



UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Modelització paleoclimàtica del límit Eocè–Oligocè a Catalunya a partir de l'anàlisi CLAMP

Aixa Tosal Alcobé

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tdx.cat) i a través del Dipòsit Digital de la UB (diposit.ub.edu) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX ni al Dipòsit Digital de la UB. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX o al Dipòsit Digital de la UB (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tdx.cat) y a través del Repositorio Digital de la UB (diposit.ub.edu) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR o al Repositorio Digital de la UB. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR o al Repositorio Digital de la UB (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tdx.cat) service and by the UB Digital Repository (diposit.ub.edu) has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized nor its spreading and availability from a site foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository is not authorized (framing). Those rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

Modelització paleoclimàtica del límit Eocè–Oligocè a Catalunya a partir de l'anàlisi CLAMP



Aixa Tosal Alcobé

Directors: Carles Martín-Closas
Josep Sanjuan Girbau

Universitat de Barcelona
Facultat de Ciències de la Terra
Departament de Dinàmica de la Terra i de l'Oceà
Programa de doctorat en Ciències de la Terra (2019)



UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Modelització paleoclimàtica del límit Eocè– Oligocè a Catalunya a partir de l’anàlisi CLAMP

Aixa Tosal Alcobé

Directors: Dr. Carles Martín-Closas

Dr. Josep Sanjuan Girbau

2019





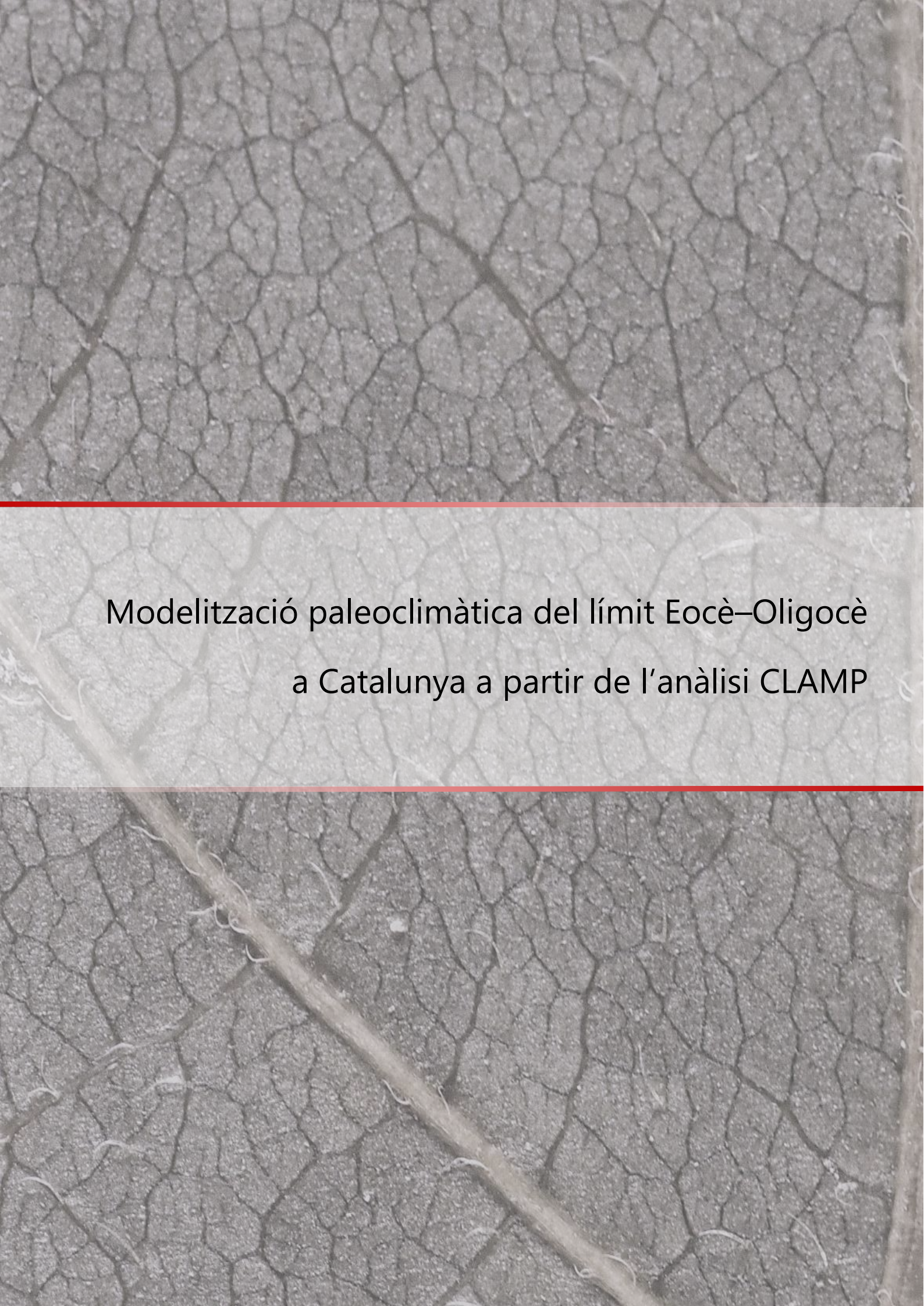
Al meu pare i a la meva tieta Dolors

Com va escriure Antoine de Saint Exupéry: "Si vols construir un vaixell i posar-te a navegar, no portis els teus homes a tallar llenya, ni els hi donis lliçons de navegació. Simplement inculca'ls la passió pel mar."

Fragment extret del llibre *L'illa dels 5 fars* escrit per Ferran Ramon Cortés

PORTADA: A dalt, reconstrucció de *Rhus asymmetrica* (Tosal *et al.*, 2019). A baix, paisatge actual de la sabana (Yuri Camp, Namíbia). Fotografia realitzada per Fidel Carrión.

CONTRAPORTADA: Patró de nervadura de *Rhus aromatica* considerada el parent viu més pròxim de *Rhus asymmetrica* (Tosal *et al.*, 2019).



Modelització paleoclimàtica del límit Eocè–Oligocè
a Catalunya a partir de l'anàlisi CLAMP

Agraïments

Quan escrius les línies d'agraïments te'n adones de la mà de persones i institucions que han estat implicades en aquests tres anys de tesi. Alhora prens consciència de que hom ha estat imprescindible i ha format part d'un engranatge molt delicat però perfectament equilibrat. Després d'aquesta reflexió personal, voldria que les primeres línies dels agraïments fossin per les institucions que han finançat la tesi. A la Generalitat de Catalunya amb l'ajut per la contractació de personal investigador (FI-DGR 2016). Al Ministerio de Economía y Competitividad (MINECO) amb el projecte BIOGEOEVENTS (CGL2015-69805-P) pel finançament de la feina de camp, de les estades a altres institucions i dels congressos. Així mateix, m'agradaria agrair a la Fundació Agustí Pedro i Pons per l'ajut concedit per l'estada a Paris durant els mesos octubre-novembre del 2017. A la Facultat de Ciències de la Terra de la Universitat de Barcelona i l'AGAUR (projecte 2017-SGR-824) per l'ajuda a l'assistència de congressos.

Una menció molt especial als meus directors Dr. Carles Martín Closas i Dr. Josep Sanjuan Girbau per transmetre'm la passió per la ciència i per ensenyar-me totes les possibilitats que brinda la paleobotànica. Però sobretot, gràcies per creure sempre en mi i ajudar-me en els moments més difícils en no perdre les ganes de continuar investigant.

Un altre col·lectiu que ha estat imprescindible, han sigut les institucions d'altres universitats o centres de recerca estrangers que m'han format o m'han deixat consultar el material. En aquest cas, voldria mostrar la meva gratitud a la *Université Claude Bernard Lyon 1* i concretament al Dr. Bernard Gomez per la seva dedicació en el meu aprenentatge. També volia mencionar a la Dra. Mélanie Thiébaud de l'herbari d'aquesta universitat per ajudar-me amb les col·leccions i en obtenir les fotos del material. A l'equip científic del *Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris* per acollir-me i fer-me sentir com a casa. En especial a la Mélanie Tanrattana per mostrar-me el funcionament del programari emprat per la modelització paleoclimàtica i al Dr. Dario de Franceschi per permetrem consultar la col·lecció històrica de Saporta. Alhora, també voldria fer menció a la *Université Pierre et Marie Curie* de Paris concretament a la Dra. Denise Pons i el Dr. Jean Broutin per convidar-me a estudiar el material paleobotànic dipositat en aquesta universitat. Una menció molt especial a la Dra. Denise Pons per oferir-me casa seva i ensenyar-me els racons més amagats de Paris. Seguint territori francès, volia agrair al Dr. Bruno Milhau de la *Université Catholique de Lille* per cedir-me part del material

corresponent a les fulles de l'Oligocè de Cervera de la col·lecció del Professor Depape i al Dr. Borja Cascales del *Centre national de la recherche scientifique* Lille per ajudar-me durant l'estada en aquesta ciutat i mostrar interès vers la tesi. També volia mostrar la meua gratitud a la Dra. Caroline Loup de l'herbari de la *Université de Montpellier* per obrir-me les portes a un dels herbaris més antics d'Europa i poder estudiar les fulles de les espècies actuals del gènere *Rhus*. Al Dr. Martin Gross del *Johanneum Landesmuseum* de Graz per deixar-me consultar les col·leccions paleobotàniques del museu, especialment la col·lecció Unger. A la Dra. Boglarka Erdei del Museu d'Història Natural d'Hongria per facilitar-me la consulta del material paleobotànic que conserva aquesta institució.

Al Dr. Vicent Vicedo i a la Dra. Raquel Robles Salcedo del Museu de Ciències Naturals de Barcelona per donar totes les facilitats pel dipòsit del material i per l'interès mostrat pel desenvolupament de la tesi. A la Maribel Espejo del Museu d'Interpretació d'Art Rupestre de les Muntanyes de Prades i al Joan Cartanyà del Centre d'Història Natural de la Conca de Barberà per oferir-me totes les facilitats per a estudiar la col·lecció de paleobotànica de Sarral. A la família Carulla, propietaris de la Pedrera Carulla de les proximitats de Cervera per posar-me totes les facilitats i deixar-me fer el mostratge de macrorestes.

Passant pel terreny personal, primerament vull agrair als professors del departament Xavi Delclòs, Carles Ferràndez, Raquel Villalonga, Rosa Domènech, Jordi Martinell i Zain Belaústegui per la passió que em va transmetre quan era alumna. Al Dr. Alejandro Gallardo, tècnic del laboratori del departament, perquè sempre ha estat disposat a donar un cop de mà en el que fes falta. Als companys i amics de despatx l'Alba Vicente, l'Alba Sánchez, en Jordi Pérez, en Sergio Álvarez per escoltar-me, donar-me consells i fer que el dia a dia tan particular com és el nostre, sigui més lleuger.

Als alumnes de Grau de Geologia per recordar-me l'afortunada que he estat per poder-me dedicar a temps complet a la investigació. En especial al Quim Pàmies, Oriol Vilanova, Josep Llorenç i Ivan Matillas per ajudar-me amb l'ordenació de les col·leccions paleobotàniques del Museu de Montblanc i fer que els dies calorosos siguin més suportables. Als alumnes del màster de Paleobiologia i Registre Fòssil, n'Oscar Verduzco i la Sophie Coward per ensenyar-me altres perspectives tan des del punt de vista de la recerca com el personal.

Voldria destacar l'ajuda del professor de secundària, Josep Rodríguez, per les traduccions dels textos en llatí i a la professora de l'institut Dolors Rosich qui em va mostrar per primera vegada la Geologia, me la va fer estimar i sempre m'ha donat suport

A les amigues Nàlia Solé, Belén Torres, Alba Carrión, Teresa Valls, Anna López, Ester Ruíz, Maria Font, Mariona Camps i Chadia Mizab. També al Pepe, la Pepa i la família Goenaga. Tots vosaltres heu fet pinya en els moments difícils ja sigui prenent un cafè o agafant el primer vol que trobàvem per escapar i deixar els problemes a la ciutat comtal. A les amigues del gimnàs, les *woman fighters*. Per fer-me oblidar durant un temps de la feina i mostrar-me que una ha de lluitar si vol aconseguir quelcom.

No vull acabar però sense fer menció a la família qui ha estat el veritable pal de paller de la tesi. No tinc prou paraules d'agraïment per vosaltres però en definitiva per la vostra estima i suport constant. Sobretot voliar fer menció a la tieta, la Dolors Tosal, per transmetrem les ganes de lluitar i no rendir-me mai. Per suposat al meu pare, l'engranatge principal de la tesi, per disfrutar al meu costat i per acompanyar-me sempre a tot arreu disposat a el que faci falta. Per aquesta i moltes batalles més.

Moltes gràcies a tots vosaltres per fer-ho possible,

Índex

Resum	Pàg. 13
1. Introducció	Pàg. 17
1.1. Antecedents i presentació de la tesi	Pàg. 19
1.2. Hipòtesi de partida i objectius	Pàg. 23
1.3. Situació geològica i estratigràfica	Pàg. 25
2. Metodologia	Pàg. 33
2.1. Treball de camp.	Pàg. 33
2.2. Treball de laboratori	Pàg. 34
2.3. Treball de gabinet	Pàg. 35
3. Resultats.	Pàg. 41
3.1. Sistemàtica paleobotànica	Pàg. 43
3.2. Sedimentologia.	Pàg. 140
3.3. Tafonomia	Pàg. 157
3.4. Anàlisi paleoclimàtica del trànsit Eocè-Oligocè de la Conca de l'Ebre mitjançant CLAMP (<i>Climate Leaf Analysis Multivariate Program</i>)	Pàg. 170
4. Discussió	Pàg. 183
4.1. Morfologia i taxonomia	Pàg. 185
4.2. Reconstrucció paleoambiental	Pàg. 186
4.3. Paleoclimatologia del trànsit Eocè-Oligocè a la Conca de l'Ebre basada en CLAMP i la seva contextualització al sud d'Europa	Pàg. 189
5. Conclusions	Pàg. 193
6. Bibliografia	Pàg. 199
ABRIDGED ENGLISH VERSION	Pàg. 215
ANNEXOS	Pàg. 295
Glossari	
Publicacions de la tesi	

Resum

Aquesta tesi té com a objectiu modelitzar el paleoclima del trànsit Eocè–Oligocè de la Conca de l'Ebre i conèixer com aquest canvi afectà a la flora local. Aquesta caracterització paleoclimàtica s'ha obtingut a partir de l'estudi de les fulles de dicotiledònies de les localitats de Sarral (Priabonià terminal) i Cervera (Rupelià inferior) mitjançant CLAMP (*Climate Leaf Analysis Multivariate Program*). Per altra banda, per tal de poder caracteritzar els canvis florístics entre ambdues localitats, s'ha estudiat la seva taxonomia, tafonomia i paleoecologia així com la sedimentologia dels dipòsits que inclouen les associacions fòssils.

S'han descrit setanta-cinc espècies de magnoliòpsides una de les quals, *Rhus asymmetrica*, és nova. La descripció s'ha basat en criteris moderns prenent en consideració caràcters com la nervadura terciària i detalls del marge foliar, fet que ha permès definir el polimorfisme intraespecífic d'algunes espècies. Tot i així en el futur caldrà revisar la taxonomia d'aquestes espècies comparant-les amb espècies similars d'altres localitats europees contemporànies i amb les fulles d'espècies actuals afins.

Des del punt de vista paleoambiental les flores de les dues localitats estudiades s'estructuraven en biomes similars encara que de composició força diferent. Aquestes diferències han permès caracteritzar els canvis en la distribució de la vegetació, que van tenir lloc entre el Priabonià i el Rupelià a la Conca de l'Ebre. L'exemple més evident fa referència a la vegetació que ocupava la zona adjacent a la comunitat del bosc de ribera amb un accés indirecte de les seves restes als rius i al llac. En el Priabonià de Sarral aquest bioma estava dominat per *Tetraclinis*, formant una bosquina oberta de cupressàcies. En canvi, al Rupelià de Cervera les plantes que creixien darrera del bosc de ribera eren principalment *Daphnogene*, *Laurophyllum*, *Myrica faya* i *M. oligocenica* i formaven petites laurisilves.

Un altre bioma que mostra diferències notables entre les dues localitats estudiades fa referència a la part més allunyada dels llacs que estaria caracteritzada per una vegetació de tipus sabana. Aquest bioma mostrà una biodiversitat relativament baixa durant el Priabonià de Sarral, on estaria dominat per vuit espècies de fabals, *Zizyphus zizyphoides* i *Pinus*. Pel contrari, la comunitat equivalent en el Rupelià de Cervera estaria dominada per catorze espècies de fabals i set espècies d'altres grups taxonòmics tals com *Rhamnus aizoon*, *Rhus asymmetrica* i espècies afins com *Toxicodendron*.

L'anàlisi CLAMP de les flors estudiades a la Conca de l'Ebre mostra una tendència climàtica cap a un refredament i un augment de l'estacionalitat entre l'Eocè superior i l'Oligocè inferior, que concorda amb la tendència global observada a l'hemisferi nord. Tanmateix, també assenyala que la pluviometria era més elevada a l'Oligocè de Cervera que al Priabonià de Sarral, fet que seria l'oposat de la tendència generalment acceptada vers un augment de l'aridesa al sud d'Europa durant aquest període. Aquests resultats reflectirien un canvi climàtic més complex del què s'havia documentat fins ara. L'anàlisi de fàcies aporta dades clau per interpretar els resultats de la modelització mitjançant CLAMP. En aquest sentit, la flora de Sarral es trobaria en els períodes secs d'una seqüència de somització lacustre interpretada com a moments de màxima precessió. Per altra banda, la flora rupeliana de Cervera reflectiria els estadis humits dels cicles sedimentaris de somització lacustre, que correspondrien als cicles orbitals de precessió mínima. Aquestes condicions climàtiques específiques de cada localitat permeten comprendre els canvis en la composició i la distribució de la vegetació detectats per l'estudi paleoecològic. Per exemple, la temperatura elevada i la pluviometria baixa del Priabonià de Sarral haurien afavorit les plantes adaptades a bosquines obertes i de tipus sabana dominades per les fabals o *Tetraclinis*. Alhora, aquelles espècies amb un requeriment hídric més elevat, com les lauràcies, s'haurien vist obligades a créixer en zones relativament més humides, concretament al bosc de ribera. En canvi, les condicions ambientals amb una temperatura més moderada i una pluviometria més alta en el Rupelià de Cervera haurien permès el desenvolupament de moltes altres famílies de plantes al costat de les fabals, especialment les anacardiàcies. L'increment de la pluviometria a l'Oligocè de Cervera hauria beneficiat que els llozers s'expandissin fora del bosc de ribera formant petites comunitats de laurisilva.

La combinació dels estudis sedimentològics, tafonòmics, paleoecològics i paleoclimàtics ha permès comprendre les interaccions entre el clima i la vegetació durant el trànsit Eocè–Oligocè a la Conca de l'Ebre. La sobreimposició de cicles climàtics d'ordre menor (cicles orbitals de precessió) en els cicles d'ordre major (cicles d'excentricitat) produiria un canvi climàtic no lineal. Els paràmetres pluviomètrics fluctuants van condicionar enormement l'evolució de les comunitats vegetals i probablement es trobarien en l'origen d'una vegetació resistent a aquestes variacions, com és la flora Mediterrània.

Paraules clau: Cenozoic, lacustre, vegetació, adaptacions foliars, paleoecologia, canvi climàtic, canvis orbitals



1. INTRODUCCIÓ

1. Introducció

1.1. Antecedents i presentació de la tesi

El trànsit Eocè–Oligocè representa un dels canvis climàtics globals més significatius del Cenozoic (Zachos *et al.*, 2001). Els estudis paleoclimàtics basats en la fisionomia de les fulles i en el mètode del parent viu més proper indiquen que el canvi climàtic del trànsit Eocè–Oligocè condicionà la vegetació europea de manera diferencial en cada regió palaeogeogràfica (Hren *et al.*, 2013; Sheldon, 2009). A Europa Central (Alemanya, Àustria, Txèquia i Hongria) aquest canvi climàtic es va caracteritzar per l'expansió de la vegetació caducifòlia amb el domini de gèneres com *Quercus*, *Betula* o *Alnus*, millor adaptats a un clima més estacional i fred (Mosbrugger *et al.*, 2005). En canvi, la vegetació contemporània del sud d'Europa (península ibèrica, sud de França, penínsules itàlica i balcànica) es caracteritzà pel domini d'elements subtropicals tals com els llorers (gènere *Daphnogene*) i el ginjoler (gènere *Zizyphus*) entre d'altres (Mai, 1989, 1995; Knobloch *et al.*, 1994; Kvaček, 2010). Precisament, la zona del sud d'Europa s'ha considerat com un refugi de la flora subtropical durant el trànsit l'Eocè–Oligocè i aquesta vegetació amb caràcters esclerofil·les semblaria estar relacionada amb l'origen de la flora mediterrània actual (Mai, 1995; Kovar-Eder, 1996, 2003). A la península ibèrica, la caracterització d'aquest canvi climàtic a partir de les restes fòssils de plantes és poc coneguda i està limitada als estudis clàssics de Fernández-Marrón (1973b) Cavagnetto i Anadón (1996) i Sanz de Siria (1996b) referits a dues localitats paleobotàniques catalanes de la Conca de l'Ebre, Sarral i Cervera, i també amb l'estudi modern basat en el mètode de *Correspondence Approach* fet per Barrón *et al.* (2010) i referit al conjunt de la península ibèrica.

Els estudis paleobotànics de les localitats de Sarral i Cervera es poden dividir en dues etapes històriques. La primera etapa correspon als estudis pioners desenvolupats entre 1900–1970. A principis del segle XX, Fliche (1906) i posteriorment Bataller i Depape (1931), entre d'altres treballs dels mateixos autors, identificaren les primeres restes fòssils vegetals d'aquesta àrea. A mitjans del segle XX, Martí Madern, un professor d'ensenyament secundari de Cervera, va fer una intensa tasca de recollida i determinació preliminar dels fòssils de fulles de les proximitats de Cervera ajudat per diversos especialistes francesos. Part d'aquests fòssils van ser descrits formalment per Depape i Brice (1965) i Broutin (1970).

La segona etapa es caracteritza pels estudis taxonòmics més aprofundits i per l'elaboració de les primeres reconstruccions paleoambientals i paleoclimàtiques entre els anys 1971 i 2000. Així, Fernández-Marrón (1971a), va presentar la seva tesi doctoral sobre la flora fòssil de les localitats espanyoles que en aquell moment es consideraven oligocenes, incloent Cervera, Tàrraga i Sarral. El seu estudi fou principalment taxonòmic, ampliant significativament el nombre d'espècies descrites prèviament en aquestes localitats. A més, aquesta autora, proposà la primera interpretació paleoclimàtica de la flora de Sarral basant-se en el mètode del parent viu més proper. Posteriorment, Fernández-Marrón (1973b) concloué que durant el Priabonià el paleoclima d'aquesta regió era subtropical àrid. Pel què fa a la flora de Cervera, Sanz de Siria (1992 i 1996a) va descriure detalladament les restes vegetals de la col·lecció Martí Madern dipositades al Museu de Ciències Natural de Barcelona i del fons paleobotànic del Museu Comarcal de Cervera (Sanz de Siria, 1996b), fet que li permeté proposar les primeres reconstruccions paleoambientals i aportar dades paleoclimàtiques. Finalment, Hably i Fernández-Marrón (1998) compararen les flors de la Conca de l'Ebre amb les d'Hongria, mostrant que les primeres presentaven unes característiques xeromòrfiques destacades.

Des del punt de vista de la palinologia cal destacar l'estudi de Cavagnetto i Anadón (1996) sobre l'interval Bartonian–Oligocè dut a terme al sector oriental de la Conca de l'Ebre, en el qual documentaren per primer cop un elevat nombre de taxons herbacis i arboris desconeguts prèviament. Els resultats d'aquest estudi mostraven un clima subtropical amb una tendència climàtica cap al refredament i sobretot cap a una intensa aridificació entre l'Eocè mitjà i l'Oligocè. Aquestes conclusions conformaren el paradigma de partida d'aquesta tesi.

Les flors fòssils de Sarral i Cervera presenten una gran similitud, amb nombrosos gèneres en comú tal i com va documentar Fernández-Marrón (1971a). Aquesta similitud taxonòmica entre localitats va portar a pensar durant un cert temps que les dues flors eren contemporànies i d'edat oligocena. Tanmateix, estudis biostratigràfics i magnetostatigràfics realitzats posteriorment al marge oriental de la Conca de l'Ebre van concloure que les dues flors pertanyien a edats diferents i comprenien en conjunt el trànsit Eocè–Oligocè (Feist *et al.*, 1994; Barberà *et al.*, 2001; Costa *et al.*, 2010; Sanjuan *et al.*, 2014; Sanjuan i Martín-Closas, 2016). Aquests resultats van esperonar un nou interès per les flors de Sarral i Cervera com a indicadores paleoclimàtiques d'aquest interval, però al mateix temps plantejaven el repte de

comprendre les raons subjacents a la gran similitud entre ambdues flores en el context del canvi climàtic del trànsit Eocè–Oligocè.

Aquesta tesi doctoral pretén modelitzar el canvi climàtic del trànsit Eocè–Oligocè a la Conca de l'Ebre mitjançant l'anàlisi CLAMP (*Climate Leaf Analysis Multivariate Program*) de les flores fòssils de Sarral i Cervera, i comprendre com aquest canvi va modular la vegetació local durant aquesta important crisi climàtica global. La major part dels resultats obtinguts en aquesta tesi es presenten en format de compendi d'articles que s'adjunten a l'annex. No obstant, les descripcions detallades de les espècies (morfotipus) utilitzades per a dur a terme l'anàlisi CLAMP restaven inèdites i es presenten per primera vegada en aquest volum. L'organització de la memòria de la tesi segueix les directius establertes per la normativa de doctorat de la Universitat de Barcelona en que els diferents capítols permeten enllaçar els resultats obtinguts i publicats. En total s'han publicat tres articles en revistes científiques internacionals indexades al JCR (*Journal Citation Reports*), mentre que un quart article es troba en procés de revisió.

Article 1. Taxonomia

Tosal, A., Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2019. Foliar adaptations of *Rhus asymmetrica* sp. nov. from the Oligocene of Cervera (Catalonia, Spain). Palaeoclimatic implications. Review of Paleobotany and Palynology. 261, 67–80. Factor d'impacte (2017): IF 1,6. Llista: *Paleontology*. Quartil: 1. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.11.011>

La determinació de les espècies de plantes fòssils del Priabonià de Sarral i del Rupelià de Cervera és una base imprescindible pel desenvolupament d'estudis tafonòmics, paleoecològics i paleoclimàtics. Malgrat que aquestes flores fòssils han estat objecte de diverses monografies (Fernández Marrón 1971a, Sanz de Siria 1992, 1996a), la seva taxonomia requereix una revisió i actualització urgent a partir de criteris descriptius i analítics moderns. Tenint en compte el temps disponible per finalitzar la tesi (3 anys) i que la revisió taxonòmica no era imprescindible per a assolir els objectius paleoclimàtics a partir del programa informàtic CLAMP, s'ha optat per caracteritzar les diferents espècies de fulles només a partir de la descripció de la seva morfologia i del patró de nervadura, deixant el seu estudi taxonòmic per a ulteriors treballs. No obstant això, s'ha escollit el gènere *Rhus*, característic de la localitat de Cervera, com a exemple de la revisió taxonòmica que caldria fer en les

associacions de fulles fòssils estudiades. Aquest gènere està representat a Cervera per un gran nombre de folíols. Establir la seva correcta afinitat taxonòmica representava un repte perquè havia estat objecte de controvèrsia entre els autors que l'havien estudiat, sobretot degut al seu elevat polimorfisme. L'estudi detallat de l'arquitectura foliar d'aquesta espècie, va requerir la seva comparació amb els holotipus de diverses espècies properes descrites en altres localitats d'Europa i conservats en diversos museus d'Europa que va conduir finalment a definir una nova espècie, *Rhus asymmetrica* Tosal et al., 2019. Els resultats també van mostrar la necessitat d'esmenar la diagnosi original incompleta d'una de les espècies properes, a la que s'havia assignat anteriorment el material de Cervera, *R. pyrhae* Unger 1847. La comparació de l'espècie fòssil de Cervera amb les fulles de les espècies actuals de *Rhus* ha permès assenyalar quin seria el parent viu més pròxim i realitzar/proposar inferències paleoclimàtiques.

Per la resta d'espècies de dicotiledònies estudiades, es presenta una descripció detallada i es proposa una atribució taxonòmica provisional. L'objectiu d'aquesta descripció és definir els morfotipus incloent els caràcters fisionòmics foliars necessaris per a dur a terme l'anàlisi CLAMP.

Articles 2 i 3. Sedimentologia, tafonomia i paleoecologia

Tosal, A., Sanjuan, J., Cartanyà, J., Martín-Closas, C., 2018. Taphonomy and palaeoecology of the uppermost Eocene flora from Sarral (eastern Ebro Basin): Palaeoclimatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 497, 66–81. Factor d'impacte (2018): IF 2,6. Llista: *Paleontology*. Quartil: 1. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.02.006>

Tosal, A., Martín-Closas, C., 2016. Taphonomy and palaeoecology of the Oligocene flora from Cervera (Catalonia, Spain) and their implication in palaeoclimatic reconstruction. *Review of Paleobotany and Palynology*. 233, 93–103. Factor d'impacte (2016): IF 1,7. Llista: *Paleontology*. Quartil: 1. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2016.06.008>

Aquests dos articles plantegen hipòtesis paleoambientals sobre la distribució de les comunitats vegetals i la seva composició, basades en anàlisis sedimentològiques i tafonòmiques. L'anàlisi de fàcies dels dipòsits lacustres d'on s'han extret les restes vegetals han permès conèixer el marc deposicional en el que es van sedimentar i fossilitzar. Per altra banda, els estudis biostratinòmics de les restes vegetals fòssils de les dues localitats, han

permès inferir el grau d'autoctonia o al·loctonia dels fòssils dins el dipòsit sedimentari, el tipus de transport que han sofert i conèixer per tant els biaixos tafonòmics de les col·leccions estudiades. La combinació dels estudis sedimentològics i tafonòmics ha permès plantejar hipòtesis paleoambientals sobre la distribució de les espècies de cada localitat. Finalment, la comparació entre les dues localitats mostra els canvis en la distribució de les espècies i dels cinturons de vegetació durant el trànsit Eocè–Oligocè (Tosal i Martín-Closas, 2016; Tosal *et al.*, 2018).

Article 4. Paleoclimatologia

Tosal, A., Valero, L., Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2019. Influence of short-and long-term climatic cycles on the floristic change across the Eocene–Oligocene boundary in the Ebro Basin (Catalonia, Spain). *Comptes Rendus Palevol. Factor d'impacte (2018):IF 1,8. Llista: Paleontology. Quartil: 1. En revisió.*

Aquest darrer treball presenta una modelització paleoclimàtica del trànsit Eocè–Oligocè a la Conca de l'Ebre a partir de les associacions de fulles fòssils de Sarral i Cervera analitzades mitjançant el programa informàtic CLAMP (*Climate Leaf Analysis Multivariate Program*). CLAMP permet obtenir un cert nombre de paràmetres climàtics relacionats principalment amb la pluviometria, estacionalitat i la temperatura a partir dels caràcters fisionòmics de les fulles. Per tal d'interpretar els resultats paleoclimàtics obtinguts en les localitats estudiades ha estat imprescindible integrar les dades sedimentològiques obtingudes prèviament per Tosal i Martín-Closas (2016) i Tosal *et al.* (2018). La combinació de resultats climàtics i paleoambientals ha permès formular noves hipòtesis sobre els canvis florístics associats al trànsit Eocè–Oligocè.

1.2. Hipòtesi de partida i objectius

La hipòtesi inicial de la tesi es basava en els resultats preliminars d'autors anteriors sobre la flora de la Conca de l'Ebre (Fernández-Marrón, 1973b; Cavagnetto i Anadón, 1996; Sanz de Súa, 1996b) així com en el marc paleoclimàtic del límit Eocè–Oligocè conegut a Europa Central, on s'han realitzat més estudis sobre aquest tema (per exemple Roth-Nebelsick *et al.*,

2004 o Hren *et al.*, 2013). Aquesta hipòtesi inicial plantejava que a la Conca de l'Ebre es produí un augment de l'aridesa com a conseqüència d'una disminució de la humitat relativa, un descens de la precipitació mitjana anual i una estacionalitat més accentuada durant el trànsit Priabonià superior–Rupelià. Alhora, aquestes variacions paleoclimàtiques estarien modulades per canvis paleogeogràfics associats a la configuració de la Conca de l'Ebre com a conca endorreica, aïllada pels primers relleus dels Pirineus al nord, la Cadena Ibèrica al sud i la Cadena Prelitoral Catalana a l'est. Des del punt de vista florístic, aquesta tendència a l'aridesa hauria propiciat variacions en la composició d'alguns biomes i el desenvolupament d'una flora escleròfil·la. A partir dels resultats obtinguts a la tesi, aquesta hipòtesi inicial s'ha hagut de reformular, atès que el canvi climàtic no va ser tan lineal com es creia.

Objectiu principal de la tesi: Caracteritzar les variables climàtiques del trànsit Priabonià superior–Rupelià de la Conca de l'Ebre mitjançant el programa informàtic CLAMP (*Climate Leaf Analysis Multivariate Program*) i comparar aquests valors amb els resultats obtinguts a partir del mateix mètode i altres mètodes com el CA (*Coexistence Approach*) a altres conques d'Europa Central. Per tal d'obtenir resultats fiables a partir de CLAMP és imprescindible conèixer amb exactitud el nombre d'espècies que conformen cada associació de fulles fòssils estudiada (Sarral i Cervera). Alhora, per saber com aquest canvi climàtic va afectar a la vegetació és necessari conèixer la distribució de les espècies en el seu paleoambient. A partir d'aquest objectiu principal s'en deriven dos de secundaris:

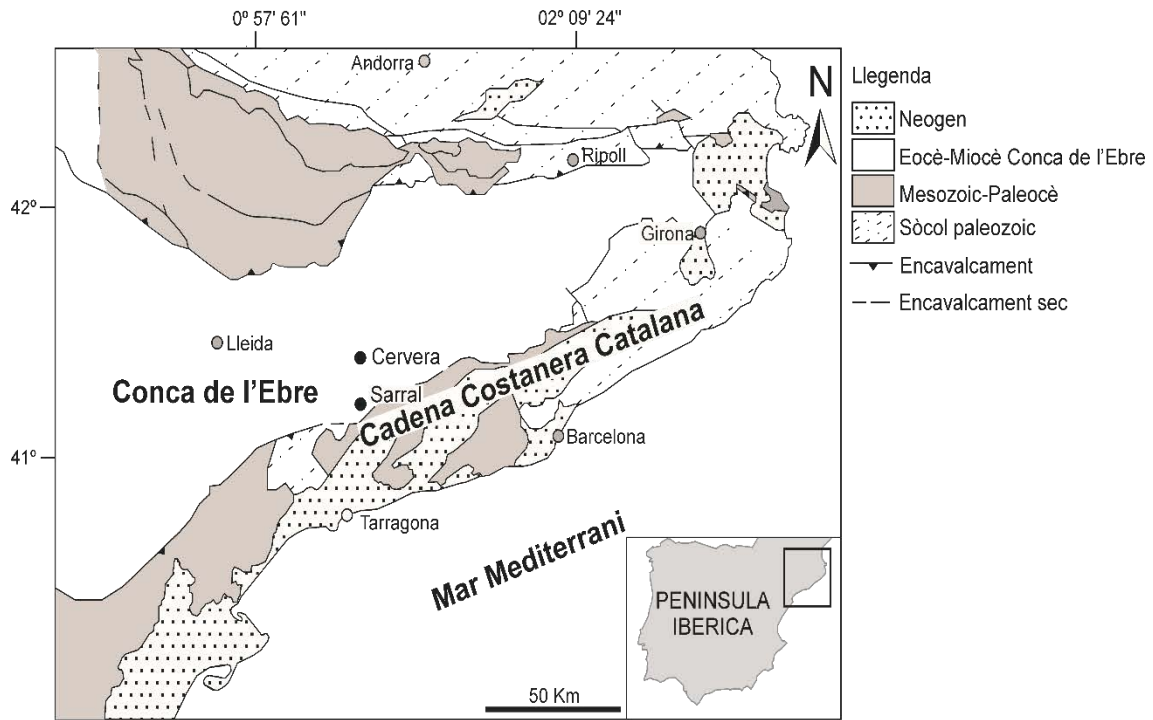
Objectiu secundari taxonòmic: Caracteritzar les espècies de dicotiledònies de la flora priaboniana de Sarral i la flora rupeliana de Cervera així com el seu polimorfisme intraespecífic. Primerament, la determinació de les macrorestes es va basar en els treballs de Fernández-Marrón (1971a,b) i Sanz de Siria (1992 i 1996a). Posteriorment es va veure la necessitat d'aprofundir en la descripció i revisar la taxonomia d'algunes espècies, sobretot d'aquelles que havien estat motiu de controvèrsia, estudiant els holotípus i paratípus d'espècies properes, conservats en diferents museus d'Europa.

Objectiu secundari paleoambiental: Establir la distribució ambiental de les espècies que conformaven la flora del Priabonià de Sarral i del Rupelià de Cervera per tal d'identificar els canvis de la vegetació entre aquestes dues localitats paleobotàniques. Les hipòtesis paleoambientals es basen en els estudis sedimentològics i tafonòmics combinats. L'anàlisi de fàcies de detall ha permès caracteritzar el context deposicional en el que es varen formar els nivells rics en fulles estudiats. Els estudis tafonòmics s'han centrat principalment en els

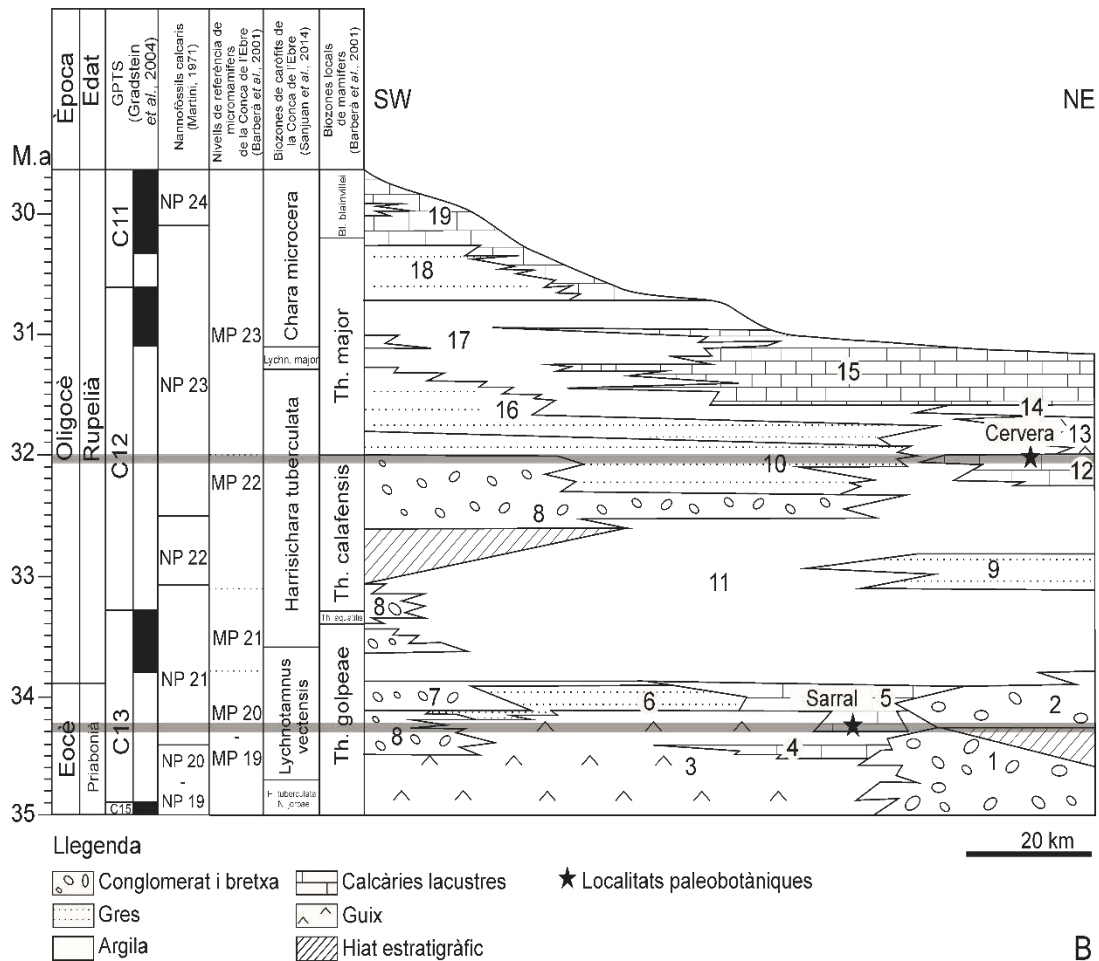
processos biostratinòmics (processos de transport i sedimentació) de l'associació florística de cada jaciment per determinar el seu grau d'autoctonia.

1.3. Situació geològica i estratigràfica

La Conca de l'Ebre és la conca d'avantpaís sud dels Pirineus (Fig. 1.1A). Aquesta conca es va formar com a conseqüència de la rotació i posterior subducció de la placa ibèrica per dessota la placa europea produint l'aixecament dels Pirineus, la Cadena Costanera Catalana i la Cadena Ibèrica (Puigdefàbregas *et al.*, 1992). Aquestes cadenes muntanyoses limiten la Conca de l'Ebre pel nord, l'est i el sud respectivament. No obstant això, la Conca de l'Ebre va mantenir la connexió marina amb l'oceà Atlàntic fins a finals de l'Eocè (Costa *et al.*, 2010). A l'Eocè superior, concretament al cron C16n, fa 36 Ma, es va produir l'aïllament d'aquesta conca amb l'oceà esdevenint una conca endorreica (Costa *et al.*, 2010). En el sector oriental de la Conca de l'Ebre, des de finals del Priabonià fins al Miocè es van desenvolupar grans sistemes al·luvials adjacents als Pirineus i a la Cadena Costanera Catalana que, cap al centre de la conca passaven a sistemes lacustres (Colombo i Vergès, 1992; Nichols, 2004). Durant aquest lapse de temps es van formar fins a cinc sistemes lacustres (Anadón *et al.*, 1989), la màxima extensió dels quals estava relacionada amb els punts màxims dels cicles orbitals d'excentricitat (Valero *et al.*, 2014). El segon d'aquests sistemes lacustres, anomenat sistema lacustre de l'Anoia, és d'edat priaboniana superior i inclou la localitat paleobotànica de Sarral estudiada aquí (Fig. 1.1B), mentre que el tercer sistema lacustre, anomenat sistema lacustre de la Segarra, conté la localitat paleobotànica de Cervera, que és d'edat rupeliana (Costa *et al.*, 2010; Sanjuan *et al.*, 2014).



A



B

◀ **FIGURA 1.1:** Situació geològica de les localitats paleobotàniques estudiades. **A:** Mapa geològic de la Conca de l'Ebre amb la localització de la zona d'estudi. Modificat de Vergés *et al.* (1998). **B:** Cronoestratigrafia del Cenozoic de la Conca de l'Ebre. Modificat de Barberà (1999). Unitats litostratigràfiques: Formació St. Miquel de Montclar (1), Membre Bellprat (2), Formació Pira (3), Membre Rocafort (4), Formació Sarral (5), Membre Riu Francolí (6), Formació Espluga (7), Formació Montsant (8), Membre Rauric (9), Formació Gavatxa (10), Formació Blancafort (11), Formació Montmaneu (12), Formació Talavera (13), Formació Solsona (14), Formació Tàrrega (15), Formació Margalef (16), Formació L'Albi (17), Formació Cogul (18), Formació Marqueses (19). Modificat de Tosal *et al.* en revisió.

FIGURE 1.1: Geological setting of the studied plant localities. **A:** Geologic map of the foreland Ebro Basin with location of the study areas, modified from Vergés *et al.* (1998). **B:** Chronostratigraphy of the Cenozoic in Ebro Basin (modified from Barberà 1999). Lithostratigraphic units: St. Miquel de Montclar Formation (1), Bellprat Member (2), Pira Formation (3), Rocafort Member (4), Sarral Formation (5), Riu Francolí Member (6), Espluga Formation (7), Montsant Formation (8), Rauric Member (9), Gavatxa Formation (10), Blancafort Formation (11), Montmaneu Formation (12), Talavera Formation (13), Solsona Formation (14), Tàrrega Formation (15), Margalef Formation (16), L'Albi Formation (17), Cogul Formation (18), Marqueses Formation (19). Modified from Tosal *et al.* under revision.

1.3.1. Context estratigràfic dels nivells de macroflora de Sarral

La litostratigrafia del sud-est de la Conca de l'Ebre, on se situa la localitat de Sarral, va ser formalment establerta per Colldeforns *et al.* (1994). La seqüència estudiada aquí inclou tres unitats litostratigràfiques successives, que de base a sostre corresponen a les formacions de Pira, Sarral i Blancafort (Fig. 1.1B).

La Formació Pira presenta una potència de 200 m a la zona d'estudi. Està composta principalment per guixos massius i lutites vermelles que representen el cinturó evaporític de marge de llac (Ortí *et al.*, 2007). Lateralment, aquesta formació grada a lutites vermelles, gresos de color gris de morfologia lenticular amb estratificació encreuada i conglomerats que formen el Membre Riu Francolí definit per Colldeforns *et al.* (1994) i s'han interpretat com a dipòsits fluvials alimentats pels ventalls al·luvials de la Cadena Costanera Catalana. En direcció nord-est, els guixos de la Formació Pira graden cap a dipòsits carbonatats i siliciclàstics corresponents al Membre Rocafort, atribuït per Colldeforns *et al.* (1994) a dipòsits fluvio-lacustres (Fig. 1.1B).

La Formació Sarral conté la flora priaboniana estudiada aquí i se situa just per sobre de la Formació Pira. Lateralment aquesta formació també passa al Membre Riu Francolí (Colldeforns *et al.*, 1994; Colombo 1980, 1986). Segons aquests autors, la Formació Sarral té una potència molt variable des de pocs metres fins a 70 m a les proximitats de Sarral.

Consisteix en una alternança de calcarenites grises tabulars, calcàries i margues riques en gasteròpodes, caròfits i ostràcodes i margocalcàries riques en restes vegetals. Aquesta formació va ser interpretada per Colldeforns *et al.* (1994) com un llac permanent amb influència fluvial remarcable. Segons els estudis magnetostratigràfics de Barberà *et al.* (2001), la Formació Sarral té una edat d'entre 34,7 i 34 Ma (cron C13r). L'associació micropaleontològica indica que pertany al nivell de referència local dels micromamífers *Theridomys golpeae*, MP19–20 (Anadón *et al.*, 1987; Agustí *et al.*, 1987, Anadón *et al.*, 1992), i a la biozona europea de caròfits de *Lychnothamnus vectensis* (Sanjuan *et al.*, 2014).

La Formació Blancafort cobreix la Formació Sarral i va ser formalment definida per Anadón *et al.* (1989). Aquesta unitat consisteix en 75 m de gresos lenticulars de gra mitjà-gruixut amb estratificació encreuada coberts per lutites vermelles i grises. Aquests dipòsits s'han atribuït a fàcies de rius meandriformes i d'esplanada d'inundació. Localment, aquesta formació inclou margues amb laminació planoparal·lela riques en caròfits (Sanjuan i Martín-Closas, 2014).

1.3.2. Context estratigràfic dels nivells de macroflora de Cervera

El sistema lacustre de la Segarra a prop de Cervera té una potència de 29 m i està format per dues unitats litostratigràfiques successives, la Formació Montmaneu, concretament el Membre Civit d'aquesta formació i la Formació Talavera. En base als estudis biostratigràfics de caròfits, aquestes formacions s'han atribuït al Rupelià (Feist *et al.*, 1994). D'acord amb les correlacions litostratigràfiques, biostratigràfiques i magnetostratigràfiques disponibles, els nivells amb flora de Cervera tindrien una edat de *ca.* 33,2 a 32 Ma. Pertanyen a la biozona de *Lychnothamnus pinguis* de la biozonació de Sanjuan i Martín-Closas (2015) i es poden correlar amb el nivell de referència local de mamífers MP22 de *Theridomys calafensis* segons Anadón *et al.* (1987).

El Membre Civit de la Formació Montmaneu va ser definit per Colldeforns *et al.* (1994) i conté la majoria dels nivells rics en macrorestes de plantes estudiats aquí, incloent l'horitzó utilitzat per caracteritzar el paleoclima. Consisteix en margocalcàries riques en restes vegetals, peixos i artròpodes alternant amb margocalcàries amb *ripple-marks* pobres en restes vegetals. Segons Anadón *et al.* (1989) aquesta unitat representa un llac permanent ben desenvolupat.

La Formació Talavera se situa just per sobre del Membre Civit. El contacte amb la Formació Montmaneu (Membre Civit) és gradual. La Formació Talavera va ser descrita per Anadón *et al.* (1989) i Colldeforns *et al.* (1994). La base d'aquesta formació està composta per guixos nodulars amb intercalacions de margocalcàries riques en restes vegetals. El sostre de la formació està constituït per estrats de guixos nodulars i enterolítics. Aquesta formació es va formar en els estadis finals de rebliment d'un llac i representa la seva transició cap a un ambient de tipus *sabkha* (Anadón *et al.*, 1989).



2. METODOLOGIA

2. Metodologia

2.1. Treball de camp

2.1.1. Estratigrafia i sedimentologia

S'han aixecat i estudiat amb detall un total de set seccions estratigràfiques. A la zona de Sarral s'han aixecat tres seccions representatives del sistema lacustre de l'Anoia i s'han correlat mitjançant mètodes físics a partir d'estrats amb continuïtat lateral cartografiada. Aquestes seccions corresponen a la secció Solivella que constitueix la secció més occidental, la secció Pira que és la central i, a l'est, la secció Pedrera de Sarral. Aquesta última conté el nivell ric en restes vegetals d'edat priaboniana estudiat en aquesta tesi doctoral.

En el sistema lacustre de la Segarra, es van estudiar quatre seccions situades a les proximitats de Cervera, concretament a la zona de Sant Pere dels Arquells. D'oest a est són: Pedrera Rasquí, Pedrera Carulla, Mas Claret i Briançó. Aquestes seccions també es van correlar mitjançant mètodes físics. En total es van trobar cinc horitzons rics en macrorestes i tots ells han estat estudiats aquí.

2.1.2. Presa de mostres

En les dues localitats paleobotàniques estudiades s'ha realitzat un mostratge sistemàtic dels nivells rics en macrorestes vegetals basat en criteris tafonòmics. A la localitat priaboniana de Sarral es va excavar un nivell de margocalcària d'uns 50 cm de gruix durant els anys 1991–1995. L'excavació va ser dirigida per Toni Vilaseca, professor de biologia de l'Institut d'Ensenyament Secundari de Montblanc i es va dur a terme amb criteris tafonòmics a la pedrera abandonada de Sarral. En total es van extreure 850 exemplars actualment dipositats al Museu Comarcal de la Conca Barberà, concretament al Centre d'Història Natural de la Conca de Barberà (números de repositori entre SA-1001 i SA-1850). En l'altra localitat estudiada, Cervera, es van excavar cinc horitzons de margocalcària d'una continuïtat lateral de desenes de metres. En aquests nivells es van trobar prop de 3000 restes vegetals. Els exemplars es troben dipositats en part al Museu de Ciències Naturals de Barcelona (números de repositori des de MGB-84990 fins MGB-85012; des de MGB-85946 fins MGB-85995;

des de MGB-88871 fins MGB-88923) i en part, de manera provisional, al departament de Dinàmica de la Terra i l'Oceà de la Facultat de Ciències de la Terra (CE-1 fins CE-1311).

A les fàcies lacustres de totes les seccions estudiades de la Formació Sarral també es van agafar mostres de calcàries i margocalcàries per dur a terme l'anàlisi de microfàcies. Igualment es recolectaren algunes mostres de marga per tal d'obtenir informació dels microfossils associats a les fulles i completar així, les dades obtingudes per Sanjuan i Martín-Closas (2014) i Sanjuan *et al.* (2014).

2.2. Treball de laboratori

Les mostres de margocalcària extretes tant a Sarral com a Cervera s'han serrat manualment per eliminar la roca sobrant i minimitzar l'espai d'emmagatzemament. L'eina utilitzada ha estat una serra d'arc i una fulla dentada especial per metall. Utilitzant aquesta tècnica es minimitza la pols generada en comparació amb una serra mecànica. Això garanteix que l'exemplar quedi lliure de pols que pel contrari podria emmascarar i fins i tot malmetre alguns caràcters diagnòstics de la fulla. En alguns casos excepcionals, quan el gruix de la mostra era considerable o de mides excessivament grans s'ha utilitzat la serra mecànica del laboratori de paleontologia i s'ha serrat en sec. Els exemplars trencats s'han consolidat mitjançant diferents adhesius segons la naturalesa de la roca o el tipus de fractura que presentava. Un cop finalitzat aquest procés, s'ha procedit a numerar les mostres utilitzant una base de pintura acrílica de color blanc i un bolígraf de punta fina i tinta xinesa. Finalment, la numeració s'ha cobert amb un vernís transparent.

Les mostres de roca per l'anàlisi de microfàcies es van preparar per a obtenir-ne làmines primes d'uns 30 µm de gruix amb talls transversals i perpendiculars a l'estratificació. La preparació del sediment susceptible de contenir microfòssils va consistir en desagregar el sediment (uns 2 kg per mostra) dins d'un atuell de plàstic en una dissolució d'aigua, carbonat de sodi (Na_2CO_3) i ¼ de litre d'aigua oxigenada (H_2O_2). Transcorreguts uns dies es va sedassar el sediment. Els tamisos emprats tenien una llum de 1 mm, 0,5 mm i 0,2 mm. Un cop la mostra ha estat sedassada es va deixar assecar a temperatura ambient. Posteriorment es va procedir al triatge manual de totes les fraccions obtingudes sota la lupa binocular Wild M5A i amb l'ajuda d'un pinzell.

2.3. Treball de gabinet

2.3.1. Mètodes taxonòmics

La descripció i estudi biomètric de les fulles estudiades s'ha basat en observacions a la lupa binocular Wild M5A i en fotografies realitzades amb una càmera reflex (Nikon 5300) i un objectiu fix 105 mm macro. Per a cada exemplar s'han realitzat entre 40 i 80 fotografies que després han estat compilades mitjançant el programa Helicon focus 5.3 (www.heliconsoft.com) per obtenir una sola imatge totalment enfocada. Les fotografies resultants han servit per descriure i caracteritzar les espècies.

Per les descripcions de les fulles fòssils s'ha seguit la terminologia proposada per Wolfe (1993) i Ellis *et al.* (2009). Les mesures dels caràcters foliars s'han pres sobre les fotos amb el programa d'accés lliure *ImageJ* (<https://imagej.nih.gov/ij>). Aquestes mesures han estat principalment la llargada del limbe excloent el pecíol i l'amplada màxima d'aquest.

Les atribucions taxonòmiques de les fulles estudiades es consideren provisionals. La taxonomia de la flora priaboniana de Sarra, s'ha basat en la tesi doctoral de Fernández-Marrón (1971a, 1973b) i el treball de Hably i Fernández-Marrón (1998). En el cas de la flora oligocena de Cervera, les atribucions taxonòmiques s'ha fonamentat en les monografies de Sanz de Siria (1992; 1996a). Per tal de confirmar les determinacions obtingudes a partir de la bibliografia, especialment en el cas d'espècies definides al segle XX en les que calia conèixer detalls importants de la nervadura, s'han estudiat els holotipus d'algunes espècies, conservats en col·leccions històriques de varis museus europeus. Concretament es tracta de: (1) les col·leccions de l'Oligocè superior d'Aix-en-Provence (França) i del Priabonià de Celàs (França) dipositades al *Muséum National d'Histoire Naturelle* de Paris (França), (2) la flora miocena de Radoboj (Croàcia) depositada al *Johanneum Landesmuseum* de Graz (Àustria), (3) la flora eocena i oligocena dels voltants de Budapest emmagatzemada al *Hungarian Natural History Museum* de Budapest (Hongria) i (4) part de la flora de Cervera que es troba dipositada a la *Université Catholique de Lille* i a la col·lecció Bureau de l'*Université Pierre et Marie Curie* a Paris (França).

D'altra banda, l'estudi comparatiu de l'arquitectura foliar de les espècies actuals amb les espècies fòssils ha permès plantejar hipòtesis paleoecològiques i, al mateix temps, millorar les seves determinacions taxonòmiques. Les espècies actuals estudiades es troben a l'herbari

MPU de la *Université de Montpellier* (França) i l'herbari CERESE-LY de *Université Claude Bernard* (Lió, França).

2.3.2. Mètodes tafonòmics

L'anàlisi tafonòmica s'ha dut a terme individualment per a cada horitzó sedimentari. Per tots els exemplars es va fer una atribució taxonòmica preliminar i es varen anotar les característiques tafonòmiques tals com el grau d'integritat de la làmina foliar, grau d'articulació en el cas de les fulles compostes o de fulles articulades a les seves branques, tipus de trencament (erosions del marge, estrips seguint la nerviació, trencament de l'àpex o base, presència o absència del pecíol), les mides i la orientació.

Per a la reconstrucció paleoambiental resultant de l'anàlisi tafonòmica s'han descartat alguns taxons amb una representació inferior al 1% dins l'associació així com els fragments esmicolats o molt alterats diagenèticament.

En les dues localitats estudiades els exemplars s'han conservat en forma d'impressió, adpressió carbonosa o de precipitat autigènic de limonita amb una excel·lent preservació dels caràcters foliars externs de la fulla (forma, patró de nervadura, tipus de marge, etc.) però amb una conservació molt dolenta dels caràcters cuticulars, fet que representa una limitació en la seva atribució taxonòmica.

2.3.3. Mètodes paleoclimàtics

La caracterització paleoclimàtica s'ha basat en el programa informàtic CLAMP (*Climate Leaf Analysis Multivariate Program*, <http://clamp.ibcas.ac.cn>). CLAMP és una eina estadística dissenyada per Wolfe (1993) i millorada posteriorment per diversos autors, entre els que cal destacar Wolfe i Spicer (1999); Kovach i Spicer (1995) i més recentment Spicer (2000, 2007, 2008); Spicer *et al.* (2004, 2009), Yang *et al.* (2015). Aquest programa permet modelar els paràmetres climàtics del passat a partir de la fisionomia foliar de les angiospermes dicotiledònies llenyoses (magnoliòpsides), mitjançant la inter-relació de 36 caràcters de les fulles d'espècies actuals amb el clima on creixen. Les dicotiledònies actuals utilitzades per crear la base de dades de CLAMP creixen al voltant d'estacions meteorològiques en entorns

naturals en els que hom ha estat recopilant dades climàtiques durant com a mínim trenta anys. CLAMP permet comparar aquests resultats amb els caràcters foliars de les fulles fòssils per tal d'inferir fins a onze paràmetres climàtics. Concretament, es tracta de la temperatura mitjana anual (MAT, *Mean Annual Temperature*), la temperatura mitjana del mes més calorós (WMMT, *Warmest Month Mean Temperature*), la temperatura mitjana del mes més fred (CMMT, *Coldest Month Mean Temperature*), el període de temps durant el que la planta creix (GROWSEAS, *Growing Season*), la pluviometria del període de creixement de la planta (GSP, *Growing Season Precipitation*), la pluviometria dels tres mesos consecutius més secs (3-DRY, *three driest months*), la temperatura dels tres mesos consecutius més humits (3-WET, *three wettest months*), la precipitació mitjana d'un dels mesos de creixement de la planta (MMGSP, *Month Mean Growing Season Precipitation*), la humitat relativa (RH, *Relative Humidity*), la humitat específica (SH, *Specific Humidity*) i l'entalpia (ENTHAL, *Enthalpy*). Els dos últims paràmetres s'han exclòs d'aquest estudi atès que són valors que requereixen un tractament ulterior per tal de determinar la paleoaltitud, i no proporcionen, doncs, una informació paleoclimàtica rellevant. Els càlculs estadístics de CLAMP es basen en l'ànlisi canònica de correspondència (CANOCO).

Segons Wolfe (1993) són necessaris com a mínim 20 espècies (morfotipus foliars) per cada horitzó analitzat per tal d'obtenir resultats paleoclimàtics significatius a partir de CLAMP. Aquest nombre mínim s'ha superat àmpliament en aquest treball. La pàgina web del programari CLAMP, proporciona la matriu amb els caràcters fisionòmics definits per Wolfe (1993) que són necessaris per obtenir les dades paleoclimàtiques. En aquesta tesi, s'han obtingut dues matrius, una per a cada localitat estudiada. L'algoritme de calibració escollit és Physg3brcAZ_Calibration. L'elecció d'aquest calibratge rau en la premissa que les temperatures sota zero o els monsons eren poc probables durant l'Eocè i l'Oligocè a la Conca de l'Ebre d'acord amb la informació regional de la que es disposa (Cavagnetto i Guinet, 1994; Cavagnetto i Anadón, 1996). L'algoritme Physg3brcAZ_Calibration de CLAMP es va construir a partir de 144 localitats de l'hemisferi nord amb un clima temperat, exclouent les localitats amb climes alpins de temperatures extremadament fredes. Dins d'aquest algoritme (Physg3brcAZ_Calibration) es pot escollir dos tipus d'arxius meteorològics per acabar de perfilar la calibració. L'efecte de l'arxiu GRIDMET3brcAZ és suavitzar i homogeneïtzar els pics de precipitació per tal de reduir l'efecte de pluges excepcionalment intenses (Spicer *et al.*, 2009). Aquest calibratge és idoni en climes temperats amb una precipitació regular al llarg de

l'any tal i com succeeix avui en dia a Europa Central. En canvi, en climes caracteritzats per xàfecs locals i torrencials com és el cas del clima mediterrani, és preferible utilitzar les dades en brut tal i com ofereix el calibratge MET3brcAZ. En aquesta tesi s'ha escollit aquesta darrera calibració ja que durant l'Eocè i l'Oligocè a la zona de la Conca de l'Ebre, es tenen proves que l'estacionalitat era ben contrastada (Cavagnetto i Anadón, 1996).



3. RESULTATS

3. Resultats

3.1. Sistemàtica paleobotànica

Les dues localitats paleobotàniques estudiades de la Conca de l'Ebre han proporcionat un total de setanta-cinc espècies (morfortipus foliars), una de les quals és nova. A Sarral s'han reconegut 26 espècies (Taula 3.1) mentre que a Cervera se'n han reconegut 56 (Taula 3.2).

Magnoliòpsides del Priabonià de Sarral <i>Magnoliopsids from the Priabonian of Sarral</i>	
Cl. Magnoliopsida Brongniart Or. Laurales Berchtold and Presl Fam. Lauraceae Jussieu <i>Daphnogene</i> sp. indet. 1 [MFT. 1] <i>Laurophyllum</i> sp. indet. 1 [MFT.3] Or. Proteales Berchtold and Presl Fam. Proteaceae Jussieu <i>Banksia deikeana</i> Heer [MFT.11] Or. Malpighiales Martius Fam. Salicaceae Mirbel <i>Salix lavateri</i> Al. Br. [MFT.13] <i>Salix</i> sp. indet. 2 [MFT.15] Or. Fabales Bromhead Fam. Fabaceae Lindley <i>Dalbergia bella</i> Heer [MFT.16] <i>Podocarpium podocarpum</i> (A.Braun) Herendeen [MFT.17] Fabales sp. indet. 1 [MFT.20] Fabales sp. indet. 2 [MFT.21] Fabales sp. indet. 3 [MFT.22] Fabales sp. indet. 4 [MFT.23] Fabales sp. indet. 5 [MFT.24] Fabales sp. indet. 6 [MFT.25] Fabales sp. indet. 7 [MFT.26] Fabales sp. indet. 8 [MFT.27]	Or. Rosales Brechtold and Presl Fam. Rhamnaceae Jussieu <i>Zizyphus zizyphoides</i> (Unger) Weyland [MFT.44] Or. Fagales Enler Fam. Fagaceae Du Mortier <i>Quercus weberi</i> Heer [MFT.45] <i>Quercus</i> sp. indet. 1 [MFT.47] Fam. Myricaceae Richard ex Kunth <i>Myrica arenesi</i> Arenes et Depape [MFT.45] <i>Comptonia schrankii</i> (Sternb.) Berry [MFT.52] Or. Caryophyllales Takhtadjan Fam. Nyctaginaceae Jussieu <i>Pisonia eocenica</i> Ettingshausen [MFT.61] Or. Ericales Brechtold and Presl Fam. Sapotaceae Jussieu <i>Bumelia minor</i> Unger [MFT.62] Incertae sedis Magnoliopsida sp. indet. 1 [MFT.63] Magnoliopsida sp. indet. 2 [MFT.64] Magnoliopsida sp. indet. 3 [MFT.65] Magnoliopsida sp. indet. 4 [MFT.66]

TAULA 3.1: Llista taxonòmica de les magnoliòpsides del Priabonià de Sarral utilitzades per l'anàlisi CLAMP. (MFT.): Morfortipus.

TABLE 3.1: Taxonomic list of the Magnoliopsid plants from the Priabonian of Sarral used for CLAMP analysis. (MFT.): Morphotype.

Magnoliòpsides del Rupelià de Cervera	
<i>Magnoliopsids from Rupelian Cervera</i>	
<p>Or. Laurales Berchtold and Presl</p> <p>Fam. Lauraceae Jussieu</p> <p><i>Daphnogene</i> sp. indet. 1 [MFT. 1]</p> <p><i>Daphnogene</i> sp. indet. 2 [MFT. 2]</p> <p><i>Laurophyllum</i> sp. indet. 1 [MFT. 3]</p> <p><i>Laurophyllum</i> sp. indet. 2 [MFT. 4]</p> <p><i>Laurophyllum</i> sp. indet. 3 [MFT. 5]</p> <p><i>Laurophyllum</i> sp. indet. 4 [MFT. 6]</p> <p><i>Laurophyllum</i> sp. indet. 5 [MFT. 7]</p> <p><i>Laurophyllum</i> sp. indet. 6 [MFT. 8]</p> <p><i>Laurophyllum</i> sp. indet. 7 [MFT. 9]</p> <p><i>Laurophyllum</i> sp. indet. 8 [MFT. 10]</p> <p>Or. Proteales Brechtold and Presl</p> <p>Fam. Proteaceae Jussieu</p> <p><i>Grevillea</i> sp. [MFT. 12]</p> <p>Or. Malpighiales Martius</p> <p>Fam. Salicaceae Mirbel</p> <p><i>Salix lavateri</i> Al. Br. [MFT. 13]</p> <p><i>Salix</i> sp. indet. 1 [MFT. 14]</p> <p><i>Salix</i> sp. indet. 2 [MFT. 15]</p> <p>Or. Fabales Bromhead</p> <p><i>Robinia</i> sp. [MFT. 18]</p> <p><i>Mimosites segarrensis</i> [MFT. 19]</p> <p>Fabales sp. indet. 1 [MFT. 20]</p> <p>Fabales sp. indet. 9 [MFT. 28]</p> <p>Fabales sp. indet. 10 [MFT. 29]</p> <p>Fabales sp. indet. 11 [MFT. 30]</p> <p>Fabales sp. indet. 12 [MFT. 31]</p> <p>Fabales sp. indet. 13 [MFT. 32]</p> <p>Fabales sp. indet. 14 [MFT. 33]</p> <p>Fabales sp. indet. 15 [MFT. 34]</p> <p>Fabales sp. indet. 16 [MFT. 35]</p> <p>Fabales sp. indet. 17 [MFT. 36]</p> <p>Fabales sp. indet. 18 [MFT. 37]</p> <p>Fabales sp. indet. 19 [MFT. 38]</p> <p>Fabales sp. indet. 20 [MFT. 39]</p> <p>Fabales sp. indet. 21 [MFT. 40]</p> <p>Fabales sp. indet. 22 [MFT. 41]</p>	<p>Or. Rosales Brechtold and Presl</p> <p>Fam. Rosaceae Jussieu</p> <p><i>Crataegus bilinica</i> Ettingshausen [MFT. 42]</p> <p>Fam. Rhamnaceae Jussieu</p> <p><i>Rhamnus aizoon</i> Unger [MFT. 43]</p> <p>Or. Fagales Enler</p> <p>Fam. Fagaceae Mortier</p> <p><i>Quercus drymeja</i> Unger [MFT. 46]</p> <p><i>Quercus</i> sp. indet. 2 [MFT. 48]</p> <p>Fam. Myricaceae Richard ex Kunth</p> <p><i>Myrica arenesi</i> Arenes et Depape [MFT. 49]</p> <p><i>M. faya</i> [MFT. 50]</p> <p><i>M. oligocenica</i> Boulay [MFT. 51]</p> <p><i>Comptonia schrankii</i> (Sternb.) Berry [MFT. 52]</p> <p>Or. Sapindales Brechtold and Presl</p> <p>Fam. Anacardiaceae (Brown) Lindley</p> <p><i>Rhus asymmetrica</i> Tosal, Sanjuan et Martín-Closas [MFT. 53]</p> <p><i>Toxicodendron</i> sp. [MFT. 54]</p> <p>Fam. Sapindaceae Jussieu</p> <p><i>Acer</i> sp. indet. 1 [MFT. 55]</p> <p><i>Acer</i> sp. indet. 2 [MFT. 56]</p> <p><i>Acer</i> sp. indet. 3 [MFT. 57]</p> <p><i>Acer</i> sp. indet. 4 [MFT. 58]</p> <p><i>Acer</i> sp. indet. 5 [MFT. 59]</p> <p>Fam. Simaroubaceae Candoll</p> <p><i>Ailanthus cerverensis</i> Depape [MFT. 60]</p> <p>Or. Ericales Brechtold and Presl</p> <p>Fam. Sapotaceae Jussieu</p> <p><i>Bumelia minor</i> Unger [MFT. 62]</p> <p>Incertæ sedis</p> <p>Magnoliopsida sp. indet. 5 [MFT. 67]</p> <p>Magnoliopsida sp. indet. 6 [MFT. 68]</p> <p>Magnoliopsida sp. indet. 7 [MFT. 69]</p> <p>Magnoliopsida sp. indet. 8 [MFT. 70]</p> <p>Magnoliopsida sp. indet. 9 [MFT. 71]</p> <p>Magnoliopsida sp. indet. 10 [MFT. 72]</p> <p>Magnoliopsida sp. indet. 11 [MFT. 73]</p> <p>Magnoliopsida sp. indet. 12 [MFT. 74]</p> <p>Magnoliopsida sp. indet. 13 [MFT. 75]</p>

TAULA 3.2: Llista taxonòmica de les magnoliòpsides del Rupelià de Cervera utilitzades per l'anàlisi CLAMP. (MFT.): Morfortipus.

TABLE 3.2: Taxonomic list of the Magnoliopsid plants from the Rupelian of Cervera used for CLAMP analysis. (MFT.): Morphotype.

Aquestes flores van ser estudiades des d'un punt de vista taxonòmic a finals del segle passat (Fernández-Marrón, 1971a,b; Sanz de Siria, 1988; Sanz de Siria, 1992; 1996a; Hably i Fernández-Marrón, 1998). Tanmateix, les descripcions es basaven principalment en la morfologia del limbe i en les característiques del marge, deixant de banda altres caràcters importants tals com el patró de la nervadura, que han resultat ser essencials per a la definició dels diferents morfotipus. En el present treball s'han descrit detalladament les espècies de dicotiledònies de les dues localitats estudiades a partir de la terminologia d'Ellis *et al.* (2009). Alguns termes d'aquests autors però, difereixen dels utilitzats per Wolfe (1993), que són els que s'empren per omplir la matriu de dades del CLAMP. Un clar exemple d'aquestes discrepàncies és la classificació de la superfície foliar (Taula 3.3). En aquest cas, s'ha optat per seguir la classificació proposada per Wolfe (1993) ja que és més detallada. Altres termes que també presenten diferències entre els dos treballs esmentats, s'han especificat a la matriu de dades del CLAMP.

Classificació de la làmina segons l'àrea de superfície foliar	
<i>Blade size classifications</i>	
Wolfe (1993)	Ellis <i>et al.</i> (2009)
Nanòfila (0,05 cm ²)	Leptòfila (<0,025 cm ²)
Leptòfila I (0,16 cm ²)	
Leptòfila II (0,53 cm ²)	Nanòfila (0,25–2,25 cm ²)
Micròfila I (1,99 cm ²)	
Micròfila II (7,95 cm ²)	Micròfila (2,25–20,25 cm ²)
Micròfila III (18,8 cm ²)	
Mesòfila I (37,4 cm ²)	Notòfila (<20,25–45 cm ²)
Mesòfila II (59,4 cm ²)	–
Mesòfila III (93,85 cm ²)	
–	Macròfila (182,25–1640,25 cm ²)

TAULA 3.3: Comparació entre les classificacions de la làmina foliar segons Wolfe (1993) i Ellis *et al.* (2009).

TABLE 3.3: Comparison between the blade size classifications from Wolfe (1993) and Ellis *et al.* (2009).

Delimitar el nombre d'espècies o morfotipus que s'introdueixen a la base de dades CLAMP és imprescindible ja que pel contrari hom podria esbiaixar els resultats paleoclimàtics obtinguts (Wolfe, 1993). La majoria d'atribucions taxonòmiques de les flores estudiades aquí s'han basat en els estudis paleobotànics prèvis d'aquestes localitats a excepció de *Rhus* que s'ha estudiat en detall per aclarir la seva taxonomia. Inicialment es va pensar que *Rhus* de Cervera tenia certa similitud amb diverses espècies d'aquest gènere descrites en el Paleogen i Neogen d'Europa (Depape i Brice, 1965). Els estudis taxonòmics posteriors (Fernández-

Marrón, 1971a,b; Sanz de Siria, 1992) conclogueren que aquest gènere només estaria representat a Cervera per una sola espècie, molt polimorfa, corresponent a *R. pyrrhae* UNGER. Per tal d'aclarir aquestes incerteses i garantir resultats paleoclimàtics fiables es va estudiar l'arquitectura foliar dels exemplars del Rupelià de Cervera afins a aquest gènere. S'observà que el conjunt de morfotipus anteriorment assignats a *Rhus* contenia en realitat diverses espècies de gèneres diferents a *Rhus*, com per exemple *Acer* o *Toxicodendron*, a més de *Rhus*. Finalment, la comparació dels espècimens corresponents a *Rhus* de Cervera amb els holotipus de diverses espècies fòssils de *Rhus* i afins a *Rhus* del Cenozoic europeu revelaren que els exemplars de Cervera havien de ser assignats a una nova espècie, que es va anomenar *Rhus asymmetrica* sp. nov. TOSAL, SANJUAN ET MARTIN-CLOSAS 2019.

Els treballs de descripció taxonòmica cada cop són més escassos i els pocs que es publiquen són en llengua anglesa. Aquest fet provoca que en moltes llengües, incloent la catalana, no es disposi d'una terminologia actualitzada. Per tal de pal·liar aquesta mancança, es proposa una traducció al català (en negreta al text) dels termes nous o poc coneguts proposats sobretot per Ellis *et al.* (2009), i es defineixen en el glossari adjunt (annex).

Morfotipus 1

Figs. 3.1A; 3.2A

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1049, SA-1077, SA-1170. Cervera: MGB-88871, CE-37, CE-188, CE-189, CE-1056, CE-1079, CE-1083, CE-1120, CE-1135, CE-1169, CE-1170, CE-1195, CE-1230.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El limbe presenta forma el·líptica. Pot ser simètric o asimètric a la zona basal, és peciolat. Els exemplars de Sarral presenten unes dimensions d'entre 5,5 i 11 cm de llargada i entre 1,6 i 2 cm d'amplada. La categoria de la relació llargada-amplada (L:W) és entre 3–4:1 i superior a 4:1. En canvi, els exemplars de Cervera són més petits i tenen unes mides d'entre 2,2 i 5,7 cm de llargada i entre 0,6 i 1,3 cm d'amplada. Tot i així, la relació llargada-amplada també es troba dins la categoria 3–4:1 i superior a 4:1. En les dues localitats aquests exemplars entrarien dins les categories micròfila I i II. El marge és enter. La forma de la base dels exemplars asimètrics varia en ambdós costats. En un costat del limbe, la base

és **decurrent** mentre que l'altre és atenuat. A més a més, el flanc amb base recta neix 5 mm per sobre del punt d'inserció de la base del flanc oposat. Pel contrari, els exemplars simètrics es caracteritzen per tenir una base atenuada. En tots els exemplars l'apex és agut.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és actinòdroma. Els nervis laterals primaris surten del central a 1 cm de la base formant angles entre 20°–25° amb aquest i arriben pràcticament fins a la meitat de la làmina on s'uneixen amb el primer parell de nervis secundaris. Ocasionalment, en el punt d'unió entre el nervi central i els nervis laterals primaris s'observen glàndules. El patró de la nervadura secundària és **broquidòdrom**. Aquests nervis secundaris formen angles d'entre 60° i 80° amb el nervi central primari. El seu recorregut és recte fins a les proximitats del marge on bruscament es disposa paral·lel al marge i s'uneix amb el nervi secundari suprajacent. Els nervis secundaris s'uneixen amb el primari central de forma decurrent. Els nervis **terciaris intercostals** formen un reticle poligonal irregular mentre que els nervis **secundaris menors** surten de manera decurrent dels nervis primaris laterals amb angles ortogonals i formant **arcs**.

AFINITAT TAXONÒMICA: En base al patró de nervadura, la forma del limbe i la presència de glàndules al punt d'unió entre els nervis primaris laterals i el central, aquest morfotipus s'ha atribuït al gènere *Daphnogene* i s'ha designat com *Daphnogene* sp. indet. 1. Aquest morfotipus correspondria a les espècies *Lindera stenoloba* (SAPORTA) LAURENT *Cinnamomum martyi* FRITEL *C. lanceolatum* HEER i *C. polymorphum* HEER descrites per Fernández-Marrón (1971a) en la flora oligocena de Cervera i a les espècies *Litsea mulleri* FRIEDRICH, *Daphnogene ungeri* HEER, *C. lanceolatum* HEER i *C. polymorphum* HEER descrites per Sanz de Siria (1992) en la mateixa localitat. Estudis taxonòmics recents tan de lauràcies actuals (Jiménez-Pérez i Lorea-Hernández, 2009; Kvaček, 1971) com fòssils (Kvaček, 1971, Kvaček i Walther, 1998, 2004) mostren l'elevat grau de polimorfisme d'aquest grup. Concretament, Kvaček (1971) evidencia la complexitat alhora de classificar els exemplars a nivell d'espècie sense disposar de caràcters cuticulars.

Morfotipus 2

Fig. 3.2B

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88872.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El limbe mostra forma el·líptica, és peciolat, simètric i el marge és enter. L'exemplar mesura 2,2 cm de llargada per 0,6 cm d'amplada. Aquestes mides corresponen a la categoria de micròfila II i la relació llargada-amplada del limbe és 3–4:1. La base és atenuada i l'apex arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és actinòdroma formada per tres nervis principals que irradien des de la base del limbe. Els nervis primaris laterals surten del central formant angles d'entre 10° i 15°. Aquests arriben pràcticament a l'apex de la fulla on s'uneixen amb el primer parell de nervis secundaris. La nervadura secundària és broquidòdroma. Els nervis secundaris formen angles d'uns 70° amb el central. Els nervis **intersecundaris** es ramifiquen cap al marge formant un reticle. Els nervis secundaris exteriors formen arcs. La nervadura terciària intercostal en canvi presenta un entramat regular poligonal.

AFINITAT TAXONÒMICA: Sanz de Siria (1996a) va assignar a *Daphnogene cinnamofolia* exemplars amb les mateixes característiques foliars del Morfotipus 2 (Sanz de Siria, 1996a; làm. 2 fig. 4). Degut a la complexitat de la família de les lauràcies i la manca de cutícula, l'afinitat taxonòmica d'aquest morfotipus seria *Daphnogene* sp. indet. 2.

Morfotipus 3

Figs. 3.1B; 3.2C; 3.3A

MATERIAL EMPRAT PER FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1004, SA-1016, SA-1030, SA-1055, SA-1161, SA-1217. Cervera: MGB-88873, CE-36, CE-67, CE-151, CE-164, CE-166, CE-1046, CE-1053, CE-1070, CE-1073, CE-1080, CE-1089, CE-1093, CE-1294, CE-1305.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla presenta morfologia el·líptica i és peciolada. Alguns exemplars mostren una base lleugerament asimètrica mentre que en d'altres és completament simètrica. En tots els exemplars el marge és enter. Els exemplars de Sarral poden ser lleugerament més grans que els de Cervera amb unes mides d'entre 3,3 i 10 cm de llargada mentre que l'amplada és constant, 1,5 cm (categories micròfila II i III). Per contra, els exemplars de Cervera presenten unes mides d'entre 5,3 i 9,3 cm de llargada i amplada de 1,5 cm (micròfila II). En ambdues localitats, la relació llargada-amplada del limbe d'aquesta espècie pot ser 3–4:1 o superior a 4:1. La base és atenuada i l'apex agut.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és **pennada** i la secundària broquidòdroma. La unió entre el nervi primari i els secundaris és decurrent. El primer parell de nervis secundaris surten del primari amb angles més aguts, entre 20°–30° mentre que la resta surten del nervi principal amb angles d'entre 60° i 70°. Els nervis terciaris **exterior**s surten dels secundaris amb angles quasi ortogonals (70°–90°) i formen arcs.

AFINITAT TAXONÒMICA: El morfotipus descrit coincideix amb les característiques foliars d'alguns gèneres de la família de les lauràcies. De manera provisional s'ha inclòs dins del paragènere *Laurophyllum* sp. indet. 1. Aquest morfotipus inclou *Phoebe cerverensis* DEPAPE i *Phoebe sarrealensis* FERNÁNDEZ-MARRÓN. Segons Fernández Marrón (1971b), la principal diferència entre *Ph. cerverensis* i *Ph. sarrealensis* és l'alçada de la que surten el primer parell de nervis secundaris respecte a la base. En el cas de *Ph. sarrealensis* aquests nervis emergeixen a ¼ de l'alçada total del limbe mentre que en *Ph. cerverensis* surten a una distància menor, prop de la base. A més, *Ph. sarrealensis* presentaria una forma lleugerament més allargada així com un apex i una base més estretes. S'ha considerat que aquestes variacions foliars correspondrien a la plasticitat intraespecífica d'una mateixa espècie, atès que s'han trobat exemplars amb caràcters intermedis entre les dues espècies esmentades.

COMPARACIÓ: El caràcter més distintiu de l'espècie que permet diferenciar-la de la resta de *Laurophyllum* indeterminats és l'angle marcadament agut entre el primer parell de nervis secundaris i el principal (20°–30°) en comparació de l'angle pràcticament ortogonal que forma la resta de nervis secundaris amb el principal (Fig. 3.3 i Taula 3.4).

Morfotipus 4

Figs. 3.2D; 3.3B

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88874, CE-65, CE-1061.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla presenta forma el·líptica, és simètrica, peciolada, amb dimensions que oscil·len entre 2,1 i 4,2 cm de llargada i entre 1 i 1,1 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació llargada-amplada varia des de 2–3:1 fins a 3–4:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'àpex no s'ha conservat.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és broquidòdroma. Aquesta última està composta per sis nervis disposats de manera oposada o suboposada. Surten del nervi primari formant angles de 70°. S'observen nervis intersecundaris que recorren paral·lels als nervis secundaris i s'uneixen amb el nervi secundari suprajacent. La seva llargada és superior a la meitat de la llargada del nervi secundari. Degut a la conservació dels exemplars, no es pot apreciar el patró dels nervis d'ordre inferior.

AFINITAT TAXONÒMICA: La forma el·líptica així com el patró de nervadura coincideix amb el de la família de les lauràcies i s'ha atribuït al paragènere *Laurophyllum* (*Laurophyllum* sp. indet. 2). Aquest morfotipus correspondria a *Dodonaea pteleaefolia* WEBER descrita per Sanz de Siria (1992, lám. 6, fig. 15) a la flora de l'Oligocè de Cervera.

COMPARACIÓ: La presència de nervis intersecundaris tan sols s'ha observat a *Laurophyllum* sp. indet. 2 (Morfotipus 4) i *L.* sp. indet 5 (Morfotipus 7). Tanmateix, en el Morfotipus 4, els nervis intersecundaris s'uneixen distalment al secundari situat a sobre, mentre que en *L.* sp. indet. 5 ho fan amb l'infrajacent (Fig. 3.3 i Taula 3.4).

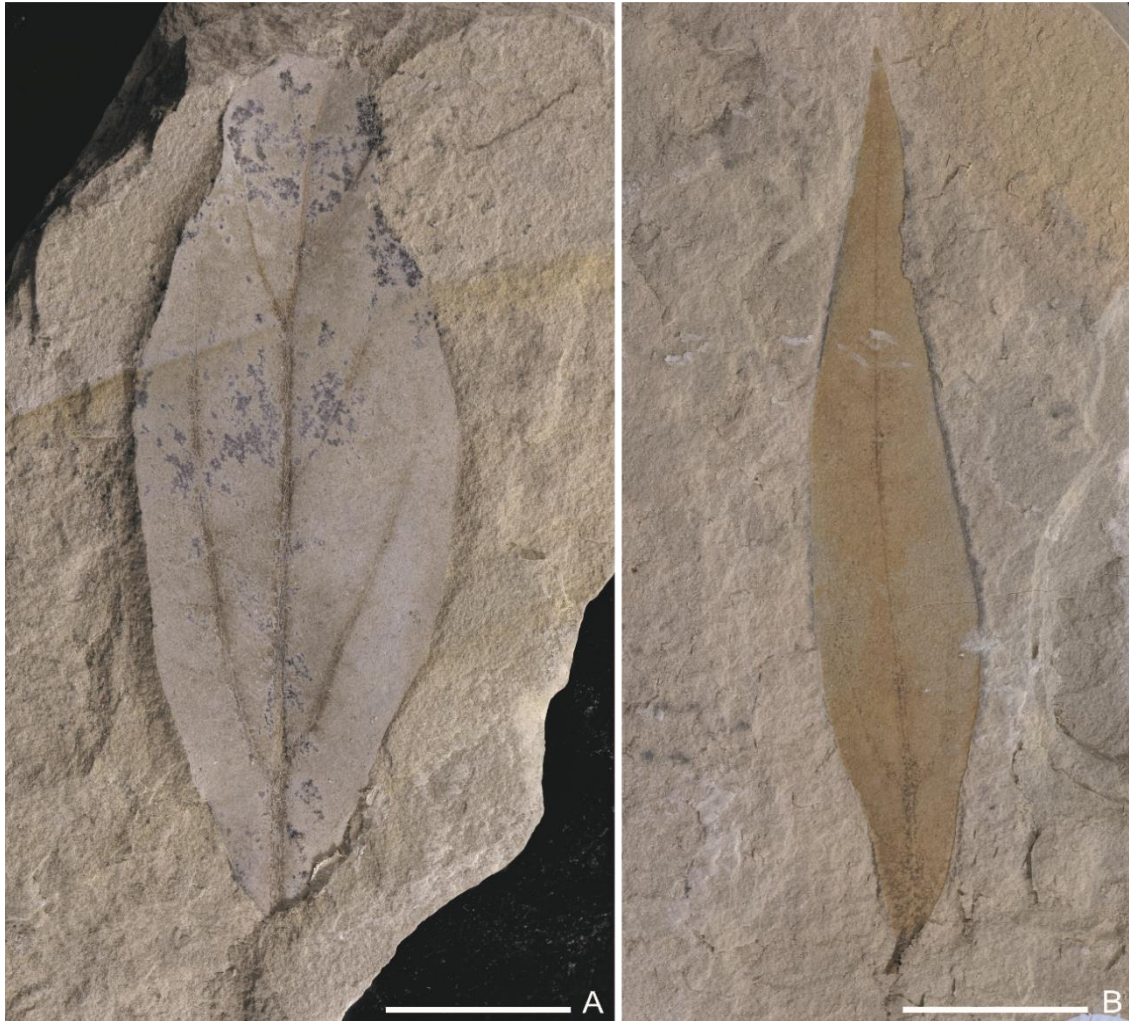


FIGURA 3.1: Espècies de lauràcies del Priabonià de Sarral. **A:** Morfotipus 1 (*Daphnogene* sp. indet. 1), SA-1049. **B:** Morfotipus 3 (*Laurophyllum* sp. indet. 1), SA-1151. Escala 1 cm.

FIGURE 3.1: Species belonging to the Lauraceae from the Priabonian of Sarral. **A:** Morphotype 1 (*Daphnogene* sp. indet. 1), SA-1049. **B:** Morphotype 3 (*Laurophyllum* sp. indet. 1), SA-1151. Scale bar 1 cm.

Morfotipus 5

Figs. 3.2E; 3.3C

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88875.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Fulles de morfologia el·líptica, simètriques, peciolades, amb mides de 5,2 cm de llargada i 1,7 cm d'amplada (microfila II). La categoria de la relació llargada-amplada és 3–4:1. Marge enter. La base és atenuada i l'àpex és agut.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. La secundària és broquidòdroma i està formada per sis parells de nervis situats de manera oposada a ambdós costats del nervi principal. Aquests, emergeixen del primari formant angles d'entre 70 i 90° i continuen amb una trajectòria sigmoïdal abans d'ajuntar-se amb el nervi secundari suprajacent a prop del marge. La unió entre el nervi primari i el secundari és decurrent. La nervadura terciària presenta una trajectòria sinuosa i els angles varien des de 140° prop del nervi primari fins a 120° prop del marge.

AFINITAT TAXONÒMICA: L'espècie aquí descrita podria relacionar-se amb els exemplars atribuïts a *Laurus primigenia* UNGER per Sanz de Siria (1992, lám. 5, fig. 1) en la flora de l'Oligocè de Cervera. Malgrat això, tenint en compte el polimorfisme foliar d'aquesta família i la dificultat de relacionar les fulles fòssils amb un gènere actual, s'ha preferit atribuir el morfotipus a *Laurophyllum* sp. indet. 3.

COMPARACIÓ: La trajectòria sigmoïdal dels nervis secundaris juntament amb el patró de nervadura terciària que incrementa l'angle cap al marge, fent-se més obtús, permet distingir aquest morfotipus de la resta del mateix gènere (Taula 3.4 i Fig. 3.3).

Morfotipus 6

Figs. 3.2F; 3.3D

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88876.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Aquesta fulla presenta forma el·líptica, és simètrica, peciolada i mesura 5 cm de llargada per 1,1 cm d'amplada (micròfila II). La relació L:W es troba dins la categoria superior a 4:1. El marge és enter. La base és lleugerament asimètrica i de forma decurrent. L'àpex no s'ha conservat.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma. Els nervis secundaris, formats per onze parells, se situen oposadament a costat i costat del nervi primari, formant un angle de 40° amb aquest, i continuen sense modificar l'angle fins a les proximitats del marge on s'uneixen amb el nervi secundari suprajacent.

AFINITAT TAXONÒMICA: Sanz de Siria (1992) en l'estudi de la flora oligocena de Cervera, atribueix exemplars amb caràcters foliars molt similars a *Laurus largensis* SAPORTA (Sanz de Siria 1992, làm. 4, fig. 2). L'exemplar descrit aquí concorda amb els caràcters foliars típics de les lauràcies. Tanmateix, degut a la manca de caràcters foliars tals com l'epidermis, s'ha preferit determinar-lo com *Laurophyllum* sp. indet. 4.

COMPARACIÓ: La manca de nervis intersecundaris i la trajectòria constant dels nervis secundaris formant angles aguts (40°) amb el primari s'ha considerat el tret distintiu d'aquest morfotipus, atès que en la majoria d'espècies de *Laurophyllum* estudiades, l'angle entre el nervi primari i el secundari és pràcticament ortogonal (Taula 3.4 i Fig. 3.3).

Morfotipus 7

Figs. 3.2G; 3.3E

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88877, CE-1177, CE-1198, CE-1202, CE-1209, CE-1229.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Aquesta espècie presenta una fulla simètrica, de morfologia el·líptica, peciolada i dimensions que varien entre 3,1 i 5,3 cm de llargada i entre 1 i 1,6 cm d'amplada (micròfila II). La categoria de la relació llargada-amplada de la làmina és 3–4:1. El marge és enter. La base és atenuada mentre que l'àpex és agut.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és broquidòdroma. Aquesta última està formada per més de quinze parells de nervis secundaris que formen angles de 70° amb el primari. Els nervis secundaris presenten un recorregut arquejat lax que s'uneix amb el suprajacent a prop del marge. La inserció dels nervis secundaris en el nervi primari és **excurrent**. Els nervis intersecundaris es disposen paral·lels al **nervi secundari major**, són tan llargs com els mateixos secundaris i s'uneixen amb l'infrajacent. La nervadura terciària forma una xarxa poligonal regular mentre que la terciària exterior forma petits arcs.

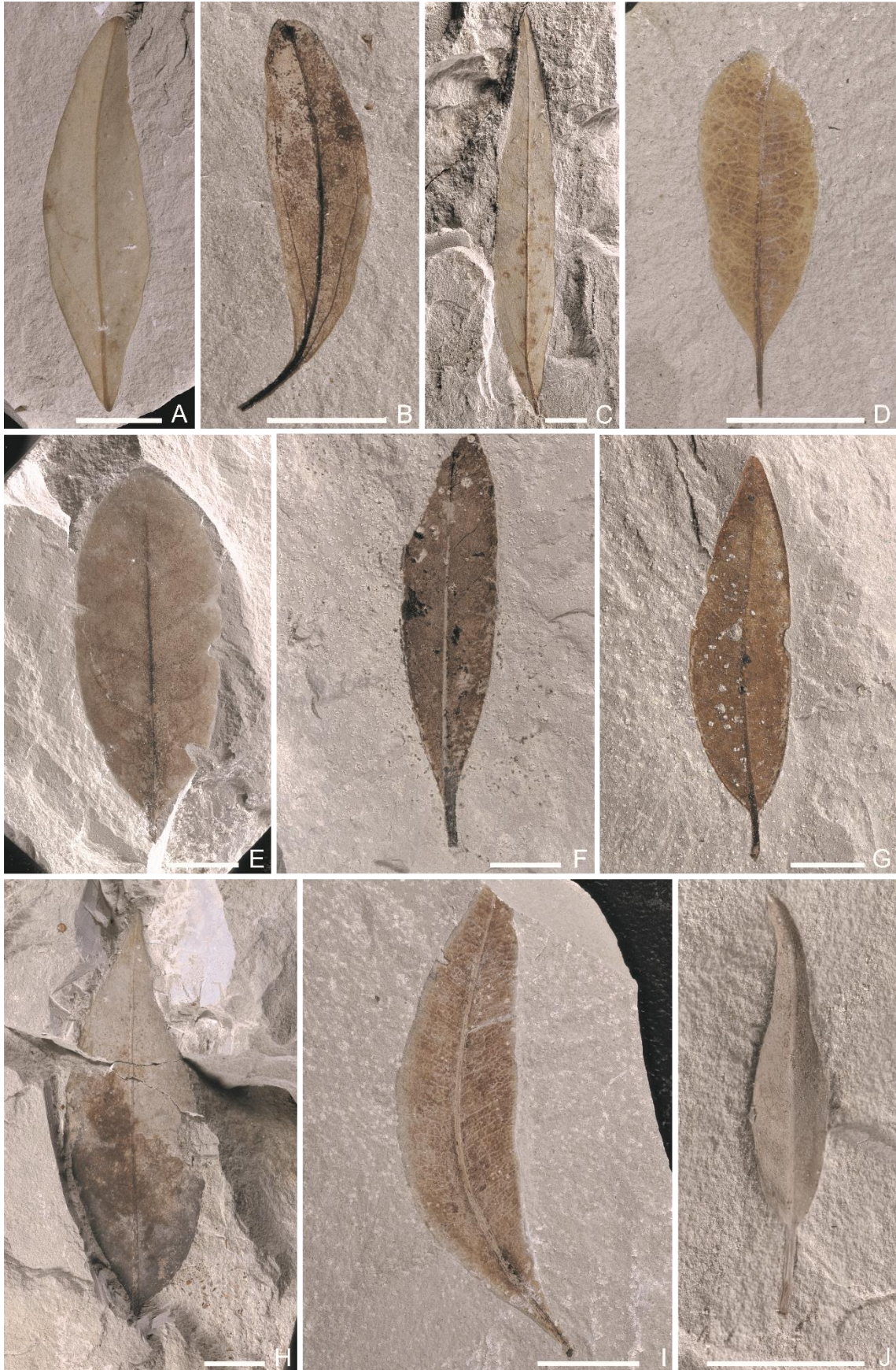
AFINITAT TAXONÒMICA: El patró de nervadura d'aquesta espècie és molt similar a les lauràcies i provisionalment s'ha determinat com *Laurophyllum* sp. indet. 5. Aquest morfotipus

s'assembla a l'espècie *Ficus multinervis* HEER descrita en la flora oligocena de Cervera per Sanz de Siria (1992, làm. 3, fig. 1) i Fernández Marrón (1971a, làm. 3, fig. 24). Les espècies actuals de *Ficus* mostren un polimorfisme intraspecífic dels caràcters foliars molt marcat (Keay, 1989). Loutfy *et al.*, (2005) proposa que els caràcters del pecíol i la forma del limbe, l'apex i la base així com el tipus del marge podrien ser considerats, en conjunt, com a caràcters distintius de les espècies de *Ficus*. La majoria d'espècies actuals de *Ficus* que tenen la forma del limbe el·líptica presenten apex acuminat. Aquest últim caràcter contrasta amb els del Morfotipus 7, que mostra un apex agut. Badron *et al.*, (2014) indicaren que el patró de nervadura (sobretot de la nervadura terciària) i els caràcters epidèrmics són els més distintius de les espècies de *Ficus*. Tanmateix, els exemplars fòssils estudiats aquí no presenten restes de cutícula.

COMPARACIÓ: Les mides d'aquesta espècie permeten diferenciar-la d'altres més grans i de forma el·líptica com és el cas de *Laurophyllum* sp. indet. 1 (Morfotipus 3). Els caràcters fisionòmics del limbe mostren certa similitud amb l'espècie *Laurophyllum* sp. indet. 2 corresponent al Morfotipus 4 (Fig. 3.3). El criteri clau per diferenciar aquests dos morfotipus el proporcionen els nervis intersecundaris, com s'ha explicat anteriorment (Taula 3.4).

► **FIGURA 3.2:** Espècies de lauràcies reconegudes al Rupelià de Cervera. **A:** Morfotipus 1 (*Daphnogene* sp. indet. 1), MGB-88871. **B:** Morfotipus 2 (*Daphnogene* sp. indet. 2), MGB-88872. **C:** Morfotipus 3 (*Laurophyllum* sp. indet. 1), MGB-88873. **D:** Morfotipus 4 (*Laurophyllum* sp. indet. 2), MGB-88874. **E:** Morfotipus 5 (*Laurophyllum* sp. indet. 3), MGB-88875. **F:** Morfotipus 6 (*Laurophyllum* sp. indet. 4), MGB-88876. **G:** Morfotipus 7 (*Laurophyllum* sp. indet. 5), MGB-88877. **H:** Morfotipus 8 (*Laurophyllum* sp. indet. 6), MGB-88878. **I:** Morfotipus 9 (*Laurophyllum* sp. indet. 7), MGB-88879. **J:** Morfotipus 10 (*Laurophyllum* sp. indet. 8), MGB-88880. Escala 1 cm.

