (TU) is mainly characterized by: (1) compositional change of the sandstones, from volcanic litharenite (GU) to a quartzarenite (TU); and (2) a depletion of coal, carbonaceous mudstones and plant megafossils from GU to TU.

4.1.2. Transition Unit (TU)

This unit entirely crops out in Coll de Sas. Here, the first half of the TU (44–94.5 m of the main section) consists of green/grey fine- and medium-grained sandstones and mudstones (Fig. 5A). Lateral accretions as those of meandering fluvial systems are common in sandstone beds. Mudstones, generally grading from sandstones, are massive and often display hardened intervals and large slickensides (horizon BCss; Fig. 5B) as those of Vertisols (Mack et al., 1993).

At 79 and 85 m of the main section, large (up to 70 cm of diameter) septarian nodules occur in the TU (Fig. 5C–E). These levels are laterally tracked along the entire Coll de Sas locality corresponding to the correlation level of the three sections (Fig. S1). Septarias are silicified and oxidized (reddish/brownish, ferruginized); cracks (both radial and concentric) show different episodes of crystallization (Fig. 5D, 5E). The oxidized coloration may denote a high ferric content, as has been previously identified in the TU (Gascón and Gisbert, 1987). These nodules are embedded in greenish mudstones and fine-grained sandstones with large slickensides (horizons BCss and Bss; Fig. 5C). These vertic features, together with the greenish color, indicating waterlogging and low redox conditions (Mack et al., 1993) are those of gleyed Vertisols. Carbonate nodules occur within the mudstones (Fig. 5F, 5G), increasing in abundance and size from the base to top of the TU (Fig. S1). The largest carbonate nodules occur between 109 and 129 m of the section, where they are coalesced and define the stratification. Mudstones with nodules also display large slickensides (horizons Bkss and BCkss; Fig. 5F). These pedotypes are calcic Vertisols, but when nodules define horizons (predominating over vertic features) they are vertic Calcisols (Tabor et al., 2008).

From 94.5 m to 100.6 m of Coll de Sas section, the TU is composed of an alternated succession of dolostones and laminated coal (Fig. 5H). This distinct interval within the TU is almost barren, with only unidentifiable scarce and small plant fragments and a possible cylindrical burrow. Such deposits

correspond to lake deposits, which would indicate a flooding event within the general desiccation trend of the TU.

As stated above, the uppermost TU is composed of calcic Vertisols (i.e., mudstones with slickensides and a relatively high abundance of carbonate nodules), but also displays laminated sandstone intervals with microbreccia lags (Fig. 5I). At Coll de Sas, the TU ends at 130.6 m of the measured section, when mudstones suddenly change from green to red.



Figure 5. Transition Unit at Coll de Sas (A-I) and Les Esglésies (J) section. **A.** General aspect sandstones from small meandering and overbank deposits at the basal portion of the unit. **B.** Mudstones displaying large scale slickensides (Vertisols). **C.** Mudstones with slickensides and large septarian nodules (gleyed Vertisols) at the middle portion of the unit. **D, E.** Examples of septarian nodules. **F, G.** Mudstones with slickensides and carbonate nodules (detail of sliding surface in F) at the topmost portion of the unit. **H.** Alternation of lacustrine dolostones, limestones, coal and mudstones (note the minor fault folding the strata). **I.** Laminated sandstones and microbreccias from the upper portion of the section.

At Les Esglésies, the TU is poorly exposed and affected by local faults. The lowermost part is composed of fining upwards sequences starting with a conglomerate/breccia (the basal one) and coarse-grained sandstones (the rest) grading to medium-grained sandstones; scarce and carbonized plant fragments are found within all the layers. They are overlaid by two thin (15 and 30 cm thick) limestone layers with dark laminae at the topmost part of each one. These limestone layers are most probably equivalent to the lacustrine dolostone/laminated coal found at 94.1-100.6 m from Coll de Sas section. The following succession is built up by an alternation of greyish sandstones and mudstones displaying slickensides, thus corresponding to horizons Bss of Vertisols. The subsequent interval, the uppermost TU (from 26 to 42 m of the measured section), is semi-covered. Although it is highly affected by local faults, the thickness and general pattern are recognizable. It is mostly composed of laminated mudstones, but also thin (30-50 cm thick) sandstone and microconglomerate layers (Fig. 5J). These coarse layers correlate with those from Coll de Sas. The uppermost TU is composed of green mudstones that suddenly change to red mudstones corresponding to the base of the Lower Red Unit.

4.1.3. Lower Red Unit (LRU)

At Coll de Sas, only the base of the unit was measured, as it is substantially more eroded by the Buntsandstein facies than in Les Esglésies, where the sequence is much thicker (Fig. 1B). At Coll de Sas, the LRU consists of red mudstones sharply grading from the green ones of the TU. They display carbonate nodules parallel to stratification and poorly developed slickensides (horizon Bkss, Stage II of Gile et al., 1966), which are features of vertic Calcisols. A 40-cm-thick breccia occurs above the 132 m of the measured section (Fig. 6A). Breccia clasts are polymictic (composed of quartz, lidite, andesites, sandstone, and limestones). Matrix is poorly cemented; thus the breccia does not project out on the relief. Breccia appears to penetrate the overlaid red lutite (Fig. 6A). All these features are those of ignimbrites with gravitational collapse (Branney and Kokelaar, 2002). This breccia, and others occurring through Les Esglésies section (see below), correspond to ignimbrite deposits.

At Les Esglésies, the LRU is composed of a large plethora of lithologies and structures derived from: (1) volcanoclastic episodes, (2) volcanoclastic deposits reworked by alluvial (fluvial) processes, and (3) pedogenic processes.

(1) – Volcanoclastic deposits display grain sizes ranging from mudstones to breccias, but they most commonly are composed of fine- and medium-grained sandstone-like deposits. These red-beds generally consist of tabular strata. They project out characteristic straight “walls” on the relief (vertical dipping of the strata; Fig. 6B) that are laterally tracked several kilometers and even along the entire Catalan Pyrenees (Martí, 1996), thus indicating a large lateral extent and a relatively flat landscape (Nagtegaal, 1969; Martí, 1996). The fine- and medium-grained deposits generally display parallel and/or cross stratification (defined by crystal alignments) and fining-upwards gradation (Fig. 6E), but some beds are also massive. Soft pebbles and lithic fragments commonly occur at the lower portion of the sandstone bodies (Fig. 6E). These deposits correspond to tuff and lapilli-tuff deposits generated by pyroclastic flows (the most common facies are mLT, sLT, //sT, xsT of Branney and Kokelaar, 2002). Mudstones are highly laminated, grading from sandstones. Breccias are polymictic and poorly

cemented as the ones from Coll de Sas. Breccias bases are mostly erosive (Fig. 6C), some of them are massive (facies mlBr of Branney and Kokelaar, 2002); other breccias display parallel and cross stratification and imbricated pebbles (Fig. 6C), corresponding to fallouts and traction flows (facies //blBr and xslBr of Branney and Kokelaar, 2002, respectively). Occasionally, sand-grained volcanoclastic preserve breccia lenses mostly composed of lithic fragments; they correspond to facies lenslBr of Branney and Kokelaar (2002). Some breccias also contain limestone fragments (Fig. 6D), which correspond to fragments of the overlaid (and eroded) calcretes (indurated carbonate horizons; see pedogenic features below). All the above described deposits show different contacts between bodies: some of them are sharp and erosive, whereas others are transitional.

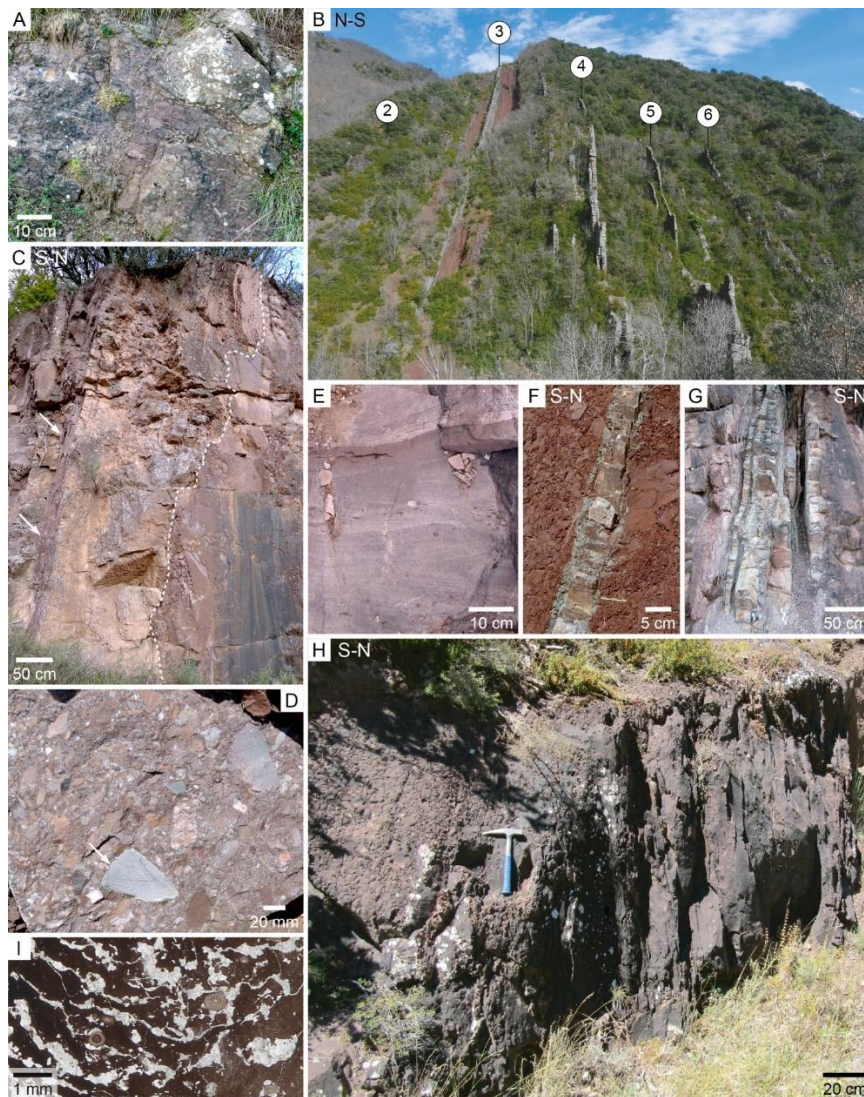


Figure 6. Lower Red Unit from Coll de Sas (A) and Les Esglésies (B-I). **A.** Ignimbrite breccia penetrating red mudstones at the basalmost portion of the unit. **B.** Ignimbrites projecting out on the relief (see numbers in Figs. 1 and 2); distance between ignimbrites 2 and 6 is of ca. 125 m. **C.** Volcanic breccia with erosive base (dashed line) and mudstones derived from runoff water flows at the topmost part (arrows). **D.** Volcanic breccia with lithic clasts, including limestones from calcretes (arrow). **E.** Fining upwards sandstone-grained volcanoclastic (ignimbrite) with cross stratification and soft pebbles. **F, G.** Grey cinerites from 161 m (F) and 732-733 m (G) of the measured section. **H.** Lateral accretions (meandering deposits) composed of reworked volcanoclastic deposits from 358 m to 365 m of the measured section. **I.** Thin section of a cracked red mudstone (cracks infilled with sparry calcite) preserving ooid-like concretions. Top to the S in all photos.