FIGURE 3.2: Species of Lauraceae recognized in the Rupelian of Cervera. **A:** Morphotype 1 (*Daphnogene* sp. indet. 1), MGB-88871. **B:** Morphotype 2 (*Daphnogene* sp. indet. 2), MGB-88872. **C:** Morphotype 3 (*Laurophyllum* sp. indet. 1), MGB-88873. **D:** Morphotype 4 (*Laurophyllum* sp. indet. 2), MGB-88874. **E:** Morphotype 5 (*Laurophyllum* sp. indet. 3), MGB-88875. **F:** Morphotype 6 (*Laurophyllum* sp. indet. 4), MGB-88876. **G:** Morphotype 7 (*Laurophyllum* sp. indet. 5), MGB-88877. **H:** Morphotype 8 (*Laurophyllum* sp. indet. 6), MGB-88878. **I:** Morphotype 9 (*Laurophyllum* sp. indet. 7), MGB-88879. **J:** Morphotype 10 (*Laurophyllum* sp. indet. 8), MGB-88880. Scale bar 1 cm.



Morfotipus 8

Figs. 3.2H; 3.3F

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88878.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla presenta forma el·líptica, és peciolada i lleugerament asimètrica sobretot prop de la base. Les mides són 6,2 cm de llargada per 2,1 cm d'amplada (micròfila II). La categoria de la relació llargada-amplada del limbe (L:W) és de 2–3:1. L'àpex és acuminat formant un prominent **degotador**. El marge és enter. La base és decurrent.

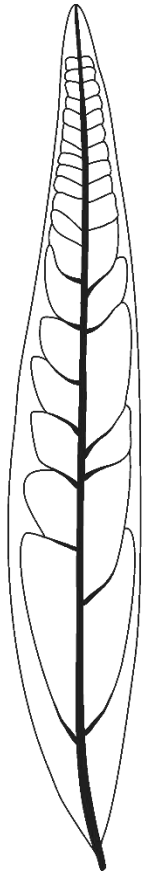
Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. La nervadura secundària està poc definida i la seva caracterització és complicada per la deficient conservació. Els nervis secundaris surten del primari formant angles d'uns 70° i a prop del marge s'arquegen bruscament unint-se amb el nervi secundari situat a sobre.

AFINITAT TAXONÒMICA: La forma el·líptica, el marcat degotador i el patró de nervadura secundària broquidòdroma són caràcters comuns en les lauràcies. Per això, i de manera provisional s'ha inclòs aquesta espècie dins de *Laurophyllum* (*Laurophyllum* sp. indet. 6).

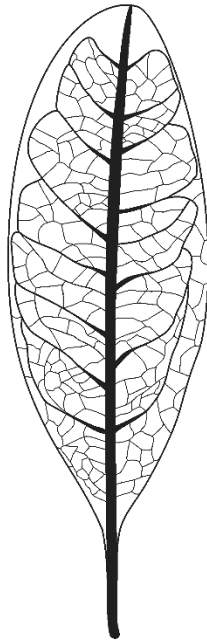
COMPARACIÓ: La asimetria del limbe, l'àpex formant un degotador i l'angle entre el nervi principal i el secundari quasi ortogonals són els caràcters que permeten diferenciar aquest morfotipus de la resta de fulles de *Laurophyllum* descrites en aquesta estudi (Taula 3.4 i Fig. 3.3).

► **FIGURA 3.3:** Esquema dels caràcters foliars de les espècies de *Laurophyllum* amb nomenclatura oberta de les localitats estudiades. **A:** Morfotipus 3 (*Laurophyllum* sp. indet. 1). **B:** Morfotipus 4 (*Laurophyllum* sp. indet. 2). **C:** Morfotipus 5 (*Laurophyllum* sp. indet. 3). **D:** Morfotipus 6 (*Laurophyllum* sp. indet. 4). **E:** Morfotipus 7 (*Laurophyllum* sp. indet. 5). **F:** Morfotipus 8 (*Laurophyllum* sp. indet. 6). **G:** Morfotipus 9 (*Laurophyllum* sp. indet. 7). **H:** Morfotipus 10 (*Laurophyllum* sp. indet. 8). Escala 1 cm.

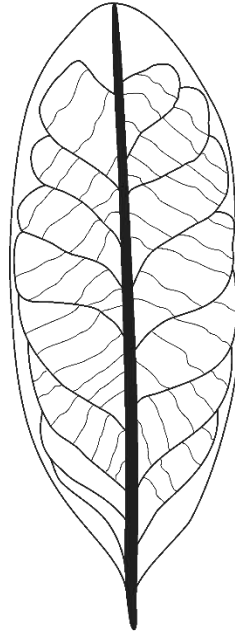
FIGURE 3.3: Scheme of foliar architecture from the *Laurophyllum* species left in open nomenclature from the localities studied. **A:** Morphotype 3 (*Laurophyllum* sp. indet. 1). **B:** Morphotype 4 (*Laurophyllum* sp. indet. 2). **C:** Morphotype 5 (*Laurophyllum* sp. indet. 3). **D:** Morphotype 6 (*Laurophyllum* sp. indet. 4). **E:** Morphotype 7 (*Laurophyllum* sp. indet. 5). **F:** Morphotype 8 (*Laurophyllum* sp. indet. 6). **G:** Morphotype 9 (*Laurophyllum* sp. indet. 7). **H:** Morphotype 10 (*Laurophyllum* sp. indet. 8). Scale bar 1 cm.



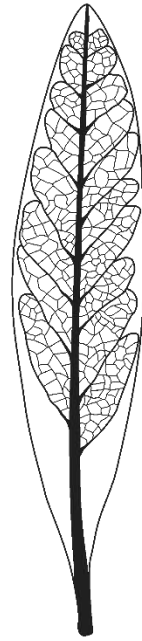
A



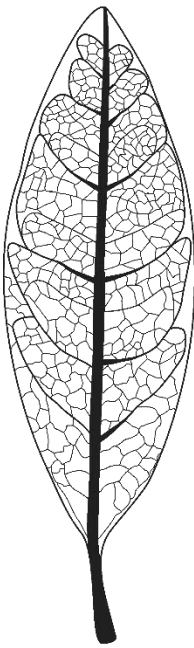
B



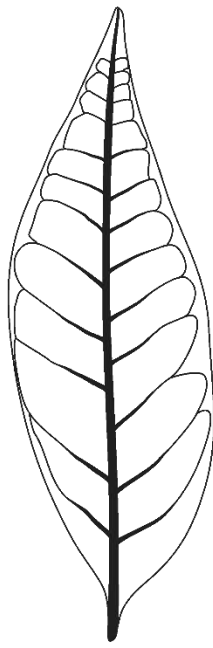
C



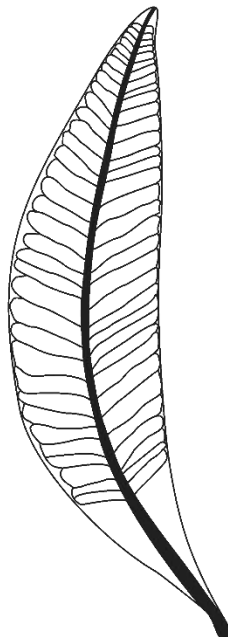
D



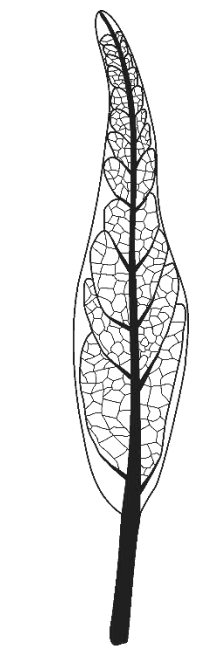
E



F



G



H

Morfotipus 9

Figs. 3.2I; 3.3G

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88879.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla presenta forma el·líptica, és simètrica, peciolada, amb mides de 4,5 cm de llargada per 1,1 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació llargada-amplada és superior a 4:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'apex, encara que li manca una part, és agut.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma. Del nervi primari surten més d'una vintena de nervis secundaris disposats de manera oposada. Aquests nervis formen angles subortogonals (80° – 90°) amb el primari i segueixen la mateixa trajectòria fins a prop del marge, on s'uneixen bruscament amb el nervi secundari suprajacent. La nervadura terciària intercostal forma una xarxa reticulada regular (Taula 3.4).

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest morfotipus s'ha relacionat amb el gènere *Laurophyllum* (*Laurophyllum* sp. indet. 7) en base a la forma de la fulla i el tipus de nervadura.

COMPARACIÓ: Els nombrosos nervis secundaris, disposats ortogonalment respecte al primari i sense variar la seva trajectòria són un criteri sòlid per poder diferenciar aquest morfotipus de la resta del mateix gènere descrits aquí (Fig. 3.3).

Morfotipus 10

Figs. 3.2J; 3.3H

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88880.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla presenta forma lanceolada, peciolada i simètrica i mesura 2,4 cm de llargada per 0,6 cm d'amplada (micròfila II). La relació llargada-amplada del limbe (L:W)

és superior a 4:1. L'apex és acuminat formant un prominent degotador. El marge és enter. La base és atenuada.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. La nervadura secundària és broquidòdroma. Els nervis secundaris surten del primari formant angles d'uns 40°. El primer parell de nervis secundaris són pràcticament basals i surten del primari formant un angle de 30°. La nervadura terciària forma una fàbrica poligonal irregular.

AFINITAT TAXONÒMICA: El marcat degotador, la forma lanceolada així com una nervadura secundària broquidòdroma són caràcters foliars típics de les lauràcies per aquest motiu s'ha atribuït el Morfotipus 10 al paragènere *Laurophyllum* (*Laurophyllum* sp. indet. 8). Fernández-Marrón (1971a, lám. 4 fig. 8) va atribuir fulles similars a *Laurus subprimigenia* SAPORTA en la flora de Cervera.

COMPARACIÓ: Els caràcters foliars distintius d'aquest morfotipus són el marcat degotador, tot i que també és present a *Laurophyllum* sp. indet. 6 que correspon al Morfotipus 8 (Taula 3.4; Fig. 3.3). No obstant, el Morfotipus 10 té una mida molt més petita i una base atenuada en comptes de decurrent. A més els nervis secundaris d'aquesta espècie formen angles més aguts (Taula 3.4).

Morfotipus 11

Fig. 3.4

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1259.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Aquesta fulla té forma espatulada, és simètrica, peciolada i mesura 1,7 cm de llargada per 0,7 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació L:W és 2–3:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'àpex arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma. Els nervis secundaris surten del primari formant angles aguts (20°) que s'uneixen a prop del marge amb el nervi secundari suprajacent.

AFINITAT TAXONÒMICA: Exemplars amb les mateixes característiques foliars van ser atribuïts per Fernández-Marrón (1971a) a *Banksia deikeana* HEER.



FIGURA 3.4: Morfotipus 11 (*Banksia deikeana*), SA-1259, de l'ordre de les proteals, Priabonià de Sarral. Escala 1 cm.

FIGURE 3.4: Morphotype 11 (*Banksia deikeana*), SA-1259, from the order Proteales, Priabonian of Sarral. Scale bar 1 cm.

Caràcters foliars distintius dels morfotipus atribuïts a <i>Laurophyllum</i> Foliar features of morphotypes related to indetermined <i>Laurophyllum</i>						
Denominació	Forma del limbe	Àpex	Base	Llargada x amplada (cm)	Nervadura	Altres caràcters distintius
Morfotipus 3 (<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 1)	El·líptica	Agut	Atenuada	3,3-10 x 1,5	· Primària: pennada · Secundària: Broquidòdroma. Nervis secundaris formant angles de 60-70° amb el primari.	· Els nervis intersecundaris s'uneixen distalment amb el suprajacent
Morfotipus 4 (<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 2)	El·líptica	-	Atenuada	2,1-4,2 x 1-1,1	· Primària: pennada · Secundària: Broquidòdroma. Angles secundaris formant angles de 70° amb el primari	· Els nervis intersecundaris s'uneixen distalment amb el suprajacent
Morfotipus 5 (<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 3)	El·líptica	Agut	Atenuada	5,2 x 1,7	· Primària: pennada · Secundària: Broquidòdroma. Els secundaris surten del primari amb angles de 70°-90°.	
Morfotipus 6 (<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 4)	El·líptica	-	Decurrent	5 x 1,1	· Primària: pennada · Secundària: Broquidòdroma. Els nervis secundaris formen angles de 40° amb el primari	
Morfotipus 7 (<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 5)	El·líptica	Agut	Atenuada	3,1-5,3 x 1-1,6	· Primària: pennada · Secundària: Broquidòdroma. El nervis secundaris formen angles de 70° amb el primari	
Morfotipus 8 (<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 6)	El·líptica	Acuminat formant un degotador	Decurrent	6,2 x 2,1	· Primària: pennada · Secundària: Broquidòdroma. Els nervis secundaris formen angles de 70° amb el principal.	
Morfotipus 9 (<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 7)	El·líptica	Agut	Atenuada	4,5 x 1,1	· Primària: pennada. · Secundària: Broquidòdroma. Nombrosos nervis secundaris formant angles pràcticament ortogonals amb el primari.	
Morfotipus 10 (<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 8)	El·líptica. Simètrica	Acuminat formant un degotador	Atenuada	2,4 x 0,6	· Primària: pennada · Secundària: Broquidòdroma. Els nervis secundaris formen angles de 40° amb el primari	

TAULA 3.4: Caràcters foliars distintius de *Laurophyllum* identificats en les dues localitats estudiades. En negreta es destaquen els caràcters més diferencials.

TABLE 3.4: Foliar features of *Laurophyllum* recognized in the localities studied. Distinctive characters outlined in bold.

Morfotipus 12

Fig. 3.5

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88881.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla d'aquesta espècie és **lineariforme**, simètrica, peciolada i amb dimensions de 7 cm de llargada per 0,6 cm d'amplada (micròfila III). La categoria de la relació llargada-amplada del limbe és superior a 4:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'àpex és agut.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és broquidòdroma. Del nervi principal surten aproximadament 35 parells de nervis secundaris. Aquests estan situats oposadament a prop de la base i són suboposats a prop de l'àpex formant angles d'entre 36° i 52° amb el nervi principal. Els nervis secundaris presenten un recorregut molt arquejat i es disposen paral·lels al marge, per on discorre la meitat del seu trajecte abans d'unir-se amb el nervi secundari immediatament superior. La unió entre el nervi principal i el secundari és excurrent. El patró de nervis terciaris forma una xarxa poligonal irregular. Els nervis terciaris exteriors formen arcs.

AFINITAT TAXONÒMICA: Sanz de Siria (1992) en l'estudi de la macroflora fòssil de Cervera atribueix al gènere *Grevillea* R. BROWN exemplars molt lineariformes i de marge enter que coincideixen amb la descripció proporcionada aquí pel Morfotipus 12 i provisionalment s'ha assumit aquesta atribució.



FIGURA 3.5: Morfotipus 12 (*Grevillea* sp.), MGB-88881 de l'ordre de les proteales del Rupelià de Cervera. Escala 1 cm.

FIGURE 3.5: Morphotype 12 (*Grevillea* sp.), MGB-88881 belonging to the Proteales from the Rupelian of Cervera. Scale bar 1 cm.

Morfortipus 13

Figs. 3.6A; 3.7A,B,C,D,E

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1035. Cervera: MGB-88882, CE-77, CE-122, CE-1002, CE-1003, CE-1005, CE-1008, CE-1010, CE-1034, CE-1040, CE-1044, CE-1058, CE-1082, CE-1090, CE-1094, CE-1112, CE-1117, CE-1121, CE-1131, CE-1137, CE-1153, CE-1179, CE-1210, CE-1216, CE-1227, CE-1238.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La forma del limbe d'aquesta espècie és lineariforme (Fig. 3.7A) i en la majoria d'exemplars és simètric. La fulla és peciolada. L'exemplar de Sarral representa un fragment del terç superior del limbe i té unes dimensions de 9,5 cm de llargada per 1,5 cm d'amplada. Les mides dels exemplars de Cervera oscil·len entre 5,3 i 14,5 cm de llargada i entre 0,7 i 1,7 cm d'amplada (micròfila I, II, III i mesòfila I, II). La categoria de la relació entre la llargada i amplada del limbe és superior a 4:1 en els exemplars de les dues localitats estudiades. El marge pot ser crenat, serrat o enter (Fig. 3.7B, 3.7C i 3.7D respectivament). La base pot ser atenuada, convexa o lleugerament arrodonida i en alguns exemplars és lleugerament asimètrica. L'àpex és agut. Les dents es poden distribuir al llarg de tot el limbe o bé, poden estar restringides a la part central i/o superior de la làmina. Les dents poden ser **regulars** o **irregulars** (Fig. 3.7C). La forma del flanc **proximal** de les dents pot ser recta o cònca. En canvi el **flanc distal** és arrodonit. A l'àpex de les dents d'alguns exemplars de Cervera s'observa un enfosquiment que podria correspondre a glàndules (Fig. 3.7B). El **sinus** també és arrodonit. Les dents són simples, arrodonides i poden ser **pròximes** o **distants**.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma. Del nervi principal en surten una vintena de nervis secundaris formant angles de 45° amb un recorregut arquejat molt lax. A la meitat del seu trajecte se situen paral·lels al marge i finalment s'uneixen al nervi secundari suprajacent sense variar l'angle. El primer parell de nervis secundaris però, presenta angles més aguts, aproximadament d'uns 20°. Aquests sorgeixen quasi de la base del limbe i s'uneixen amb el segon parell de nervis secundaris a un quart de l'alçada del limbe. La unió entre la nervadura primària i secundària és decurrent. La nervadura terciària intercostal forma un entramat poligonal regular. Dels nervis secundaris sorgeixen els nervis terciaris exteriors formant arcs. A prop de les dents, dels nervis

secundaris surt un nervi terciari exterior amb un angle quasi ortogonal. Aquest arriba a l'apex de la dent. La nervadura quaternària forma una xarxa poligonal regular.

AFINITAT TAXONÒMICA: El recorregut del primer parell de nervis secundaris és un caràcter molt distintiu d'aquest morfotipus. El patró de nervadura i la forma del limbe coincideix amb el gènere *Salix* LINNÆUS. La presència de glàndules a l'apex de la dent no és estranya en aquest gènere, com per exemple en *S. lucida* MUHLENBERG. Tanmateix, seria necessari un estudi detallat de les cèl·lules epidèrmiques, rarament conservades en el material estudiat, per tal de poder confirmar la presència de glàndules. Sanz de Siria (1992) descriu varies espècies de *Salix* en la flora oligocena de Cervera. El Morfotipus 13 s'inclouria dins de *Salix lavateri* HEER i *Salix angusta* AL. BROWN, descrites i figurades per Sanz de Siria (1992, làm. 2, fig. 9) i Fernández-Marrón (1971a, làm. 3, fig. 17). Segons aquests autors, la principal diferència entre aquestes dues espècies de fulles fòssils són la forma del limbe i el tipus de marge. *S. lavateri* és lineariforme i el marge és enter mentre que *S. angusta* presenta un marge serrat i la forma del limbe és més el·líptica. Thiébaud (2002) va estudiar alguns exemplars d'aquest gènere de la flora miocena d'Hongria i arribà a la conclusió que el patró de nervadura és el caràcter foliar més regular dins de cada espècie, mentre que les característiques fisionòmiques del limbe tals com tipus de marge, forma de les dents, forma del limbe, etc. són caràcters molt variables que responen a determinades condicions ambientals. Aquest sembla ser el cas de les dues espècies aquí sinonimitzades. D'acord amb les normes del codi de nomenclatura internacional d'algues fongs i plantes (McNeill *et al.*, 2012, article 30.8) l'espècie amb prioritat nomenclatural seria *S. lavateri*.



FIGURA 3.6: *Espècies* de l'ordre de les malpighials del Priabonià de Sarral. **A:** Morfotipus 13 (*Salix lavateri*), SA-1035. **B:** Morfotipus 15 (*Salix* sp. indet. 2), SA-1298a. Escala 1 cm.

FIGURE 3.6: *Species* belonging to the order Malpighiales from the Priabonian of Sarral. **A:** Morphotype 13 (*Salix lavateri*), SA-1035. **B:** Morphotype 15 (*Salix* sp. indet. 2), SA-1298a. Scale bar 1 cm.

Morfotipus 14

Fig. 3.7E

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88883.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla presenta una forma el·líptica, és peciolada, simètrica i mesura 5,2 cm de llargada per 0,6 cm d'amplada (micròfila II). La categoria de la relació L:W és superior a 4:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'apex agut.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és broquidòdroma i està formada per quinze parells de nervis secundaris que surten del primari formant angles d'entre 40° i 50°. Distalment, i sense modificar el seu recorregut, s'uneixen amb el nervi secundari situat just per sobre. La inserció dels nervis secundaris amb el nervi principal és decurrent. La nervadura terciària intercostal forma una xarxa poligonal irregular.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquesta espècie és molt semblant a *Salix media* HEER mencionada i figurada a Cervera per Fernández-Marrón (1971a, làm. 3 figs. 21–23) i Sanz de Siria (1992, làm. 2, fig. 11). Tanmateix, la diagnosi original és molt breu i hi manquen caràcters importants tals com el tipus de marge. El Morfotipus 14, presenta molts caràcters foliars típics de les salicàcies així com la forma del limbe i el patró de nervadura. Per aquests motius aquest morfotipus s'atribueix a *Salix* sp. indet. 1 a l'espera de poder estudiar amb més detall el material tipus.

Morfotipus 15

Fig. 3.6B; 3.7F

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1035. Cervera: MGB-88884, CE-108, CE-1156, CE-1193, CE-1206.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El limbe d'aquesta espècie es caracteritza per ser el·líptic i simètric. La fulla és peciolada i les mesures del limbe varien entre 7–7,6 cm de llargada i entre 0,8 i 0,9 cm d'amplada (micròfila II). La relació entre la llargada del limbe i l'amplada és superior a 4:1. El marge és marcadament serrat. La base és decurrent i l'apex agut. Les dents són regulars, distants i situades de manera oposada-suboposada formant dotze parells a ambdós costats del limbe. Els flancs proximal i distal de les dents són rectes (dents agudes). El sinus és molt arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. La nervadura secundària està composta per quaranta parells de nervis secundaris que radien del primari formant amb ell angles de 45°. Aquests nervis continuen amb un angle constant fins a les proximitats del marge on bruscament se situen paral·lels al marge i s'uneixen amb el nervi secundari situat

just a sobre. En el punt de màxima curvatura dels nervis secundaris, coincidint amb el punt més pròxim al marge, surt un nervi terciari que va a parar a l'apex de cada dent i constitueix el seu nervi principal. La nervadura terciària intercostal forma una xarxa poligonal regular.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquesta espècie presenta gran similitud amb un espècimen de Sarral atribuït a *Engelbardia orsbergensis* JÄHNICHEN, MAI ET WALTHER per Hably i Fernández-Marrón (1998, lám. 3, fig. 21). Tanmateix, aquestes autores ja denotaren que aquesta determinació s'hauria de revisar. En aquesta tesi s'ha atribuït provisionalment el Morfotipus 15 a *Salix* sp. indet. 2 en base a la forma del limbe i als caràcters de la nervadura (nervadura secundària).

Morfotipus 16

Fig. 3.8A

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1066, SA-1398, SA-1423, SA-1796.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El folíols d'aquesta espècie presenten forma espatulada, són peciolats i les seves mides varien entre 2 i 2,2 cm de llargada i entre 0,8 i 0,9 cm d'amplada (leptòfila I, micròfila I). La categoria de la relació L:W se situa dins de 2–3:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'apex emarginat.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma. Del nervi principal sorgeixen nou parells de nervis secundaris situats de manera oposada i formant angles de 45° amb el nervi principal. Prop del marge els nervis secundaris s'uneixen amb el nervi suprajacent.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest morfotipus és molt semblant als exemplars descrits per Fernández-Marrón (1971a) a la flora priaboniana de Sarral i atribuïts a *Dalbergia bella* HEER. En aquesta tesi es manté provisionalment aquesta atribució taxonòmica.

Morfotipus 17

Fig. 3.8B

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1017, SA-1071, SA-1133.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Els folíols d'aquesta espècie es caracteritzen per tenir una morfologia el·líptica-oblonga amb una marcada asimetria basal, són peciolats i amb mides de 2,2 cm de llargada per 0,5 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació entre la llargada del limbe i amplada d'aquests (L:W) és 2–3:1. El marge és enter. En un costat de la làmina la base mostra una morfologia decurrent mentre que a l'altre exhibeix una forma arrodonida. Herendeen (1992) en la revisió taxonòmica d'aquesta espècie concloué que la forma de la base indicava la disposició del folíol lateral dins la fulla, essent el costat amb base decurrent el proximal, mentre que el flanc distal presentaria la base arrodonida. L'àpex és arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma. De la part proximal de la làmina en sorgeix un nervi secundari basal que forma un angle de 25° amb el nervi primari i pot arribar fins a la meitat del folíol sense modificar la seva trajectòria. Allà, s'uneix amb el nervi secundari suprajacent. La resta de nervis secundaris formen un angle d'aproximadament 50° amb el primari i s'uneixen amb el nervi secundari suprajacent a prop del marge. Els nervis terciaris intercostals formen angles de 60° amb els nervis secundaris.

AFINITAT TAXONÒMICA: La forma oblonga del limbe, la base asimètrica i sobretot la presència d'un nervi secundari basal, concorden amb la descripció original de l'espècie *Podocarpium podocarpum* (AL. BRAUN) HERENDEEN. A partir de la revisió taxonòmica duta a terme per Herendeen (1992) *Podogonium knorrii* (AL. BRAUN) i *Podogonium obtusifolium* HEER serien sinònims de *Podocarpium podocarpum*. Tot i que en les associacions estudiades *Podocarpium* només s'ha trobat a l'associació de Sarral, Sanz de Siria (1992) també l'esmentà en la col·lecció Martí Madern de Cervera (Sanz de Siria 1992, làm. 6, fig. 7 i làm. 6, fig. 9).

Morfofitipus 18

Fig. 3.10A

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88885.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El folíol té forma el·líptica, és peciolat, lleugerament asimètric a la base i mesura 3,2 cm de llargada i 1,2 cm d'amplada (micròfila II). La categoria de la relació entre la llargada i l'amplada del limbe és 2–3:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'apex discretament emarginat.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. El patró de nervis secundaris és broquidòdrom format per deu parells situats, de manera oposada a ambdós costats del nervi central, amb el qual s'uneixen de manera excurrent i formant angles d'aproximadament 70°. La seva trajectòria es manté invariable fins a la meitat del seu recorregut on es dicotomitzen. Un dels nervis resultants s'uneix amb el nervi secundari infrajacent mentre que l'altre s'uneix amb el nervi suprajacent. S'observen nervis intersecundaris paral·lels als nervis secundaris majors i tan llargs com els nervis secundaris principals. La nervadura terciària intercostal forma un entramat poligonal regular. La nervadura terciària exterior forma arcs.

AFINITAT TAXONÒMICA: La forma espatulada simètrica i l'apex emarginat són característics del gènere *Robinia*. Tanmateix, degut a l'elevada convergència evolutiva del grup de les fabals és molt difícil aprofundir en la seva taxonomia. Per aquesta raó, el Morfofitipus 18 s'ha atribuït a *Robinia* sp.

Morfofitipus 19

Fig. 3.10B

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88886; CE-1059; CE-1069; CE-1124; CE-1136; CE-1138; CE-1139; CE-1141; CE-1142; CE-1143; CE-1148; CE-1149; CE-1150; CE-1152; CE-1155; CE-1165; CE-1215; CE-1233; CE-1303.

DESCRIPCIÓ:

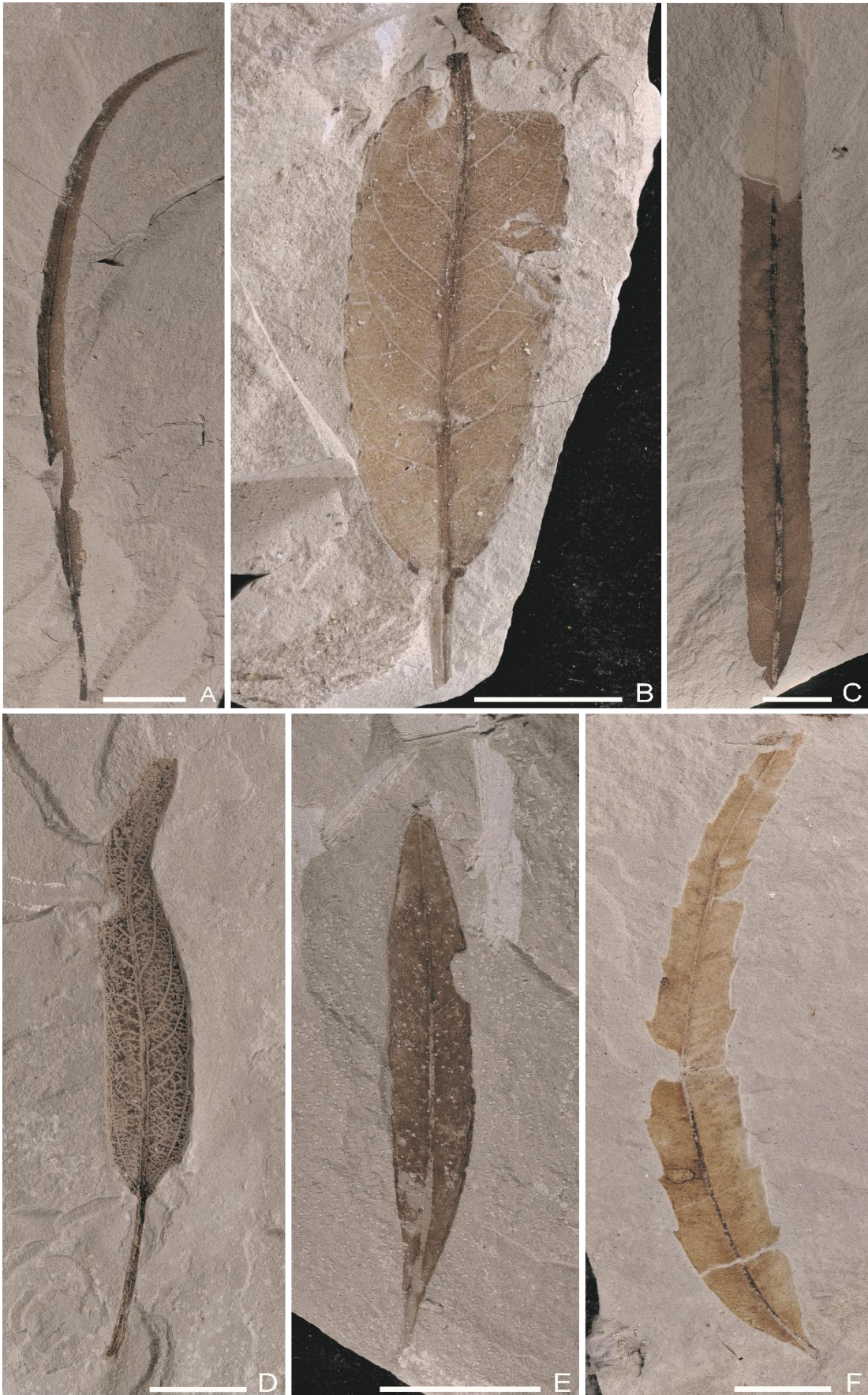
Caràcters del limbe. Foliols de forma oblonga, subsèssils, lleugerament asimètrics i amb mides que oscil·len entre 1 i 1,8 cm de llargada per 0,2 i 0,7 cm d'amplada (leptòfila II). La categoria de la relació llargada-amplada és normalment de 2–3:1 però pot arribar a ser superior a 4:1. El marge és enter. La base i l'àpex presenten una forma arrodonida.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és actinòdroma formada per tres nervis principals. Els dos nervis laterals discorren paral·lels al marge i es van atenuant a mesura que s'aproximen a l'àpex. Els nervis secundaris transcorren perpendiculars als primaris, unint-los.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest morfotipus coincideix amb els caràcters diagnòstics proporcionats per Sanz de Siria (1992) per a *Mimosites segarrensis* SANZ DE SIRIA.

► **FIGURA 3.7:** Espècies de l'ordre de les malpigials del Rupelià de Cervera. **A:** Morfotipus 13 (*Salix lavateri*) de forma lineariforme, CE-77. **B:** Morfotipus 13 (*S. lavateri*) amb marge crenat i glàndules a l'àpex de la dent, CE-122. **C:** Morfotipus 13 (*S. lavateri*) amb marge serrat irregular, CE-1312. **D:** Morfotipus 13 (*S. lavateri*) de marge enter, CE-1121. **E:** Morfotipus 14 (*Salix* sp. indet. 1), MGB-88883. **F:** Morfotipus 15 (*Salix* sp. indet. 2), MGB-88884. Escala 1 cm.

FIGURE 3.7: Species of the Order Malpighiales from the Rupelian of Cervera. **A:** Morphotype 13 (*Salix lavateri*) with elliptic shape, CE-77. **B:** Morphotype 13 (*S. lavateri*) with crenate margin and glands at the tip of the tooth, CE-122. **C:** Morphotype 13 (*S. lavateri*) with serrate and irregular teeth, CE-1312. **D:** Morphotype 13 (*S. lavateri*) with entire margin blade, CE-1121. **E:** Morphotype 14 (*Salix* sp. indet. 1), MGB-88883. **F:** Morphotype 15 (*Salix* sp. indet. 2), MGB-88884. Scale bar 1 cm.



Morfotipus 20

Figs. 3.8C; 3.9A; 3.10C

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1007. Cervera: MGB-88887, CE- 63, CE-1199, CE-1212.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Els folíols mostren una forma el·líptica-lleugerament oblonga, són peciolats i simètrics, amb dimensions d'1,0 cm de llargada per 0,2 cm d'amplada (leptòfila II). La categoria de la relació L:W oscil·la entre 2–3:1 i superior a 4:1. El marge és enter. La forma de la base és atenuada o arrodonida i l'àpex és agut però d'angle obtús.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. Degut a la conservació deficient ha estat impossible caracteritzar cap patró de nervadura d'ordre inferior.

AFINITAT TAXONÒMICA: Els pocs caràcters foliars presents en aquest morfotipus tals com forma del limbe o mides de l'exemplar semblen indicar que es tractaria d'una fabal. Degut al baix nombre de caràcters disponibles, és extremadament difícil realitzar una assignació taxonòmica a un nivell inferior al de l'ordre i el Morfotipus 20 s'ha atribuït a *Fabales* sp. indet. 1.

COMPARACIÓ: Les mides dels exemplars (Taula 3.6) així com la morfologia del limbe s'han considerat criteris distintius de l'espècie i permet diferenciar-la de la resta de fabales de les associacions florístiques estudiades (Fig. 3.10).

Morfotipus 21

Figs. 3.8D; 3.11B

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1041, SA-1092, SA-1095, SA-1119, SA-1120.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El folíol és simètric i peciolat, de morfologia espatulada ampla. Mesura 1,2–2,6 cm de llargada i 0,8–1 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació L:W és 1–2:1 i 3:1. El marge és enter. La base és atenuada o lleument còncava i l'apex és arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és broquidòdroma formada per quatre parells de nervis que sorgeixen del primari amb angles d'entre 40° i 50°. La unió entre el nervi principal i els secundaris és decurrent. La nervadura terciària no s'ha conservat.

AFINITAT TAXONÒMICA: L'arquitectura foliar del Morfotipus 20 presenta una gran semblança amb *Celastrus bruckmanni* AL. BRAUN, tal i com la descriu i figura Sanz de Siria (1992, làm. 7, fig. 9) a la localitat de Cervera. Tanmateix, la forma espatulada, marge enter i la nervadura secundària broquidòdroma del morfotipus són caràcters comparats per les fulles de totes les famílies de fabals. Per aquest motiu, s'ha atribuït provisionalment a Fabales sp. indet. 2.

COMPARACIÓ: Dins de les fabals indeterminades de forma espatulada ampla (Taula 3.5), la unió decurrent entre el nervi principal i el secundari només s'ha observat en aquest morfotipus. La base lleugerament còncava també és un caràcter clau per a la seva determinació (Fig. 3.11).

Morfotipus 22

Figs. 3.8E; 3.9B

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1273.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El folíol presenta una morfologia el·líptica, és simètric, peciolat i mesura 1,3 cm de llargada per 0,2 cm d'amplada (leptòfila II). La categoria de la relació llargada-amplada del limbe és 1–2:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'apex és marcadament agut.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma. Els nervis secundaris surten del primari amb angles pràcticament perpendiculars (70°–90°) i de

manera oposada a costat i costat del nervi principal mostrant una trajectòria invariable fins a prop del marge on s'uneixen amb el nervi secundari superior. La unió entre el nervi primari i els secundaris és excurrent. La nervadura terciària forma un reticle poligonal regular.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest morfotipus presenta pocs caràcters distintius. Caldria disposar de més exemplars amb una millor conservació per tal de poder aprofundir en l'estudi sistemàtic. Tanmateix, en base a les mides de l'exemplar i el patró de nervadura que és característic de les lleguminoses, s'ha atribuït de manera provisional a *Fabales* sp. indet. 3.

COMPARACIÓ: El tret distintiu d'aquest morfotipus és la seva forma el·líptica, l'apex agut i els nervis secundaris formant angles pràcticament perpendiculars amb el primari i de sorgint de forma excurrent (Taula 3.6 i Fig. 3.9).

Morfotipus 23

Fig. 3.8F; 3.11B

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1400.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Els folíols d'aquest morfotipus tenen forma espatulada molt ampla i són simètric, amb mides de 3,3 cm de llargada i 2,1 cm d'amplada (micròfila II). La relació llargada-amplada del limbe és superior a 4:1. El marge és enter. La base no s'ha conservat. L'apex és arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és broquidòdroma. Es distingeixen set parells de nervis secundaris oposats a costat i costat del nervi principal, sorgint de manera excurrent i formant un angle d'uns 40° amb ell. Els nervis secundaris no varien la seva trajectòria fins a les proximitats del marge on ràpidament s'arquegen i s'uneixen amb el nervi secundari suprajacent. La nervadura terciària intercostal forma una xarxa poligonal regular.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquesta fulla fòssil no s'ha pogut relacionar amb cap espècie fòssil anteriorment descrita en les localitats estudiades. No obstant, té certa similitud amb l'espècie actual *Ceratonia siliqua* LINNÆUS, el garrofer. Les fulles d'aquest arbre presenten cert

polimorfisme sobretot en la forma de l'apex que varia des de arrodonit fins a marcadament emarginat. Per aquest motiu aquest morfotipus s'ha determinat provisionalment com *Fabales* sp. indet. 4.

COMPARACIÓ: Dins del grup de les fabals indeterminades de forma espatulada, aquest morfotipus es distingeix per ser sèssil i tenir una base decurrent fet que la diferencia de *Fabales* sp. indet. 2 que correspon al Morfotipus 21 (Taula 3.5). No obstant el Morfotipus 23 presenta una forma espatulada més marcada i les seves dimensions són dues vegades més grans que la resta d'espècies de fabals de morfologia espatulada. Finalment, la unió excurrent entre el nervi principal i els secundaris també és un tret distintiu (Fig. 3.11).

Morfotipus 24

Figs. 3.8G; 3.9C

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1675.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El limbe d'aquest folíol presenta forma el·líptica (lleugerament romboïdal). És simètric, sèssil i mesura 1,3 cm de llargada i 0,4 cm d'amplada (leptòfila II). La categoria de la relació L:W és 1–2:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'apex agut però forma un angle obtús.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. La nervadura secundària és broquidòdroma i està constituïda per quatre parells de nervis oposats a costat i costat del nervi principal. Aquests nervis surten del principal de manera excurrent amb angles que oscil·len entre 45° (prop de la base) i 70° prop de l'apex. En l'únic fòssil disponible s'observen tres arcs basals que podrien correspondre a la nervadura terciària exterior.

AFINITAT TAXONÒMICA: Per la forma del limbe, el marge enter i sobretot les mides de l'únic exemplar disponible s'ha atribuït provisionalment a *Fabales* sp. indet. 5.

COMPARACIÓ: La forma lleugerament romboïdal d'aquest folíol de fabal és única entre les d'aquest grup de plantes estudiat en aquesta tesi (Fig. 3.9). Tanmateix, podria mostrar certa similitud amb *Fabales* sp. indet. 8 (Morfotipus 27), però aquesta última és peciolada mentre

que el Morfotipus 24 és sèssil. Finalment, els tres arcs terciaris exteriors basals també s'han considerat com un caràcter distintiu (Taula 3.6).

Morfotipus 25

Figs. 3.8H; 3.11C

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1675.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Foliols de forma espatulada molt estreta, simètrics, peciolats i amb dimensions de 2,6 cm de llargada per 0,8 cm d'amplada (micròfila II). La categoria de la relació L:W és 2–3:1. El marge és enter. La base és atenuada mentre que l'àpex és arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària, broquidòdroma es compon per nou parell de nervis disposats de manera alternant. Emergeixen del nervi primari amb un angle de 45°–60°, de manera marcadament decurrent i segueixen un recorregut sigmoïdal. La nervadura terciària forma una xarxa reticulada, poligonal i regular.

AFINITAT TAXONÒMICA: La forma espatulada del morfotipus és un caràcter distintiu de les fabals. Tanmateix, el material disponible no permet precisar més la determinació i s'ha determinat com *Fabales* sp. indet. 6.

COMPARACIÓ: Aquest morfotipus es diferencia de la resta de folíols de fabals de morfologia espatulada per ser més estret i pel recorregut sigmoïdal de la nervadura secundària (Taula 3.5 i Fig. 3.11).

Morfofitipus 26

Figs. 3.8I; 3.9D

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1316.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El limbe d'aquest folioli té forma marcadament el·líptica, és simètric, peciolat i les seves dimensions són 2,2 cm de llargada per 0,5 cm d'amplada (micròfila II). La categoria de la relació L:W és superior a 4:1. El marge és enter. La base és atenuada mentre que l'àpex és agut i prolongat.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. Degut al deficient estat de conservació de l'exemplar, no s'ha pogut observar el patró de nervadura d'ordre inferior.

AFINITAT TAXONÒMICA: La mida petita de l'únic exemplar disponible així com el patró de nervadura, suggereixen que aquest morfofitipus formaria part de les fabals. Malgrat això, seria convenient tenir més exemplars per tal d'aprofundir en la seva taxonomia i de manera provisional s'ha detreminat com *Fabales* sp. indet. 7.

COMPARACIÓ: La forma marcadament el·líptica del limbe i l'àpex agut són els dos caràcters que permeten distingir aquest morfofitipus de la resta dins del grup de fabals amb fulla el·líptica (Taula 3.6). *Fabales* sp. indet. 1 (Morfofitipus 20) és l'espècie d'aquest grup que s'hi assembla més però la forma del seu limbe és lleugerament oblonga i l'àpex forma un angle obtús (Fig. 3.9).

Morfotipus 27

Figs. 3.8J; 3.9E

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1687a,b.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Foliol de forma el·líptica, lleugerament fusiforme, asimètric a la part apical i peciolat. Les seves mides són 2,4 cm de llargada per 1,2 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació llargada-amplada del limbe és superior a 4:1. Presenta el marge enter. La base és atenuada mentre que l'àpex és molt curt, té forma aguda i angle obtús.

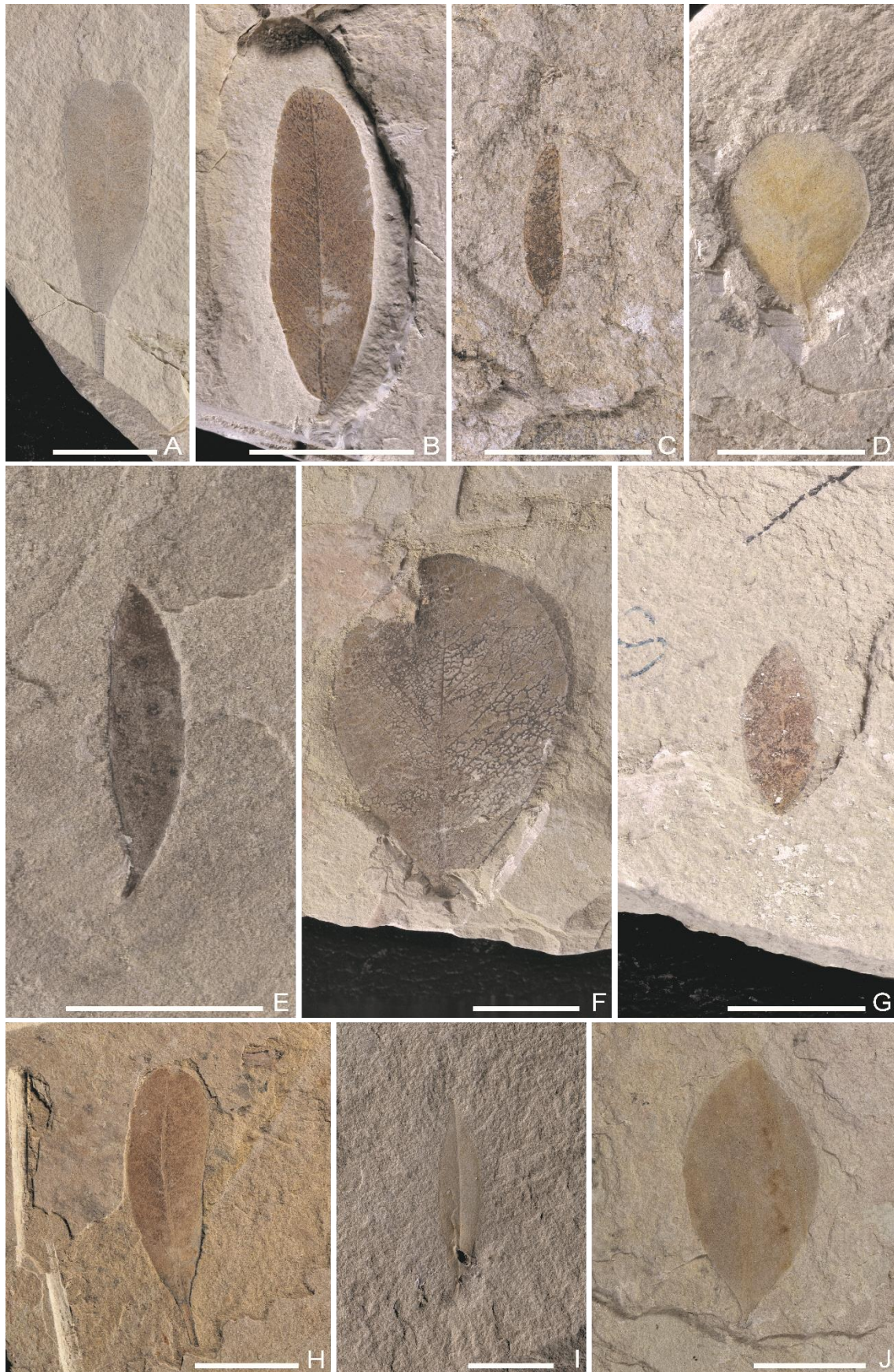
Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. La nervadura secundària és broquidòdroma, composta per sis parells de nervis secundaris suboposats a costat i costat del nervi principal i formant angles d'uns 45°–70° amb el primari. La unió entre el nervi primari i els secundaris és lleugerament decurrent. La nervadura terciària intercostal no s'ha conservat però la terciària exterior forma arcs.

AFINITAT TAXONÒMICA: La forma asimètrica del limbe és típica de les fulles compostes, com són la majoria de les fabals. Alhora la mida petita i el patró de nervadura coincideixen amb els de les fabals. Tanmateix, es requereix un nombre més gran d'exemplars per precisar la taxonomia d'aquesta espècie. De manera provisional s'ha determinat com Fabales sp. indet. 8.

COMPARACIÓ: La morfologia fusiforme del limbe i la marcada asimetria al terç superior del limbe s'han considerat caràcters diferenciadors respecte a la resta de fabals estudiades (Taula 3.6 i Fig. 3.9).

► **FIGURA 3.8:** Espècies de l'ordre de les fabals del Priabonià de Sarral. **A:** Morfotipus 16 (*Dalbergia bella*), SA-1066. **B:** Morfotipus 17 (*Podocarpium podocarpum*), SA-1071. **C:** Morfotipus 20 (Fabales sp. indet. 1), SA-1007. **D:** Morfotipus 21 (Fabales sp. indet. 2), SA-1041. **E:** Morfotipus 22 (Fabales sp. indet. 3), SA-1273. **F:** Morfotipus 23 (Fabales sp. indet. 4), SA-1400. **G:** Morfotipus 24 (Fabales sp. indet. 5), SA-1675. **H:** Morfotipus 25 (Fabales sp. indet. 6), SA-1078. **I:** Morfotipus 26 (Fabales sp. indet. 7), SA-1316. **J:** Morfotipus 27 (Fabales sp. indet. 8), SA-1687b. Escala 1 cm.

FIGURE 3.8: Species of Order Fabales from the Priabonian of Sarral. **A:** Morphotype 16 (*Dalbergia bella*), SA-1066. **B:** Morphotype 17 (*Podocarpium podocarpum*), SA-1071. **C:** Morphotype 20 (Fabales sp. indet. 1), SA-1007. **D:** Morphotype 21 (Fabales sp. indet. 2), SA-1041. **E:** Morphotype 22 (Fabales sp. indet. 3), SA-1273. **F:** Morphotype 23 (Fabales sp. indet. 4), SA-1400. **G:** Morphotype 24 (Fabales sp. indet. 5), SA-1675. **H:** Morphotype 25 (Fabales sp. indet. 6), SA-1078. **I:** Morphotype 26 (Fabales sp. indet. 7), SA-1316. **J:** Morphotype 27 (Fabales sp. indet. 8), SA-1687b) Scale bar 1 cm.



Morfotipus 28

Figs. 3.10D; 3.9F

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88888.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Els folíols d'aquesta espècie es caracteritzen per ser el·líptics, simètrics, subsèssils i amb mides de 1,1 cm de llargada per 0,2 cm d'amplada (leptòfila II) i el peciòlul és molt gruixut. La categoria de la relació llargada-amplada del limbe és superior a 4:1. El marge és enter. La base és atenuada mentre que l'àpex és agut tan de forma com d'angle.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. La secundària és broquidòdroma. Els secundaris sorgeixen del primari de forma marcadament decurrent formant angles d'uns 50° i amb recorregut convex. A prop del marge canvien bruscament el seu recorregut posant-se totalment paral·lels al marge i seguidament s'uneixen amb el nervi secundari situat just a sobre. La nervadura terciària forma una xarxa reticular poligonal regular.

AFINITAT TAXONÒMICA: El peciòlul rabassut (unió subsèssil amb el raquis) juntament amb les mides petites i el patró de nervadura de l'exemplar estudiat coincideix amb l'arquitectura foliar típica de les fabals per aquesta raó, el morfotipus estudiat aquí s'ha atribuït a *Fabales* sp. indet. 9.

COMPARACIÓ: El caràcter més distintiu d'aquest morfotipus és el recorregut marcadament convex dels nervis secundaris (Taula 3.6). A més a més, la base subsèssil permet distingir-lo de *Fabales* sp. indet. 3 que correspon al Morfotipus 22 (Fig. 3.9).

Morfotipus 29

Figs. 3.10E; 3.11D

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88889.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Els folíols presenten una morfologia espatulada i estreta, lleugerament asimètrica, són sèssils i amb dimensions de 1,3 cm de llargada per 0,4 cm d'amplada (micròfila D). La categoria de la relació llargada-amplada (L:W) és 3–4:1. El marge és enter. La base és lleugerament diferent a cada costat del limbe. És atenuada-decurrent en un dels flancs mentre que és cóncava en l'altre. L'àpex és arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada amb un recorregut simpodial. El patró de nervadura secundària és broquidòdrom. Està compost per cinc parells de nervis secundaris disposats de manera oposada o suboposada a cada banda del nervi principal. Aquests nervis surten del primari formant angles entre 40° i 50°. La nervadura terciària intercostal forma una xarxa de polígons regulars mentre que la nervadura terciària exterior forma arcs.

AFINITAT TAXONÒMICA: La forma espatulada lleugerament asimètrica i el patró de nervadura secundària broquidòdroma són caràcters foliars molt comuns entre les fabals. A la espera d'estudis més detallats d'aquest morfotipus, s'ha atribuït a *Fabales* sp. indet. 10.

COMPARACIÓ: La nervadura primària amb un recorregut simpodial tan sols s'ha observat en aquest morfotipus dins de les fabals estudiades, essent un caràcter determinant per a identificar-la dins de l'associació (Taula 3.5). Alhora, els folíols sèssils són fàcilment distingibles d'altres fabals de morfologia espatulada tals com *Fabales* sp. indet. 6, 19 o 21 (Morfotipus 25, 38 i 40 respectivament) que són espècies peciolades (Fig. 3.11).

Morfotipus 30

Figs. 3.9G; 3.10F

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88890.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El folíol és lineariforme i simètric. Mesura 2,7 cm de llargada per 0,2 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació L:W és superior a 4:1. El marge és enter. La base és atenuada, lleugerament asimètrica i acaba amb un peciòlul molt gruixut. L'apex és agut.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. La nervadura secundària és broquidòdroma formada per més d'una vintena de parells de nervis secundaris que radien del primari formant angles d'entre 50° i 70° disposats de manera equidistants. La unió entre el nervi principal i els secundaris és excurrent. A prop del marge cada nervi secundari vira bruscament per unir-se amb l'immediatament superior.

AFINITAT TAXONÒMICA: La morfologia, la mida petita del folíol i la nervadura secundària broquidòdroma són caràcters distintius de les fabals. Provisionalment aquest morfotipus s'ha determinat com a *Fabales* sp. indet. 11.

COMPARACIÓ: La forma tan elongada dels folíols d'aquesta espècie s'ha considerat un tret distintiu (Taula 3.6). Només *Fabales* sp. indet. 14 (Morfotipus 33) presenta una morfologia del limbe similar, però els seus folíols són sèssils (Fig. 3.9).

Caràcters foliars distintius de les espècies de Fabales indeterminades i forma espatulada <i>Foliar features of indetermined Fabales with obovate shape</i>					
Denominació	Àpex	Base	Llargada x amplada (cm)	Nervadura	Altres caràcters distintius
Morfotipus 21 (Fabales sp. indet. 2)	Arrodonit	Còncava /atenuada	1,2-2,6 x 0,8-1	· Primària: pennada · Secundària: broquidòdroma. Angles de 45° amb el primari i unió decurrent.	· Peciollada · Espatulada · ampla
Morfotipus 23 (Fabales sp. indet. 4)	Molt arrodonit	Atenuada	3,3 x 2,1	· Primària: pennada · Secundària: broquidòdroma. Angles de 40° amb el primari i unió excurrent.	· Espatulada · ampla · Sèssil
Morfotipus 25 (Fabales sp. indet. 6)	Arrodonit	Atenuada/d ecurrent. Lleument asimètrica	3,3 x 2,1	· Primària: pennada · Secundària: broquidòdroma. Angles de 45-60° amb el primari. Unió amb el nervi principal decurrent, · Terciària: reticle poligonal regular	· Espatulada · molt estreta. · Peciollada
Morfotipus 29 (Fabales sp. indet. 10)	Arrodonit	Decurrent	1,3 x 0,4	· Primària: pennada · Secundària: broquidòdroma. Angles de 40-50° amb el primari. Unió amb el nervi principal excurrent. · Terciària: reticle poligonal regular	· Espatulada · molt estreta. · Recorregut del nervi principal simpodial. · Sèssil
Morfotipus 34 (Fabales sp. indet. 15) indet. 5)	Emarginat molt asimètric	Atenuada	1,5 x 0,9	· Primària: pennada · Secundària: broquidòdroma. Angles de 45° amb el primari. Terciària: reticle poligonal regular	· Peciollat
Morfotipus 36 (Fabales sp. indet. 17)	Emarginat simètric	Decurrent	3,1 x 0,6	· Primària: pennada · Secundària: broquidòdroma. Angles de 50° amb el primari. Unió amb el nervi principal excurrent.	· Sèssil
Morfotipus 37 (Fabales sp. indet. 18)	Arrodonit	Atenuada/d ecurrent	3,1 x 1,4	· Primària: pennada · Secundària: broquidòdroma. Angles de 70° amb el primari. Primer parell de nervis secundaris formen angles de 40° amb el primari. Unió amb el nervi principal excurrent.	· Sèssil
Morfotipus 39 (Fabales sp. indet. 20)	Arrodonit	Atenuada. Peciollat	1,9 x 0,8	· Primària: pennada · Secundària: broquidòdroma. Angles 30-45° amb el primari. Unió amb el nervi principal excurrent.	· Espatulada · ampla
Morfotipus 40 (Fabales sp. indet. 21)	Arrodonit	Atenuada. Peciollat	3,1 x 0,8	· Primària: pennada · Secundària: broquidòdroma. Angles 20° amb el primari.	

TAULA 3.5: Caràcters foliars distintius dels morfotipus atribuïts a Fabales indeterminades de forma espatulada identificades en les localitats estudiades. En negra es destaquen els caràcter més diferencials.

TABLE 3.5: Foliar features of indetermined *Fabales* with obovate shape from the localities studied. Distinctive characters outlined in bold.

Morfotipus 31

Figs. 3.10G; 3.11E

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88891, CE-1077, CE-1106, CE-1118, CE-1190, CE-1191, CE-1218.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Els folíols presenten una morfologia oblonga, lleugerament asimètrica a la base, són peciolats i mesuren 2,3 cm de llargada per 0,6 cm d'amplada (micròfila II). La relació foliar llargada-amplada es troba dins de la categoria 3–4:1. El marge és enter. La base és atenuada i un dels costats és lleugerament més ample que l'altre. L'àpex és arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és broquidòdroma. Els set parells de nervis secundaris surten del primari amb angles gairebé ortogonals (70°–90°) i ràpidament s'arquegen amb un recorregut lleugerament sinuós fins a situar-se paral·lels al marge on s'uneixen amb el nervi secundari suprajacent. La unió del nervi principal i el secundari és excurrent. La nervadura terciària intercostal decreix **abaxialment** respecte al nervi primari. És a dir, els nervis terciaris pròxims al marge, se situen pràcticament paral·lels al nervi principal, mentre que a prop del nervi primari, els nervis terciaris formen angles més aguts (120° respecte el primari).

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquesta fulla presenta certa similitud amb les espècies del gènere *Caesalpinites* SAPORTA descrites per Sanz de Siria (1992, lám. 5, figs. 10–11) a Cervera. Tenint en compte la convergència evolutiva dels folíols de les fabals (Herendeen i Dilcher, 1990), s'ha preferit atribuir provisionalment aquest morfotipus a *Fabales* sp. indet. 12.

COMPARACIÓ: Aquest morfotipus és l'únic del grup de les fabals aquí descrites que presenta una morfologia del limbe oblonga fet que s'ha considerat com un caràcter distintiu. A la vegada, la nervadura terciària que decreix abaxialment també es considera un altre caràcter característic (Fig. 3.11).

Morfortipus 32

Figs. 3.9H; 3.10H

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88892.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Els folíols d'aquesta espècie són sèssils i lineariformes. El limbe és simètric i les seves mesures són 1,5 cm de llargada i 0,2 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació llargada-amplada del limbe és superior a 4:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'apex agut.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma formada per nombrosos nervis que surten amb un angle agut (aproximadament 40°) respecte al nervi principal. El seu trajecte es manté constant fins a les proximitats del marge on brusquement vira i s'uneix amb el suprajacent. La nervadura terciària intercostal forma una xarxa reticulada de polígons regulars.

AFINITAT TAXONÒMICA: Degut a l'alt grau de polimorfisme foliar de les fabals s'ha preferit determinar-lo com *Fabales* sp. indet. 13.

COMPARACIÓ: La morfologia del limbe és un caràcter molt distintiu d'aquesta espècie (Taula 3.6) que comparteix tan sols amb *Fabales* sp. indet. 11 (Morfortipus 30). Tanmateix, els folíols d'aquesta darrera espècie són peciolats (Fig. 3.9).

Caràcters foliars distintius de les espècies de Fabales indeterminades i forma espatulada <i>Foliar features of indetermined Fabales with obovate shape</i>					
Denominació	Àpex	Base	Llargada x amplada (cm)	Nervadura	Altres caràcters distintius
Morfotipus 32 (Fabales sp. indet. 13)	Forma i angle agut	Atenuada. Sèssil	1,5 x 0,2	· Primària: pennada. · Secundària: broquidòdroma. Unió amb el primari formant angles 40°.	
Morfotipus 30 (Fabaceae sp. indet. 11)	Forma i angle agut	Atenuada. Peciolat	2,7 x 0,2	· Primària: pennada. · Secundària: broquidòdroma. Unió excurrent amb el primari formant angles 50°-70°.	· Part central i terç inferior mostra la part més ampla
Morfotipus 28 (Fabales sp. indet. 9)	Forma i angle agut.	Atenuada. Simètrica subsèssil	1,1 x 0,2	· Primària: pennada · Secundària: broquidòdroma formant angles de 50° amb el primari. Recorregut còncau.	· Forma fusiforme marcada. Asimetria al terç superior del limbe.
Morfotipus 27 (Fabales sp. indet. 8)	Forma i angle agut.	Atenuada. Peciolat	2,4 x 1,2	· Primària: pennada · Secundària broquidòdroma. Nervis secundaris formant angles de 45°-70° amb el primari. · Terciària: L'exterior forma arcs.	
Morfotipus 26 (Fabales sp. indet. 7)	Forma aguda prolongada. Angle agut	Atenuada. Simètrica. Peciolat	2,2 x 0,5	· Primària: pennada	· Forma del limbe lleugerament romboïdal. · 3 arcs basals. Possible
Morfotipus 24 (Fabales sp. indet. 5)	Agut. Angle obtús	Atenuat. Sèssil	1,3 x 0,4	· Primària: pennada. · Secundària broquidòdroma. Angles entre 45° a la base i 70° prop de l'àpex. · Terciària: L'exterior formant arcs.	· Unió entre el nervi secundari i el primari excurrent
Morfotipus 22 (Fabales sp. indet. 3)	Forma aguda. Angle agut	Atenuada/ decurrent.	3,3 x 2	· Primària: pennada · Secundària: broquidòdroma. Angles de 70°-90° amb el primari, · Terciària: Poligonal regular	
Morfotipus 20 (Fabales sp. indet. 1)	Agut. Angle obtús	Simètrica. Atenuada.	1 x 0,2	· Primària: pennada	

TAULA 3.6 CONTINUACIÓ: Caràcters foliars distintius de les espècies de Fabales sp. indet. i forma el·líptica identificades en les dues localitats estudiades. En negreta es destaquen els caràcters més diferencials.

TABLE 3.6 CONTINUED: Foliar features of Fabales sp. indet species with an elliptic shape from the localities studied. Distinctive characters outlined in bold.

Caràcters foliars distintius de les espècies de Fabales indeterminades i forma espatulada <i>Foliar features of indeterminated Fabales with obovate shape</i>					
Denominació	Àpex	Base	Llargada x amplada (cm)	Nervadura	Altres caràcters distintius
Morfotipus 33 (Fabaceae sp. indet. 14)	Forma i angle agut	Atenuada. Simètrica. Sèssil	2,1 x 0,7	· Primària: pennada · Secundària: broquidòdroma formada per nombrosos nervis secundaris que surten del primari amb angles 30°-60°	L'angle entre en nervi principal i els secundaris disminueix cap a l'àpex. · Forma del limbe lleugerament romboïdal
Morfotipus 35 (Fabales sp. indet. 16)	Forma aguda. Angle obtús	Atenuada. Peciolat	1,8 x 0,5	· Primària: pennada · Secundària: broquidòdroma. Angles amb el primari s'incrementen distalment (35°-45°). Unió amb el primari excurrent.	
Morfotipus 38 (Fabales sp. indet. 19)	Forma aguda. Angle obtús	Decurrent. Peciolat	2,1 x 0,7	· Primària: pennada · Secundària: broquidòdroma. Angles amb el primari creixen distalment (45°-60°). Unió amb el primari excurrent.	· Forma del limbe falciforme
Morfotipus 41 (Fabales sp. indet. 22)	Forma i angle agut	Atenuada. Lleugerament asimètrica. Peciolat	1,9 x 0,7	Primària: pennada · Secundària: broquidòdroma. Angles de 40°-50° amb el primari i trajectòria formant arcs molt laxes. Unió amb el primari lleument decurrent. · Terciària: Reticulada polygonal regular.	· Peciolat · Forma del limbe lleugerament romboïdal.

TAULA 3.6 CONTINUACIÓ: Caràcters foliars distintius de les espècies de Fabales sp. indet. i forma el·líptica identificades en les dues localitats estudiades. En negreta es destaquen els caràcter més diferencials.

TABLE 3.6 CONTINUED: Foliar features of Fabales sp. indet species with an elliptic shape from the localities studied. Distinctive characters outlined in bold.

Morfotipus 33

Figs. 3.9I; 3.10I

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88893.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El folíol presenta forma el·líptica lleugerament romboïdal. És sèssil, asimètric a la part basal. Les seves mides són 2,1 cm de llargada per 0,7 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació L:W és 2–3:1. El marge és enter. La base presenta un flanc atenuat mentre que l'altre és còncav, fet que resulta en un contorn foliar lleugerament romboïdal. L'àpex té una forma aguda i d'angle obtús.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és broquidòdroma. Aquesta última està composta per nou parells de nervis suboposats o oposats a costat i costat del nervi principal. Aquests nervis surten del primari formant angles des de 30° fins a 60° i mantenint una trajectòria constant fins a la meitat del seu recorregut, on passa a formar angles aguts fins unir-se amb el nervi secundari situat a sobre. L'angle entre el nervi primari i els secundaris disminueix cap a l'àpex i el tipus d'unió és decurrent. La nervadura terciària intercostal està poc definida però s'observa una xarxa poligonal regular. La nervadura terciària exterior forma arcs.

AFINITAT TAXONÒMICA: El folíol sèssil juntament amb l'asimetria de la base són caràcters força comuns en les fabals. El darrer caràcter reflectiria una posició lateral del folíol dins de la fulla composta. Degut a la manca de més caràcters que poguessin millorar la seva afinitat taxonòmica, aquest morfotipus s'ha determinat com *Fabales* sp. indet. 14.

COMPARACIÓ: La morfologia lleugerament romboïdal del limbe i la base sèssil s'han considerat caràcters distintius del morfotipus. *Fabales* sp. indet. 5 (Morfotipus 24) també mostra una base sèssil. La diferència entre els dos morfotipus rau en l'angle entre el nervi primari i els secundaris, que a *Fabales* sp. indet. 5 varia, fent-se més obtús cap a l'àpex (Taula 3.6 i Fig. 3.9).

Morfotipus 34

Fig. 3.10J; 3.11F

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88894.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Foliol de morfologia espatulada, asimètrica sobretot a l'àpex. Les seves mides són 1,5 cm de llargada per 0,9 cm d'amplada (micròfil·la I). La categoria de la relació llargada-amplada és 1–2:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'àpex és emarginat.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma formada per un parell de nervis secundaris disposats de manera alternant a costat i costat del nervi principal. Aquests nervis surten del primari formant angles de 45°. La nervadura terciària intercostal i exterior formen una xarxa reticular regular.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest morfotipus és molt semblant a *Sapotacites parvifolius* ETTINGSHAUSEN descrita per Sanz de-Siria (1996a, lám. 5, fig. 6) a Cervera. Aquesta espècie fòssil de fulles el·líptiques presenta a vegades un degotador, fet que porta a confusió amb les fulles de les lauràcies. Tanmateix, l'exemplar figurat per Sanz de-Siria (1996a) presenta una mida petita (2,5 cm de llarg per 1,7 cm d'ample) i àpex emarginat. Aquests caràcters no s'observen en les sapotàcies actualment però en canvi són típics de les lleguminoses. És per això que a l'espera d'estudis taxonòmics més detallats d'aquest morfotipus s'ha determinat com Fabales sp. indet. 15.

COMPARACIÓ: La morfologia marcadament espatulada amb un àpex emarginat molt asimètric i base atenuada són els caràcters distintius del morfotipus. La forma espatulada i l'àpex emarginat també són presents en els folíols de Fabales sp. indet. 17 que correspon al Morfotipus 36 (Taula 3.5), però la base d'aquesta última és molt decurrent i els seus folíols són sèssils (Fig. 3.11).

Morfotipus 35

Figs. 3.9J; 3.10K

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88895.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Aquest folíol té forma el·líptica amb la part central més ampla. És simètric, peciolat i les seves mides són 1,8 cm de llargada per 0,5 cm d'amplada (leptòfila II). La categoria de la relació foliar llargada-amplada és 3–4:1. El marge és enter. La base és atenuada mentre que l'àpex té forma aguda però l'angle és obtús.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària és broquidòdroma constituïda per cinc parells de nervis secundaris oposats i sorgint del primari amb angles de 35–45°. En el seu recorregut cap al marge s'arquegen suaument fins a juntar-se amb el nervi secundari situat a sobre. La unió entre el nervi primari i el secundari és excurrent i l'angle entre ells es fa més obtús cap a l'àpex. El patró de nervadura terciària no s'ha conservat.

AFINITAT TAXONÒMICA: Provisionalment aquest morfotipus s'ha inclòs dins del grup de les fabals tenint en compte la seva mida petita i la nervadura secundària broquidòdroma (Fabales sp. indet. 16).

COMPARACIÓ: La presència de peciòlul, s'ha considerat com un caràcter clau per diferenciar aquesta espècie de les espècies de fabals indeterminades amb folíols sèssils, com per exemple Fabales sp. indet. 19 i 22 que corresponen al Morfotipus 38 i 41 respectivament (Fig. 3.9J, Taula 3.6). L'angle obtús de l'àpex es diferencia de Fabales sp. indet. 21 (morfotipus 40) ja que, en aquesta última espècie l'àpex forma un angle agut.

Morfotipus 36

Figs. 3.10L; 3.11G

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88896.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El folíol és espatulat, sèssil i simètric. Mesura 3,1 de llargada per 0,6 cm d'amplada (micròfila II). La categoria de la relació llargada-amplada és superior a 4:1. El marge és enter. La base és molt decurrent i l'apex és emarginat i simètric.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. La secundària és broquidòdroma formada per cinc parells de nervis disposats de manera oposada en els dos costats del nervi principal. Aquests surten del primari amb angles de 50°. La unió entre el nervi principal i el secundari és excurrent.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest morfotipus s'ha determinat provisionalment com *Fabales* sp. indet. 17.

COMPARACIÓ: L'apex emarginat simètric d'aquest morfotipus només és compartit amb *Fabales* sp. indet. 15 (Morfotipus 34) entre les fabals de les associacions estudiades (Taula 3.5). No obstant aquesta última es caracteritza per disposar de peciòlul.

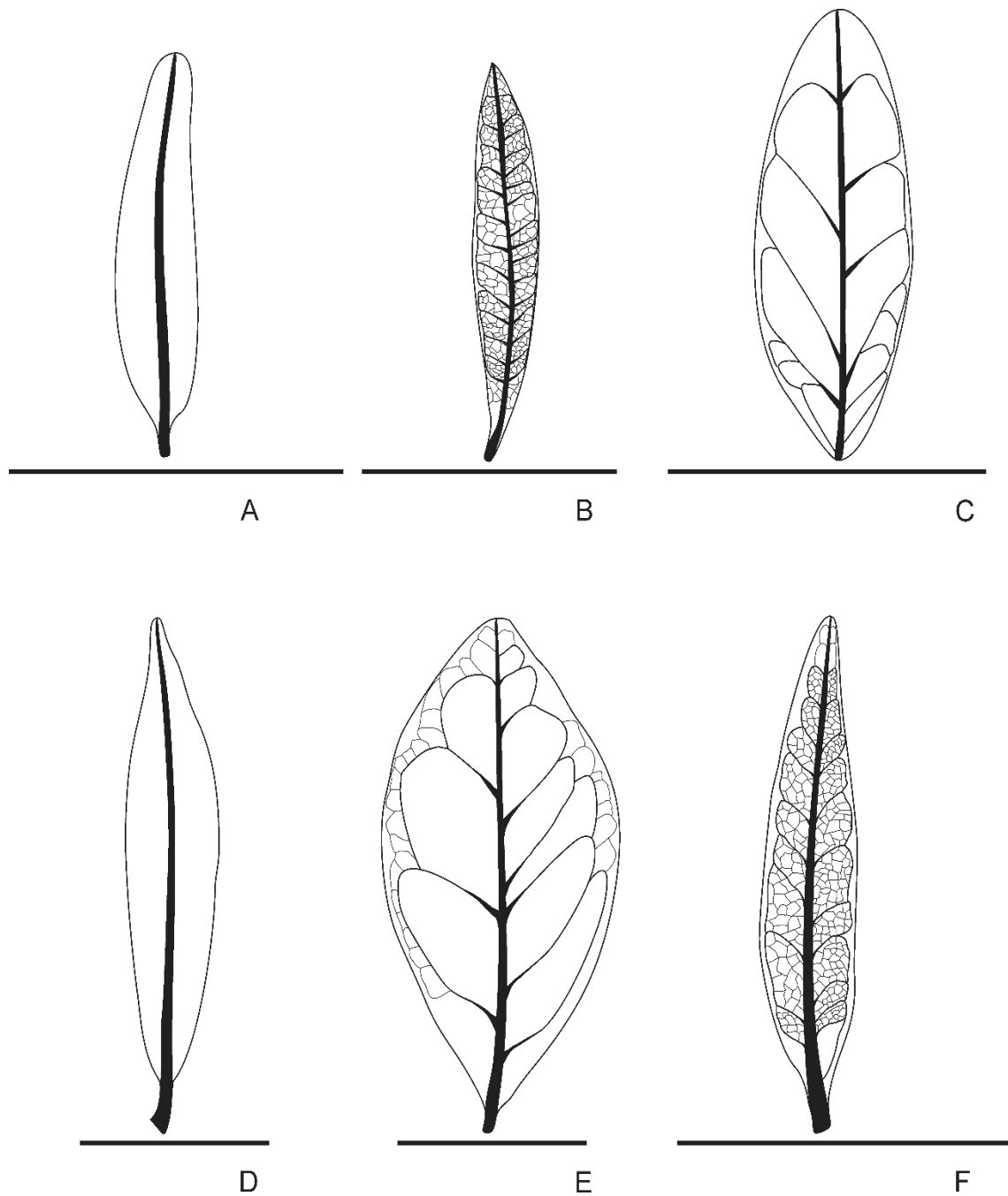


FIGURA 3.9: Esquemes dels folíols de forma el·líptica que s'han atribuït a espècies de l'ordre de les fabals deixades en nomenclatura oberta. **A:** Morfotipus 20 (Fabales sp. indet. 1). **B:** Morfotipus 22 (Fabales sp. indet. 3). **C:** Morfotipus 24 (Fabales sp. indet. 5). **D:** Morfotipus 26 (Fabales sp. indet. 7). **E:** Morfotipus 27 (Fabales sp. indet. 8). **F:** Morfotipus 28 (Fabales sp. indet. 9). Escala 1 cm.

FIGURE 3.9: Schemes of the leaflets with an elliptic shape related to species of Order Fabales left in open nomenclature. **A:** Morphotype 20 (Fabales sp. indet. 1). **B:** Morphotype 22 (Fabales sp. indet. 3). **C:** Morphotype 24 (Fabales sp. indet. 5). **D:** Morphotype 26 (Fabales sp. indet. 7). **E:** Morphotype 27 (Fabales sp. indet. 8). **F:** Morphotype 28 (Fabales sp. indet. 9). Scale 1 cm.

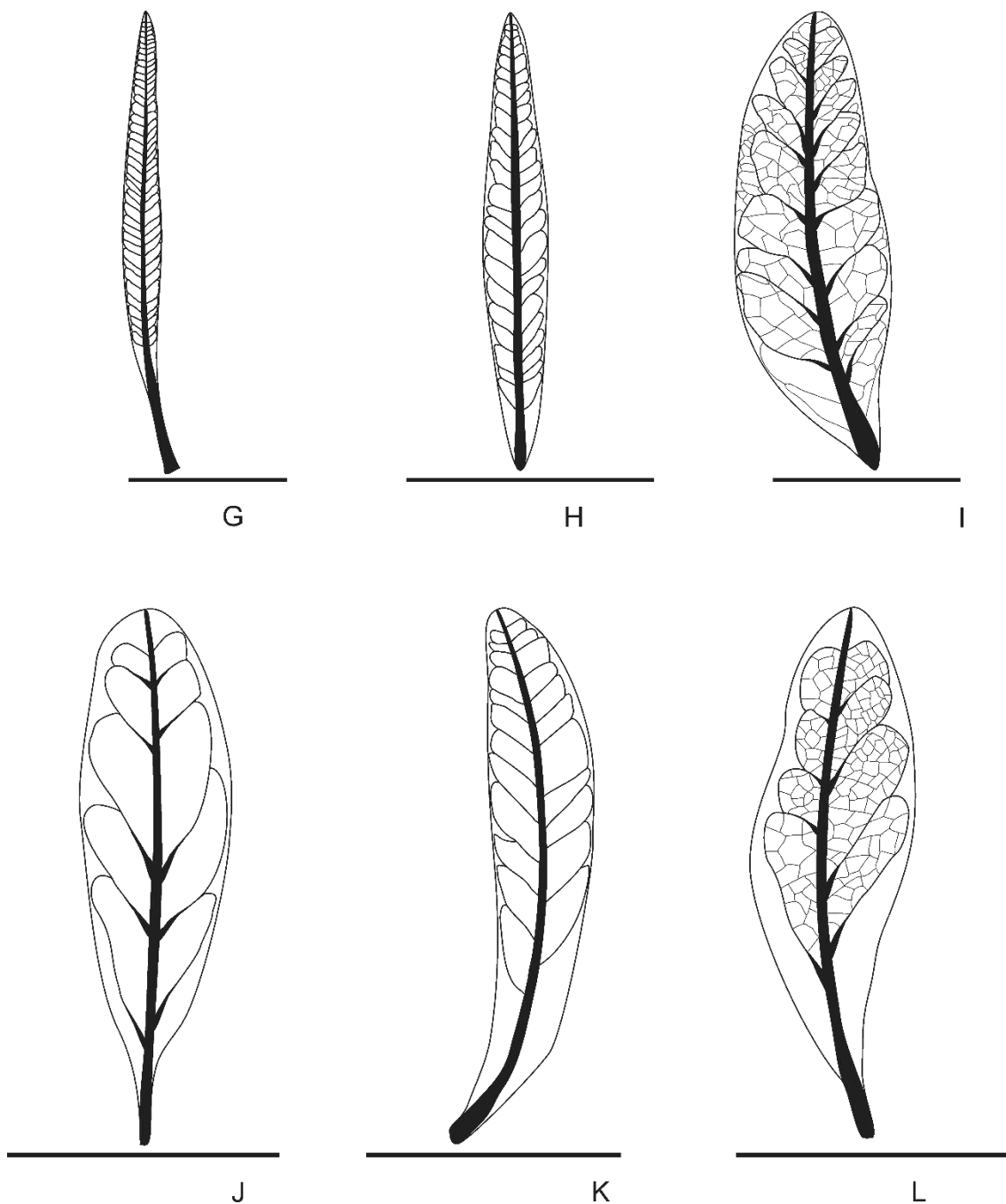


FIGURA 3.9 CONTINUACIÓ: Esquemes dels folíols de forma el·líptica que s'han atribuït a espècies de l'ordre de les fabals deixades en nomenclatura oberta. **G:** Morfotipus 30 (Fabales sp. indet. 11). **H:** Morfotipus 32 (Fabales sp. indet. 13). **I:** Morfotipus 33 (Fabales sp. indet. 14). **J:** Morfotipus 35 (Fabales sp. indet. 16). **K:** Morfotipus 38 (Fabales sp. indet. 19). **L:** Morfotipus 41 (Fabales sp. indet. 22). Escala 1 cm.

FIGURE 3.9 CONTINUED: Schemes of the leaflets with an elliptic shape related to species of Order Fabales left in open nomenclature. **G:** Morphotype 30 (Fabales sp. indet. 11). **H:** Morphotype 32 (Fabales sp. indet. 13). **I:** Morphotype 33 (Fabales sp. indet. 14). **J:** Morphotype 35 (Fabales sp. indet. 16). **K:** Morphotype 38 (Fabales sp. indet. 19). **L:** Morphotype 41 (Fabales sp. indet. 22). Scale 1 cm.

Morfotipus 37

Figs. 3.10M; 3.11H

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88897.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Aquest folíol té forma espatulada, és simètric, sèssil i les seves mides són 3,1 cm de llargada per 1,4 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació L:W és 2–3:1. El marge és enter. Manca part de la base però podria ser atenuada o decurrent. L'apex és arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és broquidòdroma. Els nervis secundaris estan mal conservats però surten del principal amb angles d'uns 70° de manera oposada i presenten una trajectòria recta fins a prop del marge, on aquesta canvia bruscament, disposant-se paral·lela al marge i unint-se amb el nervi secundari suprajacent. El primer parell de nervis secundaris surten del primari amb angles més aguts (40°). La unió del nervi principal i el secundari és excurrent. El patró de nervadura d'ordre inferior no s'ha conservat.

AFINITAT TAXONÒMICA: La forma espatulada del limbe és una morfologia bastant comuna dins del grup de les fabals i per això aquest morfotipus s'ha determinat com Fabales sp. indet.

COMPARACIÓ: La forma espatulada del limbe i el patró de nervadura secundària s'han considerat els caràcters diagnòstics d'aquest morfotipus (Taula 3.5). Dins de les fabals amb fulla de forma espatulada, aquesta és l'única espècie amb un angle molt agut entre el nervi principal i el primer parell de nervis secundaris (Fig. 3.11).

Morfortipus 38

Figs. 3.9K; 3.10N

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88898.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El folíol és falciforme, simètric, peciolat i les dimensions de l'únic exemplar disponible són 2,1 cm de llargada per 0,7 cm d'amplada (micròfila I). La relació llargada-amplada cau dins la categoria 3–4:1. El marge és enter. La base és decurrent i l'àpex agut però forma un angle obtús.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma, composta per més de deu parells de nervis secundaris disposats de manera alternant. L'angle entre el nervi principal i el secundari incrementa distalment i és d'uns 45° prop de la base mentre que prop de l'àpex assoleix angles de 60°. La unió entre el nervi primari i el secundari és excurrent.

ATRIBUCIÓ TAXONÒMICA: L'arquitectura foliar d'aquesta espècie és bastant comuna entre les fabals actuals. De manera provisional, aquest morfortipus s'ha determinat com *Fabales* sp. indet. 19; Morfortipus 38.

COMPARACIÓ: La forma lleugerament recorbada del limbe s'ha considerat com un dels caràcters foliars més distintius de l'espècie (Taula 3.6), car permet diferenciar-la d'altres fabals indeterminades similars, de forma el·líptica com *Fabales* sp. indet. 11 i 13 corresponents als morfortipus 30 i 32 respectivament (Fig. 3.9).

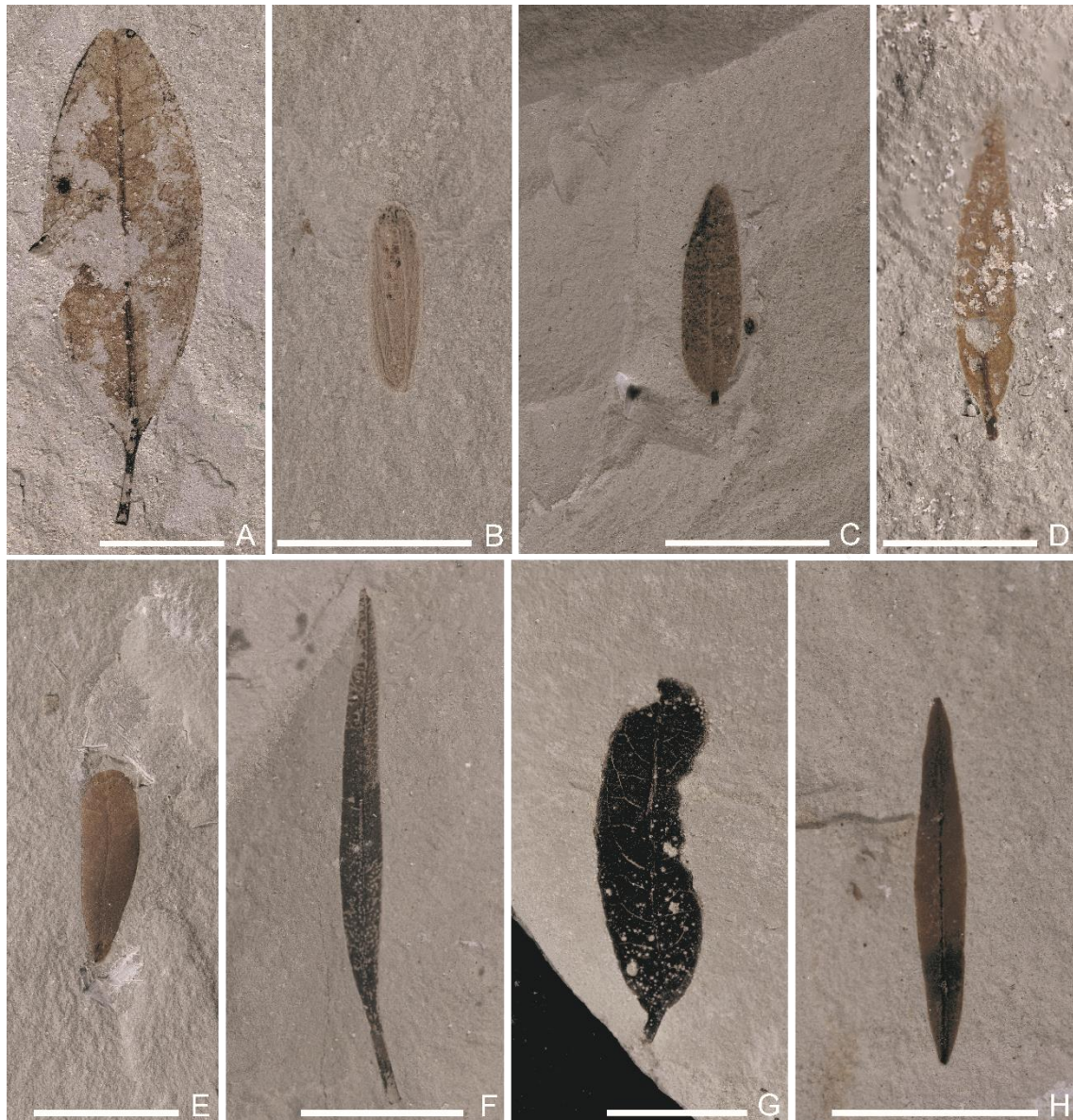


FIGURA 3.10: Espècies de l'ordre de les fabals del Rupelià de Cervera. **A:** Morfotipus 18 (*Robinia* sp.), MGB-88885. **B:** Morfotipus 19 (*Mimosites segarrensensis*), MGB-88886. **C:** Morfotipus 20 (*Fabales* sp. indet. 1), MGB-88887. **D:** Morfotipus 28 (*Fabales* sp. indet. 9), MGB-88888. **E:** Morfotipus 29 (*Fabales* sp. indet. 10), MGB-88889. **F:** Morfotipus 30 (*Fabales* sp. indet. 11), MGB-88890. **G:** Morfotipus 31 (*Fabales* sp. indet. 12), MGB-88891. **H:** Morfotipus 32 (*Fabales* sp. indet. 13), MGB-88892. Escala 1 cm.

FIGURE 3.10: Species of Order Fabales from the Rupelian of Cervera. **A:** Morphotype 18 (*Robinia* sp.), MGB-88885. **B:** Morphotype 19 (*Mimosites segarrensensis*), MGB-88886. **C:** Morphotype 20 (*Fabales* sp. indet. 1), MGB-88887. **D:** Morphotype 28 (*Fabales* sp. indet. 9), MGB-88888. **E:** Morphotype 29 (*Fabales* sp. indet. 10), MGB-88889. **F:** Morphotype 30 (*Fabales* sp. indet. 11), MGB-88890. **G:** Morphotype 31 (*Fabales* sp. indet. 12), MGB-88891. **H:** Morphotype 32 (*Fabales* sp. indet. 13), MGB-88892. Scale bar 1 cm.

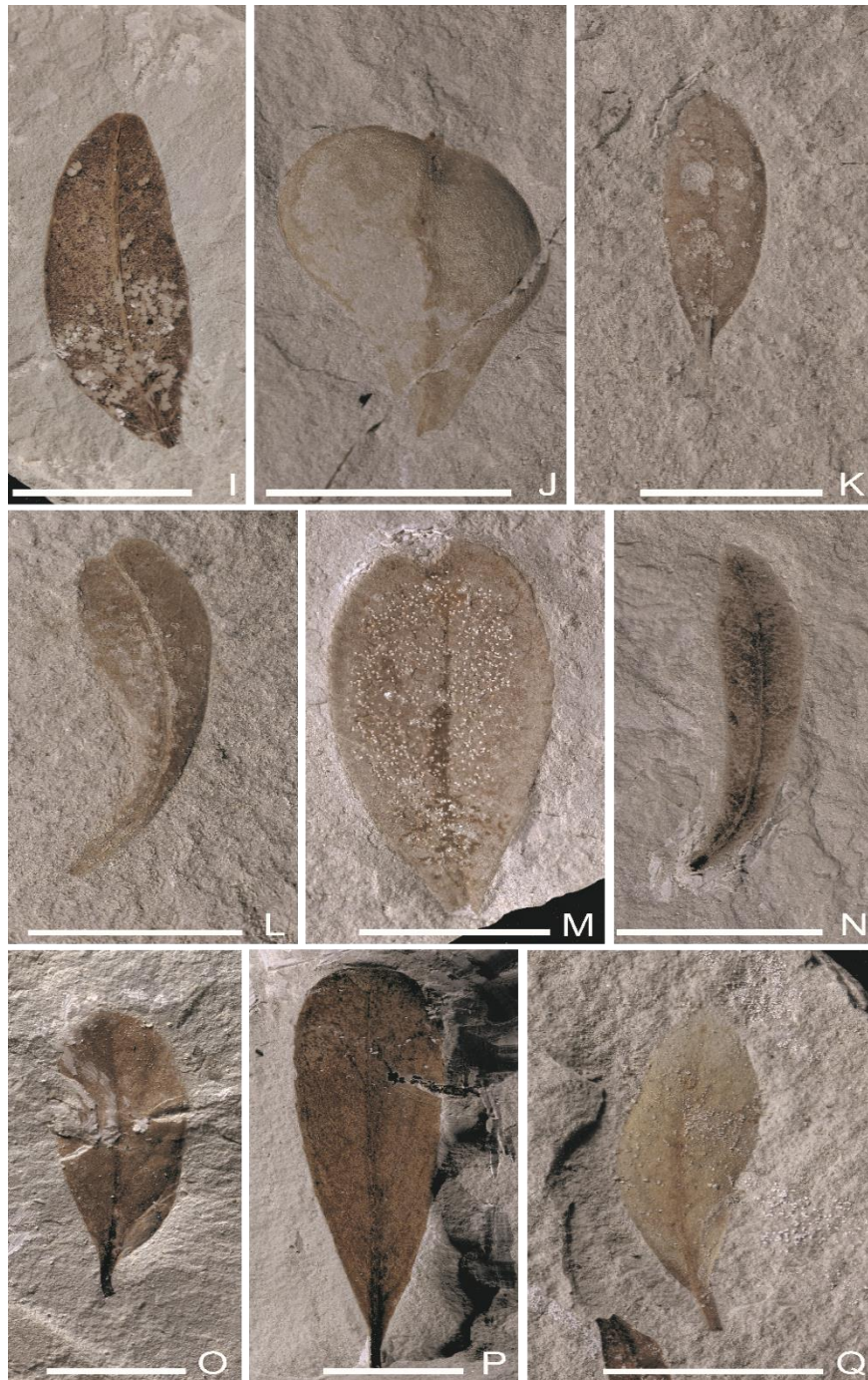


FIGURA 3.10 CONTINUACIÓ: Espècies de l'ordre de les fabals del Rupelià de Cervera. **I:** Morfotipus 33 (Fabales sp. indet. 14), MGB-88893. **J:** Morfotipus 34 (Fabales sp. indet. 15), MGB-88894. **K:** Morfotipus 35 (Fabales sp. indet. 16), MGB-88895. **L:** Morfotipus 36 (Fabales sp. indet. 17), MGB-88896. **M:** Morfotipus 37 (Fabales sp. indet. 18), MGB-88897. **N:** Morfotipus 38 (Fabales sp. indet. 19), MGB-88898. **O:** Morfotipus 39 (Fabales sp. indet. 20), MGB-88899. **P:** Morfotipus 40 (Fabales sp. indet. 21), MGB-88900. **Q:** Morfotipus 41 (Fabales sp. indet. 22), MGB-88901. Escala 1 cm

FIGURE 3.10 CONTINUED: Species of Order Fabales from the Rupelian of Cervera. **I:** Morphotype 33 (Fabales sp. indet. 14), MGB-88893. **J:** Morphotype 34 (Fabales sp. indet. 15), MGB-88894. **K:** Morphotype 35 (Fabales sp. indet. 16), MGB-88895. **L:** Morphotype 36 (Fabales sp. indet. 17), MGB-88896. **M:** Morphotype 37 (Fabales sp. indet. 18), MGB-88897. **N:** Morphotype 38 (Fabales sp. indet. 19), MGB-88898. **O:** Morphotype 39 (Fabales sp. indet. 20), MGB-88899. **P:** Morphotype 40 (Fabales sp. indet. 21), MGB-88900. **Q:** Morphotype 41 (Fabales sp. indet. 22), MGB-88901. Scale bar 1 cm.

Morfotipus 39

Figs. 3.10O; 3.11I

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88899.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La forma del limbe és espatulada ampla, lleugerament asimètrica a la part basal. El folíol és peciolat i les seves mesures són 1,9 cm de llargada per 0,8 cm d'amplada (micròfila I). La relació entre llargada i amplada del limbe es troba dins de la categoria 2–3:1. Presenta el marge enter. La base és atenuada i l'apex arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. El patró de la nervadura secundària és broquidòdrom. Del nervi principal en surten quatre nervis secundaris amb un angle de 45°. La unió entre el nervi primari i els secundaris és excurrent. La nervadura terciària intercostal i la exterior presenten una xarxa poligonal regular.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquesta espècie es podria vincular amb *Robinia regeli* HEER descrita per Sanz de Siria (1996a, lám. 4, fig. 4) a la flora oligocena de Cervera. Provisionalment, s'ha preferit atribuir aquest morfotipus a *Fabales* sp. indet. 20.

COMPARACIÓ: Els caràcters definitoris d'aquest morfotipus són la morfologia espatulada ampla del limbe i la presència de peciòlul (Taula 3.5). La principal diferència amb *Fabales* sp. indet. 2 (Morfotipus 21) és que aquesta última, presenta una morfologia espatulada molt ampla i és de mida més petita que l'espècie descrita aquí. La comparació amb *Fabales* sp. indet. 18 (Morfotipus 37), mostra que aquesta última espècie és sèssil a diferència de la fabal aquí descrita que és peciolada (Fig. 3.11).

Morfotipus 40

Figs. 3.10P; 3.11J

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88900.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Aquest folíol és peciolat, té forma espatulada estreta. El limbe és lleugerament asimètric. El folíol mesura 3,1 cm de llargada per 0,8 cm d'amplada (micròfila II). La categoria de la relació llargada-amplada és 3–4:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'àpex és arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma. La nervació foliar secundària està formada per sis parells de nervis disposats de manera alternant i formant angles de 20° amb el primari. Aquests nervis mostren un recorregut arquejat molt lax fins que s'uneixen amb el nervi secundari sotsjacent. La unió entre el nervi primari i el secundari és excurrent. La nervadura terciària és de tipus irregular poligonal.

AFINITAT TAXONÒMICA: Els caràcters foliars d'aquest morfotipus són compartits amb moltes espècies d'aquest ordre i s'han designat de manera provisional *Fabales* sp. indet. 21.

COMPARACIÓ: Els caràcters definitoris d'aquest morfotipus és la forma espatulada estreta i el patró de nervadura secundària (Taula 3.5). És semblant a *Fabales* sp. indet. 6 (Morfotipus 25) que es caracteritza perquè els nervis secundaris surten del primari formant angles molt més oberts, de 60° sense variar la seva trajectòria i prop del marge viren i s'uneixen amb el suprajacent (Fig. 3.11).

Morfotipus 41

Figs. 3.9L; 3.10Q

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88901.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El folíol és el·líptic, lleugerament asimètric a la base fet que li dóna una morfologia romboïdal. És peciolat i les seves mides són de 1,9 cm de llargada per 0,7 cm d'amplada (micròfila I). La relació L:W se situa dins la categoria 2–3:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'apex és agut.

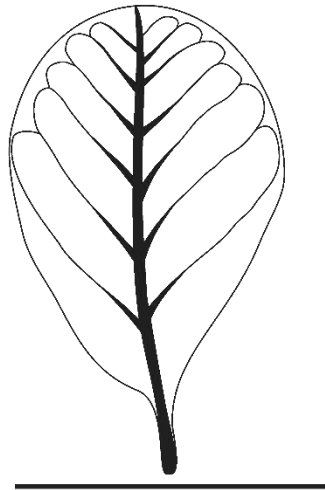
Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. La nervadura secundària està formada per cinc parells de nervis secundaris disposats de manera alternant. Surten del nervi principal formant angles de 40°–50° i prop del marge s'uneixen amb el nervi secundari superior. La unió entre el nervi secundari i el primari és lleugerament decurrent. La nervadura terciària intercostal és regular reticular.

AFINITAT TAXONÒMICA: La forma lleugerament asimètrica, la mida petita i la nervadura secundària broquidòdroma d'aquests foliols suggereixen que es tractaria d'una fabal. És per això que s'han atribuït a Fabales sp. indet. 22.

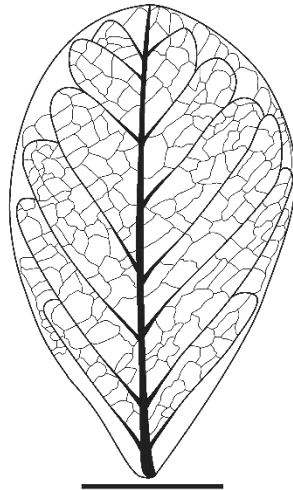
COMPARACIÓ: Els caràcters que caracteritzen aquest morfotipus són la morfologia romboïdal i la presència de peciòlul (Taula 3.6). La forma del limbe lleugerament romboïdal també es present a Fabales sp. indet. 14 que correspon al Morfotipus 33 (Fig. 3.9). Tanmateix, aquesta última es caracteritza per presentar foliols sèssils.

► **FIGURA 3.11:** Esquemes dels caràcters foliaris de les espècies de l'ordre Fabales amb nomenclatura oberta i amb foliols de forma espatulada o oblonga de les localitats estudiades. **A:** Morfotipus 21 (Fabales sp. indet. 2). **B:** Morfotipus 23 (Fabaceae sp. indet. 4). **C:** Morfotipus 25 (Fabales sp. indet. 6). **D:** Morfotipus 29 (Fabales sp. indet. 10). **E:** Morfotipus 31 (Fabales sp. indet. 12). **F:** Morfotipus 34 (Fabales sp. indet. 15). **G:** Morfotipus 36 (Fabales sp. indet. 17). **H:** Morfotipus 37 (Fabales sp. indet. 18). **I:** Morfotipus 39 (Fabales sp. indet. 20). **J:** Morfotipus 40 (Fabales sp. indet. 21). Escala 1 cm.

FIGURE 3.11: Schemes of foliar architecture from leaflets of the indetermined species of Fabales with obovate or oblong shape from the localities studied. **A:** Morphotype 21 (Fabales sp. indet. 2). **B:** Morphotype 23 (Fabales sp. indet. 4). **C:** Morphotype 25 (Fabales sp. indet. 6). **D:** Morphotype 29 (Fabales sp. indet. 10). **E:** Morphotype 31 (Fabales sp. indet. 12). **F:** Morphotype 34 (Fabales sp. indet. 15). **G:** Morphotype 36 (Fabales sp. indet. 17). **H:** Morphotype 37 (Fabales sp. indet. 18). **I:** Morphotype 39 (Fabales sp. indet. 20). **J:** Morphotype 40 (Fabales sp. indet. 21). Scale bar 1 cm.



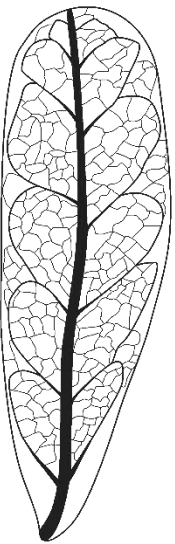
A



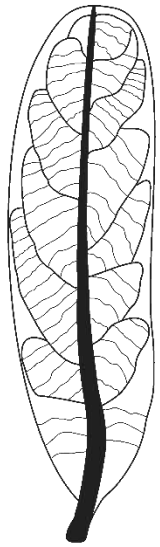
B



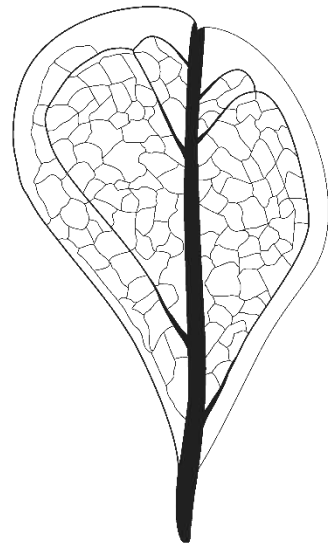
C



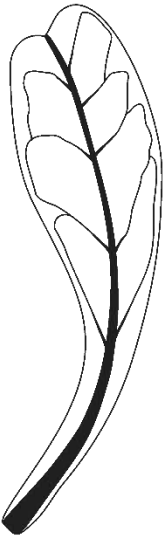
D



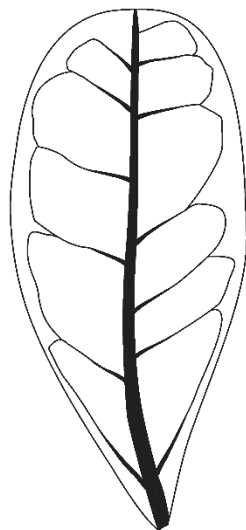
E



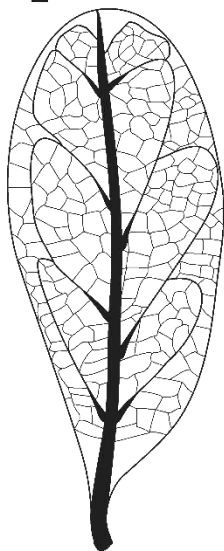
F



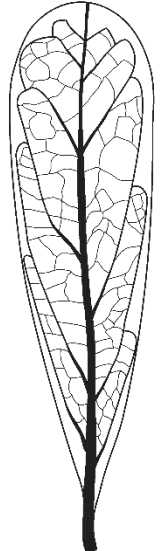
G



H



I



J

Morfotipus 42

Fig. 3.12A

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88902.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Fulla de forma el·líptica profundament dividida en tres lòbuls. El limbe és lleugerament asimètric. Les seves mides són 1,8 cm de llargada per 1,2 cm d'amplada (micròfila I). La relació entre llargada i amplada es troba dins la categoria 1–2:1. El marge és enter. La base és arrodonida mentre que l'apex és agut. La morfologia dels lòbuls és diferent en els dos flancs. En el flanc distal presenta una forma arrodonida mentre que el flanc proximal és recte.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és actinòdroma la secundària craspedòdroma. Els nervis laterals representen el nervi principal de cadascun dels lòbuls laterals de la fulla. Aquest nervis surten del principal amb un angle d'uns 45° i van directament a l'apex dels lòbuls. La nervadura terciària no és visible.

AFINITAT TAXONÒMICA: En aquest treball s'ha considerat que les fulles assignades a aquest morfotipus equivaldrien a l'espècie *Crataegus bilinica* descrita en a la flora oligocena de Cervera per Sanz de Siria (1992). Tanmateix, el mateix autor (Sanz de Siria, 1992; làm. 4, fig. 8) i Fernández-Marrón (1971a, làm. 4, figs. 12–13) atribueixen altres exemplars amb una arquitectura foliar molt semblant a *Sassafras primigenium* SAPORTA. Actualment, *Sassafras officinalis* NEES ET EBERM és una lauràcia amb fulles de mides considerables (10–16 cm de llargada per 5–10 cm d'amplada) amb un polimorfisme molt marcat, amb marge enter i forma el·líptica, bilobulades asimètriques i trilobulades simètriques. En contrast, els exemplars de Cervera atribuïts a aquesta espècie són de mida més petita (3,8 cm de llargada per 2,8 cm d'amplada) amb les fulles trilobades i asimètriques. Aquests caràcters foliars són més similars a *Crataegus bilinica*.

Morfotipus 43

Figs. 3.12B, C

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88904, CE-1, CE-2, CE-3, CE-4, CE-5, CE-6, CE-7, CE-8, CE-9, CE-10, CE-12, CE-13, CE-14, CE-15, CE-16, CE-17, CE-19, CE-20, CE-21, CE-22, CE-23, CE-24, CE-25, CE-26, CE-28, CE-29, CE-30, CE-31, CE-32a,b, CE-33, CE-34, CE-35, CE-103, CE-116, CE-119, CE-1041, CE-1052, CE-1055, CE-1098, CE-1099, CE-1100, CE-1102, CE-1103, CE-1104, CE-1107, CE-1024, CE-1151, CE-1161, CE-1174.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla d'aquesta espècie mostra una remarcable variabilitat morfològica intraespecífica. El limbe és peciolat i la seva forma pot variar des d'ovada (Fig. 3.12B) fins a espatulada (Fig. 3.12C). Les fulles mesuren 1,4–3 cm de llargada i 1–2 cm d'amplada (micròfila I, II). La relació entre llargada i amplada del limbe entra dins la categoria 1–2:1. El marge pot ser enter o crenat. Les dents es distribueixen des de la part central del limbe fins a l'àpex. Es caracteritzen per ser simples, petites, arrodonides, pròximes i regulars. La base pot ser atenuada o arrodonida. L'àpex és arrodonit i en algunes ocasions mucronat.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. El patró de la nervadura secundària és **eucamptòdroma**. Del nervi principal en surten cinc o set nervis secundaris formant angles d'entre 30° i 40° i disposats de manera oposada o suboposada. Aquests mantenen la mateixa trajectòria fins a les proximitats del marge on viren bruscament en direcció a l'àpex, es fan cada vegada més tènues i finalment s'uneixen amb el nervi secundari suprajacent. L'angle entre el nervi principal i els secundaris incrementa distalment. La unió entre el nervi primari i els secundaris és lleugerament decurrent. En alguns exemplars, en el punt d'unió entre el nervi central i el primer i/o segon parells de nervis secundaris s'observa un enfosquiment que podria correspondre a tricomes i/o glàndules. Els nervis intersecundaris recorren paral·lels als nervis secundaris majors. El seu recorregut arriba fins a la meitat de l'amplada del limbe, on s'uneixen amb el nervi secundari major infrajacent. La nervadura terciària intercostal presenta una trajectòria **percurrent** i recta formant angles de 60° amb els secundaris adjacents.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest morfotipus correspondria a *Rhamnus aizoon* UNGER descrit per Sanz de Siria (1992). La presència de glàndules també s'han observat en les espècies actual *Rhamnus glandulosa* AITON i *Rhamnus alaternus* LINNÆUS.

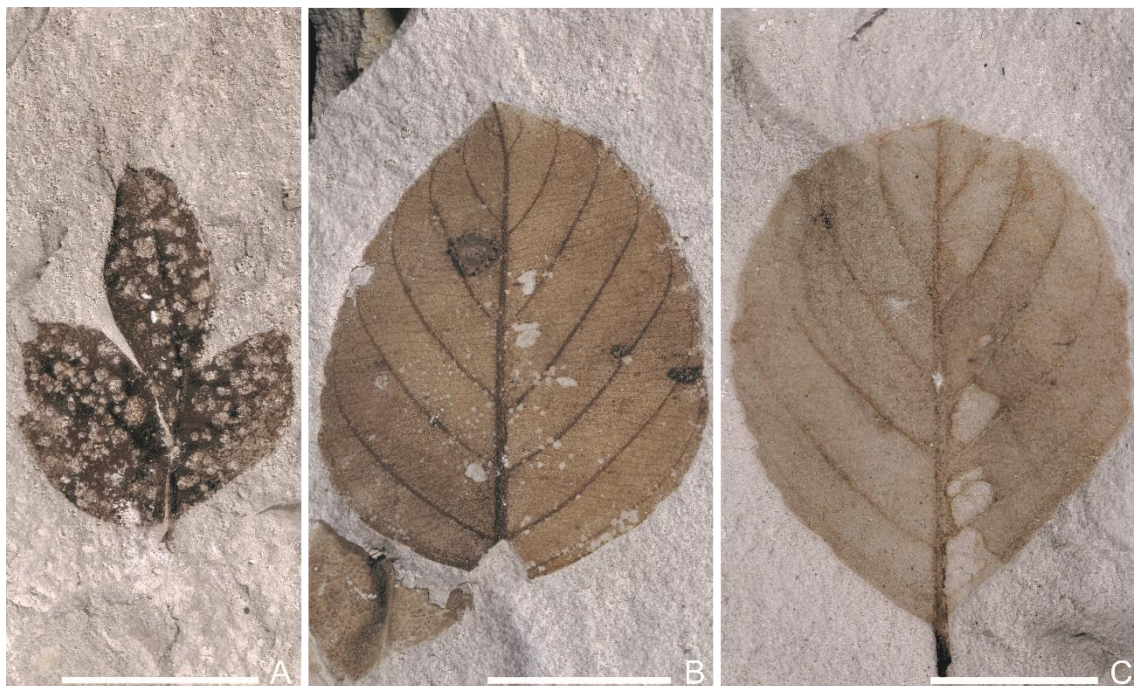


FIGURA 3.12: Espècies de l'ordre de les rosals del Rupelià de Cervera. **A:** Morfotipus 42 (*Crataegus bilinica*), MGB-88902. **B:** Morfotipus 43 (*Rhamnus aizoon*) de forma ovada, MGB-88904. **C:** Morfotipus 43 (*Rhamnus aizoon*) de forma espatulada, CE-32a. Escala 1 cm.

FIGURE 3.12: Species of Order Rosales from the Rupelian of Cervera. **A:** Morphotype 42 (*Crataegus bilinica*), MGB-88902. **B:** Morphotype 43 (*Rhamnus aizoon*) with obovate shape, MGB-88904. **C:** Morphotype 43 (*Rhamnus aizoon*) with ovate shape, CE-32a. Scale bar 1 cm.

Morfotipus 44

Fig. 3.13

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1033, SA-1045, SA-1144, SA-1152, SA-1562.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla és el·líptica, lleugerament asimètrica, peciolada. Els exemplars mesuren des de 2,8 cm a 10 cm de llargada i entre 1,4 i 2 cm d'amplada (micròfila I, II, III). La categoria de la relació llargada-amplada és 2–3:1 i superior a 4:1. El marge és serrat. La

base és atenuada i l'apex recte. Les dents tenen forma recta en els dos flancs (dents agudes), espaiades de manera regulars i pròximes entre si.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és actinòdroma. Els dos nervis laterals formen angles de 20° – 30° amb el central i transcorren molt a prop del marge fins arribar a la part mitjana de la fulla, on s'uneixen amb el primer parell de nervis secundaris. La nervadura secundària és broquidòdroma. El nervis secundaris emergeixen del primari central de manera excurrent i formant angles de 70° amb ell.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest morfotipus coincidiria amb la descripció proporcionada per Fernández-Marrón (1971a) per *Zizyphus zizyphoides* UNGER trobada en la flora priaboniana de Sarral.



FIGURA 3.13: Morfotipus 44 (*Zizyphus zizyphoides*), SA-1562, de l'ordre de les rosals del Priabonià de Sarral. Escala 1 cm.

FIGURE 3.13: Morphotype 44 (*Zizyphus zizyphoides*), SA-1562, belonging to the Rosales from the Priabonian of Sarral. Scale bar 1 cm.

Morfotipus 45

Fig. 3.14A

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1061.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla es caracteritza per tenir una forma el·líptica; és simètrica, peciolada amb una llargada de 3,5 cm i una amplada de 1,2 cm (micròfila II). La categoria de la relació

entre la llargada i l'amplada del limbe és 2–3:1. El marge és serrat. La base és atenuada mentre que l'apex és agut tan de forma com d'angle. Les dents, restringides a la meitat superior són simples, espaiades de manera regular, pròximes i tan el flanc proximal com el distal són rectes (forma aguda). El sinus és agut.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. La nervadura secundària és craspedòdroma i està formada per quatre parells de nervis alternants. Aquests nervis formen angles de 40° amb el nervi principal i presenten una trajectòria arquejada, acabant a l'apex del sinus. La unió entre el nervi principal i el secundari és excurrent.

AFINITAT TAXONÒMICA: Les característiques foliars que presenta aquest morfotipus concorden amb la descripció proporcionada per Fernández-Marrón (1971a) per *Quercus weberi* HEER procedent de la flora priaboniana de Sarral.

Morfotipus 46

Figs. 3.15A, B

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88905, CE-47, CE-55, CE-74, CE-114, CE-1045, CE-1060, CE-1128, CE-1132, CE-1175, CE-1183, CE-1225, CE-1291.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Les fulles són el·líptiques, a vegades lleugerament asimètriques a la base (Fig. 3.15A), peciolades, amb mides que poden variar des de 3,7 fins 6 cm de llargada i des de 1,4 cm fins a 2,2 cm d'amplada (micròfila II). La categoria de la relació llargada-amplada del limbe és de 2–3:1. El marge és serrat. L'apex pot ser agut o acuminat, formant un degotador. La base és atenuada o arrodonida (Fig. 3.15B). A la part central de cada costat del marge es poden observar tres dents espaiades de manera irregular, simples i pròximes. El flanc proximal de les dents pot ser recte o lleugerament **retroflex** mentre que el flanc distal és recte o convex (forma aguda). El sinus és arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és broquidòdroma. La nervadura secundària està composta per aproximadament onze parells de nervis secundaris que formen angles d'uns 80° amb el nervi principal. Aquests continuen

amb la mateixa trajectòria i molt a prop del marge s'uneixen amb el nervi secundari suprajacent. La unió entre els nervis secundaris i el primari és excurrent. S'observen nervis intersecundaris que recorren paral·lels als nervis secundaris i són tan llargs com ells. La nervadura terciària intercostal presenta una xarxa poligonal regular. La nervadura terciària exterior forma arcs. De l'arc situat a la zona més pròxima de les dents en surt un nervi que va directament a l'àpex de la dent, convertint-se així en el nervi principal d'aquesta.

AFINITAT TAXONÒMICA: La forma del limbe així com la disposició de les dents i el patró de nervadura d'aquest morfotipus coincideix amb la descripció de *Quercus drymeja* UNGER proporcionada per Sanz de Siria (1992) en l'estudi de la flora oligocena de Cervera.

Morfotipus 47

Fig. 3.14B

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1690.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Es disposa d'un fragment corresponent a la part superior de la fulla. L'àpex és agut i el marge serrat amb unes dents molt prominents i agudes. El flanc proximal i el distal de les dents són rectes. Les dents estan espaiades de manera regular i pròximes entre si. El sinus és arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària sembla ser pennada mentre que la secundària és craspedòdroma. Els nervis secundaris surten formant angles d'uns 50° amb el principal. La unió d'aquests amb el principal és decurrent. Els nervis intersecundaris segueixen una trajectòria paral·lela amb els nervis secundaris majors i arriben a la meitat de la distància on arriben aquells. La nervadura terciària forma un reticle poligonal irregular.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest exemplar va ser atribuït per Cartaïà (1992) a *Ilex berberidifolia* SCHIMPER. *Ilex* comparteix alguns caràcters foliars amb l'exemplar aquí descrit, com per exemple el patró de nervadura secundària. No obstant, les espècies actuals d'*Ilex* DE CANDOLLE A. RHICHARD presenten fulles amb dents petites mentre que el Morfotipus 47 presenta unes dents molt prominents més semblants a les d'algunes espècies actuals de

Quercus com és el cas de *Q. ilex* LINNÆUS o *Q. palustris* MÜNCHHAUSEN. Per aquesta raó s'ha determinat provisionalment aquest morfotipus com *Quercus* sp. indet. 1.

Morfotipus 48

Fig. 3.15C

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88906.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla és el·líptica, simètrica, peciolada. L'únic exemplar disponible mesura 1,9 cm de llargada per 0,7 cm d'amplada (micròfila I). La relació L:W entra dins la categoria de 2–3:1. El marge és serrat. La base és atenuada i l'apex agut. El marge està format per dents diminutes i simples situades des de la part central de la làmina fins a l'apex, distribuïdes de manera irregular i distant. En un costat, el marge està proveït de quatre dents mentre que el costat oposat en presenta tres. El flanc proximal de les dents és flexuós o recte mentre que el flanc distal és recte i d'aspecte espinós (dents de forma aguda). El sinus és angulós.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és broquidòdroma formada per almenys deu parells de nervis disposats de manera oposada i formant angles d'uns 80° amb el nervi primari. La unió entre el nervi principal i els secundaris és excurrent. La nervadura terciària forma una xarxa poligonal irregular.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquesta espècie presenta certa similitud amb *Quercus nerijfolia* AL. BRAUN documentada per Sanz de Siria (1992, làm. 1, fig. 10) en l'Oligocè de Cervera, però la manca de material suficient dificulta confirmar aquesta atribució i de manera provisional s'ha deixat en nomenclatura oberta (*Quercus* sp. indet. 2).

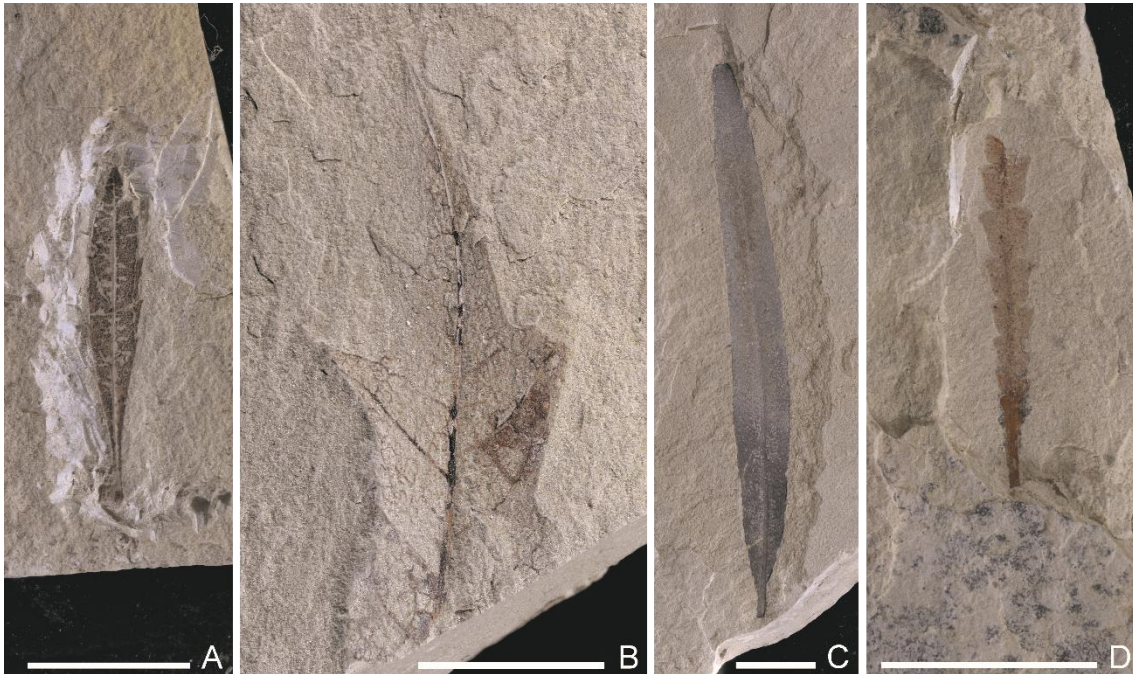


FIGURA 3.14: Espècies de l'ordre de les fagals del Priabonià de Sarral. **A:** Morfotipus 45 (*Quercus weberi*), SA-1061. **B:** Morfotipus 47 (*Quercus* sp. indet. 1), SA-1690. **C:** Morfotipus 49 (*Myrica arenesi*), SA-1387b. **D:** Morfotipus 52 (*Comptonia schrankii*), SA-1616. Escala 1 cm.

FIGURE 3.14: Species of Fagales from the Priabonian of Sarral. **A:** Morphotype 45 (*Quercus weberi*), SA-1061. **B:** Morphotype 47 (*Quercus* sp. indet. 1), SA-1690. **C:** Morphotype 49 (*Myrica arenesi*), SA-1387b. **D:** Morphotype 52 (*Comptonia schrankii*), SA-1616. Scale bar 1 cm.

Morfotipus 49

Figs. 3.14C; 3.15D

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1057; SA-1058; SA-1158, SA-1231, SA-1240, SA-1387b. Cervera: MGB-88908, CE-21, CE-39, CE-41, CE-43, CE-44, CE-46, CE-51, CE-52, CE-56, CE-61, CE-62, CE-64, CE-66, CE-70, CE-72, CE-73, CE-74, CE-75, CE-79, CE-81, CE-82, CE-83, CE-84, CE-85, CE-86, CE-87, CE-88, CE-89, CE-90, CE-91, CE-92, CE-93, CE-95, CE-96, CE-97, CE-98, CE-99, CE-100, CE-101, CE-110, CE-111, CE-115, CE-146, CE-156, CE-157, CE-161, CE-163, CE-167, CE-172, CE-173, CE-1000, CE-1001, CE-1004, CE-1013, CE-1014, CE-1042, CE-1043, CE-1048, CE-1050, CE-1051, CE-1061, CE-1062, CE-1063, CE-1065, CE-1067, CE-1084, CE-1110, CE-1115, CE-1126, CE-1127, CE-1129, CE-1133, CE-1136, CE-1140, CE-1143, CE-1155, CE-1162, CE-1163, CE-1164, CE-1176, CE-1184, CE-1187, CE-1188, CE-1196, CE-1197, CE-1204, CE-1214, CE-1220, CE-1224, CE-1226, CE-

1228, CE-1234, CE-1236, CE-1237, CE-1240, CE-1241, CE-1293, CE-1298, CE-1301, CE-1302.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La morfologia de les fulles és el·líptica. El limbe és simètric però en ocasions lleugerament asimètric. Els exemplars de Sarral mesuren 6,5–9,5 cm de llargada i 0,5–0,9 cm d'amplada (micròfila II). En canvi, els de Cervera tenen una variabilitat més elevada, 2,5–10 cm de llargada per 0,3–1,1 cm d'amplada (micròfila I, II, III). La categoria de la relació entre la llargada i l'amplada del limbe és superior a 4:1. El marge és enter a vegades un recorregut sinuós. La base és decurrent i l'àpex agut.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma. Els nervis secundaris són molt nombrosos, entre 15 i 25. Aquests nervis surten del principal formant angles d'entre 50° i 70°. Presenten un recorregut generalment recte, però també pot ser lleugerament sinuós. A les proximitats del marge es dicotomitzen i s'uneixen amb els nervis secundaris supra- i infrajectants. La unió entre el nervi principal i els secundaris és decurrent. La nervadura terciària intercostal forma un reticulat irregular. La nervadura terciària exterior forma arcs.

AFINITAT TAXONÒMICA: El morfotipus descrit aquí coincideix amb la descripció de *Myrica arenesi* ARENES ET DEPAPE proporcionada per Sanz de Siria (1992).

Morfotipus 50

Fig. 3.15E

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB,-88909, CE-48, CE-1119.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El limbe té una morfologia el·líptica i simètrica. La fulla és peciolada i les seves mides oscil·len entre 2,2 i 3,7 cm de llargada i 0,9 i 1,1 cm d'amplada (micròfila I). La relació entre llargada i amplada del limbe és 2–3:1 i 3–4:1. El marge és serrat. La base és decurrent i l'àpex agut. Les dents es troben des de la part mitjana del limbe fins a l'àpex, són diminutes, pròximes entre elles i compostes (dos ordres de dents). Els flancs de les dents

(proximal i distal) són rectes (forma aguda) i el sinus és angulós. L'espaiat entre les dents és irregular i pròximes entre si. Les dents més grans se situen a la zona central de la fulla mentre que les més petites prevalen a les zones pròximes a l'àpex.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma. El patró de nervació foliar secundària està formada per cinc parells de nervis disposats de manera suboposada. Aquests nervis surten del primari formant angles de 20° amb una trajectòria còncava molt laxa. Prop del marge els nervis canvien la trajectòria, es fan convexos i s'uneixen amb el nervi secundari suprajacent. Rarament és dicotomitzen. La unió entre el nervi principal i els secundaris és marcadament decurrent. La nervadura terciària exterior forma arcs.

AFINITAT TAXONÒMICA: El morfotipus descrit aquí correspondrien a l'espècie *Myrica faya* descrita per Sanz de Siria (1992).

Morfotipus 51

Figs. 3.15F, G

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88910, CE-49, CE-53, CE-76, CE-152, CE-1088, CE-1111, CE-1160, CE-1178, CE-1182, CE-1186, CE-1194, CE-1205, CE-1211, CE-1213, CE-1239, CE-1300.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Aquesta fulla presenta morfologia espatulada, és simètrica (Fig. 3.15F), peciolada i les seves mesures són des de 2,7 fins a 4,7 cm de llargada i des de 0,7 fins a 1,5 cm d'amplada (micròfila I–II). La categoria de la relació entre la llargada i l'amplada del limbe és 3–4:1. El marge és serrat. La base és atenuada o decurrent i pot ser asimètrica (Fig. 3.15G) mentre que l'àpex és sempre arrodonit. Les dents tenen un espaiat regular a partir del primer terç de la fulla fins a l'àpex, són molt petites, pròximes i amb els dos flancs de forma recta (dents de forma aguda). El sinus és angulós.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és broquidòdroma. Aquesta última està composta per set parells de nervis secundaris disposats de manera oposada, que radien del nervi principal amb angles de 30°. La trajectòria dels

nervis secundaris varia lleugerament segons la seva posició dins la fulla. Els nervis secundaris més pròxims a la base, surten del primari formant un lax arc còncau. A mesura que s'acosten al marge la seva trajectòria esdevé recta per unir-se amb el nervi suprajacent. En canvi, els nervis secundaris situats a la part més apical de la fulla (terç superior), presenten des de l'inici una trajectòria recta i prop del marge viren en sentit apical per unir-se amb el nervi secundari suprajacent. La unió entre el nervi principal i els secundaris és decurrent.

AFINITAT TAXONÒMICA: Els morfotipus descrits aquí correspondrien a l'espècie *Myrica oligocenica* BOULAY tal i com la descriu per Sanz de Siria (1992) en la flora oligocena de Cervera.

Morfotipus 52

Figs. 3.14D; 3.15H

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1005, SA-1012, SA-1046, SA-1065. Cervera: MGB-88907, CE-42, CE-54.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Fulla simple lobulada formada per lòbuls **marginals** separats per solcs profunds que ultrapassen la meitat de l'amplada del limbe essent així fulles **pinnatipartides**. En els exemplars de Sarral la fulla presenta un petit pecíol, una base decurrent i un àpex agut. S'observa certes diferències entre les fulles de les dues localitats estudiades:

Els exemplars de Sarral mesuren 0,4–2,2 cm en llargada, 0,2–0,6 cm en amplada (leptòfila II, micròfila I, II). La categoria de la relació entre la llargada i l'amplada del limbe (L:W) varia des de inferior a 1 fins a 3–4:1. Mostren una notable variabilitat morfològica dels lòbuls que poden ésser triangulars o semiovals, són asimètrics i hi ha des de nou fins a més de quinze parells de lòbuls per fulla. Estan disposats de manera oposada o rarament alternants. Els lòbuls tenen unes mides de 0,2–0,3 cm de llargada i inferior a 0,2 cm d'amplada. En alguns d'aquests, l'àpex presenta un petit mucró. El flanc proximal pot ser arrodonit, recte o lleugerament flexuós. Aquesta última forma és poc comuna. En canvi el flanc distal pot ser recte o rarament lleugerament convex.

Els exemplars de Cervera corresponen a dos fragments de la part central del limbe. Les seves mides són de 1 a 1,96 cm de llargada i de 0,3 a 0,36 cm d'amplada. En aquest cas els lòbuls

estan disposats predominantment de manera alternant i presenten una mida més petita que en els exemplars priabonians de Sarral, d'entre 0,2 i 0,5 cm de llargada i 0,1–0,2 cm d'amplada. La forma del lòbul pot ser falcada, amb el flanc distal arrodonit i el flanc proximal còncau. Comparat amb els exemplars de Sarral l'àpex dels lòbuls és lleugerament més arrodonit.

Caràcters de la nervadura. Malgrat la variabilitat morfològica intraespecífica el patró de nervadura és idèntic en els exemplars d'ambdues localitats. La nervadura primària és pennada i la secundària semicraspedòdroma. En cada lòbul s'observen dos o tres nervis secundaris que surten amb angles pràcticament ortogonals respecte al nervi principal i se situen paral·lels al marge. Un dels nervis arriba fins a l'àpex del lòbul mentre que la resta s'uneix amb el nervi secundari suprajacent. Ocasionalment, es pot observar un nervi secundari **perimarginal**. La unió entre el nervi primari i secundari és excurrent. La nervadura terciària és percurrent i recta formant angles de 90° amb els secundaris adjacents.

AFINITAT TAXONÒMICA: La forma lobulada del limbe formada per lòbuls marginals és molt poc comú dins de les dicotiledònies fòssil fet que permet atribuir aquest morfotipus amb claredat a *Comptonia schrankii* (STERNB.) BERRY. A més a més, la presència d'un nervi secundari perimarginal també s'observa en l'únic representant actual del gènere *C. peregrina* (L.) COULTER.

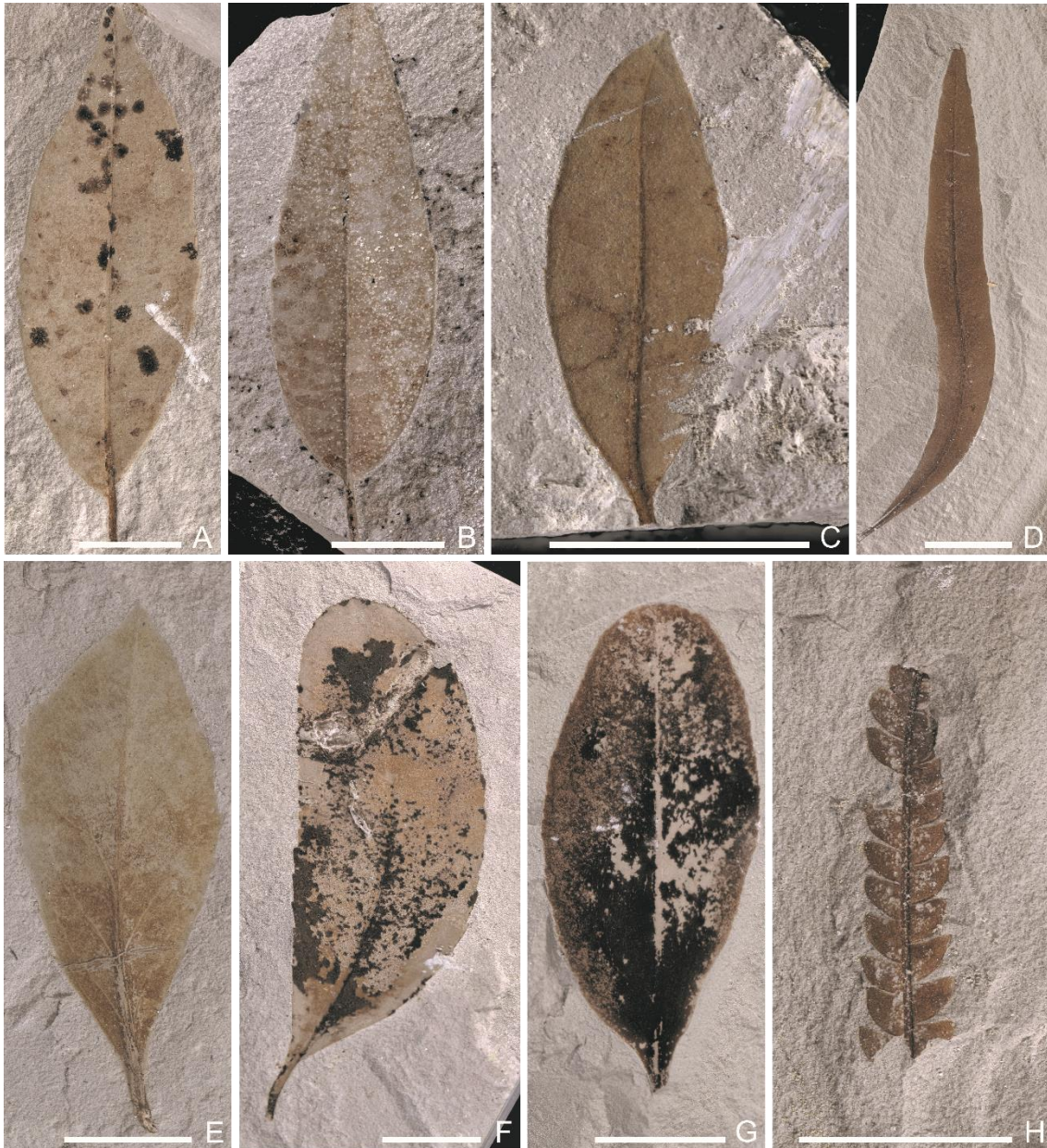


FIGURA 3.15: Espècies de l'ordre de les fagals del Rupelià de Cervera. **A:** Morfotipus 46 (*Quercus drymeja*) amb base asimètrica i atenuada, MGB-88905. **B:** Morfotipus 46 *Q. drymeja* amb base simètrica i arrodonida, CE-74. **C:** Morfotipus 48 (*Quercus* sp. indet. 2), MGB-88906. **D:** Morfotipus 49 (*Myrica arenasi*), MGB-88908. **E:** Morfotipus 50 (*M. faya*), MGB-88909. **F:** Morfotipus 51 (*M. oligocenica*) amb base simètrica, MGB-88910. **G:** Morfotipus 51 (*M. oligocenica*) amb base asimètrica, CE-1088. **H:** Morfotipus 52 (*Comptonia schrankii*), MGB-88907. Escala 1 cm.

FIGURE 3.15: Species of Fagales from the Rupelian of Cervera. **A:** Morphotype 46 (*Quercus drymeja*) with asymmetric and cuneate base, MGB-88905. **B:** Morphotype 46 (*Q. drymeja*) with symmetric and rounded base, CE-74. **C:** Morphotype 48 (*Quercus* sp. indet. 2), MGB-88906. **D:** Morphotype 49 (*Myrica arenasi*), MGB-88908. **E:** Morphotype 50 (*M. faya*), MGB-88909. **F:** Morphotype 51 (*M. oligocenica*) with symmetric base, MGB-88910. **G:** Morphotype 51 (*M. oligocenica*) with asymmetric base, CE-1088. **H:** Morphotype 52 (*Comptonia schrankii*), MGB-88907. Escala 1 cm.

Morfotipus 53

Figs. 3.16 A,B

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: UPMC-5737a, MGB-85946–MGB-85995; MGB-84990–MGB 85012.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Fulla trifoliada. L'exemplar articulat de la col·lecció Boureau UPMC 5737a, que correspon al l'holotipus, mostra que la fulla mesura 1,8 cm de llargada per 2,5 cm d'amplada. El pecíol és desconegut.

El folíol apical és simètric, el·líptic i mesura entre 1,7 i 7,9 cm de llargada per 1,2–4,1 cm d'amplada (micròfila II–III). La relació llargada/amplada (L:W) cau en la categoria 1–2:1 (Fig. 3.16A). El marge és serrat. L'apex és de forma aguda, amb angle agut, mentre que la base és molt decurrent i sèssil. El nombre de dents oscil·la entre cinc i deu (set de mitjana) mostrant el mateix nombre a cada costat del limbe. L'espaiat entre les dents és irregular. Generalment, només s'observa un ordre de dents, tot i que rarament pot presentar-ne fins a dos. Els flancs distal i proximal de les dents varien la seva forma respectivament de convex-convex (76% de les dents), recte-recte (12%), recte-convex (9%), convex-recte (3%) i molt rarament retús-convex. La forma de les dents és aguda i el sinus és angulós.

Els folíols laterals tenen forma ovada (Fig. 3.16B), marcadament asimètrica i mesuren entre 0,3 i 1,3 cm de llargada mentre que l'amplada varia des de 0,8 i 1,5 cm (micròfila II). La relació llargada/alçada és menor o igual a 1:1. No tenen peciòlul. El marge és serrat. L'apex és agut. La forma de la base varia en ambdós costats del limbe originant l'asimetria que dona nom a l'espècie. L'angle que formen els dos costats del limbe respecte el nervi principal varia des de 8° fins a 45°. El flanc distal del limbe presenta la base arrodonida mentre que el flanc proximal és normalment recte, rarament arrodonit o còncav. Les dents són arrodonides i es distribueixen de manera irregular i pròximes entre si. A la meitat o al terç inferior del marge només s'observa una dent mentre que el terç superior en presenta dues. La forma de les dents també és variable, de convexa-convexa (78% de les dents) fins a recta-convexa (15%), recta-recta (5%) i convexa-recta (2%). Ocasionalment, l'apex de les dents dels folíols laterals conté una glàndula, que és absent en les dents del folíol apical. El sinus de les dents és angulós.

Caràcters de la nervadura. La nervadura presenta els mateixos caràcters tan en els folíols apicals com en els laterals. La nervadura primària és pennada i la secundària craspedòdroma composta per 2–3 parells de nervis disposats de manera suboposada. Aquests emergeixen del primaris formant angles entre 53° i 58° i acaben a l'apex de les dents formant el nervi principal d'aquestes. Els nervis secundaris s'uneixen amb el nervi principal de manera decurrent. Els folíols laterals presenten un nervi secundari basal molt característic que emergeix del flanc distal del folíol. Aquest nervi forma un angle de 60° amb el nervi principal i acaba a la primera dent. En la unió entre el nervi primari i el secundari s'observa una coloració més bruna que podria correspondre a tricomes (pilositat). Aquest caràcter ja va ser documentat per Broutin (1970), qui interpretà que la presència de petites cèl·lules d'entre 13–14 µm de diàmetre en l'epidermis de la fulla podria correspondre al punt d'inserció dels pèls (lám. I.4, 8; lám. II.5 i lám. III.6 de Broutin, 1970). La nervadura intercostal terciària forma una xarxa poligonal irregular. Els nervis terciaris surten dels nervis secundaris amb angles de 82°–120°. La nervadura terciària exterior forma arcs. El primer parell d'arcs terciaris s'alça a uns 3,4 cm per sota del primer parell de nervis secundaris formant angles de 66°–73° amb el primari.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest morfotipus ha estat descrit recentment per Tosal *et al.*, (2019) com *Rhus asymmetrica* TOSAL, SANJUAN ET MARTÍN-CLOSAS. Inicialment, exemplars amb la mateixa arquitectura foliar de la mateixa localitat s'havien atribuït a *Rhus pyrrrhae* UNGER (Fernández-Marrón, 1971a; Sanz de Siria, 1992, lám. 6, fig. 14).

COMPARACIÓ: La comparació de *R. asymmetrica* amb les espècies actuals d'aquest gènere mostra que *R. aromatica* presenta l'estructura foliar més similar a l'espècie fòssil (Tosal *et al.*, 2019). Tot i les similituds entre ambdues espècies, s'han observat tres diferències fisionòmiques: (1) Els folíols laterals de *R. asymmetrica* disposen de glàndules a l'apex de les dents mentre que l'espècie actual *R. aromatica* no hi són presents. (2) Els folíols laterals de *R. asymmetrica* mostren una remarcable asimetria. En canvi, els folíols laterals de *R. aromatica* són simètrics. (3) *R. asymmetrica* conté menys dents però de major superfície que *R. aromatica*.

Morfortipus 54

Fig. 3.16C

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88911, CE-150, CE-105, CE-1154, CE-1246, CE-1248, CE-1249, CE-1259, CE-1265.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Els folíols presenten forma el·líptica, són asimètrics, peciolats i les seves mides poden variar des de 1,9 fins a 3 cm de llargada i des de 1,1 fins a 1,5 cm d'amplada (micròfila I). La relació L:W cau dins la categoria 1–2:1. El marge és serrat. La base pot ser atenuada o decurrent. L'apex és agut. En alguns exemplars els folíols presenten canvis en la seva morfologia a cada costat del limbe. El flanc proximal és recte mentre que el flanc distal és arrodonit. Les dents són grans, agudes, simples i estan distribuïdes de manera desigual a costat i costat del nervi central, però de manera regular al llarg del limbe i són pròximes entre si. El marge distal del folíol disposa de tres dents mentre que el costat proximal en conté només una. La forma de les dents pot variar. El seu flanc distal pot ser recte o convex mentre que el flanc proximal és sempre convex (forma arrodonida).

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és craspedòdroma. Del nervi principal n'emergeixen 4 parells de nervis oposats o alternants formant angles d'uns 40° amb el nervi primari. Aquests nervis segueixen una trajectòria recta i arriben fins a l'apex de les dents convertint-se en nervi principal d'aquestes. La nervadura terciària intercostal no es visible, però, a la part exterior forma arcs.

AFINITAT TAXONÒMICA: Inicialment, exemplars amb les mateixes característiques fisionòmiques van ser considerats per Depape i Brice (1965, làm. 9 fig. 2), Fernández-Marrón (1971a, làm. 7 fig. 3) i Sanz de Siria (1992) com a folíols pertanyents a *Rhus*. Actualment, dins aquest gènere només s'inclouen les espècies amb fulles sèssils, mentre que les peciolades s'han separat en el gènere *Toxicodendron* (Young, 1979; Cronquist, 1981). És per això que en aquest estudi, el Morfortipus 54 s'ha atribuït a *Toxicodendron* sp.

Morfotipus 55

Fig. 3.16D

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-85007, CE-1015, CE-1016, CE-1017, CE-1019, CE-1250, CE-1252, CE-1281.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Fulla **palmatífida** (ovada), simètrica, peciolada, lleugerament trilobulada amb els dos lòbuls laterals poc desenvolupats. Les seves mesures són 2,5 cm de llargada per 1,9 cm d'amplada (micròfila I). La relació entre la llargada i l'amplada del limbe pertany a la categoria 1–2:1. El marge és serrat. La base és cordada i l'àpex agut. Les fulles presenten un únic ordre de dentició amb dents prominents, de forma arrodonida, irregular, pròximes i distribuïdes desigualment en els dos costats del marge. Un costat del limbe mostra cinc dents mentre que l'altre costat en presenta quatre. El lòbul conté tres dents. L'angle entre el lòbul central i els laterals és de 45°. El flanc proximal de les dents és convex mentre que el flanc distal varia des de recte fins a convex. Puntualment a l'àpex de la dent s'observa una glàndula.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és actinòdroma formada per tres nervis basals que arriben a l'àpex dels lòbuls. El nervi central és monopodial i va a parar a l'àpex de la fulla que representa el lòbul central. Els nervis laterals sorgeixen del central amb un angle d'entre 45° i 55°. La nervadura secundària és craspedòdroma. Els nervis secundaris surten del primari central formant angles de 45°–55° i tenen un transcurs paral·lel als nervis primaris laterals. El recorregut dels nervis secundaris és lleugerament corbat, finalitzant a l'àpex d'una dent. La unió entre el nervi central i els secundaris és decurrent. La nervadura intercostal terciària és percurrent oposada i sinuosa. La nervadura terciària exterior forma arcs. Del nervi lateral primari en surten nervis secundaris de segon ordre amb angles d'entre 20°–30°. Aquests nervis van a parar a l'àpex de les dents, representant així el nervi principal d'aquestes.

AFINITAT TAXONÒMICA: Exemplars amb les mateixes característiques fisionòmiques van ser assignats per Fernández-Marrón (1971a) i Sanz de Siria (1992) a *Rhus pyrrhae* UNGER. No obstant, la nervadura foliar i la forma del limbe presenten afinitats amb *Acer* (Tosal *et al.*, 2019). Actualment, però, cap espècie d'*Acer* disposa de glàndules a l'àpex de les dents. En

coseqüència es proposa determinar provisionalment aquest morfotipus com *Acer* sp. indet. 1.

COMPARACIÓ: Un dels caràcters que permeten distingir aquest morfotipus dels afins en l'associació és la simetria del limbe. Aquest caràcter és compartit per *Acer* sp. indet. 3 i *Acer* sp. indet. 4 corresponents a Morfotipus 57 i 58 respectivament. No obstant, la nervadura terciària d' *Acer* sp. indet. 4 és basal concèntrica. Pel que fa a les diferències amb *Acer* sp. indet. 3, aquest últim morfotipus presenta un àpex agut molt prolongat i els lòbuls laterals tenen un recorregut pràcticament paral·lel al lòbul central.

Morfotipus 56

Fig. 3.16E

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88912, CE-1268, CE-1278.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Fulla palmatífida peciolada, trilobulada i molt asimètrica. Un dels lòbuls laterals molt poc desenvolupat i es confon fàcilment amb una dent. Les dimensions d'aquesta fulla són 2,4 cm de llargada per 1,6 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació L:W és 1–2:1. El marge és serrat. La base és cordada i l'àpex és agut. El marge disposa deu dents de forma arrodonida, pròximes, i amb glàndules a l'àpex. El seu flanc distal és recte i el flanc proximal pot ser convex o més rarament recte. Les dents estan distribuïdes de manera constant al llarg del limbe (regulars), el lòbul en conté quatre.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és actinòdroma. El nervi central és simpodial. Els nervis principals laterals formen un angle de 45° amb el central i representen el nervi principal dels lòbuls. La nervadura secundària és craspedòdroma i composta per sis parells alternants que formen un angle de 70° amb el nervi primari central. Presenten un recorregut lleugerament arquejat i van a parar a l'àpex d'una dent. La unió entre els nervis secundaris i el primari central és clarament decurrent. Els nervis secundaris de segon ordre són igualment de tipus craspedòdrom, surten dels nervis laterals primaris amb un angle d'entre 20°–30° i van a parar a l'àpex de les dents del lòbul representant el nervi principal d'aquestes.

AFINITAT TAXONÒMICA: Les descripcions de Fernández-Marrón (1971a) i Sanz de Siria (1992) inclouen aquest morfotipus dins *Rhus*. Tanmateix, la forma del limbe i el patró de nervadura de les fulles presenten afinitats amb *Acer* (Tosal *et al.*, 2019). No obstant això, quasi totes les fulles de les espècies d'*Acer*, tan fòssils com actuals, són simètriques, amb l'excepció de l'espècie actual *Acer negundo* LINNÆUS, de fulla composta, que presenta una marcada asimetria en els folíols laterals. A la espera d'estudis més detallats d'aquest morfotipus, s'ha inclòs provisionalment dins d'*Acer* (*Acer* sp. indet. 2).

COMPARACIÓ: Els caràcters distintius d'aquest morfotipus dins l'associació són la marcada asimetria del limbe i el seu nervi principal simpoidal.

Morfotipus 57

Fig. 3.16F

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88913, CE-1264, CE-1274, CE-1280, CE-1281.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Fulles palmatífides, simètriques, trilobulades amb els lòbuls laterals molt poc desenvolupats a vegades similars a dents, peciolades i la làmina mesura 3,7–4,5 cm de llargada per 1,5–2,2 cm d'amplada (micròfila II). La categoria de la relació L:W és 2–3:1. El marge és serrat. La base és cordada, i l'àpex és agut o lleugerament acuminat. El marge presenta set dents simples. El lòbuls laterals disposen de tres dents de forma convexa en el flanc proximal i convexa o recta en el flanc distal (dents agudes). Estan distribuïdes de manera regular al llarg del limbe, situades de manera pròxima entre elles.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària sembla actinòdroma tot i així els nervis principals laterals no són tan gruixuts com en la resta d'espècies d'*Acer* de l'associació estudiada. El nervi central és monopodial. Els nervis principals laterals estan molt poc marcats, formen un angle de 30° amb el nervi primari central i finalitzen el seu recorregut a l'àpex del lòbul. La nervadura secundària és craspedòdroma. Aquests nervis emergeixen del nervi primari central formant angles de 40°, presenten un recorregut arquejat molt lax i finalment van a parar a l'àpex d'una dent. La nervadura terciària intercostal presenta una

fàbrica percurrent recta formant angles de 80° amb els nervis secundaris. Dels nervis laterals primaris en surten de segon ordre amb angles pràcticament ortogonals i un recorregut arquejat que van a parar a una dent del lòbul.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest morfotipus va ser atribuït a *Rhus pyrrhae* UNGER per Fernández-Marrón (1971a) i Sanz de Siria (1992). Aquí s'ha detreminat provisionalment com *Acer* sp. indet. 3 tant per la forma del limbe com pel patró de la nervadura.

COMPARACIÓ: El poc desenvolupament dels lòbuls laterals s'ha considerat com un caràcter distintiu del morfotipus. Alhora, l'angle entre els nervis primaris laterals i central és molt menor (30°) que en els altres morfotipus afins a *Acer* descrits aquí, que presenten angles d'uns 45° – 55° .

Morfotipus 58

Fig. 3.16G

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-85010.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. L'únic exemplar del que es disposa està fragmentat fet que dificulta la seva caracterització. La fulla d'aquesta espècie és palmatífida, simètrica, trilobulada, peciolada i les seves mides són 2,2 cm de llargada per 2,1 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació entre la llargada-l'amplada del limbe és de 1:1. El marge és serrat. La base és cordada i l'àpex agut. Totes les dents es troben parcialment estripades. El flanc proximal i distal sembla ser convex (forma arrodonida). Les dents estan distribuïdes de manera regular al llarg del marge i són pròximes entre elles.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és actinòdroma. El nervi primari central és simpodial. Els nervis primaris laterals formen angles de 45° amb el central i probablement van a parar a l'àpex dels lòbuls laterals. La nervadura secundària sembla ser craspedòdroma però la conservació deficient del marge dificulta verificar-ho. Els nervis secundaris surten del primari central formant angles d'uns 45° i segueixen una trajectòria recta. La nervadura terciària intercostal presenta una fàbrica basal **concèntrica**. Els nervis terciaris presenten un

recorregut de tipus **antiforme** sortint del nervi central amb angles de 80°. La nervació foliar quaternària, presenta un patró regular oposat.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest morfotipus també va ser assignats a *Rhus pyrrhae* UNGER per Fernández-Marrón (1971a, làm 7 figs. 1 i 2) i Sanz de Siria (1992). Tosal *et al.* (2019) proposen d'incloure provisionalment aquest morfotipus dins d'*Acer* en base a l'arquitectura foliar. En aquest treball s'ha determinat com *Acer* sp. indet. 4.

COMPARACIÓ: La simetria de les fulles d'aquest morfotipus és compartida amb *Acer* sp. indet. 1 (Morfotipus 55). Tanmateix, en aquest darrer morfotipus els lòbuls estan desigualment desenvolupats. Un altre caràcter que difereix en ambdós morfotipus és la ramificació del nervi central primari que és monopodial a *Acer* sp. indet. 1.

Morfotipus 59

Fig. 3.16H

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-85011, CE-1278, CE-1306, CE-1307, CE-1308, CE-1309

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. El limbe d'aquesta fulla presenta morfologia palmatífida, trilobulada i peciolada. És marcadament asimètrica amb un lòbul més desenvolupada a la part basal d'un dels costats del limbe. Les mesures d'aquests exemplars varien des de 2,5–3,4 cm de llargada per 1,4–2,5 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació L:W és de 1–2:1. La base és molt asimètrica, cordada i l'apex és agut. El marge serrat està format per entre cinc i deu dents prominents de morfologia laxa. El lòbul principal presenta entre dos i quatre dents. La morfologia de les dents és convexa o rarament recta en el flanc proximal mentre que el flanc distal és sempre recte (dents arrodonides). Les dents es troben distribuïdes de manera regular al llarg del marge i són pròximes entre si.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és actinòdroma formada per cinc nervis basals. El nervi central és monopodial. Els nervis laterals primaris sorgeixen amb angles de 45° respecte al nervi primari i representen el nervi principal dels lòbuls. El patró de nervadura

secundària és craspedòdrom. Els nervis secundaris surten del nervi primari central formant angles de 70° i presenten una trajectòria lleument corbada fins arribar a l'apex de les dents, representant així el nervi principal d'aquestes.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest morfotipus va ser atribuït a *Rhus pyrrhae* UNGER per Fernández-Marrón (1971a) i Sanz de Siria (1992). Tosal *et al.* (2019) varen assenyalar les afinitats del morfotipus amb el gènere *Acer*, malgrat la marcada asimetria del limbe, que és una característica poc comuna d'aquest gènere. En conseqüència el Morfotipus 59 s'ha determinat provisionalment com *Acer* sp. indet. 5.

COMPARACIÓ: Aquesta espècie podria confondre's amb *Acer* sp. indet. 2 (Morfotipus 56) ja que ambdós morfotipus presenten una asimetria molt marcada del limbe. Però, *Acer* sp. indet. 2 mostra un nervi principal simpodial.

Morfotipus 60

Figs. 3.16I, J

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88914, CE-94, CE-169, CE-188, CE-1006, CE-1009, CE-1039, CE-1235, CE-1282, CE-1283, CE-1284, CE-1285, CE-1286, CE-1287, CE-1288, CE-1289, CE-1303.

DESCRIPCIÓ:

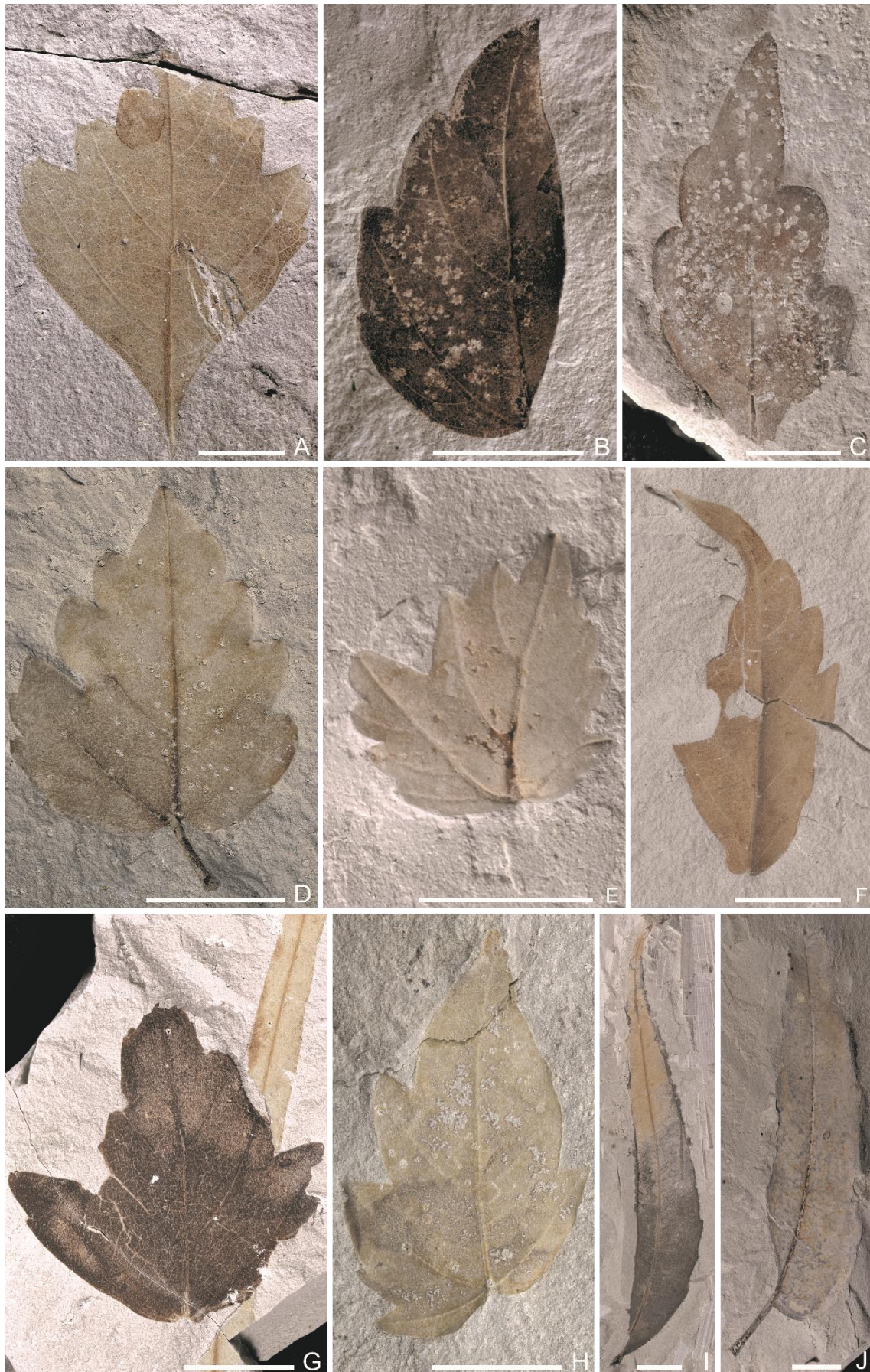
Caràcters del limbe. Els folíols d'aquesta espècie tenen una forma el·líptica, marcadament asimètrica sobretot a la base, i són peciolats. Els exemplars mesuren 4,3–9,9 cm de llargada per 0,8–2,9 cm d'amplada (micròfila II–III). La relació entre la llargada i l'amplada del limbe varia des de la categoria 3–4:1 i a superior a 4:1. El seu marge és serrat. La forma de la base és atenuada o convexa en un costat, mentre que al costat contrari és recta (Fig. 3.16I) o arrodonida (Fig. 3.16J). L'apex és agut. El nombre de dents oscil·la entre quatre i catorze. Aquestes es distribueixen de manera irregular en els dos costats de la làmina, són distals entre si i són més nombroses al costat que presenta la base arrodonida o recta. La forma de les dents és aguda. El seu flanc proximal és recte o flexuós mentre que el flanc distal és recte o còncau. El sinus és arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la nervadura secundària és broquidòdroma. Els nervis secundaris són molt nombrosos, més de vint-i-cinc per folíol. Aquests nervis s'uneixen amb el primari de manera excurrent, formant angles pràcticament ortogonals (70–90°), amb una trajectòria lleument arquejada, i prop del marge giren brusquement fins a unir-se amb el nervi secundari immediatament superior. Entre els nervis secundaris majors, s'observen nervis intersecundaris que discorren paral·lels als nervis secundaris i presenten una llargada inferior a la meitat d'aquests, fins a unir-se al seu extrem amb el nervi secundari inferior. La nervadura terciària intercostal forma una fàbrica reticulada poligonal i regular. La nervació foliar terciària exterior forma arcs.

AFINITAT TAXONÒMICA: La forma lanceolada, asimètrica sobretot a la base i la distribució irregular de les dents són caràcters típics d'*Ailanthus cerverensis* DEPAPE tal i com Sanz de Siria (1992) descriu les fulles d'aquesta espècie.

► **FIGURA 3.16:** Espècies de l'ordre de les sapindals del Rupelià de Cervera. **A:** Morfotipus 53, paratipus del folíol apical de *Rhus asymmetrica* (MGB-85946). **B:** Morfotipus 53, paratipus de folíol lateral de *Rhus asymmetrica*. (MGB-85996). **C:** Morfotipus 54 (*Toxicodendron* sp.), MGB-88911. **D:** Morfotipus 55 (*Acer* sp. indet. 1), MGB-85007. **E:** Morfotipus 56 (*Acer* sp. indet. 2), MGB-88912. **F:** Morfotipus 57 (*Acer* sp. indet. 3), MGB-88913. **G:** Morfotipus 58 (*Acer* sp. indet. 4), MGB-85010. **H:** Morfotipus 59 (*Acer* sp. indet. 5), MGB-85011. **I:** Morfotipus 60 (*Ailanthus cerverensis*) amb base recta en el flanc distal (MGB-88914). **J:** Morfotipus 60 (*Ailanthus cerverensis*) amb la base arrodonida en el flanc distal (CE-1303). Escala 1 cm.

FIGURE 3.16: Species of the Order Sapindales from the Rupelian of Cervera. **A:** Morphotype 53, paratype of the apical leaflet of *Rhus asymmetrica* (MGB-85946). **B:** Morphotype 53, paratype of lateral leaflet of *Rhus asymmetrica*. (MGB-85996). **C:** Morphotype 54 (*Toxicodendron* sp.), MGB-88911. **D:** Morphotype 55 (*Acer* sp. indet. 1), MGB-85007. **E:** Morphotype 56 (*Acer* sp. indet. 2), MGB-88912. **F:** Morphotype 57 (*Acer* sp. indet. 3), MGB-88913. **G:** Morphotype 58 (*Acer* sp. indet. 4), MGB-85010. **H:** Morphotype 59 (*Acer* sp. indet. 5), MGB-85011. **I:** Morphotype 60 (*Ailanthus cerverensis*) with cuneate base in the distal flank (MGB-88914). **J:** Lateral leaflet of Morphotype 60 (*Ailanthus cerverensis*) with rounded base in the distal flank (CE-1303). Scale bar 1 cm.



Morfotipus 61

Fig. 3.17

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1117.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla té forma espatulada, peciolada simètrica i mesura 4,4 cm de llargada per 2,7 cm d'amplada (micròfila III). La relació llargada-amplada és 1–2:1. El marge és enter. La base és decurrent i l'àpex arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada amb un nervi principal molt marcat que es va atenuant cap a l'àpex. La nervadura secundària és broquidòdroma. Aquesta última està composta per set parells de nervis oposats o suboposats. Surten del nervi principal formant angles 40°–50° i a prop del marge s'uneixen amb els nervis secundaris suprajacents. La unió entre el nervi principal i els nervis secundaris és decurrent a prop de la base mentre que a prop de l'àpex és excurrent.

AFINITAT TAXONÒMICA: Fernández-Marrón (1971a) i Sanz de Siria (1992) en la descripció de la flora oligocena de Cervera descriuen exemplars amb les mateixes característiques foliars i els atribueix a *Pisonia eocenica* ETTINGSHAUSEN.



FIGURA 3.17: Morfotipus 61 (*Pisonia eocenica*) de l'ordre de les cariofil·lals del Priabonià de Sarral (SA-1117). Escala 1 cm.

FIGURA 3.17: Morphotype 61 (*Pisonia eocenica*) from the Caryophyllales from the Priabonian of Sarral (SA-1117). Scale bar 1 cm.

Morfotipus 62

Fig. 3.18

MATERIAL EMPRAT PER FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1113. Cervera: MGB-88915, CE-1208, CE-1306, CE-1307.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Els folíols d'aquesta espècie mostren una morfologia espatulada, simètrica, són peciolats i les seves dimensions són 2,5 cm de llargada per 1 cm d'amplada (micròfila I, II). La categoria de la relació llargada-amplada del limbe és 2–3:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'apex és marcadament emarginat. En alguns exemplars l'apex és lleugerament asimètric.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma. La nervadura secundària està composta per vuit parells de nervis disposats oposadament. Aquests emergeixen del primari formant angles de 40° i discorren amb un recorregut lleugerament arquejat fins que, prop de l'apex, giren bruscament, unint-se amb el nervi secundari situat a sobre. La unió entre el nervi primari i els secundaris és decurrent. Entre els nervis secundaris existeixen nervis intersecundaris que presenten un recorregut paral·lel i una llargada inferior a la dels nervis secundaris majors. La nervadura terciària forma una xarxa poligonal regular.

AFINITAT TAXONÒMICA: La forma espatulada amb un apex marcadament emarginat característic d'aquest morfotipus són compartits amb l'espècie *Bumelia minor* UNGER descrita i figurada en l'estudi de la flora oligocena de Cervera de Sanz de Siria (1992; làm. 7, fig. 13).

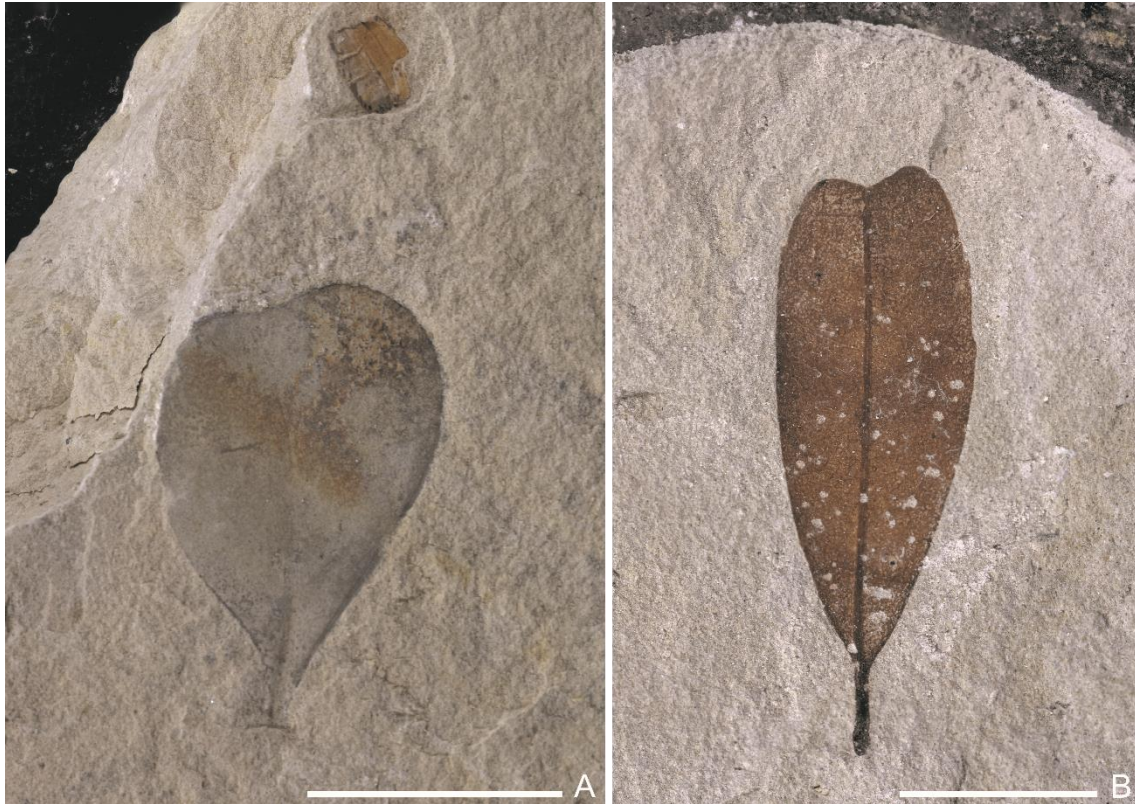


FIGURA 3.18: Morfotipus 62 (*Bumelia minor*) de l'ordre de les ericals. **A:** Exemplar de Sarral (SA-1113). **B:** Exemplar de Cervera (MGB-88915). Escala 1 cm.

FIGURE 3.18: Morphotype 62 (*Bumelia minor*) from the Ericales. **A:** Specimen from the Priabonian of Sarral (SA-1113). **B:** Specimen from the Rupelian of Cervera (MGB-88915). Scale bar 1 cm.

Morfotipus 63

Fig. 3.19A

MATERIAL EMPRAT PER FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1009.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Fulla de forma espatulada de mides superiors a 1,5 cm de llargada per 0,6 cm d'amplada (micròfila I). El marge és enter. L'àpex és arrodonit i la base no s'ha conservat.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma formada per deu parells de nervis secundaris. Els nervis secundaris surten del primari de manera oposada formant angles de 45° amb el nervi primari i segueixen una trajectòria recta

fins a prop del marge on s'uneixen amb els nervis secundaris suprajacents. La unió entre el nervi primari i els secundaris es decurrent.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest morfotipus mostra certa similitud amb *Celastrus bruckmanni* AL. BRAUN descrita per Sanz de Siria (1992, làm. 7, fig. 9) de l'Oligocè de Cervera. La deficient conservació i la manca d'exemplars impedeixen precisar la seva taxonomia i s'han atribuït a Magnoliopsida sp. indet. 1.

Morfotipus 64

Fig. 3.19B

MATERIAL EMPRAT PER FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1156.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla presenta forma el·líptica, és sèssil, simètrica i les seves mesures són 2,0 cm de llargada per 0,7 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació L:W és 2–3:1. El marge és enter. La base és atenuada. Una gran part del terç apical del limbe no s'ha conservat però l'apex sí, i és agut.

Caràcters de la nervadura. La nervació foliar primària és pennada, amb un nervi central gruixut i prominent mentre que la secundària és broquidòdroma. Els nervis secundaris emergeixen del primari formant angles de 30° però ràpidament se situen paral·lels al marge on transcorren més de la meitat del seu recorregut fins a unir-se amb el nervi secundari suprajacent.

AFINITAT TAXONÒMICA: L'únic exemplar disponible es troba fragmentat la qual cosa dificulta la seva atribució taxonòmica. És per això que l'atribució taxonòmica és Magnoliopsida sp. indet. 2.

Morfotipus 65

Fig. 3.19C

MATERIAL EMPRAT PER FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1833a.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Fulla de forma el·líptica, simètrica i peciolada. Mesura 6,7 de llargada per 1,2 cm d'amplada (micròfila II). La relació L:W és superior a 4:1. El marge és lleugerament sinuós. La base és marcadament decurrent mentre que l'apex és agut.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és broquidòdroma. Els nervis secundaris sorgeixen del primari de manera decurrent i formant angles d'uns 40°.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquesta espècie podria correspondre a *Salix media* HEER descrita per Fernández-Marrón (1971a; làm. 3 figs. 21–23) i Sanz de Siria (1992, làm. 2, fig. 11). Tot i així, només es disposa d'un exemplar que presenta el patró de nervadura mal conservat. Així, s'ha preferit atribuir-lo a Magnoliopsida sp. indet. 3.

Morfotipus 66

Fig. 3.19D

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Sarral: SA-1090.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Fulla de forma el·líptica, simètrica, peciolada. Mesura 1,6 cm de llargada per 0,9 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació llargada-amplada és 1–2:1. El marge és serrat. La base és atenuada i l'apex agut. Les dents són distants però amb un espaiat regular i tenen forma aguda. Tant el flanc proximal com el distal de les dents són rectes. El sinus entre dents és lleugerament arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària no es pot descriure amb el material disponible. Els nervis secundaris formen angles de 50° amb el principal.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest mateix exemplar va ser estudiat per Cartaña (1992) que l'assignà al gènere *Crataegus* TOURNEFORT EX LINNÆUS. Tanmateix, atès que no presenta caràcters foliars distintius de les fulles d'aquest gènere s'ha classificat provisionalment com una magnoliopsida indeterminada (*Magnoliopsida* sp. indet. 4).

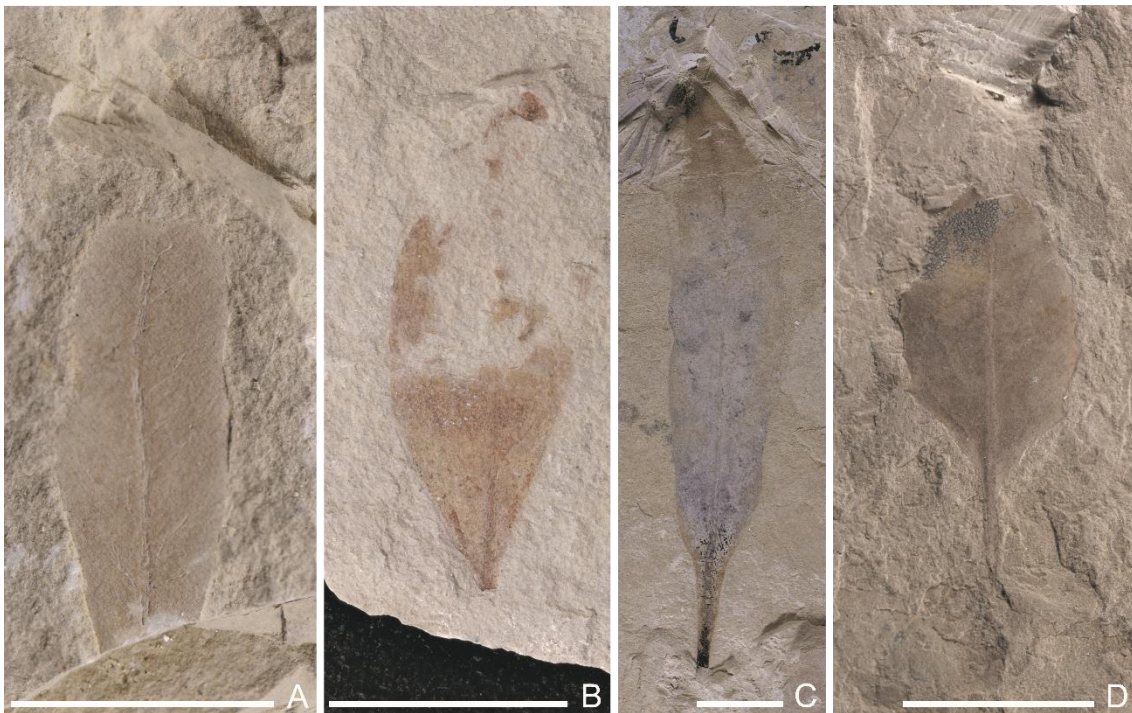


FIGURA 3.19: *Incertæ sedis* del Priabonià de Sarral. **A:** Morfotipus 63 (*Magnoliopsida* sp. indet. 1), SA-1009. **B:** Morfotipus 64 (*Magnoliopsida* sp. indet. 2), SA-1156. **C:** Morfotipus 65 (*Magnoliopsida* sp. indet. 3), SA-1833a. **D:** Morfotipus 66 (*Magnoliopsida* sp. indet. 4), SA-1090. Escala 1 cm.

FIGURE 3.19: *Incertæ sedis* from the Priabonian of Sarral. **A:** Morphotype 63 (*Magnoliopsida* sp. indet. 1), SA-1009. **B:** Morphotype 64 (*Magnoliopsida* sp. indet. 2), SA-1156. **C:** Morphotype 65 (*Magnoliopsida* sp. indet. 3), SA-1833a. **D:** Morphotype 66 (*Magnoliopsida* sp. indet. 4), SA-1090. Scale bar 1 cm.

Morfotipus 67

Fig. 3.20A

MATERIAL EMPRAT PER FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88916.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla és el·líptica, simètrica i les seves mesures serien lleugerament superiors a 2 cm de llargada per 0,6 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació L:W és 3–4:1. El marge és enter. Part de la base i de l'àpex no s'han conservat, dificultant la seva caracterització.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma. Aquesta última està formada per uns deu parells de nervis secundaris, disposats oposadament o alternants en ambdós costat del limbe, i radien del primari de manera decurrent, formant angles d'entre 40° i 60°. A un punt variable, sovint a la meitat del seu recorregut es dicomitzen unint-se amb els nervis secundaris situats just per sobre i per sota. La nervadura terciària forma un entramat poligonal regular.

AFINITAT TAXONÒMICA: Els estudis taxonòmics previs duts a terme en aquestes localitats no documenten aquest morfotipus foliar. Provisionalment s'ha determinat com Magnoliopsida sp. indet. 5.

Morfotipus 68

Fig. 3.20B

LOCALITAT: Cervera

MATERIAL EMPRAT PER FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88917.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. L'exemplar presenta una morfologia el·líptica, és subsèssil i les seves mesures són 3,1 cm de llargada i 0,9 cm d'amplada (micròfila I). La relació entre la llargada i

amplada del limbe correspon a la categoria de 3–4:1. El marge és enter. La base és molt decurrent mentre que l'apex no està completament conservat.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma. El nervi principal és molt gruixut. Els quinze parells de nervis secundaris estan disposats de manera oposada. Sorgeixen del primari de manera decurrent, formant angles d'entre 40° i 60°. Els angles decreixen gradualment cap a la zona basal, de manera que a la base són aproximadament de 40°, mentre que a les proximitats de l'apex són més oberts, d'uns 60°. La nervadura terciària forma una fàbrica reticulada, poligonal i regular.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest morfotipus no coincideix amb cap de les espècies descrites prèviament a les localitats estudiades. L'únic exemplar disponible incomplet impedeix proporcionar una atribució taxonòmica detallada i s'ha atribuït a *Magnoliopsida* sp. indet. 6.

Morfotipus 69

Fig. 3.20C

MATERIAL EMPRAT PER FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88918.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla presenta una morfologia el·líptica, és sèssil, lleugerament asimètrica. Les seves mides són 1,9 cm de llargada per 0,6 cm d'amplada (micròfila I). La relació entre la llargada i l'amplada del limbe pertany a la categoria 3–4:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'apex és mucronat.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. La secundària és broquidòdroma i està formada per set nervis secundaris que formen un angle d'entre 50° i 60° amb el principal. A la meitat del limbe aquests canvien bruscament la seva trajectòria, se situen paral·lels al marge i finalment s'uneixen amb el nervi secundari situat a sobre. Un dels nervis secundaris és basal. Neix del principal formant un angle d'uns 20° i se situa paral·lel al marge. A la zona central del limbe, s'uneix amb el següent nervi secundari. La nervadura terciària és una fàbrica reticulada, poligonal i regular.

AFINITAT TAXONÒMICA: La bibliografia disponible sobre la flora de les localitats estudiades no mostra cap coincidència amb aquest morfotipus. L'únic exemplar conservat dificulta resoldre la seva posició sistemàtica i s'ha atribuït de manera provisional a Magnoliopsida sp. indet. 7.

Morfotipus 70

Fig. 3.20D

MATERIAL EMPRAT PER FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88919.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Fulla de forma el·líptica, simètrica, sèssil. Les seves dimensions són 3,4 cm de llargada per 0,6 cm d'amplada (micròfila I). La relació L:W és superior a la categoria 4:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'àpex mucronat.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. S'observen cinc nervis secundaris oposats que parteixen del primari amb angles de 40° però la seva terminació no s'ha conservat.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquest morfotipus podria correspondre a *Pistacia aquensis* SAPORTA descrita per Sanz de Siria (1992, lám. 6, fig. 13) a l'Oligocè de Cervera. No obstant, l'únic exemplar d'aquesta espècie que es figura en el treball esmentat presenta la fulla subsèssil, a diferència de l'espècimen aquí descrit que és sèssil. Provisionalment s'ha atribuït a Magnoliopsida sp. indet. 8.

Morfotipus 71

Fig. 3.20E

MATERIAL EMPRAT PER FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88920.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Fulla de morfologia espatulada, simètrica i subsèssil. Les seves mesures són 2,3 cm de llargada i 0,5 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació L:W és superior a 4:1. El marge és enter. La base és atenuada i l'apex arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada. La nervadura secundària és broquidòdroma i formada per sis parells de nervis situats de manera oposada. Aquests nervis sorgeixen del primari formant angles que varien entre 30° a 45°, s'arquegen suaument fins a situar-se paral·lels al marge, per on discorren al llarg de més de la meitat del seu recorregut fins acabar unint-se amb el nervi secundari situat a sobre. La unió entre els nervis secundaris i el nervi primari és decurrent. La nervadura terciària és percurrent recta, amb els nervis terciaris formant angles de 85° a 110° respecte els secundaris.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquesta espècie no s'ha pogut relacionar amb cap de prèviament descrita o figurada de les localitats estudiades. Tanmateix, seria necessari disposar de més material per poder donar una determinació taxonòmica més acurada. Així doncs, de manera provisional s'ha atribuït a *Magnoliopsida* sp. indet. 9.

Morfotipus 72

Fig. 3.20F

MATERIAL EMPRAT PER FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88921.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. Fulla de forma el·líptica, simètrica i peciolada. Les seves mesures són superiors a 4,5 cm de llargada per 2,1 cm d'amplada (micròfila II). La relació llargada-amplada se situa dins la categoria 2–3:1. El marge és serrat. La base és atenuada. Manca la part apical de l'únic exemplar disponible. Les dents són simples, agudes, distribuïdes de manera regular i pròximes entre si. El flanc proximal de les dents és recte mentre que la forma del flanc distal varia de recta a lleugerament convexa. El sinus és arrodonit.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre la secundària és broquidòdroma. La nervació secundària està composta per més de vuit nervis secundaris disposats de manera oposada. S'observa un nervi basal que sorgeix del primari a uns 20° i

continua la seva trajectòria paral·lel al marge per unir-se finalment amb el nervi secundari de sobre. La resta de nervis secundaris formen angles d'uns 50° amb el principal. La unió dels nervis secundaris amb el primari és marcadament decurrent.

AFINITAT TAXONÒMICA: Exemplars amb els mateixos caràcters foliars van ser atribuïts per Sanz de Siria (1992) a *Celtis* sp. però aquest gènere, com moltes ulmàcies, presenta una clara asimetria basal. Alhora també presenta forma obovada i un primer parell de nervis pràcticament basals tal i com s'observa en l'actual lledoner (*Celtis australis*). Tot i així, tenint en compte que només es disposa d'un exemplar i fragmentat, s'ha atribuït a Magnoliopsida sp. indet. 10.

Morfotipus 73

Fig. 3.20G

MATERIAL EMPRAT PER FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88922.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla és el·líptica i simètrica. Les seves mesures serien lleugerament superiors a 2,3 cm de llargada per 1 cm d'amplada (micròfila I). La categoria de la relació L:W és 3–4:1. El marge és enter i manca tant una part de l'àpex com de la base.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada i la secundària broquidòdroma. Aquesta última està formada per uns set parells de nervis secundaris disposats oposadament o alternants en ambdós costats del nervi primari, del qual emergeixen formant angles d'entre 20° i 50° fent-se més obtusos cap a l'àpex.

AFINITAT TAXONÒMICA: A partir de la descripció i il·lustració proporcionades per Sanz de Siria (1996a, lám. 3, fig. 3), aquesta espècie podria correspondre a *Cassia berenices* UNGER. No obstant això, segons Samant i Shete (1987), els caràcters diagnòstics entre les espècies actuals de *Cassia* es centren en el patró de nervadura i sobretot en l'angle entre la nervadura primària i secundària. L'angle entre la nervadura primària i secundària en *Cassia berenices* figurada per Sanz de Siria (1996a) és de 20° i no varia l'angle en tot el limbe. En canvi, en l'exemplar

descriu aquí l'angle es cada vegada més obtús en direcció apical. La seva atribució taxonòmica desconeguda ha portat a atribuir-lo provisionalment a *Magnoliopsida* sp. indet. 11.

Morfotipus 74

Fig. 3.20H

MATERIAL EMPRAT PER FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88923.

DESCRIPCIÓ:

Caràcters del limbe. La fulla té forma el·líptica, lleugerament asimètrica a la base. Les seves dimensions són 3,1 cm de llargada per 1,5 cm d'amplada (micròfila I). La relació entre la llargada i l'amplada de la làmina es troba dins la categoria 2–3:1. El marge és enter. La morfologia de la base és decurrent en un costat del limbe i en l'altre és atenuada. L'àpex és mucronat.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és broquidòdroma. Aquesta última, està formada per quatre parells de nervis secundaris disposats de manera oposada o alternant. Aquests nervis parteixen del primari de manera decurrent i formant angles de 30°–40°. Paulatinament van modificant el seu angle en direcció apical situant-se pràcticament paral·lels al marge i finalment s'uneixen amb el nervi secundari situat just al damunt. La nervadura terciària exterior forma arcs.

AFINITAT TAXONÒMICA: L'espècie aquí descrita no s'ha pogut relacionar amb cap de les descrites per Fernández-Marrón (1971a) o Sanz de Siria (1992) i s'ha atribuït a *Magnoliopsida* sp. indet. 12.

Morfotipus 75

Fig. 3.20I

MATERIAL EMPRAT AMB FINALITATS DESCRIPTIVES:

Cervera: MGB-88903.

DESCRIPCIÓ:

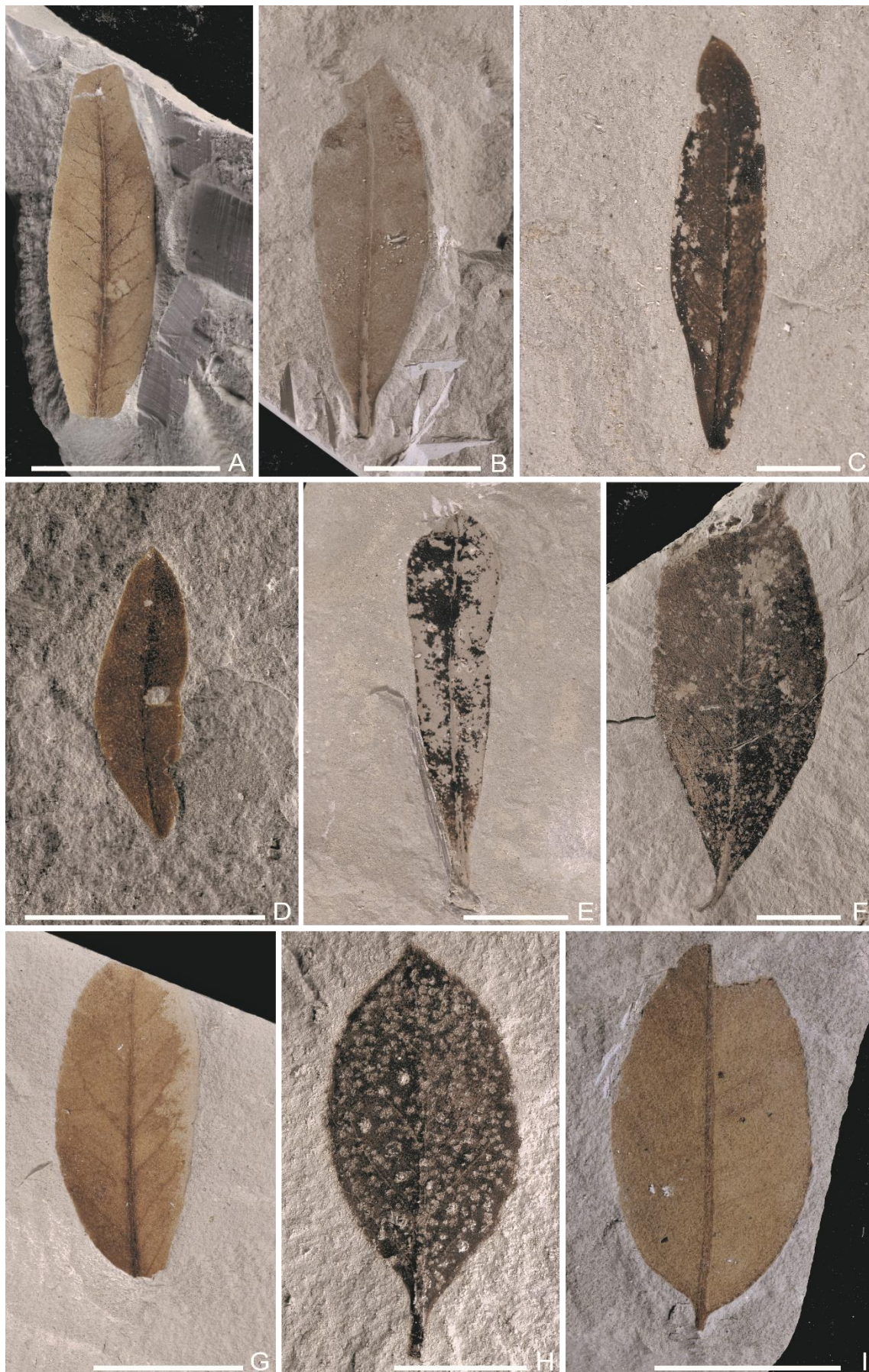
Caràcters del limbe. La morfologia de la fulla és el·líptica i simètrica. Les seves mesures són 3,1 cm de llargada per 1 cm d'amplada (micròfila I). La relació L:W es troba dins la categoria superior a 4:1. El marge és serrat. Manca la base i l'apex és agut. Les dents són simples, espaiades de manera irregular i distants. La morfologia de les dents és aguda però la forma dels flancs varia. El flanc proximal es caracteritza per ser recte o lleugerament convex mentre que el flanc distal és sempre recte. El sinus és angulós.

Caràcters de la nervadura. La nervadura primària és pennada mentre que la secundària és broquidòdroma. Aquesta última està constituïda per vuit parells de nervis que surten del principal de manera oposada formant angles d'entre 40° i 50° amb el nervi primari. Distalment, aquests nervis es van arquejant suaument, se situen paral·lels al marge i finalment canvien bruscament el seu recorregut unint-se amb el nervi secundari suprajacent. En el punt més pròxim al marge, els nervis secundaris emeten un nervi terciari que assoleix l'apex de la dent immediatament adjacent, formant el nervi principal d'aquesta. La nervadura terciària intercostal està mal conservada, mentre que la nervadura terciària exterior forma arcs.

AFINITAT TAXONÒMICA: Aquesta espècie podria correspondre a *Prunus aucubaefolia* MASSALONGO descrita per Sanz de Siria (1992, lám. 6, fig. 2) a l'Oligocè de Cervera. Tot i així, l'angle entre el nervi principal i el secundari és més obtús en l'exemplar figurat per Sanz de Siria (1992). Per aquest motiu i de manera provisional s'ha atribuït a *Magnoliopsida* sp. indet. 13.

► **FIGURA 3.20:** *Incertæ sedis* del Rupelià de Cervera. **A:** Morfotipus 67 (*Magnoliopsida* sp. indet. 5), MGB-88916. **B:** Morfotipus 68 (*Magnoliopsida* sp. indet. 6), MGB-88917. **C:** Morfotipus 69 (*Magnoliopsida* sp. indet. 7), MGB-88918. **D:** Morfotipus 70 (*Magnoliopsida* sp. indet. 8), MGB-88919. **E:** Morfotipus 71 (*Magnoliopsida* sp. indet. 9), MGB-88920. **F:** Morfotipus 72 (*Magnoliopsida* sp. indet. 10), MGB-88921. **G:** Morfotipus 73 (*Magnoliopsida* sp. indet. 11), MGB-88922. **H:** Morfotipus 74 (*Magnoliopsida* sp. indet. 12), MGB-88923. **I:** Morfotipus 75 (*Magnoliopsida* sp. indet. 13), MGB-88903. Escala 1 cm.

FIGURE 3.20: *Incertæ sedis* from the Rupelian of Cervera. **A:** Morphotype 67 (*Magnoliopsida* sp. indet. 5), MGB-88916. **B:** Morphotype 68 (*Magnoliopsida* sp. indet. 6), MGB-88917. **C:** Morphotype 69 (*Magnoliopsida* sp. indet. 7), MGB-88918. **D:** Morphotype 70 (*Magnoliopsida* sp. indet. 8), MGB-88919. **E:** Morphotype 71 (*Magnoliopsida* sp. indet. 9), MGB-88920. **F:** Morphotype 72 (*Magnoliopsida* sp. indet. 10), MGB-88921. **G:** Morphotype 73 (*Magnoliopsida* sp. indet. 11), MGB-88922. **H:** Morphotype 74 (*Magnoliopsida* sp. indet. 12), MGB-88923. **I:** Morphotype 75 (*Magnoliopsida* sp. indet. 13), MGB-88903. Scale bar 1 cm.



3.2. Sedimentologia

L'estudi sedimentològic detallat dels nivells rics en macrorestes vegetals del Priabonià de Sarral i del Rupelià de Cervera permet comprendre millor el context deposicional on es produïren els processos tafonòmics (biostratinòmics) que afectaren les restes vegetals estudiades. A continuació es presenta un resum dels resultats de l'estudi sedimentològic dels nivells que contenen les flores estudiades en aquesta tesi. La descripció detallada de la sedimentologia es troba en els articles annexos (Tosal i Martín-Closas, 2016, per Cervera; Tosal *et al.* 2018, per Sarral).

3.2.1. Formació Sarral (Sistema lacustre de l'Anoia a Sarral)

La Formació Sarral conté la flora priaboniana estudiada en aquesta tesi. La seva potència és molt variable. Per tal de caracteritzar-la s'han aixecat tres columnes estratigràfiques (Taula 3.7). A la secció més oriental, situada a la Pedrera de Sarral assoleix la seva potència màxima amb 17 m (Fig. 3.21).

Localitat	Secció	Coordenades			
		Base		Sostre	
Sarral	Solivella	41°22'08"N	01°09'21"E	41°22'11"N	01°09'24"E
	Pira	41°26'06"N	01°11'35"E	41°26'21"N	01°11'21"E
	Pedrera de Sarral	41°27'02"N	01°14'17"E	41°26'59"N	01°14'22"E
Cervera	Pedreda Rasqui	41°38'49"N	01°19'18"E	41°38'49"N	01°19'18"E
	Pedrera Carulla	41°38' 77"N	01°19'36"E	41°38'53"N	01°19'36"E
	Mas Claret	41°38'55"N	01°19'46"E	41°32'12"N	01°19'51"E
	Briançó	41°38'27"N	01°20'07"E	41°38'34"N	01°20'26"E

TAULA 3.7: Coordenades geogràfiques de les seccions estudiades del sistema lacustre de l'Anoia.

TABLE 3.7: Geographic coordinates of the sections studied from the Anoia lacustrine system.

La base de la Formació Sarral està composta per margues de color blau grisós i es troba ben representada a la secció de Pira. La part central d'aquesta formació es caracteritza per una alternança de calcarenites massives, margues grises i margocalcàries finament laminades que contenen els nivells de macrorestes de la pedrera de Sarral. En totes les seccions, el sostre

d'aquesta formació està marcat per gresos lenticulars i lutites vermelles que corresponen a les etapes posteriors al rebliment del llac i que determinaren el desenvolupament del sistema fluvial de la Formació Blancafort sobrejacent (Tosal *et al.*, 2018). L'anàlisi de fàcies ha permès caracteritzar quatre fàcies en el tram central de la Formació Sarral:

Fàcies 1. Calcarenites massives, tabulars de color gris. Aquests cossos tenen entre 0,1 i 1 m de gruix, fàbrica de tipus *grainstone* i una selecció de la mida de gra de 127 µm de mitjana (Fig. 3.22A). El 50% dels grans estan compostos per calcàries micrítiques, un 48% de quars i el 2% restant representen altres components tals com minerals opacs, feldspats i petits fragments de fusta.

La forma tabular dels cossos de calcarenites, el seu caràcter massiu i la selecció de mida petita dels components detrítics suggereixen que aquests dipòsits van ser sedimentats després d'un transport per un flux laminar de baixa energia, possiblement d'origen al·luvial.

Fàcies 2. Margues amb laminació difusa de color blau grisós. Aquests cossos tenen un gruix d'entre 1 i 3 m (Fig. 3.23A). Es caracteritzen per contenir abundants restes de microfòssils tals com tal·lus de caròfits (*Charaxis* sp.) i girogonits (*Lychnothamnus stockmansii*, *Harrisichara tuberculata* i *Psilochara* aff. *acuta*), ostràcodes, closques de gasteròpodes aquàtics i fragments d'ossos.

Les margues van ser dipositades per la decantació del fang en un llac poc profund, permanent i alcalí. L'abundància i la bona conservació de les restes de fauna i flora bentònica indicaria que es tractava d'un llac amb el fons ben oxigenat on el contingut de carbonat seria produït biogènicament *in situ*.

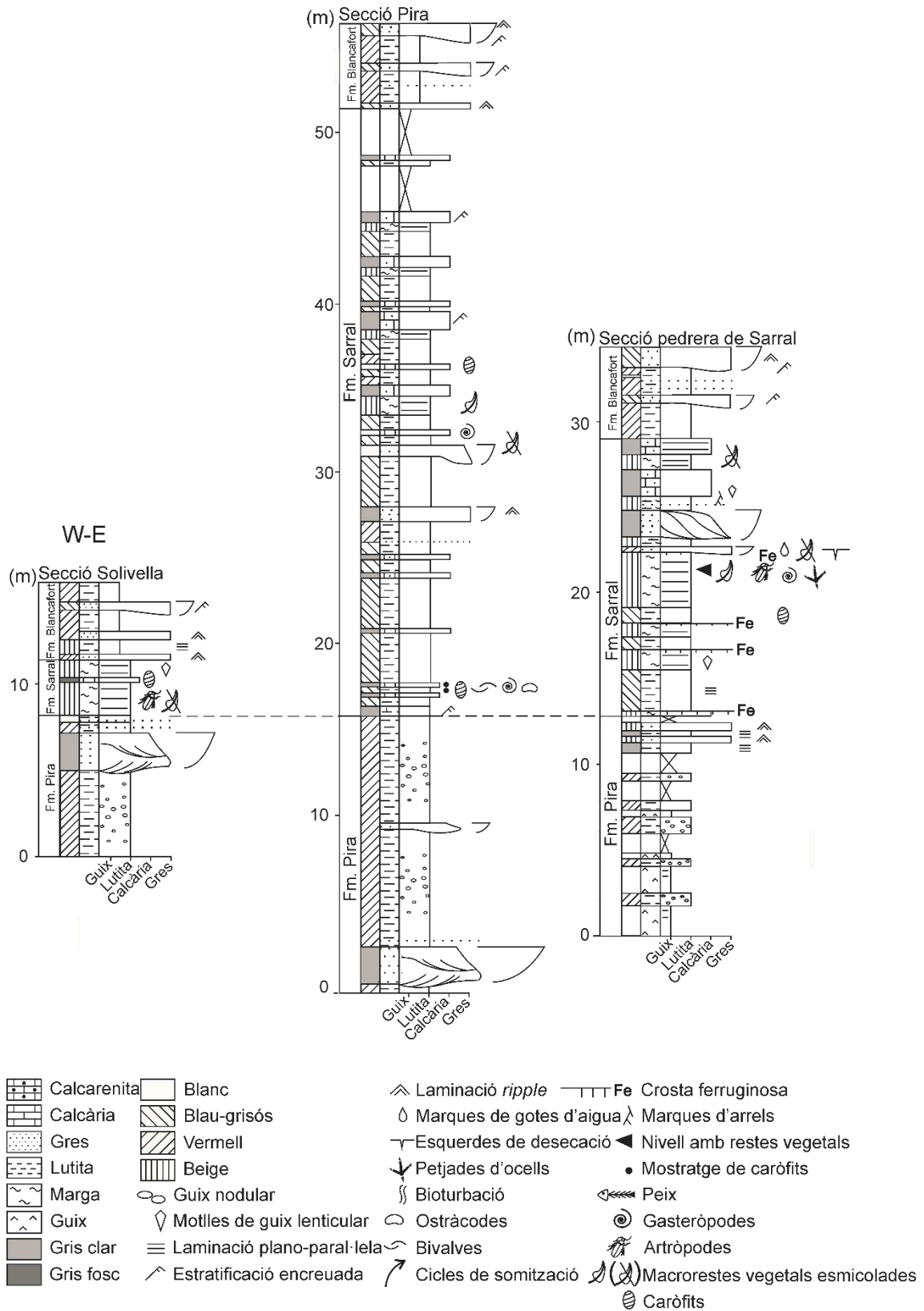


FIGURA 3.21: Correlació litostratigràfica de les tres seccions aixecades del Priabonià de Sarral. Modificat de Tosal *et al.* (2018).