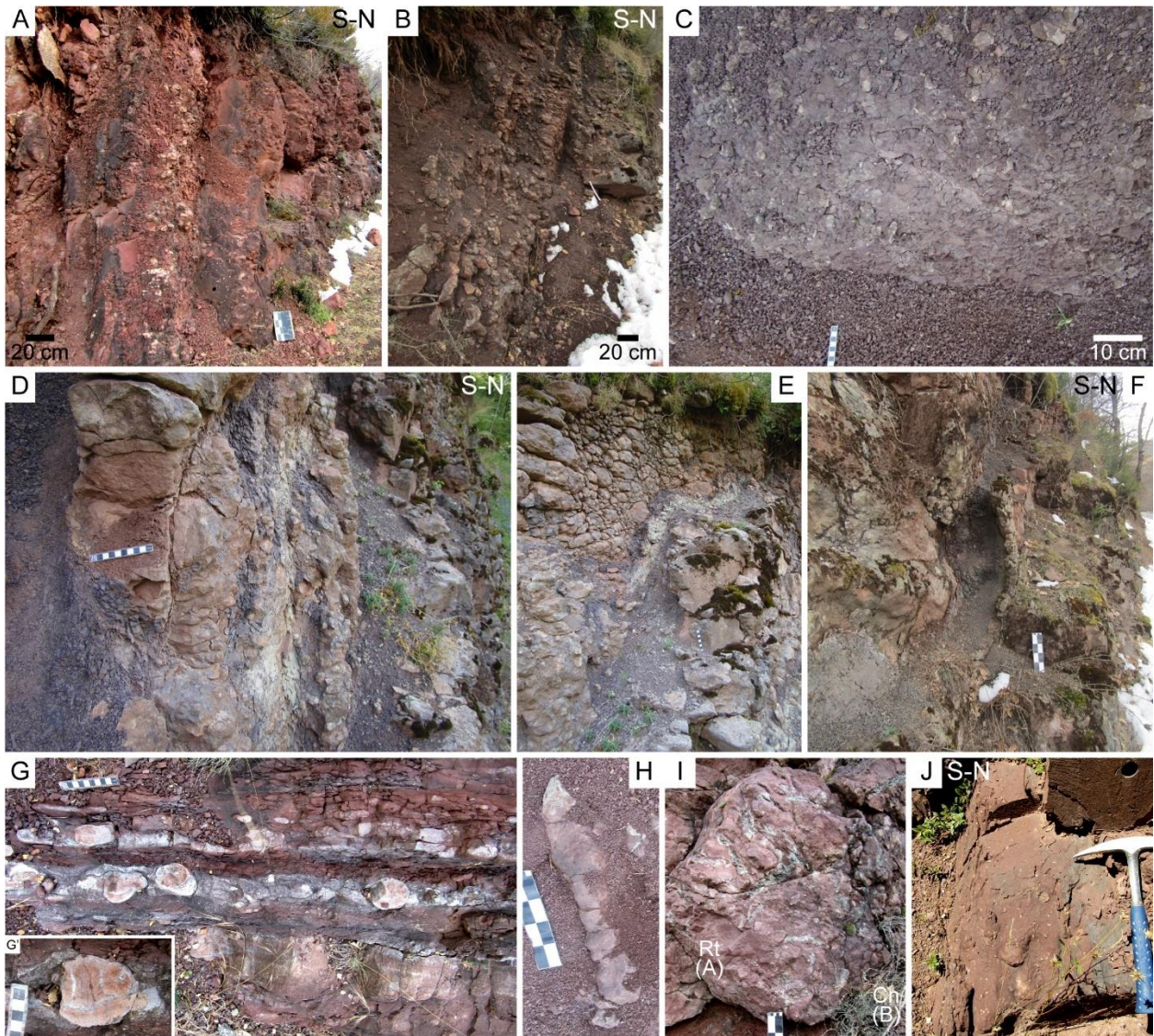


Figure 7. Lower Red Unit calcic pedotypes from Les Esglésies section (stratigraphic height indicated). **A.** Stacking of profiles Bk-Bkk (Calcisol; 105.5-109.5 m). **B.** Succession of horizons Bk and Bkk (some nodules coalesced forming incipient calcretes; 66-67 m). **C.** Horizon Bk (Calcisol; 74 m). **D, E.** Profiles Bkk-Bkkm with reddish/purplish and gleyed (greenish) mudstones (55-56 m), nodules display sliding surfaces. **F.** Channelized and amalgamated calcretes (horizons Bkkm; 44-45 m). **G.** Carbonate septarian nodules (detail in G') defining stratification and interbedded with mudstones (around 183.5 m). **H.** Large rhizolith (around 89 m). **I.** Greenish root traces (Rt, horizon A) above carbonate nodules (Cn, horizon Bkk) (~95 m). **J.** Tiny carbonate nodules (Protosol) in a silty mudstone (397 m), hammer is 30 cm long. Top to the S in all photos.

Martí and Mitjavila (1988) and Martí (1996) interpreted these red-beds as distal volcanoclastic facies, which would be transported hundreds of kilometers from the emission point, situated in the eastwards Castellar de n'Hug sub-basin. Occasionally, Les Esglésies section display distinct grey and green, thin (generally 5-6 cm thick, Fig. 6F; but up to 40-50 cm thick towards section top, Fig. 6G) and crystal-rich (millimetric crystals) volcanoclastic layers of large lateral extent (as ignimbritic bodies). They are cinerites, which resulted from ash falls of the eruptive column that were possibly transported several kilometers from the emission source by wind (see Martí, 1996).

(2) – Volcaniclastic intervals are often characterized by muddy surfaces with flow and wave ripples, mud-cracks, raindrops, root traces (often greenish), scarce plant fragments, bioturbations (both vertical and horizontal), arthropod trace fossils, and a wide variety of tetrapod footprints (Mujal et al., 2016a). Such features indicate that volcaniclastics underwent water flow and weathering processes. Most commonly, these structures are only found at the uppermost surface or at a few layers of the topmost part of each volcaniclastic interval (Fig. 6C). This indicates that surfaces were exposed during a relatively short time and/or that water flow was relatively low. In these cases, raindrops, mud-cracks, surficial arthropod trackways and cylindrical (both vertical and horizontal) burrows are common. Mujal et al. (2016a) defined these intervals as unconfined runoff surfaces; similarly, Martí (1996) suggested that explosive eruptions prompted rainfalls that would generate water runoff flows.

Occasionally, thick (up to 11 m) intervals composed of volcaniclastics have been completely reworked by water. In these cases, deposits composed of thin-laminated fine- to medium-grained sandstones display erosive bases, lateral accretions with climbing, wave and flow ripples (Fig. 6H). These deposits correspond to point bars of fluvial meandering systems (Mujal et al., 2016a). Interestingly, sandstone layers preserve fine laminations, indicative of low bioturbation (Simon et al., 2016). These well-developed fluvial deposits can be correlated hundreds of meters (Fig. 1B); they are equivalent to the volcaniclastic sandstone facies (VSF) of Martí (1996) (see Section 5 below). As pointed out by Mujal et al. (2016a), these deposits resulted from periods of perennial presence of water, in more humid conditions than those of unconfined runoff surfaces.

Thin sections of rock samples revealed the presence of small ooid-like structures (rounded particles with concentric laminae) within red mudstones (Fig. 6I). The reddish matrix is completely fractured and infilled by sparry calcite, denoting prolonged periods of expansion and retraction. Ooids form within a water table, but red mudstones formed in subaerial exposition; therefore, the combination of structures indicate that a vadose zone existed, i.e., with recurrent or periodic water-logging.

(3) – Regarding pedogenic features, the LRU from Les Esglésies section shows a wide variety of elements, structures, horizons (mostly B horizons, but also occasional A, AB, BC and C horizons) and profiles that result in different pedotypes (Figs. 7, 8A–G). The most common elements are carbonate nodules developed in the volcanic red mudstones, siltstones and fine-grained sandstones, building up B horizons (Fig. 7). Carbonate nodules are often globular or equidimensional but, in some cases, they are parallel and vertical respect to stratification (Fig. 7A–C). Nodule sizes range from <1 cm to ~20 cm, commonly being larger when they are more abundant (horizons Bk and Bkk; Stages II and III-IV of Gile et al., 1966, respectively). Vertical nodules possibly correspond to concretions around root traces (rhizoliths) penetrating red mudstones (Fig. 7H; e.g., Tabor and Montañez, 2004; see also Mack et al., 2003). Horizontally enlarged nodules correspond to coalesced nodules forming calcretes (horizons Bkk and Bkkm; Stages III and IV; Fig. 7D-F). Throughout the succession, horizons with carbonate nodules are combined with other pedogenic elements, building up different horizons and paleosol profiles. A peculiar interval with carbonate nodules is found from 688 to 694 m, where small nodules (2-3 cm) are embedded in large nodules (up 10 cm). Grey cinerites are commonly associated to well-developed horizons of carbonate nodules (horizons Bk and Bkk).

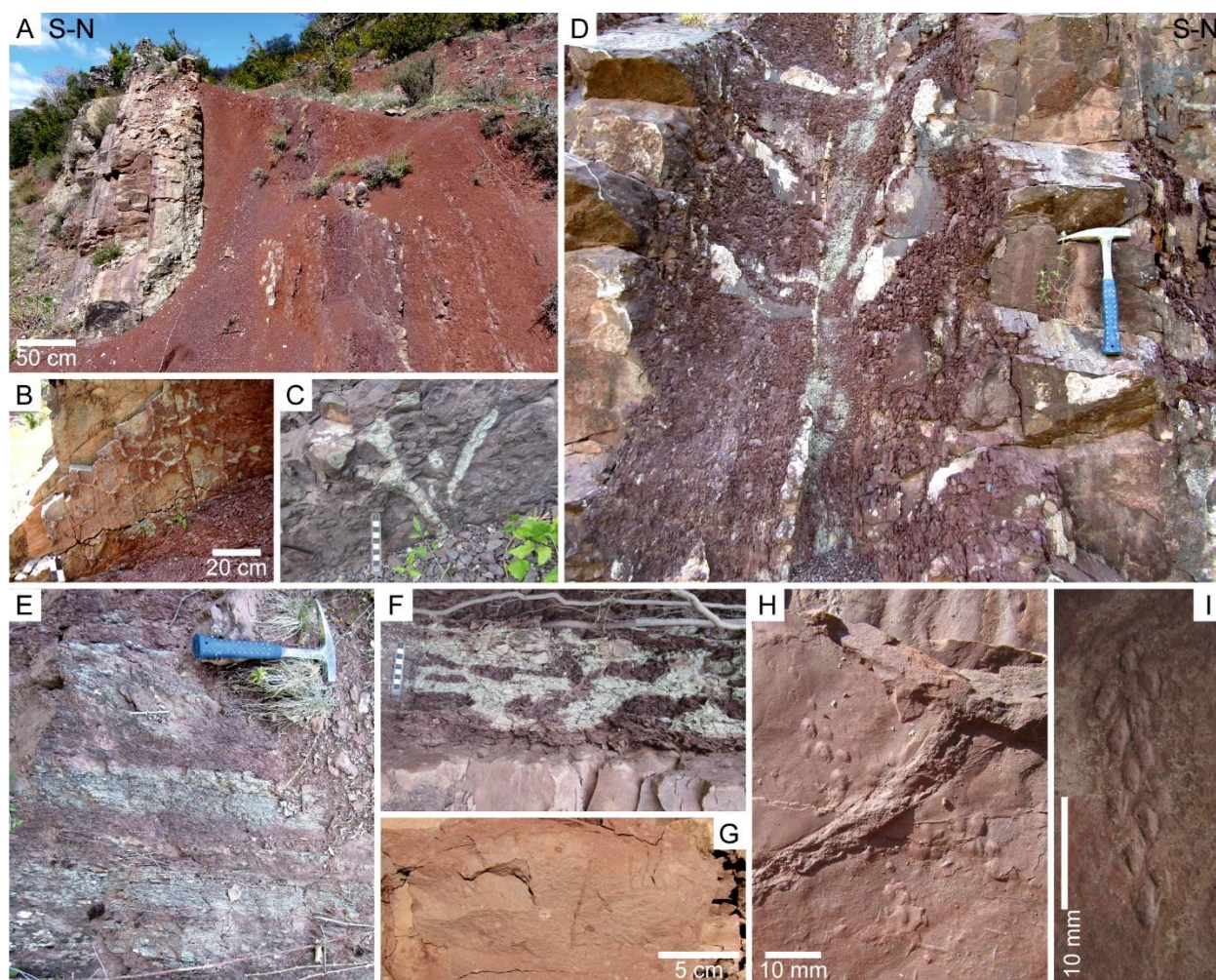


Figure 8. Lower Red Unit pedotypes (A-G) and plant remains (H, I). **A, B.** Vertisol below ignimbrite 3 (see Figs 1, 2, 6A; 153.5-157 m). **C.** Greenish, horizontal root traces (Vertisol; 183.5 m). **D.** Horizons with slickensides, greenish mottles and carbonate nodules (calcic Vertisol; 191.5 m). **E, F.** Strongly gleyed mudstones with carbonate nodules (E: horizons Bkg at 587.5-590 m; F: horizon Bkw at 202 m). **G.** Root traces in a silty sandstone (horizon A; Protosol; 277 m). **H, I.** Impressions of *Walchia*-like plants from the meandering fluvial interval at 170-180 m of the measured section. Hammer is 30 cm long. Top to the S in all photos.