FIGURE 3.21: Correlation of the three stratigraphic sections from the Priabonian of Sarral. Modified from Tosal *et al.* (2018).

Fàcies 3. Margocalcàries amb laminació mil·limètrica i color beige. Aquests nivells tenen una potència d'entre 0,2 i 5 m. Es caracteritzen per l'abundància de restes vegetals així com per presentar restes d'esquelets articulats d'isòpodes aquàtics, insectes, esporàdicament peixos i també petjades d'ocell. La flora priaboniana de Sarral estudiada en aquesta tesi prové d'aquestes fàcies. La laminació és planoparal·lela, mil·limètrica i ocasionalment s'observen petits doms (Fig. 3.23B). Aquesta laminació ve donada per una alternança de petits horitzons de margues de color clar i fosc. Aquests últims puntualment es troben limonititzats. En làmina prima, s'observen filaments calcificats de 10 µm de diàmetre (Fig. 3.22B). A la base d'algunes d'aquestes margues es poden trobar motlles de guix lenticulars aïllats i disposats de manera subvertical (Fig. 3.23C). El sostre de les margocalcàries laminades de la secció de la pedrera de Sarral, està format per una crosta ferruginosa mil·limètrica amb laminació *ripple* (Fig. 3.23D) i pot presentar també marques de gotes d'aigua i marques de dessecació. Aquest nivell és ric en fragments diminuts de restes vegetals, fragments de plantes helofítiques i ocasionalment s'hi poden observar petjades d'ocells.

Aquestes margocalcàries s'interpreten com dipòsits formats pel creixement de tapissos microbians els quals atraparen el sediment carbonatat en un ambient subaquàtic lacustre molt som, amb alt contingut en sulfat i amb constants entrades de sediments clàstics. Els nivells més foscos, a vegades ferruginitzats, s'interpreten com la biodegradació microbiana dels biofilms en condicions anòxiques. La mida i la calcificació dels filaments microbians suggereixen que aquests pertanyien a cianobacteris. En base als models de precipitació d'evaporites continentals proposats per Gibert *et al.* (2007) i Ortí *et al.* (2007), l'excel·lent preservació dels cristalls de guix a la base d'alguns cossos de margocalcàries indicarien un creixement intersticial dels cristalls dins del sediment, sota una làmina d'aigua amb alta concentració de sulfat i sotmesa a una elevada evaporació. La columna d'aigua era oxigenada tal i com ho indica la presència d'organismes nectònics com peixos petits i isòpodes. L'elevat contingut en sulfats podria haver afavorit el desenvolupament dels tapissos cianobacterians que haurien atrapat i cobert les restes vegetals i les restes d'organismes aquàtics depositades al fons del llac. Això hauria afavorit la seva conservació atès que la part inferior dels tapissos presentava probablement condicions anòxiques, tal i com succeeix actualment en els tapissos de cianobacteris lacustres (Guerrero *et al.*, 2016). Finalment, la crosta ferruginosa situada a sostre de les margocalcàries indicaria una aturada de les aportacions clàstiques i un enduriment del fons lacustre per precipitació d'òxids de ferro, seguida d'una ràpida

evaporació i de l'exposició subaèria del fons del llac tal i com indiquen les marques de dessecació.

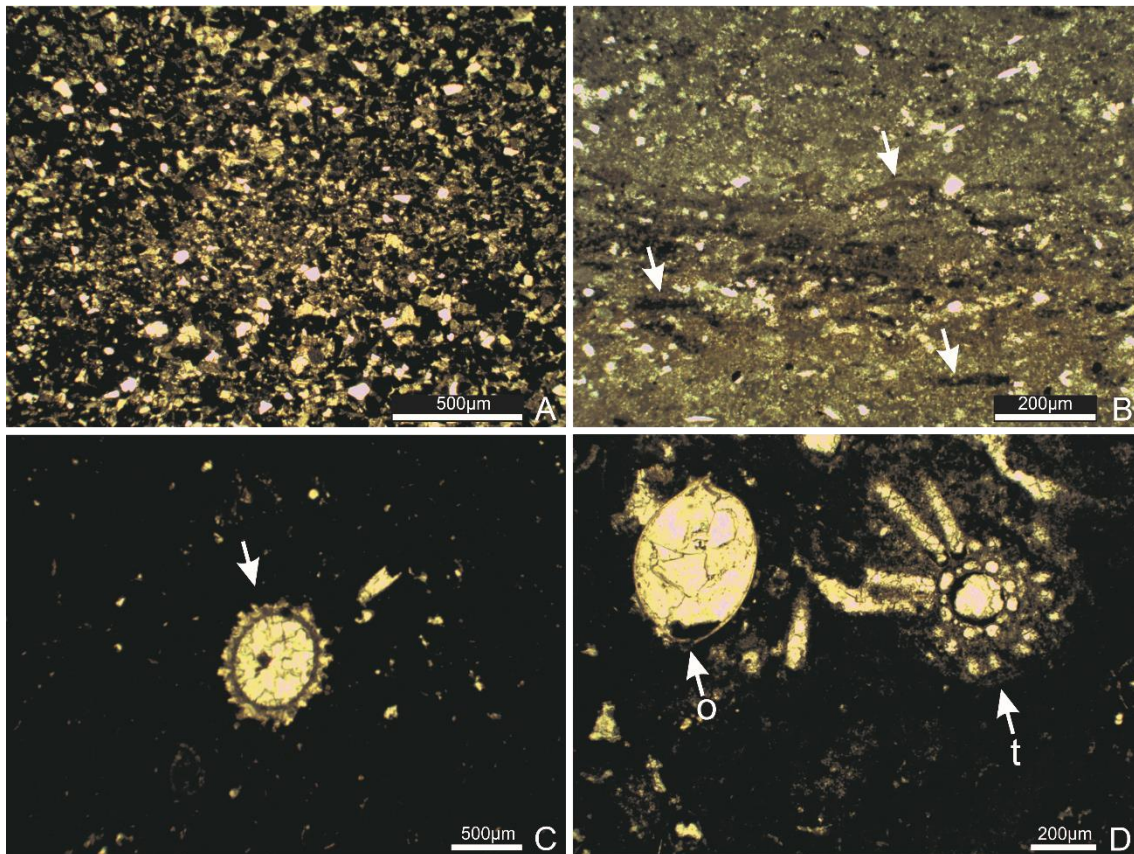


FIGURA 3.22: Microfàcies carbonatades de la Formació Sarral i els seus components. **A:** Calcarenites de la fàcies 1 de la secció de Solivella. **B:** Tapis cianobacterià (horitzons més foscos marcats amb una fletxa) de la fàcies 3 de la secció de la Pedrera de Sarral. **C:** Girogonit de *Harrisichara* sp. (fletxa) de les calcàries de la fàcies 4 de la secció de Pira. **D:** Tal·lus (t) de caròfit amb els verticils units anatòmicament al nus, ostràcodes (o) de la fàcies 4 provinent de la secció de Pira. Modificat de Tosal *et al.* (2018).

FIGURE 3.22: Carbonate microfacies and their components from the Sarral Formation. **A:** Calcarenite from facies 1 of Solivella section. **B:** Cyanobacterial mat (dark horizons marked with arrows) from facies 3 of Sarral sections. **C:** Gyrogonite of *Harrisichara* sp. (arrow) from the limestone facies 4 of Pira section. **D:** Charophyte thallus (t) with attached whorls of branchlets, ostracod (o) from facies 4 obtained from Pira section. Modified from Tosal *et al.* (2018).

Fàcies 4. Calcàries tabulars de color gris fosc i amb una potència màxima de 30 cm. Aquesta fàcies es caracteritza per presentar una fàbrica *wackestone* i una continuïtat lateral d'uns 50 m. És rica en microfòssils tals com ostràcodes, closques de gasteròpodes pulmonats, closques de bivalves i tal·lus i girogonits de caròfits (Fig. 3.22C). Esporàdicament, els tal·lus es troben anatòmicament articulats (Fig. 3.22D). Aquesta fàcies no conté macrorestes vegetals orgàniques.

Els caròfits amb connexió anatòmica i els altres fòssils d'organismes bentònics complets trobats en aquesta fàcies indiquen l'autoctonia d'aquestes restes i permeten interpretar les condicions del paleollac com d'aigua dolça i amb un fons ben oxigenat. La presència d'oxigen, hauria impedit la conservació de macrorestes orgàniques, com fulles. Segons el model paleoambiental proposat per Sanjuan i Martín-Closas (2012) per al Membre calcàries de Mojà situat a l'est de la Conca de l'Ebre, aquesta fàcies correspondria a la sedimentació en un llac permanent, oligotròfic, som i alcalí amb un fons ocupat per herbeis de caròfits.

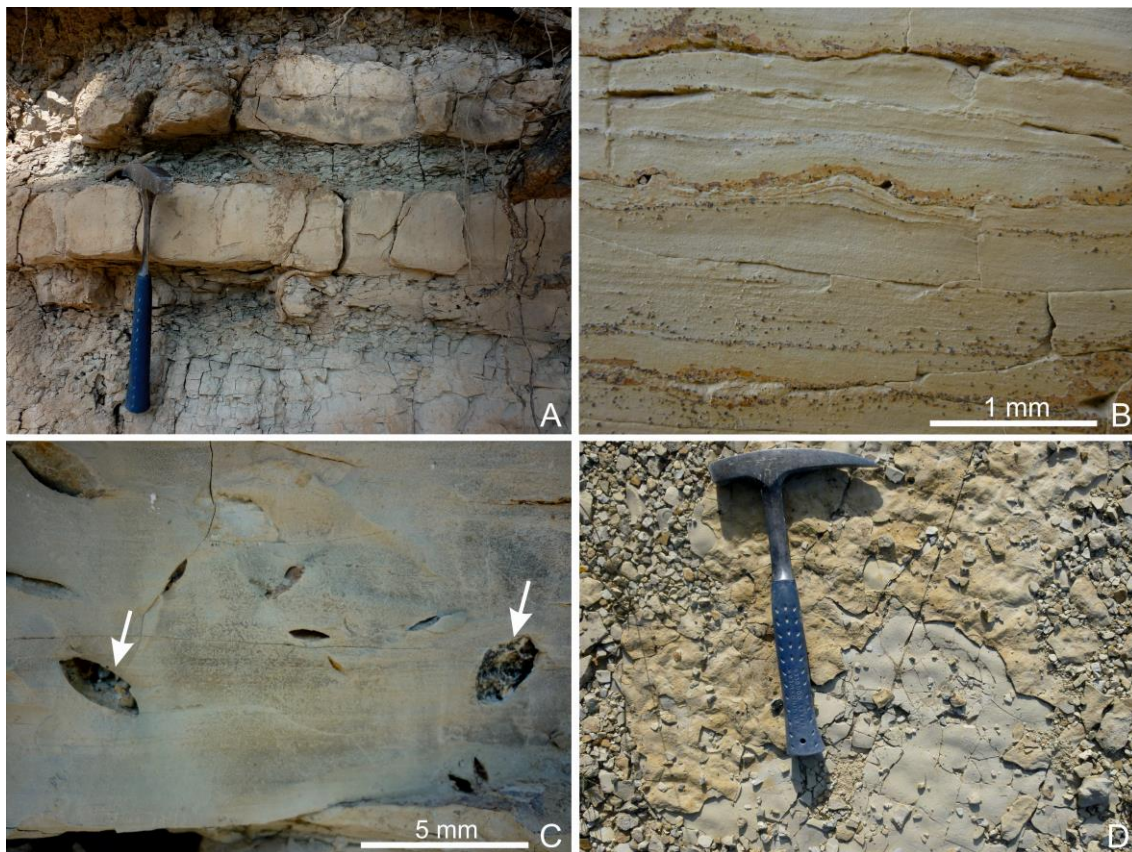


FIGURA 3.23: Litofàcies de la Fm. Sarral. **A:** Margues i calcàries riques en organismes bentònics fòssils. **B:** Margocalcàries amb laminació mil·limètrica que puntualment pot presentar formes de dom. **C:** Base de les margocalcàries de la fàcies 3 de la secció de la pedrera de Sarral amb motlles de cristalls lenticulars subverticals de guix (fletxa). **D:** Crosta mil·limètrica ferruginosa amb laminació *ripple* del sostre de la fàcies 3 (secció de la pedrera de Sarral). Longitud del martell per fer d'escala: 32 cm. Modificat de Tosal *et al.* (2018).

FIGURE 3.23: Lithofacies of Sarral Formation. **A:** Marls and limestones rich in fossil benthic organisms. **B:** Finely laminated marlstone with occasional dome lamination from facies 3 (Sarral section). **C:** Base of marlstone from facies 3 of Sarral section with subvertical moldic porosity of gypsum crystals (arrows). **D:** Millimetric ferruginous crust from the top of marlstone from facies 3 with ripple lamination (Sarral section). Hammer length for scale: 32 cm. Modified from Tosal *et al.* (2018).

A partir de l'estudi estratigràfic i sedimentològic detallat de les fàcies lacustres de la Formació Sarral, s'han distingit dues associacions de fàcies (Fig. 3.24).

Associació de facies A. Aquesta associació es caracteritza per mostrar una repetida successió de margues de color blau-gris a la base (fàcies 2) que passen verticalment a les calcàries de fàbrica *wackestone* de fàcies 4 (Fig. 3.24A). Aquestes dues fàcies són riques en fòssils d'organismes lacustres bentònics. Aquesta associació de fàcies es troba ben representada a la base de la secció de Pira i la seva reiteració s'ha atribuït a cicles de somització lacustre. La seqüència oscil·laria des de la zona relativament profunda del llac, amb baixa productivitat de carbonat biogènic i representada per les margues, fins a les zones amb herbeis de caròfits de vora de llac, representades per les calcàries amb fàbrica *wackestone*. L'abundància de fòssils d'organismes bentònics en ambdues fàcies indicaria que el fons del llac era permanentment oxigenat.

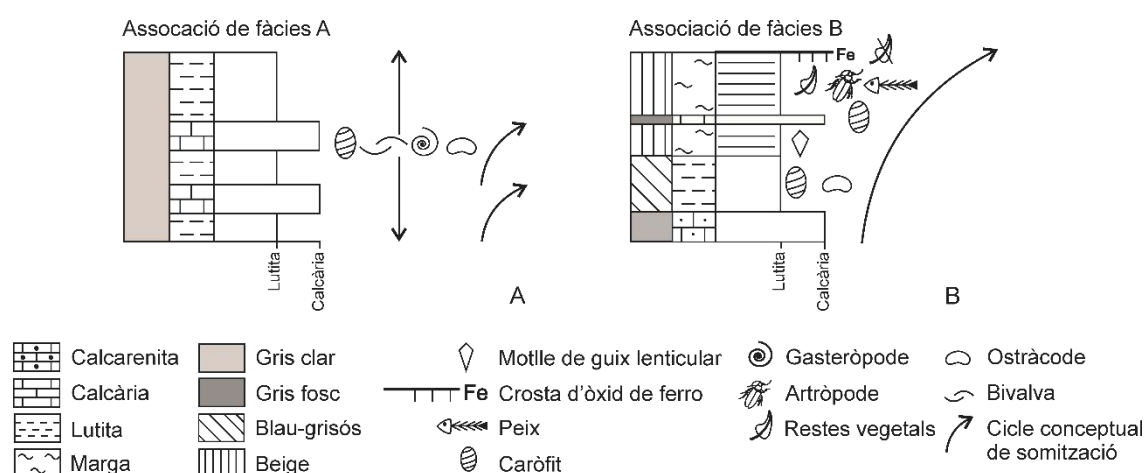


FIGURA 3.24: Model conceptual de les associacions de fàcies de la Fm. Sarral. **A:** Associació de fàcies A mostrant una seqüència de somització del llac d'aigua dolça. **B:** Associació de fàcies B mostrant una seqüència de somització del llac amb un increment gradual de la salinitat. Modificat de Tosal *et al.* (2018).

FIGURE 3.24: Conceptual facies association of the Sarral Fm. **A:** Facies association A showing a shallowing-upward cycle of the lake. **B:** Facies association B showing a shallowing upward cycle of the lake with a gradual increase in salinity. Modified from Tosal *et al.* (2018).

Associació de fàcies B. Aquesta successió està formada per calcarenites a la base (fàcies 1), seguida per margues de color blau-grisós (fàcies 2) i finalment per les margocalcàries laminades de color beige riques en macrorestes vegetals (fàcies 3), culminant amb una crosta ferruginosa (Fig. 3.24B). Encara que aquesta associació de fàcies està representada en les tres seccions estudiades, les seccions de la pedrera de Sarral i Pira mostren un major desenvolupament vertical d'aquesta associació. No obstant, mentre que a la secció de Sarral està més desenvolupada la fàcies 3 (margocalcàries), a la secció de Pira es troba millor representada la fàcies 1 (calcarenites).

La repetició de les fàcies 1–2–3 s'atribueix a una seqüència de somització lacustre amb un increment gradual de la salinitat per sulfats. L'interval basal correspon a calcarenites massives (fàcies 1) interpretades com un flux en massa d'origen al·luvial que representaria una avinguda torrencial i la inundació inicial del llac després d'un període d'exposició subaèria. L'interval intermedi correspon a les margues riques en contingut biogènic (fàcies 2) i representa el desenvolupament del llac d'aigua dolça. Aquest es caracteritzaria per ser som, permanent, alcalí, oligotròfic i amb un fons ben oxigenat. Finalment, aquestes fàcies lacustres gradarien verticalment vers un llac molt som, temporal, evaporític amb un fons dominat per tapissos de cianobacteris amb creixement intersticial de cristalls de guix (fàcies 3). En aquest ambient és on es van depositar i conservar les fulles de Sarral estudiades en aquesta tesi.

Model deposicional de la Formació Sarral

El sistema lacustre de Sarral es desenvolupà en dues etapes. En la primera etapa o estadi 1 (fig. 3.25B), els dipòsits lacustres estaven dominats per l'associació de fàcies A corresponent a les calcàries i les margues riques en fòssils de caròfits, ostràcodes i gasteròpodes límnicis. Aquests organismes bentònics indiquen un llac d'aigua dolça, poc profund, alcalí, oligotròfic i de fons oxigenat. El centre del llac es dipositaren les margues (fàcies 2) mentre que al marge del llac estaria dominat per les calcàries riques en caròfits (fàcies 4). Aquests organismes formarien extensos herbes i serien el principal productor de carbonat del llac. Durant aquest estadi, el llac es mantingué relativament petit, estenent-se només entre les localitats de Pira i Solivella.

L'estadi 2 és representat per l'associació de fàcies B (Fig. 3.25C). Durant aquesta etapa el llac adquirí una extensió superior a la de l'estadi anterior. El paleollac s'estenia des de Solivella fins a Sarral però va evolucionar des de les condicions inicials d'aigua dolça vers a condicions d'elevada concentració de sulfats. Cal destacar que durant l'episodi de major salinitat, la comunitat d'organismes bentònics estava restringida a tapissos cianobacterians (fàcies 3) mentre que el nècton era poc divers i incloïa peixos petits i isòpodes. Les macrorestes que haurien arribat al llac (incloent les fulles estudiades) foren atrapades dins dels tapissos cianobacterians on es conservaren fins a fossilitzar gràcies a les condicions locals anòxiques que hi predominaven.

La repetició monòtona de les seqüències de somització lacustre s'ha atribuït a una ciclicitat climàtica. Aquest control climàtic es manifesta més clarament en el cas de les associacions de fàcies B. Al començament dels períodes més humits es produïen avingudes dels fluxos laminars d'origen al·luvial i la deposició de les calcarenites que correspondrien a la base del cicle d'inundació lacustre. Després, durant l'estadi més humit del cicle, es produiria la sedimentació de les margues lacustres en condicions d'aigua dolça i amb abundants organismes bentònics. Les margocalcàries sobrejacentes les quals contenen les macrorestes vegetals estudiades aquí, representen els períodes de clima sec. Durant aquest període l'elevada evaporació provocà un increment de la concentració de sulfat al fons del llac i afavorí el desenvolupament dels tapissos microbians. Finalment, durant els períodes més àrids, hi hagué primer una aturada de la sedimentació tal i com indica la crosta ferruginosa mil·limètrica del sostre de les margocalcàries i finalment el llac s'assecà i el seu fons, quedà exposat subaèriament.

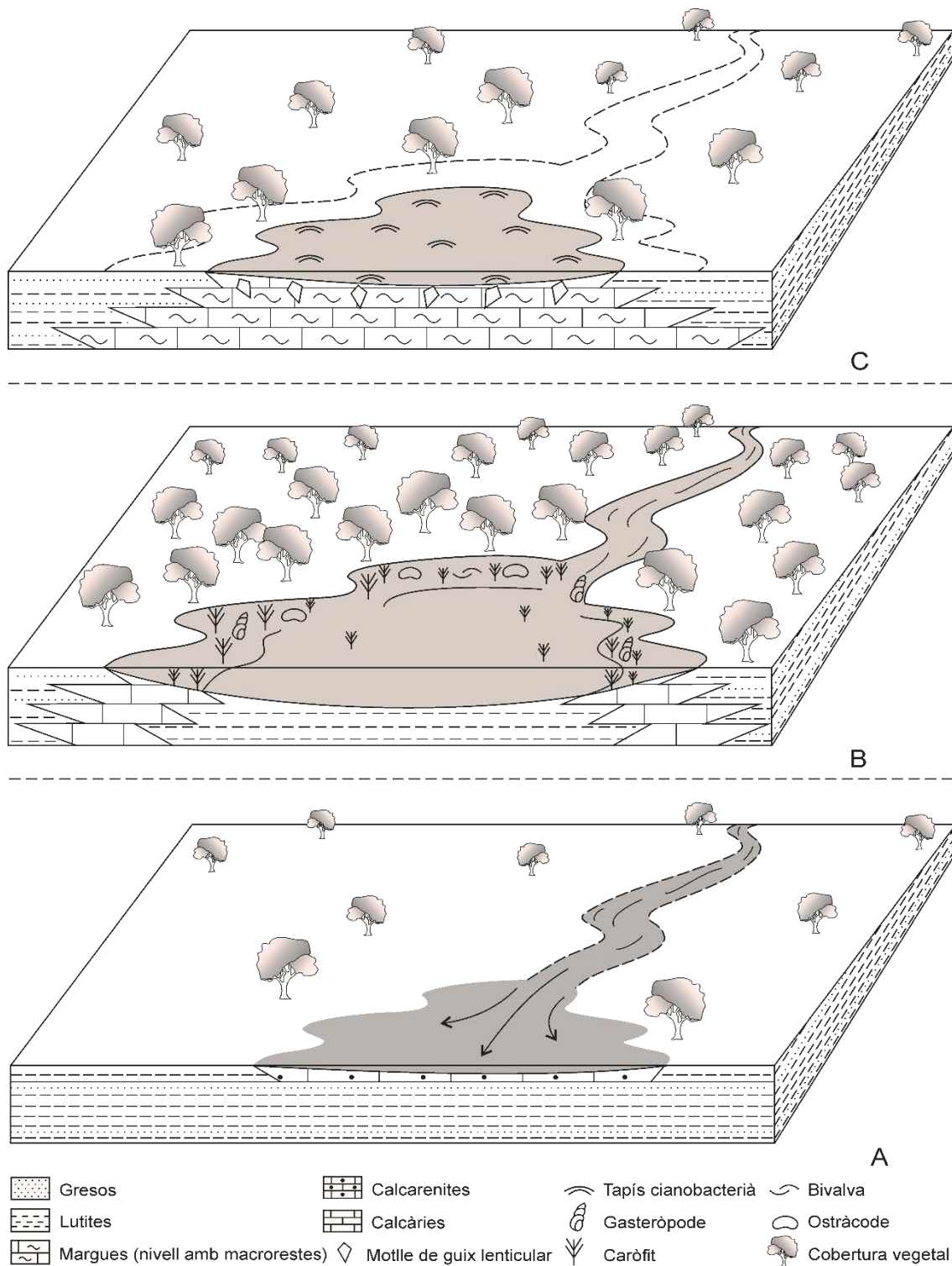


FIGURA 3.25: Model deposicional del dipòsit lacustre de Sarral. **A:** Estadi inicial del desenvolupament del llac amb la sedimentació de calcarenites (f1). **B:** Interval humit del cicle climàtic amb la sedimentació de margues i calcàries (f2 i f4). **C:** Interval sec del cicle climàtic amb la sedimentació de les margues amb laminació mil·limètrica (f3). Modificat de Tosal *et al.* (2018).

FIGURE 3.25: Depositional model of the lacustrine deposits from Sarral. **A:** Early stage of lake development with deposition of calcarenite (f1). **B:** Wet interval of a climate cycle with deposition of marl and limestone. (f2 and f4). **C:** Dry interval of a climate cycle with deposition of finely laminated marlstone. Modified from Tosal *et al.* (2018).

3.2.2. Formació Montmaneu (Sistema lacustre de la Segarra a Cervera)

La Formació Montmaneu a prop de Cervera està representada pel Membre Civit, que conté la majoria dels nivells rics en macrorestes vegetals d'edat rupeliana estudiats aquí. Aquest membre té una potència de 14 m a l'àrea d'estudi i es troba ben representat a la secció de la pedrera Rasqui i la secció de la pedrera Carulla. La part basal i central d'aquest membre està constituït per alternances de margues de color gris clar riques en restes vegetals, i margues de color gris fosc molt pobres en restes fòssils. Puntualment, s'observen petits nivells de cristalls lenticulars de guix d'ordre mil·limètric. El sostre d'aquest membre està ben representat a la secció de Mas Claret. Es caracteritza per la presència de guixos nodulars i enterolítics intercalats entre les margues. El contacte amb la formació Talavera, sobrejacent, és gradual. Aquesta darrera formació està caracteritzada per guixos nodulars i enterolítics que representen el final del sistema lacustre i la instal·lació d'un ambient de tipus *sabkha* (Fig. 3.26).

L'anàlisi sedimentològica del Membre Civit ha permès distingir quatre fàcies:

Fàcies 1. Margues de color gris clar amb laminació planoparal·lela organitzades en estrats tabulars de potència decimètrica d'entre 10 i 50 cm (Fig. 3.27A) amb una continuïtat lateral quilomètrica (fins a 5 km). Inclou els nivells rics en macroflora estudiats aquí i també s'hi han trobat restes de fauna nectònica (peixos) i d'insectes terrestres però no d'organismes bentònics.

En base al model sedimentari realitzat per Murphy i Wilkinson (1980) en un llac actual de Michigan (EUA), les margues de color gris clar amb laminació planoparal·lela en un context lacustre indiquen una sedimentació per decantació del fang carbonatat en les zones distals del llac. La conservació de la laminació planoparal·lela original i l'absència de fauna o flora bentònica indicarien un fons anòxic i poc agitat.

Fàcies 2. Margues de color gris fosc i laminació *ripple* (Fig. 3.27B) amb una potència decimètrica (10–50 cm). La presència de restes vegetals és escassa, estan fragmentades i la seva preservació és pobra.

Per comparació amb el model sedimentològic proposat per Gierlowski-Kordesh (2010) pels carbonats lacustres d'edat triàsica del Grup Mercia de Bristol (Anglaterra), les margues de

color gris fosc amb laminació *ripple* representarien la zona més proximal del llac on hi hauria certa agitació de l'aigua. L'energia relativament més alta d'aquesta fàcies en comparació a la fàcies 1, produiria l'esmicolament de les restes vegetals abans de ser enterrades. L'elevat ritme de sedimentació i acumulació de matèria orgànica a les vores del llac hauria generat una interfase aigua-sediment de caràcter anòxic que justificaria el color fosc del sediment.

Facies 3. Guixos lenticulars formant estrats tabulars, de gruix inferior a un centímetre i de una continuïtat lateral limitada (25 m). Els cristalls de guix estan disposats perpendicularment a l'estratificació i tenen una llargada de 1–2 mm amb l'eix més llarg perpendicular a l'estratificació (Fig. 3.27C).

Segons els models sedimentaris proporcionats per Schreiber *et al.* (1976), Ortí i Salvany (1997) i Chivas (2007), els cristalls de guix lenticulars creixerien a la interfase aigua-sediment del llac durant un període d'evaporació del medi el qual propiciaria una sobresaturació de sulfat.

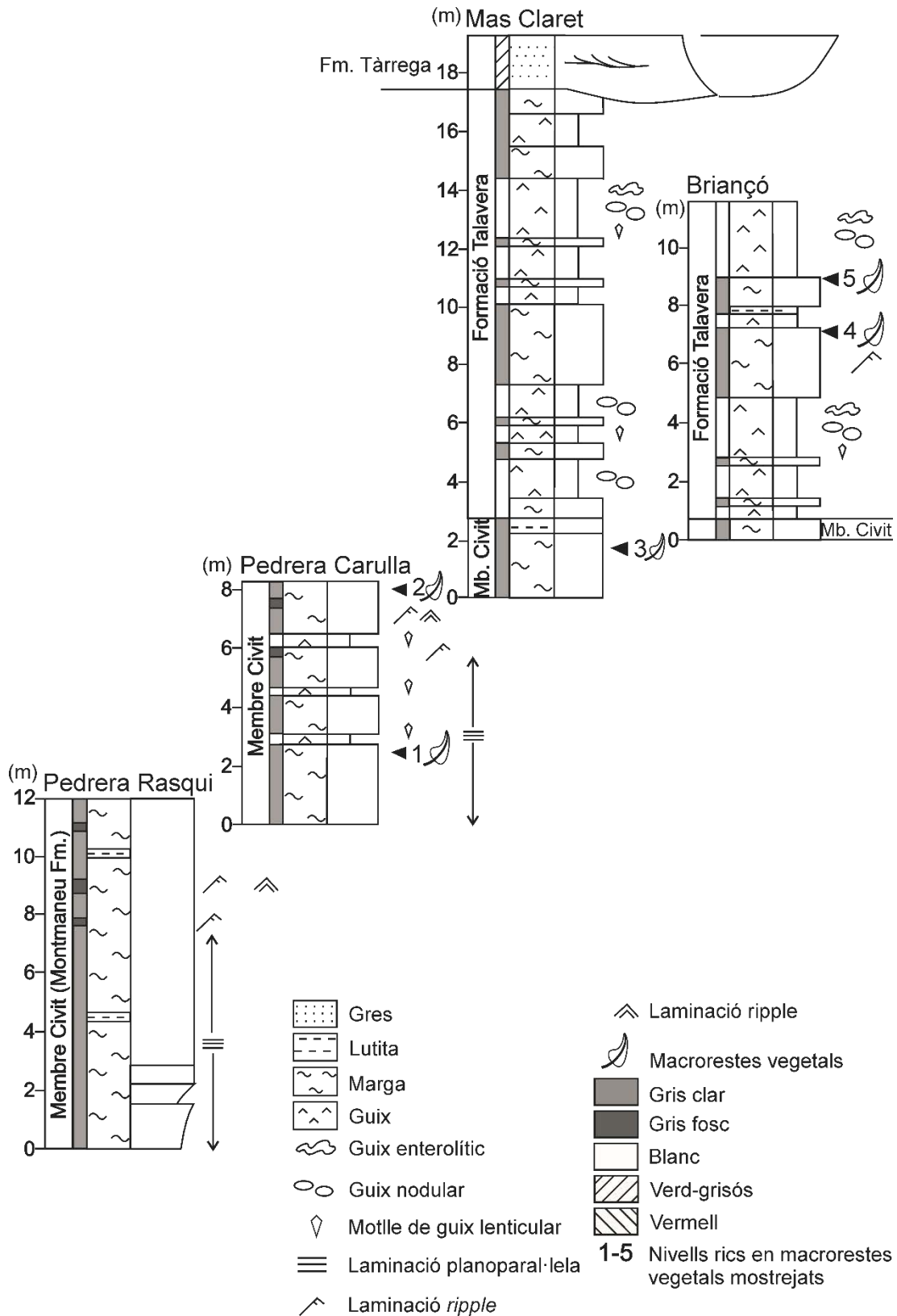


FIGURA 3.26: Correlació litostratigràfica de les quatre seccions aixecades del Rupelià de Cervera. Modificat de Tosal i Martín-Closas (2016).

FIGURE 3.26: Correlation of the four stratigraphic sections from the Rupelian of Cervera Modified from Tosal and Martín-Closas (2016).

Fàcies 4. Guixos nodulars i enterolítics. Aquesta fàcies presenta una potència molt variable des de pocs centímetres a la part central del Membre Civit fins a 20–40 cm a la part superior d'aquest membre. Els nòduls de guix tenen un diàmetre d'entre 5 i 10 cm i estan separats per una matriu margosa (Fig. 3.27D).

Els guixos nodulars i enterolítics s'han relacionat amb el creixement de guix en la zona vadosa d'un llac evaporític i s'han atribuït al desenvolupament d'un ambient de tipus *sabkha* a la zona circumdant al llac com a conseqüència de l'evaporació de com a mínim el 75% de la massa d'aigua (Arthurton i Hemingway, 1972; Kendall, 1988).

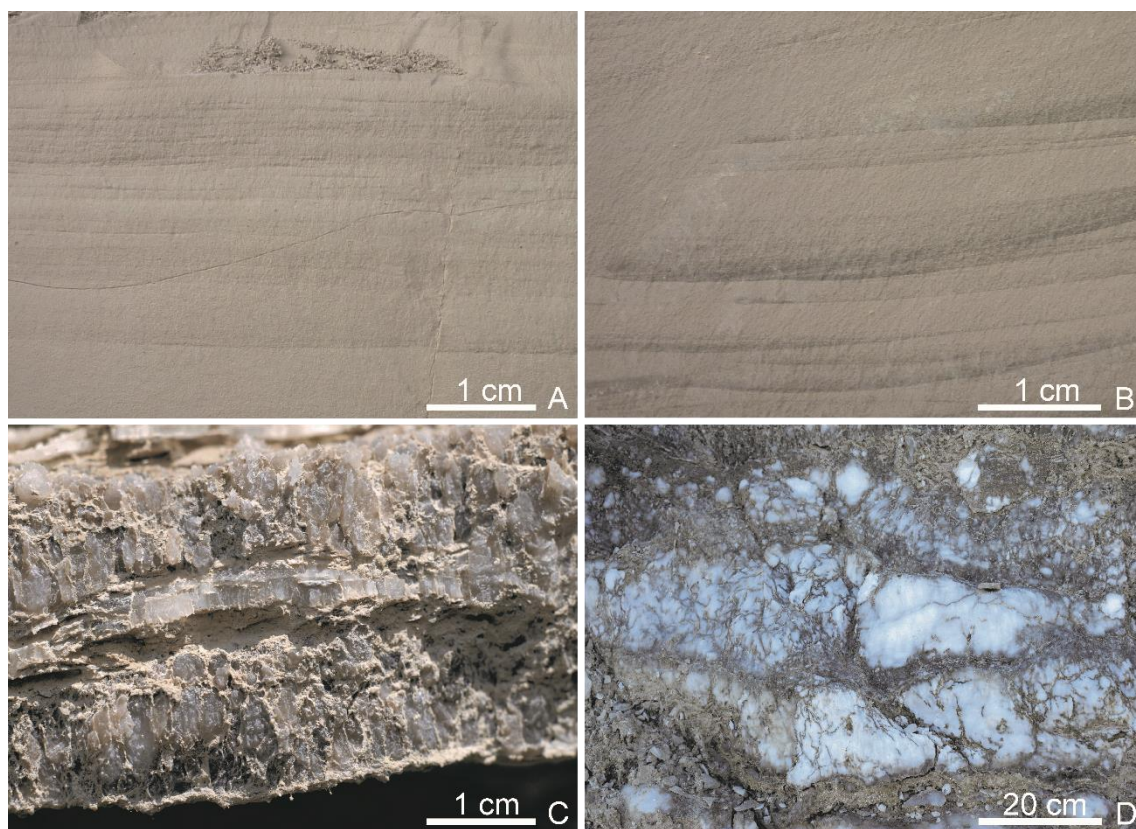


FIGURA 3.27: Litofàcies reconegudes a les seccions estudiades de Cervera. **A:** Margues de color gris clar amb laminació planoparal·lela i riques en restes vegetals (fàcies 1) del Mb. Civit. **B:** Margues de color gris fosc i amb laminació *ripple*, pobres amb restes vegetals (fàcies 2) del Mb. Civit. **C:** Nivell de guix lenticular al sostre de la fàcies 2 (Mb. Civit). **D:** Guixos enterolítics (fàcies 3) de la Fm. Talavera. Modificat de Tosal i Martín-Closas (2016).

FIGURE 3.27: Lithofacies of the stratigraphical logs studied from Cervera. **A:** Pale grey marlstone rich in plant remains (facies 1) from the Civit Mb. **B:** Dark grey marlstone with ripple lamination and poorly preserved plant remains (facies 2) from the Civit Mb. **C:** Bed of vertical gypsum crystals (facies 3) from the Civit Mb. **D:** Enterolithic gypsum (facies 3) from Talavera Formation. Modified from Tosal and Martín-Closas (2016).

Associació de fàcies. La repetició monòtona de les quatre litofàcies prèviament descrites (1–2–3–4) es pot caracteritzar com una associació de fàcies (Fig. 3.28). L'interval basal, està constituït per les margues amb laminació planoparal·lela i riques en restes vegetals (fàcies 1). Aquestes margues representarien les zones distals d'un llac permanent i ben desenvolupat amb un fons anòxic. El segon interval està format per les margues amb laminació *ripple* pobre en restes vegetals (fàcies 2) i interpretades com a zones proximals del llac. El tercer interval, caracteritzat pel guix lenticular de la fàcies 3, s'atribueix a l'existència de períodes curts durant els quals l'evaporació de la massa d'aigua fou suficientment important com per sobresaturar-se en sulfat i provocar la precipitació de guix en l'interfase aigua-sediment. L'interval superior de l'associació de fàcies està format per guixos nodulars i enterolítics de la fàcies 4. Aquests guixos es formaren a les zones vadoses adjacents al llac en condicions d'extrema evaporació en un context d'ambient tipus *sabkha*. La deposició de la fàcies 4 requereix la reducció de dos terços de la columna d'aigua original del llac.

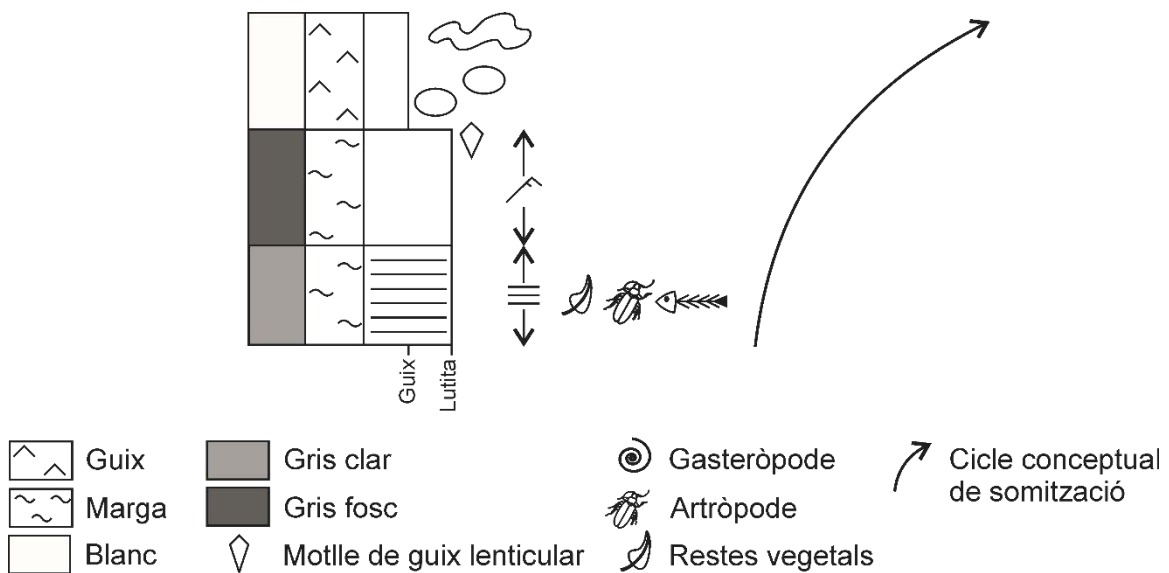


FIGURA 3.28: Model conceptual de les associacions de fàcies del Mb. Civit d'edat rupeliana de Cervera. Modificat de Tosal i Martín-Closas (2016).

FIGURE 3.28: Conceptual facies association of the Rupelian Civit Mb. from Cervera. Modified from Tosal and Martín-Closas (2016).

Model deposicional del Membre Civit

El Membre Civit mostra petits cicles sedimentaris (associacions de fàcies 1–2–3–4) que s'han interpretat com a seqüències de somització lacustre amb un augment progressiu de la

concentració de sulfat, controlades per cicles climàtics (Tosal i Martín-Closas, 2016). Aquests cicles climàtics es podrien subdividir en dos estadis diferenciats:

L'estadi 1 representa el moment més humit del cicle en que es formaria un llac d'aigua dolça permanent (Fig. 3.29A). Al centre del llac s'hi dipositaren, per decantació, els fangs carbonatats que donaren lloc a la fàcies 1 (margues de color gris clar). Una sedimentació activa en un fons anòxic va permetre l'enterrament i la conservació de les restes vegetals estudiades. Les zones més proximals d'aquest llac, on hi hauria certa agitació del medi, s'hi dipositaren les margues de color gris fosc amb laminació *ripple* (fàcies 2). L'agitació de l'aigua en aquesta zona del llac provocà la fragmentació de les fulles. A més, l'elevat ritme de sedimentació i l'abundància de matèria orgànica en la interfase aigua-sediment afavoriren que les restes quedessin enterrades en condicions anòxiques provocant el color gris fosc del sediment. En determinades ocasions l'elevada evaporació de l'aigua en el marge del llac produiria l'augment de la concentració de sulfats en el fons i la precipitació de guix lenticular (fàcies 3).

L'estadi 2 representa els moments més àrids del cicle. Durant aquest estadi, la intensa evaporació produí la reducció de més d'un 75% de la columna d'aigua i la precipitació de guix nodular i enterolític a la zona vadosa, associada a un ambient de tipus *sabkha* (fàcies 4). Durant aquest estadi, l'extensió del llac fou més limitada (Fig. 3.29B).

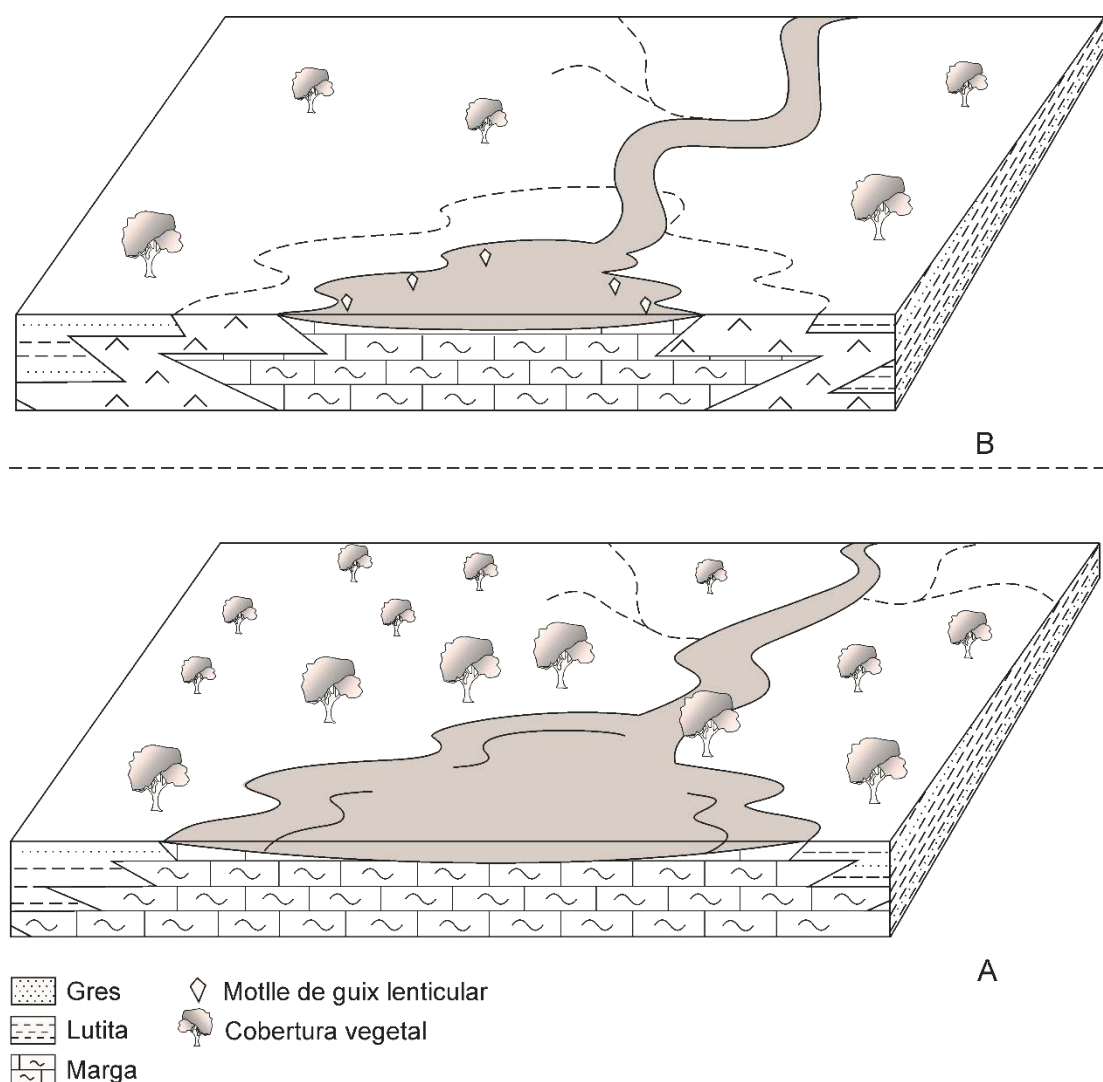


FIGURA 3.29: Model deposicional del Membre Civit. **A:** Interval humit del cicle climàtic amb sedimentació de margues (fàcies 1 a 3). **B:** Interval sec del cicle climàtic amb la formació de guixos nodulars i enterolítics (fàcies 4). Modificat de Tosal i Martín-Closas (2016).

FIGURE 3.29: Depositional model of the lacustrine deposits from Sarral. **A:** Wet interval of a climate cycle with deposition of marls (facies 1 to 3). **B:** Dry interval of a climate cycle with deposition of enterolithic and nodular gypsum (facies 4). Modified from Tosal and Martín-Closas (2016).

En resum, l'estudi detallat de les fàcies i de les seves associacions, mostra que les condicions sedimentològiques que van propiciar la conservació de les restes vegetals de les dues localitats objecte d'estudi representen un senyal climàtic oposat. Mentre que la flora priaboniana de Sarral representa la vegetació dels períodes secs dels cicles climàtics que produirien la somització lacustre, la flora rupeliana de Cervera mostraria la vegetació que creixia durant els períodes més humits d'un cicle similar.

3.3. Tafonomia

Efremov (1940) va definir la tafonomia com la disciplina que estudia tots els processos relacionats amb la transferència de matèria i/o d'informació paleobiològica des de la biosfera fins la litosfera. En el camp de la paleobotànica, els estudis basats en tafonomia són força escassos. Segons Gastaldo (1988) els processos tafonòmics de les restes vegetals es poden dividir en processos de necrobiosi, processos biostratinòmics i processos de fòssil-diagènesi que depenen respectivament dels processos de producció de restes vegetals, el seu transport i sedimentació, i finalment els processos diagenètics que les varen modificar. L'estudi dels processos tafonòmics de les restes vegetals, especialment els referits als processos necrobiòtics i biostratinòmics, són clau per tal de desenvolupar hipòtesis paleoecològiques i paleoambientals. Alguns biaixos tafonòmics, com per exemple la selecció de les fulles segons la seva mida durant el transport, no es varen considerar en els estudis paleobotànics clàssics dels jaciments de Sarral i Cervera. Segons Tosal i Martín-Closas (2016) i Tosal *et al.* (2018) aquests biaixos haurien influït de manera significativa en les interpretacions paleoclimàtiques de les flors estudiades proposades per autors precedents.

L'estudi tafonòmic de la flora de Sarral s'ha efectuat en un nivell de 50 cm de gruix de les margues amb laminació planoparal·lela mil·limètrica (fàcies 3) provinents de la secció de la pedrera de Sarral. En canvi, l'anàlisi tafonòmica de la flora de Cervera s'ha dut a terme en cinc nivells rics en macrorestes vegetals (margues de color gris clar amb laminació planoparal·lela de la fàcies 1 descrita en l'apartat anterior). En ambdues localitats s'han distingit tres tafofàcies.

3.3.1. Tafofàcies caracteritzada per restes vegetals senceres, sense selecció de mida o forma

Descripció de la tafofàcies

Sarral. Aquesta tafofàcies representa el 46% del total de les restes vegetals de l'associació de plantes. Des del punt de vista taxonòmic, està formada per porcions de tiges de plantes helofítiques corresponents a *Typha*, *Phragmites* i altres poàcies (20%), fulles de lauràcies representades pels gèneres *Laurophyllum* i *Daphnogene* (9%), *Comptonia schrankii* (5%), *Myrica*

arenesi (7%), salicàcies (2%) i altres fulles de forma lineariforme que correspondrien a la família de les miricàcies o salicàcies (3%).

Les porcions de tiges de plantes helofítiques oscil·len entre 0,2 i 8 cm de llargada i entre 0,2 i 0,7 cm d'amplada (Fig. 3.30A). Les fulles lineariformes representades per *Myrica arenesi* i salicàcies es troben senceres i la majoria encara conserven el pecíol. La llargada d'aquestes fulles varia des de 5–7 cm fins a 10–18 cm. Alguns exemplars de *M. arenesi* presenten esqueletització (Fig. 3.30B). Les fulles de lauràcies es troben completes i les seves mides oscil·len entre 3 i 12 cm de llargada (Fig. 3.30C). La majoria de les fulles pinnatipartides de *Comptonia sbrankii* es troben senceres amb un rang de mides força variable, des de 0,4 i 2,2 cm de llargada i entre 0,2 i 0,6 cm d'amplada.

Cervera. Aquesta tafofàcies predomina en els nivells 2, 4 i 5 de Cervera i representa el 53% de l'associació florística d'aquests nivells. El 25% de l'associació està caracteritzada per porcions de plantes helofítiques (*Typha latissima*, *Phragmites* cf. *oeningensis* i altres poàcies). Aquestes restes mostren un rang de mides des de pocs mil·límetres fins a més de 50 cm de llargada. El 19% de l'associació està formada per fulles de *Myrica arenesi* i el 9% per fulles de *Salix lavateri*. Aquestes fulles tenen una llargada que oscil·la entre 5 i 18 cm, són senceres amb el marge ben conservat i el pecíol encara es troba unit a la làmina (Fig. 3.31A). Tot i així alguns exemplars de *M. arenesi* mostren una marcada esqueletització.

Interpretació de la tafofàcies

D'acord amb Gastaldo (1988), les fulles senceres sense cap tipus de trencament, selecció de mida o forma i amb el pecíol encara unit a la fulla suggereixen un mínim transport i una caiguda gravitacional directa al medi deposicional. Segons aquest autor, la distància a la que poden caure les restes vegetals depèn de les característiques de l'òrgan de la planta i de l'alçada a la que són alliberats al medi. En el cas de les fulles, aquestes poden depositar-se per simple gravetat fins a 20–50 m des de la font de producció. Per aquests motius, les restes vegetals d'aquesta tafofàcies suggereixen un transport molt limitat i formarien una associació parautòctona.

Sarral. La variabilitat de mides de les plantes helofítiques i les fulles senceres sense selecció de mida i amb el pecíol conservat de *Myrica arenasi*, *Comptonia sbrankii*, lauràcies i salicàcies, reflectiria un subministrament al llac per caiguda gravitacional. L'esqueletització de les fulles de *Myrica arenasi* indica que les fulles van ser sotmeses a un període curt de biodegradació en un medi oxigenat abans de ser enterrades. La fragilitat d'un esquelet foliar suggereix que l'esqueletització es produí després de la caiguda directa al llac, sense cap transport posterior.

Cervera. Les fulles senceres i sense cap tipus de selecció per forma ni mida de les fulles de salicàcies, miricàcies i de les porcions de tiges de plantes helofítiques reflectiria un subministrament directe al llac després d'una abscisió fisiològica i un període més o menys curt de flotació al llac. L'esqueletització de les fulles de *Myrica arenasi* indica degradació prèvia a l'enterrament en un ambient oxigenat. Aquest tipus de restes és molt delicat, indicant un transport pràcticament absent des del lloc de producció.

Comparació entre les dues localitats

Les dues localitats paleobotàniques presenten espècies en comú que tindrien les mateixes característiques tafonòmiques com són *Myrica arenasi* i les salicàcies. No obstant, a Sarral les lauràcies i *Comptonia sbrankii* també formarien part d'aquesta tafofàcies. Tot i que les lauràcies a Cervera es troben ben representades, presenten característiques tafonòmiques diferents indicant que haurien arribat al llac per altres mecanismes de transport. Pel que fa a *C. sbrankii*, les restes a Cervera són molt escasses i no s'han considerat en la caracterització de les tafofàcies.

3.3.2. Tafofàcies caracteritzada per fulles i folíols amb selecció de mida i forma

Descripció de la tafofàcies

Sarral. Les restes vegetals atribuïdes a aquesta tafofàcies representen un 35% del total de l'associació i corresponen a folíols de fabals (20%), fulles de *Zizyphus zizyphoides* (14%) i agulles de pi (1%). Els folíols de les fabals són sencers, amb el peciòlul conservat i les seves mides oscil·len entre 2 i 3 cm de llargada (Fig. 3.30D). Ocasionalment però, s'han trobat en els mateixos nivells alguns exemplars més grans i sencers (7 cm de llargada, Fig. 3.30E). Aquestes característiques tafonòmiques també són presents en les fulles de *Zizyphus*. En

general les fulles d'aquesta espècie tenen una llargada de 5–7 cm però rarament s'han trobat en aquest horitzó fulles més grans (10 cm de llargada) i completes. Les agulles de pi són escasses (1% del total de la col·lecció), es troben articulades en parelles i la seva mida varia entre 1 i 4 cm de llargada.

Cervera. A Cervera aquesta tafofàcies predomina en els nivells 1 i 3 i representa el 63% de l'associació d'aquests dos nivells. El 25% de l'associació està composta per *Rhus asymmetrica* i altres fulles de morfologia similar com *Toxicodendron* i *Acer* sp. (Tosal *et al.*, 2019). El 19% està formada per *Mimosites segarrensis* i altres fabals i el 19% està constituït per *Rhamnus aizoon*. La majoria de fulles i folíols d'aquestes espècies són petits d'entre 2 i 5 cm de llargada (Fig. 3.31B). Puntualment, en el mateix horitzó estratigràfic s'han trobat fulles i folíols més grans d'aquestes espècies però es troben trencades i corresponen a una tafofàcies diferent.

Interpretació de la tafofàcies

A partir dels estudis actuo-tafonòmics de Spicer (1981), les associacions de fulles amb una selecció important de mides i/o morfologies són característiques del transport per vent. La distància que aquestes poden viatjar depèn de la seva forma i estructura (Spicer, 1981). Per exemple les fulles de forma allargada com és el cas de les agulles de pi es poden desplaçar més lluny ja que són més aerodinàmiques. Aquest autor indica que el vent arrenca i transporta amb més facilitat les fulles situades a les parts externes de les capçades dels arbres (fulles de sol), que solen ser més petites i coriàcies que aquelles situades a les parts internes de la capçada dels arbres (fulles d'ombra) i formarien una associació al·lòctona.

Sarrià. El domini de fulles de fabals i *Zizyphus* de mida petita en comparació amb les fulles més grans de la mateixa espècie trobades en el mateix nivell seria el resultat del transport selectiu pel vent. La presència d'agulles de pi i l'absència d'altres òrgans associats de les mateixes coníferes tals com cons, bràctees o llavors alades indiquen una selecció important dels òrgans per mitjà del vent. En aquest cas, però seria la forma allargada i aerodinàmica de les acícules el que afavoriria el seu transport eòlic.

Cervera. La prevalença de fulles petites i folíols de *Mimosites segarrensis* i altres fabals, *Rhus asymmetrica*, *Toxicodendron*, *Acer* sp. i *Rhamnus* seria el resultat de la selecció pel vent. Els exemplars més grans d'aquestes mateixes espècies trobats en el mateix nivell estratigràfic,

però que mostren fragmentació podrien haver arribat al medi deposicional per altres medis de transport com per exemple els corrents aquosos superficials.

La clara selecció de mida petita de les fulles i folíols indica un període relativament prolongat per transport aeri des de zones relativament allunyades de l'àrea de producció fins al llac. Aquesta selecció suggereix que l'associació de fulles conservada només seria una mostra esbiaixada del total de les espècies de l'associació i que correspondria a les espècies dominants o situades relativament més a prop del medi deposicional.

Comparació entre les dues localitats

La principal diferència de les restes vegetals transportades pel vent entre les dues localitats paleobotàniques és la composició florística i la riquesa d'espècies de cada associació. A Sarral el nombre d'espècies que presenten aquest tipus de transport es troba limitat principalment a fabals, *Zizyphus* i *Pinus*, que possiblement correspondrien als taxons dominants dins l'associació productora de la tafofàcies. Pel contrari, a Cervera, el conjunt de les espècies que presenten aquesta selecció de mida és més divers i no està dominat per les fabals, sinó que inclou a més *Rhamnus aizoon*, *Rhus asymmetrica* i altres espècies pertanyents per exemple a *Toxicodendron* o possiblement *Acer*.

3.3.3. Tafofàcies caracteritzada per restes vegetals estripades o desarticulades

Descripció de la tafofàcies

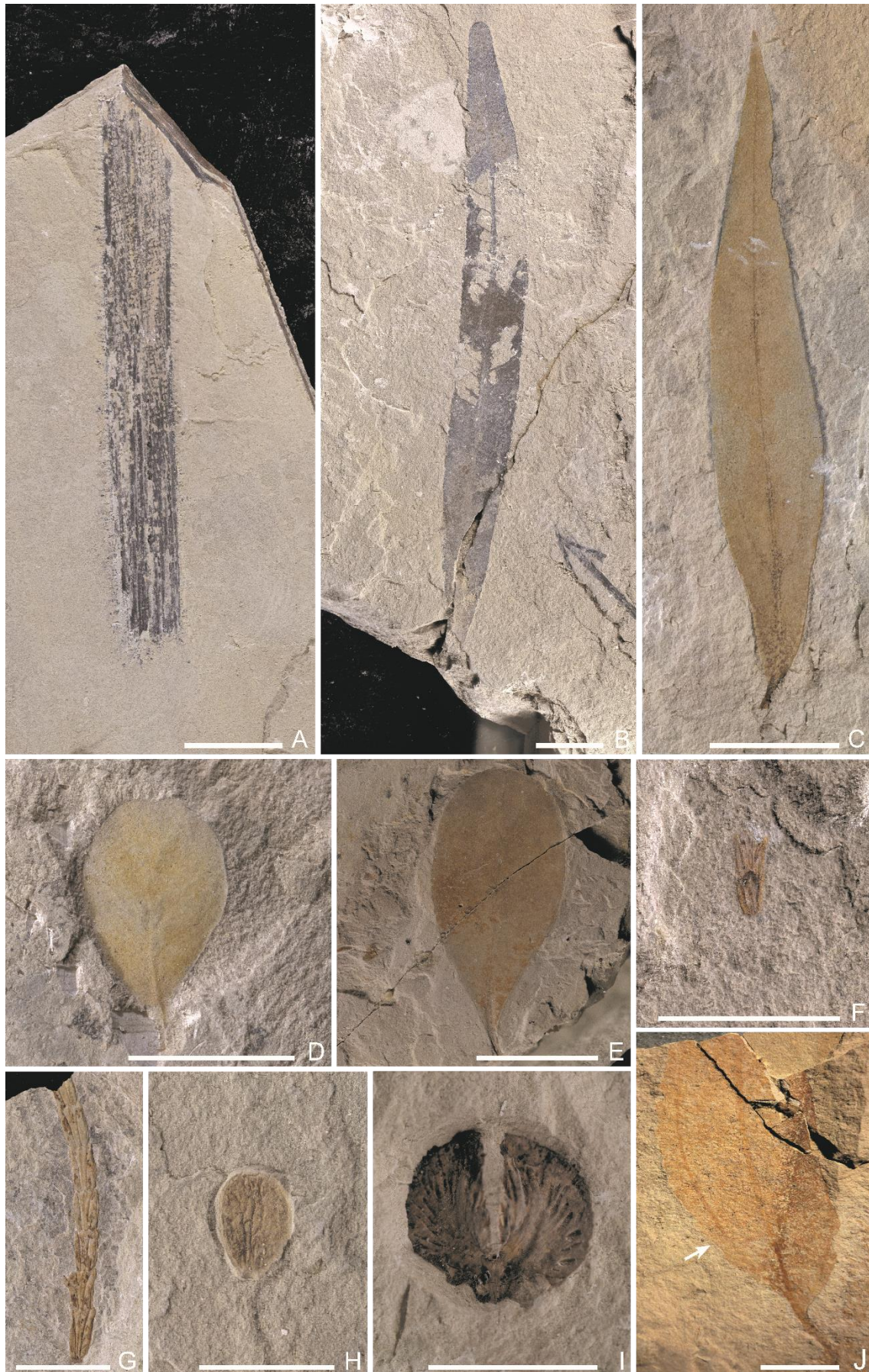
Sarral. A la localitat de Sarral aquesta associació representa el 17% del total de l'associació. Concretament està formada per brots de *Tetraclinis* (7%), esquames aïllades de cupressàcia que podrien correspondre als gàbulos llenyosos (cons femenins) de *Tetraclinis* (7%) o fins i tot algun gàbul llenyós articulat. Respecte a les restes de dicotiledònies, destaquen algunes fulles amb nervadura primària actinòdroma amb el marge esquinçat pels nervis primaris laterals, però amb el pecíol encara conservat, que podrien pertànyer a *Zizyphus* o *Daphnogene* (1%), fulles estripades de miricàcies (*M. arenesi* i *Comptonia schrankii*) i fulles estripades de salicàcies que representen un 2% del total.

Els brots de *Tetraclinis* varien de 0,3 cm fins a 2,2 cm de llargada i generalment estan formats per dos verticils (Fig. 3.30F) tot i que de manera excepcional poden arribar fins a vuit verticils (Fig. 3.30G). Les esquames aïllades mesuren 0,6–1 cm de llargada (Fig. 3.30H) i el con ovulífer d'aquesta cupressàcia mesura 1 cm de llargada per 0,7 cm d'ample (Fig. 3.30I). La majoria de les esquames es troben ben lignificades i preserven la cicatriu basal que correspon al punt d'unió amb la base del gàlbul. Les fulles de *Daphnogene* i *Zizyphus* mostren el marge i les zones pròximes als nervis primaris laterals esquinçats (Fig. 3.30J). Algunes fulles de *Myrica arenesi* i salicàcies d'entre 7 i 10 cm de llargada es troben estripades pels nervis secundaris. El 15% dels exemplars de *Comptonia sbrankii* d'aquesta localitat es troben trencats perpendicularment al raquis. A la majoria d'aquests fragments els manca la base i l'apex. Mesuren entre 0,5 i 1,2 cm de llargada i estan compostos per 3–6 lòbuls.

Cervera. A la localitat de Cervera aquesta tafofàcies predomina en els nivells 2, 4 i 5 i representa el 60–70% del total de l'associació florística d'aquests nivells. Està formada principalment per fragments estripats de plantes helofítiques. El trencament segueix els teixits vasculars. El 19% de l'associació està compost per miricàcies i.e *Myrica faya*, *M. oligocenica* i alguns exemplars de *M. arenesi*. Aquestes fulles mesuren 5–10 cm de de llargada i es troben trencades seguint el patró de nervadura formant moltes vegades formes poligonals (Fig. 3.31C). Quasi totes les lauràcies formen part d'aquestes tafofàcies i representen un 11% del total de l'associació. Aquestes restes tenen unes mides petites d'uns 3 cm de llargada (Fig. 3.31D) que contrasten amb els 10 cm de llargada de pocs exemplars sencers procedents d'aquesta mateixa localitat. Els estrips d'aquestes fulles segueixen la nervadura secundària i fins i tot la primària. El 5% restant d'aquesta tafofàcies està composta per folíols grans de *R. asymmetrica*. Aquest folíols són 7–10 cm de llargada i mostren les dents trencades seguint el patró de nervadura i els marge erosionat (Fig. 3.31E).

► **FIGURA 3.30:** Característiques tafonòmiques de la flora priaboniana de Sarral. **A:** Fragment d'una tija d'una planta helofítica (SA-1708). **B:** Fulla de *Myrica arenesi* amb esqueletització (SA-1250). **C:** Fulla de *Laurophyllum* sp. indet. 1 completa i el pecíol encara unit (SA-1161). **D:** Folíol petit de *Fabales* sp. indet. 2 (SA-1041). **E:** Folíol de *Fabales* sp. indet. 2 excepcionalment més gran (SA-1095). **F:** Fragment d'un brot de *Tetraclinis* compost per dos verticils (SA-1056). **G:** Brot de *Tetraclinis* format per vuit verticils (SA-1171). **H:** Esquama aïllada de *Tetraclinis* (SA-1174). **I:** Gàlbul llenyós (con femení) de cupressàcia (SA-1395). **J:** *Zizyphus zizyphoides* amb el marge esquinçat (fletxa; SA-1032). Escala 1 cm.

FIGURE 3.30: Plant taphonomy features of the Priabonian flora from Sarral. **A:** Helophytic plant (SA-1708). **B:** *Myrica arenesi* leaf with skeletonisation (SA-1250). **C:** Whole *Laurophyllum* sp. indet. 1 leaf with the petiole attached. **D:** Small and complete *Fabales* sp. indet. 2 leaflet (SA-1041). **E:** Rare, whole *Fabales* sp. indet. 2 leaflet much larger than other similar leaflets found in the same facies (SA-1095). **F:** *Tetraclinis* shoot composed of two whorls (SA-1056). **G:** *Tetraclinis* shoot composed of eight whorls (SA-1171). **H:** Isolate bract-scale complex of *Cupressaceae* (SA-1174). **I:** *Tetraclinis* cone (SA-1395). **J:** *Zizyphus zizyphoides* leaf with margin slightly damage along the basal veins (arrow; SA-1032). Scale bar 1 cm.



Interpretació de la tafofàcies

A partir dels experiments de Spicer (1981) i Ferguson (1985) i les observacions realitzades a la natura per Greenwood (1991), es va demostrar que les fulles estripades seguint el patró de la nervadura s'associen amb el transport fluvial. Quan les restes vegetals cauen als cursos fluvials, durant un període de temps curt són transportades per flotació. Un cop les restes se saturen d'aigua i se submergeixen, són transportades en suspensió en la columna d'aigua o per tracció provocant la seva fragmentació mecànica (estripat). Aquest trencament segueix el patró de la nervadura i és molt característic. El temps que les restes vegetals han estat transportades per fluxos fluvials abans d'arribar al medi deposicional pot ser molt variable des de poques hores com és el cas de les fulles poc coriàcies fins a mesos o anys com és el cas dels troncs (Ferguson, 1995). En tots dos casos, formarien una associació al·lòctona.

Sarral. La presència de marges esquinçats de *Daphnogene* i *Zizyphus* amb el pecíol unit al limbe indica que les fulles varen ser transportades durant un temps curt. La presència significativa de fragments de cupressàcies (*Tetraclinis*) en aquesta localitat permet establir una comparativa amb la desarticulació de l'única espècie actual de *Tetraclinis* (*T. articulata* VAHL MASTERS). Els brots vegetatius de *T. articulata* tendeixen a despendre's en fragments força articulats de varis verticils. En canvi, molts dels fragments fòssils de *Tetraclinis* de Sarral estan compostos per només dos verticils. Aquestes característiques indicarien un grau de desarticulació important, sobretot comparant-ho amb altres exemplars del mateix gènere trobats en altres localitats coetànies de França o Hongria (Kvaček *et al.*, 2000). Actualment, les esquames de *Tetraclinis* són força resistents i difícils de desarticular de la resta del gàbul (observació personal). El fet de trobar les esquames de cupressàcies aïllades i els seus brots força desarticulats, suggereix que aquestes restes van patir un transport tractiu per fluxos fluvials durant un període considerablement prolongat abans d'arribar al llac. La presència de fulles trencades o estripades seguint el patró de nervadura de *Comptonia sbrankii*, *Myrica arenesi* i salicàcies d'aquesta localitat també indicarien un transport per fluxos tractius durant un cert temps.

Cervera. En base als experiments de Ferguson (1985), les fulles de lauràcies formant fragments relativament petits i de formes poligonals suggereixen un transport prolongat per fluxos fluvials turbolents abans d'arribar al llac. El trencament característic seguint el patró de nervadura de les fulles elongades de *Myrica arenesi*, *M. faya*, *M. oligocenica* i salicàcies d'aquesta tafofàcies indicarien que algunes restes d'aquestes espècies van ser transportades per fluxos d'aigua superficials fins arribar al medi deposicional. Els folíols de mida més gran de *R.*

asymmetrica trobats ocasionalment a Cervera estan estripats seguint el patró de nervadura, indicant un temps relativament prolongat de transport per fluxos tractius.

Comparació entre les dues localitats

La composició florística d'aquesta tafòcies és la principal diferència entre ambdues localitats paleobotàniques. Aquesta diferència indica que la vegetació que creixia en un radi pròxim als cursos fluvials era diferent en cada localitat. A Sarral l'associació productora de les restes d'aquesta tafòcies estaria formada principalment per *Tetraclinis* i en menor mesura per *Myrica arenasi*, *Comptonia schrankii* i excepcionalment per *Zizyphus zizyphoides* i *Daphnogene*. Pel contrari, aquesta tafòcies a Cervera estaria formada per lauràcies, *Myrica faya*, *M. oligocenica* i excepcionalment *R. asymmetrica*.



FIGURA 3.31: Característiques tafonòmiques de la flora rupeliana de Cervera. **A:** Fulla sencera de *Myrica arenesi* (MGB-88908). **B:** Foliol petit de *Rhus asymmetrica* (MGB-85947). **C:** *Myrica arenesi* estripada (CE-1307). **D:** Fulla de lauràcia estripada (CE-1308). **E:** Foliol gran de *R. asymmetrica* (MGB-85963). Escala 1 cm.

FIGURE 3.31: Taphonomic features from the Rupelian flora from Cervera. **A:** Whole *Myrica arenesi* (MGB-88908). **B:** Small leaflet of *Rhus asymmetrica* (MGB-85947). **C:** Torn leaf of *Myrica arenesi* (CE-1307). **D:** Torn leaf of Lauraceae (CE-1308). **E:** Large leaflet of *R. asymmetrica* (MGB-85963). Scale bar 1 cm.

3.3.4. Hipòtesis paleoambientals de les comunitats vegetals del Priabonià de Sarral i el Rupelià de Cervera

Els resultats tafonòmics obtinguts juntament amb l'estudi sedimentològic de les dues localitats estudiades, han permès proposar varies hipòtesis paleoambientals (Tosal i Martín-Closas, 2016; Tosal *et al.*, 2018). En total s'han distingit quatre comunitats florístiques o biomes de vegetació (Fig. 3.32):

Vegetació palustre i del bosc de ribera. Aquestes plantes creixien a la vora del llac i a les lleres dels rius. La majoria de les fulles d'aquest bioma haurien estat subministrades directament al llac per caiguda gravitacional o bé per transport fluvial. En les dues localitats, s'hi desenvolupà un cinturó de plantes palustres constituït per *Typha* i poàcies. En el cas del bosc de ribera, al Priabonià de Sarral, s'hi desenvoluparen les salicàcies, miricàcies (*Myrica arenasi*, *Comptonia schrankii*) i lauràcies (*Daphnogene* i *Laurophyllum*). En canvi, durant el Rupelià de Cervera aquesta vegetació estaria constituïda principalment per salicàcies i *Myrica arenasi*.

Mes enllà del bosc de ribera les comunitats vegetals de Sarral i Cervera serien força diferents:

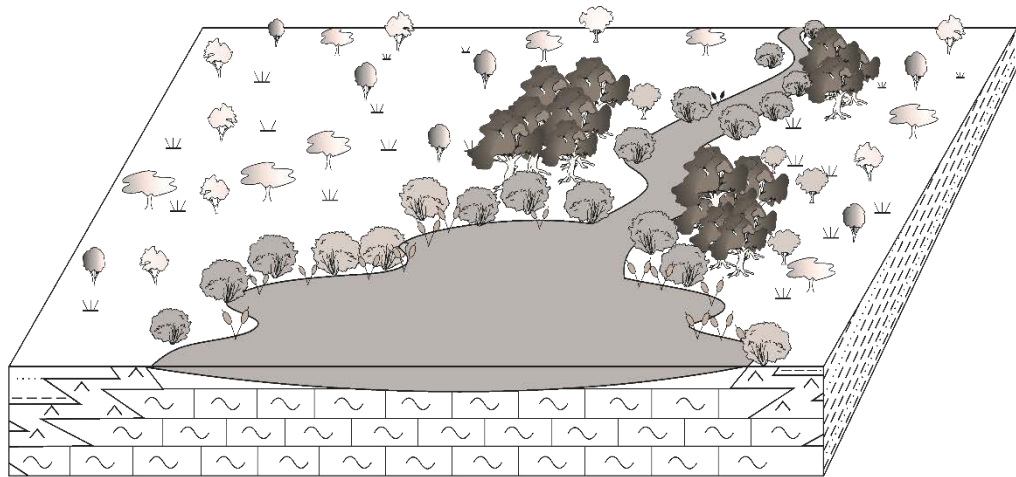
Vegetació de bosquina oberta de *Tetraclinis* a Sarral. En el Priabonià de Sarral, situat darrera la vegetació de ribera, s'hi desenvolupà un cinturó de vegetació oberta dominat per cupressàcies, majoritàriament *Tetraclinis*. Moltes de les seves restes es troben desarticulades assenyalant que van ser transportades per fluxos tractius des de l'àrea font fins al llac. No obstant, la presència de varis òrgans de la mateixa planta en l'associació, indicaria que aquestes cupressàcies creixien en una àrea propera al llac. Les adaptacions xeromòrfiques d'aquesta planta (fulles en forma d'escata, cutícules gruixudes) indicarien que estaria sotmesa a estrès hídric. Malgrat això, la seva posició relativament propera al llac suggereix que l'espècie de *Tetraclinis* de Sarral estava adaptada a un ambient més humit que l'única espècie actual del gènere, *T. articulata*, que creix en ambients d'extrema aridesa (Farjon i Filer, 2013). En aquest sentit és ben conegut que les espècies relictas d'un determinat grup no són pas representatives de la diversitat ambiental que podria haver mostrat el mateix grup en el passat (Grimm *et al.*, 2016).

Vegetació de tipus laurisilva a Cervera. En el cas de la flora rupeliana de Cervera, els resultats tafonòmics indiquen que existiren petites laurisilves formades per lauràcies (*Daphnogene* i *Laurophyllum*) i algunes espècies de miricàcies tals com *Myrica oligocenica* i *M. faya*. Les restes d'aquestes espècies són poc abundants i presenten caràcters tafonòmics

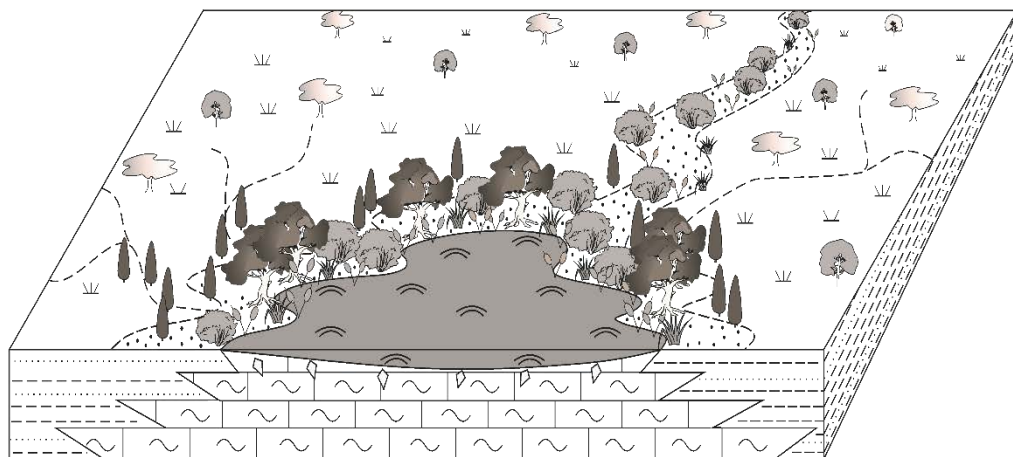
compatibles amb un subministrament a través d'un transport tractiu pels rius durant un temps relativament prolongat abans d'arribar al llac. No obstant, el fet que les fulles senceres de lauràcia a Cervera siguin excepcionals, indicaria que no hi hauria un subministrament directe al llac per gravetat i que per tant no formarien part del bosc de ribera. A partir d'aquestes evidències tafonòmiques, s'ha interpretat que aquestes plantes creixerien adossades a la vegetació ripícola però fora d'aquesta comunitat formant petites laurisilves aïllades.

La vegetació més distal dels llacs presenta un cert paral·lelisme en les dues localitats estudiades:

Vegetació de tipus sabana. Aquesta comunitat ocuparia les zones més allunyades del llac. En el cas de Sarral, aquest cinturó estaria dominat per diverses espècies de fabals i la ramnàcia *Zizyphus zizyphoides*. Aquestes plantes creixerien més enllà del bosc de *Tetraclinis*. En el cas de Cervera, aquest bioma estaria dominat per *Rhus asymmetrica* i morfotipus afins (per exemple *Toxycodendron*), *Rhamnus aizoon*, *Mimosites segarrensis* i altres espècies de fabals. La selecció de les fulles de mida petita d'aquestes plantes suggereix que van ser transportades pel vent i denota que tan sols una petita part de la comunitat estaria representada a l'associació fòssil, fet que provocaria una imatge esbiaixada de la comunitat, limitada sobretot als seus elements més abundants i de port arbori. Aquest tipus de transport és més efectiu en una vegetació oberta de tipus sabana on les plantes estarien molt exposades al vent. Aquest tipus d'habitat obert s'observa avui dia en moltes espècies de fabals arbòries de climes subtropicals i en *Rhus aromatica* (considerada el parent viu més proper de *Rhus asymmetrica*). D'acord amb la hipòtesi plantejada per Tosal i Martín-Closas (2016) la vegetació de tipus sabana proporcionaria un senyal paleoclimàtic més regional ja que estaria menys influenciada per la humitat provinent del llac.



B



- | | | | |
|------------------------------------|--|-------------------|-----------------------------|
| Plantes helofítiques | <i>Rhus</i> | Plantes herbàcies | Tapissos cianobacterians |
| <i>Comptonia schrankii</i> | <i>Tetraclinis</i> | Margoclària | Motlles de guix lenticulars |
| Salicaceae i <i>Myrica arenasi</i> | Fabaceae | Gres | |
| Lauraceae | <i>Zizyphus</i> | Argila | |
| <i>Rhamnus</i> | <i>Myrica oligocena</i>
i <i>M. aff. faya</i> | | |

A

FIGURA 3.32: Reconstrucció paleoambiental de la flora priaboniana de Sarra (A) i de la flora rupeliana de Cervera (B). Modificat de Tosal *et al.* (2018).

FIGURE 3.32: Palaeoenvironmental reconstruction of the Priabonian from Sarra (A) and Rupelian flora from Cervera (B). Modified from Tosal *et al.* (2018).

3.4. Anàlisi paleoclimàtica del trànsit Eocè–Oligocè de la Conca de l'Ebre mitjançant CLAMP (*Climate Leaf Analysis Multivariate Program*)

Les plantes terrestres són extremadament sensibles davant dels canvis climàtics. Concretament, les adaptacions fisionòmiques de les fulles són les respostes més immediates a aquests canvis (Wolfe, 1993). Les dicotiledònies presenten una variabilitat morfològica i una plasticitat fenotípica foliar molt més elevada que d'altres grups de plantes com les coníferes o les falgueres (Spicer, 1989). Aquest fet, determina que les fulles d'angiospermes es puguin utilitzar com a instrument de calibratge fiable per a determinats paràmetres ambientals i climàtics (Wolfe i Spicer, 1999).

Alguns caràcters fisionòmics de les fulles s'han relacionat amb paràmetres climàtics concrets (Wolfe, 1993). Un dels primers caràcters que es va utilitzar per la caracterització climàtica fou el marge de les fulles (Bailey i Sinnott, 1915; 1916). S'ha demostrat experimentalment que aquest caràcter està estretament vinculat amb la temperatura mitjana anual o MAT (Wolfe, 1979; Wilf, 1997). En climes amb una temperatura mitjana anual elevada com succeeix actualment en climes tropicals i subtropicals (latituds baixes) predominen les plantes amb fulles de marge enter. Per contra, a les zones de clima temperat (latituds altes) prevalen les espècies vegetals amb fulles lobulades o dentades. Entrant en més detall, el senyal climàtic que proporciona l'arquitectura de les dents es considera molt representatiu del clima (Royer *et al.*, 2005; Royer i Wilf, 2006). Els paràmetres com la forma, l'espaiat entre les dents i la relació de les mesures entre el flanc proximal i el flanc distal de la dent aporten informació sobre l'estacionalitat, la precipitació anual i la humitat relativa (Royer i Wilf, 2006; Jacques *et al.*, 2011).

La forma de la base de la fulla també està estretament lligada a la temperatura mitjana anual. Traiser *et al.* (2005) desenvoluparen una anàlisi basada en els caràcters fisionòmics de la vegetació actual d'Europa en la que es concloué que les plantes amb les fulles de base aguda predominen al sud d'Europa on la MAT és més elevada. Aquesta variació és en part deguda a que la precipitació durant l'estació en que creix la fulla (primavera) és més curta al sud d'Europa i les fulles han de créixer en un temps més limitat (Wolfe, 1993). En canvi, el senyal climàtic proporcionat per les bases arrodonides i cordades encara és força desconegut. Aquest tipus de base normalment s'associa amb fulles de marge lobulat o serrat

característiques de climes temperats (Wolfe, 1993).

Un altre caràcter amb un estret lligam al clima és la superfície foliar. És en aquesta part de la fulla on es duen a terme els processos de respiració i evapotranspiració. Aquests processos són crítics per a les plantes ja que és durant l'intercanvi de gasos quan la fulla perd més quantitat d'aigua. A partir d'estudis experimentals (Ducrey, 1992; Peppe *et al.*, 2011) i d'observacions a la natura (Wolfe, 1993), s'ha demostrat que la mida de les fulles està directament lligada a la precipitació i a l'estacionalitat pluviomètrica (paràmetres GSP, MMGSP, 3-WET i 3-DRY del CLAMP). Les fulles petites redueixen l'evapotranspiració i es relacionen amb climes secs o amb una estació seca prolongada. Per contra, les fulles grans indiquen un clima caracteritzat per una humitat relativa i/o una precipitació anual abundant i regular (Givnish, 1984).

Tal i com succeeix amb la superfície foliar, la forma de l'àpex també es vincula amb la precipitació (GSP) i la humitat relativa (RH). Dean i Smith (1978) conclogueren, a partir de les observacions realitzades en un bosc tropical mixt de l'illa Barro Colorado (Panamà), que els àpex atenuats o que formen un degotador són funcionals en l'evacuació de l'excés d'aigua de la fulla i per tant indicarien una precipitació anual elevada. Pel contrari, els àpex emarginats predominen en zones semi-àrides amb vegetació escleròfila on la precipitació durant els mesos de creixement de la planta és escassa.

A partir d'aquestes observacions, Wolfe (1993) creà una base de dades amb els registres climàtics de diverses estacions meteorològiques d'arreu del món i les va relacionar amb la fisionomia foliar de les plantes que creixien al voltant d'aquestes estacions. El resultat de l'encreuament d'aquesta informació fou el programa informàtic d'accés lliure CLAMP. Aquest programa permet obtenir els paràmetres paleoclimàtics del registre geològic a partir dels caràcters fisionòmics de les fulles d'angiospermes fòssils, independentment de les seves afinitats taxonòmiques. Actualment, la matriu de dades del programa CLAMP conté trenta-sis caràcters fisionòmics foliars seleccionats pel fort senyal climàtic que aporten. Aquesta matriu es troba en constant actualització per tal d'incloure la informació dels avenços que es van adquirint en el coneixement sobre les adaptacions fisionòmiques de les fulles.

CLAMP ja s'ha aplicat en algunes localitats paleobotàniques del nord d'Europa per modelitzar el canvi climàtic del trànsit Eocè-Oligocè (veure Utescher *et al.*, 2015 i les referències que inclou). Tanmateix, al sud d'Europa i particularment a la península ibèrica

aquest procés de canvi climàtic només s'ha estudiat en un nombre limitat de treballs i mitjançant altres mètodes diferents del CLAMP, sovint relacionats amb el parent viu més proper (Fernández-Marrón, 1973b; Cavagnetto i Anadón, 1996, Sanz de Siria, 1996b; Barrón *et al.*, 2010).

L'estudi paleoclimàtic de Cervera i Sarral que es presenta a continuació s'ha realitzat individualment a partir de dues matrius amb els paràmetres de CLAMP (Taula 3.8 i 3.9). En aquestes taules s'ha introduït la informació fisionòmica seguint un sistema binari. Les espècies de fulles polimorfes o amb més d'un dels caràcters de CLAMP, s'ha marcat amb un 1 cadascun dels caràcters presents com és el cas de *Rhus asymmetrica* o *Salix lavateri*. En el cas dels folíols d'espècies de fulla composta com les fabals o *Rhus asymmetrica*, on hi ha un elevat polimorfisme foliar, els diferents caràcters s'han introduït a la matriu dins l'entrada d'una mateixa espècie.

3.4.1. Paleoclima del Priabonià de Sarral

La flora priaboniana de Sarral està formada per vint-i-sis espècies (morfotipus foliars) de dicotiledònies (Taula 3.8). Els resultats mostren una temperatura mitjana anual (MAT) bastant elevada de $19,46 \pm 2^\circ\text{C}$ (Taula 3.10). Tanmateix, s'observa un contrast estacional significatiu en les temperatures mitjanes. Segons CLAMP, mentre que la temperatura mitjana del mes més calorós (WMMT) fou de $27,50 \pm 2,7^\circ\text{C}$, la temperatura mitjana del mes més fred (CMMT) va ser de $11,78 \pm 3,4^\circ\text{C}$. Tot i el destacat contrast de temperatures entre aquests dos mesos, el període en que la planta creixia (GROWSEAS) tenia pràcticament una durada anual, amb $10,73 \pm 1,1$ mesos. La precipitació durant el període de creixement de les plantes (GSP) era $174,24 \pm 48,3$ cm, que correspon de mitjana a $15,77 \pm 5,2$ cm mensuals (MMGSP). La comparació entre els tres mesos consecutius més humits (3-WET) i els tres mesos més secs (3-DRY) indica que la pluviometria mostrava un important contrast estacional. Concretament, durant els tres mesos més plujosos (3WET) la precipitació era quatre vegades més abundant ($74,64 \pm 20,6$ cm) que durant els tres mesos més secs ($22,94 \pm 13,7$ cm). Finalment, la humitat relativa (RH) anual era $52,64 \pm 11,1\%$.

Priabonià de Sarraal Priabonian of Sarraal		Forma / Shape	Llargada : Amplada / Length : Width	Base	Àpex / Apex	Mida / Size	Marge / Margin	Làmina / Lamina	Especie / Species	Morfotipus / Morphotype																									
											Ovada / <i>Ovate</i>	El·líptica, lineariforme, palmatífida i lanceolada / <i>Elliptic</i>	Espatulada / <i>Obovate</i>	L:W >4:1	L:W 3-4:1	L:W 2-3:1	L:W 1-2:1	L:W <1:1	Atenuada, convexa, còncava i decurrent / <i>Acute</i>	Arrodonida / <i>Round</i>	Cordada / <i>Cordate</i>	Acuminat i mucronat / <i>Attenuate</i>	Agut / <i>Acute</i>	Arrodonit / <i>Round</i>	Emarginat / <i>Emarginate</i>	Mesòfila III / <i>Mesophyll III</i>	Mesòfila II / <i>Mesophyll II</i>	Mesòfila I / <i>Mesophyll I</i>	Micròfila III / <i>Microphyll III</i>	Micròfila II / <i>Microphyll II</i>	Micròfila I / <i>Microphyll I</i>	Leptòfila II / <i>Leptophyll II</i>	Leptòfila I / <i>Leptophyll I</i>	Nanòfila / <i>Nanophyll</i>	Dents simples / <i>Compound <50%</i>
1			1	1	1	1	1	1	<i>Daphnogene</i> sp. indet. 1																										
3			1	1	1	1	1	1	<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 1																										
11						1			<i>Banksia delkeana</i>																										
13									<i>Salix lavateri</i>																										
15									<i>Salix</i> sp. indet. 2																										
16									<i>Dalbergia bella</i>																										
17									<i>Podocarpium podocarpum</i>																										
20									Fabales sp. indet. 1																										
21									Fabales sp. indet. 2																										
22									Fabales sp. indet. 3																										

TAULA 3.8: Matriu de CLAMP del Priabonià de Sarraal.

TABLE 3.8: CLAMP matrix for the Priabonian flora from Sarraal.

Morfotipus / Morphotype	Espècie / Species	Priabonià de Sarraï / Priabonian of Sarraï																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																				
		23	Fabales sp. indet. 4																24	Fabales sp. indet. 5	1																25	Fabales sp. indet. 6					1												26	Fabales sp. indet. 7																	27	Fabales sp. indet. 8																	44	Zizyphus zizyphoides																	45	Quercus weberi																	47	Quercus sp. indet. 1																	49	Myrica arenasi																	52	Comptonia schrankii																	61	Pisonia eocenica																	62	Bumelia minor																	63	Magnoliopsida sp. indet. 1																	64	Magnoliopsida sp. indet. 2																	65	Magnoliopsida sp. indet. 3																	66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1												
24	Fabales sp. indet. 5	1																25	Fabales sp. indet. 6					1												26	Fabales sp. indet. 7																	27	Fabales sp. indet. 8																	44	Zizyphus zizyphoides																	45	Quercus weberi																	47	Quercus sp. indet. 1																	49	Myrica arenasi																	52	Comptonia schrankii																	61	Pisonia eocenica																	62	Bumelia minor																	63	Magnoliopsida sp. indet. 1																	64	Magnoliopsida sp. indet. 2																	65	Magnoliopsida sp. indet. 3																	66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																															
25	Fabales sp. indet. 6					1												26	Fabales sp. indet. 7																	27	Fabales sp. indet. 8																	44	Zizyphus zizyphoides																	45	Quercus weberi																	47	Quercus sp. indet. 1																	49	Myrica arenasi																	52	Comptonia schrankii																	61	Pisonia eocenica																	62	Bumelia minor																	63	Magnoliopsida sp. indet. 1																	64	Magnoliopsida sp. indet. 2																	65	Magnoliopsida sp. indet. 3																	66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																	
26	Fabales sp. indet. 7																	27	Fabales sp. indet. 8																	44	Zizyphus zizyphoides																	45	Quercus weberi																	47	Quercus sp. indet. 1																	49	Myrica arenasi																	52	Comptonia schrankii																	61	Pisonia eocenica																	62	Bumelia minor																	63	Magnoliopsida sp. indet. 1																	64	Magnoliopsida sp. indet. 2																	65	Magnoliopsida sp. indet. 3																	66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																			
27	Fabales sp. indet. 8																	44	Zizyphus zizyphoides																	45	Quercus weberi																	47	Quercus sp. indet. 1																	49	Myrica arenasi																	52	Comptonia schrankii																	61	Pisonia eocenica																	62	Bumelia minor																	63	Magnoliopsida sp. indet. 1																	64	Magnoliopsida sp. indet. 2																	65	Magnoliopsida sp. indet. 3																	66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																					
44	Zizyphus zizyphoides																	45	Quercus weberi																	47	Quercus sp. indet. 1																	49	Myrica arenasi																	52	Comptonia schrankii																	61	Pisonia eocenica																	62	Bumelia minor																	63	Magnoliopsida sp. indet. 1																	64	Magnoliopsida sp. indet. 2																	65	Magnoliopsida sp. indet. 3																	66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																							
45	Quercus weberi																	47	Quercus sp. indet. 1																	49	Myrica arenasi																	52	Comptonia schrankii																	61	Pisonia eocenica																	62	Bumelia minor																	63	Magnoliopsida sp. indet. 1																	64	Magnoliopsida sp. indet. 2																	65	Magnoliopsida sp. indet. 3																	66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																									
47	Quercus sp. indet. 1																	49	Myrica arenasi																	52	Comptonia schrankii																	61	Pisonia eocenica																	62	Bumelia minor																	63	Magnoliopsida sp. indet. 1																	64	Magnoliopsida sp. indet. 2																	65	Magnoliopsida sp. indet. 3																	66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																											
49	Myrica arenasi																	52	Comptonia schrankii																	61	Pisonia eocenica																	62	Bumelia minor																	63	Magnoliopsida sp. indet. 1																	64	Magnoliopsida sp. indet. 2																	65	Magnoliopsida sp. indet. 3																	66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																													
52	Comptonia schrankii																	61	Pisonia eocenica																	62	Bumelia minor																	63	Magnoliopsida sp. indet. 1																	64	Magnoliopsida sp. indet. 2																	65	Magnoliopsida sp. indet. 3																	66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																															
61	Pisonia eocenica																	62	Bumelia minor																	63	Magnoliopsida sp. indet. 1																	64	Magnoliopsida sp. indet. 2																	65	Magnoliopsida sp. indet. 3																	66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																	
62	Bumelia minor																	63	Magnoliopsida sp. indet. 1																	64	Magnoliopsida sp. indet. 2																	65	Magnoliopsida sp. indet. 3																	66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																			
63	Magnoliopsida sp. indet. 1																	64	Magnoliopsida sp. indet. 2																	65	Magnoliopsida sp. indet. 3																	66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																					
64	Magnoliopsida sp. indet. 2																	65	Magnoliopsida sp. indet. 3																	66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																							
65	Magnoliopsida sp. indet. 3																	66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																									
66	Magnoliopsida sp. indet. 4																		Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																											
	Ovada / Ovate																		El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																													
	El·líptica, linealiforme, palmatífida i lanceolada / Elliptic																		Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																															
	Espatulada / Obovate		1																L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																	
	L:W >4:1	1																	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																			
	L:W 3-4:1																		L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																					
	L:W 2-3:1																		L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																							
	L:W 1-2:1																		L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																									
	L:W <1:1																		Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																											
	Atenuada, convexa, còncava i decurrent / Acute																		Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																													
	Arrodonida / Round																		Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																															
	Cordada / Cordate																		Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																	
	Acuminat i mucronat / Attenuate																		Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																			
	Agut / Acute																		Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																					
	Arrodonit / Round	1																	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																							
	Emarginat / Emarginate																		Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																									
	Mesòfila III / Mesophyll III																		Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																											
	Mesòfila II / Mesophyll II																		Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																													
	Mesòfila I / Mesophyll I																		Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																															
	Micròfila III / Microphyll III																		Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																	
	Micròfila II / Microphyll II	1																	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																			
	Micròfila I / Microphyll I																		Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																					
	Leptòfila II / Leptophyll II																		Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																							
	Leptòfila I / Leptophyll I																		Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																									
	Nanòfila / Nanophyll																		Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																											
	Dents simples / Compound <50%																		Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																													
	Dents compostes / Compound teeth																		Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																															
	Dents agudes / Acute teeth																		Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																	
	Dents arrodonides / Round teeth																		Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																			
	Dents distant / Distant teeth																		Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																					
	Dents pròximes / Close teeth																		Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																							
	Dents irregulars / Irregular teeth																		Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																									
	Dents regulars / Regular teeth																		Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																											
	Serrat, crenat / Teeth																		Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																													
	Enter / No teeth	1																	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																															
	Lobulada / Lobed																		No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																	
	No lobulada / Unlobed	1	1																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																			

TAULA 3.8 CONTINUACIÓ: Matriu de CLAMP del Priabonià de Sarraï.

TABLE 3.8 CONTINUED: CLAMP matrix for the Priabonian flora from Sarraï.

3.4.2. Paleoclima del Rupelià de Cervera

L'anàlisi paleoclimàtica d'aquesta localitat, s'ha basat en un sol nivell ric en macrorestes, el nivell número 2 de la sèrie estratigràfica de la pedrera Carulla (Tosal i Martín-Closas, 2016). Aquest únic nivell es va seleccionar per tal de garantir que totes les espècies utilitzades creixien sota les mateixes condicions climàtiques. A més, el nivell número 2 conté una elevada biodiversitat (cinquanta-set espècies, Taula 3.9), fet que garanteix uns resultats paleoclimàtics fiables (Taula 3.10).