The lowermost part of the LRU at Les Esglésies (42-67 m of the measured section) preserves thick calcrete horizons (up to 40 cm) that in some cases are completely cemented and nodules are not distinguished (horizons Bkkm; Fig. 7D-F; Stage IV of Gile et al., 1966); they are interpreted as Calcisols as defined by Mack et al. (1993). Commonly, these calcretes show erosional upper contacts with channel morphologies. In some cases, amalgamated succession of calcretes bounded by sharp channel-form surfaces occur. This is indicative of intermittent soil development and reactivation of ephemeral water flows (Mack et al., 2003 and references therein; see also Gascón and Gisbert, 1987). Similarly, this lower interval of the LRU also preserves red-purplish mudstones with discolored greenish zones and isolated nodules (i.e., gleyed) that end with thick horizons of coalesced nodules displaying striations in the lower surfaces (paleosol profile of Bkw/Bkss-Bkkm; Fig. 7D, 7E). These profiles correspond to vertic Calcisols. Additionally, these pedotypes often display carbonate nodules with radial and concentric cracks infilled of sparry calcite (septarian nodules; see also Aso et al., 1992; Fig. 7G). In the same way, calcretes are also commonly cracked (planar septarias of Gascón and Gisbert,

1987). These fractures indicate expansion and retraction of the soil (Mack et al., 1993; Tabor and Myers, 2015). Other common LRU pedotypes display no other pedogenic features than carbonate nodules composing horizons Bk and profiles Bk-Bkk (Fig. 7A; Stages II and III of Gile et al., 1966). These Calcisols are similar to Aridisols of Tabor and Montañez (2004). Occasional breccia levels composed by angular limestone clasts indicate calcrete reworking by pyroclastic flows (e.g., at 81.4m of the measured section).

Throughout the rest of the succession, horizons with carbonate nodules are most commonly characterized by mud-cracked surfaces and/or slickensides (horizons Bkw and Bkss) and discolored greenish zones (horizons Bkg), but others are only characterized by carbonate nodules (horizons ABk, Bk and Bkk, occasionally Bkkm); similarly, nodules are usually decolored (whitish) respect to the mudstone matrix (reddish). These features are of vertic Calcisols; however, in some horizons, vertic features prevail over calcic features (e.g., those with meter-scale slickensides and ~1-2 cm nodules), thus in these cases paleosols are calcic Vertisols (Fig. 8D). Occasionally, intervals of finely laminated claystones contain sporadic, floating-like carbonate nodules. Tentatively, these intervals could correspond to calcic Argillisols (cf. Tabor et al., 2008). Pedogenic horizons without carbonate nodules are less common but present. Among them, horizons with greenish root traces, gleyed zones and mud-cracked surfaces are interpreted as horizons ABw of gleyed Vertisols (Fig. 8B, 8C, 8E). Relatively thin siltstone/fine-grained sandstone layers with root traces (often green) and occasional cylindrical burrows would correspond to immature paleosols (A and C horizons of Protosols; Fig. 8G). Horizons ABw are also commonly found associated at strata boundaries with the overlying horizon composed of laminated claystones or greyish cinerites. Similarly, horizons AB are those rather immature, as they also preserve primary structures such as ripples. Noteworthy, all types of Vertisols and some immature vertic Calcisols (i.e., horizons with ~1-2 cm nodules and small mud-cracks) are associated to the most water-reworked volcanoclastic intervals (i.e., the relatively well-developed meandering fluvial deposits). On the contrary, Calcisols and well-developed vertic Calcisols are most commonly associated to volcanoclastic intervals nearly unaltered or reworked by water.

4.2. Paleontological content

4.2.1. Grey Unit fossils (Coll de Sas)

Plant remains are found in numerous levels through a nearly 45 m thick section at Coll de Sas (Fig. 2, Fig. S1). Most of plant-bearing beds consist of dark mudstones and fine sandstones sometimes associated to channel deposits (Text S1, Fig. S1). However, plant debris may also occur in medium to coarse sandstones. Isolated leafy whorls and partial branches or stems of horsetails (Calamitales and Sphenophyllales) and detached pinnae to partial fronds of tree ferns (Marattiales and, less frequently, Zygopteridales), as well as seed ferns (Medullosales), are abundant in most of the studied plant-bearing beds (Figs. 9-11). Fragmentary ribbon shaped leaves with parallelodromous venation assigned to Cordaitales are common, but elements associated to remains of Pteridophytes and seed ferns are less abundant. Reproductive structures, such as isolated cones (Figs. 9F, 9G, 10H), are very scarce. Occasionally, large logs may occur in coarse sediments (Fig. 11E). Accumulations of plant remains range from massive (Fig. 11B) to sparse (Fig. 11D).



Figure 9. Plant remains (horsetails and ferns) from the Coll de Sas locality. **A.** Leafy whorl of *Annularia sphenophylloides*, level 43.00 m (IPS-103135). **B.** *Annularia stellata* axis bearing three leafy whorls attached, level 30.20 m (IPS-103120). **C.** Articulated stem of *Sphenophyllum oblongifolium* bearing leafy whorls attached, level 0.2 m (IPS-103100). **D.** Leafy whorl of *Sphenophyllum* sp., level 23.40 m (IPS-103109). **E.** Articulated stem of *Sphenophyllum* sp., level 34.60 m (IPS-103129). **F.** Calamitalean cone of *Calamostachys* sp., level 28.40 m (IPS-103114). **G.** Sporangium of an indeterminate sphenophyte, level 32.70 m (IPS-103126). **H.** Detached pinna of *Nemejcopteris feminaeformis*, level 28.40 m (IPS-103115). **I.** Detached pinna of *Pecopteris* cf. *arborescens*, level 15.65 m (IPS-103102). **J.** Isolated pinna of *Pecopteris* cf. *robustissima* with an isolated leafy whorl of *Annularia sphenophylloides*, level 42.50 m (IPS-103133). **K.** Fragment of pinna of *Pecopteris* cf. *jongmansii*, level 32.70 m (IPS-103126). **L.** Partial pinna of *Polymorphopteris polymorpha*, level 23.40 m (IPS-103109). **M.** Fragment of a likely frond of *Polymorphopteris polymorpha*, level 34.20 m (IPS-103127). **N.** Detached pinna of *Diplazites emarginatus*, level 42.50 m (IPS-103133). **O.** Apical end of a *D. emarginatus* pinna collected in the Coll de Sas area showing details of venation.

Within Equisetopsids, *Annularia sphenophylloides* and *A. stellata* as well as remains of *Sphenophyllum* are recurrent throughout the series (Fig. 9A–E, Supplementary Table 1). A well-preserved cone of *Calamostachys* was found associated to foliage of *Annularia* in a horizon located 28 m above the base of the Coll de Sas NW section (Fig. 9F, Supplementary Table 1). According to Doubinger et al. (1995), *Calamostachys* cones and *Annularia* foliage belong to horsetails of the genus *Calamites*. As a whole, fern foliage is more diverse and includes Marattiales and Zygopteridales. Within the former, *Pecopteris*, *Diplazites*, *Polymorphopteris* and *Lobatopteris* are identified. Fronds and detached pinnae of *Pecopteris* are conspicuous along the series and include *P. robustissima* and foliage reminiscent of *P. arborescens* and *P. jongmansii* (Fig. 9). Among the remaining genera of Marattiales, *Diplazites emarginatus* and *Polymorphopteris polymorpha* are distinguished (Fig. 9). On the other hand, Zygopteridales are represented by a single species, *Nemejcopteris feminaeformis* (Fig. 9H), only found in two levels within the coal interval at 28–29 m of the measured section (Text S1; Fig. S1).

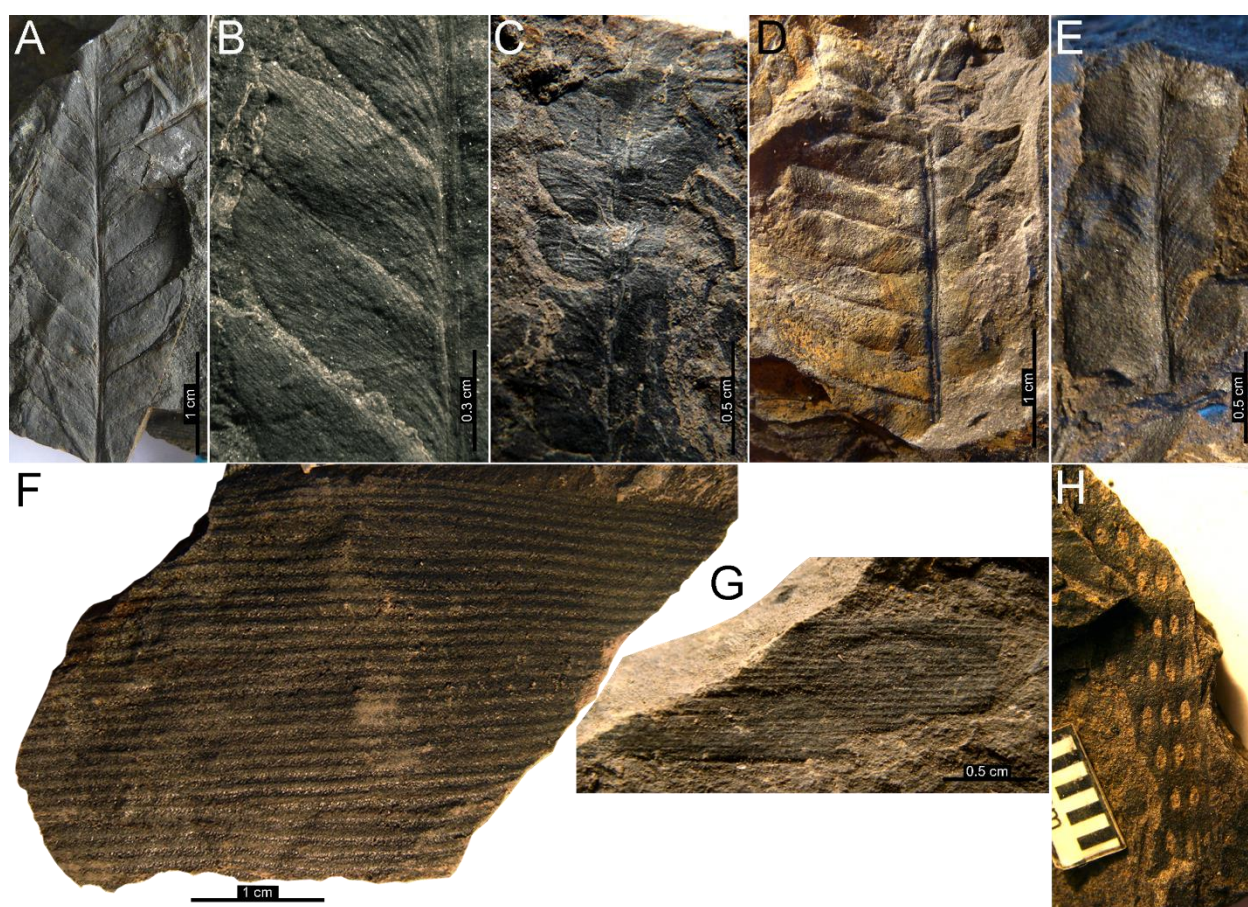


Figure 10. Plant remains (pteridosperms, cordaitales and lycophytes) from the Coll de Sas locality. **A.** Fragment of pinna of *Odontopteris brardii* collected during the prospecting works. **B.** Detail of pinnulae and venation of the same specimen. **C.** Fragment of pinna of *Odontopteris* cf. *cantabrica*, level 15.65 m (IPS-103102). **D.** Fragment of pinna of *Callipteridium zeileri*, level 32.70 m (IPS-103126). **E.** Detached pinnula of *Neuropteris* sp., level 33.40 m (Coll de Sas ESE, IPS-103143). **F.** Fragment of leaf with parallelodromous venation of a *Cordaites* sp., level 32.60 m (IPS-103125). **G.** Fragment of narrow, ribbon-shaped leaf with parallelodromous venation likely belonging to *Poacordaites*, level 42.50 m (IPS-103133). **H.** Partial *Sigillariostrobus* sp. cone, level 17.30 m (Coll de Sas W, IPS-103139); scale equals to 1 cm.