Rupelià de Cervera <i>Rupelian of Cervera</i>		Forma / Shape																					
		Ovada / <i>Ovate</i> El·líptica, lineariforme, palmatífida i lanceolada / <i>Elliptic</i> Espatulada / <i>Obovate</i>																					
Llargada : Amplada / Length : Width	L:W >4:1	1	1																				
	L:W 3-4:1			1																			
	L:W 2-3:1				1	1																	
	L:W 1-2:1						1	1															
	L:W <1:1								1														
Base	Atenuada, convexa, còncaua i decurrent / <i>Acute</i>	1																					
	Arrodonida / <i>Round</i>		1																				
	Cordada / <i>Cordate</i>			1																			
Àpex / Apex	Acuminat i mucronat / <i>Attenuate</i>	1																					
	Agut / <i>Acute</i>																						
	Arrodonit / <i>Round</i>		1																				
Mida / Size	Emarginat / <i>Emarginate</i>																						
	Mesòfila III / <i>Mesophyll III</i>																						
	Mesòfila II / <i>Mesophyll II</i>																						
	Mesòfila I / <i>Mesophyll I</i>																						
	Micròfila III / <i>Microphyll III</i>																						
	Micròfila II / <i>Microphyll II</i>																						
	Micròfila I / <i>Microphyll I</i>	1	1																				
	Leptòfila II / <i>Leptophyll II</i>																						
	Leptòfila I / <i>Leptophyll I</i>																						
	Nanòfila / <i>Nanophyll</i>																						
Marge / Margin	Dents simples / <i>Compound <50%</i>																						
	Dents compostes / <i>Compound teeth</i>																						
	Dents agudes / <i>Acute teeth</i>																						
	Dents arrodonides / <i>Round teeth</i>																						
	Dents distants / <i>Distant teeth</i>																						
	Dents pròximes / <i>Close teeth</i>																						
	Dents irregulars / <i>Irregular teeth</i>																						
	Dents regulars / <i>Regular teeth</i>																						
	Serrat, crenat / <i>Teeth</i>																						
	Enter / <i>No teeth</i>	1																					
Làmina / Lamina	Lobulada / <i>Lobed</i>																						
	No lobulada / <i>Unlobed</i>	1																					
Morfotipus / Morphotype	Espècie / Species	1	<i>Daphnogene</i> sp. indet. 1	2	<i>Daphnogene</i> sp. indet. 2	3	<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 1	4	<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 2	5	<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 3	6	<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 4	7	<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 5	8	<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 6	9	<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 7	10	<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 8	12	<i>Grevillea</i> sp.

TAULA 3.9: Matriu de CLAMP del Rupelià de Cervera.

TABLE 3.9: CLAMP matrix for the Rupelian flora from Cervera.

		Rupelià de Cervera <i>Rupelian of Cervera</i>																																							
		Ovada / <i>Ovate</i>	El·líptica, lineariforme, palmatífida i lanceolada / <i>Elliptic</i>	Espatulada / <i>Obovate</i>	L:W >4:1	L:W 3-4:1	L:W 2-3:1	L:W 1-2:1	L:W <1:1	Atenuada, convexa, còncava i decurrent / <i>Acute</i>	Arrodonida / <i>Round</i>	Cordada / <i>Cordate</i>	Acuminat i mucronat / <i>Attenuate</i>	Agut / <i>Acute</i>	Arrodonit / <i>Round</i>	Emarginat / <i>Emarginate</i>	Mesòfila III / <i>Mesophyll III</i>	Mesòfila II / <i>Mesophyll II</i>	Mesòfila I / <i>Mesophyll I</i>	Micròfila III / <i>Microphyll III</i>	Micròfila II / <i>Microphyll II</i>	Micròfila I / <i>Microphyll I</i>	Leptòfila II / <i>Leptophyll II</i>	Leptòfila I / <i>Leptophyll I</i>	Nanòfila / <i>Nanophyll</i>	Dents simples / <i>Compound <50%</i>	Dents compostes / <i>Compound teeth</i>	Dents agudes / <i>Acute teeth</i>	Dents arrodonides / <i>Round teeth</i>	Dents distant / <i>Distant teeth</i>	Dents pròximes / <i>Close teeth</i>	Dents irregulars / <i>Irregular teeth</i>	Dents regulars / <i>Regular teeth</i>	Serrat, crenat / <i>Teeth</i>	Enter / <i>No teeth</i>	Lobulada / <i>Lobed</i>	No lobulada / <i>Unlobed</i>	Espècie / <i>Species</i>	Morfotipus / <i>Morphotype</i>		
	13	1							1	1								1	1	1	1																	<i>Salix lavateri</i>			
	14		1										1							1																			<i>Salix sp. indet. 1</i>		
	15																			1																			<i>Salix sp. indet. 2</i>		
	18															1																							<i>Robinia sp.</i>		
	19																																						<i>Mimosites segarrensensis</i>		
	20																																						<i>Fabales sp. indet. 1</i>		
	28																																						<i>Fabales sp. indet. 9</i>		
	29																																						<i>Fabales sp. indet. 10</i>		
	30																																						<i>Fabales sp. indet. 11</i>		
	31																																						<i>Fabales sp. indet. 12</i>		
	32																																							<i>Fabales sp. indet. 13</i>	
	33																																							<i>Fabales sp. indet. 14</i>	
	34																																							<i>Fabales sp. indet. 15</i>	
	35																																							<i>Fabales sp. indet. 16</i>	
	36																																							<i>Fabales sp. indet. 17</i>	
	37																																							<i>Fabales sp. indet. 18</i>	

TAULA 3.9 CONTINUACIÓ: Matriu de CLAMP del Rupelià de Cervera.

TABLE 3.9 CONTINUED: CLAMP matrix for the Rupelian flora from Cervera.

		Rupelià de Cervera <i>Rupelian of Cervera</i>															
		19	20	21	22	42	43	46	48	49	50	51	52	53	54	55	
Ovada / <i>Ovate</i>																1	
	El·líptica, lineariforme, palmatífida i lanceolada / <i>Elliptic</i>	1			1	1										1	1
Espatulada / <i>Obovate</i>			1	1									1				
L:W >4:1																	
L:W 3-4:1	1			1								1	1				
L:W 2-3:1			1		1							1	1				
L:W 1-2:1						1										1	1
L:W <1:1																	
Atenuada, convexa, còncava i decurrent / <i>Acute</i>	1	1	1	1												1	1
Arrodonida / <i>Round</i>						1	1	1	1							1	1
Cordada / <i>Cordate</i>																	1
Acuminat i mucronat / <i>Attenuate</i>										1	1						
Agut / <i>Acute</i>	1				1	1				1	1					1	1
Arrodonit / <i>Round</i>		1	1									1					
Emarginat / <i>Emarginate</i>																	
Mesòfila III / <i>Mesophyll III</i>																	
Mesòfila II / <i>Mesophyll II</i>																	
Mesòfila I / <i>Mesophyll I</i>																	
Micròfila III / <i>Microphyll III</i>											1	1				1	1
Micròfila II / <i>Microphyll II</i>			1														
Micròfila I / <i>Microphyll I</i>	1	1		1	1	1	1	1		1	1	1	1			1	1
Leptòfila II / <i>Leptophyll II</i>																	
Leptòfila I / <i>Leptophyll I</i>																	
Nanòfila / <i>Nanophyll</i>																	
Dents simples / <i>Compound <50%</i>								1	1	1			1			1	1
Dents compostes / <i>Compound teeth</i>												1				1	1
Dents agudes / <i>Acute teeth</i>									1	1		1	1			1	1
Dents arrodonides / <i>Round teeth</i>								1									
Dents distant / <i>Distant teeth</i>																	
Dents pròximes / <i>Close teeth</i>									1	1		1	1			1	1
Dents irregulars / <i>Irregular teeth</i>										1	1	1	1			1	1
Dents regulars / <i>Regular teeth</i>									1	1	1	1	1			1	1
Serrat, crenat / <i>Teeth</i>									1	1	1	1	1			1	1
Enter / <i>No teeth</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1					1			
Lobulada / <i>Lobed</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
No lobulada / <i>Unlobed</i>																	
Espècie / <i>Species</i>		Fabales sp. indet. 19	Fabales sp. indet. 20	Fabales sp. indet. 21	Fabales sp. indet. 22	<i>Crataegus bliinica</i>	<i>Rhamnus aizoon</i>	<i>Quercus dymeya</i>	<i>Quercus</i> sp. indet. 2	<i>Myrica arenasi</i>	<i>Myrica faya</i>	<i>Myrica oligocenica</i>	<i>Comptonia schrankii</i>	<i>Rhus asymmetrica</i>	<i>Toxicodendron</i> sp.	<i>Acer</i> sp. indet. 1	
Morfotipus / <i>Morphotype</i>		38	39	40	41	42	43	46	48	49	50	51	52	53	54	55	

TAULA 3.9 CONTINUACIÓ: Matriu de CLAMP del Rupelià de Cervera.

TABLE 3.9 CONTINUED: CLAMP matrix for the Rupelian flora from Cervera.

Els resultats obtinguts pel CLAMP mostren una temperatura mitjana anual (MAT) de $16,81 \pm 2^\circ\text{C}$ (Taula 3.10). La temperatura mitjana del mes més calorós (WMMT) s'enfilava fins els $26,04 \pm 2,7^\circ\text{C}$. Pel contrari, la mitjana del mes més fred (CMMT) era de $8,49 \pm 3,4^\circ\text{C}$. Les plantes creixien durant $9,65 \pm 1,1$ mesos (MMGSP) i la precipitació fou de $216,23 \pm 48,3$ cm (GSP), $18,80 \pm 5,9$ cm per mes (MMGSP). Els tres mesos més plujosos (3-WET) la precipitació era de $88,49 \pm 20,6$ cm mentre que els tres mesos consecutius més secs la precipitació era de $28,05 \pm 13,7$ cm, indicant que el contrast de precipitació entre els tres mesos més plujosos i els més secs no era tan significant com succeïa a Sarral. La humitat relativa (RH) anual era de $46,61 \pm 11,1\%$.

	MAT (°C)	WMMT (°C)	CMMT (°C)	GROWSEAS (months)	GSP (cm)	MMGSP (cm)	3- WET (cm)	3- DRY (cm)	RH (%)
Oligocè de Cervera	16,81	26,04	8,49	9,65	216,23	18,80	88,49	28,05	46,61
Eocè de Sarral	19,83	27,50	11,78	10,73	174,24	15,77	74,64	22,94	52,64

TAULA 3.10: Paràmetres paleoclimàtics de les dues localitats estudiades obtinguts amb CLAMP.

TABLE 3.10: Palaeoclimatic parameters provided by CLAMP from the two localities studied.



4. DISCUSSIÓ

4. Discussió

Els estudis sedimentològics, taxonòmics, tafonòmics, paleoecològics i paleoclimàtics dels jaciments paleobotànics de Sarral i Cervera han aportat informació valuosa per entendre millor el canvi climàtic del trànsit Eocè–Oligocè a la Conca de l'Ebre i del sud d'Europa. Aquestes noves dades han permès alhora formular hipòtesis contrastables sobre les diferències i similituds de les flors d'aquestes dues localitats.

4.1. Morfologia i taxonomia

L'estudi morfològic de les fulles de dicotiledònies fòssils que es fa en aquesta tesi parteix d'un seguit de treballs clàssics sobre les macrorestes vegetals del Cenozoic de la Conca de l'Ebre. Durant l'elaboració d'aquesta tesi però s'ha fet patent la necessitat d'actualitzar les descripcions de les fulles fòssils i la seva atribució taxonòmica a partir de criteris moderns (Tosal *et al.*, 2019). També s'han millorat les descripcions prenent en consideració alguns caràcters foliars poc coneguts d'aquestes flors com el patró de la nervadura o el polimorfisme foliar. Aquests criteris han permès precisar notablement les característiques diferencials de les espècies, com es posa de manifest en les descripcions inèdites recollides en l'apartat de sistemàtica paleobotànica d'aquesta memòria. Els setanta-cinc morfotipus de fulles identificats mostren l'elevada biodiversitat florística de les associacions estudiades. La majoria d'aquests morfotipus s'han pogut determinar a nivell d'espècie, d'altres però, s'han deixat en nomenclatura oberta. La majoria de les espècies tractades en nomenclatura oberta pertanyen a la família de les lauràcies (*Daphnogene* sp. indet. 1–2; *Laurophyllum* sp. indet. 1–8) i a espècies de l'ordre de les fabals (Fabales sp. indet. 1–22). Això es degut a les limitacions que presenten aquests dos grups de plantes a l'hora de determinar-les només a partir dels caràcters foliars sense disposar de caràcters cuticulars o dels fruits i llavors.

En el cas de les lauràcies, Kvaček i Walther (1998) desenvoluparen un estudi basat en els caràcters fisionòmics i cuticulars de varies espècies fòssils i les compararen amb espècies actuals. Van concloure que molts dels taxons (parataxons) fòssils havien de ser considerats sinònims. *Daphnogene cinnamomifolia* i *Daphnogene polymorphum* ofereixen un bon exemple d'aquesta problemàtica. Les fulles corresponents a *D. polymorphum* (reassignades a *D. cinnamomifolia* forma *lanceolata*), amb una forma molt més lanceolada i amb certa asimetria a la

base, correspondrien a les fulles de sol, és a dir les situades a les parts més externes i elevades de la capçada de l'arbre, mentre que les fulles pertanyents a *D. cinnamomifolia* (reassignades a *D. cinnamomifolia* forma *cinnamomifolia*), amb una part central de la fulla molt ampla i un àpex amb degotador ben desenvolupat, s'havien de considerar com a fulles d'ombra, situades a les parts internes de les capçades, de la mateixa espècie de llorer. A part de la variabilitat morfològica del limbe, la majoria d'espècies actuals de lauràcies també presenten variacions dels caràcters cuticulars durant el creixement de la fulla (Kvaček, 1971).

Les fabals constitueixen l'altre gran grup de plantes de difícil caracterització a partir de caràcters foliars. Els folíols d'aquest grup presenten una forta convergència evolutiva pel que respecta a la forma del limbe, el patró de nervadura i els caràcters de la cutícula. Herendeen i Dilcher (1990) observaren que aquesta convergència seria el resultat d'adaptacions climàtiques i consideraren els folíols de les fabals com una eina molt útil per dur a terme modelitzacions del paleoclima. En contraposició amb aquesta aplicació paleoclimàtica, la determinació dels folíols a un nivell taxonòmic inferior al de l'ordre o, en algun cas, la família és molt difícil, fins i tot quan la cutícula està ben conservada.

Un grup més reduït d'espècies on cal destacar els exemplars atribuïts als gèneres *Acer* o *Salix* s'han deixat amb nomenclatura oberta. En aquests casos es disposa d'un nombre elevat d'exemplars en les associacions estudiades, que han conservat gran part dels caràcters fisionòmics. No obstant, l'estudi taxonòmic d'aquest conjunt d'espècies és complex i requereix un estudi més aprofundit, car comporta la comparació amb holotipus de fulles fòssils i amb les fulles de parents actuals depositades en col·leccions i herbaris de diferents països. Per aquest motiu s'ha postposat la seva determinació taxonòmica per a futurs treballs.

4.2. Reconstrucció paleoambiental

Els estudis sedimentològics i tafonòmics duts a terme a Sarral i Cervera (Tosal *et al.*, 2018; Tosal i Martín-Closas, 2016 respectivament), han permès concloure que les dues localitats compartien alguns biomes, encara que de composició força diferent. Aquestes diferències revelen que hi hagué canvis importants en la distribució de les espècies de plantes entre el Priabonià i el Rupelià a la Conca de l'Ebre.

L'exemple més evident de divergència paleoecològica entre les dues localitats estudiades fa referència a la vegetació que ocupava el biòtop immediatament adjacent a la comunitat del bosc de ribera, és a dir el bioma que creixia en zones amb un accés indirecte als rius i al llac. En el Priabonià de Sarral aquest bioma estava dominat per *Tetraclinis*, formant una bosquina oberta (Tosal *et al.*, 2018). Tot i que aquesta cupressàcia continuava existint a l'Oligocè inferior de Cervera com així ho indica la presència de restes molt poc abundants d'aquest taxon (Sanz de Siria, 1992), les plantes que creixien darrera del bosc de ribera eren principalment *Daphnogene*, *Laurophyllum*, *Myrica faya* i *M. oligocenica*, és a dir els elements característics d'una laurisilva.

Les diferències tant de composició com de tipus de comunitat vegetal d'aquest bioma serien fruit de les condicions ambientals particulars de cada localitat. Kvaček (2010) i Barrón *et al.* (2010), determinaren que durant el Cenozoic *Tetraclinis* era un element subxèric, a diferència del seu únic representant actual que viu en zones extremadament àrides, per exemple del nord d'Àfrica. Els resultats paleoclimàtics que ha proporcionat l'anàlisi CLAMP per la flora priaboniana de Sarral donen suport a aquesta hipòtesi. Concretament, la precipitació dels tres mesos consecutius més plujosos (3-WET) quadruplica la dels tres mesos consecutius més secs (3-DRY) mostrant que aquesta planta preferiria condicions relativament semiàrides amb un règim de precipitació força estacional, similars a les actuals de tipus mediterrani. Aquestes condicions contrasten significativament amb les condicions més humides, en termes de precipitació, de l'Oligocè de Cervera, que corresponen amb els requisits ambientals necessaris pel desenvolupament de les lauràcies (Del Arco, 2006).

La part més allunyada dels llacs de les dues localitats estudiades, estaria caracteritzada per una vegetació de tipus sabana (Tosal *et al.*, 2018). Malgrat el biaix tafonòmic que comporta el transport pel vent de les fulles d'aquest bioma fins el llac on es van depositar, els resultats suggereixen que les dues localitats mostraven un important contrast en la seva biodiversitat. El bioma que constituïa la sabana priaboniana de Sarral estava dominat per unes 8 espècies de fabals, *Zizyphus zizyphoides* i *Pinus* (Tosal *et al.*, 2018). Pel contrari, la comunitat equivalent en el Rupelià de Cervera estava dominada per 7 espècies pertanyents a un variat nombre de grups taxonòmics tals com *Rhus asymmetrica* i espècies afins com per exemple *Toxicodendron*, *Rhamnus aizoon* i fins a 14 espècies de fabals (Tosal i Martín-Closas, 2016). La proporció de fabals respecte a la resta d'espècies de la sabana del Priabonià de Sarral és doncs molt més alta que al Rupelià de Cervera. Una hipòtesi plausible per explicar aquestes diferències seria

que les condicions relativament més àrides de la sabana de Sarral podrien haver limitat la biodiversitat a un sol grup de plantes molt ben adaptades a aquest bioma en l'hemisferi nord, com són les fabals. Pel contrari, les temperatures relativament més moderades juntament amb una precipitació més elevada durant tot l'any a l'Oligocè de Cervera, podrien haver permès una composició taxonòmica de la sabana més variada, amb la presència d'altres grups, a més de les fabals.

L'estudi detallat de l'arquitectura foliar de *Rhus asymmetrica* de Cervera i sobretot la comparació amb l'espècie actual, *R. aromatica*, considerada el seu parent viu més proper, ha permès aprofundir encara més en les característiques ambientals de la sabana del Rupelià de Cervera (Tosal *et al.*, 2019), atès que les diferències foliars entre les dues espècies serien el resultat d'adaptacions paleoecològiques i paleoclimàtiques:

(1) Els folíols laterals de *R. asymmetrica* disposen de glàndules a l'apex de les dents mentre que les dents dels folíols laterals de l'espècie actual *R. aromatica* en són desproveïdes. Per comparació amb altres espècies actuals (Holmes i Keiller, 2002), la presència de glàndules en *R. asymmetrica* s'interpreta com un mecanisme que ajudaria a prevenir un excés d'evapotranspiració.

(2) Els folíols laterals de *R. asymmetrica* mostren una marcada asimetria que no existeix en els folíols laterals del seu parent viu més pròxim (*R. aromatica*). Per comparació amb altres espècies actuals de fulla simètrica com per exemple *Quercus ilex* (Hódar, 2002), s'interpreta que l'asimetria de *R. asymmetrica* indicaria un ambient més estressant hídricament. *R. aromatica* viu actualment al nord d'Estats Units i Canadà en un clima temperat amb un estiu relativament plujós (clima Cfa segons la classificació de Köppen, Peel *et al.*, 2007).

(3) *R. asymmetrica* conté menys dents però de major superfície que *R. aromatica*. L'augment de la superfície de la dentició indicaria un clima calorós i d'estacionalitat tèrmica relativament poc marcada. *Acer rubrum* proporciona un bon exemple d'aquesta situació. Segons Royer *et al.* (2009), les fulles d'*Acer rubrum* de latituds més altes i amb un clima fred i marcadament estacional, presenten moltes dents però amb una superfície inferior que les fulles de la mateixa espècie en plantes que creixen en latituds més baixes i amb un clima més calorós i de baixa estacionalitat.

Així doncs, els caràcters fisionòmics de *R. asymmetrica* de Cervera indiquen que les plantes de la sabana del Rupelià de Cervera estaven sotmeses a temperatures anuals elevades i una

precipitació relativament baixa, almenys durant una època de l'any, provocant un cert estrès hídric a aquestes plantes. Aquestes interpretacions paleoambientals adquireixen tot el seu sentit a la llum de l'anàlisi paleoclimàtica CLAMP.

4.3. Paleoclimatologia del trànsit Eocè–Oligocè a la Conca de l'Ebre basada en CLAMP i la seva contextualització al sud d'Europa

La comparació dels resultats paleoclimàtics obtinguts a partir de l'anàlisi amb CLAMP entre les paleoflores de Sarral i de Cervera mostren un descens general de les temperatures acompanyat d'un augment de l'estacionalitat i de la precipitació. Mentre que els canvis en la temperatura i en l'estacionalitat coincideixen amb la tendència ja coneguda durant el trànsit Eocè–Oligocè del sud d'Europa (Zachos *et al.*, 2001), l'augment de la precipitació al Rupelià de Cervera no concorda amb la tendència esperada. En efecte, a moltes parts de l'hemisferi nord s'ha descrit una disminució de la precipitació durant l'Oligocè, com és el cas de la Conca de l'Ebre (Cavagnetto i Anadón, 1996), d'altres conques europees (Utescher *et al.*, 2015), i d'altres continents, com per exemple a l'Antàrtida (Passchier *et al.*, 2013), a l'est d'Àsia segons Sun *et al.* (2014) i Dupont-Nivet *et al.* (2007) o Amèrica del Nord (Sheldon i Retallack, 2004).

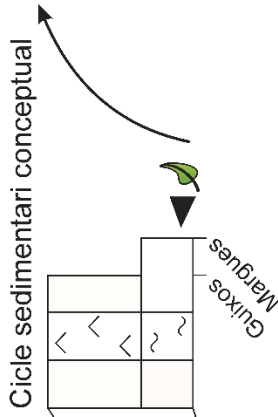
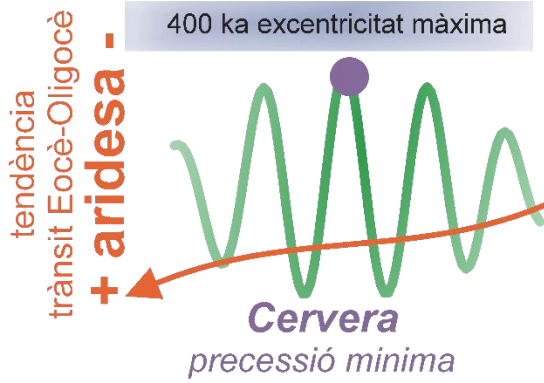
La precipitació més alta a l'Oligocè de Cervera respecte al Priabonià de Sarral podria reflectir un comportament climàtic no lineal o fluctuant durant aquest període de temps a la Conca de l'Ebre. Aquesta hipòtesi estaria fonamentada en el registre sedimentari. Valero *et al.* (2014) conclouen que els dipòsits lacustres de les dues localitats paleobotàniques estudiades representarien la màxima expansió dels llacs corresponents a la fase màxima dels cicles d'excentricitat de 400kyr. Internament aquests llacs estarien modulats per cicles orbitals d'ordre menor que afectarien a l'extensió del llac (Valero *et al.*, 2014). Les seqüències lacustres que contenen els nivells rics en macrorestes estudiats mostren una arquitectura cíclica, corresponent a cicles de disminució dels nivells dels llacs que podrien estar controlats climàticament (Tosal i Martín-Closas 2016; Tosal *et al.*, 2018). Alhora, la posició estratigràfica particular de la flora fòssil de cada localitat reflectiria les condicions ambientals concretes de cada cicle climàtic. L'associació florística del Priabonià de Sarral es troba en les margues amb laminació estromatolítica de la part superior del cicle sedimentari de somització lacustre. Aquesta fàcies s'interpreten com un llac molt poc profund sotmès a forta evaporació i

correspondria als estadis secs dels cicles (Tosal *et al.*, 2018). Pel contrari, la flora rupeliana de Cervera es troba en les margocalcàries amb laminació plano-paral·lela de la base dels cicles de somització lacustre. Aquestes fàcies s'han interpretat com un llac més profund, permanent i alcalí i representarien els períodes humits d'un cicle (Tosal i Martín-Closas, 2016). En base als estudis ciclostratigràfics de Valero *et al.* (2014) en un ambient i un context cronostatigràfic similars a la Conca de l'Ebre, aquests cicles lacustres correspondrien a cicles de precessió. En latituds mitjanes de l'hemisferi nord, com seria el cas de la península ibèrica, els cicles de màxima precessió (mínima insolació estival) representa els períodes secs, amb un balanç hidrí negatiu que portaria conseqüentment a una reducció de l'extensió dels llacs (Bosmans *et al.*, 2015). De manera oposada, la fase de mínima precessió (màxima insolació estival) s'associa a un increment de la precipitació i per tant a un augment de l'extensió dels llacs. Així doncs, la posició oposada dels nivells rics en macrorestes vegetals dins dels cicles sedimentaris controlats pels cicles de precessió explicaria els resultats pluviomètrics oposats als esperats dins del context general d'aridificació del trànsit Eocè–Oligocè (Fig. 4.1). Mentre que la flora de Sarral creixia durant la fase de precessió màxima (baixa precipitació) en un context climàtic global més humit (Fig. 4.1A), la flora de Cervera es desenvolupà durant la fase de precessió mínima (alta precipitació) en un marc paleoclimàtic general més àrid (Fig. 4.1B).

► **FIGURA 4.1:** Síntesi de la informació sedimentària, paleoclimàtica i ciclostratigràfica del Priabonià de Sarral (A) i del Rupelià de Cervera (B). Gràfic conceptual dels cicles de precessió de 22kyr i la seva posició relativa de les flors estudiades (esquerra), síntesi de la informació sedimentària (centre) i informació paleoclimàtica del CLAMP i cicles sedimentaris (dreta). Símbols com els de les Figs. 3.21 i 3.26. Modificat de Tosal *et al.* en revisió.

FIGURE 4.1: Synthesis of sedimentary data, CLAMP palaeoclimatic data and cyclostratigraphic interpretations from the Priabonian of Sarral (A) and the Rupelian of Cervera (B). Conceptual graph of the 22kyr precession cycles and the relative position of the floras studied (left), synthesis of sedimentary data (centre) and CLAMP palaeoclimatic data and conceptual sedimentary cycles (right). Symbols in the logs as in Figs. 3.21 and 3.26. Modified from Tosal *et al.* under revision.

Cervera, Rupelià



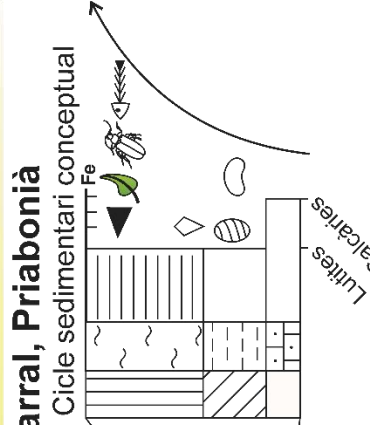
Paràmetres paleoclimàtics obtinguts amb CLAMP

MAT (°C)	WMMT (°C)	CMMT (°C)	GROWSEAS (mesos)	GSP (cm)	MMGSP (cm)	3-WET (cm)	3-DRY (cm)
16,81	26,04	8,49	9,65	216,23	18,80	88,49	28,05

B

Trànsit Eocè-Oligocè

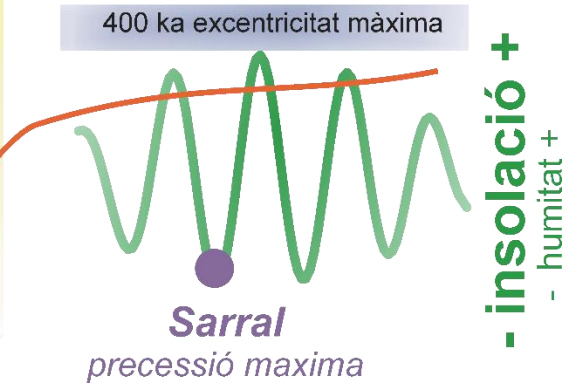
Sarral, Priabonià

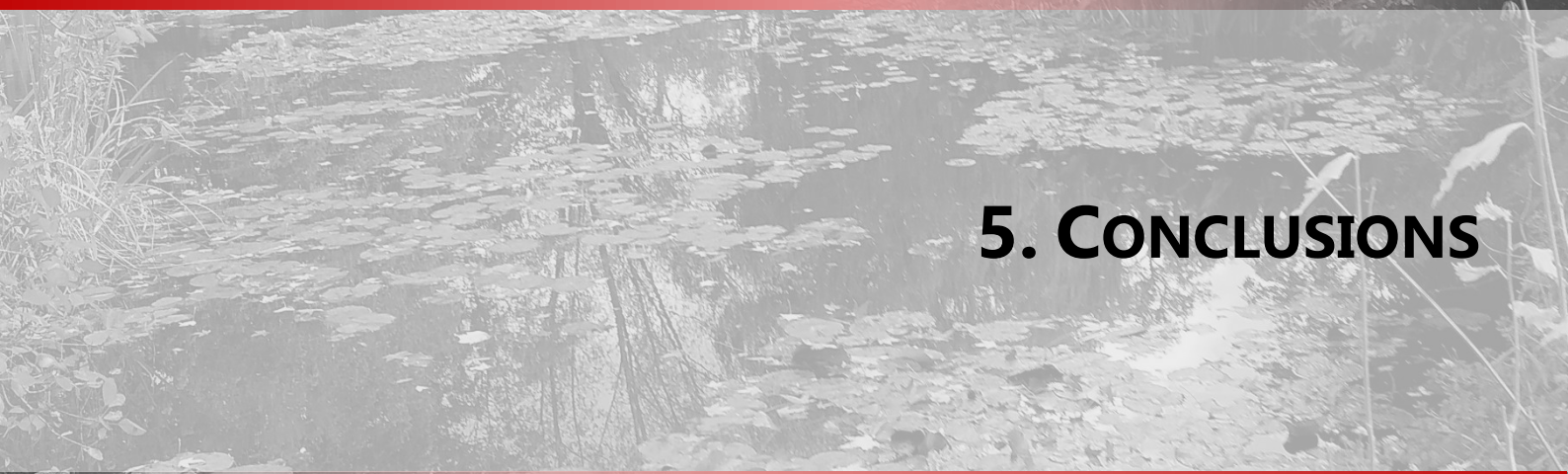


Paràmetres paleoclimàtics obtinguts amb CLAMP

MAT (°C)	WMMT (°C)	CMMT (°C)	GROWSEAS (mesos)	GSP (cm)	MMGSP (cm)	3-WET (cm)	3-DRY (cm)
19,46	27,50	11,78	10,73	174,24	15,77	74,64	22,94

A





5. CONCLUSIONS



5. Conclusions

Les flores del Priabonià de Sarral i del l'Oligocè de Cervera s'han estudiat des de les perspectives taxonòmica, tafonòmica, paleoecològica i paleoclimàtica. En total s'han descrit setanta-cinc espècies (morfotipus foliars) de magnoliòpsides, tenint en compte caràcters prèviament poc coneguts com la nervadura terciària i molts detalls del marge foliar. A més, les noves descripcions basades en mètodes moderns han permès caracteritzar i definir el polimorfisme foliar a nivell intraespecífic. No obstant, només s'ha realitzat l'estudi taxonòmic aprofundit d'una d'aquestes espècies, *Rhus asymmetrica*, que ha resultat ser una nova espècie. Aquest estudi paradigmàtic ha posat de manifest que caldrà revisar la taxonomia d'algunes de les espècies priabonianes i oligocenes de la Conca de l'Ebre, comparant-les amb espècies afins que tenen els seus holotipus en col·leccions d'altres flores europees com el Priabonià de Celàs i l'Oligocè d'Aix-en-Provence, (França) o en l'Eocè, Oligocè i Miocè de les diverses conques de la Paratetis. A la vegada, seria convenient comparar els fòssils de fulles estudiats en aquesta tesi amb les fulles d'espècies actuals afins. Aquesta comparativa permetria identificar el parent viu més pròxim de les espècies fòssils de Sarral i Cervera i interpretar les seves variables ambientals, com ja s'ha realitzat en el cas de *R. asymmetrica*.

Els resultats de la part de sistemàtica paleobotànica d'aquesta tesi corroboren les conclusions d'autors anteriors, en el fet que els nivells rics en macroflora de Sarral i Cervera comparteixen algunes espècies. Tanmateix, la combinació dels estudis sedimentològics, tafonòmics i paleoecològics ha permès conèixer la distribució de les plantes en cada localitat i comparar-les entre elles. Malgrat que en les dues localitats estudiades s'han reconegut biomes similars, la seva composició i diversitat són diferents. N'és un bon exemple el biòtop situat darrera del bosc de ribera que en el Priabonià de Sarral estava dominat per *Tetraclinis*, formant una bosquina oberta, mentre que al Rupelià de Cervera estava format per petites laurisilves amb *Daphnogene*, *Laurophyllum*, *Myrica faya* i *M. oligocenica*. Algunes de les espècies que formaven les laurisilves a Cervera també s'han reconegut al Priabonià de Sarral com és el cas de *Daphnogene* sp. 1 i *Laurophyllum* sp. 1, però en aquesta localitat creixerien al voltant del llac formant part del bosc de ribera. Aquestes diferències posen de manifest l'existència de canvis paleoecològics importants entre el Priabonià i el Rupelià, que eren poc visibles només a partir de la comparació taxonòmica entre les dues localitats estudiades.

Una altra diferència florística entre les dues localitats fa referència a la composició del bioma situat en la part més allunyada dels llacs, que correspondria a una vegetació de tipus sabana. En el Priabonià de Sarral aquest bioma estava dominat per vuit espècies de fabals, *Zizyphus zizyphoides* i *Pinus*. Pel contrari, la comunitat equivalent en el Rupelià de Cervera estava dominada per una biodiversitat molt més elevada amb catorze espècies de fabals i set espècies d'altres grups taxonòmics tals com *Rhamnus aizoon*, *Rhus asymmetrica* i espècies afins com *Toxicodendron*. La proporció de fabals respecte a la resta d'espècies de la sabana del Priabonià de Sarral és doncs molt més alta que al Rupelià de Cervera.

La tendència climàtica cap a un refredament i un augment de l'estacionalitat a l'Oligocè de la Conca de l'Ebre, deduïda a partir de l'anàlisi CLAMP, concorda amb la tendència global descrita a l'hemisferi nord. Tanmateix, la pluviometria més alta a l'Oligocè de Cervera respecte al Priabonià de Sarral, sembla contradir la tendència general vers un augment de l'aridesa al sud d'Europa durant el trànsit Eocè–Oligocè. Aquests resultats aparentment contradictoris reflectirien un canvi climàtic complex, influenciat per la interferència entre els diferents estadis dels cicles orbitals, especialment la precessió (22 kyr), i el canvi global. Concretament, mentre que en el cas de Sarral l'associació de fulles estudiada pertany als períodes secs, que es desenvoluparien durant els moments de màxima precessió orbital, l'associació de plantes del Rupelià de Cervera reflectiria els estadis humits dels estadis de mínima precessió. Les condicions relativament més àrides i les temperatures més elevades al Priabonià de Sarral haurien afavorit les plantes millor adaptades a una aridesa més marcada en el bioma de sabana, com les fabals, restringint les que tenen requeriments hídrics més elevats, com els llorers al bosc de ribera. En canvi, les condicions ambientals més plujoses i menys càlides del Rupelià de Cervera haurien conduït al desenvolupament d'una major biodiversitat en la sabana i haurien permès que els llorers s'expandissin fora del bosc de ribera formant petites comunitats de laurisilva.

Resumidament, CLAMP ha demostrat ser una eina paleoclimàtica molt robusta quan s'acompanya d'estudis sedimentològics, tafonòmics i paleoecològics. La combinació d'aquestes disciplines ha permès comprendre les interaccions climàtiques a diferents escales i el seu impacte sobre la vegetació fòssil local de Sarral i Cervera. Els resultats obliguen a replantejar la hipòtesi inicial d'aquesta tesi, que corresponia amb el paradigma fins ara admès. Ara sabem que l'augment de l'aridesa en el trànsit Eocè–Oligocè va ser molt fluctuant, fet que va condicionar enormement l'evolució de les comunitats vegetals i probablement va

influir en l'origen d'una vegetació resistent a aquestes fluctuacions de la pluviometria, com és la vegetació mediterrània actual.



6. BIBLIOGRAFIA

6. Bibliografia

Agustí, J., Anadón, P., Arbiol, S., Cabrera, L., Colombo, F., Sáez, A., 1987. Biostratigraphical characteristics of the Oligocene sequences of North-Eastern Spain (Ebro and Campins Basins). En: Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, 10, 35–42.

Anadón, P., Vianey-Liaud, M., Cabrera, L., Hartenberger, J.L., 1987. Gisements vertébrés du Paléocène de la zone orientale du bassin de l'Ebre et leur apport à la stratigraphie. *Paleontologia i Evolució*, 21, 117–131.

Anadón, P., Cabrera, L., Colldeforns, B., Sáez, A., 1989. Los sistemas lacustres del Eoceno superior y Oligoceno del sector oriental de la Cuenca del Ebro. *Acta Geologica Hispanica*, 24(3–4), 205–230.

Anadón, P., Cabrera, L., Choi, S.J., Colombo, F., Feist, M., Sáez, A., 1992. Biozonación del Paleogeno continental de la zona oriental de la Cuenca del Ebro mediante carofitas: implicaciones en la Biozonación general de carofitas de Europa occidental. *Acta Geologica Hispanica*, 27(1-2), 69-94.

Arthurton, R.S., Hemingway, J.E., 1972. The St. Bees Evaporites, a carbonate-evaporites formation of Upper Permian age in West Cumberland, England. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 38, 565–591.

Badron, U.H., Talip, N., Mohamad, A.L., Affenddi, A.E.A, Juhari, A.A.A., 2014. Studies on Leaf Venation in Selected Taxa of the Genus *Ficus* L. (Moraceae) in Peninsular Malaysia. *Tropical Life Sciences Research*, 25(2), 111–125.

Bailey, I.W., Sinnott, E. W., 1915. A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science*, 41, 831–834.

Bailey, I.W., Sinnott, E.W., 1916. The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany*, 3, 24–29.

Bataller, J., Depape, G., 1931. Notes sur quelques plantes fossiles de Catalogne. *Butlletí Institució Catalana d'Història Natural*, 31(7), 194–208.

- Barberà, X., 1999. Magnetostratigrafia de l'Oligocè del sector sud oriental de la Conca de l'Ebre: implicacions magnetobiocronològiques i seqüencials. Tesi doctoral, Universitat de Barcelona, pp. 247.
- Barberà, X., Cabrera, L., Marzo, M., Parés, J.M., 2001. A complete terrestrial Oligocene magnetobiostratigraphy from the Ebro Basin, Spain. *Earth and Planetary Science Letters*, 187(1), 1–16.
- Barrón, E., Rivas-Carballo, R., Postigo-Mijarra, J.M., Alcalde-Olivares, C., Vieira, M., Castro, L., Pais, J., Valle-Hernández, M., 2010. The Cenozoic vegetation of the Iberian Peninsula: a synthesis. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 382–402.
- Bosmans, J.H.C., Drijfhout, S.S., Tuenter, E., Hilgen, F.J., Lourens, L.J., Rohling, E.J., 2015. Precession and obliquity forcing of the freshwater budget over the Mediterranean. *Quaternary Science Reviews*, 123, 16–30.
- Broutin, J., 1970. Sur quelques empreintes de feuilles fossiles de la flore Oligocène de Cervera (Espagne). *Actes du 95e Congrès National des Sociétés Savantes, Reims*, 3, 127–143.
- Cartañà, J., 1992. Geologia i paleontologia del jaciment Oligocè de Sarral. En: *Aplec de treballs del Centre d'Estudis de la Conca de Barberà*, 10. pp. 84.
- Cavagnetto, C., Anadón, P., 1996. Preliminary palynological data on floristic and climatic changes during the Middle Eocene–Early Oligocene of the eastern Ebro Basin, northeast Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 92, 281–305.
- Cavagnetto, C., Guinet, P., 1994. Pollen fossile de Leguminosae-Mimosoideae dans l'Oligocène inférieur du bassin de l'Ebre (Espagne)—Implications paléoclimatiques et paléogéographiques. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 81, 327–335.
- Chivas, A.R., 2007. Terrestrial evaporites. En: Nash, D.J., McLaren, S.J. (Eds.), *Geochemical Sediments and Landscapes*. Blackwell, Oxford. pp. 364.
- Colldeforns, B., Anadón, P., Cabrera, L., 1994. Nuevos datos sobre litoestratigrafía del Eoceno–Oligoceno inferior de la zona suroriental de la Cuenca del Ebro (Sector Pontils-Montblanc, provincias de Tarragona y Barcelona). *Geogaceta*, 16, 98–101.
- Colombo, F., 1980. Estratigrafía y sedimentología del Terciario inferior continental de los Catalánides. Tesi doctoral, Universitat de Barcelona, Espanya.

- Colombo, F., 1986. Estratigrafía y sedimentología del Paleógeno continental del borde meridional occidental de los Catalánides (Provincia de Tarragona, España). *Cuadernos de Geología Ibérica*, 10, 55–115.
- Colombo, F., Vergès, J., 1992. Geometría del margen SE de la Cuenca del Ebro: discordancias progresivas del grupo Scala Dei, Serra de Llena. *Acta Geologica Hispanica*, 27(1–2), 33–54.
- Costa, E., Garcés, M., López-Blanco, M., Beamud, E., Gómez-Paccard, M., Larrasoña, J.C., 2010. Closing and continentalization of the South Pyrenean foreland Basin (NE Spain). Magnetochronological constraints. *Basin Research*, 22(6), 904–917.
- Cronquist, A., 1981. An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia University Press, New York. pp. 1262.
- Del Arco, M., Pérez-de-Paz, P.L., Acebes, J.R., González-Mancebo, J.M., Reyes-Betancort, J. A., Bermejo J. A., De Armas, S., González-González, R., 2006. Bioclimatology and climatophilous vegetation of Tenerife (Canary Islands). *Annales Botanici Fennici*, 43, 167–192.
- Dean, J.M., Smith, A.P., 1978. Behavioral and morphological adaptations of a tropical plant to high rainfall. *Biotropica*, 10, 152–154.
- Depape, G., Brice, D., 1965. La flore oligocène de Cervera (Espagne). Données complémentaires. *Annales de la Société géologique du Nord*, 85, 111–117.
- Ducrey, M., 1992. Variation in leaf morphology and branching pattern of some tropical rain forest species from Guadeloupe (French West Indies) under semi-controlled light conditions. *Annals of Forest Science*, 49, 553–570.
- Dupont-Nivet, G., Krijgsman, W., Langereis, C.G., Abels, H.A., Dai, S., Fang, X., 2007. Tibetan Plateau aridification linked to global cooling at the Eocene–Oligocene transition. *Nature*, 445, 635–638.
- Efremov, I.A., 1940. Plant taphonomy: a new branch of paleontology. *Pan American Geologist*, 74, 81–93.
- Ellis, B., Daly, D.C., Hickey, L.J., Johnson, K.R., Mitchell, J.D., Wilf, P., Wing, S.L., 2009. *Manual of leaf architecture*. The New York botanical garden, New York. pp. 190.

- Farjon, A., Filer, D., 2013. *An Atlas of the World's Conifers: An analysis of their distribution, biogeography, diversity, and conservation status*. Brill Academic Publishers, Leiden, the Netherlands. pp. 512.
- Feist, M., Anadón, P., Cabrera, L., Choi, S.J., Colombo, F., Sáez, A., 1994. Upper Eocene-Lowermost Oligocene charophyte biozonation in Western Europe. *Newsletter on Stratigraphy*, 30, 1–32.
- Fernández-Marrón, M.T., 1971a. Estudio paleoecológico y revisión sistemática de la flora fósil del Oligoceno español. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid, Spain.
- Fernández-Marrón, M.T., 1971b. Descripción de dos nuevas especies pertenecientes a la flora del Oligoceno de Cataluña. *Acta Geologica Hispanica*, 6, 58–60.
- Fernández-Marrón, M.T., 1973a. Nuevas aportaciones a la sistemática y paleoecología de la flora oligocena de Sarreal (Tarragona). *Estudios Geológicos*, 29, 157–169.
- Fernández-Marrón, M.T., 1973b. Reconstrucción del paleoclima del yacimiento oligocénico de Sarreal (Tarragona), a través del estudio morfológico de los restos foliares. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología)*, 71(3–4), 243–258.
- Ferguson, D.K., 1985. The origin of leaf assemblages new light on an old problem. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 46 (1-2), 117–188.
- Ferguson, D.K., 1995. Plant part processing and community reconstruction. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 88, 627–641.
- Fliche, P., 1906. Notes sur quelques végétaux tertiaires de la Catalogne. En: *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 6, 115–133.
- Gastaldo, R.A., 1988. Conspectus of phytotaphonomy. En: Di Michele, W.A., Wing, S.L. (Eds.), *Methods and Applications of Plant Paleocology*. The Paleontological Association Special Publication, pp. 14–28.
- Gibert, Ll., Ortí, F., Rosell, L., 2007. Plio-Pleistocene lacustrine evaporites of the Baza Basin. *Sedimentary Geology*, 200, 89–116.
- Gierlowski-Kordesch, E.H., 2010. Lacustrine carbonates. En: Alonso-Zarza, A.M., Tanner, L.H. (Eds.), *Carbonates in continental settings facies, Environments and Processes*. Elsevier, Amsterdam. pp. 1–101.

- Givnish, T.J., 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical Forests. *Physiological ecology of plants of the wet tropics*, 12, 51–84.
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M.D., Ogg, G.M., 2012. *The geological time scale 2012*. Amsterdam, Elsevier, 2, pp.1144.
- Greenwood, D.R., 1991. The taphonomy of plants macrofossil. En: Donovan, S.K. (Ed.), *The processes of fossilization*. Belhaven Press, London, pp. 141–169.
- Grimm, G.W., Bouchal, J.M., Denk, T., Potts, A., 2016. Fables and foibles: A critical analysis of the Paleoflora dataset and the Coexistence Approach for palaeoclimate reconstruction. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 233, 216–235.
- Guerrero, M.C., López-Archilla, A.I., Iniesto, M., 2016. Microbial mats and preservation. En: Poyato-Ariza, F.J., Buscalioni, Á.D., (Eds.), *Las Hoyas: A Cretaceous Wetland. A Multidisciplinary Synthesis after 25 Years of Research on an Exceptional Fossil Lagerstätte from Spain*. Las Hoyas, Spain, pp. 220–228.
- Hably, L., Fernández-Marrón, M.T., 1998. A comparison of the Oligocene floras of the Tethyan and Central-Paratethyan areas on the basis of Spanish and Hungarian macroflora. *Tertiary Research*, 18(4), 67–76.
- Herendeen, P.S., 1992. A reevaluation of the fossil genus *Podogonium* Heer. En: Herendeen, P.S., D.L. Dilcher (Eds.). *Advances in Legume Systematics: part 4. The fossil record*. pp. 326.
- Herendeen, P.S., Dilcher, D.L., 1990. Fossil Mimosoid Legumes from the Eocene and Oligocene of southeastern North America. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 62, 339–361.
- Hódar, J.A. 2002. Leaf fluctuating asymmetry of Holm oak in response to drought under contrasting climatic conditions. *Journal of arid environments*, 52 (2), 233-243
- Holmes, M.G., Keiller, D., 2002. Effects of pubescence and waxes on the reflectance of leaves in the ultraviolet and photosynthetic wavebands: a comparison of a range of species: Ultraviolet leaf reflectance. *Plant Cell Environment*, 25 (1), 85–93.
- Hren, M.T., Sheldon, N.D., Grimes, S.T., Collinson, M.E., Hooker, J.J., Bugler, M., Lohmann, K.C., 2013. Terrestrial cooling in Northern Europe during the Eocene–Oligocene transition, 110(19), 7562–7567.

Jacques, F.M.B., Tao, S., Spicer, R.A., Xing, Y., Huang, Y., Wang, W., Zhou, Z., 2011. Leaf physiognomy and climate: are monsoon systems different. *Global and Planetary Change*, 76, 56–62.

Jiménez-Pérez, N.C., Lorea-Hernández, F.G., 2009. Identity and delimitation of the American species of *Litsea* Lam. (Lauraceae): a morphological approach. *Plant Systematics and Evolution*, 283, 19–32.

Kendall, A.C., 1988. Aspects of evaporite basin stratigraphy. En: Schreiber, B.B. (Ed.), *Evaporites and Hydrocarbons*. Columbia University Press, New York. pp. 11–65.

Keay, R.W.J., 1989. *Trees of Nigeria*. Clarendon Press Oxford, pp. 476.

Knobloch, E., Kvaček, Z., Bůžek, Č., Mai, D.H., Batten, D.J., 1994. Evolutionary significance of floristic changes in the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Palaeogene, with particular reference to Central Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 78(1-2), 41–54.

Kovach, W.L., Spicer, R.A., 1995. Canonical Correspondence Analysis of leaf physiognomy: a contribution to the development of a new palaeoclimatological tool. *Palaeoclimates*, 1, 125–138.

Kovar-Eder, J., 1996. Eine bemerkenswerte Blätter-Vergesellschaftung aus dem Tagebau Oberdorf bei Köflach, Steiermark (Unter-Miozän). 54. Mitteilungen der Abteilung für Geologie und Bergbau, Landesmuseum Joanneum, pp. 147–171.

Kovar-Eder, J., 2003. Vegetation Dynamics in Europe during the Neogene. En: Ruemer, J.W.F., Wessels, W (Eds.). *Distribution and migration of Tertiary mammals in Eurasia*. *Deinsea*, 10, pp. 273–392.

Kvaček, Z., 1971. Fossil Lauraceae in the stratigraphy on the North Bohemian Tertiary. *Sborník geologických věd, Paleontologie*, 13, 47–86.

Kvaček, Z., 2010. Forest flora and vegetation of the European early Palaeogene—a review. *Bulletin of Geosciences*, 85(1), 63–76.

Kvaček, Z., Walther, H., 1998. The Oligocene volcanic flora of Kunderatice near Litoměřice, České středohoří Volcanic complex (Czech Republic). *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B–Historia Naturalis*, 54, 1–43.

Kvaček, Z., Walther, H., 2004. Oligocene flora of Bechlejovice at Děčín from the neovolcanic area of the České Středohoří Mountains, Czech Republic. *Acta Musei Nationalis Pragae, Serie B–Historia Naturalis*, 60, 9–60.

Kvaček, Z., Manchester, S.R., Schorn, H.E., 2000. Cones, seeds, and foliage of *Tetraclinis salicornioides* (Cupressaceae) from the Oligocene and Miocene of western North America: a geographic extension of the European tertiary species. *International Journal of Plant Sciences*, 161(2), 331–344.

Loutfy, M.H.A., Karakish, E.A.K., Khalifa, S.F., Mira, E.R.A., 2005. Numerical Taxonomic Evaluation of Leaf Architecture of Some Species of Genus *Ficus* L. *International journal of agriculture and biology*, 7(3), 352–357.

Mai, D.H., 1989. Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Systematics and Evolution*, 162, 79–91.

Mai, D.H., 1995. *Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas*. Gustav Fischer, Jena. pp. 691.

Martini, E., 1971. Standard Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton zonation. En: Farinacci, A. (Ed.): *Proceedings of the Second Planktonic Conference Roma 1970*. Edizioni Technoscienza, 2, 739–785.

McNeill, J., Barrie, F.R., Buck, W.R., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Marhold, K., Prado, J., Prudhomme van Reine, W.F., Smith, G.F., Wiersema, J.H., Turland, N.J., 2012. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne. *Regnum Vegetabile*, 154, 1–140.

Mosbrugger, V., Utescher, T., Dilcher, D., 2005. Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. *Proceedings of the Natural Academy of Science*, 102 (42), 14964–14969.

Murphy, D.H., Wilkinson, B.H., 1980. Carbonate deposition and facies distribution in a central Michigan marl lake. *Sedimentology*, 27(2), 123–135.

Nichols, G.J., 2004. Sedimentation and base level controls in an endorheic basin: the Tertiary of the Ebro Basin, Spain. *Boletín Geológico y Minero, España* 115, 427–438.

Ortí, F., Salvany, J.M., 1997. Continental evaporitic sedimentation in the Ebro Basin during the Miocene. A sedimentary deposition in rift and foreland basins in France and Spain (Paleogene and Lower Neogene). En: Busson, G., Schreiber, B.C. (Eds.), *Sedimentary deposition in rift and foreland basins in France and Spain: Paleogene and Lower Neogene*. Columbia University Press, New York, pp. 420–429.

Ortí, F., Rosell, L., Inglès, M., Playà, E., 2007. Depositional models of lacustrine evaporites in the SE margin of the Ebro Basin (Paleogene, NE Spain). *Geologica Acta*, 5(1), 19–34.

Passchier, S., Bohaty, S.M., Jiménez-Espejo, F., Pross, J., Röhl, U., Van de Flierdt, T.C., Brinkhuis, E.H., 2013. Early Eocene to middle Miocene cooling and aridification of East Antarctica. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 14(5), 1399–1410.

Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions, European Geosciences Union*, 11(5), 1633–1644.

Peppe, D.J., Royer, D.L., Cariglino, B., Oliver, S.Y., Newman, S., Leight, E., Enikolopov, G., Fernandez-Burgos, M., Herrera, F., Adams, J.M., Correa, E., Currano, E.D., Erickson, J.M., Hinojosa, L.F., Hoganson, J.W., Iglesias, A., Jaramillo, C.A., Johnson, K.R., Jordan, G.J., Kraft, N.J., Lovelock, E.C., Lusk, C.H., Niinemets, U., Peñuelas, J., Rapson, G., Wing, S.L., Wright, I.J., 2011. Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 190(3), 724–739.

Puigdefàbregas, C., Muñoz, J.A., Vergés, J., 1992. Thrusting and foreland basin evolution in the southern Pyrenees, N. Spain. En: McClay, K.R. (Ed.), *Thrust Tectonics*. Chapman and Hall, pp. 247–254.

- Roth-Nebelsick, A., Utescher, T., Mosbrugger, V., Diester-Haass, L., Walther, H., 2004. Changes in atmospheric CO₂ concentrations and climate from the Late Eocene to Early Miocene: palaeobotanical reconstruction based on fossil floras from Saxony, Germany. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 205, 43–67.
- Royer, D.L., Wilf, P., 2006. Why do toothed leaves correlate with cold climates? Gas exchange at leaf margins provides new insights into a classic paleotemperature proxy. *International Journal of Plant Sciences*, 167, 11–18
- Royer, D.L., Wilf, P., Janesko, D.A., Kowalski, E.A., Dilcher, D.L., 2005. Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany*, 92(7), 1141–1151.
- Royer, D.L., Meyerson, L.A., Robertson, K.M., Adams, J.M., 2009. Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum*. *PLoS ONE*, 4(10), 1–7.
- Samant, D.D., Shete, R.H., 1987. Venation pattern in Indian species of *Cassia* Linn. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*, 97(4), 337–346.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2012. Charophyte palaeoecology in the Upper Eocene of the Eastern Ebro basin (Catalonia, Spain). *Biostratigraphic implications. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 365–366, 247–262.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2014. Taxonomy and palaeobiogeography of charophytes from the Upper Eocene-Lower Oligocene of the Eastern Ebro Basin (Catalonia, NE Spain). *Geodiversitas*, 36(3), 385–420.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2015. Gyrogonite polymorphism in two index-species of the charophyte biozonation. *Papers in Palaeontology*, 1(3), 223–236.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2016. Bioestratigrafía de carofitas del Eoceno superior y Oligoceno inferior de la Cuenca del Ebro oriental. *Geogaceta*, 60, 75–78.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., Costa, E., Barberà, M., Garcès, M., 2014. Calibration of Eocene-Oligocene charophyte biozones. *Stratigraphy*, 11(1), 61–81.

Sanz de Siria, A., 1992. Estudio de la macroflora oligocena de las cercanías de Cervera; Colección Martí Madern del Museo de Geología de Barcelona. Treballs del Museu de Geologia de Barcelona, 2, 143–170.

Sanz de Siria, A., 1996a. La macroflora oligocena de la cuenca de Cervera, Lérida, España (Colección del Museu Comarcal de Cervera). Treballs del Museu de Geologia de Barcelona, 5, 97–141.

Sanz de Siria, A., 1996b. Estudio paleoecológico y paleoclimático de la macroflora oligocena de Cervera (Lleida, España). Treballs del Museu de Geologia de Barcelona, 5, 143–170.

Schreiber, B.C., Friedman, G.M., Deceima, A., Schreiber, E., 1976. The depositional environments of the upper Miocene (Messinian) evaporite deposits of the Sicilian Basin. *Sedimentology*, 23, 729–760.

Sheldon, H.D., 2009. Nonmarine records of climatic change across the Eocene-Oligocene transition. En: Koeberl, Ch., Montanari, A. (Eds): *The late Eocene earth: Hothouse, icehouse and impacts*. The Geological Society of America Special Paper, 452, 241–248.

Sheldon, N.D., Retallack, G.J., 2004. Regional paleoprecipitation records from the late Eocene and Oligocene of North America. *The Journal of Geology*, 112, 487–494.

Spicer, R.A., 1981. The sorting and deposition of allochthonous plant material in a modern environment at Silwood Lake, Siltwood Park, Berkshire. England. US Geological Survey Professional Paper, 1143, 1–77.

Spicer, R.A., 1989. The formation and interpretation of plant fossil assemblages. *Advances in Botanical Research*, 16(C), 95–191.

Spicer, R.A., 2000. Leaf Physiognomy and Climate Change. En: Culver, S.J., Rawson, P., (Eds.), *Biotic response to global change: the Last 145 Million Years*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 244–264.

Spicer, R.A., 2007. Recent and future developments of CLAMP: Building on the legacy of Jack A. Wolfe. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 258, 109–118.

- Spicer, R.A., 2008. CLAMP. En: V. Gornitz (Ed.), *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments*. Springer, Dordrecht, pp. 156–158.
- Spicer, R.A., Herman, A.B., Kennedy, E.M., 2004. The Foliar physiognomic record of climatic conditions during dormancy: CLAMP and the Cold Month Mean Temperature. *Journal of Geology*, 112, 685–702.
- Spicer, R.A., Valdes, P.J., Spicer, T.E.V., Craggs, H.J., Srivastava, G., Mehrotra, R.C., Yang, J., 2009. New developments in CLAMP: calibration using global gridded meteorological data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 283, 91–98.
- Sun, J., Ni, X., Bi, S., Wu, W., Ye, J., Meng, J., Windley, B.F., 2014. Synchronous turnover of flora, fauna, and climate at the Eocene–Oligocene Boundary in Asia. *Scientific reports*, 4(7463), 1–6.
- Thiébaud, M., 2002. A foliar morphometric determination of very fragmentary *Salix* remains from a late Miocene locality, Sé, western Hungary. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 121(2), 77–90.
- Tosal, A., Martín-Closas, C., 2016. Taphonomy and palaeoecology of the Oligocene flora from Cervera (Catalonia, Spain) and their implication in palaeoclimatic reconstruction. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 233, 93–103.
- Tosal, A., Sanjuan, J., Cartanyà, J., Martín-Closas, C., 2018. Taphonomy and palaeoecology of the uppermost Eocene flora from Sarral (Eastern Ebro Basin): Palaeoclimatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 497, 66–81.
- Tosal, A., Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2019. Foliar adaptations of *Rhus* sp. nov. from the Oligocene of Cervera (Catalonia, Spain). Palaeoclimatic implication. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 261, 67–80.
- Traiser, C., Klotz, S., Uhl, D., Mosbrugger, V., 2005. Environmental signals from leaves—A physiognomic analysis of European vegetation. *New Phytologist*, 166, 465–484.
- Unger, F., 1847. *Chloris protogaea: Beiträge zur Flora der Vorwelt*. Wilhelm Engelmann, eipzig. pp. 270.

Utescher, T., Bondarenko, O.V., Mosbrugger, V., 2015. The Cenozoic Cooling–continental signals from the Atlantic and Pacific side of Eurasia. *Earth and Planetary Science Letters*, 415, 121–133.

Valero, L., Garcés, M., Cabrera, Ll., Costa, E., Sáez, A., 2014. 20 Myr of eccentricity paced lacustrine cycles in the Cenozoic Ebro Basin. *Earth and Planetary Science Letters*, 408, 183–193.

Vergés, J., Marzo, M., Santaaulàlia, T., Serra-Kiel, J., Burbank, D.W., Muñoz, J.A., Gimenez-Montsant, J., 1998. Quantified vertical motions and tectonic evolution of the SE Pyrenean foreland basin. En: Masclé, A., Puigdefàbregas, C., Luterbacher, H.P., Fernández, M., (Eds.), *Cenozoic Foreland Basins of Western Europe*. Geological Society, Special publication, 134. pp. 107–134.

Wilf, P., 1997. When are leaves good thermometers? A new case for Leaf Margin Analysis. *Paleobiology*, 23, 373–390.

Wolfe, J.A., 1979. Temperature parameters of Humid to Mesic Forests of Eastern Asia and relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australasia. *United States Geological Survey Professional Paper*, 1106, 1–37.

Wolfe, J.A., 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. *Bulletin of the United States Geological Survey*, 2040, 1–73.

Wolfe, J.A., Spicer, R.A., 1999. Fossil Leaf Character States: Multivariate Analysis. En: Jones, T.P., Rowe, N.P. (eds.) *Fossil Plants and Spores: Modern Techniques*. Geological Society, London, 233–239.

Yang, J., Spicer, R.A., Spicer, T.E.V., Arens, N.C., Jacques, F.M.B., Su, T., Kennedy, E.M., Herman, A. B., Steart, D.C., Srivastava, G., Mehrotra, R. C., Valdes, P.J., Mehrotra, N.C., Zhou, .Z.K., Lai, J.S., 2015. Leaf form–climate relationships on the global stage: an ensemble of characters. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 1113–1125.

Young, D.A., 1979. Heartwood flavonoids and the infragenetic relationships of *Rhus* (Anacardiaceae). *American Journal of Botany*, 66, 502–510.

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292 (5517), 686–693



ABRIDGED ENGLISH VERSION

Palaeoclimatic modelling of the Eocene–Oligocene
boundary in Catalonia based on CLAMP

Abstract

The main objective of this PhD thesis is modelling the palaeoclimate of the Eocene–Oligocene transition (EOT) in the Ebro Basin based on Magnoliopsida fossil leaves from two assemblages, Sarral (latest Priabonian) and Cervera (early Rupelian) using CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program). Furthermore, this thesis also attempts to explain the influence of the EOT climatic turnover on the local flora. The plant remains were studied from the taxonomic, taphonomic and palaeoecologic viewpoints and these studies were combined with sedimentological analyses of the paleobotanical sites.

Seventy-five morphotypes of Magnoliopsida were characterized based on their leaves and one new species, *Rhus asymmetrica*, was described. The identification of morphotypes was based on modern criteria taking into account details of the leaf blade, the venation pattern and the intraspecific polymorphism of the species studied. Some of these characters were then used for CLAMP analysis.

From the palaeoenvironment viewpoint the two floras studied show similar morphotypes and communities but with a distinct composition. These differences enable to characterize the vegetation changes of the Eocene–Oligocene boundary in the Ebro Basin. An example of this is provided by the plant biome that grew next to the riparian community with an indirect access to the lake and rivers. In the Priabonian from Sarral it was composed of *Tetraclinis* forming an open landscape. In contrast, in the Rupelian from Cervera it was composed of *Daphnogene*, *Laurophyllum*, *Myrica faya* and *M. oligocenica* forming small laurisilvas.

Another biome with significant differences between the two localities studied correspond to the vegetation that grew distally from the lake forming a savannah-type community. This biome revealed a relatively low biodiversity during the Priabonian of Sarral with the prevalence of fabales, *Zizyphus zizyphoides* and *Pinus*. On the contrary, the equivalent community during the Rupelian in Cervera was dominated by fourteen species of fabales and seven species of other taxonomic groups such as *Rhamnus aizoon*, *Rhus asymmetrica* and species affine as *Toxicodendron*.

CLAMP analyses of the floras studied in the Ebro Basin revealed a climatic trend towards increasing cooling and a seasonality during the EOT. These results are in line with the climatic trend observed elsewhere in the northern hemisphere. However, CLAMP shows a

higher precipitation in the Oligocene of Cervera, which is at odds with the global trend towards the general increase of aridity. These results would reflect a climatic pattern more complex than expected. The anomalously higher rainfall in the Oligocene from Cervera might be understood by sedimentological analyses. The leaf flora from Sarral would reflect the drier stage of a small sedimentary shallowing upward cycle interpreted as a maximum of a precession cycle. In contrast, Cervera flora would show the wetter stage of a minimum precession. The particular climatic conditions of these paleobotanical sites shed light on the flora distribution changes observed in the palaeoecological study. For instance, the high temperatures together with the low precipitation during the Priabonian of Sarral would enhance those plants such as Fabales and *Tetraclinis* adapted in an open savannah-type landscape. Meanwhile, those species with high water requirements as the Lauraceae were restricted to lakeshores and river banks becoming a riparian element in order to obtain the sufficient moisture to grow. In contrast, the relative low temperature and high precipitation during the Rupelian from Cervera allowed the Lauraceae to grow away from the river banks, forming a small laurisilva. In turn, the savannah-like community of this locality shows a higher species disparity of Fabales and Anacardiaceae among others.

Combination of sedimentological, taphonomical, palaeoecological and palaeoclimatical studies allow for a better comprehension of the interaction between climate and vegetation during the EOT in the Ebro Basin. The superimposition of small climatic cycles (precession orbital cycles) within larger cycles (eccentricity cycles) would lead to a non-linear climatic turnover. The results obtained in this thesis indicate that the most fluctuant parameters were related to the precipitation. This fluctuant precipitation may have driven plant evolution, selecting species better adapted to rainfall with strong seasonal variation, such as in the present Mediterranean flora.

Key words: Cenozoic, permanent lakes, vegetation, foliar adaptations, palaeoecology, climatic change, orbital changes

1. Introduction

This thesis is focused on the study of the fossil leaf remains from the palaeobotanical localities of Sarral and Cervera in the Ebro Basin (Catalonia, Spain), which encompass the Eocene–Oligocene transition (EOT), in order to modelize the palaeoclimate of this time interval. The EOT represents a global climate change event during the Cenozoic (Zachos *et al.*, 2001). In the northern and central parts of Europe, modelling of the EOT turnover based on leaf floras and pollen has been well-developed in recent years (Roth-Nebelsick *et al.*, 2004; Mosbrugger *et al.*, 2005; Hren *et al.*, 2013). In contrast, this turnover has only attracted limited attention till now in southern Europe, especially in the Iberian Peninsula (Fernández-Marrón, 1973a; Cavagnetto and Anadón, 1996, Sanz de Siria, 1996a; Barrón *et al.*, 2010).

The main aim of this thesis is to characterize the Eocene–Oligocene climatic turnover in the Ebro Basin based on CLAMP and its influence on the local vegetation. For this purpose, the paleobotanical sites from Sarral and Cervera were studied from the viewpoints of sedimentology, plant taxonomy, taphonomy, palaeoecology and also palaeoclimate. The results obtained have been compiled in four works published in or submitted to journals indexed in the Journal of Citation Reports, which are listed below and provided in the annex. A synthesis of the results, discussions and conclusions of these studies is provided in this memoir, according with the norms of the Doctoral School of the UB. In addition, unpublished detailed descriptions of the Magnoliopsida leaves studied in this thesis are provided below (subchapter 3.1. Systematic palaeobotany).

Publication 1. Taxonomy

Tosal, A; Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2019. Foliar adaptations of *Rhus asymmetrica* sp. nov. from the Oligocene of Cervera (Catalonia, Spain). Palaeoclimatic implications. Review of Paleobotany and Palynology, 261, 67-80. IF (2017): 1.6. List: *paleontology*. Quartile: 1. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.11.011>

The taxonomic characterization of a fossil assemblage is crucial to conduct any taphonomic, palaeoecological or palaeoclimatic study. The flora of the two studied palaeobotanical localities i.e. Sarral and Cervera urgently needs an updated taxonomic revision. However, the short time available for the development of this PhD thesis (3 years) and the fact that detailed

taxonomic studies are not essential for CLAMP analysis, made that only a characteristic genus of the flora from Cervera, *Rhus*, has been studied in detail (Tosal *et al.*, 2019). This study was challenging due to the strong foliar polymorphism of the representatives of this genus in the Rupelian flora of Cervera, which led to a number of taxonomic confusions and controversial determinations in the past (e.g. Bataller and Depape, 1931 and Sanz de Siria, 1996a). The detailed analysis of the foliar architecture of *Rhus* from Cervera was based on dozens of specimens and required comparison with the holotypes of closely related species from other European localities and ages, such as *Rhus pyrrhae* Unger 1847. As a conclusion, the new species *Rhus asymmetrica* Tosal *et al.*, 2019 was erected and the original diagnosis of *R. pyrrhae* was emended. In addition, comparison between the *Rhus* leaflets from Cervera and the foliage of extant affine species led the authors to determine the nearest living relative (NLR) of *Rhus asymmetrica*. This determination allows comparison of the foliar adaptations of the fossil species with extant representatives in order to obtain significant palaeoecological data.

In addition, to the in-depth study of *Rhus*, a description of all leaf morphotypes of Magnoliopsida from the fossil localities of Sarral and Cervera is newly provided in this thesis, following the modern criteria of Ellis *et al.* (2009), and a provisional taxonomic attribution is suggested for each morphotype. The main goal of these descriptions was defining the morphotypes (species) on which the CLAMP analysis is based.

Publications 2 and 3. Sedimentology, taphonomy and palaeoecology

Tosal, A., Sanjuan, J., Cartanyà, J., Martín-Closas, C., 2018. Taphonomy and palaeoecology of the uppermost Eocene flora from Sarral (Eastern Ebro Basin): Palaeoclimatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 497, 66–81. IF (2018): 2.6. List: *paleontology*. Quartile: 1. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.02.006>.

Tosal, A., Martín-Closas, C., 2016. Taphonomy and palaeoecology of the Oligocene flora from Cervera (Catalonia, Spain) and their implication in palaeoclimatic reconstruction. *Review of Paleobotany and Palynology*. 233, 93–103. IF (2016): 1.7. List: *paleontology*. Quartile: 1. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2016.06.008>.

These two publications provide taphonomic hypotheses about the origin of the leaf assemblages and a palaeoenvironmental interpretation about the distribution of plant biomes in the Priabonian of Sarral and the Rupelian of Cervera. Sedimentological studies based on facies analysis of the lacustrine deposits, where the plant leaves were found, led the authors to characterize and contextualize the depositional conditions (abiotic processes) that determined the burial of the plant remains studied in this thesis. In turn, the study of the plant taphonomy (biostratinomy) of the two floral assemblages sheds new light on the autochthony or allochthony of the plant remains and the taphonomic biases in the origin of the leaf assemblages from Sarral and Cervera. The palaeoecological hypothesis that resulted from these taphonomic analyses allowed comparison between the plant biomes of the two localities and a characterization of the floristic changes that took place during the EOT in the Ebro Basin (Tosal and Martín-Closas, 2016; Tosal *et al.*, 2018).

Publication 4. Palaeoclimatology

Tosal, A., Valero, L., Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2019. Influence of short-and long-term climatic cycles on the floristic change across the Eocene–Oligocene boundary in the Ebro Basin (Catalonia, Spain). *Comptes Rendus Paleovol.* IF (2017): 1.8. List: *paleontology*. Quartile: 1.

This study provides a climate model of the Eocene–Oligocene transition in the Ebro Basin, based on the Sarral and Cervera floras using CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program). CLAMP yields climatic parameters mainly related to precipitation, seasonality and temperature from the physiognomic leaf features. For a proper comprehension of the palaeoclimatic results, previous sedimentological, taphonomical and palaeoecological data from both localities were integrated and interpreted on the light of the new results (Tosal and Martín-Closas, 2016; Tosal *et al.*, 2018). Particularly, the combination of the palaeoclimatic and palaeoenvironmental results led the authors to propose new hypothesis about how the floristic changes were associated to the EOT climatic turnover.

1.1. Hypothesis and main goals

The main **hypothesis** of this PhD was initially based on previous palaeoclimatic studies of the EOT in Europe (Hren *et al.*, 2013; Sheldon, 2009; Utescher *et al.*, 2015) and particularly from the Ebro Basin (Fernández-Marrón, 1973b, Cavagnetto and Anadón 1996; Sanz de Siria 1996b; Barrón *et al.*, 2010). The primary assumption was that the climatic turnover represented an increase of the aridity, a drop of the mean annual temperature and an increase of the seasonality. In turn, the particular endorheic conditions of the Ebro Basin during this time interval would have modulated the local climate. From the floristic viewpoint, the climatic turnover would have favoured the development of the sclerophyllous vegetation. The results obtained during the development of the PhD research led to a revision of the initial hypothesis. The final hypothesis is that the EOT climate change was far from being linear in the Ebro Basin.

The **main objective** in order to test this hypothesis was to characterize the climatic turnover of the upper Priabonian–Rupelian boundary in the Ebro Basin using CLAMP. The quantitative results obtained from CLAMP allow comparison with the palaeoclimatic parameters from other coeval localities obtained by the same method or by the CA (Coexistence Approach) method.

Two **secondary objectives** related to the main objective are also proposed:

(1) Characterizing the magnoliopsid morphotypes of the Priabonian from Sarral and the Rupelian from Cervera and defining their intraspecific polymorphism. Primary, the determination of the leaf remains was based on the monographs of Fernández-Marrón (1971b) and Sanz de Siria (1992 and 1996a). However, the species with problematic taxonomy need to be compared with the repository of the corresponding holotypes and paratypes housed in several palaeobotanical collections from European museums. This objective is necessary in order to run correctly CLAMP.

(2) Identifying the palaeoecological changes between the Priabonian flora of Sarral and the Rupelian flora of Cervera through sedimentological and taphonomical analyses. Detailed facies analysis permitted understanding the depositional setting in which the plant-beds were formed. The taphonomic studies need to focus mainly on biostratigraphic processes (transport and sedimentation) underwent by the plant remains of each locality in order to

asses their autochthony. This objective is necessary in order to understand how the climate change at the EOT influenced the vegetation.

1.2. Geological setting

The Ebro Basin was formed during the Palaeogene as a result of the collision between the Iberian and the European plates (Fig. 1.1A). The collision caused the uplift of the Pyrenees and the Catalan Coastal Chain, which frame the basin to the North and the East respectively (Puigdefàbregas *et al.*, 1992). The sedimentation in the Ebro Basin was mainly marine during the early and middle Eocene, but shifted quite suddenly to non-marine conditions during the late Eocene (Priabonian), at chron C16n, when the entire basin became endorheic (Costa *et al.*, 2010). Several alluvial systems developed adjacent to the Pyrenees and the Catalan Coastal Chain, and passed into lacustrine systems towards the basin centre (Colombo and Vergés, 1992). Five lacustrine systems, ranging from latest Eocene (Priabonian) to early Miocene in age, were described by Anadón *et al.* (1989). The development and extension of these lacustrine systems has been related to eccentricity cycles (Valero *et al.*, 2014). The second of these large paleolakes, called the Anoia lacustrine system, is of latest Priabonian age and includes the Sarral plant locality (Fig. 1.1B). It lies stratigraphically below the La Segarra lacustrine system, which contains the other paleobotanical site studied, called Cervera (Fig. 1.1B), of early Oligocene (early Rupelian) age (Anadón *et al.*, 1992; Feist *et al.*, 1994; Costa *et al.*, 2010, Sanjuan *et al.*, 2014).

The Anoia System was studied from the stratigraphic and sedimentological viewpoints by Colombo (1980, 1986), Colldeforns *et al.* (1994) and Ortí *et al.* (2007). The formal lithostratigraphic subdivision proposed by Colldeforns *et al.* (1994) has been followed in this thesis. The sequence studied in Sarral, up to 62 m thick, includes part of three successive lithostratigraphic units, from base to top called the Pira, Sarral and Blancafort formations (Fig. 1.1B). However, only the Sarral Formation provided leaf remains. The thickness of the Sarral Formation varies considerably from 6 m at the vicinities of village of Solivella up to 70 m near Sarral. This formation consists of alternating tabular grey calcarenites, marlstones rich in plant remains, marls and limestones containing abundant aquatic gastropods, ostracods and charophytes (Tosal *et al.*, 2018). The Sarral Formation was interpreted as a perennial lake with substantial fluvial influence (Colldeforns *et al.*, 1994). The final evolution

of the lake system is shown by the prevalence of red clays and lenticular greenish sandstones from the Blancafort Formation interpreted as sedimentation in a fluvial system (Colldeforns *et al.* (1994). From a chronostratigraphic perspective, Barberà *et al.* (2001) pointed out that the flora from Sarral was deposited between 34.7–34.0 Ma ago, belonging to chron C13r. The micropalaeontological assemblage belongs to the *Theridomys golpeae* (MP19-20) local mammal reference level (Anadón *et al.*, 1987; Agustí *et al.*, 1987) and the European charophyte biozone of *Lychnothamnus vectensis* (Sanjuan *et al.*, 2014).

The La Segarra lacustrine system lies stratigraphically above the Anoià lacustrine system. The succession studied in Cervera is 29 m thick and is composed of two successive lithostratigraphic units, the Montmaneu Formation (specifically the Civit Member of this formation) and the Talavera Formation. The Montmaneu Formation (Civit Member) is composed of well-laminated marlstones and includes the flora from the Cervera paleobotanical site studied here. This unit is interpreted as a permanent lake with significant oscillations of the water table and salinity (Tosal and Martín-Closas, 2016). Gradually, this formation passes upward to Talavera Formation that consists in massive gypsum interpreted as deposited in a sabkha and representing the final stages of the Segarra lacustrine system (Anadón *et al.*, 1989). Based on lithostratigraphic, magnetostratigraphic and biostratigraphic correlations, the Cervera palaeobotanical site is ca. 33.2–32 Ma old. It has been attributed to the *Lychnothamnus pinguis* European charophyte biozone (Sanjuan *et al.*, 2014; Sanjuan and Martín-Closas (2015). Furthermore, mammal remains from nearby areas allowed correlation of the Cervera palaeobotanical site with the *Theridomys calafensis* local mammal reference level (MP22) according to Anadón *et al.* (1987).

2. Material and Methods

2.1. Field work and methods in sedimentological analysis

Three stratigraphic sections belonging to the Sarral Formation of the Anoià system were logged and later correlated. These sections correspond, from west to east, to Solivella, Pira and Sarral. The latter contains the Priabonian plant remains studied here. In the La Segarra lacustrine System, four logs were correlated corresponding from west to east to Rasquí quarry, Carulla quarry, Mas Claret and Briançó.

The fossil plant remains were sampled systematically in marlstone beds in order to perform a quantitative taphonomic evaluation of the richness and composition of the plant remains. Specimens from Sarral were obtained from one 50 cm thick plant-bearing bed, providing 850 plant remains. These plant remains are housed in the town of Montblanc, at the *Centre d'Història Natural de la Conca de Barberà* with quotation numbers from SA-1001 to SA-1850. In the Cervera palaeobotanical site five plant-bearing beds were sampled acquiring about 3000 plant remains. Some of these specimens are housed in the *Museu d'Història Natural de Barcelona* (Barcelona) with catalogue numbers MGB-84990 to MGB-85012; MGB-85946 to MGB-85995; and MGB-88871 to MGB-88923, while other specimens are provisionally housed in the Department of Earth and Ocean Dynamics at the University of Barcelona, with quotation numbers CE-1 to CE-1311.

Lacustrine facies were also sampled for microfacies analysis in the Anòia lacustrine system. Thin-sections, ca. 30 µm in thickness, were prepared from selected limestone, calcarenite and marlstone beds. Microfossils, mainly gyrogonites, were obtained from unconsolidated marls after disaggregation in a solution of water and hydrogen peroxide, followed by sieving through meshes of 0.2, 0.5 and 1 mm aperture. Microfossils were handpicked under a stereomicroscope Wild at x40. Thin sections and microfossils are housed in the *Centre d'Història Natural de la Conca de Barberà* with quotation numbers from SA-1851 to SA-1875.

2.2. Methods in taxonomic, taphonomic and palaeoclimatic research

Taxonomy. Fossil leaves of each morphotype were studied under optical microscopy. Selected specimens of leaves were photographed using a Nikon 5300 camera with a 105 mm macro lens. About 50 pictures were taken of each specimen and later compiled using the Helicon Focus 5.3 software (www.heliconsoft.com). The resulting photographs were used later to describe the leaf architecture of the species. In some species, detailed schemes of the leaf characters, mainly the venation pattern, were drawn based on these pictures using Corel Draw software (<https://www.coreldraw.com>). The terminology followed for the taxonomic descriptions was the Manual of Leaf Architecture of Ellis *et al.* (2009) and the leaf measurements were taken using the free software "ImageJ" (<https://imagej.net/Welcome>).

The taxonomic attributions of Sarral flora were based on Fernández-Marrón (1971a) and Hably and Fernández-Marrón (1998) while the taxonomic determination of the Oligocene

leaves from Cervera was based on Sanz de Siria (1992, 1996a). Occasionally, the original diagnosis of some species, especially those defined in 19th century, were insufficiently detailed. In these cases, the study of the holotypes was required. Most of the type material of these species were visited in European museums such as the *Muséum National d'Histoire Naturelle* from Paris (France), the *Johanneum Landesmuseum* from Graz (Austria) and the *Hungarian Natural History Museum* in Budapest (Hungary). In addition, some fossil leaf specimens from Cervera were studied at the *Université Catholique de Lille* and the Boureau Collection at the *Université Pierre et Marie Curie* (Paris, France).

Taphonomy. The specimens were preserved as adpressions with an exceptional preservation of the leaf characters (shape, venation pattern, sort of margin, etc.) but with poorly preserved cuticles. Taphonomic analyses were conducted individually for each leaf bed. Several taphonomic characters were evaluated such as leaf completeness, type and degree of fragmentation, the size of the lamina and the relative abundance of main taxa and taphonomic features. These results combined with the facies analyses and the taxonomic analysis enable to propose palaeoecologic hypotheses for the flora studied.

Palaeoclimatology. Palaeoclimatic analysis was performed with CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program, <http://clamp.ibcas.ac.cn>), which is a statistical method to analyse the magnoliopsid leaf characters bearing a significant climatic information, based on Canonical Analysis (CANOCO). This method was first designed by Wolfe (1993) and later improved by numerous authors such as Wolfe and Spicer (1999), Kovach and Spicer (1995), Spicer (2000; 2007; 2008), Spicer *et al.* (2004; 2009) and Yang *et al.* (2015). Specifically, CLAMP relates 36 physiognomic leaf characters of living species to the climate in which they grow. The extant magnoliopsid species selected to create the CLAMP dataset grow near meteorological stations where climatic data have been gathered for at least 30 years. CLAMP allows for comparison of the fossil leaf physiognomic data with the dataset of leaves from living dicots, providing quantitative climatic parameters for the past. Nine such parameters are useful to characterize the palaeoclimate which correspond to mean annual temperature (MAT), warmest month mean temperature (WMMT), coldest month mean temperature (CMMT), growing season (GROWSEAS), growing season precipitation (GSP), three driest months (3-DRY), three wettest months (3-WET), month mean growing season precipitation (MMGSP) and relative humidity (RH). The latter parameter has only a relative interest in

comparison with the precipitation parameters. It is highly fluctuant and has not been taken into consideration in the palaeoclimatic interpretations.

At least 20 morphotypes are required for each leaf bed to provide consistent palaeoclimatic results (Wolfe, 1993). CLAMP offers a score sheet with the physiognomic characters required to obtain the palaeoclimatic parameters. The score sheet was completed with physiognomic data for Sarral and Cervera floras, including the polymorphic leaf characters. The Physg3brcAZ_Calibration algorithm was selected to run CLAMP, assuming the probable absence of freezing temperatures or monsoons during the Eocene and Oligocene in the Ebro Basin (e.g. Cavagnetto and Guinet, 1994; Cavagnetto and Anadón, 1996; Tosal *et al.*, submitted). This algorithm was built based on sites of the northern hemisphere with a temperate climate, thus excluding localities with an alpine climate and long periods of temperatures below zero. Two types of meteorological files can be selected to be used with Physg3brcAZ_Calibration. Climates with a well-contrasted seasonality in terms of precipitation, such as those presumed for the Eocene and Oligocene eastern Ebro Basin (Cavagnetto and Anadón, 1996) require the raw data calibration file (MET3brcAZ) which is the one selected here.

3. Results

3.1. Systematic palaeobotany

Seventy-five morphotypes have been described in the palaeobotanical localities of Sarral and Cervera (Table 3.1, Table 3.2 respectively). Although these palaeobotanical floras were previously studied from the taxonomic viewpoint (Fernández-Marrón, 1971a,b; Sanz de Siria, 1988; Sanz de Siria, 1992; 1996a; Hably and Fernández-Marrón, 1998), a taxonomic revision is urgently needed. Such a revision is beyond the main objective of this thesis, which is the palaeoclimatic modelling of the EOT in the Ebro Basin. However, a detailed description of the foliar morphotypes documented in both localities is provided in order to run CLAMP analysis (see the Catalan version for a more detailed description of the venation pattern of these morphotypes). This subject has not yet been the object of any publication in the frame of this PhD thesis. A provisional taxonomic affinity for each morphotype described is also proposed.

The nomenclature used for such descriptions follows the guidelines of Ellis *et al.* (2009), especially for the venation pattern, which was poorly described in classical literature from the Eocene and Oligocene of the Ebro Basin. In fact, the venation pattern represents an essential character for the distinction of species. Nevertheless, some characters definitions proposed by Ellis *et al.* (2009) do not match with the character definitions used in CLAMP, which were established by Wolfe (1993). An example of such differences is provided in Table 3.3. In this case, the classification of Wolfe (1993) was used since it is more detailed and convenient for CLAMP analysis. Some descriptive terms proposed by Ellis *et al.* (2009) and Wolfe (1993) does not exist in Catalan. A Catalan translation and/or adaptation of many of the descriptive terms used by Ellis *et al.* (2009) has been proposed in the Catalan version of this PhD memoir. These terms are marked in bold in the Catalan text and a definition is given in an annex Glossary. Given that most of the scientific publications in the linguistic domain of Catalan are written in English or Spanish, PhD memoirs in Catalan provide an unique opportunity to keep the scientific terminology updated and ready to use in this language.

Morphotype 1

Figs. 3.1A; 3.2A

DESCRIPTION: This morphotype was found in Sarral and Cervera paleobotanical sites. The leaf is elliptic, symmetric or with basal asymmetry, and petiolate. The specimens from Sarral measure 5.5–11 cm in length and 1.6–2 cm in width. The length to width ratio (L:W) is 3–4:1 and above 4:1. On the contrary, the specimens from Cervera are smaller with 2.2–5.7 cm long and 0.6–1.3 cm wide. In both localities, the blade surface category is microphyll I and II. The margin is entire. The base shape of the asymmetric specimens changes in both sides of the lamina. One side displays a decurrent shape while the other has a cuneate shape. In the latter, the blade base rises 5 mm above the other side. The symmetric specimens show a cuneate base shape. The apex is straight. The primary venation pattern is actinodromous. The lateral primary veins rise from the base at 1 cm with angles of 25°–35°. The secondary venation pattern is brochidodromous. These veins set off at 60°–80° from the central primary vein. The intercostal tertiary vein fabric is regular reticulate. The minor secondary veins form loops.

TAXONOMIC AFFINITIES: Based on the venation pattern, the blade shape and the presence of glands at the junction between the lateral primary veins and the central primary vein, this morphotype was attributed to the paragera *Daphnogene* (*Daphnogene* sp. indet. 1). *Daphnogene* sp. indet. 1 would correspond to *Lindera stenoloba* (SAPORTA) LAURENT, *Cinnamomum martyi* FRITEL *C. lanceolatum* and *C. polymorphum* described by Fernández-Marrón (1971a). *Daphnogene* sp. indet. 1 also shows similarities with *Litsea mulleri* FRIEDRICH, *D. ungeri* HEER, *C. lanceolatum* HEER and *C. polymorphum* HEER stated by Sanz de Siria (1992) in the flora from Cervera.

Morphotype 2

Fig. 3.2B

DESCRIPTION: This morphotype was recognized in Cervera site. The leaf is elliptic, symmetric, petiolate and measures 2.2 cm long and 0.6 cm wide. It is microphyll II category. The L:W ratio is 3–4:1. The margin is entire. The base is cuneate while the apex is round. The primary venation is basal actinodromous. The lateral veins emerge at 10°–15° from the central vein. They join the first pair of secondary veins at the apical part of the leaf. The secondary venation pattern is brochidodromous. These veins rise from the central primary vein with angles of 70°. The intersecondary veins are dichotomized near the margin forming a reticle. The exterior secondary veins are looped. The intercostal tertiary venation fabric shows a net of regular polygons.

TAXONOMIC AFFINITIES: Sanz de Siria (1996a) included specimens with similar foliar features within *Daphnogene cinnamomifolia* (Sanz de Siria, 1996a; plate 2, fig. 4). Due to the complexity of determining the Lauraceae based only on their leaves, this morphotype has been determined provisionally as *Daphnogene* sp. indet. 2.

Morphotype 3

Figs. 3.1B; 3.2C; 3.3A

DESCRIPTION: It was found in the Rupelian from Cervera and the Priabonian from Sarral. The leaf displays elliptic shape and is petiolate. Some specimens show basal asymmetry while others are symmetric. The specimens from Sarral are 3.3–10 cm long and 1.5 cm wide

(microphyll II and III). On the contrary, the specimens from Cervera are 5.3 to 9.3 cm large and 1.5 cm wide (microphyll II). The margin is entire. The length-width ratio belongs to the 3–4:1 category but occasionally reaches above 4:1. The leaf displays a cuneate base and a straight apex. The primary venation is pinnate. The secondary venation is brochidodromous. The first pair of secondary veins rise from the primary vein at 20°–30°, while the remaining secondary veins emerge in angles of 60°–70°. The exterior tertiary veins rise from the secondary veins in angles of 70–90° forming loops.

TAXONOMIC AFFINITIES: The morphotype described fits well with the foliar features of some Lauraceae. Provisionally, it is attributed to *Laurophyllum* (*Laurophyllum* sp. indet. 1), which would correspond to *Phoebe cerverensis* DEPAPE and *Ph. sarrealensis* FERNÁNDEZ-MARRÓN by Fernández Marrón (1971b). According to this author, the main differences between these species is the position of the first pair of secondary veins. In *Ph. sarrealensis* these veins emerge at ¼ from the base and the apex is narrow, while in *Ph. cerverensis* they are almost basal and the apex shape is acute but with obtuse angle. Specimens with leaf characters intermediate between *Ph. cerverensis* and *Ph. sarrealensis* have been found, suggesting that they would be synonyms.

COMPARISON: The varying angles of secondary veins is considered significant to distinguish this morphotype from closely related morphotypes of the assemblage (Fig. 3.3; Table 3.4).

Morphotype 4

Figs. 3.2D; 3.3B

DESCRIPTION: This morphotype was found only in the Cervera assemblage. The leaf is elliptic, symmetric, petiolate and it sizes 2.1–4.2 cm long and 1 to 1.1 cm wide (microphyll I). The margin is entire. The base is cuneate and the apex is missing. The primary vein is pinnate. The secondary venation pattern is brochidodromous and consists of six pairs of veins rising from the primary vein in angles of 70°. The intersecondary veins are as large as the secondaries. They follow a course parallel to the major secondaries to join finally the major secondary vein situated above. Due diagenetic alteration, the lower ranked venation cannot be observed.

TAXONOMIC AFFINITIES: The elliptic shape together with the venation pattern match with *Laurophyllum* (*Laurophyllum* sp. indet. 2). This morphotype would correspond to *Dodonia pteleaefolia* WEBER as described by Sanz de Siria (1992, plate 6, fig. 15).

COMPARISON: Junction of intersecondaries with the secondary situated above allows distinction with *Laurophyllum* sp. indet. 5 (morphotype 7), in which intersecondaries connect to the underlying secondary veins (Fig. 3.3 and Table 3.4).

Morphotype 5

Figs. 3.2E; 3.3C

DESCRIPTION: This morphotype has been found in the Cervera paleobotanical site. It consists in petiolate leaves with elliptic and symmetric shape, 5.2 cm long and 1.7 cm wide (microphyll II). The length-width ratio category is 3–4:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex is straight. The primary venation pattern is pinnate and the secondary brochidodromous and composed of six vein pairs. These veins emerge from the primary vein in angles of 70°–90° with sigmoidal course. The intercostal tertiary veins exhibit a sinuous course and the angles with the secondary veins range from 140° near the primary vein, to 120° near the margin.

TAXONOMIC AFFINITIES: This morphotype might be related to *Laurus primigenia* UNGER described by Sanz de Siria (1992, plate. 5, fig. 1) in Cervera. However, the Lauraceae display a notorious leaf polymorphism making it difficult to ascertain the taxonomic attribution within species on the basis of leaf impressions. Provisionally, this species is kept in indetermined affinity within the paragenus *Laurophyllum* (*Laurophyllum* sp. indet. 3).

COMPARISON: The particular course of the secondary and tertiary veins is considered significant to characterize this species (Table 3.4 and Fig. 3.3).

Morphotype 6

Figs. 3.2F; 3.3D

DESCRIPTION: This morphotype was found in the Rupelian from Cervera. The leaf is elliptic, symmetric, petiolate and measures 5 cm long and 1.1 cm wide (microphyll II). The L:W

category is above 4:1. The margin is entire. The base is slightly asymmetric and decurrent in shape. The apex is missing. The primary venation pattern is pinnate. The secondary veins are brochidodromous composed of eleven pairs, which rise from the primary vein in angles of 40°.

TAXONOMIC AFFINITIES. The foliar features of this morphotype correspond to the Lauraceae. However, important characters that would allow for a more precise identification are missing, such as the cuticle. For this reason, it has been determined as *Laurophyllum* sp. indet. 4. This morphotype may correspond to *Laurus largensis* SAPORTA described by Sanz de Siria (1992, plate 4, fig. 2) in the fossil flora from Cervera.

COMPARISON: The acute angle between the primary and secondary veins allows for a distinction with other *Laurophyllum* morphotypes studied here, the latter displaying almost orthogonal angles with the primary veins (Table 3.4 and Fig. 3.3).

Morphotype 7

Figs. 3.2G; 3.3E

DESCRIPTION: This morphotype has been recognized in Cervera paleobotanical locality. The leaf is symmetric, elliptic, petiolate. The blade is 3.1–5.3 cm long and 1–1.6 cm wide (microphyll II). The L:W category is 3–4:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex is straight. The primary vein is pinnate while the secondary is brochidodromous formed of fifteen pairs of veins rising from the midvein at 70°. Attachment to the midvein is excurrent. The intersecondary veins run parallel to the major secondary veins and are as large as them. At their termination, the intersecondary veins join the corresponding major secondary vein located below. The intercostal tertiary venation fabric constitutes a regular reticulate. The exterior tertiary veins form loops.

TAXONOMIC AFFINITIES: The venation pattern of this morphotype is characteristic of the Lauraceae and provisionally is accommodated within *Laurophyllum* (*Laurophyllum* sp. indet. 5). This species might correspond to *Ficus multinervis* HEER described in the flora from Cervera by Sanz de Siria (1992, plate 3, fig. 1) and Fernández-Marrón (1971a, plate 3, fig. 24). Extant *Ficus* species show a variable leaf shape (Keay, 1989). Loutfy *et al.*, (2005) proposed that the petiole, the blade, the apex and the base shape together the margin type might be considered

as a distinctive characters of *Ficus* leaves. Most of the leaves with an elliptic shape display an acuminate apex, which contrasts with the fossil species described here, which shows an acute apex. However, according to Badron *et al.* (2014), the higher-order venation pattern and the cuticle characters are considered the diagnostic.

COMPARISON: The relative small size of this species allows distinction from other lauraceous species with elliptic shape studied. Intersecondary veins are also present in *Laurophyllum* sp. indet. 2 corresponding to Morphotype 4 (Fig. 3.3), but these species are clearly distinguished by the final attachment of these intersecondaries to different secondaries, as explained above (Table 3.4).

Morphotype 8

Figs. 3.2H; 3.3F

DESCRIPTION: This morphotype was found in Cervera fossil site. The leaf is elliptic, petiolate with a moderate basal asymmetry and measures 6.2 cm long and 2.1 cm wide (microphyll II). The L:W category is 2–3:1. The margin is entire. The apex is acuminate and provided with a drip tip. The base is decurrent. The primary venation pattern is pinnate and the secondary is poorly preserved. The secondary veins rise from the primary in angles of 70°.

TAXONOMIC AFFINITIES: The drip tip and the brochidodromous secondary venation pattern are common features of *Laurophyllum* leading to determine this morphotype as *Laurophyllum* sp.indet. 6.

COMPARISON: The drip tip and the obtuse angle of secondary veins as to the midvein are considered characteristic leaf features of this species (Table 3.4 and Fig. 3.3).

Morphotype 9

Figs. 3.2I; 3.3G

DESCRIPTION: This morphotype was found in the Rupelian flora from Cervera. The leaf is elliptic, symmetric, petiolate and measures 4.5 cm long and 1.1 cm wide (microphyll I). The L:W category is above 4:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex might be straight, but a part of it is missing. The primary vein is pinnate while the secondary is

brochidodromous. Twenty secondary veins emerge from the midvein in almost orthogonal angles (80° – 90°).

TAXONOMIC AFFINITIES: This morphotype is accommodated within *Laurophyllum* (*Laurophyllum* sp. indet. 7) due to the leaf shape and the venation pattern.

COMPARISON: The numerous secondary veins allow differentiation with the other species of *Laurophyllum* distinguished here (Fig. 3.3). The intercostal tertiary veins form a regular polygonal net (Table 3.4).

Morphotype 10

Figs. 3.2J; 3.3H

DESCRIPTION: The leaf, only found in the Cervera paleobotanical site, is elliptic in shape, symmetric and petiolate, 2.4 cm in length and 0.6 cm in width (microphyll II). The L:W category is 4:1. The margin is entire. The apex is acuminate with a drip tip. The base is cuneate. The primary vein is pinnate. The secondary vein framework is brochidodromous. These veins emerge at 40° from the midvein with the exception of the first pair of secondary veins, which are practically basal and display a more acute angle with the primary vein (30°). The intercostal tertiary fabric is irregular and reticulated.

TAXONOMIC AFFINITIES: The acuminate apex and the venation pattern of this morphotype are two common leaf features of the Lauraceae. However, the species of this family show a notorious intraspecific polymorphism. For this reason, this morphotype has been provisionally determined as *Laurophyllum* sp. indet. 8. It may correspond to *Laurus subprimigenia* SAPORTA described by Fernández-Marrón (1971a, plate 4 fig. 8) in Cervera.