Seed ferns are also diverse and widely distributed throughout the Coll de Sas section (Supplementary Table 1). They belong to Medullosales and comprise the genera *Odontopteris*, *Callipteridium*, *Alethopteris* and *Neuropteris* (Fig. 10). Within *Odontopteris*, most specimens are assigned to *O. brardii* (Fig. 10A, 10B), which is very common in the area, whereas some others belong to another form-species similar to *O. cantabrica* (Fig. 10C). Foliage of *Callipteridium* is also abundant and includes the species *C. zeilleri* (Fig. 10D). Among ribbon-shaped leaves assigned to Cordaitales, *Cordaites* and *Poacordaites* are recognized (Fig. 10F, 10G). Finally, evidence for Lepidodendrales is only supported by a partial cone of *Sigillariostrobus* recovered from the Coll de Sas W section (Figs. 10H).

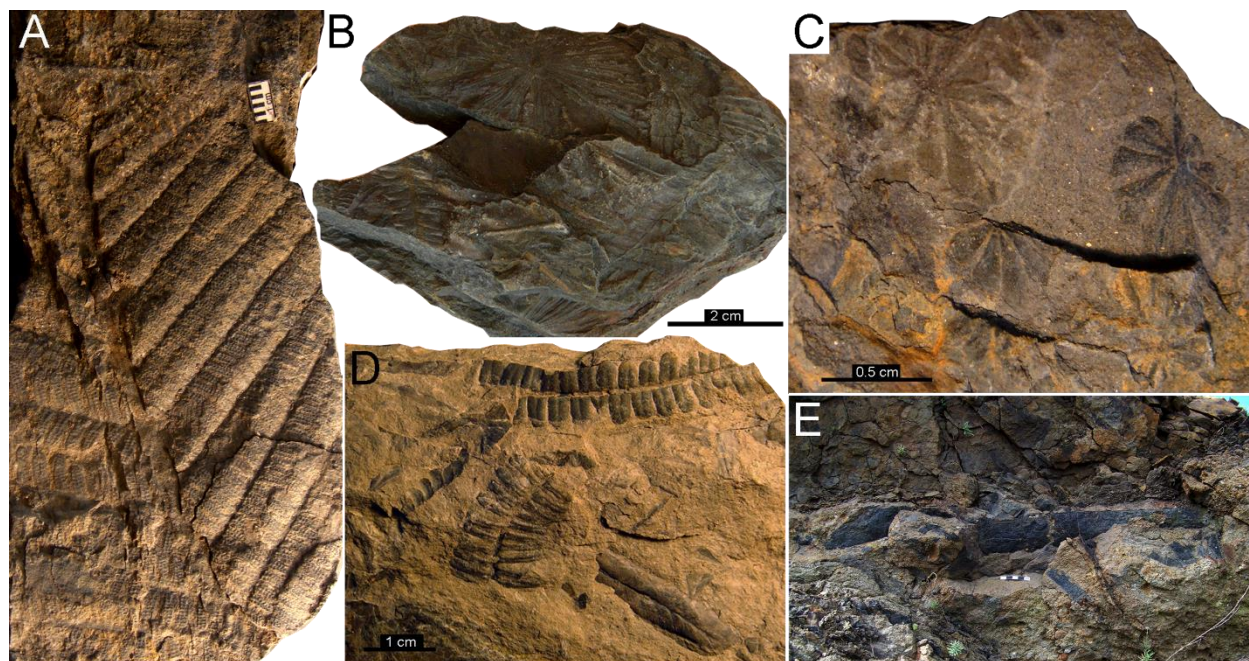


Figure 11. Taphonomical features of plant megafossils from Coll de Sas locality. **A.** Well preserved *Pecopteris* sp. frond bearing sori on the reverse of pinnulae, level 29.70 m (IPS-103118). **B.** Hand rock specimen showing a dense accumulation of fragmentary plant remains preserved in different layers, level 34.20 m (IPS-103127). **C.** Sparse, detached whorls of *Annularia sphenophylloides*, level 42.50 m (IPS-103133). **D.** Fragments of detached fern pinnae randomly orientated, level 42.50 m (IPS-103133). **E.** Large stem probably belonging to a calamitale.

The lack of evidence for roots and the variable degree of fragmentation for leaves and stems suggest parautochthony or allochthony for most of the studied plant-bearing levels (Fig. 11). However, in many cases, sphenopsid foliage as well as isolated pinnae and partial fronds show neither signs of abrasion nor angulose breaks and preserve delicate venation in their fragile laminae. In addition, there is no selection for organs, size and shape and plant remains are usually randomly orientated (Fig. 11D, 11E). This would be consistent with low water transport and low agitation from neighboring source areas before deposition in the floodplain (Martín-Closas and Gomez, 2004). Based on taphonomic analyses carried out in the neighboring eastwards localities of Surroca and Ogassa (Castellar de n'Hug sub-basin), Martín-Closas and Martínez-Roig (2007) suggested that in the Stephanian (late Carboniferous) Pyrenees, marattialean tree ferns and medullosan pteridosperms grew close to the floodplains, generally devoid of vegetation. In the same basin, sphenopsids mainly grew in fluvial channels, whereas peat mires and distal areas of alluvial fans were inhabited by lycopsids and cordaitaleans,

respectively. Preliminary data from Coll de Sas could agree with a similar distribution of vegetation but further and detailed bed-by-bed taphonomic analyses (out of the scope of this work) are needed to confirm or reject this hypothesis. For instance, there is evidence for differential habitat preferences for marattialean tree ferns with pectopterid foliage in similar environments within intermountain basins from Ogassa-Surroca (southern Pyrenees) and Graissessac-Lodève (southern France) (Martín-Closas and Galtier, 2005; Martín-Closas and Martínez-Roig, 2007).

4.2.2. Lower Red Unit fossils (Les Esglésies)

The LRU red-bed succession at Les Esglésies is mainly built up of deposits affected by pedogenesis denoting relatively dry conditions. Nevertheless, occasional intervals with evidences of perennial water appear along the succession (Fig. 2). In these relatively humid intervals, tetrapod footprints have been identified. Mujal et al. (2016a) described three intervals bearing different ichnoassociations. Voigt and Haubold (2015) also reported footprints from the same area but from different intervals. The LRU preserves at least eight different ichnotaxa (*Batrachichnus*, *Limnopus*, cf. *Amphisauropus*, cf. *Ichniotherium*, *Varanopus*, cf. *Varanopus*, *Hyloidichnus*, *Dromopus* and *Dimetropus*) as well as three types of swimming traces (*Characichnos*) associated to *Batrachichnus*, *Limnopus* and cf. *Amphisauropus* (*Characichnos* types A, B and C of Mujal et al., 2016a).

The most extended ichnoassociation of Mujal et al. (2016a) is recognized in three sites from the same stratigraphic level covering ~1.5 km; it is associated with well-developed meandering systems and composed of up to six ichnotaxa, being dominated by temnospondyl footprints (*Batrachichnus* and *Limnopus*) and associated *Characichnos* (i.e., water-dependent trackmakers and/or impressed under water table). The less extended ichnoassociation of Mujal et al. (2016a) is recognized in two different levels; it is associated with unconfined runoff surfaces (with desiccation evidences such as rain drops and mud-cracks) and reveals low diversity (only *Hyloidichnus* and *Dimetropus*), suggesting the absence of water-dependent trackmakers. Similarly, the invertebrate trace fossil distribution is also linked to water availability (Mujal et al., 2016a). In sum, all these features suggest different environmental conditions throughout the succession, which is in accordance with the different pedotypes identified. The new ichnite-bearing level here reported also supports these observations: footprints are preserved at the base of point bars of meandering systems, and correspond to *Batrachichnus* (temnospondyl branchiosaurid and lepospondyl trackmakers) and *Characichnos*.

Apart from rhizoliths of calcic paleosols, plants are evidenced by scarce fragments. They are mostly unidentifiable and always associated to tetrapod ichnite intervals. Only two plant specimens, from different sites, preserve characteristic features: they are composed of three rows of alternated oval-shaped impressions (Fig. 8H, 8I), resembling walchian fronds such as *Pagiophyllum*-type conifer twigs (Galtier and Broutin, 2008: Fig. 6A). Noteworthy, Broutin and Gisbert (1985) reported *Walchia* sp. in nearing LRU localities.

4.3. Paleomagnetism: magnetic polarity stratigraphy

A total of 40 specimens have been stepwise demagnetized from the Coll de Sas sampling sites following the combined protocol previously outlined (selected samples in Fig. 11A-F). The NRM

intensity for the Coll de Sas samples is generally in the range $0.1\text{-}1 \times 10^{-3}$ A/m, being most of them around 0.2 mA/m. Stepwise demagnetization of the samples often shows an unstable behavior upon demagnetization (Fig. 11F) and no characteristic remanent magnetization (ChRM) component can be defined. We classify this type of bad quality samples as Class 3. They account for 40% of the analyzed samples. A few samples (15%) display stable linear demagnetization trajectories (Fig. 11E). A low temperature-coercivity viscous component is first demagnetized up to 25 mT. A ChRM component trending towards the origin of the demagnetization diagram is then removed up to 100 mT. The type of high-quality samples is ranked as Class 1. The rest of the samples (45%) display noisy trajectories often not trending towards the origin after removing the viscous component and they constitute the Class 2 group of samples. A tentative magnetic component has been calculated for those samples but not used for magnetostratigraphy (see discussion below).

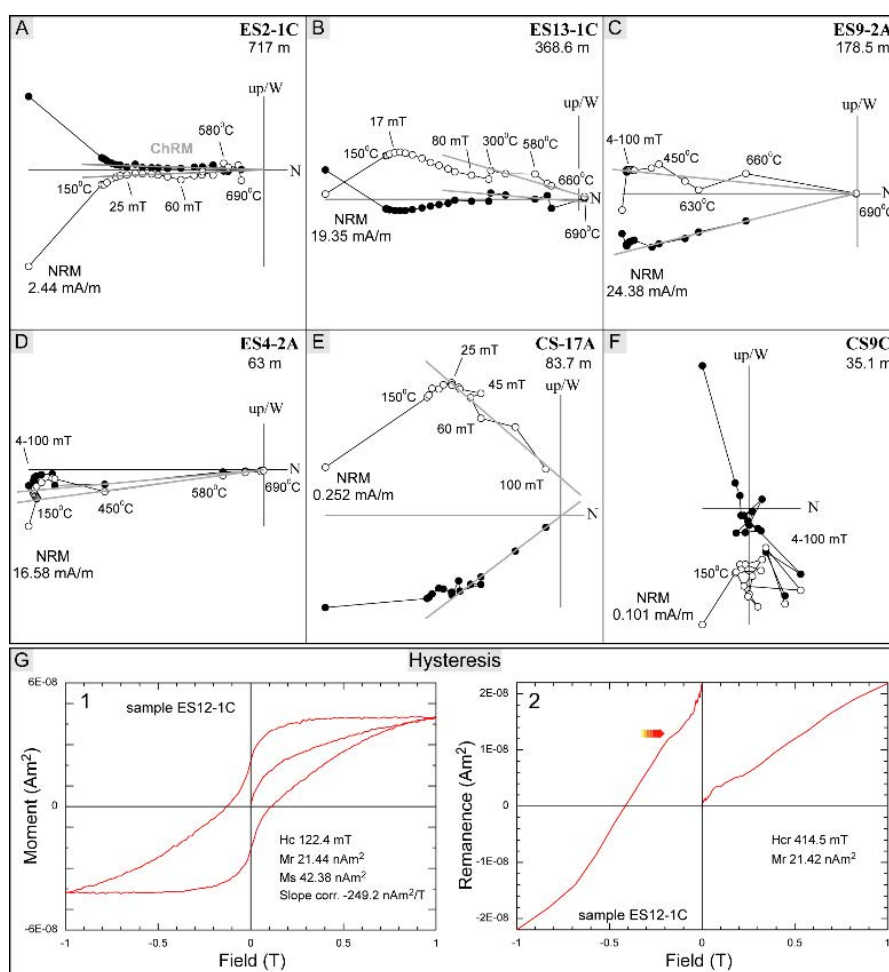


Figure 12. A-F. Representative *in situ* orthogonal demagnetization diagrams from the studied Coll de Sas (CS) and les Esglésies (ES) sections. Samples follow a stepwise alternating field (AF) demagnetization protocol after a single heating step to 150°C. The natural remanent magnetization (NRM) intensity and some demagnetization steps are indicated. Open and closed symbols indicate projections onto the upper and lower hemisphere respectively. The computed ChRM direction is shown by a solid grey thick line. G. (1) Hysteresis loop corrected for dia- and paramagnetic contribution to the total magnetic moment and (2) isothermal remanent acquisition and back field DC demagnetization curves for a representative sample from les Esglésies section.

For Les Esglésies section a total of 26 red-bed specimens have been fully demagnetized. NRM intensity is high in the range of 2-27 $\times 10^{-3}$ A/m, usually around 15 $\times 10^{-3}$ A/m. Combined thermal and AF demagnetization (Fig. 11A-D) produces high-quality Class 1 samples in all instances. In addition to the removal of a secondary viscous overprint below 17-20 mT (L component), which can be very small or absent in some samples, a well-defined ChRM component is removed. AF demagnetization up to 100 mT hardly removes any magnetization in some samples (Fig. 11C, 11D) indicating that the ChRM is entirely blocked in a high-coercivity component that starts to unblock at relatively low temperatures (400-450°C) and persists up to 690°C suggesting hematite as the magnetic carrier. In other samples, the ChRM components starts to unblock upon the AF demagnetization above 20 mT but does not unblock totally until thermal demagnetization at high temperature (Fig. 11C, 11D). In these cases, a mixed magnetic mineral assemblage has to be advocated. The combined demagnetization strategy allows to infer the presence of a low-coercivity magnetite like mineral phase together with the high-coercivity hematite phase. Further evidence for the mixed mineral magnetic carriers composition comes from some additional rock-magnetic experiments. Hysteresis loops and coercivity remanence curves are, in some cases, indicative of the composite magnetic assemblage (Fig. 11G). These hysteresis loops are “wasp-waisted” in shape (Roberts et al., 1995) while isothermal acquisition curves do not saturate at the maximum field applied (1T). Moreover, a break in the slope at low applied back-field values, indicated by an arrow in Fig. 11G-2, is an indication of the presence of a low remanent coercivity fraction (probably magnetite) in addition to the high-coercivity hematite phase.

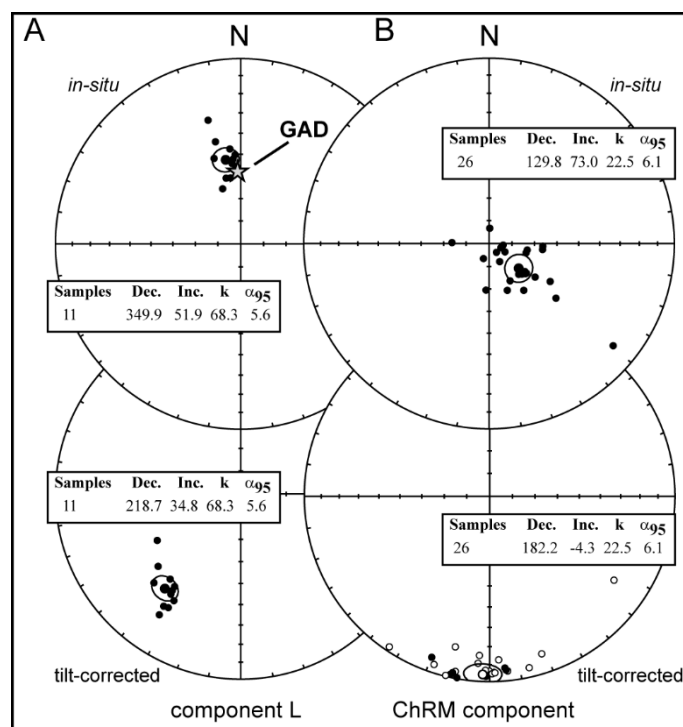


Figure 13. Stereographic projections of the L (A) and ChRM (B) computed components before (in situ) and after bedding correction (tilt corrected) for Les Esglésies section. Open and closed symbols indicate projections onto the upper and lower hemisphere respectively. Mean direction and statistics are given. N = number of samples; Dec = declination; Inc = inclination; k = fisher’s statistical parameter; α_{95} = semiangle of the 95% cone of confidence.

Computed L component and ChRM directions for les Esglésies samples, both before and after bedding tilt correction, are shown in Fig. 13. A stability fold test is not possible for the present dataset as the studied section displays a homogeneous bedding attitude. However, the general tilt of about 40° towards the S-SW permits comparison of the computed mean directions before and after tilt correction. The L component is clearly a recent secondary overprint that conforms to the geocentric axial dipole field (GAD) in *in situ* coordinates (Fig. 13A). Conversely, the mean ChRM component has southerly and shallowly upwards direction after tilt correction is applied (Fig. 13A) (Dec/Inc = 182.2/-4.3 α_{95} = 6.1) that is compatible with published Permian data and paleopoles (i.e., Parés, 1988; Van der Voo, 1993) while it has non-geological significance in *in situ* coordinates. Consequently, we take the ChRM a pre-tilt component, most likely of primary origin, which is used to determine magnetic polarity. The intermediate mean magnetic inclination of about 42° in tilt-corrected coordinates, together with the shallow inclination in *in situ* coordinates (before tilt correction), suggests a secondary origin for the magnetization (see discussion below). These results hamper any attempt to retrieve a magnetostratigraphy for this section.

5. Discussion

5.1. Age constraints

Plant species identified in the GU at Coll de Sas section are consistent with a Stephanian age. According to Wagner and Álvarez-Vázquez (2010), the abundance of *Odontopteris brardii* (frequent in the upper Stephanian but rare in the lower Stephanian), and the occurrence of *Pecopteris jongmansii*, *P. robustissima* and *Callipteridium zeilleri* (missing in the middle-upper Autunian from the Iberian Peninsula), the Coll de Sas plant fossil assemblage suggests a Stephanian C age. Additionally, the stratigraphic strict lateral equivalent beds at Erillcastell (4.21 km westwards) are also aged Stephanian C (Talens and Wagner, 1995). These two localities share floral elements such as *Annularia stellata*, *Sphenophyllum oblongifolium*, *Odontopteris brardii*, *Callipteridium zeilleri*, *Polymorphopteris polymorpha* or *P. robustissima*. More extensively, the studied plant fossil assemblages could be coeval with Stephanian floras from Ogassa and Surroca (Eastern Catalan Pyrenees, Martín-Closas and Roig, 2007), the Cantabrian Mountains (NW Iberia, Wagner and Álvarez-Vázquez, 2010), Graissessac-Lodève (southern France, Martín-Closas and Galtier, 2005) and Montceau-les-Mines (Central Massif, France, Charbonnier, 2014). Other similar plant assemblages supporting a Stephanian C age for Coll de Sas floras are those from the Saar-Nahe basin of Germany (Kerp and Fichter, 1985; Uhl and Jasper, 2016), the Czech Republic basins (Opluštil et al., 2013), as well as from the further western Pangean equatorial basins (e.g., New Mexico, USA, DiMichele and Chaney, 2005; DiMichele et al., 2017).

Regarding the TU, no biostratigraphic data is available, but in the LRU, Voigt and Haubold (2015) and Mujal et al. (2016a) suggested an Artinskian age based on similar ichnoassemblages from: (1) the neighboring Peña Sagra Fm of the Spanish Cantabrian mountains (Gand et al., 1997), the Moroccan Tiddas Basin (Voigt et al., 2011), the Viala and Rabejac Fms of the French Lodève Basin (Gand and Durand, 2006) and the Italian Southern Alps (Avanzini et al., 2011); and (2) the western Pangean

quality of the Les Esglésies sample collection allows inferring reverse polarity throughout the section (Fig. 14). Given the long expanded interval of reverse polarity and the biostratigraphic constraints and absolute ages (see below), we directly correlate it to the Kiaman reverse Superchron. In the most recent Permian polarity timescale the Kiaman Superchron extends up to the mid Guadalupian Epoch (or early Wordian stage) at about 266 Ma (Hounslow et al., 2016) where the mixed Illawarra Superchron begins. This implies that the studied LRU section is no younger than earliest middle Permian. In addition, Mujal et al. (2016b) reported a caseid vertebra from the Upper Red Unit (URU) tentatively correlated to the early Wordian. The URU, preserved in eastwards Catalan Pyrenean localities (Mujal et al., in review), overlies the LRU by means of an angular unconformity (Gisbert, 1981; Speksnijder, 1985; Gretter et al., 2015).

The LRU bio-magnetostratigraphy is supported by the absolute dating of their volcanic succession (Pereira et al., 2014). These authors date at 290 ± 1 Ma (base of the Artinskian; Fig. 15) the so-called Castellar de n'Hug ignimbrite (ignimbrite 4 in our Figs. 1, 2 and 6B), which has a regional extension and can be correlated from the dated point until the section here studied (Martí, 1996). Furthermore, the lower tetrapod ichnoassociation of Les Esglésies (Mujal et al., 2016a) would correlate with the Viala Fm from the Lodève Basin, which preserves a tuff bed of ca. 290 Ma (Michel et al., 2015). Both French and Catalan ichnoassemblages display the same ichnotaxa (Gand, 1988; Gand and Durand, 2006; Mujal et al., 2016a). More tentatively, *Hylodichnus* is only found in the upper ichnoassociation of Les Esglésies (Mujal et al., 2016a), and the lower appearance of this ichnotaxon in the Lodève Basin is at the Rabejac Fm (Gand and Durand, 2006), aged early-middle Artinskian (Michel et al., 2015).

Finally, in relation to the Pyrenean magmatic and eruptive overlapping intervals of Pereira et al. (2014), the GU was deposited during the first phase (ca. 309–307 Ma; late Carboniferous), the TU during the second phase (ca. 304–296 Ma; late Carboniferous–early Permian), and the entire LRU during the third (ca. 294–282 Ma) and fourth (ca. 276 Ma) phases (early Permian).

5.2. Paleoclimatic trend and global correlation

The three studied units display distinct sedimentological features and pedotypes that draw a general aridification trend, from humid to semi-arid and arid conditions across the C–P transition, with occasional relatively humid shifts (Fig. 15). The most evident features are: (1) the sudden drop of coal content from the GU to the TU and (2) the sudden shift from the TU grey/greenish-beds to the LRU red-beds. These changes are linked to a pedotype succession that is dominated by Histosols in the GU, Vertisols in the TU and Calcisols in the LRU (Fig. 2). This succession has a large potential for paleoclimatic determinations by paleosol geochemistry (Sheldon and Tabor, 2009), although tectonic imprint could be a negative factor (see Nagtegaal, 1969) as found in the French Lodève Basin (Michel et al., 2015, 2016). Our paleoclimatic inferences are based on the field study of paleosols.

In modern soils, coal is formed in environments with precipitations exceeding 1000 mm/year and precipitation higher than evapotranspiration for at least 10 months per year (Cecil, 2003). Therefore, GU Histosols indicate humid conditions during late Carboniferous times. In accordance, during the late Stephanian, Pyrenean floras grew up in intermountain basins that evolved from everwet environments, with a mixture of hygrophile and mesophile floral elements, to drier conditions with a greater

proportion of mesophile and xerophile taxa (Wagner and Álvarez-Vázquez, 2010). The abundance of tree ferns and sphenopsids throughout the Coll de Sas series suggests more humid habitats prior to the Permian drier climate. Otherwise, Zygopteridales ferns evidence adaptations to water-stressed habitats (Phillips and Galtier, 2005), thus suggesting seasonally dry conditions, as have already been documented in the late Carboniferous (DiMichele et al., 2010; Falcon-Lang et al., 2011; DiMichele, 2014; Opluštil et al., 2017). DiMichele (2014) pointed out that a preservation/taphonomic bias exists between “wet” and “dry” floras because wet environments, both in space and time, dominated over dry environments. This would explain why floras adapted to water-stressed conditions are sparse throughout Coll de Sas succession, being only found in the thickest coal interval where preservation potential is enhanced. Gascón and Gisbert (1987) also identified gleyed horizons throughout other Pyrenean GU successions, denoting seasonal (possibly monsoonal) precipitation. Similarly, ferric and oxidized horizons throughout the GU suggest well-drained conditions (cf. Tabor et al., 2008) and abundant precipitation (Gascón and Gisbert, 1987).