COMPARISON: The drip tip is a distinctive character for this lauraceous morphotype (Table 3.4; Fig. 3.3). The cuneate base allows for distinction from the other similar morphotypes bearing a drip tip, such as *Laurophyllum* sp. indet. 6 (Morphotype 8) that has a decurrent base. The secondary venation pattern also allow distinction from *Laurophyllum* sp. indet. 6, whose secondary veins form angles of 70° with the primary vein.

Morphotype 11

Fig. 3.4

DESCRIPTION: This morphotype was found in Sarral paleoflora site. The leaf is obovate in shape, symmetric, petiolate and measures 1.7 cm long and 0.7 cm wide (microphyll I). The L:W category is 2–3:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex round. The primary venation is pinnate and the secondary is brochidodromous. The secondary veins rise in angles of 20° from the midvein and each secondary vein finishes near the margin, where it joins the secondary vein immediately above.

TAXONOMIC AFFINITIES: Specimens with similar foliar features were attributed by Fernández-Marrón (1971a) to *Banksia deikeana* HEER.

Morphotype 12

Fig. 3.5

DESCRIPTION: This morphotype was collected from the Rupelian from Cervera. The leaf shows a symmetric linear shape and is petiolate. It measures 7 cm long and 0.6 cm wide (microphyll III). The L:W category is above 4:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex is straight. The primary venation is pinnate while the secondary venation is brochidodromous. Thirty-five pairs of secondary veins emerge from the midvein with angles of 36°–52°. The major secondary veins attachment to the midvein is excurrent. The intercostal tertiary venation fabric is irregular reticulate. The exterior tertiary veins are looped.

TAXONOMIC AFFINITIES: Sanz de Siria (1992) assigned specimens from Cervera with the same foliar features to *Grevillea* R. BROWN.

Morphotype 13

Figs. 3.6A; 3.7A,B,C,D

DESCRIPTION: This morphotype was recognized in the two localities studied. The leaf is linear in shape and petiolate (Fig. 3.7A). It might show basal asymmetry but most of the specimens are symmetric. The only Sarral specimen available has just the apical part

preserved that measures 9.5 cm long and 1.5 cm wide. On the contrary, the specimens from Cervera vary from 5.3 to 14.5 cm in length and from 0.7 to 1.7 cm in width (microphyll I, II, III and mesophyll I, II). In both localities the L:W category is above 4:1. The base might be cuneate, convex or relatively round in shape. The apex is straight. The margin may be crenate, serrate or entire (Fig. 3.7B, C, D respectively). Teeth may be distributed along the margin or restricted in the central or upper parts of the blade. They are simple, regularly or irregularly spaced and rounded in shape. The proximal tooth flank is concave or straight while the distal flank is round. The tip of teeth is dark brown. This spot might correspond to a gland (Fig. 3.7B), but a detailed study of the epidermis is needed to confirm this hypothesis. The tooth sinus is rounded. The primary venation is pinnate and the secondary is brochidodromous. Twenty secondary veins rise from the midvein with angles of 45°. The first pair of secondary veins is basal and emerges with a more acute angle as to midvein (20°). Secondary veins attachment to primary vein is decurrent. The intercostal tertiary fabric is regular reticulate. The exterior tertiary veins form loops. From the exterior tertiary vein located closest to every tooth, a small tertiary vein emerges practically orthogonally and runs towards the tooth apex. The quaternary venation pattern is a regular reticulate.

TAXONOMIC AFFINITIES: Fernández-Marrón (1971a, plate 3 fig. 17) and Sanz de Siria (1992, plate 2, fig. 9) in their studies of the Oligocene flora from Cervera, described some species of *Salix* similar to the morphotype described, such as *Salix lavateri* and *Salix angusta* AL. BROWN. According to these authors the main difference between the two species is the blade margin, which is entire in *S. angusta* and serrate in *S. lavateri*. However, according to Thiébaud (2002) such differences would rather result from an intraspecific foliar plasticity. Based on the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (McNeill *et al.*, 2012, article 30.8) the species with nomenclatural priority would be *S. lavateri*.

COMPARISON: The occurrence of basal secondary veins is proposed here as the most significant character to distinguish this willow species from other similar morphotypes from the assemblage.

Morphotype 14

Fig. 3.7E

DESCRIPTION: This morphotype was collected in Cervera paleobotanical site. The leaf is elliptic in shape, petiolate and symmetric. It is 5.2 cm long and 0.6 cm wide (microphyll II). The L:W category is above 4:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex is straight. The primary venation pattern is pinnate. The secondary venation framework is brochidodromous composed of fifteen pairs of veins rising from the midvein at 40°–50°. The junction between the secondary veins with the primary is decurrent. The intercostal tertiary vein fabric is irregular reticulate.

TAXONOMIC AFFINITIES: The blade shape and the secondary venation pattern of the morphotype described above suggest affinity with *Salix* and was determined as *Salix* sp. indet. 1. This morphotype is similar to *Salix media* HEER described from Cervera by Fernández-Marrón (1971a, plate 3, figs. 21–23) and Sanz de Siria (1992, plate 2, fig. 11). However, the original diagnosis of this species lacks important leaf characters such as the margin features. In order to improve the taxonomic attribution of this species a revision of the type material is required.

Morphotype 15

Figs. 3.6B; 3.7F

DESCRIPTION: This morphotype has been recognized in the two localities studied. The leaf is elliptic, symmetric and petiolate and measures 7–7.6 cm long and 0.8–0.9 cm wide (microphyll II). The length to width ratio (L:W) is above 4:1. The margin is serrate and bears conspicuous teeth. The base is decurrent and the apex is straight. There are twelve teeth along the margin, regularly and distantly spaced. The tooth shape is acute and the proximal and distal flanks are straight in shape. The tooth sinus is rounded. The primary vein is pinnate. The secondary venation is brochidodromous and formed by 40 pairs of secondary veins. They emerge from the midvein with angles of 45° and run in a curved path to the leaf margin. At the maximum bending of each secondary vein, a tertiary vein emerges and runs toward the tip of the nearest tooth, being its main vein. The intercostal tertiary vein fabric is regular reticulate.

TAXONOMIC AFFINITIES: The foliar features and mainly the secondary venation pattern of this morphotype suggest affinity with *Salix* and was determined as *Salix* sp. indet. 2. This morphotype is similar to *Engelbardia orsbergensis* JÄHNICHEN, MAI ET WALTHER described in the Sarral fossil leaf assemblage by Fernández-Marrón and Hably (1998, plate 3, fig. 21). However, these authors have already noticed that this attribution has to be revised since the only specimen available to them may correspond to another genus.

Morphotype 16

Fig. 3.8A

DESCRIPTION: This morphotype was described by Fernández-Marrón (1971a) from the Priabonian locality of Sarral. The leaflet is obovate, symmetric and petiolulate. It measures 2–2.2 cm long and 0.8–0.9 cm wide (leptophyll I and microphyll I). The category of the L:W ratio is 2–3:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex is emarginate. The primary venation is pinnate while the secondary is brochidodromous. The latter is composed of nine pairs of veins displaying angles of 45° with the midvein.

TAXONOMIC AFFINITIES: The description of this morphotype is similar to *Dalbergia bella* HEER as provided by Fernández-Marrón (1971a).

Morphotype 17

Fig. 3.8B

DESCRIPTION: This morphotype has been recognized in the flora from Sarral. The leaflets display an elliptic-oblong shape with a remarkable basal asymmetry. They are petiolulate. They measure 2.2 cm large and 0.5 cm wide (microphyll I). The L:W ratio is 2–3:1. The margin is entire. The shape of the base is decurrent in one side of the blade, while in the other it is round. The primary vein is pinnate. The secondary venation pattern is brochidodromous. From the proximal part of the lamina a secondary basal vein emerges at 25° to the midvein and runs with a straight course until the half of the blade, where it joins the overlying secondary vein. The other secondary veins emerge at 50° from the midvein. The intercostal tertiary veins are straight percurrent rising from the secondaries with angles of 60°.

TAXONOMIC AFFINITIES: The oblong leaflet shape together with the first basal secondary vein indicate that this morphotype belongs to *Podocarpium podocarpum* (AL. BRAUN) HERENDEEN. According to Herendeen (1992), the asymmetry of the base indicates the position of the leaflet in the leaf. While the proximal flank corresponds to the decurrent side the distal flank is the rounded. These author also pointed out that the species *Podocarpium podocarpum* is a synonym of *Podogonium kenorrii* (AL. BRAUN) and *P. obtusifolium* HEER. The two latter species were described by Sanz de Siria (1992, plate 6, fig. 7 and plate 6, fig. 9 respectively) in the flora from Cervera. The taxonomy proposed by Herendeen (1992), i.e. *Podocarpium podocarpum*, is followed here.

Morphotype 18

Fig. 3.10A

DESCRIPTION: This morphotype was collected from the Cervera fossil site. The leaflet is obovate, petiolulate, basally asymmetric, 3.2 cm long and 1.2 cm wide (microphyll II), with a L:W category of 2–3:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex is emarginate (retuse). The primary venation pattern is pinnate and the secondary is brochidodromous. The latter is composed of 10 pairs rising from the midvein with angles of 70°. They have a straight course until reaching half of the blade, where they are dichotomized. This species shows intersecondary veins that are as large as the major secondaries. The intercostal tertiary fabric displays a net of regular polygons. Exterior tertiary veins are looped.

TAXONOMIC AFFINITIES: The obovate symmetric shape with an emarginate apex are characteristic foliar features of *Robinia* (*Robinia* sp.). This morphotype was also described Sanz de Siria (1996a) for the Cervera paleobotanical site. Nevertheless, the strong evolutionary convergence of leaves within the Fabales make it challenging to refine the taxonomic attribution.

Morphotype 19

Fig. 3.10B

DESCRIPTION: This morphotype was found in the Rupelian from Cervera. The leaflets are oblong, sessile, and modestly asymmetric. They measure 1–1.8 cm long and 0.2–0.7 cm wide. The L:W ratio is 2–3:1 to above 4:1. The margin is entire. The base and the apex are round. The primary venation is actinodromous with basal three veins. The two lateral primary veins run parallel to the margin. The secondary veins rise from the primary veins in perpendicular angles connecting the primary veins.

TAXONOMIC AFFINITIES: The blade shape and the venation pattern of this morphotype match with the diagnostic characters provided by Sanz de Siria (1992) for *Mimosites segarrensis* SANZ DE SIRIA from Cervera.

Morphotype 20

Figs. 3.8C; 3.9A; 3.10C

DESCRIPTION: This morphotype has been recognized in the Sarral and Cervera assemblages. The leaflets are symmetric, display an elliptic-oblong shape and are petiolulate. The leaflet measures 1 cm long and 0.2 cm wide (leptophyll II). The L:W ratio ranges 2–3:1 and above 4:1. The margin is entire. The base is cuneate or round and the apex is straight but with an obtuse angle. The primary venation is pinnate. The deficient preservation of the venation pattern does not allow for a description of low-ranked veins.

TAXONOMIC AFFINITIES. The elliptic-oblong shape and the sizes of the blade suggest affinity to the Fabales (Fabales sp. indet. 1).

COMPARISON: The shape and size of the leaflet blades together with the straight apex shape are considered the most characteristic features of this morphotype in comparison with other indeterminate Fabales (Table 3.6 and Fig. 3.9).

Morphotype 21

Figs. 3.8D; 3.11A

DESCRIPTION: This morphotype was found in Sarral fossil flora site. The leaflet is petiolulate, symmetric and displays a wide obovate shape, the latter being a typical character of the species. The blade measures 1.2–2.6 cm long and 0.8–1 cm wide (microphyll I). The L:W ratio is 1–2:1 and 3:1. The margin is entire. The apex is round. The primary venation is pinnate while the secondary is brochidodromous. The secondary venation framework is composed of four pairs of veins that rise from the midvein with angles of 40°–50°. The attachment of the secondary veins to the midvein is characteristically decurrent.

TAXONOMIC AFFINITIES. The rounded apex, the obovate shape and the venation pattern are common features of the Fabales and were provisionally ranked as indeterminated Fabales (Fabales sp. indet. 2). In turn, the foliar architecture of this species is similar to *Celastrus bruckmanni* AL. BRAUN described in the Cervera fossil assemblage by Sanz de Siria (1992, plate 7, fig. 9).

COMPARISON: The blade shape and the cuneate to concave base allow for distinction from the indeterminated Fabales (Table 3.5 and Fig. 3.11).

Morphotype 22

Figs. 3.8E; 3.9B

DESCRIPTION: This morphotype has been recognized in Sarral. The leaflet is sessile, symmetric, elliptic in shape, petiolulate and measures 3.3 cm long and 2 cm wide (leptophyll II). The L:W category is 1–2:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex is straight. The primary vein is pinnate while the secondary venation pattern is brochidodromous. The secondary veins emerge from the midvein with an angle of 70°–90°. The intercostal tertiary veins form a regular reticule.

TAXONOMIC AFFINITIES: The sessile character of this morphotype together with the venation pattern suggest affinity with the Fabales (Fabales sp. indet. 3).

COMPARISON: Characteristic features of this species are the apex shape and the angle of the secondary veins as to midvein, and the excurrent attachment to the primary vein. These

features allow for distinction with the other indeterminated Fabales from the assemblage (Table 3.6 and Fig. 3.9).

Morphotype 23

Fig. 3.8F; 3.11B

DESCRIPTION: This morphotype belongs to the Sarral leaf assemblage. The leaflet is sessile, symmetric, displays a wide obovate blade shape. The leaflet sizes are larger than 3.3 cm in length and 2.1 cm in width (microphyll II). The length-width ratio is above 4:1. The margin is entire. In the only specimen from this species found, the base is cuneate and the apex is round. The primary vein is pinnate. The secondary venation pattern is brochidodromous made of seven pairs of secondary veins forming angles of 40° as to the midvein. Attachment of the secondary veins to the midvein is excurrent. The intercostal tertiary fabric is regular reticulate.

TAXONOMIC AFFINITIES: The blade shape of this morphotype suggests it belongs to the Fabales. However, this order of plants has a notorious polymorphism and evolutionary convergence. For this reason, this morphotype was provisionally ranked in indeterminated category (Fabales sp. indet. 4). Comparison with extant plants, indicate that Fabales sp. indet. 4 is similar to *Ceratonia siliqua* LINNÆUS. The leaf of *C. siliqua* displays a notable polymorphism mainly in the apex shape, which changes from round to emarginate. A larger fossil population would be necessary to contrast this attribution.

COMPARISON: The size of the lamina, the wide obovate blade shape, the sessile attachment and the excurrent secondary veins allows distinction of this species from other Fabales, especially Fabales sp. indet. 2 corresponding to Morphotype 21 (Table 3.5, Fig. 3.11).

Morphotype 24

Figs. 3.8G; 3.9C

DESCRIPTION: This morphotype was found in Priabonian flora from Sarral. The leaflet is sessile, elliptic but relatively rhomboidal in shape (Fig. 3.9) and measures 1.3 cm long and 0.4 cm wide (leptophyll II). The L:W category is 1–2:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex straight. The primary venation is pinnate. The secondary venation pattern is

brochidodromous and is composed of four pairs of veins. These veins emerge from the midvein with an excurrent course. The angle between the primary vein and the secondary veins varies along the blade, with secondaries displaying angles of 45° with the midvein at the basal part of the leaflet, whereas near the apex they rise to 70° .

TAXONOMIC AFFINITIES: The leaflet shape, the entire margin and the small size of this species match well with the Fabales (Fabales sp. indet. 5).

COMPARISON: Characteristic features of this morphotype are the rhomboidal shape of the leaflet and its sessile attachment. This last feature allows distinction from Fabales sp. indet. 8 (Morphotype 27) which is petiolulate. The exterior tertiary veins are also considered characteristic of this morphotype (Table 3.6).

Morphotype 25

Figs. 3.8H; 3.11C

DESCRIPTION: This morphotype was found in the Priabonian flora from Sarral. Leaflets with a narrow obovate shape. They are symmetric, petiolulate and measure 2.6 cm long and 0.8 cm wide (microphyll II). The L:W category is 2–3:1. The base is cuneate and the apex is round. The primary vein is pinnate. The margin is entire. The secondary venation pattern is brochidodromous and composed of nine pairs of veins forming angles of 45° – 60° with the midvein and displaying a sigmoidal course. The secondary veins attachment to the midvein is strongly decurrent. The intercostal tertiary fabrics is regular reticulate.

TAXONOMIC AFFINITIES: The foliar features of this morphotype point out to affinity with the Fabales (Fabales sp. indet. 6).

COMPARISON: The leaflet shape, the base shape and the course of the secondary veins is considered a characteristic leaf feature of the morphotype and allows for a distinction with other Fabales with a narrow obovate shape (Table 3.5 and Fig. 3.11).

Morphotype 26

Figs. 3.8I; 3.9D

DESCRIPTION: This morphotype has been recognized in the Priabonian from Sarral. The leaflet is elliptic in shape, symmetric, petiolulate and measures 2.2 cm long and 0.5 cm wide (microphyll II). The L:W category is above 4:1. The margin is entire. The base is cuneate while the apex is large and straight. The primary vein is pinnate. Due to the deficient conservation of the only specimen available, it was not possible to observe the lower ranks of the venation pattern.

TAXONOMIC AFFINITIES: The small size of the leaflet and the characteristic venation pattern suggest affinity with the Fabales (Fabales sp. indet. 7).

COMPARISON: The elliptic shape and the straight apex are considered distinctive features of this morphotype (Table 3.6). Fabales sp. indet. 1 (Morphotype 20) displays a similar leaf architecture but it has a slightly oblong shape and the apex shows an obtuse angle (Fig. 3.9).

Morphotype 27

Figs. 3.8J; 3.9E

DESCRIPTION: Leaflets of this morphotype were found in Sarral. The leaflet is petiolulate and elliptic to relatively fusiform. It shows apical asymmetry and measures 2.4 cm in length and 1.2 cm in width (microphyll I). The length-width (L:W) category is above 4:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex is short with straight shape. The primary venation is pinnate. The secondary venation pattern is brochidodromous and composed of six pairs of veins forming angles of 45°–70° with the midvein. Attachment of the secondary veins with the midvein is decurrent. The intercostal tertiary veins is not preserved but the exterior tertiary veins are looped.

TAXONOMIC AFFINITIES: The apical asymmetry of the leaflet is related to a compound leaf which is a characteristic feature of the Fabales (Fabales sp. indet. 8). Furthermore, the small sized leaflets and the venation pattern match well the leaf of this diverse group of plants

COMPARISON: The shape of the leaflet and its apical asymmetry and shape are characteristic features of this species allowing for distinction among the other Fabales studied (Table 3.6 and Fig. 3.9).

Morphotype 28

Figs. 3.10D; 3.9F

DESCRIPTION: This morphotype was found in Cervera fossil site. The leaflet is symmetric, subsessile and elliptic in shape and measures 1.1 cm long, 0.2 cm wide (leptophyll II) and displays a thick but short petiolule. The L:W category is above 4:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex is straight. The primary venation is pinnate. The secondary venation pattern is brochidodromous. These veins rise from the midvein in angles of 50° with a convex course towards the margin. Attachment between the secondary vein and the primary is decurrent. The tertiary venation fabric is regular reticulate.

TAXONOMIC AFFINITIES: The short petiolule together with the lamina size of the lamina fit well with the Fabales (Fabales sp. indet. 9).

COMPARISON: The convex course of the secondary veins, the subsessile attachment to the rachis and the apex shape are the most distinctive features of this morphotype in comparison with other Fabales (Table 3.6 and Fig. 3.9).

Morphotype 29

Figs. 3.10E; 3.11D

DESCRIPTION: This morphotype was found in Cervera fossil site. The leaflet shows a narrow obovate shape. It is asymmetric, sessile, 1.3 cm long and 0.4 cm wide (microphyll I). The L:W category is 3–4:1. The margin is entire. The base is different in both sides of the lamina, with one side being decurrent or cuneate, while the other is concave. The apex is rounded. The primary venation is pinnate with a sympodial course. The secondary veins are brochidodromous and include five pairs of veins rising from the midvein in angles of 40° and 50°. The intercostal tertiary fabric is regular reticulate while the exterior tertiary veins are looped.

TAXONOMIC AFFINITIES: The obovate slightly asymmetric blade together with the venation pattern are common features from leguminous plants. Provisionally, it was assigned to *Fabales* sp. indet. 10.

COMPARISON: The most characteristic feature of this species is the sessile attachment of the leaflet. This allows distinction from other *Fabales* with obovate shape as *Fabales* sp. indet. 6, 19 or 21 (Morphotype 25, 38 and 40 respectively) but which that display a petiolule (Fig. 3.11). The sympodial course of the primary vein is also unique to this species in the fabalean assemblage studied (Table 3.5).

Morphotype 30

Figs. 3.9G; 3.10F

DESCRIPTION: This morphotype has been recognized in the Cervera fossil site. The leaflet is linear, symmetric in shape and measures 2.7 cm in length and 0.2 cm in width (microphyll I). The L:W is above 4:1. The margin is entire. The base is cuneate with a thick petiolule. The apex is straight. The primary venation is pinnate and the secondary is brochidodromous. The secondary venation pattern is constituted by twenty pairs of veins that rise from the midvein with angles between 50° and 70°. Attachment to the midvein is excurrent.

TAXONOMIC AFFINITIES: The venation pattern and the small size of the leaf match well with those from the leaflets of the *Fabales* (*Fabales* sp. indet. 11).

COMPARISON: The blade shape is considered here as a distinctive character of this species among the studied *Fabales*. Only *Fabales* sp. indet. 14 (Morphotype 33) displays a similar shape, but their leaflets are sessile (Table 3.6, Fig. 3.9).

Morphotype 31

Figs. 3.10G; 3.11E

DESCRIPTION: This morphotype was found in the Rupelian flora from Cervera. The leaflet is oblong, slightly asymmetric in shape and petiolulate. It measures 2.3 cm long and 0.6 cm wide (microphyll II). The L:W category is 3–4:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex is rounded. The primary vein is pinnate and the secondary venation is

brochidodromous and composed of seven pairs of veins, which display angles almost orthogonal (70° – 90°) with the midvein. Attachment with the midvein is excurrent. The tertiary venation fabric decreases exmedially.

TAXONOMIC AFFINITIES: The foliar features of this morphotype are common among the Fabales and it has been determined as Fabales sp. indet. 12. It is similar to *Caesalpinites* SAPORTA described by Sanz de Siria (1992, plate 5, figs. 10–11) from the Cervera leaf assemblage.

COMPARISON: The venation pattern of this species and mainly the tertiary venation framework are considered characteristic of this morphotype. Additionally, this is the only fabalean leaflet morphotype with an oblong blade shape.

Morphotype 32

Figs. 3.9H; 3.10H

DESCRIPTION: This morphotype belongs to Cervera flora assemblage. The leaflet is linear-shaped and sessile. The blade is symmetric and measures 1.5 cm in length and 0.2 cm in width (microphyll I). The length to width category is above 4:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex is straight. The primary venation is pinnate. The secondary venation is brochidodromous and composed of up to 26 secondary veins rising from the midvein in acute angles about 40° . The intercostal tertiary fabric is regular reticulate.

TAXONOMIC AFFINITIES: The foliar features show similarities to Fabales. Taking into consideration the high foliar polymorphism of this group of plants, the morphotype described here has been provisionally determined as Fabales sp. indet. 13.

COMPARISON: The blade shape of this morphotype is similar to Fabales sp. indet. 11 (Morphotype 30) but the sessile attachment to the rachis allows for a distinction with it.

Morphotype 33

Figs. 3.9I; 3.10I

DESCRIPTION: This morphotype has been recognized in the Cervera fossil site. The leaflet is elliptic to moderately rhomboidal in shape. It is sessile, asymmetric in the basal part and measures 2.1 cm long and 0.7 cm wide (microphyll I). The ratio length to width is 2–3:1. The margin is entire. The base shape is cuneate in one side of the lamina while the other it is concave. The apex is straight. The primary venation is pinnate while the secondary is brochidodromous. The latter is composed of nine pairs of secondary veins arising from the midvein in angles of 30°–60°, the more apical the more acute. The secondary veins attachment with the primary vein is decurrent. The intercostal tertiary fabric is poorly preserved but appears to be regularly reticulate. The exterior tertiary veins are looped.

TAXONOMIC AFFINITIES: The sessile arrangement of this leaflet together with the leaf blade asymmetry are common characters of fabalean foliage and it was provisionally determined as *Fabales* sp. indet. 14.

COMPARISON: The rhomboidal blade shape and the sessile arrangement of the leaflet are considered characteristic of this morphotype. In addition, its secondary venation pattern differs from *Fabales* sp. indet. 5 (Morphotype 24) since the angles of the latter become more obtuse towards the apex. (Fig. 3.9).

Morphotype 34

Fig. 3.10J; 3.11F

DESCRIPTION: This morphotype was found in Cervera plant beds. The leaflet is obovate in shape, petiolulate and asymmetric in the apical part. It measures 1.5 cm long and 0.9 cm wide (microphyll I). The L:W category is 1–2:1. The margin is entire, the base is cuneate and the apex emarginate. The primary venation is pinnate and the secondary brochidodromous. The secondary venation is composed of two veins that rise from the midvein in angles of 45°. The intercostal and exterior tertiary fabrics are regular reticulate.

TAXONOMIC AFFINITIES: The asymmetry of the leaflet, the apex shape and the venation pattern allow to accommodate this morphotype within the *Fabales* (*Fabales* sp. indet. 15).

Furthermore, this species is similar to *Sapotacites parvifolius* ETTINGSHAUSEN described by Sanz de-Siria (1996a, plate 5, fig. 6). Leaves from living Sapotaceae are elliptic and commonly display a well-developed drip tip. These features contrast with those described for the morphotype Fabales sp. indet. 15.

COMPARISON: The obovate leaflet shape and the asymmetric emarginate apex are considered the most distinctive characters of Fabales sp. indet. 15. This morphotype is similar to Morphotype 36 that corresponds to Fabales sp. indet. 17 (Table 3.5) but the latter leaflet morphotype is sessile and displays a decurrent base (Fig. 3.11).

Morphotype 35

Figs. 3.9J; 3.10K

DESCRIPTION: This morphotype only has been observed in Cervera flora assemblage. It is elliptic, symmetric, petiolulate and measures 1.8 cm long and 0.5 cm wide (leptophyll II). The L:W category is 3–4:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex is straight with obtuse angle. The primary venation is pinnate and the secondary venation is brochidodromous. The secondary venation is composed of five pairs of veins with angles that vary 35°–45° as to the midvein, smoothly decreasing proximally. Their attachment to the primary vein is excurrent. A lower-ranked venation is not preserved.

TAXONOMIC AFFINITIES: Provisionally, this morphotype is accommodated within Fabales based on the small blade size and the brochidodromous secondary venation pattern (Fabales sp. indet. 16).

COMPARISON: The petiolulate arrangement of Fabales sp. indet. 16 is considered as a distinctive of this morphotypes and allows distinction from other sessile leaflets related to the Fabales in the assemblage studied i.e Fabales sp. indet. 19 and 22, Morphotypes 38 and 41 respectively (Table 3.6, Fig. 3.9J). The obtuse angle of the apex enables for differentiation with Fabales sp. indet. 21 (Morphotype 40) which displays an acute apex and angle.

Morphotype 36

Figs. 3.10L; 3.11G

DESCRIPTION: This morphotype has been recognized in Cervera flora assemblage. The leaflet is obovate in shape, symmetric, sessile and measures 3.1 cm long and 0.6 cm width (microphyll II). The category of L:W is above 4:1. The margin is entire. The base is largely decurrent and the apex emarginate. The primary venation is pinnate and the secondary is brochidodromous. Five pairs of secondary veins emerge from the midvein with angles of 50°. The junction between the secondary vein and the midvein is excurrent.

TAXONOMIC AFFINITIES. The limited number of specimens available suggest affinity with the Fabales (Fabales sp. indet. 17).

COMPARISON: Among the other fabalean foliage from the assemblage, the emarginate and symmetric apex is a character shared only with Fabales sp. indet. 15 (Morphotype 34), but this latter species is petiolulate (Table 3.5).

Morphotype 37

Figs. 3.10M; 3.11H

DESCRIPTION: This morphotype was found in Cervera fossil site. The leaflet is obovate in shape, symmetric and sessile. It measures 3.1 cm in length and 1.4 cm in width (microphyll I). The length-width category is 2–3:1. The margin is entire. Part of the base from the only specimen available is missing but it seems to be cuneate or decurrent. The apex is round. The primary venation is pinnate while the secondary is brochidodromous. The secondary venation pattern is poorly preserved, but it allows for recognizing the secondary veins that rise from the midvein with angles of 70°. However, the first pair of secondary veins emerge with a more acute angle of 40° from the midvein. Attachment of secondary vein with the midvein is excurrent. A lower venation pattern is not visible.

TAXONOMIC AFFINITIES. The foliar architecture of this morphotype would indicate affinity with the Fabales (Fabales sp. indet. 18).

COMPARISON: The sessile attachment to the rachis, the acute angle of the first pair of secondary veins with the midvein along with the obovate leaflet shape are considered unique to this morphotype in the fabalean leaflet assemblage studied (Table 3.5; Fig. 3.11).

Morphotype 38

Figs. 3.9K; 3.10N

DESCRIPTION: This morphotype was found in the Rupelian flora from Cervera. The leaflet is falcate (sickle-shaped), symmetric and petiolulate. It measures 2.1 cm in length and 0.7 cm in width (microphyll I). The L:W ratio is 3–4:1. The margin is entire. The base is decurrent and the apex is straight. The primary venation is pinnate and the secondary is brochidodromous. The angle formed between the secondary veins and the midvein increases from 45° near the base to 60° near the apex. Attachment with the primary vein is excurrent.

TAXONOMIC AFFINITIES: The foliar architecture of this species is quite common in the Fabales making its detailed taxonomic attribution challenging. For this reason it was determined as Fabales sp. indet. 19.

COMPARISON: The falcate shape is the distinctive character of this species that allow for distinction with other leaflets from Fabales described here (Table 3.6; Fig. 3.9).

Morphotype 39

Figs. 3.10O; 3.11I

DESCRIPTION: This morphotype has been documented in Cervera fossil site. The leaflet is wide obovate in shape, bears a petiolule and measures 1.9 cm long and 0.8 cm wide (microphyll I). The length to width ratio category is 2–3:1. The margin is entire. The base is cuneate and asymmetric and the apex is round. The primary venation pattern is pinnate. The secondary venation framework is brochidodromous composed of four pairs of veins that rise with 45° from the midvein. The junction between the midvein and the secondary vein is excurrent. The intercostal and exterior tertiary fabrics are regular reticulate.

TAXONOMIC AFFINITIES: This morphotype might be related to the species *Robinia regeli* HEER as described by Sanz de Siria (1996a, plate 4, fig. 4) from the Cervera assemblage. Provisionally, this morphotype has been determined as Fabales sp. indet. 20.

COMPARISON: The petiolulate leaflet attachment contrast with that of Fabales sp. indet. 18 (Morphotype 36) which is sessile (Table 3.5). The wide obovate shape and small size allows distinction from Fabales sp. indet. 21 corresponding to Morphotype 40 (Fig. 3.11).

Morphotype 40

Figs. 3.10P; 3.11J

DESCRIPTION: This morphotype has only been described in Cervera flora assemblage. The leaflet is petiolulate and shows a narrow obovate shape and measures 3.1 cm long and 0.8 cm wide (microphyll II). The ratio length-width is 3–4:1. The margin is entire. The base is slightly asymmetric and cuneate while the apex is round. The primary venation is pinnate and the secondary brochidodromous. The secondary venation framework is composed of six pairs of veins that emerge from the midvein with angles of 20° (Table 3.5). Their attachment to the primary vein is excurrent. The intercostal tertiary fabric is irregular reticulate.

TAXONOMIC AFFINITIES: The foliar architecture of this morphotype is shared with many species of the Fabales. Provisionally, this morphotype was determined as Fabales sp. indet. 21.

COMPARISON: The blade shape is considered as characteristic of this morphotype within the assemblage studied. The angle between the primary and the secondary vein allows for differentiation from Fabales sp. indet. 6 (Morphotype 25), which shows angles of 60° (Fig. 3.11).

Morphotype 41

Figs. 3.9L; 3.10Q

DESCRIPTION: This morphotype has only been described in Cervera fossil site. The leaflet is elliptic to rhomboidal, petiolulate, 1.9 cm long and 0.7 cm wide (microphyll I). The L:W ratio category is 2–3:1. The margin is entire. The base is asymmetric, cuneate and the apex is

straight. The primary venation is pinnate. The secondary venation pattern is brochidodromous composed of five pairs of veins rising from the midvein with angles of 40°–50°. The junction between the primary vein and the secondary vein is moderately decurrent. The intercostal tertiary veins display a regular reticle.

TAXONOMIC AFFINITIES: The asymmetric and small leaflet blade together with the brochidodromous secondary venation pattern fits well with the Fabales (Fabales sp. indet. 22).

COMPARISON: The particular blade shape is the distinctive character of this morphotype. Fabales sp. indet. 14 (Morphotype 33) also shows a rhomboidal shape (Table 3.6, Fig. 3.9) but it is sessile.

Morphotype 42

Fig. 3.12A

DESCRIPTION: This morphotype was found in the Oligocene from Cervera. The leaf is trilobed. The blade is relatively asymmetric, 1.8 cm long and 1.2 cm wide (microphyll I). The L:W category is 1–2:1. The margin is entire. The base is round and the apex straight. The distal flank of lateral lobes is round while the proximal flank is straight. The primary venation is actinodromous and the secondary is craspedodromous. The lateral primary veins represent the main vein of the lobes and emerge of the central with an angle of 45°.

TAXONOMIC AFFINITIES: It is considered that the morphotype described above would correspond to *Crataegus bilinica* ETTINGSHAUSEN as described by Sanz de Siria (1992, plate 5, fig. 7) in the plant assemblages from Cervera.

Morphotype 43

Figs. 3.12B, C

DESCRIPTION: This morphotype was found in the Oligocene flora from Cervera. The leaf is petiolate. The blade may be obovate (Fig. 3.12B) or ovate (Fig. 3.12C), 1.4–3 cm long and 1–2 cm wide (microphyll I, II). The length to width ratio category is 1–2:1. The margin can be entire or crenate. The base might be cuneate or round. The apex is round, occasionally

mucronate. Teeth are distributed from the central part of the blade until the apex. They are simple, small, round and closely and regularly spaced. The primary venation is pinnate. The secondary venation pattern is eucamptodromous. It is composed of five or seven pairs of veins with a decurrent attachment to the midvein and setting off from it with angles of 30°–40°. This species displays intersecondary veins with a parallel course to major secondary veins. Their length is half the course of the major secondaries. The intercostal tertiary fabrics is percurrent rising from the secondaries in angles of 60°. At the junction of the primary and secondary veins there is a dark spot that could correspond to pilosity or glands.

TAXONOMIC AFFINITIES: This morphotype would belong to *Rhamnus aizoon* UNGER described by Sanz de Siria (1992) in the Cervera paleoflora assemblage. Leaves from some extant *Rhamnus*, such as *Rhamnus glandulosa* AITON or *Rhamnus alaternus* LINNÆUS also display glands. A study of the cuticular characters are needed to confirm whether or not the dark spots observed at the junction of secondary veins to the midvein correspond to glands.

Morphotype 44

Fig. 3.13

DESCRIPTION: This morphotype has been documented in the Priabonian flora from Sarral. The leaf is elliptic in shape, moderately asymmetric at the base, petiolate, 2.8–10 cm long and 1.4–2 cm wide (microphyll I, II, III). The length to width ratio is 2–3:1 or above 4:1. The margin is serrate. The base is cuneate and the apex is straight. Teeth simple and acute (both flanks display straight shape). They are regularly and closely distributed along the leaf. The primary venation is actinodromous with three main veins. The lateral primary veins set off from the central with angles of 20°–30° and, to about the half of the blade, they join the first pair of secondary veins. The secondary venation is brochidodromous. These veins rise from the central primary veins with angles of 70°.

TAXONOMIC AFFINITIES: The foliar architecture of this morphotype matches with the description provided by Fernández-Marrón (1971a) for *Zizyphus zizyphoides* UNGER from the Priabonian flora of Sarral.

Morphotype 45

Fig. 3.14A

DESCRIPTION: This morphotype has been collected in the Priabonian of Sarral. The leaf is elliptic, symmetric and petiolate, 3.5 cm long and 1.2 cm wide (microphyll II). The L:W category is 2–3:1. The margin is serrate. The base is cuneate and the apex straight. Teeth are restricted in the apical zone. They are acute with straight proximal and distal flanks, simple, and distributed regularly and closely. The sinus is angular. The primary venation is pinnate. The secondary venation framework is craspedodromous characterized by four pairs of veins that emerge from the midvein with angles of 40°. The attachment of the primary vein to the secondary vein is excurrent.

TAXONOMIC AFFINITIES: The foliar features of this morphotype match with the description provided by Fernández-Marrón (1971a) for *Quercus weberi* HEER from Sarral paleobotanical site.

Morphotype 46

Figs. 3.15A, B

DESCRIPTION: The leaves of this morphotype belong to the Cervera assemblage. They are elliptic occasionally with basal asymmetry (Fig. 3.15A), petiolate, 3.7–6 cm long and 1.4–2.2 cm wide (microphyll II). The length to width ratio category is 2–3:1. The margin is serrate. The apex might be acute or attenuate forming a drip tip. The base is cuneate or round (Fig. 3.15B). At the central part of the margin, there are three teeth in both sides of the blade. These teeth are acute with a straight or retroflex proximal flank and straight or convex distal flank. They are irregularly and closely spaced. The sinus is rounded. The primary venation is pinnate while the secondary is brochidodromous. The secondary venation is composed of eleven pairs of veins that rise from the midvein with an angle of 80°. Their attachment to the midvein is excurrent. The intersecondaries are as large as the major secondaries. The intercostal tertiary fabric is regular reticulate. The exterior tertiary venation framework is looped. The exterior tertiary vein located next to the tooth, rises a quaternary vein that ends at the apex of the tooth representing the main vein of it.

TAXONOMIC AFFINITIES: The blade shape together with the teeth features and the venation pattern would indicate that this morphotype belongs to *Quercus drymeja* UNGER, described in the Oligocene flora from Cervera by Sanz de Siria (1992).

Morphotype 47

Fig. 3.14B

DESCRIPTION: The only specimen available was found in the Priabonian from Sarral. The material is fragmentary and just the apical part of the leaf is preserved. The apex is straight and the margin is serrate with large acute teeth. The proximal and the distal flanks of the tooth are straight. They are regularly and closely spaced. The sinus is rounded. The primary venation seems to be pinnate and the secondary is craspedodromous. The secondary veins rise from the midvein with angles of 50°. The junction between the primary and the secondary veins is decurrent. The intersecondary veins run parallel to the major secondary veins but they are shorter than the former. The intercostal tertiary veins form an irregular reticulate.

TAXONOMIC AFFINITIES: This specimen was assigned to *Ilex berberidifolia* SCHIMPER by Cartaña (1992). Extant *Ilex* DE CANDOLLE A. RICHARD shares some leaf features with the fossil described here, especially the secondary venation pattern. Nevertheless, living *Ilex* species show small teeth that contrast with the well-developed teeth from the fossil leaf studied here. This feature is closer to extant *Quercus* species e.g. *Quercus ilex* LINNÆUS or *Quercus palustris* MÜNCHHAUSEN. For this reason, this morphotype has been provisionally attributed to *Quercus* sp. indet. 1.

Morphotype 48

Fig. 3.15C

DESCRIPTION: This morphotype has been collected from Cervera fossil site. The leaf is elliptic in shape, symmetric, petiolate, 1.9 cm long and 0.7 cm wide (microphyll I). The L:W category is 2–3:1. The margin is serrate. The base is cuneate and the apex is straight. Teeth are small, simple and acute. They are located from the central part of the lamina to the apex and distributed irregularly and distantly. The proximal flank of the teeth displays a flexuous

shape while the distal flank is straight. The sinus is angular. The primary venation is pinnate and the secondary is brochidodromous composed of ten pairs of veins. They rise from the midvein with an angle of 80° . Attachment with the primary is excurrent. The intercostal tertiary veins are irregular reticulate.

TAXONOMIC AFFINITIES. This morphotype is similar to *Quercus neriifolia* AL. BRAUN described and illustrated by Sanz de Siria (1992, plate 1, fig. 10) in the Oligocene Cervera assemblage. Nevertheless, a larger population is necessary to refine the taxonomic status. For this reason, this morphotype determined as *Quercus* sp. indet. 2.

Morphotype 49

Figs. 3.14C; 3.15D

DESCRIPTION: This morphotype was found in the two localities studied. The leaf is elliptic sometimes with a sinuous course. It is symmetric, occasionally slightly asymmetric at the base and petiolate. The specimens from Sarral are 6.5–9.5 cm long and 0.5–0.9 cm wide (microphyll II), while the leaves from Cervera are more variable in size, 2.5–10 cm long and 0.3–1.1 cm wide (microphyll I, II, III). The length-width category (L:W) is above 4:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex straight. The primary venation is pinnate and the secondary is brochidodromous. The secondary venation pattern is composed of 15–25 veins that set off from the midvein with angles of 50° – 70° . The intercostal tertiary venation fabric is irregular reticulate. The exterior tertiary veins are looped.

TAXONOMIC AFFINITIES: The morphotype described above matches with the description of *Myrica arenesi* ARENES ET DEPAPE provided by Sanz de Siria (1992).

Morphotype 50

Fig. 3.15E

DESCRIPTION: This morphotype was found in Cervera flora assemblage. The leaf is elliptic and symmetric. It is petiolate, 2.2–3.7 cm long and 0.9–1.1 cm wide (microphyll I). The L:W category is 2–3:1 and 3–4:1. The margin is serrate. The base is decurrent and the apex acute. The teeth are located in the apical half of the lamina. They are small, compound, irregularly

and closely spaced. The distal and the proximal flanks of the teeth are straight (acute). The sinus is angular. The primary venation is pinnate and the secondary brochidodromous. The secondary venation is composed of five pairs of veins emerging from the midvein with angles of 20° with a wide concave course. These veins, near the margin bend to a convex course. The junction between the secondary veins and the midvein is decurrent. The exterior tertiary venation is looped.

TAXONOMIC AFFINITIES: This morphotype would correspond to *Myrica faya* described by Sanz de Siria (1992).

Morphotype 51

Figs. 3.15F, G

DESCRIPTION: This morphotype was found in Cervera paleobotanical site. The leaf is obovate in shape, symmetric (Fig. 3.15F), petiolate, 2.7–4.7 cm long and 0.7–1.5 cm wide (microphyll I, II). The category length to width ratio is 3–4:1. The margin is serrate. The base is cuneate or decurrent being slightly asymmetric (Fig. 3.15G). The apex is round. The teeth are regularly and closely spaced. They are distributed in the apical part of the blade. The teeth are small and acute. The teeth shape is straight in both flanks. The sinus is angular. The primary venation is pinnate while the secondary is brochidodromous. The secondary venation pattern is composed of seven pairs of veins rising with angles of 30° from the midvein. Attachment to the midvein is decurrent.

TAXONOMIC AFFINITIES: This morphotype matches with *Myrica oligocenica* BOULAY described by Sanz de Siria (1992) in the Cervera flora assemblage.

Morphotype 52

Figs. 3.14D; 3.15H

DESCRIPTION: This morphotype has been found in the two localities studied. The leaf shape is narrow elliptic and petiolate. The blade is pinnatisect, dissected into opposite or alternate, asymmetric lobes attached to the midvein. The specimens from Sarral measure 0.4–2.2 cm in length and 0.2–0.6 cm in width (leptophyll II, microphyll I, II). The L:W category is from

below 1 to 3–4:1. It shows a significant polymorphism in the shape of lobes and can be triangular or semioval. The proximal flank is round, straight or slightly flexuous. The distal flank might be straight and rarely convex. The base is decurrent and the apex straight.

The two fragmentary specimens from Cervera are smaller than those from Sarral. In contrast to the high number of specimens from Sarral, which correspond to the description provided above, the leaves from Cervera show falcate lobes, with a rounded distal flank and a concave proximal flank.

The venation pattern is constant in all specimens from both localities. The primary vein is pinnate and the secondary is semicraspedodromous. Each lobe is composed of two or three secondary veins that rise in almost orthogonal angles from the midvein and became parallel to the margin. One of the secondary veins reaches the apex of the lobe. Occasionally, a perimarginal secondary vein is observed. The junction between the primary and the secondary veins is excurrent. The intercostal tertiary vein is percurrent forming angles of 90° with the adjacent secondary veins.

TAXONOMIC AFFINITIES: The pinnatisect leaf, dissected into opposite or alternate lobes is an uncommon leaf feature within the Magnoliopsida and allows a straightforward accommodation of this morphotype within *Comptonia schrankii* (STERNB.) BERRY.

Morphotype 53

Figs. 3.16A, B

DESCRIPTION: This morphotype is found in Cervera. Trifoliate leaf. Apical leaflet symmetric and elliptic in shape with a serrate margin, largely decurrent base, sessile and straight apex (Fig. 3.16A). It measures 1.7–7.9 cm long and 1.2–1.4 cm wide (microphyll II, III). The L:W ratio is 1–2:1. The margin is composed of 5–10 teeth equally, regularly and closely distributed in both sides of the lamina. The teeth are simple or compound, irregularly and distantly spaced. They are round with the distal flank straight or convex, while the proximal flank may be straight, convex or retuse. The sinus is angular.

Lateral leaflets show basal asymmetry (Fig. 3.16B). They are sessile and ovate in shape, 0.3–1.3 cm long and 0.8–1.5 cm wide (microphyll II). The length to width ratio category is 1:1. Margin serrate with one tooth in one side of the lamina, while the other shows between

two and four teeth. The base is round in the distal part and concave or straight base proximally and without petiolule. The apex is acute. Teeth are simple and display a gland at the tip. They are distributed irregularly and distantly. The tooth shape is round but the flanks may be convex or straight.

Primary venation is pinnate and the secondary is craspedodromous. Major secondary vein attachment to the midvein is decurrent. In the lateral leaflets one of the first secondary vein pairs is basal. The junction between the primary and secondary veins seems to show pilosity but a detailed study of the epidermis is required to verify this hypothesis. Intercostal tertiary vein fabrics is irregular reticulate. The first pair of tertiary veins emerges from the primary vein 3.4 cm below the first pair of secondary veins. The exterior tertiary veins are looped.

REMARKS. Comparison of *R. asymmetrica* with living species of this genus shows that *R. aromatica* displays the closest leaf architecture (Tosal *et al.*, 2019). Despite the resemblance of the two species, three physiognomic differences have been observed: (1) The lateral leaflets of *R. asymmetrica* display a gland at the tip of the teeth while the lateral leaflets of *R. aromatica* are devoid of them. (2) The lateral leaflets of *R. aromatica* are completely symmetric. (3) *R. asymmetrica* displays less number of teeth but higher tooth area than *R. aromatica*.

TAXONOMIC AFFINITIES: Recently, this morphotype was defined as a new species, *Rhus asymmetrica* TOSAL, SANJUAN ET MARTÍN-CLOSAS, by Tosal *et al.*, (2019). Formerly, the specimens of this species from Cervera were accommodated within *Rhus pyrrhae* UNGER (Fernández-Marrón, 1971a; Sanz de Siria, 1992, plate 6, fig. 14).

Morphotype 54

Fig. 3.16C

DESCRIPTION: This morphotype was found in Cervera assemblage. Leaflet elliptic, asymmetric, petiolulate, 1.9–3 cm long and 1.1–1.5 cm wide (microphyll I). The L:W ratio category is 1–2:1. Margin serrate. The base might be cuneate or decurrent and apex straight. In some specimens, the proximal flank of the base is straight while the distal flank is round. The teeth are simples and acute with distal flank straight or convex and the proximal flank convex, distributed regularly and closely along the margin. The primary vein is pinnate while the secondary venation is craspedodromous. The secondary venation is composed of four

pairs of veins that rise from the midvein with angles of 40°. The intercostal tertiary veins are not visible but the exterior tertiary framework is looped.

TAXONOMIC AFFINITIES: Similar specimens from Cervera were attributed to *Rhus* by previous authors (Depape and Brice, 1965, plate 9 fig. 2; Fernández-Marrón, 1971a, plate 7, fig. 3; Sanz de Siria, 1992). However, petiolulate leaflets similar to *Rhus* are considered now belonging to genus *Toxicodendron* (Young, 1979; Cronquist, 1981), in which this morphotype has been accommodated as *Toxicodendron* sp.

Morphotype 55

Fig. 3.16D

DESCRIPTION: This morphotype has been collected in the Cervera fossil site. Symmetric, slightly palmately lobed and petiolate leaves, 2.5 cm long and 1.9 cm wide (microphyll I). The L:W ratio category is 1–2:1. The margin is serrate. The base is cordate and the apex straight. Teeth are simple, round and they are irregularly and closely distributed. One side of the lamina displays five teeth while the other four. The proximal flank of the teeth is convex while the distal may be straight or convex. Occasionally, at the tip of the teeth there is a gland. The lobes are poorly marked and displays three teeth. The angle between the central and the lateral lobes is 45°–55°. The primary venation is actinodromous and composed of three basal veins that represent the main vein of the lobes. The central primary vein is monopodial and ends at the apex of the leaf. The secondary venation pattern is craspedodromous. They rise at 45°–55° from the central primary vein and end at the teeth apex. The intercostal tertiary framework is percurrent opposite and sinuous. The exterior tertiary venation fabric is looped. From the lateral primary veins minor secondary veins rise with angles of 20°–30°. These veins reach the tip of the lateral lobe teeth representing the main vein of them.

TAXONOMIC AFFINITIES: Specimens with similar physiognomic features were previously attributed to *Rhus pyrrhae* UNGER by Fernández-Marrón (1971a) and Sanz de Siria (1992). However, a recent study by Tosal *et al.* (2019) showed that the venation pattern of these specimens is affine to *Acer*, even though extant *Acer* does not display glands at the tip of the teeth. A detailed study of this species is necessary to refine its taxonomy. Provisionally, this morphotype is assigned to *Acer* sp. indet. 1.

COMPARISON: The blade symmetry is considered characteristic of the species. The shape of the apex distinguishes this species from *Acer* sp. indet. 3 (Morphotype 57), which shows a much more prolonged and straight shape. The angle between the three main veins is much more acute in *Acer* sp. indet. 3. The intercostal tertiary framework contrasts that of *Acer* sp. indet. 4 (Morphotype 58), which displays a basal concentric venation pattern.

Morphotype 56

Fig. 3.16E

DESCRIPTION: This species was found in Cervera assemblage. Leaf asymmetric, trilobed and petiolate, 2.4 cm long and 1.6 cm wide (microphyll I). The length to width ratio category is 1–2:1. The margin is serrate composed of ten teeth. The base is cordate and the apex is straight. The teeth are simple, rounded and show a gland at the tip. They are closely and irregularly spaced. The lateral lobes show four teeth each. The primary venation pattern is actinodromous. The central vein is sympodial. The primary lateral veins display an angle of 45° with the central and represent the main vein of the lobe. The secondary venation pattern is craspedodromous constituted by six pairs of veins rising from the central primary vein at 70°. Attachment to the central primary vein is decurrent. The minor secondary veins are craspedodromous and are only observed in the most developed lobe. They emerge from the lateral primaries at 20°–30° ending at the tip of the teeth.

TAXONOMIC AFFINITIES: Fernández-Marrón (1971a) and Sanz de Siria (1992) included this leaf morphotype within *Rhus*. Nevertheless, the blade shape and the venation pattern of the species described here are considered affine to *Acer* and the morphotype is provisionally determined as *Acer* sp. indet. 2. Against this determination is the fact that extant *Acer* bears generally symmetric foliage, with the exception of species with composite leaves, such as *Acer negundo* LINNÆUS, which display asymmetric leaflets.

COMPARISON: The asymmetry of *Acer* sp. indet. 2 leaf is a distinctive feature of the morphotype when compared to other similar leaves of the assemblage.

Morphotype 57

Fig. 3.16F

DESCRIPTION: This morphotype has been collected from the Cervera fossil site. Symmetric palmately lobed and petiolate leaf, 3.7–4.5 cm long and 1.5–2.2 cm wide (microphyll II). The L:W ratio category is 2–3:1. The lobes are poorly developed and may be confused with teeth. The base is cordate and the apex is straight and moderately attenuate. The margin is serrate composed of seven teeth, each lobe bearing three of them. The teeth are simple, acute and regularly and closely spaced. Their shape is convex or straight in the distal flank, while in the proximal flank they are convex. The primary venation is actinodromous but the lateral primary veins are poorly marked. The midvein shows a monopodial course. The lateral primary veins display angles of 30° with the midvein and represent the main vein of the lobes. The secondary venation pattern is craspedodromous. They rise from the midvein at 40° and end at the tip of the teeth. The intercostal tertiary framework is percurrent and straight. They emerge from the secondaries at 80°. From the lateral primary veins rise the minor secondary veins forming orthogonal angles with the former and ending at the apex of the lobe teeth.

TAXONOMIC AFFINITIES: Fernández-Marrón (1971a) and Sanz de Siria (1992) accommodated specimens with the same foliar features within *Rhus*. However, the blade shape and the venation pattern suggest that this morphotype may belong to *Acer* and it has been accommodated in this genus as *Acer* sp. indet. 3.

COMPARISON: The angle of the lateral veins as to midvein is much more acute in *Acer* sp. indet. 3 than in the other morphotypes affine to *Acer* described here.

Morphotype 58

Fig. 3.16G

DESCRIPTION: This morphotype has been found in Cervera assemblage. Symmetric palmately trilobed and petiolate leaf, 2.2 cm long and 2.1 cm wide (microphyll I). The length-width ratio is 1:1. The margin is serrate. The base is cordate and the apex is straight. The proximal and distal flank of the teeth seems to be convex (round teeth) but no further details are available due to poor preservation. They are regularly and closely spaced. The primary venation is actinodromous. The central primary vein is sympodial. The lateral primary veins

display 45° with the central primary vein and end at the apex of the lateral lobes. The secondary venation pattern is craspedodromous, rising from the central primary vein in angles of 45°. The intercostal tertiary vein is basal concentric and set off from the primary at 80°. The quaternary venation pattern is regular opposite.

TAXONOMIC AFFINITIES: Fernández-Marrón (1971a, plate 7 figs. 1 and 2) and Sanz de Siria (1992) attributed this morphotype to *Rhus pyrhae* UNGER. However, based on its foliar architecture, Tosal *et al.* (2019) suggest including it in *Acer*. In this study it has been determined as *Acer* sp. indet. 4.

COMPARISON: The sympodial midvein of *Acer* sp. indet. 4 allows distinction with *Acer* sp. indet. 1 and 5 which are monopodial (Morphotype 55 and 59 respectively).

Morphotype 59

Fig. 3.16H

DESCRIPTION: This morphotype has been collected from Cervera paleobotanical site. Symmetric palmately trilobed and petiolate leaves. It shows a well-marked asymmetry due to differential development of lobes. The leaf is 2.5–3.4 cm long and 1.4–2.5 cm wide (microphyll I). The ratio L:W category is 1–2:1. The margin is serrate. The base is clearly asymmetric and cordate in shape. The apex is straight. The margin is composed of 5–10 round teeth. The most developed lobe displays 2–4 teeth. The tooth shape is convex in the proximal flank, rarely straight. In contrast, the distal flank shows always straight teeth (rounded teeth). Teeth are regularly and closely spaced. The primary venation is actinodromous composed of five veins. The lateral primary veins rise at 45° from the midvein and represent the main veins of the lobes. The secondary venation framework is craspedodromous. They emerge from the central primary at 70° and end at the tip of the teeth.

TAXONOMIC AFFINITIES: Fernández-Marrón (1971a) and Sanz de Siria (1992) assigned specimens with the same foliar features to *Rhus*. A recent study of *Rhus* from Cervera carried out by Tosal *et al.* (2019) shows that these morphotypes would belong to another genus and they proposed affinity with *Acer*. In the present study it was determined as *Acer* sp. indet. 5.

Morphotype 60

Figs. 3.16I, J

DESCRIPTION: This morphotype was found in the Oligocene from Cervera. The leaflets are petiolulate, elliptic and notoriously asymmetric mainly in the basal part. They are 4.3–9.9 cm long and 0.8–2.9 cm wide (microphyll II, III). The length to width ratio category is 3–4:1 and above 4:1. The margin is serrate. The base is cuneate or convex on the one side and straight (Fig. 3.16I) to rounded (Fig. 3.16J) on the other. The apex is straight. The number of teeth fluctuate from four to fourteen and are acute in shape. They are irregularly and distantly distributed. The teeth show straight or flexuous proximal flanks while the distal flanks are straight or concave. The sinus of the teeth is rounded. The primary venation pattern is pinnate while the secondary is brochidodromous. The secondary venation is composed of more than 25 veins rising from the midvein in almost orthogonal angles. Attachment to the midvein is excurrent. The intersecondary vein course is parallel to the major secondaries. Their course is shorter than the half of the course of major secondary veins. The intercostal tertiary venation pattern is regular reticulate. The exterior tertiary veins are looped.

TAXONOMIC AFFINITIES: The asymmetry of the leaflets mainly in the base together with the irregular teeth distribution are common leaf features of *Ailanthus cerverensis* DEPAPE as described by Sanz de Siria (1992).

Morphotype 61

Fig. 3.17

DESCRIPTION: This morphotype was recognized in the Sarral flora. The leaf is obovate in shape, symmetric, 4.4 cm long and 2.7 cm wide (microphyll III). The L:W is 1–2:1. The margin is entire. The base is decurrent and the apex is round. The primary venation is pinnate while the secondary is brochidodromous. The secondary venation pattern is composed of seven pairs of veins rising from the midvein at 40°–50°. The low-ranked venation framework is not preserved.

TAXONOMIC AFFINITIES: Fernández-Marrón (1971a) and Sanz de Siria (1992) recognized specimens with similar foliar features in the Oligocene flora from Cervera and accomodated them within *Pisonia eocenica* ETTINGSHAUSEN.

Morphotype 62

Fig. 3.18

DESCRIPTION: This morphotype has been recognized in the two localities studied. The leaflets are obovate in shape, symmetric, petiolate, 2.5 cm long and 1 cm wide (microphyll I, II). The L:W ratio category is 2–3:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex emarginate. In some specimens, the apex is asymmetric. The primary venation is pinnate and the secondary venation pattern is brochidodromous. The latter is constituted by eight pairs of veins emerging from the midvein at 40°. Attachment to the primary vein is decurrent. The intersecondaries run parallel to major secondaries but their length is less than half that of the major secondaries. The intercostal tertiary veins form a regular polygonal net.

TAXONOMIC AFFINITIES: The obovate shape and the well-marked emarginate apex are two diagnostic characters of *Bumelia minor* UNGER as described and illustrated by Sanz de Siria (1992; plate 7, fig. 13).

Morphotype 63

Fig. 3.19A

DESCRIPTION: This morphotype was found in the Priabonian flora from Sarral. Leaf obovate in shape, 1.5 cm in long and 0.6 cm wide (microphyll I). The margin is entire. The basal part is missing. The apex is round. The primary venation is pinnate and the secondary is brochidodromous, composed of ten pairs of secondary veins. They rise from the midvein at 45°. Attachment to the primary vein is decurrent.

TAXONOMIC AFFINITIES: This morphotype is similar to *Celastrus bruckmanni* AL. BRAUN described and illustrated by Sanz de Siria (1992, plate 7, fig. 9) in the Cervera paleoflora. However, the lower number of specimens recovered renders it challenging to confirm this taxonomic affinity and it was determined as Magnoliopsida sp. indet. 1.

Morphotype 64

Fig. 3.19B

DESCRIPTION: This morphotype has been collected from Sarral flora site. Elliptic leaf, sessile, symmetric, 2.0 cm long and 0.7 cm wide (microphyll I). The L:W ratio category is 2–3:1. The margin is entire. The base is cuneate. The apical part is not preserved except the apex that is straight. The primary venation is pinnate with a thick and well-marked midvein. The secondary venation framework is brochidodromous. The secondary veins rise at 30° from the midvein.

TAXONOMIC AFFINITIES: The only specimen available is fragmentary and its taxonomic attribution is difficult to precise. For this reason, it was determined as Magnoliopsida sp. indet. 2.

Morphotype 65

Fig. 3.19C

DESCRIPTION: This morphotype was found in Sarral paleobotanical site. The leaf is elliptic, symmetric, petiolate, 6.7 cm long and 1.2 cm wide (microphyll II). The length to width ratio category lies above 4:1. The margin is slightly sinuous. The base is significantly decurrent while the apex is straight. The primary venation is pinnate and the secondary is brochidodromous. The secondary veins rise from the midvein at 40°. Attachment to the midvein decurrent.

TAXONOMIC AFFINITIES. This species may correspond to *Salix media* HEER as described by Fernández-Marrón (1971a, plate 3, figs. 21–23) and Sanz de Siria (1992, plate 2, fig. 11). However, more material is needed to confirm this attribution and the morphotype has been provisionally determined as Magnoliopsida sp. indet. 3.

Morphotype 66

Fig. 3.19D

DESCRIPTION: This morphotype was found in the Priabonian flora from Sarral. The leaf is elliptic in shape, symmetric, petiolate and measures 1.6 cm long and 0.9 cm wide (microphyll I). The length to width ratio category is 1–2:1. The margin is serrate. The base is cuneate and the apex is straight. Teeth are acute, regularly and distantly spaced. The proximal and distal tooth flanks are straight. The sinus of the tooth is slightly round. The primary venation is pinnate and the secondary venation pattern is not well preserved. The secondary veins rise from the midvein with an angle of 50° but their course is unknown.

TAXONOMIC AFFINITIES: This specimen was attributed to *Crataegus* TOURNEFORT EX LINNÆUS by Cartaña (1992). Nevertheless, no distinctive character of *Crataegus* were found. The lack of any distinctive character led to determining this morphotype as Magnoliopsida sp. indet. 4.

Morphotype 67

Fig. 3.20A

DESCRIPTION: This morphotype has been collected in Cervera fossil site. The leaf is slightly broken, elliptic in shape, symmetric, more than 2 cm long and 0.6 cm wide (microphyll I). The length to width ratio category is 3–4:1. The margin is entire. The base and the apex are missing. The primary venation is pinnate and the secondary is brochidodromous. The latter is built by ten pairs of veins. They rise from the midvein at 40° and 60° and dichotomize by the midcourse. The intercostal tertiary framework is regular reticulate.

TAXONOMIC AFFINITIES: This morphotype has not been described from the paleoflora of Cervera and Sarral yet. Comparison with other Cenozoic floras from Europe might shed light on its taxonomic affinity. In this study it has been determined as Magnoliopsida sp. indet. 5.

Morphotype 68

Fig. 3.20B

DESCRIPTION: This morphotype was found in Cervera flora assemblage. It is elliptic in shape, subsessile, 3.1 cm long and 0.9 cm wide (microphyll I). The L:W ratio category is 3–4:1. The margin is entire. The base is clearly decurrent while the apex is poorly preserved. The primary venation is pinnate and the secondary is brochidodromous. The midvein is thick. Fifteen secondary veins rise in a decurrent course from the midvein with angles of 40° and 60°. The angle between the secondary vein and the midvein increase distally. The intercostal tertiary venation fabric is regular reticulate.

TAXONOMIC AFFINITIES: This morphotype does not match with any of the species previously described from the localities studied here. Furthermore, the apex of the only specimen available is missing hampering its proper taxonomic attribution. For this reason it is provisionally determined as *Magnoliopsida* sp. indet. 6.

Morphotype 69

Fig. 3.20C

DESCRIPTION: This morphotype was found in the Cervera paleobotanical site. The leaf is elliptic, sessile, subtle asymmetric, 1.9 cm long and 0.6 cm wide (microphyll I). The L:W ratio category is 3–4:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex mucronate. The primary venation is pinnate. The secondary venation framework is constituted by seven pairs of veins rising from the midvein at 50°–60°. One of the secondary veins is basal and emerges at 20° from the midvein. The intercostal tertiary fabrics is regular reticulate.

TAXONOMIC AFFINITIES: The elliptic and slightly asymmetric blade together with the mucronate apex are uncommon leaf features in the *Magnoliposida*. The palaeobotanical literature available from the two studied localities does not provide any equivalent match with this species. Consequently, this morphotype has been provisionally determined as *Magnoliopsida* sp. indet. 7.

Morphotype 70

Fig. 3.20D

DESCRIPTION: This morphotype was found in the Cervera paleoflora assemblage. The leaf is elliptic, symmetric, sessile, 3.4 cm long and 0.6 cm wide (microphyll I). The L:W ratio is above 4:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex is mucronate. The primary venation is pinnate. It displays five secondary veins that rise at 40° from the midvein. More details about the venation pattern are not available.

TAXONOMIC AFFINITIES. This morphotype has similarity with *Pistacia aquensis* SAPORTA as described by Sanz de Siria (1992, plate 6, fig. 13) from the Cervera palaeobotanical site. However, the only picture published of this species, seems to be sessile. Other specimens attributed to *P. aquensis* by Sanz de Siria (1992) should be studied in detail to refine the description of *P. aquensis* in the future. Meanwhile, this morphotype has been determined as Magnoliopsida sp. indet. 8.

Morphotype 71

Fig. 3.20E

DESCRIPTION: This morphotype has been recognized in Cervera paleoflora assemblage. The leaf is obovate, symmetric, subsessile, 2.3 cm long and 0.5 cm wide (microphyll I). The L:W ratio is above 4:1. The margin is entire. The base is cuneate and the apex is round. The primary venation is pinnate. The secondary venation pattern is brochidodromous composed of six pairs of secondary veins. They rise from the midvein in angles of 30°–45°. Attachment to the midvein is decurrent. The intercostal tertiary vein is straight percurrent. The tertiary veins rise from the secondary veins in angles of 85° or 110°.

TAXONOMIC AFFINITIES: This species cannot be associated with any fossil species previously described from Sarral or Cervera and was provisionally determined as Magnoliopsida sp. indet. 9.

Morphotype 72

Fig. 3.20F

DESCRIPTION: This morphotype was found in Cervera flora assemblage. The fragmentary specimen belongs to an elliptic, symmetric and petiolate leaf. Its measures are larger than 4.5 cm in length and 2.1 cm in width, probably belonging to the category microphyll II when complete. The L:W ratio is 2–3:1. The margin is serrate. The apical part of the leaf is missing. The base is cuneate. The teeth are simple, acute and regularly and closely distributed. The tooth shape is straight on proximal flank, while the distal flank varies from straight to moderately convex. The sinus of the tooth is rounded. The primary venation is pinnate while the secondary venation is brochidodromous. The latter is composed of eight pairs of secondary veins that rise from the midvein in angles of 50° with exception of the basal secondary vein that emerges with an angle of 20°. The attachment of secondary veins to midvein is decurrent.

TAXONOMIC AFFINITIES: Specimens with similar leaf features to this morphotype were included within genus *Celtis* by Sanz de Siria (1992). However, living *Celtis* such as *Celtis australis*, shows a remarkable basal asymmetry, obovate shape and the first pair of secondary veins are basal, which are in contrast with the specimen described here. Due to these uncertainties it has been provisionally determined as Magnoliopsida sp. indet. 10.

Morphotype 73

Fig. 3.20G

DESCRIPTION: This morphotype has been recognized in Cervera paleoflora assemblage. The fragmentary leaf is elliptic, symmetric, larger than 2.3 cm long and 1 cm wide, probably belonging to microphyll I when complete. The margin is entire. The apical and basal parts of the leaf are missing. The category of length-width ratio is probably within the category 3–4:1. The primary venation is pinnate and the secondary is brochidodromous. The latter is composed of seven pairs of secondary veins that rise at 20°–50° from the midvein, being more acute toward the apex. The angle between the primary and the secondary veins are more acute at the base. Further details on the venation pattern are poorly preserved.

TAXONOMIC AFFINITIES: This morphotype has strong similarities with *Cassia berenices* UNGER as described by Sanz de Siria (1996a, plate 3, fig. 3). According to Samant and Shete (1987) the characteristic features of leaves from living *Cassia* are related to the venation pattern, mainly to the angle between the primary vein and the secondary veins. Based on the specimen of *Cassia berenices* illustrated by Sanz de Siria (1996a), the angle between the primary vein and the secondary vein is 20° and it does not vary along the blade. However, in the specimen studied this angle becomes more obtuse towards the apex. Due to these uncertainties it has been provisionally determined as Magnoliopsida sp. indet. 11.

Morphotype 74

Fig. 3.20H

DESCRIPTION: This morphotype was found in the Cervera leaf flora assemblage. The leaf is elliptic in shape, moderately asymmetric at the base, 3.1 cm long and 1.5 cm wide (microphyll I). The ratio length to width is 2–3:1. The margin is entire. The apex is mucronate. The base is decurrent on one side of the blade, while on the other it is cuneate. The primary venation is pinnate while the secondary is brochidodromous. The secondary venation pattern is composed of four pairs of veins that rise from the midvein at 30°–40° and their attachment to the primary vein is decurrent. The exterior tertiary veins are looped.

TAXONOMIC AFFINITIES: This species cannot be associated with any fossil species described so far from Sarral or Cervera (Fernández-Marrón 1971a; Sanz de Siria, 1992). For this reason, it has provisionally been determined as Magnoliopsida sp. indet. 12.

Morphotype 75

Fig. 3.20I

DESCRIPTION: This morphotype has been recognized in Cervera fossil site. The leaf is elliptic, symmetric and measures 3.1 cm long and 1 cm wide (microphyll I). The L:W category is above 4:1. The margin is serrate. Part of the base is missing and the apex is straight. The teeth are simple, acute, irregularly and closely distributed. The proximal flank of the teeth is straight or relatively convex while the distal flank is straight. The sinus is angular. The primary

venation pattern is pinnate while the secondary is brochidodromous. The latter is composed of eight pairs of veins that emerge from the midvein with angles of 40°–50°. A tertiary vein emerges from the distal part of the secondary veins and runs straight to the tip of the teeth becoming the main vein of them. The intercostal tertiary venation framework is poorly preserved but the exterior tertiary veins are looped.

TAXONOMIC AFFINITIES: This morphotype would correspond to *Prunus aucubaefolia* MASSALONGO, as described by Sanz de Siria (1992). Nevertheless, the angle between the secondary vein and the midvein is more obtuse in *Prunus aucubaefolia* (Sanz de Siria 1992, plate 6, fig. 2). Due to these uncertainties this morphotype has been determined as Magnoliopsida sp. indet. 13).

3.2. Sedimentology

Facies analyses of the leaf beds from Sarral and Cervera led to a better understanding of the taphonomic processes and other abiotic parameters that controlled the deposition of the leaves into the lake. The detailed sedimentological description of the sections from these localities is found in two of the publications attached (Tosal *et al.*, 2018 for Sarral; Tosal and Martín-Closas, 2016 for Cervera) and the coordinates of the sections are provided in Table 3.7.

The sedimentological study shows that the Priabonian leaf bed from Sarral and the Rupelian leaf beds from Cervera were strongly influenced in their origin by the evolution of the lake system, which was in turn controlled by small-order, shallowing-upward sedimentary parasequences (Figs. 3.24 and 3.28 respectively). The base of the parasequence from Sarral is composed of tabular and massive calcarenites interpreted as deposited by persistent low-energy sheet flows that represent the first stages of lake flooding after a period of emersion. Calcarenites are covered by bluish grey marls and limestones rich in lacustrine benthic organisms, such as charophytes, ostracods and aquatic gastropods. This facies is related to a shallow, alkaline and oligotrophic permanent lake representing the wetter stages of the shallowing-upward cycle (Tosal *et al.*, 2018). The top of the parasequence is composed of beige, finely laminated marlstones containing the plant remains studied here. The presence of isolated vertical lenticular gypsum crystal-moulds located at the bottom of some marlstone beds, indicate that gypsum precipitated in the lake bottom during periods of high

evaporation. This facies would represent the drier stages of the shallowing-upward sedimentary cycles. The marlstone beds are topped by a thin ferruginous crust with ripple lamination, raindrop marks and mud-cracks indicating the complete subaerial exposure of the lake bottom.

The sedimentary shallowing-upward lacustrine parasequence from the Rupelian of Cervera begins with tabular light-grey marlstones with plane-parallel lamination at the base. This is the facies where the plant remains studied were accumulated. It has been interpreted as distal zones of a permanent lake with poorly oxygenated lake bottom conditions. These laminated marlstones are covered by rippled dark-grey marlstones containing poorly preserved plant remains, some of them comminuted. Probably, this facies corresponds to lake margin deposits subjected to certain water agitation. Both facies have been interpreted as representing the wettest stage of the cycle. Occasionally, at the top of this facies, thin beds of moldic selenitic gypsum reveal a higher degree of evaporation that would represent the beginning of the dry stage of the sedimentary cycle. The top of the sedimentary cycle is composed of nodular and entherolitic gypsum which indicates higher evaporation rates of the lake and the development of a sabkha that eventually led the desiccation of the lake.

In sum, the Priabonian flora from Sarral represents the vegetation that grew during the dry periods of small-order sedimentary cycles, while, the Rupelian flora from Cervera includes the vegetation that grew during the wetter periods of similar cycles.

3.3. Taphonomy

Determination of the processes related to plant taphonomy, particularly necrobiosis and biostratinomy, which occurred during the formation of the leaf beds from Sarral and Cervera is a milestone to develop palaeoecological and palaeoenvironmental hypotheses. The taphonomic study of the flora from Sarral was performed in a single plant-bearing bed, 50 cm thick from well-laminated marlstones at the Sarral quarry section. In contrast, the taphonomic study of the Cervera palaeoflora was carried out separately in five leaf beds belonging to light-grey marlstones with plane-parallel lamination. In both localities three taphofacies were recognized. The detailed results of this chapter can be found in Tosal and Martín-Closas (2016) and Tosal *et al.* (2018), which are joined in the annex.

Most of the plant remains from Sarral and Cervera are preserved as an extremely fine crust of limonite showing an excellent preservation of the leaf physiognomic characters. However, the cuticular details are not preserved. Exceptionally, some plant remains were preserved as adpressions with poorly preserved organic matter, such as helophytic stems and a few lauraceous leaves from Cervera.

3.3.1. Taphofacies of plant remains without size or shape selection

Description

Sarral. This taphofacies includes 46% of the leaf assemblage studied. 20% of this amount corresponds to helophytic stem portions of *Typha*, *Phragmites* and other Poaceae. They measure 0.2–8 cm long and 0.2–0.7 cm wide (Fig. 3.30A). *Myrica arenasi* represents 7% of the amount of plant remains, Salicaceae 2% and other linear-shaped leaves that might correspond to Myricaceae or Salicaceae 3%. These leaves are complete and well-preserved with the petiole still attached to the blade and the margin well-preserved. Their length ranges from 5 to 18 cm. Some specimens of *M. arenasi* show a well-marked skeletonisation (Fig. 3.30B). Leaves of the Lauraceae (*Laurphyllum* and *Daphnogene*) represent 9% of the assemblage. They are complete, with the petiole still attached and measure 3–12 cm long (Fig. 3.30C). *Comptonia schrankii* accounts for up to the 5% of the plant assemblage. These leaves are complete and their size ranges 0.4–2.2 cm in length and 0.2–0.6 cm in width.

Cervera. This taphofacies prevails in beds 2, 4 and 5 and represents up to the 53% of the total plant assemblage. A quarter of this assemblage is composed of helophytic stem portions of *Typha latissima*, *Phragmites* cf. *oeningensis* and other Poaceae. They display a considerable variation of sizes from few millimetres to 50 cm in length. Leaves of *Myrica arenasi* represents the 19% of the total assemblage while the 9% of the assemblage correspond to *Salix lavateri*. Commonly, these elongated leaves are 5–18 cm in length. These leaves are complete, with a well-preserved margin and with the petiole still attached to the lamina (Fig. 3.31A). Nevertheless, few specimens of *M. arenasi* show a well-marked skeletonisation.

Interpretation

Based on the observations in the nature and actuo-taphonomic experiments made by Gastaldo (1988) and Ferguson (1985, 1995), complete leaves with the petiole still attached to the blade, and showing a lack of selection by shape or size, would indicate direct supply by gravitational fall to the final depositional environment.

Sarral. The size range of the stem portions of helophytic plants indicates a very short transport. In the same line, the whole leaves of *Myrica arenesi*, *Comptonia schrankii*, Lauraceae and Salicaceae without size and shape selection and the petiole still attached to the leaf indicate short or null transport before deposition on the lake bottom. The skeletonisation of *M. arenesi* suggests a certain degree of biodegradation in the oxygenate lake bottom before its final burial.

Cervera. Whole leaves with a significant size variability would reflect a direct supply to lake after a physiological abscission and more or less prolonged flotation on the lake surface. The leaves of *Salix lavateri* and *M. arenesi* would have underwent such necrobiotic and biostratinomic processes. The skeletonisation of *M. arenesi* would also indicate a short biodegradation process on the lake bottom before its burial.

Abundant and non-size selected helophytic stems without any selection by size or shape would indicate that they accessed directly to the lake by gravitational fall, representing plants growing at or near the lakeshore. The short or null transport of the plant remains of this assemblage would constitute a parautochthonous assemblage supplied by the riverine vegetation.

Comparison between Sarral and Cervera leaf beds

Sarral and Cervera leaf assemblages from this taphofacies share some species, such as *Myrica arenesi* and some morphotypes of the Salicaceae. Nevertheless, the Sarral assemblage includes also leaves belonging to the Lauraceae and *Comptonia schrankii*. Although the leaves belonging to the Lauraceae are also reported in the Rupelian of Cervera, their taphonomic features differ, indicating different transport mechanisms towards the lake. In addition, *C. schrankii*, is really scarce in Cervera (two fragments) making it difficult to ascertain its taphonomic history.

3.3.2. Taphofacies of small, size-sorted but complete leaves and leaflets

Description

Sarral. These remains represent 35% of the fossil plant assemblage from Sarral and correspond to leaflets of the Fabales (20%), leaves of *Zizyphus zizyphoides* (14%) and needles of *Pinus* (1%). The fabalean leaflets are relatively small (generally 2–5 cm), complete, with the petiolule still attached to the lamina (Fig. 3.30D). Rarely specimens of the same leaflet morphotype may reach up to 7 cm in length (Fig. 3.30E). Leaves of *Zizyphus* are 5 cm (rarely up to 10 cm) long and are generally complete. *Pinus* needles are scarce (1%). Most of them are articulated in pairs and the length range from 1 to 4 cm.

Cervera. This taphofacies prevails in beds 1 and 3 and constitutes up to 63% of the plant assemblage of these plant beds. A quarter of the plant assemblage is composed of *Rhus asymmetrica* and morphotypes with a similar blade morphology, such as *Toxicodendron* and *Acer* sp. (see Tosal *et al.*, 2019), *Rhamnus aizoon* (19%), *Mimosites segarrensis* and other fabales (19%). Most of the leaves and leaflets are small (2–5 cm in length), complete and generally with the petiole or the petiolule preserved (Fig. 3.31B). Exceptionally, in the same beds, larger specimens of the same species may reach 10 cm in length.

Interpretation

Based on the actinotaphonomic studies of Spicer (1981), Ferguson (1985) and Gastaldo (1988), small and complete leaves with a clear selection of a small size or elongate shape indicate a transport mechanism by the wind. The distance that these remains can be transported by the wind depends on the shape and structure of the leaves (Spicer, 1981). This author observed that leaves located at the outer part of the canopy (sun leaves) which are smaller have a greater chance to be torn out and transported by the wind, than those located at the inner part of the canopy (shadow leaves), which are also larger. Furthermore, sun leaves are more easily replaced by trees than large shadow leaves. The selection of leaves indicates that only a small and biased part of the whole community would be represented in this assemblage.

Sarral. The prevalence of small complete leaves and leaflets of Fabales and *Zizyphus zizyphoides* in comparison with the low number of larger specimens of the same species, is interpreted

here as a size selection due to wind transport. The presence of *Pinus* needles and the lack of other organs of this plant (i.e. winged seeds, cones or cone bracts) suggests as well strong plant organ selection. Additionally, based on the experiments carried out by Ferguson (1985), elongated leaves and needles are known to be aerodynamic and thus easily transported by the wind.

Cervera. Complete and small, size-selected leaflets of the Fabales, *Rhus asymmetrica*, *Toxicodendron* and leaves of *Rhamnus* and those affine in morphology to *Acer* sp. were the main taxa showing size selection, suggesting that they reached the lake carried by the wind. Under exceptional circumstances larger leaves of the same species (shadow leaves) arrived to the lake as well.

The taphonomic results indicate that the leaves and leaflets belonging to this taphofacies reached the lake after significant transport by wind forming an allochthonous assemblage. These plant species would grow distally from the lake.

Comparison between Sarral and Cervera leaf beds

Comparison of the Sarral and Cervera assemblages shows that the plant composition of this taphofacies differs in the two localities studied both from the taxonomic and diversity viewpoints. In the Sarral assemblage, the leaves transported by wind are poorly diverse, mainly represented by the Fabales, *Zizyphus zizyphoides* and *Pinus*, while the Cervera assemblage shows a higher taxonomic diversity, including a larger number of leaflet morphotypes belonging to the Fabales and a higher number of other taxa, such as *Rhamnus aizoon*, *Rhus asymmetrica* and affine morphotypes, such as *Toxicodendron* and *Acer*.

3.3.3. Taphofacies of torn foliage and disarticulated plant remains

Description

Sarral. It represents 17% of the assemblage. It is dominated by cupressaceous shoots belonging to *Tetraclinis* (7%). They are small, 0.3–2.2 cm large, and most of them composed of only two whorls (Fig. 3.30F). Larger shoots composed of eight whorls are rarely found (Fig. 3.30G). This taphofacies is also characterized by isolated bract-scales of the

Cupressaceae, perhaps also belonging to *Tetraclinis* cones (7%) and a complete cupressaceous cone (Fig. 3.30H, Fig. 3.30I). Magnoliopsids are represented by leaves of *Zizyphus* or *Daphnogene* (1%) with the margin damaged following the lateral primary veins but with the petiole still attached to the blade (Fig. 3.30J). Also some Myricaceae (*Myrica arenesi*) and Salicaceae are represented by torn leaves measuring 7–10 cm in length. *Comptonia schrankii* represents up to 15% of the assemblage. They are broken, and measure 0.5 and 1.2 cm long. Stem portions of helophytic plant are torn following the vascular tissues.

Cervera. This taphofacies is dominant in beds 2, 4 and 5 representing 60–70% of the assemblage. It is mainly composed of stem portions of helophytic plants (25%). These fragments are torn following the vascular tissues. Another important group of plants from this taphofacies is formed by torn leaves of the Myricaceae (19%), such as *Myrica faya*, *M. oligocenica* and few specimens of *M. arenesi*. These leaves are 5–10 cm long and broken following the venation pattern, sometimes resulting in leaf fragments with a polygonal shape (Fig. 3.31C). Leaves belonging to the Lauraceae are included in this taphofacies and correspond to 11% of the total assemblage. These remains are torn following the primary and secondary veins. Most of them measure less than 3 cm across and show polygonal outlines (Fig. 3.31D). Large eroded specimens of *R. asymmetrica* representing 5% of the assemblage would also correspond to this taphofacies. These leaves are 7–10 cm long and show tooth damage following the secondary venation pattern (Fig. 3.31E).

Interpretation

Based on the experiments of Spicer (1981, 1985), Ferguson (1985) and the actuataphonomic study of Greenwood (1991), broken leaves following the venation pattern indicate fluvial transport by turbulent water. The leaf damage depends on the duration of transport and the energy of the flow (Spicer, 1985).

Sarral. The damaged margin of leaves from *Daphnogene* and *Zizyphus* with the petiole still attached to the lamina is interpreted as evidence of a limited fluvial transport. Many of the *Tetraclinis* specimens from Sarral are composed of low number of whorls suggesting a significant disarticulation compared with other specimens from the same genus found in different upper Eocene European plant localities in France or Hungary (e.g. Kvaček *et al.*, 2000), where up to 30 whorls were preserved. Isolated *Tetraclinis* bract-scales also show

significant disarticulation since cupressaceous cones remain usually well-articulated after abscission and can resist a long transport without breaking (personal observation). Thus, bract-scales are interpreted as being supplied to fluvial streams and transported by traction flows until reaching the lake. The torn leaves of *Myrica arenasi*, *Comptonia schrankii* and Salicaceae do also suggest transport by highly hydrodynamic water flows.

Cervera. Based on the experiments of Ferguson (1985), the fragmented lauraceous leaves showing a polygonal shape suggest long fluvial transport by turbulent water flows before sinking in the lake. The characteristic tearing following the primary and secondary venation of elongate leaves of *Myrica arenasi*, Salicaceae, *Myrica faya*, *M. oligocenica* suggest that were transported by a relative competent tractive flow until reaching the final depositional setting. Large leaflets of *Rhus asymmetrica* with margin and tooth damage suggest that these remains were transported by low turbulent water flows.

The taphonomic features of the plant remains of this taphofacies show a prolonged transport by water flows before reach the lake and would form an allochthonous assemblage.

Comparison between Sarral and Cervera leaf beds

The results summarized above suggest that plants with relative direct access of their remains to river flows are quite different in the two localities studied. In Sarral, this assemblage is mostly limited to foliage and bracts of the Cupressaceae (*Tetraclinis*). Under exceptional circumstances *Daphnogene* and *Zizyphus* underwent a short fluvial transport. Comparatively, in Cervera this taphofacies is composed of a wide array of leaves belonging to the Lauraceae, *Myrica faya* and *M. oligocenica*. Exceptionally, large leaves of *Rhus asymmetrica* from Cervera could fall within the streams and reach the lake as well.

3.3.4. Palaeoenvironmental reconstruction of the Priabonian from Sarral and Rupelian of Cervera

The combined sedimentological and taphonomical results obtained from the Sarral and Cervera paleobotanical localities provide significant information to reconstruct the

palaeoenvironment (Tosal and Martín-Closas, 2016; Tosal *et al.*, 2018). Four plant biomes have been hypothesized for each of the two localities (Fig. 3.32).

Palustrine helophytic belt and riparian vegetation. These plants grew alongside the lakeshores and river banks, with direct access of their remains either to the lake through gravitational fall or throughout transport by the river streams. In both localities a palustrine belt composed of *Typha* and Poaceae was developed. Most of them are large stem portions indicating direct supply to the lake with almost absent transport. However, some of the helophytic fragments are torn following the vascular tissues indicating fluvial transport before sinking in the lake. These taphonomic features show that helophytic plants also grew at the river banks.

The composition of the vegetation at the lake shores varies in both localities studied. In the Priabonian from Sarral it was mainly composed of the Salicaceae, *Myrica arenesi*, *Comptonia schrankii* and the Lauraceae *Daphnogene* and *Laurophyllum*. In the Rupelian from Cervera the riparian plant community was dominated by the Salicaceae and *Myrica arenesi*. Most of the leaves that belong to this biome are complete, without any sort of selection (size or shape) and preserve the petiole attached, indicating direct access of these remains to the lake. Nevertheless, a few leaves of these species show a characteristic leaf tearing following the venation pattern. This taphonomic features indicate fluvial transport before reaching the lake and would have been delivered to the river streams by riparian plants.

Beyond the riparian vegetation, plant communities from Sarral and Cervera differed significantly.

Open conifer woodland in Sarral. An open vegetation dominated by the Cupressaceae *Tetraclinis* has been interpreted as the plant community that grew beyond the riparian vegetation in Sarral. Most of the *Tetraclinis* remains are found disarticulated suggesting that they were transported by river flows towards the lake. However, the occurrence of a wide array of different cupressaceous organs (shoots, isolated scale-bracts and cones) in the plant assemblage would indicate that these plants thrived not far from the lakeshores.

The habitat proposed for the *Tetraclinis* from Sarral is in marked contrast with that of the only living species, *T. articulata*, which grows in very arid areas of North Africa and the southeast of the Iberian Peninsula (Farjon and Filer, 2013). A similar habitat not far from

river streams has been already hypothesized for fossil *Tetraclinis* from other Cenozoic European localities (Kvaček, 2000). Otherwise, it is well-known that relict extant representatives of abundant fossil taxa are not a reliable reference to base palaeoecological hypotheses (Grimm *et al.*, 2016)

Small laurisilva of Cervera. Based on the taphonomic results from the Cervera fossil plant assemblage, it was found that the plant community growing beyond the lakeshores was composed of the Lauraceae *Daphnogene* and *Laurophyllum* and some Myricaceae, such as *Myrica faya*. Most of the leaves of this community were found torn following the venation pattern which suggests significant fluvial transport before being deposited in the lake. This taphonomic evidence has been interpreted as indicating that the supplying plants grew near the riparian vegetation but not directly at the lakeshores from where abundant and complete leaves would be expected to reach the lake directly by gravitational fall, which is not the case (Tosal and Martín-Closas, 2016). The taxonomic composition of this assemblage (associated lauraceous and myricaceous remains) suggests similarity with extant laurisilvas, although the limited abundance of these leaves in the assemblage suggests that this community was not extended around the lake.

Previous authors (e.g. Barrón *et al.*, 2010) proposed that a large laurisilva grew in Cervera as an edaphically-mediated vegetation growing at the lakeshores. Tosal and Martín-Closas (2016) already argued against this hypothesis based on the taphonomic evidence explained above and because the historical collections from Cervera (i.e. the Martí Madern collection), gathered by quarry workers, were clearly biased to large, complete leaves, such as those from the Lauraceae. Otherwise, the leaf architecture of the lauraceous plants (showing a well-developed drip-tip) suggests that the humidity necessary for laurels to grow was related to the environmental conditions rather than determined by a phreatic water supply.

In contrast with the previous biotope, the vegetation that grew distally from the lake, shows certain similarities between the two studied localities:

Savannah-like woodland vegetation. In the Priabonian from Sarral these plants would grow beyond the *Tetraclinis* belt. In the Rupelian from Cervera the savannah-like woodland vegetation would grow beyond the laurisilva. The plant remains of this assemblage are formed by wind-selected remains and the resulting assemblage is certainly biased. This sort

of transport was frequent in the Priabonian from Sarral and the Rupelian from Cervera suggesting that there was an important extension of open vegetation prone to be exposed to the wind (Tosal and Martín-Closas, 2016; Tosal *et al.*, 2018). Formerly, the large number of small leaves and leaflets from these assemblages was interpreted as a climatic signal of drought. However, the taphonomical results obtained herein suggests a strong wind-selection of these remains (Tosal and Martín-Closas, 2016). Some of these plants certainly had an arboreal size, such as some Fabales e.g. *Robinia* and the pines, while others were bushes e.g. *Rhus asymmetrica*, *Toxicodendron*. Extant representatives of these genera form savannah-like communities and are highly exposed to the action of wind. Despite the similarities between the two localities studied, the diversity and the taxonomic composition of this biome differs. While in Sarral it is mainly composed of several Fabales, *Zizyphus zizyphoides* and *Pinus*, this community is much more diverse in Cervera and represented by a higher number of fabalean morphotypes, *Rhus asymmetrica* and *Toxicodendron* (both belonging to the Anacardiaceae) and other species such as *Rhamnus aizoon*.

3.4. Palaeoclimatic analysis of the Eocene–Oligocene transition in the Ebro Basin based on CLAMP (Climatic Leaf Analysis Multivariate Program)

Fossil foliage of terrestrial plants provides one of the main evidences about continental climates from the past. Leaf features such as type of margin, the shape apex and base, and leaf size provide information about the climate where they grew. For instance, the type of margin is well-known to be strongly related with the mean annual temperature (Wolfe 1979; Wilf, 1997). In the case of leaves with a serrate margin, the teeth spacing, their distribution along the margin and their shape, give an estimation about seasonality, precipitation and relative humidity (Royer and Wilf, 2006; Jaques *et al.*, 2011). According to Traiser *et al.* (2005) the base shape is related to the growing season precipitation. Another parameter that provides climatic information is the leaf shape, which is related to precipitation and seasonality (Ducrey, 1992; Peppe *et al.*, 2011), allowing to define the rainfall of the three wettest and three driest months (Givnish, 1984). Finally, the apex shape is related both with precipitation and the relative humidity (Royer and Wilf, 2006; Jacques *et al.*, 2011). Based on these assumptions, Wolfe (1993) created a database correlating the climatic parameters with

the physiognomic leaf characters of the plants growing near meteorological stations worldwide. The product of this crossover was the free access software CLAMP. This software provides palaeoclimatic parameters based on as much as 36 physiognomic leaf features of Magnoliopsida independently of its taxonomic attribution.

CLAMP was already applied in many palaeobotanical sites from Central and North Europe to model the climate during the EOT (see Utescher *et al.*, 2015 and the references included therein). However, this climatic turnover remains relatively poorly-known in the south of Europe and particularly in the Palaeogene of the Iberian Peninsula, where only a limited number of studies are available (Fernández-Marrón, 1973b; Cavagnetto and Anadón, 1996, Sanz de Siria, 1996b; Barrón *et al.*, 2010). In the present thesis, the palaeoclimate of the two palaeobotanical sites was individually analyzed obtaining two data matrices (Table 3.8 and 3.9). From these matrices, the CLAMP free online software was run (accessed at 19/05/2019). The input of data follows a binary-like system scoring 1 for the presence of a leaf character, and 0 for absent or missing features. The species showing polymorph leaves are scored 1 in the different character positions. In addition, the leaflets are entered in the matrix as belonging to only one morphotype, scoring the polymorph physiognomic characters together, eventhough they vary depending on the position of each leaflet in the leaf (see an example of this polymorphism in the description of Morphotype 53, *R. asymmetrica*).

3.4.1 Palaeoclimate of the Priabonian from Sarral obtained from CLAMP

Twenty-six morphotypes of Magnoliopsid leaves were used for palaeoclimate characterization of Sarral (Table 3.8). The results yield a warm Mean Annual Temperature (MAT) of $19.46 \pm 2^\circ\text{C}$ (Table 3.10). However, a remarkable contrast is observed between the Warmest and the Coldest Month Mean Temperature. While the Warmest Month Mean Temperature (WMMT) was hot with $27.50 \pm 2.7^\circ\text{C}$, the Coldest Month Mean Temperature (CMMT) was relatively cold with $11.78 \pm 3.4^\circ\text{C}$. Although this contrast of temperatures is significant, the growth season length (GROWSEAS) was practically year-long with 10.73 ± 1.1 months. The precipitation during this growth period was 174.24 ± 48.3 cm (GSP) that corresponds in average to 15.77 ± 5.2 cm per month (MMGSP). However, comparison between the three wettest months (3-WET) and the three driest months (3-DRY) indicates

that the rainfall had a strong seasonal contrast. During the three wettest months (3-WET) it was about four times higher (74.64 ± 20.6 cm) than during the three driest months (22.94 ± 13.7 cm). Finally, the relative humidity (RH) throughout the year was $52.64 \pm 11.1\%$.

3.4.2. Palaeoclimate of the Rupelian of Cervera obtained from CLAMP

Fifty-six leaf morphotypes were used to characterize the palaeoclimate of the Ebro Basin during the early Oligocene (Table 3.9). The results yielded a Mean Annual Temperature (MAT) of $16.81 \pm 2^\circ\text{C}$ (Table 3.10). The Warmest Month Mean Temperature (WMMT) was $26.04 \pm 2.7^\circ\text{C}$. On the contrary, the Coldest Month Mean Temperature (CMMT) was $8.49 \pm 3.4^\circ\text{C}$. The plants grew during 9.65 ± 1.1 months (GROWSEAS). During that period, the precipitation (GSP) was 216.23 ± 48.3 cm. On average, during the growing season, rain provided 18.80 ± 5.9 cm per month (MMGSP). During the three wettest months (3-WET), the precipitation was 88.40 ± 20.6 cm while during the three driest months (3-DRY) was 28.05 ± 13.7 cm. The relative humidity (RH) through the year was $46.61 \pm 11.1\%$.

4. Discussion

Evidences on the sedimentology of the Sarral and Cervera plant-bearing beds were combined with the results on the taxonomy, taphonomy, palaeoecology and palaeoclimatology from their plant assemblages. Integating all these data provided valuable information to characterize the palaeoenvironmental change at the Eocene–Oligocene boundary in the Ebro Basin (southern of Europe).

4.1. Leaf morphology and taxonomy

Taxonomy of the fossil leaf flora studied was mainly based on previous studies on the Cenozoic flora from the Ebro Basin. However, the detailed descriptions provided here improved the knowledge on leaf characters, such as the teeth structure and the minor order venation pattern, improving the characterization of morphotypes and the definition of their intraspecific polymorphism. This study reveals that a high diversity of woody species grew

both in the Sarral and Cervera palaeobotanical sites. This diversity is especially useful to provide a high number of morphotypes and leaf physiognomic characters, which are required to run CLAMP.

Although most of the morphotypes could be assigned to a known species, others were left in open nomenclature or with an indetermined taxonomic status. Most of the latter belong to the Lauraceae (*Daphnogene* sp. indet. 1–2; *Laurophyllum* sp. indet. 1–8) and the Fabales (Fabales sp. indet. 1–22). These groups of plants bear significant limitations for their taxonomic attribution based only on fossil leaf remains devoid of cuticles. Kvaček and Walther (1998) developed a physiognomic and cuticle study of some fossil and extant Lauraceae. The results indicate that many parataxa should be considered as synonyms. For instance, *Daphnogene polymorphum* was reassigned to *D. cinnamomifolia* forma *lanceolata*. This species shows narrow lanceolate leaves, the base is asymmetric and would correspond to the sun leaves which are located at the external parts of the canopy. In contrast, *D. cinnamomifolia* reassigned to *D. cinnamomifolia* forma *cinnamomifolia* displays a wide central part of the blade with an attenuate apex forming a drip tip. These leaves were interpreted to correspond to the shadow leaves from the inner canopy of the same laurel species. In addition, most of the extant Lauraceae show variations of the cuticle features during its growth (Kvaček, 1971). According to this author, even the cuticle is unreliable to characterize the lauraceous species based only on their fossil leaves.

Fabales is another group displaying an important polymorphism in their leaflets. Herendeen and Dilcher (1990) concluded that this polymorphism reflects a strong convergent evolution affecting the blade shape, the venation pattern, and the cuticle features. Furthermore, this convergence would be consequence of climatic adaptations, making the fabalean foliage useful for palaeoclimatic models but with a limited interest for taxonomy.

Another set of species that were left in open nomenclature are morphotypes affine to *Acer* or *Salix*. They are composed of dozens of specimens with an excellent preservation of the foliar features. Nevertheless, their taxonomic study requires comparison with holotypes from other fossil species and with extant plant foliage from herbaria.

A small group of species remain in open nomenclature due to the low number of specimens available in the leaf assemblages studied. Historical paleobotanical collections from these

localities housed in several European institutions might contain more specimens from these species that may help to clarify their taxonomic attribution.

In sum, considerable work is still needed in order to clarify the taxonomy of the leaves from the Priabonian of Sarral and the Rupelian of Cervera. This task was beyond the main objective of this thesis but it is expected to be done in the near future.

4.2. Palaeoenvironmental reconstruction

Taphonomic and palaeoecological analyses of the Priabonian flora from Sarral and the Rupelian flora from Cervera indicate that both localities shared some biomes but with a different taxonomic composition. Such differences revealed important changes in the distribution of species between the Priabonian of Sarral and the Rupelian of Cervera.