The dominant TU pedotypes are Vertisols, which are developed in climates under strong seasonal precipitation (such as in Mediterranean or monsoonal climates) or in episodic fluctuations of the water table (Mack et al., 1993; Tabor and Montañez, 2004; Tabor et al., 2008; Michel et al., 2015 and references therein). The most common and evident features are large-scale slickensides, indicative of shrink-swell processes resulting from the alternation of wet and dry cycles (Mack et al., 1993). Specifically, two main intervals are observed throughout the TU (Fig. 2): (1) the lower part is dominated by Vertisols and occasional gleyed Vertisols (humid conditions; Tabor et al., 2008); (2) the upper part of the unit is dominated by calcic Vertisols and occasionally by vertic Calcisols (sub-humid to semi-arid conditions; Tabor et al., 2008). Notably, thin coal layers above the lacustrine deposits (Fig. 2) would denote sporadic water-logging and reduced sedimentation rates, possibly linked to the final phases of lake infilling.

Seasonal precipitation climate is the most likely scenario for the formation of vertic profiles (Gascón and Gisbert, 1987), but future petrographic studies may discern forming processes (Michel et al., 2015). Moreover, the pedotype stacking of the entire ~1000 m thick succession is equivalent to that of the French Graissessac-Lodève Basin (Michel et al., 2015). Under this premise, the TU pedotype succession indicates a progressive trend towards well-drained environments and increased aridity. The age interval of the TU is deduced as latest Carboniferous–earliest Permian (see Section 5.1 above). This agrees with a monsoonal imprint on the unit, as such climate circulation was reached during the early Permian in the Northern Hemisphere (Tabor and Montañez, 2002).

The LRU is dominated by calcic pedotypes (mostly Calcisols and vertic Calcisols, but also calcic Vertisols), thus most of pedogenic horizons display carbonate nodules. Carbonate horizons are often linked to arid climates, but they are also developed in regions with high precipitation (Tabor and Myers, 2015). This is also the case of calcrete horizons: in modern soils, they generally form in sub-humid to semi-arid climates where evapotranspiration exceeds precipitation in most months of the year (Alonso-Zarza, 2003). Tabor and Poulsen (2008) found that calcretes are important lithologies in Lower Permian rocks of equatorial Pangea, which indicate a trend to a more arid climate. The reddish (oxidized) color of the LRU denotes well-drained conditions (Mack et al., 2003). Therefore, these

features, together with the formation of Bk horizons associated to root calcification (rhizoliths), the common vertic features (green mottles, gleyed horizons and slickensides) and the early diagenetic small septarian nodules and calcretes, suggest strong seasonal precipitation in semi-arid to arid climates (Mack et al., 1993, 2003; Tabor and Montañez, 2004; Tabor et al., 2008; Tabor and Myers, 2015).

Generally, calcretes are developed in several hundred thousand years, thus indicating landscape stability (Mack et al., 2003 and references therein). This supports the relatively flat landscape suggested by Nagtegaal (1969), contrasting with the uneven relief during the late Carboniferous (Besly and Collinson, 1991). This may imply a decreasing of tectonic activity. Similarly, Martí (1996) and Martí and Mitjavila (1988) suggested that the surge or emission area of volcanic material was far from the Erillcastell-Estac sub-basin. In fact, some ignimbrites are tracked at Pyrenean scale (Martí, 1996).

The lack of Histosols in the LRU also indicates that early Permian climatic conditions dried since the late Carboniferous, precluding peat formation (Michel et al., 2015). It is unlikely that sedimentation rates increased substantially impeding organic matter accumulation. Accordingly, throughout the LRU, different paleosol stacking patterns (independent of pedotypes) are observed. From one side, some profiles and horizons are transitional (both at base and top) from unaltered beds; and from the other, they may show sharp (sometimes erosive) contacts. These differences are probably linked to changes in sedimentation/pedogenesis balance rates (Krauss, 1999). Therefore, as such changes affect all pedotypes, it can be concluded that pedogenic processes are linked to global climatic proxies, in this case, the Permo-Carboniferous aridification.

Notwithstanding, throughout the LRU there are occasional Vertisols (often with gley features) and other horizons lacking calcic features. These pedotypes are associated with the water-reworked volcaniclastic intervals (VSF of Martí, 1996). This correlation indicates increased precipitations and water availability, prompting the presence of fauna related to wet environments (represented by tetrapod footprints and invertebrate trace fossils; Mujal et al., 2016a). Such deposits correspond to short humid periods interrupting the aridification trend. Notably, below both the Castellar de n'Hug ignimbrite of Martí (1996) and its equivalent ignimbrite 4 of herein studied section (see section 5.1 above), water-reworked deposits are found (VSF of Martí, 1996: Fig. 5; ~170-181 m of Les Esglésies section, meandering fluvial ichnoassociation of Mujal et al., 2016a), may reflecting global (climatic) rather than local events. These short humid periods would correlate with the European scale wet phases suggested by Roscher and Schneider (2006), which are linked to sea level fluctuations of an unknown cyclic recurrence of 5-7 Myr and found throughout the Carboniferous and Permian periods. Similarly, Opluštil et al. (2017) also documented grey lacustrine horizons interrupting the red beds succession of the Boskovice Basin from the Czech Republic.

Another potential correlation of the Pyrenean C–P terrestrial succession with global events is in the Southern Gondwanan glaciations (Isbell et al., 2012). The recurrent warming-cooling fluctuations, causing expansion and retraction of the Southern Gondwanan ice caps, are related with atmospheric $p\text{CO}_2$ variation that eventually would drive sea level fluctuations (Montañez et al., 2007, 2016; Isbell et al., 2012). In glacial periods, the equatorial region underwent relatively humid conditions, resulting in pedotypes characterized by organic matter accumulation (coal seams), as well as vertic and gley

structures (and the development of fluvial systems proper for life), whereas in interglacial periods, the equatorial region suffered aridification and the subsequent formation of soils from semi-arid and arid climates. Strikingly, Montañez et al. (2007) documented a drop of atmospheric $p\text{CO}_2$ at the base of the Artinskian (at ca. 290 Ma in the most recent chronostratigraphic chart by Cohen et al., 2013 updated) coinciding with an Eastern Australian glaciation (Isbell et al., 2012) and with the lower LRU meandering fluvial interval with abundant tetrapod footprints (Fig. 2). At this point, the relatively humid intervals found along the different C–P terrestrial successions may respond to atmospheric fluctuations linked to glaciations.

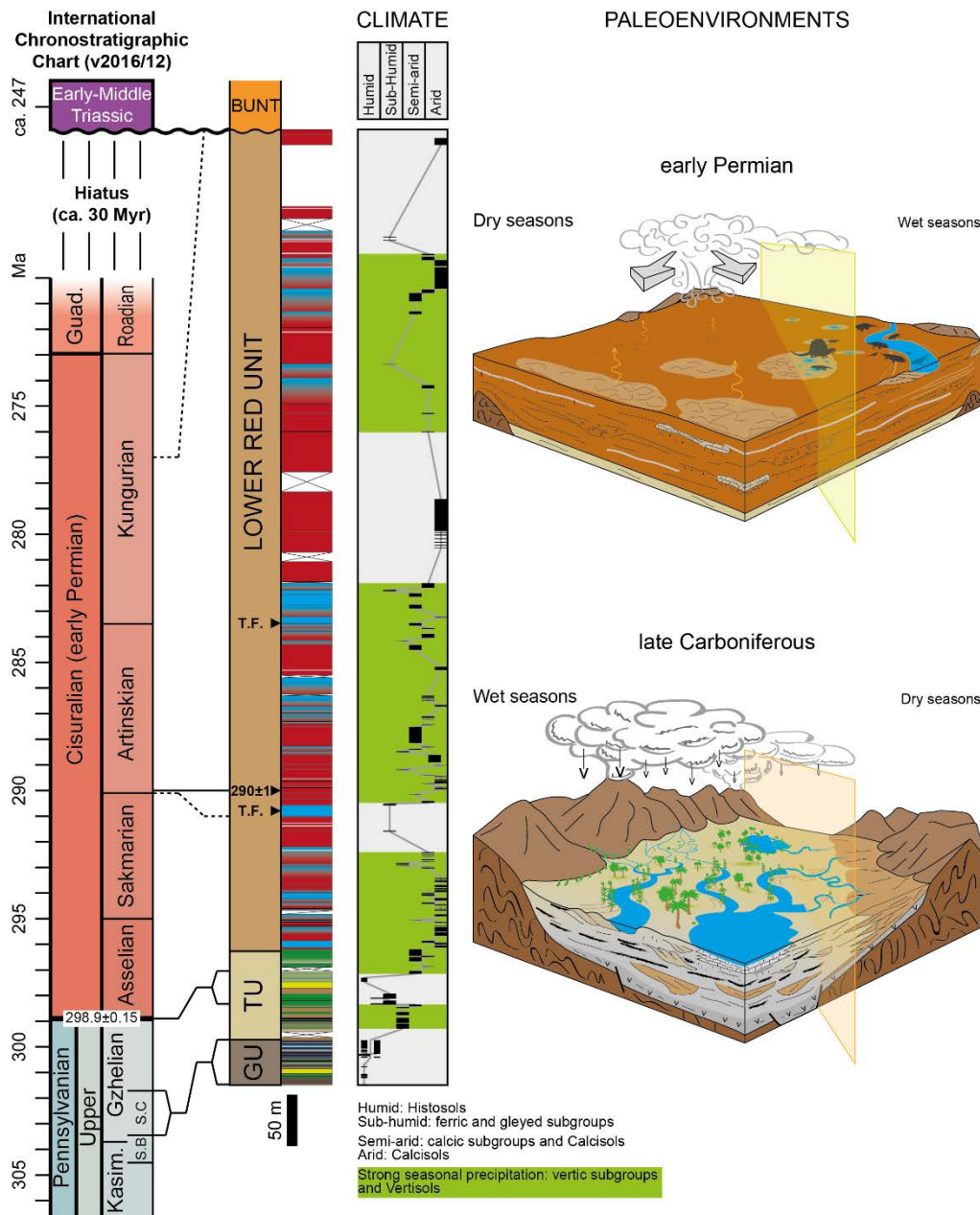


Figure 15. Correlation of the ~1000 m thick composite section to the most recent International Chronostratigraphic Chart (Cohen et al., 2013 updated). Paleoclimatic trend is derived from the pedotypes succession, the associated climate to each pedotype is based in Tabor et al. (2008), Tabor and Poulsen (2008) and Michel et al. (2015) and references therein. Shading in the climatic trend denotes intervals of seasonality evidenced by vertic pedotypes. Paleoenvironmental reconstructions of the studied successions (not scaled); note the predominance of wet (late Carboniferous) or dry (early Permian) seasons and the change from uneven to flat relief.

6. Summary and conclusions

The multidisciplinary study of the long and continuous Carboniferous–Permian terrestrial succession exposed in the western Catalan Pyrenees (NE Iberian Peninsula) allows to document a series of events correlated to global changes (Fig. 15). The coupled bio- and magneto-stratigraphic data, together with previous works, give a relatively accurate age for the studied units that, together with the stratigraphic, sedimentological and paleopedological analyses permit to constrain the global aridification trend across the C–P terrestrial successions of Central equatorial Pangea:

1. The grey-beds of the Grey Unit yield an abundant and diverse plant assemblage suggesting a Stephanian C age. The most common pedotypes of the unit are Histosols that, together with the identified plant remains, indicate a generally humid climate during the late Carboniferous. Nevertheless, the scarce plants common from water-stressed environments and sporadic gley and ferric horizons (denoting well-drained intervals) indicate that short periods of drier conditions occurred.
2. The Transition Unit records an increasing aridity: from humid and sub-humid (lower part of the unit) to semi-arid climates (upper part of the unit). The shrink-swell processes evidenced by the dominant vertic pedotypes throughout the unit denote strong seasonality, possibly reflecting the monsoonal circulation affecting equatorial Pangea since early Permian times.
3. The Lower Red Unit is characterized by red-beds, highly contrasting with the underlain units. Such red-beds, mostly composed of volcanoclastic deposits, are featured by calcic pedotypes indicating well-drained conditions in semi-arid to arid climates. Notwithstanding, the common subordinate vertic features evidence strong seasonality. Similarly, throughout this red-bed succession, some volcanoclastic intervals underwent reworking by meandering fluvial systems (lateral accretions and point bars) and by water runoff flows (relatively thin muddy intervals with ripples at ignimbrites top). These intervals often preserve tetrapod footprints (including swimming tracks) and invertebrate trace fossils indicating relatively humid periods of conducive conditions for life that truncated the aridification trend. The tetrapod ichnoassemblage suggests an Artinskian age and the reverse magnetic polarity found throughout the unit correlates to the early Permian Kiaman Superchron. Furthermore, the lower tetrapod ichnoassociation is overlaid by an ignimbrite indirectly dated at ca. 290 Ma (base of the Artinskian), supporting the previous chronostratigraphic evidences.

Even though from the late Carboniferous to the early Permian the Pyrenean landscape changed substantially (cf. Nagtegaal, 1969), the local or regional tectonics and volcanic activity did not overprint global effects. In summary, we found that the humid climate represented by the upper Carboniferous grey-beds progressively changed to a strong seasonal semi-arid to arid climate (with short but marked humid periods) recorded by the lower Permian red-beds. This aridity trend of the Pyrenean Basin agrees with that of the nearby Lodève Basin documented by Michel et al. (2015), thus supporting the pan-tropical aridification suggested by these authors. In addition, awaiting further analyses, the recurrent climatic shifts possibly reflect the glacial-interglacial fluctuations of the late Paleozoic ice age driven by fluctuations of the atmospheric $p\text{CO}_2$.

Acknowledgments

We acknowledge fieldwork support by Ruben Garcia-Artigas, José Ángel López, Mireia Plà and Pablo Rodríguez-Salgado. E. Mujal obtained financial support from the PIF grant of the Geology Department at UAB, and from the Erasmus+ program of the UAB performed at the Paleontology Department from the Institut des Sciences de l'Évolution (Université de Montpellier, France). E. Mujal received funding from the SYNTHESYS Project <http://www.synthesys.info/> (FR-TAF-3621, FR-TAF-4808) which is financed by European Community Research Infrastructure Action under the FP7 “Capacities” Program. J. Fortuny acknowledges the support of the postdoc grant “Beatriu de Pinós” 2014 – BP-A 00048 from the Generalitat de Catalunya. This work received support from CERCA program (Institut Català de Paleontologia M. Crusafont, ICP) and from the projects “Vertebrats del Permià i el Triàsic de Catalunya i el seu context geològic” and “Evolució dels ecosistemes amb faunes de vertebrats del Permià i el Triàsic de Catalunya” (ref. 2014/100606), based at the ICP and financially supported by the Departament de Cultura (Generalitat de Catalunya).

References

- Alonso-Zarza, A.M., 2003.** Palaeoenvironmental significance of palustrine carbonates and calcretes in the geological record. *Earth-Science Reviews* 60, 261–298.
- Aso, E., Gisbert, T.J., Valero Garcés, B., 1992.** Type septaria-cone in cone nodules in the Stephano-Permian of the Catalan Pyrenees. *Carbonates and Evaporites*, 7(2): 132–139.
- Avanzini, M., Contardi, P., Ronchi, A., Santi, G., 2011.** Ichnosystematics of the Lower Permian invertebrate traces from the Collio and Mt. Luco Basins (North Italy). *Ichnos*, 18(2): 95–113.
- Besly, B.M., Collinson, J.D., 1991.** Volcanic and tectonic controls of lacustrine and alluvial sedimentation in the Stephanian coal-bearing sequence of the Malpàs-Sort Basin, Catalonian Pyrenees. *Sedimentology*, 38: 3–26.
- Branney, M.J., Kokelaar, P., 2002.** Pyroclastic density currents and the sedimentation of ignimbrites. *Geological Society Memoirs* 27. London, 192 p.
- Broutin, J., Gisbert, J., 1985.** Entorno paleoclimático y ambiental de la flora stephano-autuniense del Pirineo Catalán. *C.R. 10e Congrès Carbonifère*, Madrid 1983, 3: 53–66.
- Cassinis, G., Perotti, C., Ronchi, A., 2013.** Geological remarks on the Carboniferous-Permian continental succession of Southwestern Europe. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 60: 57–63.
- Cecil, C.B., 2003.** The concept of autocyclic and allocyclic controls on sedimentation and stratigraphy, emphasizing the climatic variable. In: Cecil, C.B., Edgar, N.T. (Eds.), *Climate Controls on Stratigraphy*. SEPM Special Publication 77, p. 13–20.
- Charbonnier, S., 2014.** Synthèse sur la flore des nodules du Lagerstätte de Montceau-les-Mines (Carbonifère supérieur, France). *Annales de Paléontologie*, 100: 103–117.
- Chumakov, N.M., Zharkov, M.A., 2002.** Climate during Permian-Triassic biosphere reorganizations, Article 1: Climate of the Early Permian. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 10(6): 586–602.
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., Fan, J.-X., 2013 (updated).** The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* 36, 199–204.
- DiMichele, W.A., 2014.** Wetland–dryland vegetational dynamics in Pennsylvanian ice age tropics. *International Journal of Plant Sciences*, 175(2): 123–164.
- DiMichele, W.A., Cecil, B., Montañez, I.P., Falcon-Lang, H.J., 2010.** Cyclic changes in Pennsylvanian paleoclimate and effects on floristic dynamics in tropical Pangea: *International Journal of Coal Geology*, 83: 329–344.
- DiMichele, W.A., Chaney, D.S., 2005.** Pennsylvanian-Permian fossil floras from the Cutler Group, Cañon del Cobre and Arroyo del Agua areas, in Northern New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 31: 26–33.
- DiMichele, W.A., Lucas, S.G., Looy, C.V., Kerp, H., Chaney, D.S., 2017.** Plant fossils from the Pennsylvanian-Permian transition in Western Pangea, Abo Pass, New Mexico. *Smithsonian contributions to paleobiology* 99. Washington, D.C., 40 p.
- DiMichele, W.A., Montañez, I.P., Poulsen, C.J., Tabor, N.J., 2009.** Climate and vegetational regime shifts in the late Paleozoic ice age Earth. *Geobiology*, 7: 200–226.

- DiMichele, W.A., Pfefferkorn, H.W., Gastaldo, R.A., 2001.** Response of Late Carboniferous and Early Permian plant communities to climate change. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 29: 461–487.
- DiMichele, W.A., Tabor, N.J., Chaney, D.S., Nelson, W.J., 2006.** From wetlands to wet spots: environmental tracking and the fate of Carboniferous elements in Early Permian tropical floras. In: Greb, S.F., DiMichele, W.A. (Eds.), *Wetlands Through Time*. Geological Society of America Special Paper 399, p. 223–248.
- Doubinger, J., Vetter, P., Langiaux, J., Galtier, J., Broutin, J., 1995.** La flore fossile du bassin houiller de Saint-étienne. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* 164. Paris, 356 p.
- Eros, J.M., Montañez, I.P., Osleger, D.A., Davydov, V.I., Nemyrovska, T.I., Poletaev, V.I., Zhykalyak, M.V., 2012.** Sequence stratigraphy and onlap history of the Donets Basin, Ukraine: insight into Carboniferous icehouse dynamics. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 313-314: 1–25.
- Falcon-Lang, H.J., Benton, M.J., Braddy, S.J., Davis, S.J., 2006.** The Pennsylvanian tropical biome reconstructed from the Joggins Formation of Nova Scotia, Canada. *Journal of the Geological Society of London*, 163: 561–576.
- Falcon-Lang, H.J., Jud, N.A., Nelson, W.J., DiMichele, W.A., Chaney, D.S., Lucas, S.G., 2011.** Pennsylvanian coniferopsid forests in sabkha facies reveal the nature of seasonal tropical biome. *Geology*, 39(4): 371–374.
- Fielding, C.R., Frank, T.D., Isbell, J.L., 2008.** The late Paleozoic ice age — a review of current understanding and synthesis of global climate patterns. In: Fielding, C.R., Frank, T.D., Isbell, J.L. (Eds.), *Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space*. Geological Society of America Special Paper 441, p. 343–354.
- Galé, C., 2005.** Evolución geoquímica, petrogenética y de condiciones geodinámicas de los magmatismos pérmicos en los sectores central y occidental del Pirineo. PhD thesis, Universidad de Zaragoza, Zaragoza, Spain, 457 p.
- Galtier, J., Broutin, J., 2008.** Floras from the red beds of the Permian Basin of Lodève (Southern France). *Journal of Iberian Geology*, 34(1): 57–72.
- Gand, G., 1988.** Les traces de vertébrés tétrapodes du Permien français. PhD thesis, Université de Bourgogne, Dijon, France. 341 p.
- Gand, G., Durand, M., 2006.** Tetrapod footprint ichno-associations from French Permian basins. Comparisons with other Euramerican ichnofaunas. In: Lucas, S.G., Cassinis, G., Schneider, J.W. (Eds.), *Non-Marine Permian Biostratigraphy and Biochronology*. Geological Society of London Special Publication 265, p. 157–177.
- Gand, G., Kerp, H., Parsons, C., Martínez-García, E., 1997.** Palaeoenvironmental and stratigraphic aspects of the animal traces and plant remains in Spanish Permian red beds (Peña Sagra, Cantabrian Mountains, Spain). *Géobios*, 30(2): 295–318.
- Gascón, F., Gisbert, J., 1987.** La evolución climática del Stephaniense, Pérmico y Buntsandstein del Pirineo catalán en base al estudio de paleosuelos. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 11: 97–114.
- Gile, L.H., Peterson, F.F., Grossman, R.B., 1966.** Morphological and genetic sequences of carbonate accumulation in desert soils. *Soil Science*, 101(5): 347–360.
- Gisbert, J., 1981.** Estudio geológico-petrológico del Estefaniense-Pérmico de la Sierra del Cadí (Pirineo de Lérida): Diagénesis y sedimentología. PhD thesis, Universidad de Zaragoza, Spain, 314 p.
- Gretter, N., Ronchi, A., López-Gómez, J., Arche, A., De la Horra, R., Barrenechea, J.F., Lago, M., 2015.** The Late Palaeozoic–Early Mesozoic from the Catalan Pyrenees (Spain): 60 Myr of environmental evolution in the frame of the western peri-Tethyan palaeogeography. *Earth-Science Reviews*, 150: 679–708.
- Hartevelt, J.J.A., 1970.** Geology of the upper Segre and Valira valleys, central Pyrenees, Andorra/Spain. *Leidse Geologische Mededelingen*, 45: 349–354.
- Hounslow, M.W., Balabanov, Y.P., 2016.** A geomagnetic polarity timescale for the Permian, calibrated to stage boundaries. In: Lucas, S.G., Shen, S.Z. (Eds.), *The Permian timescale*. Geological Society of London Special Publications 450, 43 p. (published online 8/12/2016).
- Isbell, J.L., Henry, L.C., Gulbranson, E.L., Limarino, C.O., Fraiser, M.L., Koch, Z.J., Ciccioli, P.L., Dineen, A.A., 2012.** Glacial paradoxes during the late Paleozoic ice age: evaluating the equilibrium line altitude as a control on glaciation. *Gondwana Research*, 22: 1–19.
- Kerp, H., Fichter, J., 1985.** Die Makroflora des saarpfälzischen Rotliegenden (? Ober-Karbon–Unter-Perm; SW-Deutschland). *Mainzer geowissenschaftliche Mitteilungen*, 14: 159–286.
- Kirschvink, J.L., 1980.** The least-squares line and plane and the analysis of palaeomagnetic data. *Geophysical Journal of the Royal Astronomical Society*, 62(3): 699–718.