An example of the palaeoecological divergence between the two fossil sites studied correspond to the vegetation located beyond the riparian plant community, with only limited access to the lakeshores and riversides. In the Priabonian of Sarral, this vegetation was dominated by *Tetraclinis* forming part of an open landscape (Tosal *et al.*, 2018). In contrast the same biotope was dominated in the Oligocene by *Daphnogene*, *Laurophyllum*, *Myrica faya* and *M. oligocenica* which correspond to the characteristic elements of a laurisilva.

The differences in composition and plant community between Sarral and Cervera would be a consequence of the particular palaeoenvironmental conditions that prevailed in these localities. Kvaček (2010) and Barrón *et al.* (2010) concluded that during the Cenozoic *Tetraclinis* was a subxeric element. The palaeoclimatic results provided by CLAMP for the Sarral Priabonian support this idea. In particular, according to CLAMP, the rainfall of the three wettest months (3-WET) is four times higher than the three driest months (3-DRY) suggesting that this plant would prefer semiarid conditions with a pronounced seasonal precipitation. These conditions are in contrast with the wetter conditions in terms of precipitation from the Oligocene of Cervera, that match better with the precipitation requirements of the Lauraceae in present times (Del Arco *et al.*, 2006).

Another case with a different composition in the two sites studied is the plant community that grew distally from the lake interpreted as a savannah-like woodland (Tosal *et al.*, 2018). In the Priabonian from Sarral this assemblage was constituted by 8 species belonging to the

Fabales, *Zizyphus zizyphoides* and *Pinus* sp. (Tosal *et al.*, 2018). In contrast, the equivalent community in the Cervera Rupelian was dominated by 14 species belonging to the Fabales and 7 more species of different taxonomic plant groups including *Rbus asymmetrica*, *Toxicodendron* sp., *Rhamnus aizoon* (Tosal and Martín-Closas, 2016). These values show that the total taxonomic diversity and disparity was much higher in Cervera. On the light of the climate parameters obtained from CLAMP these differences can be related to the contrasting precipitation, with a low-diverse but higher proportion of Fabales in the Priabonian from Sarral reflecting relatively more arid conditions. On the contrary, the milder temperatures and a higher precipitation in the Rupelian of Cervera would favour a wider array of species and lead to an increase of the taxonomic diversity.

The detailed study of the leaf architecture of *Rbus asymmetrica* from Cervera and its comparison with its nearest living relative, *R. aromatica*, provides new insights on the palaeoenvironmental and palaeoclimatic conditions of the savannah-like woodland from the Rupelian of Cervera (Tosal *et al.*, 2019).

(1) *R. asymmetrica* bears glands at the tip of teeth of the lateral leaflets, while *R. aromatica* is devoid of these glands. This character has been described in extant species to prevent excessive evapotranspiration (Holmes and Keiller, 2002).

(2) The lateral leaflets of *R. asymmetrica* are asymmetric while the lateral leaflets of *R. aromatica* are symmetric. In comparison with *R. aromatica*, which shows a symmetric blade, the asymmetry of the lateral leaflets of *R. asymmetrica* would indicate a water-stressed environment as Hòdar (2002) also observed in the mediterranean *Quercus ilex*. This is in line with the contrasting habitats of both plant. While *R. aromatica* grows in North USA and Canada under a temperate climate with a relatively humid summer (Cfa climate-type of the Köppen classification) according to Peel *et al.* (2007), the fossil *Rbus asymmetrica* would grow under semiarid conditions.

(3) *R. asymmetrica* displays fewer teeth with a larger tooth area than *R. aromatica*. Based on the experimental study carried out by Royer *et al.* (2009) in *Acer rubrum*, this leaf feature would be related with the mean annual temperature. These authors observed that the leaves from northern latitudes with cold and well-marked seasonal climate display more teeth with a sharper tooth apex and a smaller teeth area than leaves of the same species from lower

latitudes with a warm climate and low seasonality. A similar adaptive response may have occurred in *R. asymmetrica* suggesting that this species grew under warm climate.

The physiognomic leaf characters of *R. asymmetrica* from Cervera by comparison with those from its nearest living relative, *R. aromatica*, support some of the results obtained from CLAMP for the plants growing in the savannah of the Rupelian from Cervera. According to CLAMP this plant community grew in climates where warm temperatures and seasonal precipitation prevailed leading to water-stressed conditions.

4.3. Palaeoclimate of the Eocene–Oligocene transition in the Ebro Basin based on CLAMP and its contextualization in southern Europe

The climatic comparison between the Priabonian of Sarral and the Rupelian of Cervera based on CLAMP suggests a general decrease of temperatures together with an increase of the seasonality and the precipitation. Similar trends for the temperature and seasonality are reported in Central Europe during the EOT (Zachos *et al.*, 2001). However, the increase of the precipitation in the Oligocene in Cervera by comparison with the Priabonian of Sarral is the opposite of the expected trend towards a decreasing rainfall during the EOT, which has been recognized in the Ebro Basin (Cavagnetto and Anadón, 1996), in other European basins (Utescher *et al.*, 2015) and in other continents (e.g. Passchier *et al.*, 2013 for Antarctica; Sun *et al.*, 2014; Dupont-Nivet *et al.*, 2007 for eastern Asia; Sheldon and Retallack, 2004 for North America).

The relatively higher pluviometry in Cervera as to Sarral plant beds may be the result of a non-linear climatic behaviour during the EOT in the Ebro Basin. Valero *et al.* (2014) concluded that the lacustrine deposits from Sarral and Cervera would represent the spreading stages of the paleolake, which correspond to maxima of eccentricity cycles of 400 kyr. Internally, these lakes would be modulated by orbital forcing cycles, which would influence the lake expansion (Valero *et al.*, 2014). The lacustrine deposits that yield the floras studied in this thesis show a cyclic sedimentary architecture, forming shallowing upward cycles. Based on Tosal *et al.* (2018), these sedimentary cycles were climatically driven. These authors concluded that the particular position of the Sarral and Cervera leaf beds in the sedimentary cycles would reflect the specific palaeoenvironmental and palaeoclimatic conditions. The

Priabonian plant assemblage from Sarral is located in laminated marlstones from shallow saline lake facies subjected to a strong evaporation, representing the drier part of a sedimentary cycle (Tosal *et al.*, 2018). In contrast, the Rupelian flora from Cervera is found in pale grey marls that would represent the relatively deeper and anoxic lacustrine facies of the wetter stages of the cycle (Tosal and Martín-Closas, 2016). Cyclostratigraphic studies carried out in similar sedimentological and chronostratigraphic settings in the Ebro Basin by Valero *et al.* (2014), concluded that these lacustrine shallowing upward cycles would correspond to precession cycles (22 kyr). In mid latitudes of the northern hemisphere, such as in the Iberian Peninsula, precession maxima (minima summer insolation) represent the dry periods with a negative annual water balance that triggered a reduction of the lake extension (Bosmans *et al.*, 2015). On the contrary, the minimum precession (maximum summer insolation) is related to an increase of the precipitation and consequently the lake expansion. Indeed, the opposite position of the leaf beds in the sedimentary cycles controlled by precession cycles would explain the anomalous precipitation results for the EOT in the Ebro Basin (Fig. 4.1). While the Sarral flora would represent the maximum of a precession cycle (low precipitation) within a global humid context (Fig. 4.1A), the flora from Cervera would revealed the minimum phases of precession cycles (high precipitation) within a general arid context (Fig. 4.1B).

5. Conclusions

Seventy-five leaf morphotypes of fossil magnoliopsida obtained from lacustrine deposits in the Priabonian from Sarral and the Rupelian from Cervera, in the Ebro Basin (Catalonia, Spain), were described taking into account the venation pattern and other blade features unknown to date. A more detailed study of the foliar architecture of *Rhus* from Cervera was conducted leading to define a new species, *Rhus asymmetrica* TOSAL, SANJUAN ET MARTÍN-CLOSAS 2019. However, a study in-depth of the whole flora should be performed in the near future with the aim to clarify the taxonomy of several species. To perform this study, the fossil leaves from Sarral and Cervera should be compared with fossil leaves from coeval European localities and with leaves from extant species. The provisional taxonomic results appear to confirm that Sarral and Cervera shared some species, as suggested by previous authors. However, sedimentological, taphonomical and palaeoecological studies performed in both localities, indicate that the distribution and composition of the plant assemblages

differed between these two localities. For instance, in the Priabonian of Sarral *Tetraclinis* dominated the biotope located beyond the riparian vegetation, while this biotope appears to have been composed of a small laurisilva in the Rupelian of Cervera. Some lauraceous species occur as well in the Priabonian of Sarral, but taphonomic analysis suggests that these plants would grow in the lakeshore forming part of the riparian vegetation.

Another floristic difference between these two localities was found in the composition of the savannah-like woodland located distally from the lake where the leaves were buried. In the Priabonian of Sarral, this biome was relatively less diversified, with the prevalence of the Fabales (eight species), *Zizyphus zizyphoides* and *Pinus* sp. On the contrary, the equivalent community in the Cervera Rupelian displays a higher number of Fabales (14 taxa) and seven species from an array of different taxonomic, including for instance abundant *Rhus asymmetrica* or *Toxicodendron*.

The palaeoclimatic analysis of these leaf floras was performed using CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program). The results suggest a drop of temperatures and an increase of seasonality in the Oligocene in the Ebro Basin, which are in line with the global climatic trend documented in the whole northern hemisphere. Nevertheless, a coeval increase in the precipitation regime contrasts with the general trend towards aridity reported for this period in southern Europe. The results show a complex climatic change due to the superimposition of different stages of the Milankovitch cycles. The lacustrine shallowing-upward sedimentary cycles recognized in the two palaeobotanical sites studied appear to be related to precession cycles (22 kyr). In detail, the Priabonian flora from Sarral would reflect the driest stage of the parasequence interpreted here as a maximum precession, while the Rupelian flora from Cervera would reflect the wetter stages that occur during precession minima. These particular climatic conditions would influence the local flora. For instance, the relatively more arid conditions and the higher temperatures from Sarral would enhance the growth of the plants adapted to savannah woodlands such as the Fabales or *Tetraclinis*. In contrast, the relatively lower temperatures and higher precipitation in the Rupelian from Cervera allowed other families to develop in the same biome, such as the Anacardiaceae. In addition, the higher precipitation regime in Cervera would have benefited the expansion of laurels beyond the riparian vegetation, forming small laurisilvas.

CLAMP is a robust method of analysis when combined with sedimentology, taphonomy, palaeoecology and cyclostratigraphy. Altogether, these disciplines constitute a powerful tool

to understand the complex interactions between climatic changes of different scale and their impact on plant communities. These results lead us to reconsider the initial hypothesis of this thesis based on the general EOT paradigm described before in Iberia and southern Europe, which predicted for this time interval a gradual cooling together with an increase of drought. The results presented here show that this global trend was modulated by precession cycles that provoked a significant fluctuation of the precipitation during the EOT. These climatic conditions probably controlled the long-term evolution of the plant communities and may be an additional factor to understand the Neogene origin of a vegetation adapted to a strong seasonal fluctuation of the rainfall such as the Mediterranean flora.



ANNEXOS

The background of the page is a high-resolution, grayscale image of a textured surface, possibly concrete or stone. A prominent vertical crease or shadow runs down the center. Two horizontal red bands are superimposed on the image, one near the top and one near the bottom, framing a central white band. The word "GLOSSARI" is printed in bold, black, uppercase letters within this white band.

GLOSSARI

Glossari

Abaxial [*angl., abaxial*] n.: Òrgan o part d'un òrgan situat al costat oposat, més allunyat, extern o mirant cap enfora de l'eix de la planta. La zona abaxial de les fulles respecte a la planta són les zones més allunyades respecte al pecíol (part apical). També pot fer referència a l'envers de les fulles.

Antiforme [*angl., anti-formal*] adj.: Aplicat a la nervadura de la fulla, formant una corba convexa en forma d'accent circumflex durant el seu trajecte.

Arc [*angl., loop*] n.: Configuració del tercer ordre de la nervadura d'una fulla. Fa referència als nervis terciaris que surten de la part més externa dels nervis secundaris i s'uneixen amb el mateix nervi configurant una morfologia de semicercle.

Broquidòdrom/a [*angl., brochidodromous*] adj.: Tipus de nervadura foliar secundària que prop del marge de la fulla forma arcs.

Concèntric/a (forma adjectiva de la **nervadura terciària**) [*angl., basally concentric*] adj.: Variació de l'angle de la nervadura intercostal terciària respecte al nervi principal. Els nervis terciaris del folíol formen un patró semblant al d'una teranyina, amb el centre d'aquesta situat a la base de la fulla (zona pròxima al pecíol).

Decurrent [*angl., decurrent*] adj.: 1. Forma de la base del limbe que s'estén al llarg del pecíol/pecíolul, disminuint gradualment l'angle respecte al nervi primari/pecíol. 2. Referent al punt d'unió entre el nervi secundari i el primari, fent disminuir l'angle del secundari a mesura que s'acosta al primari fins a unir-s'hi.

Degotador [*angl., drip tip*] adj.: Àpex molt acuminat. Aquest caràcter és típic de les plantes tropicals per expel·lir l'excés d'aigua acumulat a l'anvers de la fulla.

Distal [*angl., distal*] adj.: Posició més allunyada d'un caràcter respecte a la base de la fulla o folíol. Generalment emprat pels flancs de les dents.

Distant (forma adjectiva de la **dent**) [*angl., distally spaced teeth*] adj.: Terme definit per Wolfe (1993). Fa referència a una diferència superior a 3 vegades entre la llargada del flanc proximal i la del flanc distal d'una mateixa dent.

Eucamptòdrom/a [*angl., eucamptodromous*] adj.: Tipus de nervadura foliar secundària que prop del marge es dicotomitza. Un dels nervis acaba al marge mentre que l'altre s'uneix amb el nervi secundari suprajacent.

Excurrent [*angl., excurrent*] adj.: Unió del nervi secundari amb el primari mantenint l'angle del secundari constant i sense canviar la seva trajectòria. Es contraposa a decurrent.

Exterior (forma adjectiva dels **nervis terciaris**) [*angl., exterior tertiary course*] adj.: Nervis terciaris que uneixen dos nervis secundaris a la part més pròxima del marge.

Intercostals (forma adjectiva de **nervis terciaris**) [*angl., intercostal tertiary vein fabric*] adj.: Nervadura terciària que uneix dos nervis secundaris majors.

Intersecundaris [*angl., intersecondaries*] adj.: Nervis que surten del primari i es troben entre dos nervis secundaris majors. Discorren paral·lels a aquests però tenen un gruix menor que els secundaris majors.

Irregular (forma adjectiva de les **dents**) [*angl., irregular teeth*] adj.: Terme emprat per Wolfe (1993) per referir-se a l'espaiat variable entre dues dents. Quan la distància entre dues de les dents adjacents del marge d'una fulla és igual o superior a tres vegades la distància entre dues altres dents adjacents de la mateixa fulla. Contrari de dents regulars.

Lineariforme [*angl., linear shape*] n.: Fulla molt elongada en la qual la relació llargada-amplada supera 10:1.

Major (forma adjectiva de **nervis secundaris**) [*angl., major secondary veins*] adj.: Utilitzat per destacar la diferència entre nervis secundaris menors i nervis secundaris principals.

Marginals (forma adjectiva del **lòbuls**) [*angl., marginal lobes*] adj.: Lòbuls laterals de les fulles palmatífides.

Menor (forma adjectiva de **nervis secundaris**) [*angl., minor secondary veins*] adj.: Nervis secundaris que surten dels nervis primaris laterals o dels nervis secundaris majors i transcorren en direcció al marge.

Palmatífid/da [*angl., palmately lobed*] n.: Fulles de lòbuls molt incidits. Els nervis primaris de la fulla surten de la base del limbe i representen els nervis principals dels lòbuls.

Pennat/da [*angl., pinnate*] adj.: Sinònim de pinnat/pinnada. Correspon a les fulles o els folíols amb un sol nervi primari del que surten els secundaris.

Percurrent [*angl., percurrent*] adj.: Nervis terciaris intercostals que uneixen els nervis secundaris sense dicotomitzar-se.

Perimarginal [*angl., perimarginal*] adj.: Nervis amb un recorregut paral·lel al marge del limbe i situat a les proximitats d'aquest. Distalment esdevé més prim.

Pinnatipartit/da [*angl., pinnatisect*] n.: Fulla o folíol que presenta incisions del lòbuls que arriben pràcticament fins al nervi principal.

Proximal [*angl., proximal*] adj.: Posició d'un caràcter més pròxima respecte a la base. Generalment emprat pels flancs de les dents.

Pròximes (forma adjectiva de l'espaiat entre les **dents**) [*angl., closely spaced teeth*] adj.: Terme definit per Wolfe (1993) per referir-se a una diferència relativa de la llargada entre els flancs proximal i distal d'una mateixa dent inferior a 3. Contrari de dents distants.

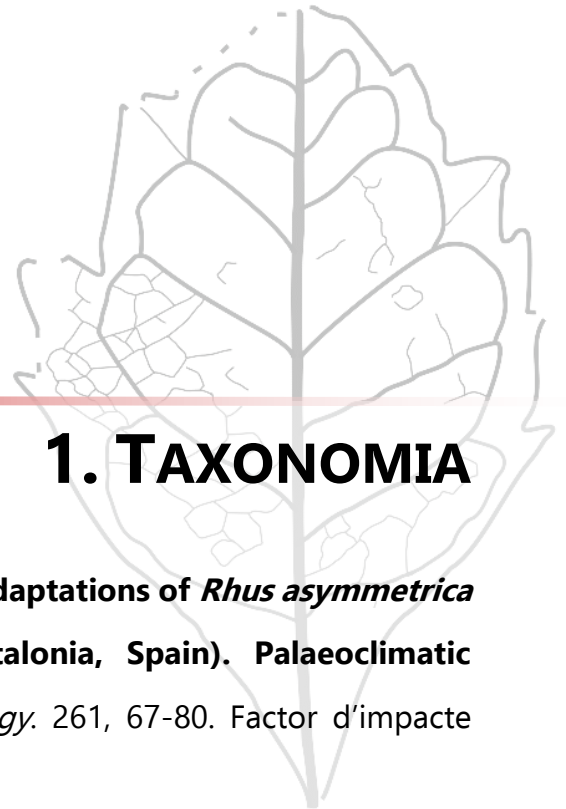
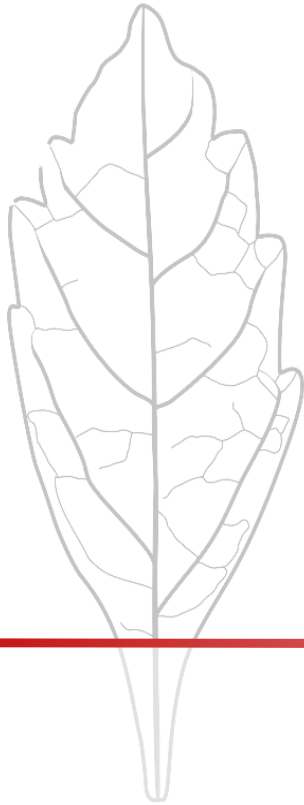
Regulars (forma adjectiva de les **dents**) [*angl., regular teeth*] adj.: Contrari de dents irregulars. Terme emprat per Wolfe (1993) per referir-se a un espaiat que es manté invariable entre dents adjacents. Concretament es pot quantificar com la distància entre dues dents adjacents que és inferior a tres vegades la distància entre les dues dents més properes de la mateixa fulla.

Retroflex (forma adjectiva de les **dents**) [*angl., retroflex*] adj.: Forma del flanc de la dent que basalment és còncav i apicalment convex.

Sinus [*angl., sinus*] n.: Incisió o indentació que es forma entre dues dents o lòbuls.



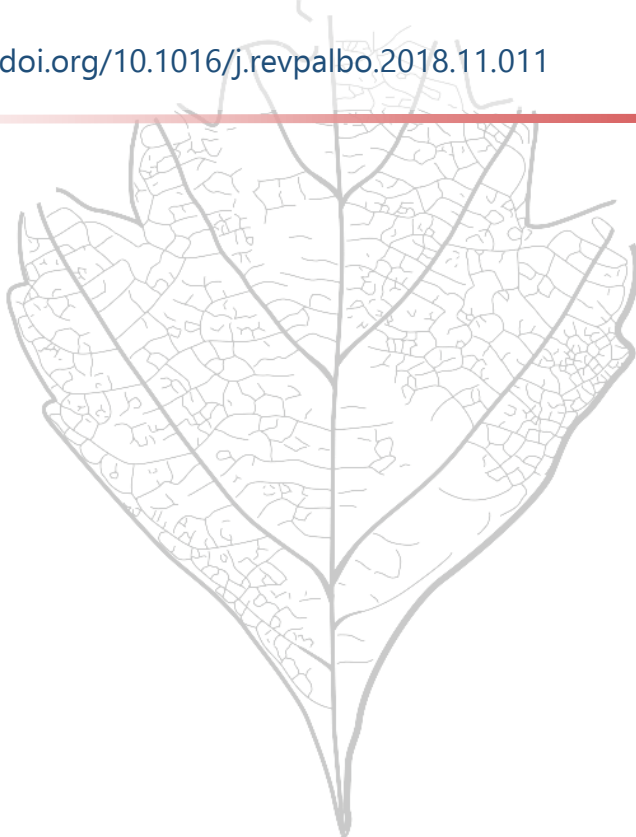
PUBLICACIONES DE LA TESI



1. TAXONOMIA

Tosal, A., Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2019. **Foliar adaptations of *Rhus asymmetrica* sp. nov. from the Oligocene of Cervera (Catalonia, Spain). Palaeoclimatic implications.** *Review of Paleobotany and Palynology*. 261, 67-80. Factor d'impacte (2017): IF 1,6. Llista: *Paleontology*. Quartil: 1

Doi: <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.11.011>





Foliar adaptations of *Rhus asymmetrica* sp. nov. from the Oligocene of Cervera (Catalonia, Spain). Palaeoclimatic implications

Aixa Tosal^{a,*}, Josep Sanjuan^{a,b}, Carles Martín-Closas^a

^a Departament de Dinàmica de la Terra i de l'Oceà, Facultat de Ciències de la Terra, Universitat de Barcelona-UB, 08028 Barcelona, Catalonia, Spain

^b Department of Geology, American University of Beirut-AUB, 11-0236 Beirut, Lebanon

ARTICLE INFO

Article history:

Received 9 August 2018

Received in revised form 23 November 2018

Accepted 25 November 2018

Available online 28 November 2018

Keywords:

Anacardiaceae

Paleogene

Ebro Basin

Paleoenvironment

Foliar architecture

ABSTRACT

Rhus asymmetrica sp. nov. from the lower Oligocene of Cervera (Catalonia, Spain) is characterized by a trifoliate leaf with a symmetric sessile apical leaflet and asymmetric lateral leaflets. The apical leaflet displays a serrate margin and decurrent base with pinnate primary venation, craspedodromous secondary venation and an irregular reticulate tertiary framework. The lateral leaflets show a rounded base with a secondary basal vein in the distal part of the lamina, while the proximal part is straight or concave. Formerly, these specimens were accommodated within *Rhus pyrrhae* Unger. However, detailed study of the *R. pyrrhae* holotype has led us to amend its diagnosis to include its brochidodromous secondary venation pattern, which differs clearly from the venation pattern of the new species. Additionally, a number of leaf morphotypes from the Cervera palaeobotanical site that were erroneously attributed to *Rhus* by former authors have been segregated and related to *Acer* and *Toxicodendron*. The extant species *R. aromatica* displays the closest foliar structure to *R. asymmetrica* sp. nov. However, differences in the leaf morphology suggest that the new species grew under distinct palaeoclimatic conditions: (1) *R. asymmetrica* sp. nov. bears glands at the tips of the teeth of the lateral leaflets while *R. aromatica* is devoid of these glands. This character would help to prevent excessive evapotranspiration; (2) lateral leaflets of *R. asymmetrica* sp. nov. are asymmetric while in *R. aromatica* they are symmetric, suggesting that *R. asymmetrica* sp. nov. grew under a greater environmental stress than *R. aromatica*; (3) *R. asymmetrica* sp. nov. displays fewer teeth with a larger tooth-area than *R. aromatica*. This would indicate growth under a warm climate with low seasonal contrast. These features are compatible with an open woodland habitat under subtropical palaeoclimatic conditions.

© 2018 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Rhus is one of the most heterogeneous and controversial genera in the Anacardiaceae (Andrés-Hernández and Terrazas, 2009). Their foliar features are characterized by simple or compound leaves, with leaflets varying in number from 3 to 21 leaflets. Additionally, some species display a high intraspecific polymorphism. Barkley (1937) redefined this genus, based chiefly on the characters of the fruits and realized that a number of *Rhus* species should be segregated and included within *Malosma*. He also divided *Rhus* into the two subgenera: *Rhus* that includes *R. lanceolata*, *R. copalina*, *R. chinensis*, *R. sandwicensis*, *R. punjabensis*, *R. potaninii*, *R. typhina*, *R. glabra* and *R. michauxii*, and *Lobadium* that nests *R. ovata*, *R. integrifolia*, *R. vinens*, *R. choriophylla*, *R. pachirrachis*, *R. schiedeana*, *R. kearneyi*, *R. rubifolia*, *R. microphylla*, *R. trilobata* and *R. aromatica*. Finally, he erected the so-called “*Rhus* complex” to accommodate the genera which were considered to show

affinity to *Rhus*. Heimsch (1940) studied the wood anatomy and pollen of *Rhus* revealing that some species that Barkley (1937) ranged within the genus *Rhus* would belong to *Actinocheta*, *Cotinus*, *Malosma*, *Metopium* and *Toxicodendron*, which he kept within the *Rhus* complex. Subsequently, studies of the morphology and anatomy (Gillis, 1971; Young, 1975; Andrés-Hernández and Terrazas, 2006, 2009; Andrés-Hernández et al., 2014), biochemistry (Young, 1979) and ITS (internal transcribed spacer) sequences (Miller et al., 2001) of *Rhus* were published. Phylogenetic studies combined with foliar features demonstrated that *Rhus* s.s. is a monophyletic genus composed of two subgenera i.e. *Rhus* and *Lobadium* (Andrés-Hernández et al., 2014), with subgenus *Rhus* being paraphyletic, while subgenus *Lobadium* is monophyletic (Miller et al., 2001). According to these authors the results were consistent with previous studies in the terms of identity of the genus. However, the phylogenetic relationship between *Rhus* s.s. with the genera that were removed from it (*Actinocheita*, *Cotinus*, *Malosma*, *Searsia* and *Toxicodendron*) remains poorly known. Despite the significant progress in *Rhus* phylogeny during the last few years, some authors still keep within *Rhus* some species that correspond to *Searsia* (Yi et al., 2004).

* Corresponding author.

E-mail addresses: atosal@ub.edu (A. Tosal), js76@aub.edu.lb (J. Sanjuan), cmartinclosas@ub.edu (C. Martín-Closas).

The fossil record of *Rhus* is scarce. However, in a synthesis of the fossil Anacardiaceae, Edwards and Wonnacott (1935) pointed out that by the mid-20th century, 159 organ-species of *Rhus* fossils from Europe and North America had been reported (e.g. by Unger, 1847; Saporta, 1866; Lesquereux, 1891). This large number of taxa would seem to reflect a high degree of intraspecific polymorphism rather than real species richness.

The Oligocene of Cervera has provided what is so far the richest assemblage of *Rhus* fossils in Europe (Depape and Brice, 1965; Sanz de Siria, 1992), with dozens of well-preserved specimens, including two leaves with the three leaflets anatomically connected. The material studied by most authors to date was collected by Mr. Martí Madern, a schoolteacher from Cervera. Most of the leaves in his collection are housed in the Barcelona Natural History Museum (Museu de Ciències Naturals de Barcelona), while one of the two exceptionally complete leaves illustrated and briefly described by Depape and Brice (1965) is stored in the University Pierre et Marie Curie, specifically in the Bureau collection. These authors stated that the lateral leaflets were asymmetric, while the apical leaflet displayed bilateral symmetry and bore a petiolule. Comparison of specimens from the Rupelian of Cervera with those from upper Oligocene and Miocene European localities led these authors to conclude that the Catalan specimens were similar to the fossil organ-species *R. pyrrhae* Unger, “*R.*”, *herthae* Unger, *R. pluriloba* Boulay, *R. vexans* Lesquereux, *R. rhomboidalis* Saporta, *R. subrhomboidalis* Lesquereux, *R. paucidentata* Laurent, *R. membranacea* Lesquereux, “*R. quercifolia* Goepfert and, *R. evansii* Lesquereux. In addition, Depape and Brice (1965) compared the Cervera specimens with trifoliolate leaves of living *Rhus* (i.e. *R. aromatica*, *R. trilobata*, “*R.*” *toxicodendron* and *R. diversifolia*) from French herbaria, and concluded that the fossil specimens could be assigned to *R. aff. aromatica*. Part of this fossil material was studied by Broutin (1970). This author described in detail the specimens concluding that the lateral leaflets are basal asymmetric with a more developed side in the distal part of the lamina. Also, the lateral leaflets show a different number of the teeth in both side of the blade. Broutin (1970) also provided the first insight of the secondary venation pattern being craspedodromous. In turn, he recognized cuticle fragments in one specimen and suggested that the *Rhus* fossils from Cervera might display pilosity. Some years later, Fernández-Marrón (1971) collected and studied four specimens from the Oligocene plant beds of Cervera as a part of her PhD Thesis. Fernández-Marrón (1971) noticed that the original descriptions of the Cenozoic *Rhus* species were ambiguous and the degree of polymorphism of the specimens from Cervera was high, making their taxonomic affinity challenging. Nevertheless, she finally included them in *R. pyrrhae* and suggested that the basal shape of the leaflets may allow identification of isolated apical and lateral leaflets. The lateral leaflets would range from slightly lobate to lobate, while the general shape could be symmetric or asymmetric. In contrast, the apical leaflet base would be decurrent and bear a petiolule. Fernández-Marrón (1971) also reported that the venation pattern is homogeneous in the two types of leaflets; primary venation being pinnate, while the secondary veins are craspedodromous. Finally, Sanz de Siria (1992) studied 34 “*Rhus*” specimens from the Martí Madern collection housed in the Barcelona Natural History Museum. He realized that the specimens displayed strong medial asymmetry and that the size and leaf blade varied greatly. He also noticed that the diagnosis of *R. pyrrhae*, does not accommodate the whole range of variation of *R. pyrrhae* from the Martí Madern collection and proposed that the regular venation pattern should be the main diagnostic character. No further studies of the Cervera *Rhus* specimens have been performed since.

Rhus pyrrhae was defined by Unger (1847) based on the general shape of only one apical leaflet from the middle Miocene (Serravalian) of Radoboj (formerly Radobojuj), in Croatia. This author compared the fossil specimen with living *R. aromatica* and concluded that it could correspond to a trifoliolate leaf. During the 20th century, new plant localities containing *R. pyrrhae* were reported. For instance, the

Paleocene of Menat, France, would include the oldest record of the species (Piton, 1940; but see a critical review of the Menat fossil record in Wedmann et al., 2018). In spite of those taxonomic studies, the leaf architecture especially the venation pattern and the lateral leaflets of *R. pyrrhae* remained practically unknown. The aim of the present study is to describe in detail the leaf architecture of the *Rhus* from the Oligocene Ebro Basin in order to compare it with that of *R. pyrrhae* and selected extant species. Furthermore, the palaeoecology and palaeoclimatic conclusions concerning the *Rhus* specimens from Cervera are inferred on the basis of their adaptive leaf characters.

2. Material and methods

The studied collection of the Cervera paleobotanical site (also known as the Sant Pere dels Arquells site) contains dozens of specimens corresponding to *Rhus* and was gathered from five plant-bearing beds reported and analyzed taphonomically by Tosal and Martín-Closas (2016). The present study focuses exclusively on the material collected by those authors from plant-bearing bed no. 2, which provided the richest assemblage of *Rhus*. This is intended to ensure that all the remains studied are coeval and grew under similar conditions. In total 55 isolated leaflets, all of them preserved as adpressions with poorly-preserved cuticular details, are studied and then housed in the Barcelona Natural History Museum under catalog numbers MGB 84946–MGB 85001.

The specimens were photographed using a Nikon 5300 camera with a 105 mm Macro lens. Up to 50 pictures were taken of each specimen and later compiled using the Helicon Focus 5.3 software (www.heliconsoft.com). The processed photographs were used to characterize the leaf morphology and venation pattern, using drawing software. Leaf morphology description followed the Manual of Leaf Architecture by Ellis et al. (2009) while the leaf measurements were taken using the free software “ImageJ” (<https://imagej.net/Welcome>).

The *Rhus* specimens studied were compared with the *Rhus* type material including *R. pyrrhae* from the Unger collection kept in the Johanneum Landesmuseum at Graz (Austria) and the Cenozoic flora collections stored in the Muséum National d’Histoire Naturelle de Paris (France). Finally, the fossil specimens from Cervera were also compared with the leaves of living *Rhus* from the Bonaparte Collection, stored in the herbarium LY–CERESE, of the University Claude Bernard Lyon 1 (Lyon, France), and the herbarium MPU, of the University of Montpellier (Montpellier, France).

Institutional abbreviations: LJG, Johanneum Landesmuseum Graz; LY, Herbarium of the University Claude Bernard Lyon 1 (Lyon, France); MGB, Barcelona Natural History Museum; MNHN, Paris National Natural History Museum (Paris, France); MPU, Herbarium of the University of Montpellier 2 (Montpellier, France); UPMC, University Pierre et Marie Curie (Paris, France).

3. Geological setting

The plant locality of Cervera is located in the eastern Ebro Basin (Fig. 1A), which is the foreland basin of the Pyrenees. This basin was shaped during the Palaeogene as a result of the collision between the Iberian and the Eurasian plates (Puigdefàbregas et al., 1992), resulting not only in the uplift of the Pyrenees but also of the Catalan Coastal Chain. Palaeogene marine sedimentation dominated in the eastern Ebro Basin and continued from the Ypresian until the late Eocene, when the entire Ebro Basin quite suddenly became endorheic (Costa et al., 2010). Several lacustrine systems were formed from the Priabonian to the late Miocene, when the Ebro Basin finally drained into the Mediterranean Sea (Anadón et al., 1989). The Cervera palaeobotanical site belongs to the third lacustrine system, called the La Segarra system, which is Rupelian in age, according to charophyte biostratigraphy (Feist et al., 1994; Sanjuan et al., 2012, 2014). Magnetostratigraphic studies allowed it to be more precisely attributed

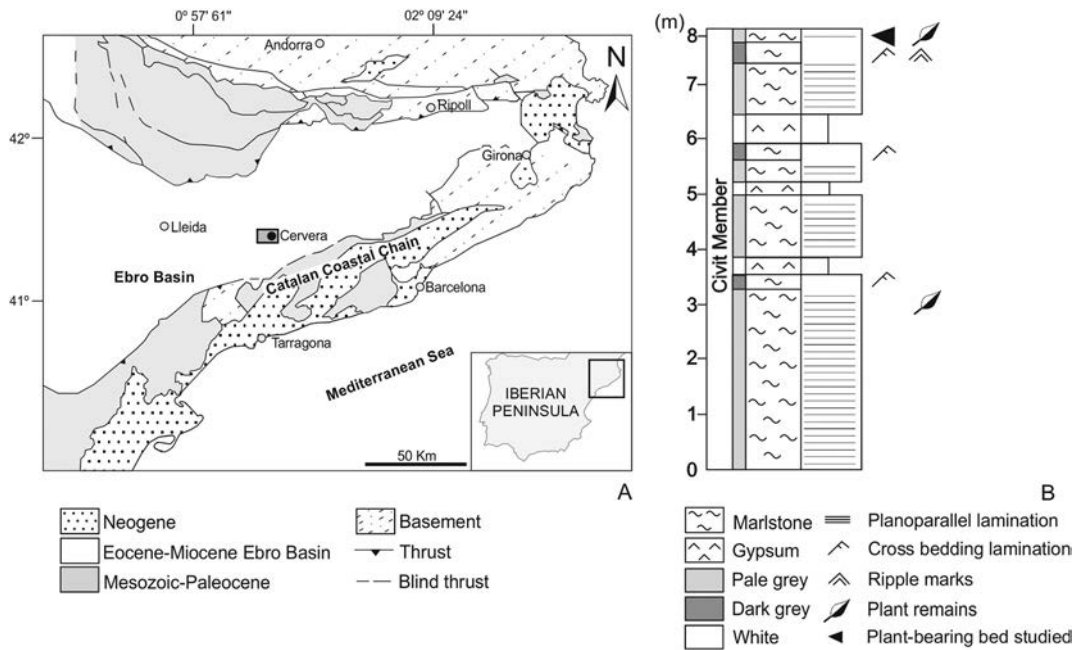


Fig. 1. Geological setting of the area studied. A: Geological sketch of the Ebro Basin with the location of the study area, modified from Vergés et al. (1998). B: Stratigraphic column of the Carulla quarry (Montmaneu Formation) with the plant-bearing bed studied arrowed. Modified from Tosal and Martín-Closas (2016).

to chron C12, which is 32.4 Ma in age (Barberà et al., 2001). The evolution of these lacustrine systems was driven by the climate, mainly by long-period Milankovitch oscillation cycles (Valero et al., 2014). Sedimentation during the La Segarra lacustrine interval is composed of the Montmaneu Formation.

The Montmaneu Formation was defined by Colldeforns et al. (1994) and is composed of marls, marlstones and limestones, corresponding to sedimentation in a permanent, well-developed lake. In the study area, this formation is represented by the Civit Member, which is 14 m thick and consists of intercalations of pale gray and dark gray marlstones. The pale gray marlstones with plane-parallel lamination are rich in plant remains. They were formed by sedimentation in the distal part of a well-developed lake under poorly oxygenated lake bottom conditions (Tosal and Martín-Closas, 2016). In contrast, the dark gray marlstones with ripple lamination hardly contain plant remains or they are poorly preserved. This indicates an environment with relatively higher energy that would correspond to lake shore facies with occasionally oxygenated lake bottom conditions (Tosal and Martín-Closas, 2016).

4. Results

4.1. Systematic palaeobotany

Family: ANACARDIACEAE Lindley, 1831.

Genus: *Rhus* Linnaeus Linnaeus, 1753.

Rhus asymmetrica sp. nov. Tosal, Sanjuan et Martín-Closas.

Fig. 2. and Plates I, II, III

4.1.1. Material

One complete leaf (UPMC n5737a) from the Boureau collection of the University Pierre et Marie Curie (Paris) and 55 leaflets housed in the Natural History Museum of Barcelona (MGB 85946–85995). The later were collected in plant-bearing bed no. 2 of the Carulla quarry section near Cervera (Tosal and Martín-Closas, 2016).

Holotype. Specimen UPMC n5737a originally collected by Mr. Martí Madern in the Oligocene of Cervera (Fig. 2).

Paratypes. Specimens MGB 84946–84948 housed in the Barcelona Natural History Museum corresponding to apical leaflets (Plate I, 1–3)

and specimens from MGB 84964 to MGB 84967 corresponding to lateral leaflets (Plate II, 1–4).

Derivation of name: The epithet refers the characteristic asymmetric lateral leaflets.

4.1.2. Diagnosis

Trifoliolate leaves. Apical leaflet symmetric and elliptic in shape with a serrate margin, largely decurrent base, no petiolule and an acute apex. Primary venation of the apical leaflet pinnate. Secondary vein framework craspedodromous, without branching. Major secondary vein attachment to the midvein decurrent. Intercostal tertiary vein fabric irregular reticulate. Exterior tertiary course and marginal ultimate venation looped.

Lateral leaflets basal asymmetric and ovate in shape, with an unequally serrate margin, rounded base in the distal part and concave or



Fig. 2. Holotype of *Rhus asymmetrica* with anatomically connected leaflets from Cervera (specimen UPMC 5737a stored in the Boureau collection, Paris, France).

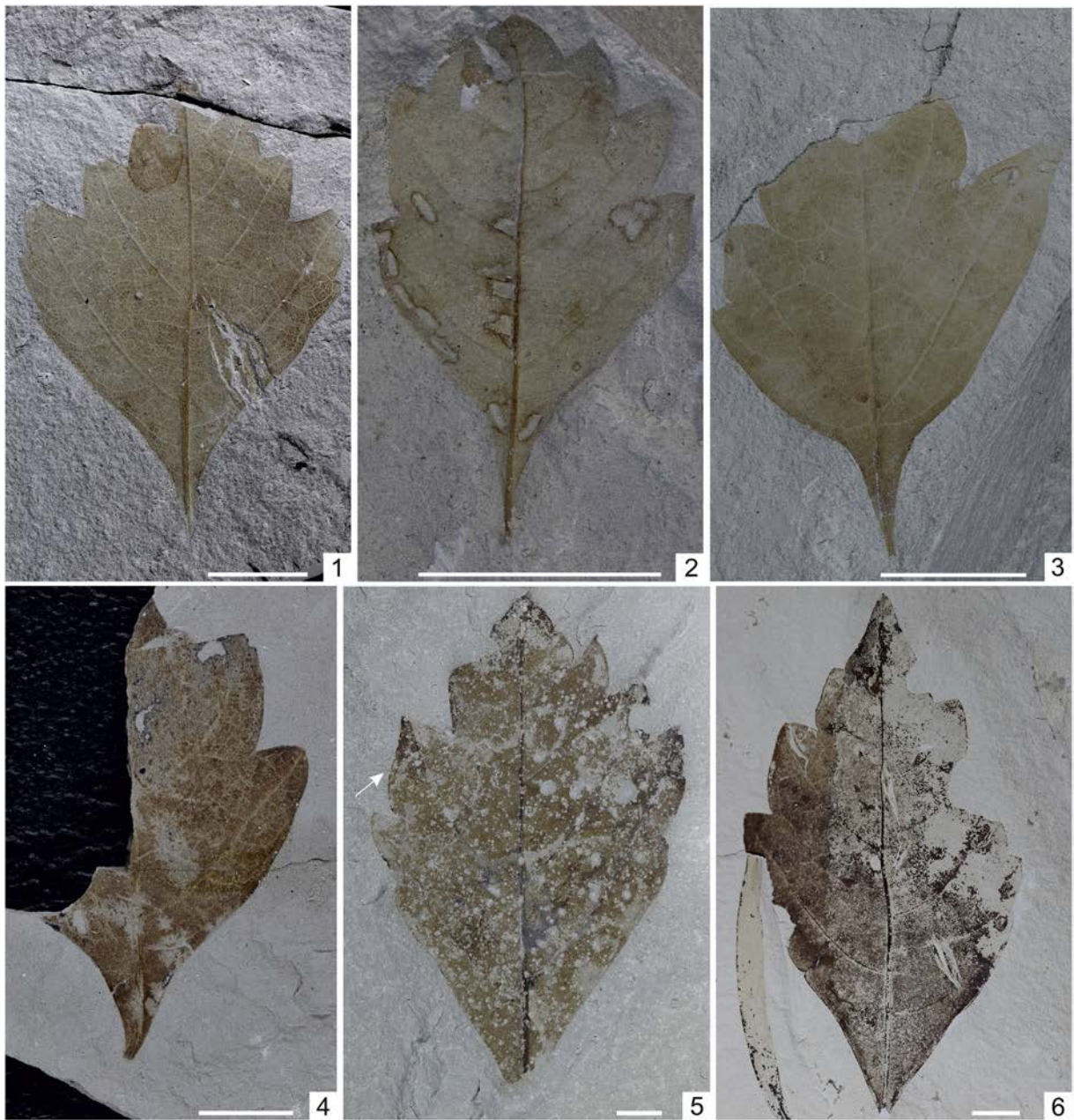


Plate I. Apical leaflets of *R. asymmetrica* stored in Barcelona Natural History Museum. 1: Paratype with well-preserved tertiary venation pattern MGB 84946. 2: Complete leaflet corresponding to paratype MGB 84947. 3: Paratype MGB 84948 showing the first pair of exterior tertiary veins rising below the secondary veins. 4: Convex teeth shape in distal and proximal flanks, MGB 84950. 5: Retuse tooth shape in the proximal flank (arrow), MGB 84962. 6: Leaflet with alternate secondary veins MGB 84963. Scale bar 1 cm.

straight base proximally, no petiolule and an acute apex. Primary vein framework of the lateral leaflet pinnate with only one basal vein. Secondary venation pattern craspedodromous. One of the first secondary vein pairs basal. Attachment of secondary veins to the midvein decurrent. Intercostal tertiary vein fabric irregular reticulate. Exterior tertiary course and marginal ultimate venation looped.

4.1.3. Description

Leaf formed of three leaflets. Based on the anatomically connected UPMC 5737a from the Boureau collection, this leaf is 1.8 cm long and 2.5 cm wide (Fig. 2). Petiole unknown.

Apical leaflets. These are symmetric, elliptic and measure 17.0–79.0 mm long and 12.5–41.0 mm wide. The apex is straight with an acute angle and the base is largely decurrent without a petiolule. The total number of teeth ranges from 5 to 10 (mean 7) with the same number on both sides of the lamina. Tooth spacing is irregular.

In general only one order of teeth occurs. However, rarely, the first pair of teeth bears a second order of teeth. The tooth shape varies greatly with distal–proximal flanks being respectively convex–convex (76% of teeth, Plate I, 4), straight–straight (12%), straight–convex (9%), convex–straight (3%) and rarely retuse–convex (Plate I, 5); while the sinus is angular. The secondary venation is composed of 2–3 craspedodromous vein pairs distributed sub-opposite (Plate I, 6). They rise from the primary vein with variable acute angles, ranging 52.5° to 58.4° (mean 56.4°) and end at the tooth apex, of which they are the main vein. The major secondary attachment to the midvein is decurrent. In some specimens the junction between the midvein and the first pair of secondary veins might display trichomes which would correspond to the leaf hairiness (Plate III, 1). The presence of hairiness in *Rhus* from Cervera was already reported by Broutin (1970) in specimen 6439a of the Boureau collection. This author observed small rounded cells (13–14 µm across) in the leaf epidermis that he interpreted as the



Plate II. Lateral leaflets of *Rhus asymmetrica* sp. nov. housed in Barcelona Natural History Museum. 1: Paratype composed of four teeth with straight shape in both flanks, MGB 84964. 2: Paratype MGB 84967 with two teeth and apex. 3: Paratype MGB 84966 with convex teeth shape in both flanks. 4: Paratype MGB 84965 with rounded teeth shape. 5: Leaflet displaying slightly rounded base of the proximal flank, MGB 84966. 6: Specimen with straight base on the proximal side, MGB 84967. 7: Leaflet with concave base on the proximal side, MGB 84970. Scale bar 1 cm.

insertion point of hairs (lam. I.4, 8; lam II.5 and lam. III. 6 from Broutin, 1970). Two different types of tertiary veins are distinguished: (1) A tertiary venation connecting the primary vein to the secondary framework, or joining the secondary veins to each other, is irregular reticulate with approximately straight angles (82° – 120°) between veins (Plate III, 2); (2) Exterior tertiary course is looped (Plate III, 3). The first pair of tertiary loops rises from the primary vein, approximately 34 mm below the first pair of secondary veins, at angles of 66° to the midvein (Plate III, 4).

Lateral leaflets. These measure 3.0–13.0 mm long and 7.6–15.5 mm wide and are devoid of petiolules. The blades are asymmetric, ovate in shape with serrate margin. The apex is acute. The base is regular asymmetric. It changes on the two sides of the lamina forming angles of about 8 – 45° with the midvein. The distal side of the lamina displays a rounded base, while the proximal part of the lamina may be rounded (Plate II, 5), but is generally straight (Plate II, 6) or concave (Plate II, 7). The teeth are rounded and distributed unequally on both sides of the lamina. In the proximal part, only one tooth occurs and it rises from the middle or the upper third of the lamina; while the distal part contains two teeth rising from the first third. The tooth shape is also variable and ranges from convex-convex (78% of the teeth) to straight-convex (15%); straight-straight (5%) and convex-straight (2%). Sometimes the tooth

apex bears a gland (Plate III, 5) unlike the apical leaflet, which is devoid of glands. The sinus is angular. The primary venation of the lateral leaflets is pinnate. The secondary venation framework is mostly composed of 2–3 vein pairs rising from the midvein and always running towards the tooth apex, of which they form the main vein and where they reach the margin. A basal secondary vein emerges from the rounded, distal part of the lamina base, forming an acute angle (60°) with the midvein and ending at the apex of the first tooth. Attachment of secondary veins to the midvein is decurrent forming angles of approximately 50° . Two different types of tertiary veins are distinguished: (1) Tertiary veins connecting the primary vein to secondary veins, and the secondary veins to each other, which are irregular reticulate (Plate III, 6). They rise with acute angles (70°); (2) Looped exterior tertiary course raises at a mean 73° angle to the secondary veins (Plate III, 7).

4.1.4. Remarks

In the past, insufficient knowledge of the foliar architecture of *R. asymmetrica* sp. nov. along with the high polymorphism of their leaflets led Fernández-Marrón (1971) and Sanz de Siria (1992) to include within this species a number of leaves that probably belong to other taxa. A complete taxonomic revision of these leaves is beyond the scope of this study, but a brief description is provided below in an



Plate III. Detailed foliar features of *Rhus asymmetrica* sp. nov. 1: Apical leaflet with possible trichomes near the junction between the primary and the first pair of secondary veins (arrow), MGB 84948. 2: Tertiary venation fabric of apical leaflet forming an irregular reticule, MGB 84948. 3: Apical leaflet with exterior tertiary venation pattern forming loops, MGB 84946. 4: Apical leaflet with the first pair of tertiary loops (arrow) rising below the first pair of secondary veins, MGB 84946. 5: Lateral leaflet with a gland at the tooth tip (arrow), MGB 84967. 6: Lateral leaflet with tertiary venation fabric forming an irregular reticule, MGB 84968. 7: Lateral leaflet with exterior tertiary veins forming loops (arrow), MGB 84966. Scale bar 1 cm.

attempt to avoid further confusion. These leaves are segregated here in two sets, based on the shape of the base and the presence of a petiolule.

Group 1. This group is formed of leaves with a well-developed petiolule or petiole, and pinnate primary venation. Many of them are medially symmetric (Plate IV, 1–2), while others are slightly asymmetric (Plate IV, 3). The base is rounded, straight or rarely slightly concave. The apex is acute and the margin serrate. The primary venation is pinnate. The secondary venation is craspedodromous and the angle of the secondary venation to the midvein increases proximally. Some specimens display a gland at the tip of the teeth (Plate IV, 4).

Depape and Brice (1965) were the first to propose that the apical leaflets of *R. aff. aromatica* from Cervera, now *R. asymmetrica* sp. nov., displayed a petiolule, and some of the specimens illustrated (Depape and Brice, 1965, pl. 9, Fig. 2) show this character. However, the complete *Rhus* leaf (Boureau collection UPMC n5737a) does not display such a feature. Later, a specimen from Cervera that was assigned to an apical leaflet of *Rhus pyrrhae* by Fernández-Marrón (1971) also showed a

petiolule (pl. 8, Fig. 3). Also, Sanz de Siria (1992) attributed some specimens with a petiolule to *R. pyrrhae* (specimens MGB 32772, MGB 32882 and MGB 33090 housed at the Barcelona Natural History Museum). However, Young (1979) and Cronquist (1981) based on the foliar architecture of living *Rhus*, concluded that species with a foliar architecture similar to this genus but bearing a petiolule should be reassigned to the genus *Toxicodendron*. This is the case of *Toxicodendron radicans* (Linnaeus) Kuntze, which was formerly called *Rhus radicans*, and *Toxicodendron pubescens* (Linnaeus) Miller, formerly *Rhus toxicodendron*. In consequence, this first group of leaves is considered to show an affinity to *Toxicodendron*.

Group 2. This group is characterized by symmetric, palmately lobed leaves. Their base is cordate and occasionally shows a short petiole (Plate V, 1). The apex is acute. The primary venation pattern is actinodromous, composed of three or five basal veins that represent the main vein of the lobes (Plate V, 2–3, respectively). The secondary venation framework is craspedodromous without branching. Major

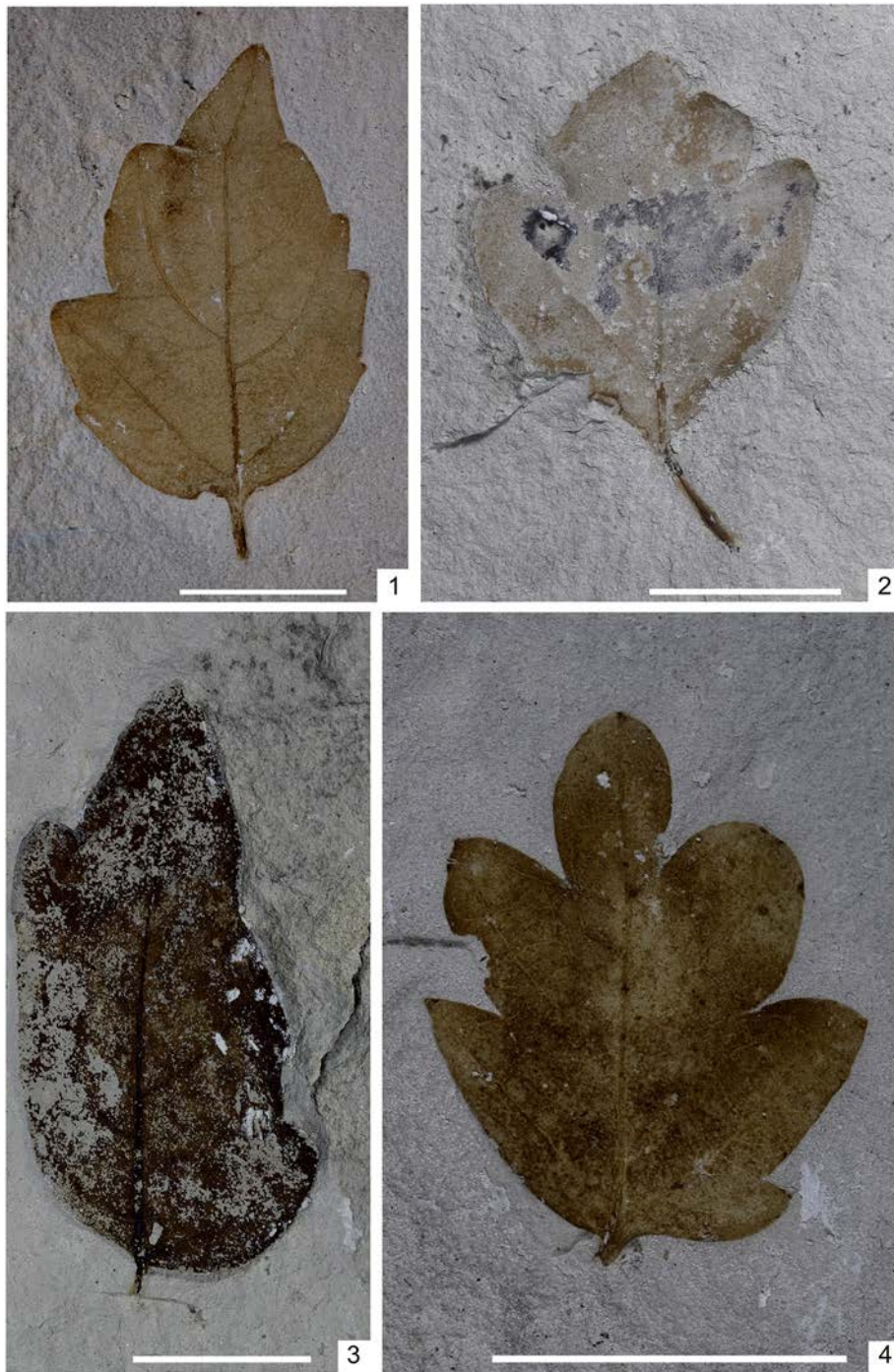


Plate IV. Foliar characters of specimens with a petiole and pinnate primary vein erroneously attributed to the *Rhus* apical leaflets from Cervera and related here tentatively with the genus *Toxicodendron*. 1: Symmetric specimen with rounded base, MGB 85001. 2: Symmetric specimen with straight base, MGB 85002. 3: Asymmetric blade with one side of the lamina having a slightly concave base, while the other is rounded, MGB 85004. 4: Specimen with glands at the teeth tip, MGB 85006. Scale bars 1 cm.

secondary attachment to the midvein is decurrent. The tertiary venation fabric is sinuous opposite percurrent (Plate V, 4). The exterior tertiary course is looped but occasionally ends at the apex of second order teeth (Plate V, 5). Rarely, trichomes are observed between the basal primary veins and also at junctions between primary and secondary veins (Plate V, 6). The leaf margin is serrate and shows two orders of teeth. Glands occur at the tips of the teeth.

Fernández-Marrón (1971) reported that the lateral leaflets of *Rhus* specimens from Cervera are basally cordate. However, the foliar features, especially the venation pattern, clearly differ from this genus. The symmetric blade suggests that they belong to a simple leaf. The

general leaf morphology and the venation pattern show affinity to the genus *Acer*, although, the extant representatives of this genus always have petiolate leaves without glands.

4.2. Comparison of *Rhus asymmetrica* sp. nov. with other Cenozoic *Rhus* from Europe

The taxonomy of the *Rhus* specimens from Cervera has been debated for decades. Depape and Brice (1965) compared the *Rhus* population from Cervera with other Cenozoic species. The European taxa *R. pyrhae*, "*R.*" *herthae* Unger, *R. rhomboidalis* Saporta, *R. paucidentata*

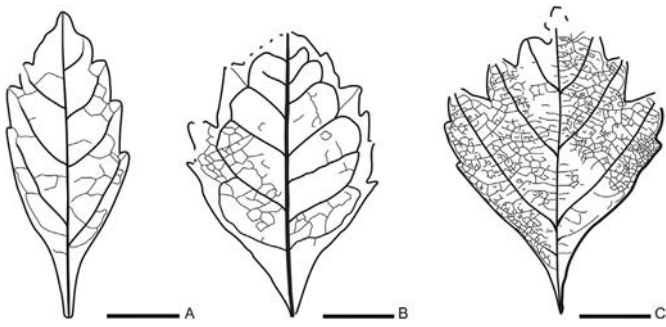


Fig. 3. Line drawing of apical leaflets of three Oligocene *Rhus* species showing a high degree of affinity. A: Holotype of *R. rhomboidalis* from Aix-en-Provence (France) with secondary veins branching into a net of tertiary veins, specimen MNHN.F. 14,158. B: Holotype of *R. pyrrhae* from Radoboj (Croatia) with brochidodromous secondary veins, specimen LJG 76698. C: Paratype of *R. asymmetrica* sp. nov. from Cervera (Catalonia, Spain) with craspedodromous secondary veins, MGB 84990. Scale bar 1 cm.

Laurent, “*R. quercifolia* Goeppert and *R. pluriloba* Boulay share with the specimens from Cervera a serrate margin with rounded teeth. However, “*R. herthae*”, “*R. quercifolia*”, *R. pluriloba* and *R. paucidentata* are petiolate while the new species shows sessile leaflets. Other differences with *R. asymmetrica* are summarized in Table 1.

The two species showing most affinity to *R. asymmetrica* sp. nov. are *R. rhomboidalis* and *R. pyrrhae*, with apical leaflets that are devoid of a petiolule and have a symmetric elliptic blade, serrate margin and decurrent base. However, their detailed foliar features, especially the secondary venation pattern, indicate that they also differ from the new species. The secondary veins of *R. rhomboidalis* branch near the margin into a net of tertiary veins. One of them ends at the apex of the teeth as is their main vein (Fig. 3A). Special attention should be given to *R. pyrrhae*, to which the Cervera *Rhus* specimens were assigned until now (Fernández-Marrón, 1971; Sanz de Siria, 1992). Detailed study of the type material reveals that the secondary veins of *R. pyrrhae* are brochidodromous unlike the craspedodromous secondary venation pattern of *R. asymmetrica* sp. nov. (Fig. 3B–C, respectively). In what follows,

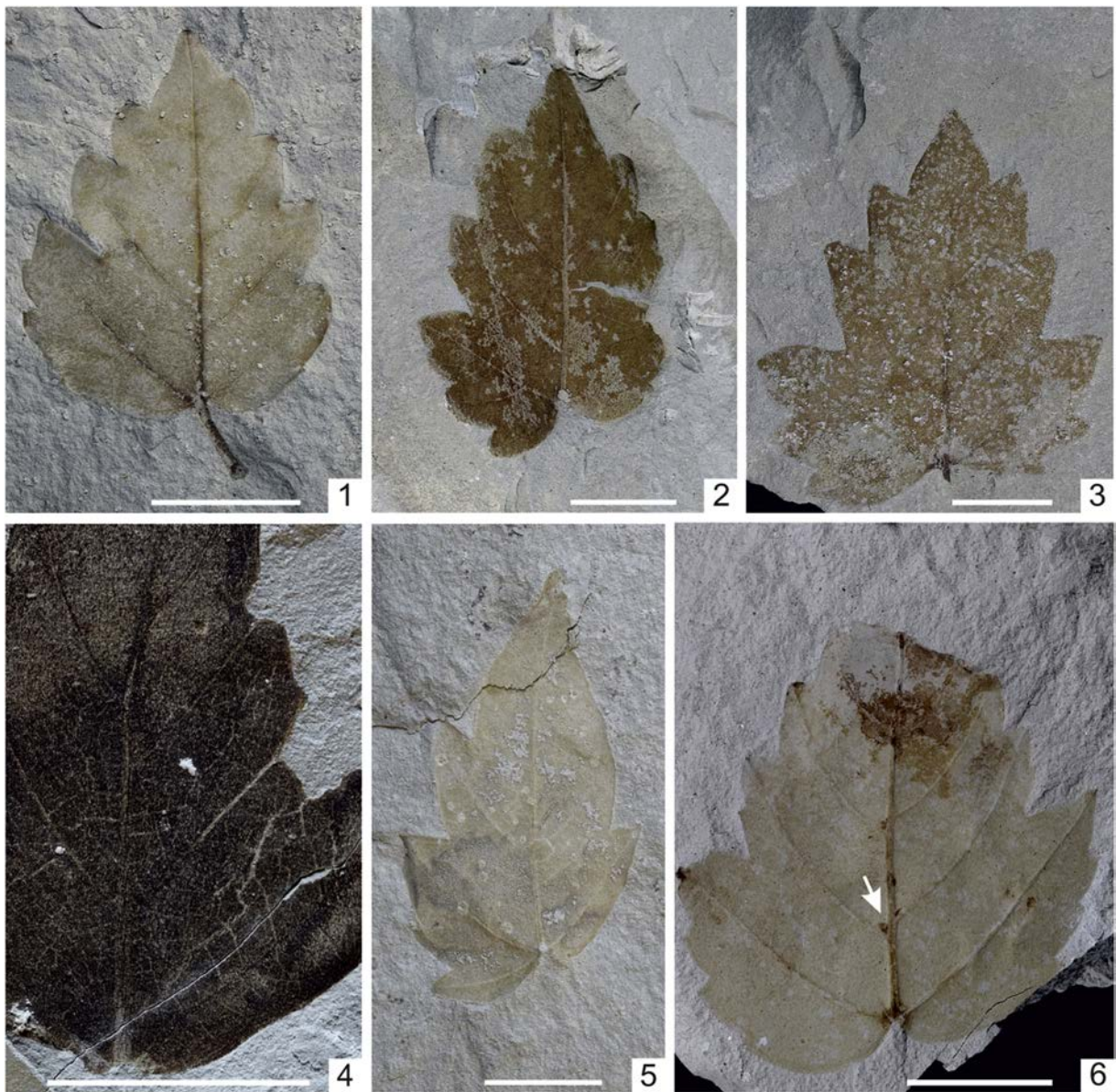


Plate V. Group of specimens with cordate base and actinodromous venation pattern formerly attributed to the lateral leaflets of *Rhus* from Cervera and related here tentatively with the genus *Acer*. 1: Specimen with the petiole still attached, MGB 85007. 2: Specimen with three basal veins, MGB 85008. 3: Specimen with five basal veins, MGB 85009. 4: Detail of the tertiary venation fabric with sinuous percurrent veins, MGB 85010. 5: Exterior tertiary venation ending into second order teeth, MGB 85011. 6: Trichomes at the junctions between primary and secondary veins (arrow) and glands at teeth apex, MGB 85012. Scale bar 1 cm.

Table 1Leaf characters of Cenozoic *Rhus* species from Europe considered affine of *R. asymmetrica* sp. nov.

Species	Ocurrence	Leaflet shape	Petiolule	Base shape	Apex shape	Primary venation	Secondary venation	Tertiary venation
<i>R. pyrrhae</i>	Oligocene-Miocene	Elliptic	Absence	Decurrent	Straight	Pinnate	Brochidodromous	Not visible
" <i>R. herthae</i> "	Oligocene-Miocene	Oblong	Presence	Rounded or straight	Straight	Pinnate	Semicraspedodromous	Irregular reticulate
<i>R. rhomboidalis</i>	upper Oligocene	Elliptic	Absence	Decurrent	Straight	Pinnate	Reticulodromous	Irregular reticulate
<i>R. paucidentata</i>	Oligocene	Oblong	Presence	–	Straight-acuminate	Pinnate	Craspedodromous	Not visible
" <i>R. quercifolia</i> "	Oligocene-Pliocene	Oblong	Presence	Rounded	Straight	Actinodromous	Craspedodromous	not visible
<i>R. pluriloba</i>	Miocene	Obovate	Presence	Straight	Rounded	Pinnate	Brochidodromous	not visible

an emendation of the diagnosis of *R. pyrrhae*, based on the study of its holotype is provided to clarify its differences with *R. asymmetrica* sp. nov.

Rhus pyrrhae Unger, 1847 emend. Tosal, Sanjuan et Martín-Closas Fig. 4

1847 *Rhus pyrrhae* Unger, 84; lam. 22, fig. 1

1855 *Rhus pyrrhae* Unger, Heer, 84; lam. 76, figs. 22, 23, 24, 26, 27 (non figs. 20, 21, 25, 28).

1874 *Rhus pyrrhae* Unger, Schimper, 273.

non 1886 *Rhus pyrrhae* Unger, Engelhardt, 364–368; lam. 23, figs. 25, 27; lam. 24, figs. 18, 19.

non 1914 *Rhus pyrrhae* Unger, Engelhardt, 309; lam. 5, fig. 5.

non 1926 *Rhus pyrrhae* Unger, Principi, 68; lam. 6–8, figs. 23, 19.

non 1934 *Rhus pyrrhae* Unger, Weyland, 92; Lam. 16, figs. 4–5.

?1940 *Rhus pyrrhae* Unger, Piton, 102; lam 6, fig. 5.

1965 *Rhus* aff. *aromatica* Aiton, Depape and Brice, 118; lam. 9, figs. 1,1' and 3.

non 1971 *Rhus pyrrhae* Unger, Fernández-Marrón, 93–95; lam. 7, figs. 1–3.

non 1992 *Rhus pyrrhae* Unger, Sanz de Siria, 334; lam. 6, fig. 14.

4.2.1. Material

One specimen from the Miocene deposits of Radoboj (Croatia) housed in the Joanneum Landesmuseum, Graz (Austria) with catalog number 76698 and corresponding to the holotype (Fig. 4).

4.2.2. Original diagnosis (Unger, 1847)

Foliolis trifoliatis sessilibus, foliolo terminali obovato-rhombeo utrinque truncatim attenuato inaequaliter inciso-dentato.



Fig. 4. *Rhus pyrrhae* holotype corresponding to the apical leaflet, specimen LJG 76698 of the Joanneum Landesmuseum, Graz (Austria).

(Trifoliate sessile leaves, the apical leaflet ovate-rhomboid in shape, in both extremes [base and apex respectively] truncate and attenuated, unequally incised-toothed).

4.2.3. Emended diagnosis

Apical leaflet symmetric, sessile, elliptic in shape, with a serrate margin, a decurrent base and an acute apex. Primary venation pinnate and secondary framework brochidodromous. The major secondary attachment to the midvein decurrent. Intercostal tertiary vein fabric irregularly reticulate. A tertiary vein is the main teeth vein. Exterior tertiary course and marginal ultimate venation looped.

4.2.4. Description of the holotype

The leaflet is symmetric and elliptic in shape, with a length of 3.5–4.2 cm and a width of 2.2–2.4 cm. The apex is straight, the base decurrent and devoid of petiolule. The margin is serrate with eight or nine teeth unequally distributed and ranked in two orders. Teeth occur from the middle part of the lamina to the apex. One side of the lamina is composed of 1–2 teeth while the other displays 4–5 teeth. The tooth shape varies. In general the distal flank is straight, rarely convex, while the proximal flank may be concave, convex, flexuous or straight. The sinus between the teeth is angular. The primary vein is pinnate. The secondary venation is composed of six brochidodromous pairs of veins rising from the midvein at angles of 50°. The junction of the secondary veins with the primary vein is decurrent. The tertiary vein fabric is irregular reticulate. At the maximum curvature of the secondary vein, which occurs near the margin, a tertiary vein proceeds straight to the tooth apex, of which it is the main vein. The exterior tertiary course is looped.

4.2.5. Remarks

Rhus pyrrhae leaflets were reported from a number of southern European localities in Spain, France, Italy, Germany and Croatia. However, aside from the type material, only one specimen from Oeningen (Germany) stored in the MNHN in Paris (catalog number MNHN.F.5706) is confirmed here to correspond clearly to *R. pyrrhae*. Other specimens might also correspond to *R. pyrrhae*, but the available information is insufficient to confirm this. This is the case of the illustrations provided by Heer (1855), lam. 76, figs. 22, 23, 24, 26, 27), where the secondary venation pattern is not drawn with precision and might be either craspedodromous or brochidodromous. Another such dubious case was reported and figured by Piton (1940), from the Paleocene of Menat (France). That specimen, which lacks the apical part, is elliptic in shape and displays a serrate margin, a pinnate primary vein and brochidodromous secondary veins. A tertiary vein rises from the secondary veins and ends at the tooth tip. These features match with the holotype characters well. In contrast, other characters do not coincide: (1) the base is asymmetric, showing a distal rounded part and a convex proximal part; (2) a secondary vein rises directly from the leaflet base. Basal asymmetry of the leaflets has been observed in the lateral leaflets of *R. asymmetrica* sp. nov., suggesting that the specimen from Menat might correspond to a lateral leaflet of *R. pyrrhae*.

Unger (1847) remarked that *R. pyrrhae* would display high polymorphism, as happens in living *Rhus*. Based on this premise and the imprecise diagnosis of the species, some authors included within *R. pyrrhae* a number of specimens with different foliar features, which certainly correspond to other taxa. Thus, specimens with serrate margin, rounded

teeth and a petiolule were considered to belong to *R. pyrhae* by Heer (1855), lam. 76, figs. 20, 25, 28); Weyland (1934) and Fernández-Marrón (1971), however, the holotype is sessile.

4.3. Comparison of *R. asymmetrica* sp. nov. with living *Rhus* species

The genus *Rhus* s.s. and other genera showing a high affinity to it, forming the so-called *Rhus* complex, comprise about 250 species that are found all around the world except in Australia, the Pacific Islands and Antarctica (Yi et al., 2004). This wide geographic and ecological distribution has resulted in a wide range of leaf features. Unfortunately, studies of the foliar architecture of living species from the *Rhus* complex are scarce (Andrés-Hernández and Terrazas, 2009; Martínez-Millán and Cevallos-Ferriz, 2005; Hickey and Wolfe, 1975). In order to compare the fossil leaves of *R. asymmetrica* sp. nov. with living species we studied up to 51 taxa of the *Rhus* complex that are hosted in herbaria. Twelve species of the *Rhus* complex with trifoliolate leaves showing serrate margins were selected for comparison (Table 2). Five leaf features were analyzed (1) leaf shape; (2) apex shape; (3) lateral leaflet base; (4) secondary venation fabric; and (5) tertiary venation framework. The presence/absence of a petiolule and the primary vein pattern were excluded since they are homogeneous in the whole *Rhus* complex.

Rhus trilobata Nuttall (Plate VI, 1) and *Rhus dioica* Brousseau ex Willdenow (Plate VI, 2) share some characters with *R. asymmetrica* sp. nov., such as an apical leaflet with decurrent base, craspedodromous secondary venation and a straight apex. The lateral leaflets show a rounded base but in some occasions the base of *R. trilobata* is asymmetric. While the proximal side is straight, the distal part remains rounded. The trilobed apical leaflet of *R. trilobata* contrasts with the elliptic, non-lobed apical leaflet of *R. asymmetrica* sp. nov. Another difference is found in the tertiary framework, which is freely ramified in *R. trilobata*, while *R. asymmetrica* sp. nov. has an irregular reticulate pattern. In *R. dioica*, the margin shows occasionally two to three smooth teeth, contrasting with the serrate margin of *R. asymmetrica* sp. nov. Other living *Rhus* species, such as *R. dentata* Thunberg (Plate VI, 3) and *R. incisa* Linnaeus (Plate VI, 4), are characterized by a straight apex and basally asymmetric lateral leaflets. These foliar features are also observed in *R. asymmetrica* sp. nov. Nevertheless, *R. dentata* differs from *R. asymmetrica* sp. nov. in the teeth shape, which is acute (with straight

distal and proximal flanks) and because it lacks the characteristic first pair of tertiary loops that occur in the apical leaflet of *R. asymmetrica* sp. nov. Meanwhile, the secondary veins of *R. incisa* reach both the teeth tips and the teeth sinuses, while in *R. asymmetrica* sp. nov. these veins end exclusively at the teeth tip. In addition, the base of the lateral leaflets of *R. incisa* is decurrent in the proximal part and straight in the distal part, while in *R. asymmetrica* sp. nov. it is straight and rounded, respectively.

Two more species that in former days were included in *Rhus* but were later transferred to the genus *Toxicodendron*, i.e. "*R. diversiloba* and "*R. toxicodendron*, resemble *R. asymmetrica* sp. nov. However, the leaflets of the two living species bear a petiolule (Plate VI, 5) and their craspedodromous secondary veins branch at the margin unlike *R. asymmetrica* sp. nov.

The extant species showing most similarity with *R. asymmetrica* sp. nov. is *R. aromatica* (Plate VI, 6–7). Its leaflets display craspedodromous secondary, non-branched venation. Also, like *R. asymmetrica* sp. nov., the tertiary vein framework is irregular reticulate and the exterior tertiary course, including the marginal ultimate venation, is looped (Plate VI, 8–9, respectively). The first pair of tertiary loops of the apical leaflet rises from the primary vein below the first pair of secondary veins with acute angles to the midvein. Hence, extant *R. aromatica* leaves share most of the characters considered here to be diagnostic of *R. asymmetrica* sp. nov., supporting the view of Depape and Brice (1965) and of Fernández-Marrón (1971) that *R. aromatica* is the nearest living relative of the *Rhus* specimens from Cervera.

Despite this similitude, the species differ in significant characters: (1) The base of the lateral leaflets of *R. aromatica* is symmetric with a rounded, occasionally straight, shape, while the base of *R. asymmetrica* sp. nov. is clearly asymmetric, distally rounded and straight or convex in the proximal part; (2) In *R. aromatica* the angle between the lateral leaflets and the apical leaflet varies from 70 to 90°, while in *R. asymmetrica* sp. nov. it is much more acute (ca. 60°), as observed in the exceptional articulated specimen of the Boureau collection (UPMC n5737a); (3) In *R. aromatica* the first pair of secondary veins of the lateral leaflets is opposite and rises 1–2 mm from the base (Plate VI, 10), while in *R. asymmetrica* sp. nov. these veins are alternate, with the distal vein arising from the very base; (4) *R. asymmetrica* sp. nov. apical leaflets display 5–7 teeth and the lateral leaflets 5 teeth, while the apical

Table 2
Leaf characters of living species of the *Rhus* complex with trifoliolate leaves and serrate margin. Currently accepted species taxonomy obtained from the The Plant List (<http://www.theplantlist.org>, access date: 29/05/2018).

<i>Rhus</i> species names in the herbaria	Accepted names (the plant list)	Habitat	Lateral leaflet base	Petiolule	Secondary venation pattern	Tertiary venation pattern	Apex
<i>R. aromatica</i>	<i>R. aromatica</i>	Open woodlands	Proximal: straight Distal: straight	Absent	Craspedodromous	Irregular reticulate	Straight
<i>R. aromatica</i> Var. <i>trilobata</i>	<i>R. trilobata</i>	Open woodlands (chaparral)	Proximal: straight Distal: straight	Absent	Craspedodromous	Transversely freely ramified	Straight
<i>R. crenata</i>	<i>R. crenata</i>	Coastal dunes	Proximal: decurrent Distal: straight	Absent	Semicraspedodromous	Not visible	Straight
<i>R. dentata</i>	<i>R. dentata</i>	Open woodlands	Proximal: straight Distal: rounded	Absent	Craspedodromous	Alternate percurrent	Straight
<i>R. dioica</i>	<i>R. dioica</i>	–	Proximal: straight Distal: straight	Absent	Araspedodromous	Not visible	Straight
<i>R. dissecta</i>	<i>R. dissecta</i>	Open woodlands	Proximal: decurrent Distal: decurrent	Absent	Craspedodromous branching at the margin	Not visible	Straight
<i>R. diversiloba</i>	<i>Toxicodendron diversilobum</i>	Woodland-chaparral	Proximal: straight Distal: straight	Presence	Craspedodromous branching at the margin	Transversely freely ramified	Straight
<i>R. incisa</i>	<i>R. incisa</i>	Woodland	Proximal: decurrent or concave Distal: straight	Absent	Craspedodromous	Not visible	Round
<i>R. natalensis</i>	<i>Searsia natalensis</i>	Woodland-riparian	Proximal: straight Distal: straight	Absent	Brochidodromous	Transversely freely ramified	Round
<i>R. oxyacanthoides</i>	<i>R. oxyacanthoides</i>	Wetlands-lake shore	Proximal: straight Distal: decurrent	Absent	Craspedodromous	Not visible	Straight
<i>R. toxicodendron</i>	<i>Toxicodendron pubescens</i>	Woodland	Proximal: straight Distal: straight	Presence	Craspedodromous branching at the margin	Transversely freely ramified	Straight



Plate VI. Foliar architecture of living *Rhus* species. 1: *R. trilobata* with the apical trilobate leaflet (LY0172412). 2: *R. dioica* with leaflets showing two or three smooth teeth (LY0172566). 3: *R. dentata* leaf showing acute teeth (LY0172563). 4: *R. incisa* leaf showing secondary venation ending either at the tooth apex or at the sinuses (MPU4991). 5: “*R. toxicodendron*” leaf with a long petiolule (LY0172547). 6: Branch of *R. aromatica* (LY0172369). 7: *R. aromatica* leaf (LY0172369). 8: Detail of apical leaflet of *R. aromatica* showing irregular reticulate tertiary venation. Specimen from Parc de la Tête d’Or (Lyon, France). 9: Preceding specimen showing looped exterior tertiary venation (arrow). 10: Symmetric base of lateral leaflets of *R. aromatica* collected at Parc de la Tête d’Or (Lyon, France). 11: Teeth devoid of glands from the previous specimen. Scale bar 1 cm.

leaflet of *R. aromatica* contains 9–13 teeth and the lateral leaflet 5–9 teeth; (5) The leaf of *R. aromatica* is devoid of glands (Plate VI, 11) while in *R. asymmetrica* sp. nov. the lateral leaflets usually bear well-developed glands.

5. Discussion

A leaf bed from the lower Oligocene of Cervera in the eastern Ebro Basin (Catalonia, Spain) provided a large number of complete leaflets of *Rhus asymmetrica* sp. nov. allowing us to perform a detailed reconstruction of the leaf (Fig. 5). The number of leaflets of *R. asymmetrica*

sp. nov. is known from one articulated specimens figured by Depape and Brice (Depape and Brice, 1965, lam. 9 fig.1-1’) and stored in the Boureau collection (UPMC n5737a). This exceptionally well-preserved fossil demonstrates that the leaf was trifoliate. Comparison with living *Rhus* from herbaria suggests that *R. aromatica* shows the closest leaf architecture to that of *R. asymmetrica* sp. nov. However, some differences between them are observed that supply palaeoecological information. *Rhus asymmetrica* sp. nov. is characterized by glands at the apex of the teeth of the lateral leaflet and additionally it may bear trichomes, as suggested by Broutin (1970). These features are absent in *R. aromatica*. The function of a gland is to secrete substances, e.g. wax, water or salt (Quer,

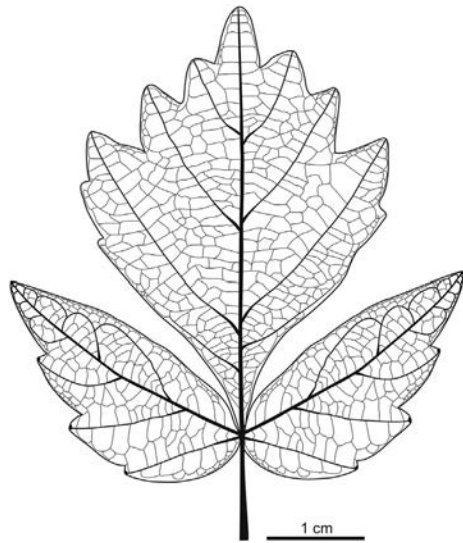


Fig. 5. Reconstruction of the complete leaf of *Rhus asymmetrica* sp. nov.

2009). Some living *Rhus* species which grow in open woodlands have glands which secrete wax, i.e. *R. glabra* Linnaeus, *R. michauxii* Sargent and *R. typhina* Linnaeus (Miller et al., 2001). Wax is a hydrophobic compound which acts as a barrier against water loss and could reflect excessive light (Holmes and Keiller, 2002). According to Percy et al. (1994) and Barnes et al. (1996) the development of epicuticular wax together with the trichomes provides the best external defense against adverse environmental conditions in terms of evapotranspiration. The presence of these features in *R. asymmetrica* sp. nov. would indicate that their leaves were adapted to minimize water loss by evapotranspiration. Another significant difference between the two species analyzed can be found in the symmetry of the base of the lateral leaflets, which could be a phenotypic response to environmental stress or a phylogenetically determined character. This alternative has been analyzed by comparison with two living species, i.e. its nearest living relative, *R. aromatica* and the sister species of the latter, which is *R. trilobata* according to Miller et al. (2001) and Yi et al. (2004). Nowadays, the distribution of *R. aromatica* matches well with the Köppen Cfa climate (temperate with dry and hot summer) which is not considered a stressful environment for plants (<https://www.gbif.org>). In contrast, *R. trilobata* grows under seasonal steppe and Mediterranean climates (<https://www.gbif.org>) perceived as a stressful. If the two species would bear the same type of basal symmetry despite its contrasting environment, this character could be considered as potentially determined by the phylogeny. However, the base of *R. aromatica* is regularly symmetric while the base of *R. trilobata* is occasionally asymmetric, suggesting that this character is more controlled by the climate than by the phylogeny. In sum, all foliar evidences appear to indicate that *R. asymmetrica* sp. nov. was a water-stressed plant.

Finally, *R. asymmetrica* sp. nov. differs from *R. aromatica* in the number of teeth and the size and shape of their surfaces. Based on the experiments by Royer et al. (2009) these features would be related to the mean annual temperature. Those authors studied the leaf blade plasticity of *Acer rubrum* under different climate conditions in North America, from Ontario to California. They observed that leaves from northern latitudes display more teeth, with a sharper tooth apex and smaller area. Similar adaptive responses may have occurred in *R. asymmetrica* sp. nov., which displays fewer teeth (4–9) with a more rounded shape and with a larger tooth area (5% of the total leaflet area) than *R. aromatica* (5–12 teeth occupying 3% from the whole leaflet area). These differences suggest that *R. asymmetrica* sp. nov. grew under warmer climate conditions than *R. aromatica*, which tends to occur at high latitudes of North America with temperatures below zero several months each year (Barkley, 1937).

Comparison of *R. asymmetrica* sp. nov. with other Cenozoic *Rhus* species from Europe suggests that the new species was restricted to the Ebro Basin. It would show particular adaptations to drought, such as glands and trichomes, which are absent in other European *Rhus* species. In the same palaeogeographic area and time a number of endemisms have been reported such as *Ailanthus cerverensis* (Bataller and Depape, 1950; Broutin, 1970), the micromammals *Theridomys calafensis* and *T. major* (Arbiol et al., 1996) and the charophytes *Nodosochara jorbae* Choi, *Sphaerochara labellata* Grambast and *Lychnothamnus longus* Choi (Sanjuan and Martín-Closas, 2014). High endemism in charophytes was interpreted as consequence of the palaeogeographic isolation of the endorrheic Ebro Basin from the upper Eocene until the upper Miocene. Furthermore, charophyte species that occurred both in the Ebro Basin and in other parts of Europe (e.g. Hampshire Basin and Paris Basin) showed smaller gyrogonites in the Ebro Basin, which has been attributed to harsh palaeoclimatic conditions, including seasonal desiccation of charophyte ponds during long drought seasons. The results obtained here based on *Rhus* are consistent with these conclusions.

In the past, *Rhus* specimens from Cervera, now *R. asymmetrica* sp. nov. were considered to belong to *R. pyrrhae*, but the secondary venation allowed us to distinguish the two species. According to Roth-Nebelsick et al. (2001) the venation pattern is genetically fixed and, consequently, it is a reliable character when it comes to distinguishing between species. In spite of the new data supplied here concerning the holotype of *R. pyrrhae*, details of its lateral leaflets remain unknown. A specimen from Menat (France) described by Piton (1940) may represent this part of the leaf since it fits in well with the holotype (apical leaflet) venation pattern and with some characters of the leaf blade morphology, while it differs in its unequally serrate margin and asymmetric base that are typical characters of the lateral leaflets. However, a larger population is needed to ensure this attribution.

A number of taxa from the Oligocene of Cervera with foliar features similar to those of the genus *Rhus* but possibly belonging to *Acer* and *Toxicodendron* were erroneously considered by former authors to be polymorphs of *R. asymmetrica* sp. nov. but have now been differentiated herein. Similar confusion was reported in other Cenozoic *Rhus* species from Europe. For instance, *Rhus quercifolia* described by Kornilova (1956) from the Eocene of western Kazakhstan, was later re-assigned to *Acer aegopodifolium* Goeppert by Ilyinskaya (1968). Another example can be in the Miocene floras from Central Europe (Austria and Czech Republic) where Kvaček and Walthers (1998, 2004) concluded that *Rhus herthae* is to be newly combined with *Toxicodendron herthae*.

6. Conclusions

The trifoliate leaf of *Rhus asymmetrica* sp. nov. has been characterized on the basis of a specimen with anatomically connected leaflets and numerous isolated leaflets from the lower Oligocene of Cervera in the Ebro Basin (Catalonia, Spain). The apical leaflet has a symmetric blade with a decurrent base, serrate margin, pinnate primary venation, craspedodromous secondary venation, irregular reticulate tertiary venation pattern and looped exterior tertiary course. The lateral leaflets mainly differ from the apical leaflet in blade shape. They display a very asymmetric base, with a rounded distal part of the lamina while the proximal part is straight to concave. A gland may occur at the teeth tip.

The new species is similar to *R. pyrrhae* Unger, 1847 which led Fernández-Marrón (1971) and Sanz de Siria (1992) to include the *Rhus* specimens from Cervera within this species. However, detailed study of the foliar architecture of the holotype of *R. pyrrhae* enabled an easy distinction between the species based on the secondary venation pattern that is craspedodromous in *R. asymmetrica* sp. nov. and brochidodromous in *R. pyrrhae*. The diagnosis of *R. pyrrhae* has therefore been emended in order to characterize this species better according to present-day standards.

The lateral leaflets of *R. pyrrhae* still need to be described. The two localities in Germany and Croatia, from which only the apical leaflet of *R. pyrrhae* has been recognized, may also contain the corresponding lateral leaflets, but to date they have either not been found and recorded, or have not been recognized as belonging to this species. The lateral leaflet is absent from the Unger collection in the Johanneum Landesmuseum at Graz, where the holotype of *R. pyrrhae* is stored, but new finds by Krklec (2010) suggest that the lateral leaflet may be recorded in the type locality. The opposite situation appears to occur in the leaf collection studied by Piton (1940) from the Paleocene of Menat (France), which appears to contain the lateral leaflet of this species but not the apical leaflet. More material should be recollected in these localities so as to be able to describe the *R. pyrrhae* lateral leaflets.

Comparison of *Rhus asymmetrica* sp. nov. with living *Rhus* species indicates that *R. aromatica* is the most similar. However, the two differ in a few characters with significant palaeoecological and palaeoclimatic implications. For instance, the glands at the tip of teeth in the lateral leaflets of *R. asymmetrica* sp. nov. would represent adaptations to cope with high evapotranspiration rates. The remarkable asymmetry of the lateral leaflets of *R. asymmetrica* sp. nov. in comparison with its living relative suggests a more stressful environment for *R. asymmetrica* sp. nov., which is congruent with an arid climate. Finally, *R. asymmetrica* sp. nov. shows fewer teeth but with a larger area interpreted as responding to a climate with low seasonal temperature contrast. These results fit well with the palaeoecological interpretation proposed by Tosal and Martín-Closas (2016) based on a taphonomic study of the Oligocene flora from Cervera, concluding that *Rhus* would grow in a savannah-like woodland in the context of subtropical palaeoclimatic conditions.

In comprehensive views of the European Cenozoic flora, Mai (1989) and Kvaček (2010), noted that plant distributions within the continent followed a latitudinal pattern including a Mediterranean Tethys bioprovince. The flora from Cervera would belong to the Célus Unit of this bioprovince as indicated by the occurrence of a characteristic assemblage with *Comptonia* and *Ailanthus*. However, within this bioprovince the plant distribution was heterogeneous as a response to local palaeoecological and palaeoclimatic conditions (Mai, 1989; Kvaček, 2010). This certainly appears to be the case with the lower Oligocene flora of the Ebro Basin which contains a number of endemic species including the new species introduced herein. The results provided here strengthen the potential of the Iberian Peninsula, and especially of the Ebro Basin, as a spot of high plant species endemism across the Eocene–Oligocene boundary. This opens up new lines of research into the evolution of European plants in a period of palaeoclimatic change.

Acknowledgements

This study was funded under the project CGL2015-69805-P by the Spanish Ministry of Economy and Competitiveness (MINECO) and the European Fund for Regional Development (EFRD). It was also partly funded by project 2017SGR-824 of the AGAUR (Catalan Research Agency). The authors are grateful to Dr. Mélanie Thiébaud of the Herbarium at the University Bernard Claude Lyon 1, and also to Caroline Loup of the Herbarium at Montpellier for providing access to *Rhus* specimens. We also acknowledge Dr. Martin Gross for the facilities made available to study the holotype of *Rhus pyrrhae* and the Unger collection housed in the Johanneum Landesmuseum at Graz (Austria) and Dr. Andreas Kroh for the pictures of the *Rhus* specimens housed in the Vienna Natural History Museum. We also thank Dr. De Franceschi for permitting us to study the Saporta collection housed at the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris. We are also grateful to Prof. Bruno Milhau from the Université Catholique de Lille (Lille), Prof. Jean Broutin and Prof. Denise Pons from the University Pierre et Marie Curie (Paris) to permit the access to the fossil leaf collections of Cervera stored in both institutions as well as by loaning the graphic material related to *Rhus* from the Université Catholique de Lille. Also Dr. Vicent Vicedo from

the Barcelona Natural History Museum, is acknowledged for the facilities provided for the study of the *Rhus* specimens from the Madern collection. Dr. Tonči Grgasović, Geological Survey of Croatia in Zagreb is kindly acknowledge for providing updated information on the stratigraphy and flora of the type locality of *R. pyrrhae*. Dr. B. Gomez (Claude Bernard University of Lyon 1) is acknowledged for his advice in the description of specimens. Finally, we are grateful to Prof. Thomas Denk, an anonymous reviewer and the editor Prof. Carrión, for the suggestions that permitted to improve very much the manuscript. The English text has been corrected by Dr. Christopher Evans of the Fundació Bosch i Gimpera (University of Barcelona).

References

- Anadón, P., Cabrera, L., Coldeforns, B., Sáez, A., 1989. Los sistemas lacustres del Eoceno superior y Oligoceno del sector oriental de la Cuenca del Ebro. *Acta Geol. Hisp* 24 (3–4), 205–230.
- Andrés-Hernández, A.R., Terrazas, T., 2006. Anatomía foliar y del peciolo de especies del genero *Rhus* s.str. (Anacardiaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78, 95–106.
- Andrés-Hernández, A.R., Terrazas, T., 2009. Leaf architecture of *Rhus* s.str. (Anacardiaceae). *Feddes Repertorium* 120 (5–6), 293–306.
- Andrés-Hernández, A.R., Andrés-Hernández, T., Terrazas, G., Salazar-Helga, O., 2014. Phylogenetic analysis based on structural and combined analyses of *Rhus* s.s. (Anacardiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 176 (4), 452–468.
- Arbiol, S., Agustí, J., Huguency, M., 1996. A new species of *Theridomys* (Rodentia, Mammalia) from the upper Oligocene of the Ebro Basin (NE Spain). *Geobios* 30 (3), 447–451.
- Barberà, X., Cabrera, L., Marzo, M., Parés, J.M., 2001. A complete terrestrial Oligocene magnetobiostratigraphy from the Ebro Basin, Spain. *Earth Planet. Sci. Lett.* 187 (1), 1–16.
- Barkley, F.A., 1937. A monographic study of *Rhus* and its immediate allies in North and Central America. Including the West Indies. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 24 (3), 265–496.
- Barnes, J., Percy, K.E., Paul, N.D., Jones, P., McLaughlin, C.K., Mullineaux, P.M., Creissen, G., Wellburn, A.R., 1996. The influence of UV-B radiation on the physiochemical nature of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) leaf surfaces. *J. Exp. Bot.* 47, 99–109.
- Battaler, J.R., Depape, G., 1950. Flore Oligocène de Cervera (Catalogne). *Anales Escuela Peritos Agrícolas, Barcelona* 9, 5–60.
- Broutin, J., 1970. Sur quelques empreintes de feuilles fossiles de la flore Oligocène de Cervera (Espagne). *Actes du 95^e congrès national des sociétés savantes. Reims* 3, 127–143.
- Coldeforns, B., Anadón, P., Cabrera, L., 1994. Nuevos datos sobre la litoestratigrafía del Eoceno-Oligoceno inferior de la zona suroccidental de la Cuenca del Ebro (Sector Pontils-Montblanc, provincias de Tarragona y Barcelona). *Geogaceta* 16, 98–101.
- Costa, E., Garcés, M., López-Blanco, M., Beaud, E., Gómez-Paccard, M., Larrasoña, J.C., 2010. Closing and continentalization of the South Pyrenean foreland Basin (NE Spain). *Magnetostratigraphical constraints. Basin Res.* 22 (6), 904–917.
- Cronquist, A., 1981. *Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia Univ. Press, New York, p. 1262.
- Depape, G., Brice, D., 1965. La flore oligocène de Cervera (Espagne). *Données complémentaires. Annales de la Société géologique du Nord* 85, 111–117.
- Edwards, W.N., Wonnacott, F.M., 1935. *Fossil Catalogus II: Plantae. Anacardiaceae* 20, 1–73.
- Ellis, B., Daly, D.C., Hickey, L.J., Johnson, K.R., Mitchell, J.D., Wilf, P., Wing, S.L., 2009. *Manual of Leaf Architecture*. The New York Botanical Garden, New York, p. 190.
- Engelhardt, H., 1886. Die Tertiärfloora des Jesuitengrabens bei Kundratitz in Nordböhmen. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolineae Germanicae Naturae Curiosorum* 48, 297–408.
- Engelhardt, H., 1914. Die Tertiäre Kieselgur von Altenschliff im Vogelsberg. *Die Pflanzen. Abhandlungen des Grossherzoglich Hessischen Geologischen Landesanstalt zu Darmstadt* 5, 261–337.
- Feist, M., Anadón, P., Cabrera, L., Choi, S.J., Colombo, F., Sáez, A., 1994. Upper Eocene–Lowermost Oligocene charophyte biozonation in Western Europe. *Newslett. Stratigr.* 30, 1–32.
- Fernández-Marrón, M.T., 1971. Estudio paleoecológico y revisión sistemática de la flora fósil del Oligoceno español. Ph.D. Thesis. Universidad Complutense de Madrid, Spain.
- Gillis, W.T., 1971. The systematics and ecology of poison-ivy and the poison-oaks (*Toxicodendron*, Anacardiaceae). *Rhodora* 73, 72–159.
- Heer, O., 1855. Flora tertiaria Helvetiae. Die tertiär Flora der Schweiz, Winterthur, p. 377.
- Heimsch, C., 1940. Wood anatomy and pollen morphology of *Rhus* and allied genera. *J. Arnold Arbor.* 21, 279–290.
- Hickey, L.J., Wolfe, J.A., 1975. The basis of angiosperm phylogeny vegetative morphology. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 62, 538–589.
- Holmes, M.G., Keiller, D., 2002. Effects of pubescence and waxes on the reflectance of leaves in the ultraviolet and photosynthetic wavebands: a comparison of a range of species: Ultraviolet leaf reflectance. *Plant Cell Environ.* 25 (1), 85–93.
- Ilynskaya, I.A., 1968. Neogenovye flory Zakarpatskoi oblasti USSR. *Leningrad Branch of Machin Science Institute, Academy of Science URSS, Leningrad*, p. 123 in Russian.
- Kornilova, V., 1956. The results of the studying of the Oligocene flora of Turgai. *Ann. Inst. Bot. Acad. Sci., Kazakhstan.S.S.R.* 3, 59–101.
- Krklec, V., 2010. Paleoklima I fosilini okoliši sarmata okolice Radoboje U Hrvatskom zagorju. Master Thesis. Faculty of Science and Mathematics, University of Zagreb (Croatia), p. 66 in Croatian.