- Krauss, M.J., 1999.** Paleosols in clastic sedimentary rocks: their geologic applications. *Earth-Science Reviews*, 47: 41–70.
- Lopez, M., Gand, G., Garric, J., Körner, F., Schneider, J., 2008.** The playa environments of the Lodève Permian basin (Languedoc-France). *Journal of Iberian Geology*, 34(1): 29–56.
- Lucas, S.G., 2007.** Tetrapod footprint biostratigraphy and biochronology. *Ichnos*, 14: 5–38.
- Mack, G.H., James, W.C., Monger, H.C., 1993.** Classification of paleosols. *Geological Society of America Bulletin*, 105: 129–136.
- Mack, G.H., Leeder, M., Perez-Arlucea, M., Bailey B.D.J., 2003.** Early Permian silt-bed fluvial sedimentation in the Orogrande basin of the Ancestral Rocky Mountains, New Mexico, USA. *Sedimentary Geology*, 160: 159–178.
- Marchetti, L., 2016.** New occurrences of tetrapod ichnotaxa from the Permian Orobic Basin (Northern Italy) and critical discussion of the age of the ichnoassociation. *Papers in Palaeontology*, 2(3): 363–386.
- Martí, J., 1983.** La formación volcánica estefaniense Erill Castell (Pirineo de Lérida). *Acta Geológica Hispánica*, 18(1): 27–33.
- Martí, J., 1996.** Genesis of crystal-rich volcanoclastic facies in the Permian red beds of the Central Pyrenees (NE Spain). *Sedimentary Geology*, 106: 1–19.
- Martí, J., Mitjavila, J., 1988.** El volcanismo tardihercínico del Pirineo Catalán, II: caracterización de la actividad explosiva. *Acta Geològica Hispànica*, 23(1): 21–31.
- Martín-Closas, C., Galtier, J., 2005.** Plant taphonomy and paleoecology of late Pennsylvanian intramontane wetlands in the Graissessac-Lodève basin (Languedoc, France). *Palaios*, 20: 249–265.
- Martín-Closas, C., Gomez, B., 2004.** Taphonomie des plantes et interprétations paléoécologiques. Une synthèse. *Géobios*, 37: 65–88.
- Martín-Closas, C., Martínez-Roig, D., 2007.** Plant taphonomy and palaeoecology of Stephanian limnic wetlands in the eastern Pyrenees (Catalonia, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 6: 437–449.
- Mey, P.H.W., Nagtegaal, P.J.C., Roberti, K.J., Hartevelt, J.J.A., 1968.** Lithostratigraphic subdivision of post-Hercynian deposits in the south-central Pyrenees, Spain. *Leidse Geologische Mededelingen*, 44: 221–228.
- Michel, L.A., Tabor, N.J., Montañez, I.P., 2016.** Paleosol diagenesis and its deep-time paleoenvironmental implications, Pennsylvanian-Permian Lodève Basin, France. *Journal of Sedimentary Research*, 86: 813–829.
- Michel, L.A., Tabor, N.J., Montañez, I.P., Schmitz, M.D., Davydov, V.I., 2015.** Chronostratigraphy and Paleoclimatology of the Lodève Basin, France: Evidence for a pan-tropical aridification event across the carboniferous-permian boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 430: 118–131.
- Montañez, I.P., McElwain, J.C., Poulsen, C.J., White, J.D., DiMichele, W.A., Wilson, J.P., Griggs, G., Hren, M.T., 2016.** Climate $p\text{CO}_2$ and terrestrial carbon cycle linkages during late Palaeozoic glacial-interglacial cycles. *Nature Geoscience*, 9: 824–831.
- Montañez, I.P., Poulsen, C.J., 2013.** The late Paleozoic ice age: An evolving paradigm. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41: 629–656.
- Montañez, I.P., Tabor, N.J., Niemeier, D., DiMichele, T.D., Frank, C.R., Fielding, J.L., Isbell, J.L., Birgenheier, L.P., Rygel, M.C., 2007.** CO₂-forced climate instability and linkages to tropical vegetation during Late Paleozoic deglaciation. *Science*, 315 : 87–91.
- Mujal, E., Fortuny, J., Bolet, A., Oms, O., López, J.Á., 2017.** An archosauromorph dominated ichnoassemblage in fluvial settings from the late Early Triassic of the Catalan Pyrenees (NE Iberian Peninsula). *PLoS ONE*, 12(4): e0174693.
- Mujal, E., Fortuny, J., Oms, O., Bolet, A., Galobart, À., Anadón, P., 2016a.** Palaeoenvironmental reconstruction and early Permian ichnoassemblage from the NE Iberian Peninsula (Pyrenean Basin). *Geological Magazine*, 153(4): 578–600.
- Mujal, E., Fortuny, J., Pérez-Cano, J., Dinarès-Turell, J., Ibáñez, J., Oms, O., Vila, I., Bolet, A., Anadón, P., in review.** Integrated multi-stratigraphic study of the Coll de Terrers late Permian–Early Triassic continental succession from the Catalan Pyrenees (NE Iberian Peninsula): a geologic reference record for equatorial Pangea. *Global and Planetary Change*.
- Mujal, E., Gretter, N., Ronchi, A., López-Gómez, J., Falconnet, J., Diez, J.B., De la Horra, R., Bolet, A., Oms, O., Arche, A., Barrenechea, J.F., Steyer, J.-S., Fortuny, J., 2016b.** Constraining the Permian/Triassic transition

- in continental environments: Stratigraphic and paleontological record from the Catalan Pyrenees (NE Iberian Peninsula). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 445: 18–37.
- Nagtegaal, P.J.C., 1969.** Sedimentology, paleoclimatology, and diagenesis of post-Hercynian continental deposits in the south-central Pyrenees, Spain. *Leidse Geologische Mededelingen*, 42: 143–238.
- Opluštil, S., Jirásek, J., Schmitz, M., Matýsek, D., 2017.** Biotic changes around the radioisotopically constrained Carboniferous–Permian boundary in the Boskovice Basin (Czech Republic). *Bulletin of Geosciences*, 92(1): 95–122.
- Opluštil, S., Šimůnek, Z., Zajíc, J., Mencl, V., 2013.** Climatic and biotic changes around the Carboniferous/Permian boundary recorded in the continental basins of the Czech Republic. *International Journal of Coal Geology*, 119: 114–151.
- Parés, J.M., 1988.** Estudio paleomagnético de las rocas tardihercinianas de la Cadena Costero Catalana: primeros resultados. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 12: 171–179.
- Pereira, M.F., Castro, A., Chichorro, M., Fernández, C., Díaz-Alvarado, J., Martí, J., Rodríguez, C., 2014.** Chronological link between deep-seated processes in magma chambers and eruptions: Permo–Carboniferous magmatism in the core of Pangaea (Southern Pyrenees). *Gondwana Research*, 25(1): 290–308.
- Peysers, C.E., Poulsen, C.J., 2008.** Controls on Permo–Carboniferous precipitation over tropical Pangaea: A GCM sensitivity study. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 268: 181–192.
- Phillips, T.L., Galtier, J., 2005.** Evolutionary and ecological perspectives of Late Paleozoic ferns part I. Zygoteridales. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 135: 165–203.
- Roberts, A.P., Cui, Y., Verosub, K.L., 1995.** Wasp-waisted hysteresis loops: Mineral magnetic characteristics and discrimination of components in mixed magnetic systems. *Journal Geophysical Research*, 100(B9): 17909–17924.
- Roscher, M., Schneider, J.W., 2006.** Permo–Carboniferous climate: Early Pennsylvanian to Late Permian climate development of central Europe in a regional and global context. In: Lucas, S.G., Cassinis, G., Schneider, J.W. (Eds.), *Non-Marine Permian Biostratigraphy and Biochronology*. Geological Society of London Special Publication 265, p. 95–136.
- Saura, E., Teixell, A., 2006.** Inversion of small basins: effects on structural variations at the leading edge of the Axial Zone antiformal stack (Southern Pyrenees, Spain). *Journal of Structural Geology*, 28(11): 1909–1920.
- Schneider, J.W., Körner, F., Roscher, M., Kroner, U., 2006.** Permian climate development in the northern peri-Tethys area - The Lodève basin, French Massif Central, compared in a European and global context. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 240(1-2): 161–183.
- Sheldon, N.D., Tabor, N.J., 2009.** Quantitative paleoenvironmental and paleoclimatic reconstruction using paleosols. *Earth Science Review*, 95: 1–52.
- Simon, S.S.T., Gibling, M.R., DiMichele, W.A., Chaney, D.S., Looy, C.V., Tabor, N.J., 2016.** An abandoned-channel fill with exquisitely preserved plants in redbeds of the Clear Fork Formation, Texas, USA: An early Permian water-dependent habitat on the arid plains of Pangea. *Journal of Sedimentary Research*, 86: 944–964.
- Soil Survey Staff, 2014.** Keys to Soil Taxonomy. United States Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service, 372 p.
- Speksnijder, A., 1985.** Anatomy of a strike-slip fault controlled sedimentary basin, Permian of the Southern Pyrenees, Spain. *Sedimentary Geology*, 44: 179–223.
- Tabor, N.J., DiMichele, W.A., Montañez, I.P., Chaney, D.S., 2013.** Late Paleozoic continental warming of a cold tropical basin and floristic change in western Pangea. *International Journal of Coal Geology*, 119: 177–186.
- Tabor, N.J., Montañez, I.P., 2002.** Shifts in late Paleozoic atmospheric circulation over western equatorial Pangean: Insights from pedogenic $d^{18}O$ compositions. *Geology*, 30(12): 1127–1130.
- Tabor, N.J., Montañez, I.P., 2004.** Morphology and distribution of fossil soils in the Permo–Pennsylvanian Wichita and Bowie Groups, north-central Texas, USA: implications for western equatorial Pangean palaeoclimate during icehouse–greenhouse transition. *Sedimentology*, 51: 851–884.
- Tabor, N.J., Montañez, I.P., Scotese, C.R., Poulsen, C.J., Mack, G.H., 2008.** Paleosol archives of environmental and climatic history in paleotropical Western Euramerica during the latest Pennsylvanian through Early Permian. *The Geological Society of America Special Paper*, 441: 291–304.
- Tabor, N.J., Myers, T.S., 2015.** Paleosols as indicators of paleoenvironment and paleoclimate. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 43: 333–361.

- Tabor, N.J., Poulsen, C.J., 2008.** Palaeoclimate across the Late Pennsylvanian–Early Permian tropical palaeolatitudes: a review of climate indicators, their distribution, and relation to palaeophysiographic climate factors. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 268: 293–310.
- Talens, J., Wagner, R.H., 1995.** Stratigraphic implications of late Carboniferous and early Permian megafloras in Lérida, south-central Pyrenees; comparison with the Cantabrian Mountains. *Coloquios de Paleontología*, 47: 177–192.
- Uhl, D., Jasper, A., 2016.** New data on the macroflora of the basal Rotliegend Group (Remigiusberg Formation; Gzhelian) in the Saar-Nahe Basin (SW-Germany). *Fossil imprint*, 72(3-4): 239–250.
- Van der Voo, R., 1993.** Paleomagnetism of the Atlantic, Tethys and Iapetus Oceans. Cambridge University Press. Cambridge, 411 p.
- Voigt, S., Haubold, H., 2015.** Permian tetrapod footprints from the Spanish Pyrenees. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 417: 112–120.
- Voigt, S., Lagnaoui, A., Hminna, A., Saber, H., Schneider, J.W., 2011.** Revisional notes on the Permian tetrapod ichnofauna from the Tiddas Basin, central Morocco. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 302: 474–483.
- Voigt, S., Lucas, S.G., 2016.** Outline of a Permian tetrapod footprint ichnostratigraphy. In: Lucas, S.G., Shen, S.Z. (Eds.), *The Permian timescale*. Geological Society of London Special Publications 450, 18 p. (published online 9/12/2016).
- Voigt, S., Lucas, S.G., Buchwitz, M., Celeskey, M., 2013.** *Robledopus macdonaldi*, a new kind of basal eureptile footprint from the Early Permian of New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 60: 445–459.
- Wagner, R.H., Álvarez-Vázquez, C., 2010.** The Carboniferous floras of the Iberian Peninsula: a synthesis with geological connotations. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162: 239–324.
- Zijderveld, J.D.A., 1967.** AC demagnetisation of rock: analysis of results. In: Collinson, D.W., Creer, K.M., Runcorn, S.K. (Eds.), *Methods in palaeomagnetism*. Elsevier, p. 254–286.