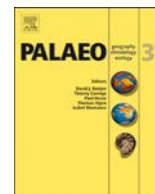
- Kvaček, Z., 2010. Forest flora and vegetation of the European early Palaeogene—a review. *Bull. Geosci.* 85 (1), 63–76.
- Kvaček, Z., Walther, H., 1998. The Oligocene volcanic flora of Kunddratice near Litoměřice, České Středohoří volcanic complex (Czech Republic)—a review. *Acta Mus. Nat. Pragae Ser. B. Hist. Nat.* 54, 1–42.
- Kvaček, Z., Walther, H., 2004. Oligocene flora of Bechlejovice at Děčké Středohoří mountains, Czech Republic. *Acta Mus. Nat. Pragae Ser. B. Hist. Nat.* 60 (1–2), 9–60.
- Lesquereux, L., 1891. The flora of Dakota Group (a posthumous work edited by F. H. Knowlton). U.S. Geological Survey Monographs 17, p. 400.
- Lindley, J., 1831. *An Introduction to the Natural System of Botany*. New York. p. 393.
- Linnaeus, C., 1753. *Species Plantarum*. Stockholm, Sweden. p. 1200.
- Mai, J.D., 1989. Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Syst. Evol.* 162, 79–91.
- Martínez-Millán, M., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2005. Leaf architecture of Anacardiaceae. *Rev. Mexic. Biodivers.* 76 (2), 137–190.
- Miller, A.J., Young, D.A., Wen, J., 2001. Phylogeny and biogeography of *Rhus* (Anacardiaceae) based on its sequence data. *Int. J. Plant Sci.* 162 (6), 1401–1407.
- Percy, K.E., Cape, J.N., Jagels, R., Simpson, C.J., 1994. Air Pollutants and the Leaf Cuticle. NATO ASI Series Vol 36. Springer-Verlag, Berlin.
- Piton, L.E., 1940. Paléontologie du gisement Éocène de Menat (Puy-de-Dôme) (Flore et Faune). *Mémoire de la Société d'Histoire Naturelle d'Auvergne*, 1. p. 102.
- Principi, P., 1926. La flora oligocenica di Chiavon e Salcedo. *Memorie per servire alla descrizione della carta geologica d'Italia*, Roma 10, 1–130.
- Puigdefàbregas, C., Muñoz, J.A., Vergés, J., 1992. Thrusting and foreland basin evolution in the Southern Pyrenees. In: McClay, K.R. (Ed.), *Thrust Tectonics*. Springer, Netherlands, pp. 247–254.
- Quer, P., 2009. *Diccionario de botánica*. Península, Barcelona, p. 1244.
- Roth-Nebelsick, A., Uhl, D., Mosbrugger, V., Kerp, H., 2001. Evolution and function of leaf venation architecture: a review. *Ann. Bot.* 87 (5), 553–566.
- Royer, D.L., Meyerson, L.A., Robertson, K.M., Adams, J.M., 2009. Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum*. *PLoS ONE* 4 (10), 1–10.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2014. Taxonomy and palaeobiogeography of charophytes from the Upper Eocene–Lower Oligocene of the Eastern Ebro Basin (Catalonia, NE Spain). *Geodiversitas* 36 (3), 385–420.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., Serra-Kiel, J., Gallardo, H., 2012. Stratigraphy and biostratigraphy (charophytes) of the marine–terrestrial transition in the Upper Eocene of the NE Ebro Basin (Catalonia, Spain). *Geol. Acta* 10 (1), 19–31.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., Costa, E., Barberà, M., Garcès, M., 2014. Calibration of Eocene–Oligocene charophyte biozones. *Stratigraphy* 11 (1), 61–81.
- Sanz de Siria, A., 1992. Estudio de la macroflora oligocena de las cercanías de Cervera; Colección Martí Madern del Museo de Geología de Barcelona. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 2, 143–170.
- Saporta, G., 1866. Végétation du Sud-est de la France à l'époque tertiaire. *Flore d'Armissan et de Peyrac, dans le bassin de Narbonne (Aude)*. *Ann. Sci. Nat., Bot.* 5 (4), 149–408.
- Schimper, W.P., 1874. *Traité de paléontologie végétale*. 3. Paris. p. 896.
- Tosal, A., Martín-Closas, C., 2016. Taphonomy and palaeoecology of the Oligocene flora from Cervera (Catalonia, Spain) and their implication in palaeoclimatic reconstruction. *Rev. Paleobot. Palynol.* 233, 93–103.
- Unger, F., 1847. *Chloris protogaea: Beiträge zur Flora der Vorwelt*. Wilhelm Engelmann, Leipzig, p. 270.
- Valero, L., Garcés, M., Cabrera, L.L., Costa, E., Sáez, A., 2014. 20 Myr of eccentricity paced lacustrine cycles in the Cenozoic Ebro Basin. *Earth Planet. Sci. Lett.* 408, 183–193.
- Vergés, J., Marzo, M., Santaaulàlia, T., Serra-Kiel, J., Burbank, D.W., Muñoz, J.A., Gimenez-Montsant, J., 1998. Quantified vertical motions and tectonic evolution of the SE Pyrenean foreland basin. In: Masclé, A., Puigdefàbregas, C., Luterbacher, H.P., Fernández, M. (Eds.), *Cenozoic Foreland Basins of Western Europe*. Geological Society, Special publication. 134, pp. 107–134.
- Wedmann, S., Uhl, D., Lehmann, T., Garrouste, R., Nel, A., Gomez, B., Smith, K., Schaal, S.F.K., 2018. The Konservat-Lagerstätte Menat (Paleocene; France) – an overview and new insights. *Geol. Acta*. 16 (2), 189–213.
- Weyland, H., 1934. *Beiträge zur Kenntnis der Rheinischen Tertiärfloora 1. Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt Berlin* 161, 1–122.
- Yi, T., Miller, A., Wen, J., 2004. Phylogenetic and biogeographic diversification of *Rhus* (Anacardiaceae) in the Northern Hemisphere. *Mol. Phylogenet. Evol.* 33, 861–879.
- Young, D.A., 1975. *Systematics of Rhus subgenus Lobadium section Styphoniae*. Ph.D. dissertation. Claremont Graduate School, Claremont, CA.
- Young, D.A., 1979. Heartwood flavonoids and the infragenetic relationships of *Rhus* (Anacardiaceae). *Am. J. Bot.* 66, 502–510.

The background of the page features several fossil plant specimens. At the top, there is a long, thin stem with a slightly textured surface. Below it, a Y-shaped stem structure is visible. In the lower-left corner, there is a cluster of small, dark, rounded fossil fragments. In the lower-right corner, a large, detailed fossil leaf is shown, displaying a clear network of veins and a serrated margin. A horizontal red line runs across the middle of the page, separating the header from the main text.

2. SEDIMENTOLOGIA, TAFONOMIA I PALEOECOLOGIA

Tosal, A., Sanjuan, J., Cartanyà, J., Martín-Closas, C., 2018. **Taphonomy and palaeoecology of the uppermost Eocene flora from Sarral (Eastern Ebro Basin): Palaeoclimatic implications.** *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 497, 66–81.

Doi: <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.02.006>



Taphonomy and palaeoecology of the uppermost Eocene flora from Sarral (Eastern Ebro Basin): Palaeoclimatic implications

Aixa Tosal^{a,*}, Josep Sanjuan^{a,b}, Joan Cartanya^c, Carles Martín-Closas^a

^a Departament de Dinàmica de la Terra i de l'Oceà, Facultat de Ciències de la Terra, Universitat de Barcelona-UB, 08028 Barcelona, Catalonia, Spain

^b Department of Geology, American University of Beirut-AUB, 11-0236 Beirut, Lebanon

^c Centre d'Història Natural de la Conca de Barberà, C/Pedrerà, 2 - 43400 Montblanc, Catalonia, Spain

ARTICLE INFO

Keywords:

Palaeobotany
Cenozoic
Palaeoclimate
Cyclicality
Non-marine environment

ABSTRACT

The global trend towards a colder and more arid climate at the Eocene-Oligocene boundary triggered significant changes in the European flora. Here we study the latest Eocene (Priabonian) flora from lacustrine deposits at Sarral in the Ebro Basin, Catalonia, Spain, to evaluate vegetation changes near this boundary. Three main taphofacies are recognised: (1) assemblages composed of small, size-sorted leaves represented by *Zizyphus*, Fabaceae leaflets and *Pinus* needles, inferred to be wind transported from open woodlands located distal from the lake; (2) assemblages composed of whole unsorted leaves belonging to Salicaceae, Myricaceae (*Myrica arensi* and *Comptonia schrankii*), Lauraceae (*Daphnogene* and *Laurophyllum*) and helophytic plant stems, interpreted as remains of a riparian community; (3) assemblages comprising disarticulated organs of *Tetraclinis*, Cupressaceae and a few torn leaves of *Myrica arensi* and Salicaceae, interpreted as derived from riparian or open woodland vegetation upstream from the lake. The Priabonian Sarral flora is similar to the nearby early Oligocene flora of Cervera, making it difficult to distinguish the effects of the Eocene-Oligocene climatic crisis upon the vegetation. Sedimentological analysis indicates that the Sarral leaf bed represents deposition during a drier period of small-order climate cycles, whereas the Cervera flora represents vegetation during a wetter period of a similar cycle but under the cooler and more arid environmental conditions of the early Oligocene, thereby disguising large-scale Eocene-Oligocene climatic change. Understanding such short-term sedimentary and climatic cycles is crucial in order to correctly interpret the regional climatic signal based on leaf physiognomy.

1. Introduction

The Eocene-Oligocene boundary represents the time when one of the most important global climatic changes of the Cenozoic took place (Zachos et al., 2001). These changes significantly affected vegetation in temperate and higher latitudes, which needed to adapt to more arid and colder conditions (Mosbrugger et al., 2005). Palaeoclimatic studies based on leaf physiognomy and the nearest living relative methods indicate that the global climatic change affected vegetation across Europe in different ways (Hren et al., 2013; Sheldon, 2009). In Central Europe (Germany, Austria, Czech Republic and Hungary), it is characterised by the spread of broad-leaved deciduous flora (*Quercus*, *Betula*, *Alnus*, etc.), which migrated southwards from higher latitudes in consequence of decreasing temperatures (Mai and Walther, 1985; Collinson, 1992, 2000; Mihajlović, 1993; Collinson and Hooker, 2003; Utescher and Mosbrugger, 2006). This flora differs from the contemporaneous vegetation of southern Europe (Spain, southern France, Italy and Serbia) with a prevalence of subtropical elements (e.g., *Phoebe*

and *Cinnamomum* according to Mai, 1991, Mai, 1995; Knobloch et al., 1993; Kvaček, 2010). The latter palaeogeographic area is considered to have been a refugium for this subtropical flora during the Eocene-Oligocene boundary and seems to be related to the origin of the Mediterranean flora (Mai, 1995; Kovar-Eder, 1996, 2003).

Knowledge of the Eocene-Oligocene flora from the southern part of Europe, especially in the Iberian Peninsula, is relatively poor and is based on a few palaeobotanical localities in the Ebro Basin (Catalonia, NE Spain). In this study, we focus on the upper Eocene plant-bearing beds from Sarral, located ca. 80 km east of Barcelona. The Sarral locality contains one of the few well-dated, latest Eocene (Priabonian) palaeobotanical records (vascular plant macroremains, palynomorphs, charophytes) in southern Europe and has long been studied from taxonomic, biostratigraphic, palaeoecological and palaeoclimatic perspectives (Fernández-Marrón, 1971a, 1971b, 1973a, 1973b; Feist et al., 1994; Cavagnetto and Anadón, 1996; Sanjuan et al., 2014). However, the plant taphonomy of this palaeobotanical site has yet to be analysed. As a result, nothing is known about fossilisation biases that may have

* Corresponding author.

E-mail address: atosal@ub.edu (A. Tosal).

affected the current view we have of this flora. For instance, one of the main characters of the Sarral flora is the small size of the fossil leaves. This character has been attributed to increasing aridity across the Eocene-Oligocene boundary (Fernández-Marrón, 1971b). However, an alternative hypothesis, which is tested here, would be that the final leaf deposit was taphonomically biased.

With the objective of characterising the fossilisation features of the Priabonian Sarral flora, we carried out a combined sedimentological and taphonomic analyses, mainly focused on the biostratigraphic processes. A new palaeoenvironmental reconstruction is proposed and compared to the recent taphonomic and palaeoenvironmental results obtained from the other significant fossil plant locality in the same basin, i.e., the early Oligocene flora from Cervera (Tosal and Martín-Closas, 2016). In addition, we compare the uppermost Eocene Sarral flora and the lower Oligocene Cervera flora to characterise the palaeoecological changes across the Eocene-Oligocene boundary in the Ebro Basin to obtain crucial information for future palaeoclimatic studies based on leaf physiognomy in southern Europe.

2. Geological setting

The Ebro Basin was formed in the Palaeogene as the south-Pyrenean foreland basin (Fig. 1A). Subduction of the Iberian plate beneath the European plate resulted in the uplift of the Pyrenees and the Catalan Coastal Chain, the two mountain belts that frame the basin to the north and east respectively (Puigdefàbregas et al., 1992). Sedimentation in the Ebro Basin was mainly marine during the early and middle Eocene, but shifted quite suddenly to non-marine deposition during the late Eocene, at chron C16n, when the entire basin became endorheic (Costa et al., 2010). Large alluvial systems developed adjacent to the Pyrenees and the Catalan Coastal Chain, and passed into lacustrine systems towards the basin centre (Colombo and Vergès, 1992; Nichols, 2004). Five such lacustrine systems ranging from latest Eocene (Priabonian) to early Miocene were described by Anadón et al. (1989). The development and extension of these lacustrine systems is related to eccentricity of the Earth's orbit (Valero et al., 2014). The second of these paleolakes, called the Anoaia System, is of Priabonian age and includes the Sarral plant locality described here (Fig. 1B, C). It lies stratigraphically below the Segarra lacustrine system that contains the other well-known palaeobotanical locality in the Eastern Ebro Basin, called Cervera (Sanz de Siria, 1992, 1996; Tosal and Martín-Closas, 2016), which is of early Oligocene (Rupelian) age (Costa et al., 2010; Sanjuan et al., 2014).

2.1. Sarral stratigraphy

The sedimentation at Sarral (Anoaia System) was mainly controlled by the uplift of the Coastal Catalan Range, in contrast with other lacustrine systems in the same basin, i.e., the Tàrrrega or Segarra systems, which were influenced by the uplift of the Pyrenees (Colombo, 1986; Gómez-Paccard et al., 2012). The Anoaia System has been widely studied from the stratigraphic and sedimentological point of view by Colombo (1980, 1986), Colldeforns et al. (1994) and Ortí et al. (2007). The formal lithostratigraphic subdivision of the Eocene-Oligocene from the southeast Ebro Basin proposed by Colldeforns et al. (1994) will be followed here. The studied sequence, up to 62 m thick, includes part of three successive lithostratigraphic units, from base to top called the Pira, Sarral and Blancafort Formations (Fig. 1B, C).

The Pira Formation is up to 200 m thick. It is mainly composed of massive gypsum, banded gypsum and gypsiferous red lutites that represent the evaporitic belt of a lake margin (Ortí et al., 2007). Laterally this formation grades to red clays, grey lenticular sandstones with cross-bedding and conglomerates, which form the Francolí River Member defined by Colldeforns et al. (1994), interpreted as fluvial deposits laterally fed by alluvial fans (Fig. 1C). To the northeast, gypsum of the Pira Formation grades to carbonate and siliciclastic deposits that correspond to the Rocafort Member, interpreted by Colldeforns et al.

(1994) as corresponding to fluvio-lacustrine deposits.

The Sarral Formation overlies the Pira Formation and passes laterally into the Francolí River Member of this formation and to the Espluga Formation according to Colldeforns et al. (1994). It is up to 70 m thick but, this thickness varies considerably laterally (Fig. 1C). The Sarral Formation consists of alternating tabular grey calcarenites, marlstones rich in plant remains and limestones rich in gastropods, ostracods and charophytes. This formation was attributed by Colldeforns et al. (1994) to deposition in a perennial lacustrine system with substantial fluvial influence. Based on the magnetostratigraphic data reported by Barberà et al. (2001), the Sarral Formation was deposited between 34.7 and 34.0 Ma ago (chron C13r). The micro-palaeontological content belongs to the *Theridomys golpeae* (MP19-20) local mammal reference level (Anadón et al., 1987; Agustí et al., 1987) and the European charophyte biozone of *Lychnothamnus vectensis* (Sanjuan et al., 2014).

The Blancafort Formation overlies the Sarral Formation. It was formally defined by Anadón et al. (1989) and consists of up to 75 m of fine- to medium-grained lenticular sandstones with large-scale epsilon cross-stratification covered by red to greenish mudstone, representing meandering river channels and their overbank deposits. Locally, the same formation includes marls with plane-parallel lamination rich in charophytes (Sanjuan and Martín-Closas, 2014). Based on the magnetostratigraphic data reported by Barberà et al. (2001), the Blancafort Formation was deposited 34.0–32.8 Ma ago. From the biostratigraphic point of view, this formation belongs to the *Theridomys golpeae* (MP19-20), *Th. aquatilis* (MP21) and *Th. calafensis* (MP22) local mammal reference levels (Anadón et al., 1987) and the *Lychnothamnus vectensis* European charophyte biozone (Sanjuan et al., 2014).

3. Palaeobotanical setting and collection history

The palaeobotanical locality of Sarral was first reported at the beginning of the 20th century by Vidal and Depéret (1906) and Fliche (1906). These authors studied the plant-bearing beds from a biostratigraphic perspective and attributed them to the Sannoisian local stage (lower Oligocene). Later, Bataller and Depape (1931, 1950) described a few species from Sarral within a more comprehensive study of the Oligocene flora of Catalonia. However, the first insight into the biodiversity of the Sarral flora was provided by Fernández-Marrón (1971a, 1971b, 1973a). Her results were later summarised in Sanz de Siria (1988) and some taxa were studied in more detail by Hably and Fernández-Marrón (1998). These studies were based on the collection obtained by Fernández-Marrón during her PhD thesis and stored in the Instituto Lucas Mallada, Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC, Madrid).

The taxonomy of Fernández-Marrón (1971a, 1971b and 1973a), Hably and Fernández-Marrón (1998) and Sanz de Siria (1992) is provided in Table 1. A complete revision of this taxonomy is needed but provisionally a simplified taxonomy has been used (Table 1).

From the palaeoecological point of view, Fernández-Marrón (1973a) recognised two plant communities in the Sarral flora. The palaeoenvironmental model was based on plant physiognomy analysis and comparison with extant relatives. At the lakeshore, the vegetation was dominated almost monospecifically by *Salix*, which would have formed a riparian community, whereas beyond this community and distally from the lake, a leguminous-dominated plant assemblage would have grown in association with species from the Fagaceae, Betulaceae and Lauraceae. Fernández-Marrón (1973b) also provided the first palaeoclimatic interpretation of the Sarral flora, whereby the abundance of xerophytic plants was interpreted as indicating a subtropical climate with a long season of drought.

The first data on the palynology from the middle Eocene (Bartonian) to the early Oligocene of the Ebro Basin, including the Sarral Formation, were provided by Cavagnetto and Anadón (1996). This study revealed the large-scale evolutionary trends of the regional

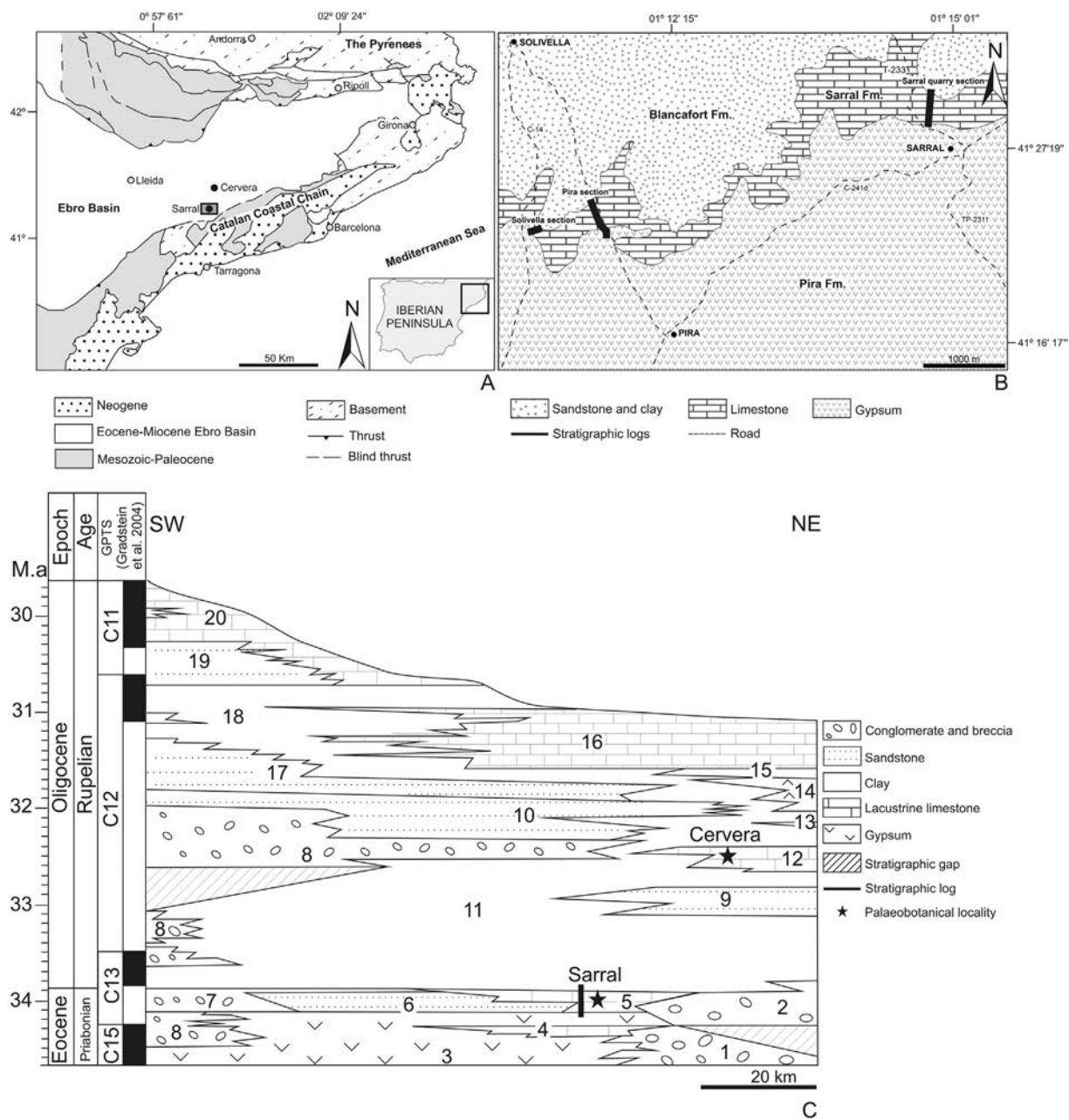


Fig. 1. Geological setting of the study area. A., Geological map of the Ebro Basin with location of the study area, modified from Vergés et al. (1998); B., Geological map of Sarral with the location of the sections studied; C., Chronostratigraphy of the Cenozoic in Ebro Basin (modified from Barberà, 1999). Key to stratigraphic numbering: St. Miquel de Montclar Formation (1), Bellprat Member (2), Pira Formation (3), Rocafort Member (4), Sarral Formation (5), Riu Francolí Member (6), Espluga Formation (7), Montsant Formation (8), Rauric Member (9), Gavatxa Formation (10), Blancafort Formation (11), Montmaneu Formation (12), Panadella Formation (13), Talavera Formation (14), Solsona Formation (15) Tàrrrega Formation (16), Margalef Formation (17), Albí Formation (18), Cogul Formation (19), Marqueses Formation. (20).

floristic assemblages during the Eocene-Oligocene global cooling events in the Ebro Basin. The results of these authors were largely consistent with the conclusions of Fernández-Marrón (1973b) in documenting a subtropical palaeoclimate with a prolonged dry season during the Priabonian.

The Sarral macroflora dataset increased substantially during the 1990s, when palaeontological excavations led by Mr. Toni Vilaseca, a teacher at the local high school from Montblanc, were carried out in a quarry near Sarral. Sampling was performed with taphonomic criteria, rendering this collection extremely valuable for carrying out a palaeoecological analysis. Nevertheless, most of the material has largely remained unstudied to date, with the exception of one minor study (Cartañà, 1992).

For a long time, the plant locality of Sarral was thought to be

Oligocene in age, almost coeval with another important plant locality in the Eastern Ebro Basin at Cervera. While Sarral was considered to include fluvial-influenced lacustrine facies, Cervera was thought to represent open lacustrine facies (Fernández-Marrón, 1973b). This view was challenged by the stratigraphic and biostratigraphic studies of Anadón et al. (1989), which showed that the localities belonged to two different lacustrine systems of different age, called the Anoia and Segarra systems, respectively. Furthermore, Anadón et al. (1992) and Feist et al. (1994) carried out thorough studies of the charophyte biostratigraphy from the Ebro Basin, which indicated that the Sarral flora corresponds to the *Lychnothamnus vectensis* biozone that includes the Eocene-Oligocene boundary, whereas the Montmaneu Formation (Cervera locality) belonged to the *Chara microcera* biozone, which belongs to a younger age in the early Oligocene. Despite this

Table 1
Taxonomic list of the Priabonian macroflora species from Sarral.

Previous studies Fernández-Marrón (1971a, 1971b, 1973a), Hably and Fernández-Marrón (1998) Sanz de Siria (1992)	Present study
Cl. Liliopsida	Cl. Liliopsida
Or. Poales	Or. Poales
Fam. Poaceae	Fam. Poaceae
<i>Poacites Brongniart</i>	Fam. Typhaceae
	<i>Typha</i> Linné
Or. Arecales	Or. Arecales
Fam. Arecaeae	Fam. Arecaeae
<i>Flabellaria</i> Stenberg	<i>Sabal</i> Adans
<i>Sabal</i> Adans	
Cl. Magnoliopsida	Cl. Magnoliopsida
Or. Fagales	Or. Fagales
Fam. Betulaceae	Fam. Fagaceae
<i>Betula</i> Linnaeus	<i>Quercus</i> Unger
Fam. Fagaceae	
<i>Fagus gautieri</i> Laurent and Marty	
<i>Quercus hispanica</i> Unger	
<i>Q. proevctifolia</i> Saporta	
<i>Q. weberi</i> Heer	
<i>Q. elanea</i> Unger	
Or. Myricales	Or. Myricales
Fam. Myricaceae	Fam. Myricaceae
<i>Comptonia schrankii</i> Berry	<i>Comptonia schrankii</i> Berry
<i>Myrica oligocena</i> Boulay	<i>Myrica arensi</i> Arenes and Depape
<i>M. aff. faya</i> Aiton	
Or. Salicales	Or. Salicales
Fam. Salicaceae	Fam. Salicaceae
<i>Salicites</i>	<i>Salix</i> Linné
<i>Salix angusta</i> Al. Braun	
<i>S. media</i> Heer	
Or. Laurales	Or. Laurales
Fam. Lauraceae	Fam. Lauraceae
<i>Cinnamomum lanceolatum</i> Heer	<i>Daphnogene</i> Unger
<i>C. martyi</i> Fritel	<i>Laurophyllum</i> Goepfert
<i>C. polymorphum</i> Heer	
<i>Phoebe cervarensis</i> Depape	
<i>P. sarrealensis</i> Fernández-Marrón	
Or. Rhamnales	Or. Rhamnales
Fam. Rhamnaceae	Fam. Rhamnaceae
<i>Zizyphus zizyphoides</i> Unger	<i>Zizyphus zizyphoides</i> Unger
Or. Sapindales	
Fam. Anacardiaceae	
<i>Rhus pyrrhae</i> Unger	
Or. Fabales	Or. Fabales
Fam. Fabaceae	Subfamily Faboideae
<i>Acacia parschlugiana</i> Unger	Subfamily Mimosoideae
<i>Colutea salteri</i> Heer	Subfamily Caesalpinioideae
<i>Podogonium knorrii</i> Al Braun	
<i>Caesalpinia micromera</i> Heer	
<i>Dalbergia bella</i> Heer	
Or. Ebenales	
Fam. Sapotaceae	
<i>Bumelia minor</i> Unger	
Cl. Pinopsida	Cl. Pinopsida
Or. Pinales	Or. Pinales
Fam. Pinaceae	Fam. Pinaceae
<i>Pinus</i> Linnaeus	<i>Pinus</i> Linnaeus
Fam. Cupressaceae	Fam. Cupressaceae
<i>Sequoia</i> Endlicher	<i>Tetraclinis</i> Masters
<i>Tetraclinis</i> Masters	

biostratigraphic dating, Sarral was still assigned solely to the Oligocene for years (e.g. Cavagnetto and Anadón, 1996), until Barberà (1999) devoted his PhD to the magnetostratigraphy of the NE Ebro Basin. This study yielded a more precise age for the Sarral plant-bearing bed, which was assigned to chron C13r of latest Priabonian age (34.7–34.0 Ma).

4. Material and methods

In order to undertake stratigraphical and sedimentological analyses, three representative sections were measured and correlated from the lithostratigraphic point of view. The Sarral quarry section (base coordinate 41°27'02"N, 01°14'17"E, top coordinate 41°26'59"N, 01°14'22"E) is located in an abandoned quarry 500 m north of the village of Sarral, next to the T-233 road, and corresponds to the eastern section. The Pira section (base coordinate 41°26'06"N, 01°11'35"E, top coordinate 41°26'21"N, 01°11'21"E) corresponds to the central section and is located along a concrete track from Pira to Solivella, near a ravine called Barranc Xano. Finally, the western section was built up 8 km west from Sarral (base coordinate 41°22'08"N, 01°09'21"E, top coordinate 41°22'11"N, 01°09'24"E), about 2 km south of Solivella and next to the C-14 road. Based on these sections, a study was conducted of sedimentology, carbonate microfacies and plant taphonomy.

The plant remains studied in the Sarral quarry were collected during several excavations from 1991 to 1995 with permission from the owner of the active quarry, Mr. Florenci Mateu. Several horizons of the same plant-bearing bed were sampled systematically. In parallel, plant taphonomic characters were taken into account, particularly the size of leaves and leaflets and the type and degree of leaf preservation. The collection consists of nearly 850 macroremains (quotation numbers SA-1001 to SA-1850)-stored in the Conca de Barberà county Museum (Museu Comarcal de la Conca de Barberà, MCCB), specifically in the building housing the Natural History Centre, Montblanc, Catalonia, Spain.

The taphonomic study is mainly referred to the leaf assemblage. Comminuted plant debris and other indeterminable plant remains were excluded from the quantitative characterisation of these assemblages although they were taken into account in the qualitative taphonomic analysis. However, some taxa have been reassigned taxonomically, based on recent systematic studies. The collection studied is composed of representatives of 11 families (Table 1). Liliopsida are represented by Arecaeae; Poaceae and Typhaceae (Fig. 2A). Magnoliopsida include eight families: Fagaceae with only one specimen of *Quercus* sp., Myricaceae composed of elongate leaves similar to those found in Cervera and attributed by Sanz de Siria (1992) to *M. arensi* Arenes and Depape (Fig. 2B) and *Comptonia schrankii* (Fig. 2C). The Salicaceae is represented by *Salix* sp. and the Rhamnaceae by *Zizyphus zizyphoides* (Fig. 2D). The Lauraceae include *Daphnogene* sp. (assigned to *Cinnamomum* by Fernández-Marrón, 1971b) and *Laurophyllum* (Fig. 2E) that was assigned to two species of genus *Phoebe* by Fernández-Marrón (1971a, 1971b). The Fabaceae are represented by undetermined leaves with resemblances to the three subfamilies (Faboideae, Mimosoideae and Caesalpinioideae, Fig. 2F). Meanwhile, conifers were represented by Pinaceae (Fig. 2G) and Cupressaceae. (Fig. 2H, I and J). Besides plants, only a few specimens of arthropods were found in the upper Priabonian of Sarral (Cartañà, 1992). In addition, small fishes belonging to genus *Prolebias* were described by Gaudant (1982).

Lacustrine facies were also sampled for microfacies analysis. Thin-sections, 30 µm in thickness, were prepared from selected limestone, calcarenite and marlstone beds. Microfossils, mainly gyrogonites, were obtained from unconsolidated marls after disaggregation in a solution of water and hydrogen peroxide, followed by sieving through 0.2, 0.5 and 1 mm meshes. Microfossils were handpicked under a stereomicroscope Wild at × 40. These thin sections and the microfossils are housed in the same repository as the macroremains (quotation numbers SA-1851 to SA-1875).

5. Stratigraphic and sedimentologic analyses

The sedimentological study of three sections in the Sarral Formation (Fig. 3) in combination with plant taphonomic data form the two cornerstones to construct a palaeoenvironmental model for the Sarral vegetation.

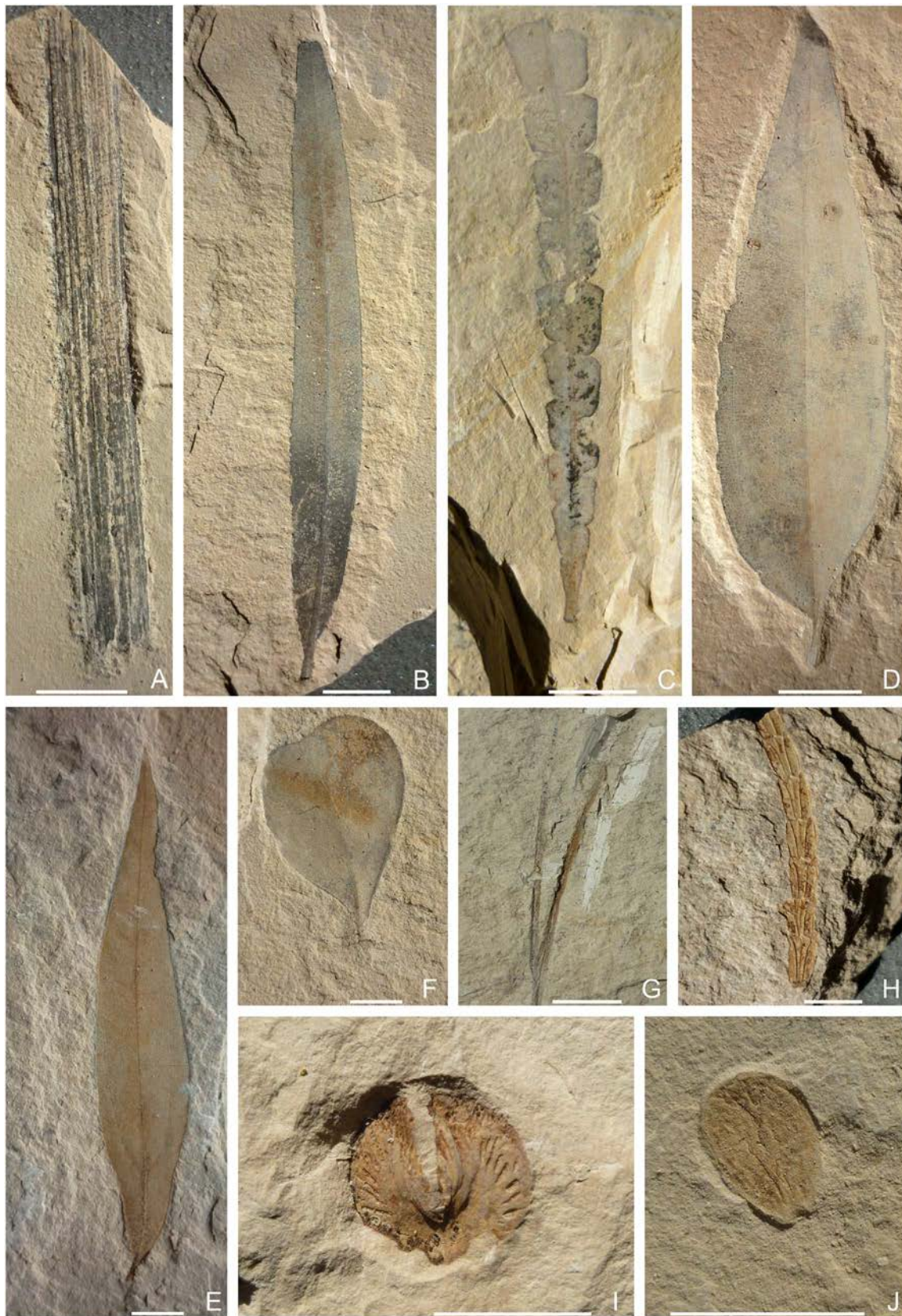


Fig. 2. Some characteristic fossil plants in the Sarral plant-bearing bed. Scale bar 1 cm. A., Poaceae SA-1708; B., *Myrica arenisi* SA-1520; C., *Comptonia schrankii* SA-1618; D., *Zizyphus zizyphoides* SA-1562; E., Lauraceae (SA-1161); F., Fabaceae SA-1118; G., *Pinus* sp. SA-1008.; H., *Tetraclinis* shoot SA-1171; I., *Tetraclinis* cone SA-1395; J., Cupressaceae bract-scale complex SA-1174.

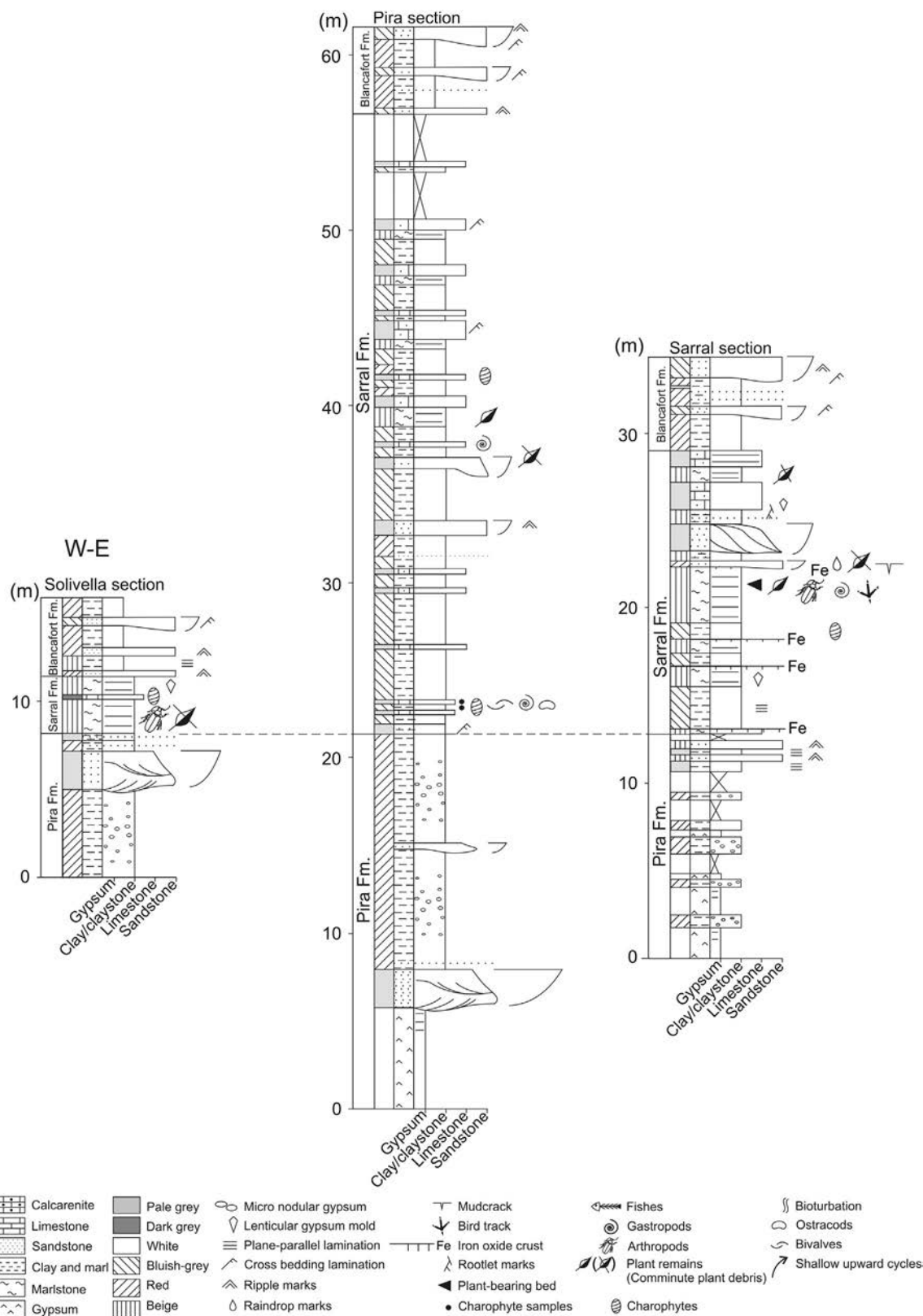


Fig. 3. Correlation of the three stratigraphic sections with sample-position.

5.1. Facies

The thickness of the Sarral Formation is laterally variable. In the easternmost section, corresponding to the Sarral quarry, it is 17 m thick. In contrast, at Pira, 6 km to the west, it increases to 37 m thickness,

whereas in the westernmost section, near Solivella, it is only 6 m thick. The base of this formation, mainly composed of bluish grey marls, is clearly visible in the Pira section. The central part of the succession is characterised by alternating calcarenite and finely laminated marlstone. Calcarenite is better represented in the Pira section, while

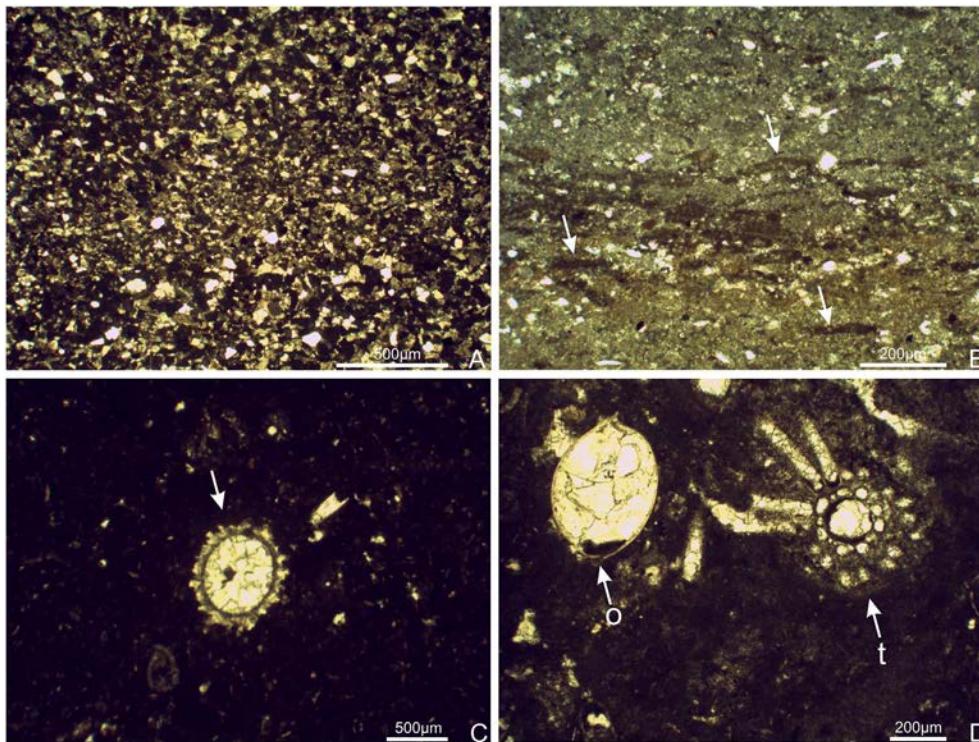


Fig. 4. Microfacies of carbonate facies from Sarral Formation. A., calcarenite from facies 1 of Solivella section; B., cyanobacterial mat (dark horizons marked with arrows) from facies 3 of Sarral section; C., Gyrogonite of *Harrisichara* sp. (arrow) from the limestone facies 4 of Pira section; D., Thallus (t) with attached whorls of branchlets, ostracod (o) from facies 4 obtained from Pira section.

laminated marlstone prevails in the Sarral quarry section. In all the sections, the top of this formation is marked by lenticular sandstones and red clays. Eight different facies have been recognised as follows:

Facies 1 consists of massive, grey calcarenites (0.1–1 m thick), sometimes slightly dolomitised, with grainstone fabrics and well-sorted grain sizes, of 127 μm in mean value (Fig. 4A). They are composed of 50% subrounded micritic limestone grains, 48% angular quartz and 2% of other components including opaque minerals, feldspars and small portions of wood. Rarely, at the bottom of these bodies, there are lenticular gypsum crystals (1–3 cm across), preserved as casts, with the longer axis oblique or perpendicular to the stratification. The tabular shape of the calcarenite beds, the lack of sedimentary structures and presence of grainstone fabrics and well-sorted, small-sized detritic components suggest that they were transported by low energy laminar flows before being deposited on the lake bottom, similar to the model presented by [Surdam and Wolfbauer \(1975\)](#) for a Eocene playa-lake from the Green River Formation (Wyoming, USA). According to [Ortí et al. \(2007\)](#), the gypsum crystals observed at the base of the calcarenite beds grew within the water-sediment interface of an evaporitic environment.

Facies 2 is composed of bluish grey, poorly laminated marls, 1–3 m thick. These contain abundant lacustrine fauna and flora, such as ostracods, gastropods, charophyte thalli (*Charaxis* sp.), gyrogonites (*Lychnothamnus stockmansii*, *Harrisichara tuberculata* and *Psilochara* aff. *acuta*) and terrestrial remains such as micromammal remains. The marl was deposited by decantation of mud in a shallow and permanent alkaline lake. The abundant and well-preserved benthic fauna and flora represent an autochthonous benthic assemblage indicating a freshwater, alkaline and well-oxygenated lake, where the carbonate content was mainly biogenically produced. The poor lamination is the result of intense bioturbation.

Facies 3 is represented by beige, finely laminated marlstones, 0.2–5 m thick, rich in well-preserved plant remains, including the leaf assemblage studied here, aquatic isopods and insects, and sporadically small fishes and bird tracks. The millimetre-thin plane-parallel lamination, occasionally building small domes (Fig. 5A), is composed of alternating horizons of light and dark grey marlstone, the latter

sometimes ferruginised. About 10 μm thick calcified filaments are visible in thin-sections (Fig. 4B). At the bottom of some marlstone beds, there are isolated lenticular gypsum casts (Fig. 5B), placed in vertical position, similar to those observed in facies 1. In the Sarral quarry section, the marlstone beds are topped by a millimetre thick ferruginous crust with ripple lamination (Fig. 5C), raindrop marks and mud cracks. These top beds are also rich in comminuted plant debris and helophytic plant remains. This facies is interpreted as recording the cyclic growth of microbial mats in a very shallow brackish lake with abundant siliclastic inputs. The dark and sometimes ferruginous organic horizons are interpreted as being the result of biodegradation of microbial biofilms under anoxic conditions. The size and calcification of the filaments suggest cyanobacterial affinity for these microbes. The well-preserved gypsum casts found at the base of some marlstone beds were probably formed interstitially within the sediment in an aquatic environment with a high sulphate concentration and subject to considerable evaporation ([Gibert et al., 2007](#); [Ortí et al., 2007](#)). The saline and very shallow water column was oxygenated but could only host an impoverished fauna made up of poorly diverse small fishes, isopods and aquatic insects. These conditions of high salinity would have enhanced the development of microbial mats, which would have trapped the remains of plants, fish, isopods and aquatic insects deposited on the lake bottom, preserving them underneath the mat surface in an anoxic environment. Microbial mats have been shown in recent indoor experiments to be crucial for the exceptional preservation of fossil organic remains ([Guerrero et al., 2016](#)). Lastly, the ferruginous crust situated at the top of this facies represents a pause in detrital sedimentation and probably the end of the freshwater input, leading to rapid evaporation of the water table and final subaerial exposure of the lake bottom, as shown by mud cracks and drop casts.

Facies 4 is composed of dark grey limestone beds, up to 10 cm thick, with wackestone fabrics. These beds are tabular and limited in lateral continuity to 50 m. They are rich in ostracods, limnic gastropods, bivalves, and charophyte gyrogonites and corticated thalli (Fig. 4C), which occasionally show attached whorls of branchlets (Fig. 4D), but without plant macroremains. The articulated charophytes and other calcified remains of lacustrine benthic organisms found in this facies

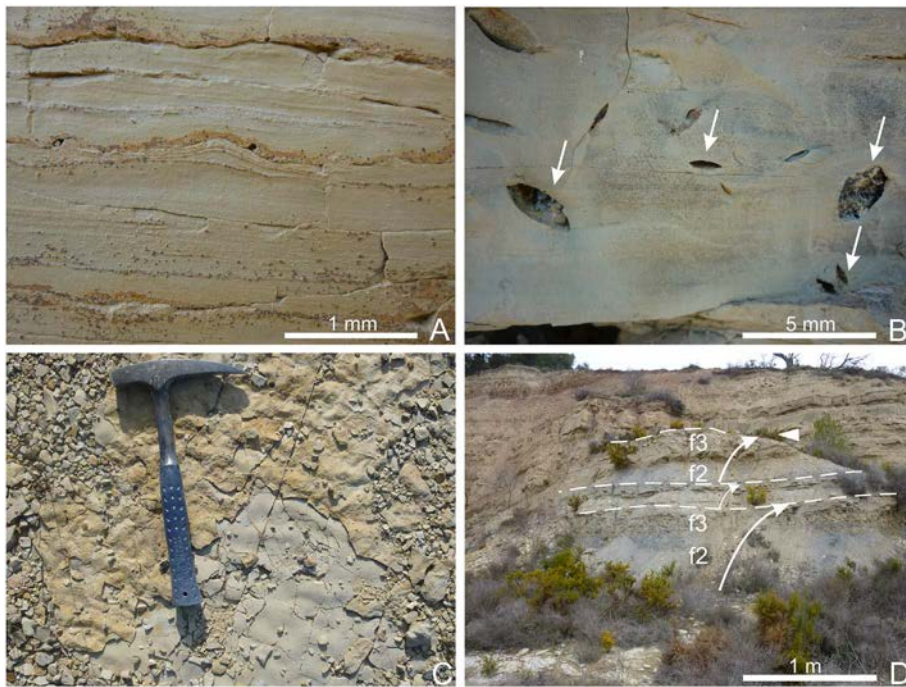


Fig. 5. Lithofacies of Sarral Formation. A., Finely laminated marlstone with occasional dome lamination from facies 3 (Sarral section); B., Base of marlstones from facies 3 of Sarral section with moldic porosity of gypsum crystals (arrows); C., Millimetric ferruginous crust from the top of marlstone from facies 3 with ripple lamination (Sarral section); D., Vertical facies association of Sarral Formation (Sarral section) forming shallowing upward cycles (vertical arrows); f2., marls rich in benthic fauna f3., finely laminated marlstone with fossil plants studied. Arrowhead point leaf bed studied. Hammer length for scale: 32 cm.

indicated in situ deposition in a well-oxygenated lake bottom, which prevented the preservation of organic remains such as plant leaves. According to the palaeoenvironmental model proposed for the Moia Limestone Member (Artés Formation) from the late Eocene of the Eastern Ebro Basin (Spain) by Sanjuan and Martín-Closas (2012), this facies would correspond to sedimentation in a shallow, permanent and alkaline lake with well-developed charophyte meadows.

Facies 5 consists of grey, medium to fine-grained sandstones with epsilon cross-bedding, forming lenticular beds, 0.5–1 m thick and 10–20 m wide. The cross-bedding sets are 0.5 m thick and 10 m long, and separated from each other by 5 cm of grey siltstone. Occasionally, the bottom of this facies is rich in small, rounded plant axes (up 3 cm long). This facies is interpreted as the infilling of small meandering river channels. The epsilon cross-bedding sets correspond to lateral accretion of point bars within these channels and their lax shapes indicate low energy flux. The plant axes are found as a lag deposit of the fluvial channel. Their small size indicates a low energy water flow.

Facies 6 is composed of siltstone from dark grey to beige colour and 40–60 cm thick. These siltstone beds are usually found above previous facies. Their bottom is slightly laminated and dark grey coloured, while the top is massive, beige in colour, and locally slightly carbonated. The top of the siltstone beds shows cylindrical burrows, vertically orientated, up to 0.2 cm in diameter, probably corresponding to the ichnogenus *Skolithos*, and branched burrows, 5 cm long and 0.2 cm wide, rich in organic matter. These types of siltstone were deposited in abandoned fluvial channels during flooding events, based on Miall's (1981) depositional model. The dark colour and plane-parallel lamination from the base indicate an undisturbed bottom under anoxic conditions, which were probably produced by the degradation of abundant organic matter. In contrast, massive fabrics from the top of this facies are the result of intense bioturbation in an oxygenated environment. Vertical burrows attributed to *Skolithos* were generated by invertebrates, while the vertical and branched burrows are related to root traces.

Facies 7 is represented by poorly laminated red clays, 10–50 cm thick, with horizontal continuity of hundreds of metres. Sporadically, these are intercalated with grey tabular silts, up to 5 cm thick and 50 m wide, rich in gyrogonites corresponding to *Psilochara* aff. *acuta*. Red clays represent floodplain deposits sedimented by decantation of the

suspended load at late stages of flooding events. Occasionally, temporary and well-oxygenated small ponds with a strong terrigenous influence remained after a flood and could host monospecific charophyte communities.

Facies 8 consists of tabular, grey, fine-grained sandstones with ripples and planar cross-bedding. These bodies are up to 10 cm thick and 25–50 m in width. Locally, the lamination may contain abundant comminuted plant debris up to 2 cm in diameter, composed of helophytic plant portions, seeds, undetermined axes and portions of leaves. These sandstone beds are interpreted as proximal deposition beyond the river banks during flooding events. The abundant comminuted plant remains were transported in suspension within the river during a high regime flow and deposited overbank. Abundant helophytic plant remains suggest a direct supply from river bank communities.

5.2. Facies associations

The stratigraphic and sedimentological study carried out in Sarral Formation shows three facies associations:

- (1) Facies association A (Fig. 6A) is characterised by the succession of bluish grey marls (facies 2) at the base, passing upwards to limestones with wackestone fabrics (facies 4), both rich in benthic lacustrine fauna and flora. This facies association occurs at the base of the Sarral Formation in the Pira section and would represent shallowing-upward lacustrine sequences ranging from the relatively deeper lake, represented by marls, to the lakeshore represented by charophyte limestones. The abundance of benthic organism fossils in both facies indicates a permanently oxygenated lake bottom.
- (2) Facies association B (Fig. 6B) is formed by a succession of calcarenite (facies 1 Fig. 4A), followed by bluish grey marls (facies 2), covered by finely laminated beige marlstones with abundant and well-preserved plant remains and topped by a ferruginous crust (facies 3). Although this facies association is very common in the three sections studied, it is best exposed in the Sarral quarry and Pira sections, the former showing better development of facies 3 (Fig. 5D) while facies 1 is best represented in Pira. In the Solivella section, finely laminated marlstones (facies 3) are interrupted by an intercalation of limestone rich in remains of a benthic community

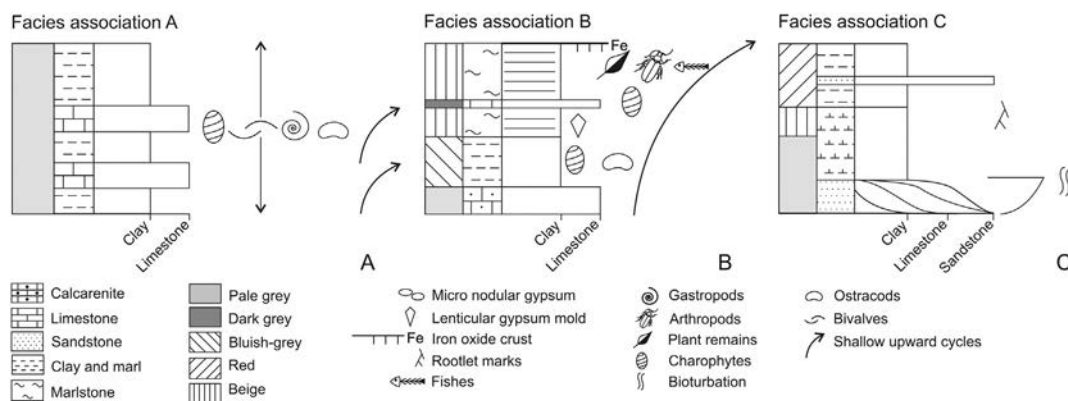


Fig. 6. Conceptual facies association (A–C) described in the text.

(facies 4). The cycles of facies 1–2–3 are attributed to shallowing-upward lacustrine sequences with a gradual increase in salinity. The basal interval corresponds to massive calcarenite (facies 1) that is interpreted as a sheet-flow of low hydrodynamism, riverine in origin, and would represent an initial flooding event after an interval of subaerial exposition. The middle interval corresponds to marl rich in biogenic content (facies 2) and represents the main development of a shallow, freshwater and permanent lake with a well-oxygenated lake bottom. Finally, these lacustrine facies grade upwards to a temporary, evaporitic lake dominated at the lake bottom by cyanobacterial mats (facies 3). At Solivella, saline conditions during the development of the evaporitic lake ceased for a short period and freshwater conditions resumed, inducing the demise of the microbial mat and the development of a diverse benthic community dominated by charophytes (facies 4). Facies association B is extremely significant to understand the origin of the plant-bearing assemblages (thanathocoenoses and taphocoenoses) studied here.

- (3) Facies association C (Fig. 6C) is represented by the superposition of lenticular sandstones with epsilon cross-stratification (facies 5) followed by grey silts with rootlet marks at the top (facies 6), and finally covered by red clays (facies 7) with sporadic intercalations of thin tabular sandstones (facies 8). This succession is observed in all studied sections, but is better exposed in the Sarral quarry section. The entire succession corresponds to a fining-upward sequence representing the infilling of a meandering river channel grading to floodplain deposits. The lenticular sandstones with epsilon cross-stratification represent an active meandering river channel with lateral accretion of point bars. Locally, lateral river migration led to the abandonment of channels that were filled in with grey organic silts (facies 6). The final stages of this channel abandonment allowed hygrophilous plant to grow, as indicated by rootlet marks on top. Finally, red clays and thin tabular sandstones (facies 7 and 8 respectively) correspond to floodplain deposits. This facies association represents the transition of the Sarral lake to the fluvial system of the Blancafort Formation.

5.3. Depositional model of the Sarral lacustrine system

The Sarral lacustrine system appears to have developed in two stages, the first of which (Stage 1, Fig. 7B) is dominated by facies association A, corresponding to limestones and marls rich in charophytes, ostracods and gastropods. These benthic organisms indicate a shallow, freshwater and alkaline lake with a well-oxygenated lake bottom. The lake centre was occupied by marls (facies 2) while the lake margin was composed of charophyte-rich limestones, produced by charophyte meadows that would represent the main carbonate factory (facies 4). At this stage, the lake was relatively small, mostly limited to the Solivella and Pira areas.

Stage 2 is represented by facies association B (Fig. 7C). This stage is characterised by a larger, shallow lake, well-represented from Solivella to Sarral and showing an alternation of freshwater and higher salinity (sulphate) conditions. The source of the sulphate would have been the gypsum from the underlying Pira Formation and/or other regional sulphate sources, such as the Triassic Keuper facies of the Catalan Coastal Chain. Of most significance for this study is the finding that during the episodes of high salinity, the benthos was restricted to cyanobacterial mats (facies 3) while the nekton included rare small fishes, isopods and aquatic insects. The macroremains that reached the lake (mainly the leaves studied here) were trapped by the cyanobacterial mat and sealed under anoxic conditions in the deeper mat horizons, where they were partly ferruginised by anoxic bacteria.

The recurrent alternation of freshwater and saline conditions was probably climatically driven, with wetter periods first producing sheet-flow deposition of the basal calcarenite of each cycle and later allowing deposition of lacustrine marl with a well-developed freshwater flora and fauna. In contrast, drier periods are represented by laminated marlstones. During these intervals, increased evaporation raised the sulphate concentration, leading to the interstitial precipitation of gypsum and the development of microbial mats. Eventually, the freshwater and sediment inputs ceased and a ferruginous crust developed before the lake bottom became subaerially exposed.

6. Plant taphonomic analysis

The palaeobotanical collection from Sarral was obtained from a 50 cm thick bed of finely laminated marlstones, sampled at the Sarral quarry section, corresponding to facies 3. The top of this bed, a ferruginous crust, was also sampled. Based on the sedimentary and the taphonomic features of plant macroremains, four taphonomic assemblages which reflect the necrobiotic and biotaphonomic processes, i.e. thanatocoenoses and taphocoenoses, were recognised and are described below. Most of the plant remains are preserved as extremely fine ferruginous pellicles that allowed the details of the leaf venation to be studied, but did not preserve cellular (cuticular) details. This preservation was the result of the sulphate-reducing bacteria during the fossil diagenesis and characterises the oryctocenosis.

6.1. Plant taphofacies from finely laminated marlstones

- (1) Taphofacies characterised by complete leaves without size or shape selection and well-preserved helophytic stem portions. This includes 46% of the total plant remains recorded in the collection studied. From the taxonomic point of view, this assemblage is composed of stems of helophytic plants corresponding to *Typha* and *Poaceae* (20%), large and complete *Lauraceae* leaves corresponding to *Laurophyllum* and *Daphnogene* (9%), *Comptonia schrankii* (5%), *Myrica arensi* (7%) and *Salicaceae* (2%) and indeterminate elongate

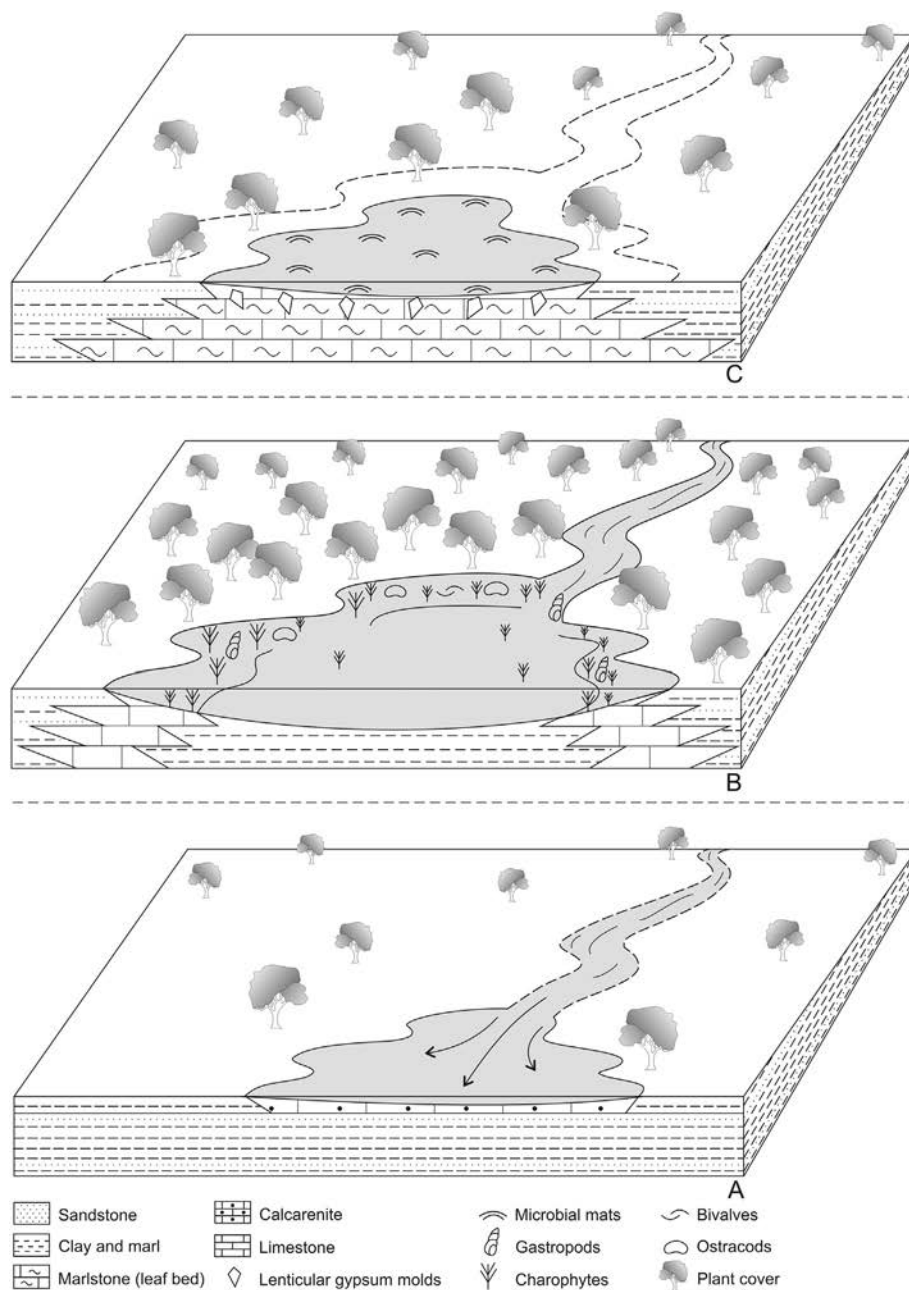


Fig. 7. Depositional model of the lacustrine deposits from Sarral. A., Early stage of lake development with deposition of calcarenite; B., Wet interval of a climate cycle with deposition of marls and limestones; C., Dry interval of a climate cycle with deposition of finely laminated marlstones.

leaves that probably correspond to Myricaceae or Salicaceae (3%). The helophytic stem portions range between 1–8 cm in length and 0.2–0.7 cm in width. Elongate and complete angiosperm leaves (up to 10 cm long) that generally preserve the petiole are represented by *Myrica arenisi* and Salicaceae. A few *Myrica arenisi* specimens show well-marked skeletonisation (Fig. 8A). Most of the Lauraceae leaves are complete and range between 3–12 cm in length (Fig. 8B). Many of the dissected leaves of *Comptonia schrankii* are complete and their size varies between 0.4–2.2 cm in length (mean 1.4 cm) and 0.2–0.6 cm in width (mean 0.4).

Based on the field observations carried out by Gastaldo (1988), complete and non-selected leaves, such as those of Lauraceae, Salicaceae and Myricaceae in Sarral, indicate a direct supply to the lake by gravitational fall. The skeletonisation of *Myrica arenisi* leaves reflects a longer stay in the oxygenated lake bottom, where they began to decay, before being sealed by the cyanobacterial mat.

Whole leaves with the petiole still attached from *Comptonia schrankii* suggest that they were directly supplied to the lake by gravitational fall. As with the extant *Comptonia*, which is only represented by *Comptonia peregrina*, this plant was probably deciduous, enhancing the gravitational fall process. The short or null transport distance of the plant remains of this assemblage suggests that they were parautochthonous in the depositional setting.

- (2) Taphofacies characterised by small, size-sorted and complete leaves and leaflets. These remains represent 35% of the total plant remains of the collection studied and correspond to leaflets of the Fabaceae (20%), small leaves of *Zizyphus zizyphoides* (14%), and small *Pinus* needles (1%). All of them are relatively small (mean 2–5 cm) and well-preserved, generally with the petiole still attached. Leaflets of Fabaceae are usually 2–3 cm long (Fig. 8C) but rare specimens may reach up to 7 cm in length (Fig. 8D). Leaves of *Zizyphus* are 5 cm (rarely up to 10 cm) long and are generally complete. *Pinus* needles

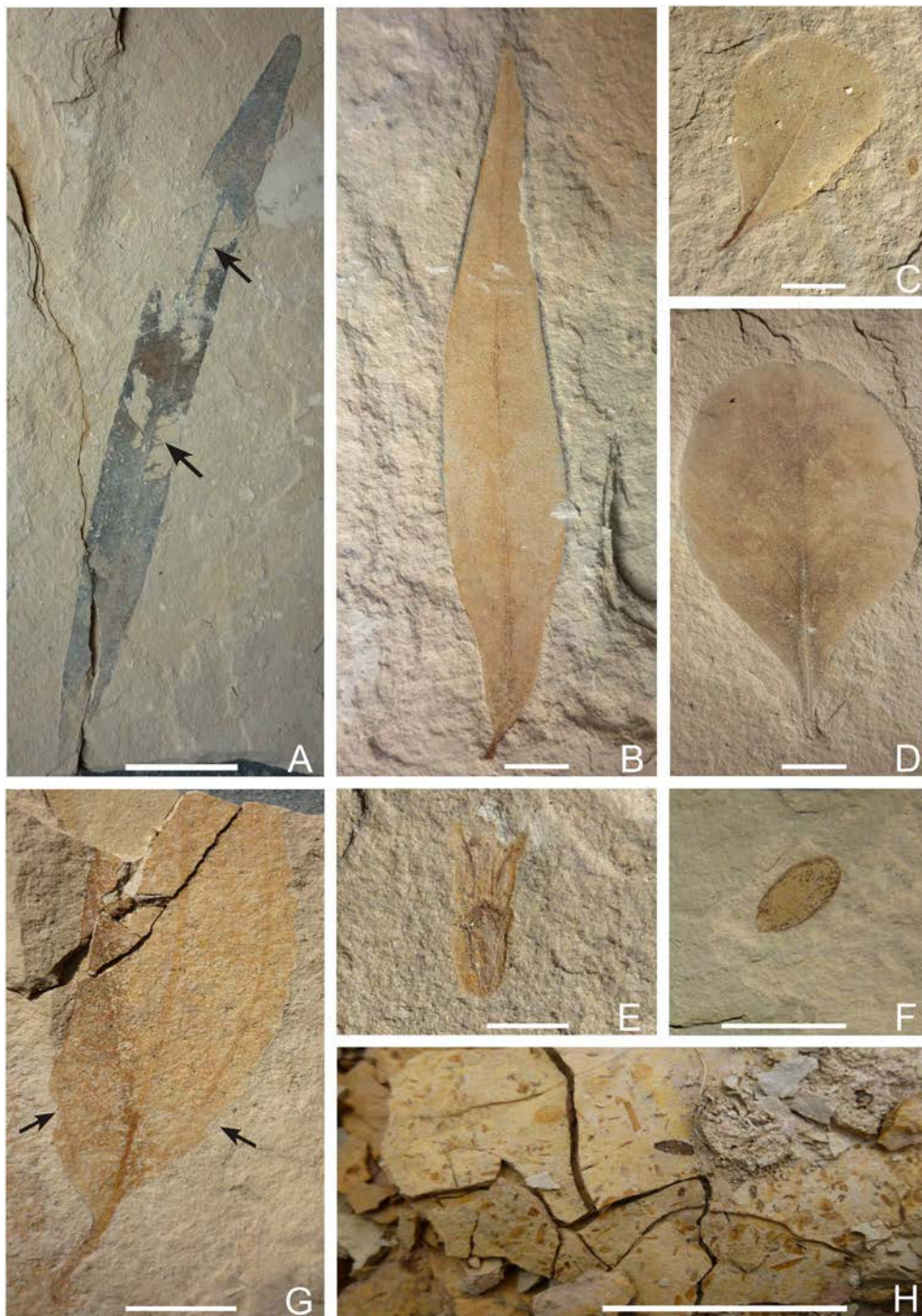


Fig. 8. Plant taphonomy of the flora from Sarral found in the finely-laminated marlstone. A., Complete Myricaceae leaf with skeletonisation (arrows) SA-1250; B., Whole Lauraceae leaf with the petiole attached SA-1161; C., Small and complete Fabaceae leaf SA-1120; D., Rare, whole Fabaceae leaf much larger than other similar leaves found in the same facies SA-1117; E., *Tetraclinis* fragment composed of only two whorls SA-1056; F., Isolate bract-scale complex of Cupressaceae SA-1151; G., *Zizyphus* with the margin slightly damaged along the basal vein (arrow) SA-1032; H., Comminuted plant debris composed of small rounded axes and undetermined plant remains (field picture). Scale bar 1 cm.

are scarce (1%). Most of them are articulated in pairs and their length varies from 1 to 4 cm.

According to actuo-taphonomic studies by Spicer (1981), assemblages formed by abundant, complete small leaves are the result of size selection during wind transport. Scarce larger specimens of the same species found in the Sarral assemblage give an insight into the leaf size variation. The presence of exceptional *Pinus* needles and the lack of other organs of this plant (i.e. winged seeds, cones or cone bracts) indicate strong plant organ selection. These taphonomic results suggest that most of the plant remains in this

taphofacies were transported far from their source by the wind until reaching the lake and forming an allochthonous assemblage.

- (3) Taphofacies characterised by relatively disarticulated *Cupressaceae* shoots and cone bract-scales, torn leaves of angiosperms and palm remains. This assemblage represents 17% of the entire Sarral collection. It is mainly composed of shoots of *Tetraclinis* (7% of the total assemblage), Cupressaceae bract-scale complexes (7%) which may also belong to *Tetraclinis*, a few slightly damaged leaves with acrodromous venation that belong to *Zizyphus* and *Daphnogene* (1%), torn leaves of Myricaceae (*M. arensi* and *Comptonia schrankii*) and

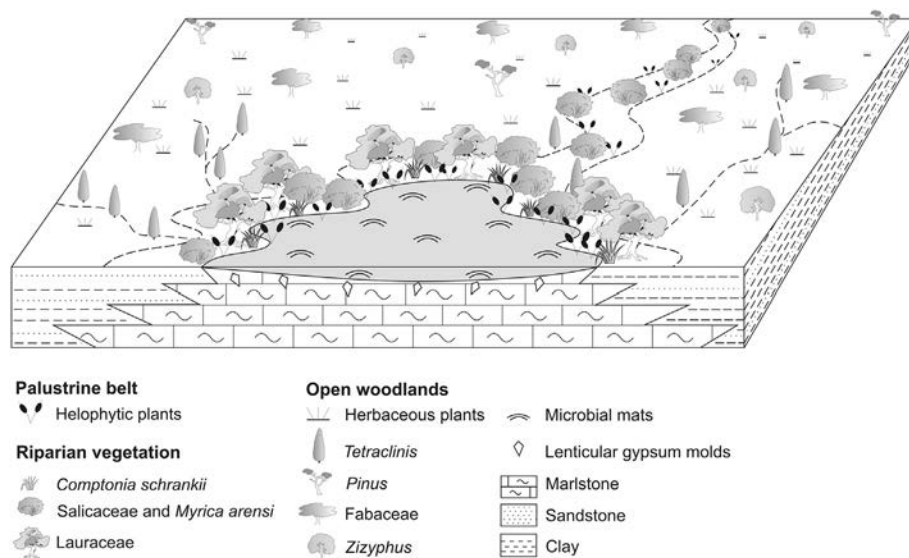


Fig. 9. Palaeoenvironmental reconstruction of the upper Eocene from Sarral.

Salicaceae, which represent up to 2% of the total assemblage and two palm leaf fragments. *Tetraclinis* shoot fragments range from 0.3–2.2 cm in length and are generally composed of 2 whorls of scaly leaves (Fig. 8E), exceptionally up to 8 whorls. One complete ovuliferous cone of *Tetraclinis* was also found and is composed of two compressed bract-scale complexes 1 cm long and 0.7 cm wide, fused at the base. The isolated bract-scales attributed to Cupressaceae are 0.6–1 cm long. Many of them are well-lignified and preserve the basal attachment scar (Fig. 8F). *Daphnogene* and *Zizyphus* leaves show only slightly damaged margins, along the basal or suprabasal veins (Fig. 8G). A few large leaves of *M. arenisi* and Salicaceae (7–10 cm long) are torn along the secondary veins. In contrast, 15% of the *Comptonia schrankii* leaves are broken at the rachis between leaflets. They are 0.5–1.2 cm long, composed of 3–6 pairs of leaflets, and many of them lack the base and apex. Finally, palm remains consist of 2 costae, up to 3.5 cm long and 1.2 wide. Their petiole is short (0.5 cm) and torn. The palm leaf blade is completely lacking. Extant Cupressaceae tend to abscise their vegetative organs, producing well-articulated portions of shoots. Many of the *Tetraclinis* specimens from Sarral are composed of only two whorls. These features indicate a significant degree of disarticulation compared with other specimens from the same genus found in different upper Eocene European plant localities in France or Hungary (e.g. Kvaček et al., 2000). Isolated and lignified bract-scale complexes attributed to Cupressaceae also show significant disarticulation since Cupressaceae cones, especially the valvate ones, remain well-articulated after abscission and can withstand a certain amount of transport without breaking (personal observations). Thus, bract-scales are interpreted as being supplied to fluvial streams and transported by traction flows until reaching the lake. The few torn palm leaves from Sarral were produced by traumatic abscission as with most palm leaves, which remain attached on the producing plant even after marcescence (Martín-Closas and Gomez, 2004). They certainly underwent long degradation and fragmentation by traction flows before only their most resistant parts (costae) exceptionally reached the lake. In contrast, the slightly damaged leaf margin of some *Daphnogene* and *Zizyphus zizyphoides* leaves suggests moderate tearing of the weakest and most exposed part of the blade, i.e. the segment between the suprabasal veins and the leaf margin. Moreover, these tears are sometimes still connected to the leaf, showing that the transport was short, whereas leaves broken along venation would indicate a higher hydrodynamism in their transport by water flows, as demonstrated by Ferguson (1985). This

may be the case of torn leaves of *Comptonia schrankii*, Salicaceae and *Myrica arenisi*. The taphonomic dataset for this assemblage suggests different intensities and durations of transport prior to the deposition of all these plant organs on the lake bottom, where they formed an allochthonous assemblage. Palms, Cupressaceae organs and torn leaves of Salicaceae, *Myrica arenisi* and *Comptonia schrankii* were probably subject to longer transport than *Zizyphus zizyphoides* and Lauraceae leaves.

6.2. Taphofacies from a ferruginous crust

Taphofacies dominated by comminuted plant debris, small portions of rounded axes and unidentified seeds with random orientation constitute the only taphofacies found in ferruginous top beds, which represent the latest infilling stages of the lake. These remains may constitute remarkable accumulations of > 5 elements/cm², but frequently cover the whole bed surface (Fig. 8H). Fragments of axes are 3–10 cm long (3.5 cm in mean length). Comminuted plant remains are usually about 5 mm in diameter but may reach up to 3 cm across. They are mainly composed of small rounded fragments of woody axes and less abundant unidentified polygonal leaf fragments. Seeds, around 1 cm long, have an ellipsoidal or spherical shape and most of them preserve a thin coaly layer.

Axes and diaspores have high buoyancy, as observed by Brenchley and Harper (1998). During river transport, axes frequently impact with other objects in the river channel, resulting in erosion and rounding (Gastaldo et al., 1987). These features are observed in many axes of this assemblage, indicating long transport by traction in river inlets. Similar processes would produce the fragmentation of leaves until becoming comminuted (Ferguson, 1995). The size sorting of all these remains indicates that they were eventually selected by weak currents and sank to form an allochthonous assemblage in the shallow lake bottom.

6.3. Reconstruction of the upper Eocene plant communities from Sarral

The taphonomic analysis of the upper Eocene flora from Sarral provides significant new palaeoecological data in comparison with previous studies. The combined results of sedimentology, taphonomy and palaeoecology suggest that the plant remains studied represent four plant communities (Fig. 9):

- (1) Palustrine helophytic belt: this was mainly composed of helophytic plants (*Typha* and Poaceae) which would have grown at the lake

margin and on the river banks. Remains of lakeshore plants were directly supplied to the lake by gravitational fall, while plant portions from river banks were transported together with other plant macroremains by tractive flows over long periods, which produced their fragmentation, until reaching the lake, where they sank and were deposited.

- (2) Riparian vegetation: this was mainly composed of the Salicaceae, Myricaceae (*Myrica arenasi* and *Comptonia schrankii*) and Lauraceae (*Daphnogene* and *Laurophyllum*.). Most of these leaves would probably have fallen directly into the lake from the lake shores. However, some specimens of *Myrica arenasi*, *Comptonia schrankii* and the Salicaceae have been interpreted as having been transported by river flows indicating that they may also have grown on the river banks upstream from river inlets. *Comptonia schrankii* would have grown in permanent humid soils at the lakeshore. This genus has also been related to swamps surrounding a lake in the Oligocene from northern Hungary (Erdei and Rákosi, 2009). This is in contrast with extant *Comptonia peregrina*, which is a plant endemic from Canada (Nova Scotia) to Northern United States (North Carolina) that grows on wet and sandy soils that are frozen for a long season (Gleason and Cronquist, 1991).
- (3) Open xerophytic woodland: taking into account the different transport intensities described above, two vegetation belts have been distinguished in this biome, based on taphonomic features. One vegetation belt was dominated by the Cupressaceae, mainly the genus *Tetraclinis*. Most remains from this plant occur in the assemblage but they were found disarticulated. The taphonomic features suggest that they were transported to the lake by traction flows from an area located not far from the lake, perhaps immediately beyond the riparian vegetation, in an open landscape. A similar habitat was found for *Tetraclinis* in the late Eocene of Bohemia by Kvaček (2002). This is in contrast to the distribution of living *Tetraclinis articulata* (Vahl), which grows as a relict in isolated stands in limited areas in the Moroccan Atlas (North Africa), and near Cartagena in southeast Spain (Farjon and Filer, 2013), locations which correspond to an arid climate with a precipitation of ca. 340 mm³/year (Nicolás et al., 2004). The other belt would be mainly constituted by the community composed of Fabaceae and *Zizyphus*. The small leaves of these plants were transported by the wind towards the lake and would represent only a small and biased part of the whole community. This vegetation grew distally from the lake, beyond the *Tetraclinis* belt, forming open vegetation which was highly exposed to the action of wind.

The distribution of palms is difficult to ascertain given the few remains available. Generally, palm leaves remain attached to the stem even after their death (Martín-Closas and Gomez, 2004). Their well-lignified leaves also provide excellent resilience against fluvial transport. The torn and scarce palm portions found in Sarral indicate long transport by traction flows, suggesting that they grew far from the lake with an indirect supply to rivers. Only a few exceptional remains reached the lake.

7. Discussion

The latest Eocene flora of Sarral (Eastern Ebro Basin) is one of the few well-known plant localities from this age in southern Europe. The taphonomic results obtained have provided new palaeoecological and palaeoclimate insights of Priabonian flora from Sarral in comparison with previous studies based on macroremains and pollen. Besides, the palaeoecological results obtained here are significant to understand the evolution of plant communities during the global Eocene-Oligocene climatic crisis in this particular region.

7.1. Comparison with previous studies about the fossil flora from Sarral

A notable characteristic of the Sarral flora is that most leaves in the assemblage belong to the nanophyllous category, as already highlighted by Fernández-Marrón (1973b). Indeed, about half of the leaves recovered in Sarral were very small; however, while Fernández-Marrón (1973b) related this small size to climatic control (seasonal drought), the taphonomic study conducted here indicates that this leaf assemblage, formed by *Zizyphus* and Fabaceae, may have resulted from leaf sorting by wind transport. A few much larger specimens from these plants also occur in the assemblage, confirming that leaf sorting was significant.

A palynological study carried out by Cavagnetto and Anadón (1996), which included samples from the Sarral Formation, provides significant data for comparison with the leaf flora studied here. The high abundance of Pinaceae pollen in Sarral (33–38%) was attributed by Cavagnetto and Anadón (1996) to an extended open woodland (savannah type). This contrasts with the poor representation of Pinaceae macroremains (1%), suggesting that these only reached the lake under exceptional circumstances. Similar discrepancies are observed in the Cupressaceae pollen record. According to the palynological study, *Cupressus-Juniperus* type pollen accounted for up to 40% of the total pollen assemblage, and would represent a well-developed sclerophyllous forest. In contrast, Cupressaceae shoots and bracts are relatively scarce (14%) and were interpreted here as representing a small community located not far from the river inlets. The impressive richness of Cupressaceae and *Pinus* in the Sarral pollen diagram may be taphonomically exaggerated, since both conifer families have an extremely high pollen production, for instance the Pinaceae were considered by Traverse (2008) to be pollen super-producers. The angiosperm pollen assemblage in Sarral is mainly constituted by herbs, which are not preserved as macroremains. However, arboreal and shrubby plants are represented by similar genera in both the pollen and macroremain records, showing dominance of the Myricaceae and the Fabaceae (*Caesalpinioideae*). In sum, the comparison between pollen and macroremains provides a more comprehensive overview of the Sarral flora, and the records are not contradictory when analysed from a taphonomic perspective.

7.2. Comparison with the Oligocene plant-bearing beds from Cervera (Ebro Basin)

The early Oligocene flora from Cervera, Eastern Ebro Basin, studied by Sanz de Siria (1996) and Tosal and Martín-Closas (2016), allows for a comparison with the flora from Sarral. Although similar communities have been obtained in both localities, their composition varies considerably (Fig. 10). A first significant difference between these two localities is the composition of the arboreal plants from open woodlands. While in Sarral they are dominated by *Zizyphus zizyphoides* and Fabaceae, in Cervera this biome was constituted by *Rhus*, *Rhamnus* and Fabaceae (mainly *Mimosites*). In both cases, the information recorded from this community is strongly biased by aerial transport and only part of it may be represented in the macroremains studied. Probably, the most abundant plants and those that were growing relatively closer to the lake had a greater chance to be recorded. This may be the case of the genus *Rhus*. According to Cavagnetto and Anadón (1996), *Rhus* pollen occurred in the lacustrine deposits from Sarral whereas their leaflets were not found in the collection studied here. In contrast, *Rhus* leaflets constitute up to 25% of the Cervera collection (Tosal and Martín-Closas, 2016).

Another difference between the two palaeobotanical localities is the diversity of Lauraceae. Based on the taxonomic study by Sanz de Siria (1992) and the foliar architecture of the leaves, Cervera comprises abundant Lauraceae species. In contrast, according to Fernández-Marrón (1973a, 1973b), in the Sarral plant-bearing beds, this family is only composed of few species. Although the taxonomy of Lauraceae in

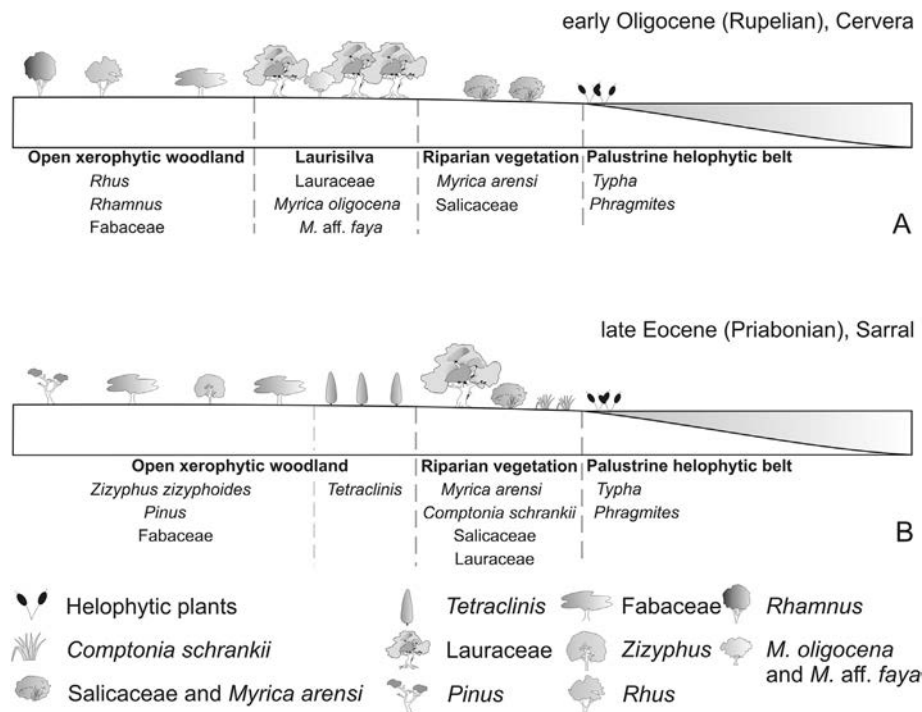


Fig. 10. Comparison between the main vegetation belts in the late Eocene from Sarral (A) and the early Oligocene from Cervera (B).

both sites needs to be revised, the higher diversity of early Oligocene Lauraceae species in Cervera as compared with the late Eocene laurels from Sarral holds probably true, somehow contradicting the result expected from the global climate trend towards more arid and cooler climate across the Eocene-Oligocene boundary.

The Cervera and Sarral plant assemblages also display distinct taphonomic features. In Sarral, only 17% of the total plant assemblage shows evidence of being transported by fluvial flows, whereas in Cervera, the total macroremains transported by this means represent up to 70%. This disparity suggests different hydrological conditions that might have been climatically controlled. As a matter of fact, the Sarral flora was formed during the driest part of a sedimentary cycle with a minimum flow rate into the lake. In contrast, the Cervera plant-bearing beds correspond to the wetter stage of a similar sedimentary cycle (Tosal and Martín-Closas, 2016), meaning higher flow rates into the lake and the possibility that many more plant macroremains were transported by fluvial flows.

In sum, the differences between the leaf floras of Sarral and Cervera are hypothesized to correspond rather to variations within small order climatic cycles than to the global climatic change across the Eocene-Oligocene boundary. These minor order cycles would represent a smaller period than the large-term eccentricity orbital cycle attributed by Valero et al. (2014) to the whole Anioia lacustrine system including the Sarral Formation. Therefore they may represent short term eccentricity cycles, obliquity cycles or even smaller-period orbital cycles. However, detailed cyclostratigraphic analyses need to be performed to precise to which type of orbital cycle belong the sedimentary cycles observed. These small climatic cycles could strongly affect the flora masking the general trend to an increase of seasonality.

7.3. Implications for late Eocene – early Oligocene European plant bioprovinces

In a review of European Palaeogene flora, Kvaček (2010) proposed a new classification of the European flora in bioprovinces. Based on this author, the flora from southern Europe was formed by abundant Lauraceae and xerophytic plants, i.e. *Zizyphus*, *Comptonia* and Fabaceae,

which were adapted to the arid climates. In contrast, conifers and broad-leaved deciduous trees, e.g. *Quercus*, *Platanus* and *Alnus*, prevailed in Central Europe. The Ebro Basin leaf floras fit well within the southern bioprovince. According to Mai (1989) this distribution was the result of the global decrease in temperature.

In a synthesis of Eocene-Oligocene flora from Hungary, Hably (1993) has noted that the Arctotertiary flora from Central Europe mainly represented edaphically mediated environments, i.e. swamp and flood plains. She concluded that although this flora expanded to the South, the plants would grow in azonal environments being independent of the palaeoclimate. Hence, the Arctotertiary plants had a greater chance to reach the mainly lacustrine depositional sites. In contrast, xerophytic plants i.e. Fabaceae and *Zizyphus*, would have grown distally and the likelihood of them reaching the lake was much lower. These taphonomic biases could provide an exaggerated cold signal through the Eocene-Oligocene boundary. The present study indicates that similar taphonomic biases are significant to understand the leaf floras from the Eocene southern bioprovince. In this case the prevalent wind transport of leaves exaggerated the arid signal of floras. In addition to taphonomic processes, minor order sedimentary cyclicity, which was climatically driven, may also exert a strong influence on the composition of leaf floras, exaggerating or, on the contrary, moderating the differences between localities of the same bioprovince and similar ages. All these factors should be taken into account to interpret the climatic parameters provided from an analysis of leaf physiognomy, such as CLAMP.

8. Conclusions

The conditions under which the plant remains from Sarral were buried were strongly influenced by small-order sedimentary cycles that are climatically driven. These are characterised at the base by calcarenite and bluish grey marls representing the wetter periods, followed by laminated marlstones with gypsum crystals and a ferruginised top representing the drier stage. These cycles may represent smaller-order orbital cycles, than the large-order eccentricity cycle attributed by Valero et al. (2014) to the whole lacustrine system. The leaf bed was

found in the laminated marlstones corresponding to drier periods of sedimentary cycles. Three main taphofacies were recognised forming different vegetation belts. (1) Stems of leafy plants and complete leaves without selection of Lauraceae, Myricaceae and Salicaceae forming a parautochthonous assemblage were supplied directly to the lake by gravitational fall from riparian plants. (2) Size-selected leaflets of Fabaceae, small complete leaves of *Z. zizyphoides* and rare *Pinus* needles were wind transported and formed an allochthonous assemblage. These plants would grow in an open woodland distally from the lake. (3) Rare disarticulated Cupresaceae remains, broken leaves of *Myrica arensi* and Salicaceae were transported by sporadic inlet flows forming an allochthonous assemblage issued from plants growing in arid areas near temporary streams. Noteworthy *Tetraclinis* and *Comptonia schrankii* grew in very different habitats compared with their extant counterparts. Future ecophysiological studies may provide a more precise insight into their palaeobiogeographic evolution. The Priabonian Sarral flora resembles the neighbouring Oligocene flora from Cervera in terms of plant communities, which does not correspond with the expected differences between two floras separated by the late Eocene – early Oligocene global climatic change. This resemblance is interpreted here as reflecting opposite terms of minor climatic cycles that would mask the global climatic trend towards increasing aridity and temperature decrease at the Eocene-Oligocene boundary.

Acknowledgments

This study formed part of Project BIOGEOEVENTS (CGL2015-69805-P) of the Spanish Ministry of Economy and Competitiveness (MINECO) and the European Fund for Regional Development (EFRD). It was also partly funded by project SGR2015-251 of the AGAUR (Catalan Research Authority). Excavation in the paleontological site of Sarral was funded by the Catalan Research Agency (CIRIT), project “Paleobiological study of the Oligocene lacustrine limestones of Sarral (Conca de Barberà County)”. The authors are grateful for the collaboration of Lluís Tosal and the following students from the University of Barcelona, Josep Llorens, Ivan Matillas, Quim Pàmies and Oriol Vilanova, in arranging the Sarral fossil leaf collection in the Conca de Barberà city museum. We are also grateful to Maribel Espejo from the Conca de Barberà city museum of Montblanc for the facilities provided. We thank Dr. Alejandro Gallardo (University of Barcelona) for the laboratory work. We thank Dr. Luis Valero (Autonomous University of Barcelona) for his valuable comments on an early draft. The manuscript was significantly improved by Dr. Thomas Denk (Royal Natural History Museum, Stockholm) and an anonymous reviewer, as well as by the editor, Dr. H. Falcon-Lang. The English text has been corrected by Dr. Christopher Evans (University of Barcelona).

References

Agustí, J., Anadón, P., Arbiol, S., Cabrera, L., Colombo, F., Sáez, A., 1987. Biostratigraphical Characteristics of the Oligocene Sequences of North-Eastern Spain (Ebro and Campins Basins). In: *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen*. 10. pp. 35–42.

Anadón, P., Vianey-Liaud, M., Cabrera, L., Hartenberger, J.L., 1987. Gisements vertébrés du paléocène de la zone orientale du bassin de l'Ebre et leur apport à la stratigraphie. *Paleontol. Evol.* 21, 117–131.

Anadón, P., Cabrera, L., Colldeforns, B., Sáez, A., 1989. Los sistemas lacustres del Eoceno superior y Oligoceno del sector oriental de la Cuenca del Ebro. *Acta Geol. Hisp.* 24 (3–4), 205–230.

Anadón, P., Cabrera, L., Colombo, F., Choi, S., Feist, M., 1992. Biozonación del paleógeno continental de la Zona Oriental de la Cuenca del Ebro mediante carófitas: implicaciones en la biozonación general de carófitas de Europa Occidental. *Acta Geol. Hisp.* 27 (1–2), 69–94.

Barberà, X., 1999. *Magnetostatigraphia de l'Oligocè del sector sud oriental de la Conca de l'Ebre: implicacions magnetobiocronològiques i seqüencials*. PhD thesis. Universitat de Barcelona, Spain.

Barberà, X., Cabrera, L., Marzo, M., Parés, J.M., 2001. A complete terrestrial Oligocene magnetobiostratigraphy from the Ebro Basin, Spain. *Earth Planet. Sci. Lett.* 187, 1, 1–16.

Bataller, J., Depape, G., 1931. Notes sur quelques plantes fossiles de Catalogne. *Butlletí Institució Catalana d'Història Natural* 31 (7), 1–15.

Bataller, J., Depape, G., 1950. Flore oligocène de Cervera (Catalogne). In: *Annales de la escuela de peritos agrícolas y de especialidades agropecuarias y de los servicios técnicos de agricultura*. 9. pp. 3–60.

Brenchley, P.J., Harper, D.A.T., 1998. *Palaeoecology: Ecosystems, Environments and Evolution*. Chapman and Hall, London.

Cartañà, J., 1992. Geologia i paleontologia del jaciment oligocè de Sarral. In: *Aplec de treballs del Centre d'Estudis de la Conca de Barberà*. 10. pp. 1–84.

Cavagnetto, C., Anadón, P., 1996. Preliminary palynological data on floristic and climatic changes during the Middle Eocene-Early Oligocene of the eastern Ebro Basin, northeast Spain. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 92, 281–305.

Colldeforns, B., Anadón, P., Cabrera, L., 1994. Nuevos datos sobre litoestratigrafía del Eoceno-Oligoceno inferior de la zona suroccidental de la Cuenca del Ebro (Sector Pontils-Montblanc, provincias de Tarragona y Barcelona). *Geogaceta* 16, 98–101.

Collinson, M.E., 1992. Vegetational and floristic changes around the Eocene/Oligocene boundary in western and central Europe. In: Prothero, D.R., Berggren, W.A. (Eds.), *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. Princeton University Press, Princeton, pp. 437–450.

Collinson, M.E., 2000. Cenozoic evolution of modern plant communities and vegetation. In: Culver, S.J., Rawson, P.F. (Eds.), *Biotic Response to Global Change. The Last 145 Million Years*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 223–243.

Collinson, M.E., Hooker, J.J., 2003. Paleogene vegetation of Eurasia: framework for mammalian faunas. In: Reumer, J.W.F., Wessels, W. (Eds.), *Distribution and Migration of Tertiary Mammals in Eurasia. A Volume in Honour of Hans de Bruijn* 10. DEINSEA, pp. 41–83.

Colombo, F., 1980. *Estratigrafía y sedimentología del Terciario inferior continental de los Catalánides*. PhD Thesis. Universitat de Barcelona, Spain.

Colombo, F., 1986. *Estratigrafía y sedimentología del Paleógeno continental del borde meridional occidental de los Catalánides (Provincia de Tarragona, España)*. Cuad. Geol. Iber. 10, 55–115.

Colombo, F., Vergès, J., 1992. Geometría del margen SE de la Cuenca del Ebro: discordancias progresivas del grupo Scala Dei, Serra de Llena. *Acta Geol. Hisp.* 27 (1–2), 33–54.

Costa, E., Garcés, M., López-Blanco, M., Beamud, E., Gómez-Paccard, M., Larrasoña, J.C., 2010. Closing and continentalization of the South Pyrenean foreland Basin (NE Spain). *Magnetostratigraphical constraints*. *Basin Res.* 22 (6), 904–917.

Erdei, B., Rákosi, L., 2009. The middle Eocene flora of Csordakút (N Hungary). *Geol. Carpath.* 60 (1), 43–57.

Farjon, A., Filer, D., 2013. *An Atlas of the World's Conifers: An Analysis of Their Distribution, Biogeography, Diversity, and Conservation Status*. Brill Academic Publishers, Leiden, the Netherlands.

Feist, M., Anadón, P., Cabrera, L., Choi, S.J., Colombo, F., Sáez, M., 1994. Upper Eocene-Lowest Miocene charophyte succession in the Ebro Basin (Spain). Contribution to the charophyte biozonation in Western Europe. *Newsl. Stratigr.* 30 (1), 1–32.

Ferguson, D.K., 1985. The origin of leaf-assemblages—new light on an old problem. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 46 (1–2), 117–188.

Ferguson, D.K., 1995. Plant part processing and community reconstruction. *Eclogae Geol. Helv.* 88, 627–641.

Fernández-Marrón, M.T., 1971a. Descripción de dos nuevas especies pertenecientes a la flora del Oligoceno de Cataluña. *Acta Geol. Hisp.* 6, 58–60.

Fernández-Marrón, M.T., 1971b. Estudio paleoecológico y revisión sistemática de la flora fósil del Oligoceno español. PhD Thesis. Universidad Complutense de Madrid, Spain.

Fernández-Marrón, M.T., 1973a. Nuevas aportaciones a la sistemática y paleoecología de la flora oligocena de Sarreal (Tarragona). *Estud. Geol.* 29, 157–169.

Fernández-Marrón, M.T., 1973b. Reconstrucción del paleoclima del yacimiento oligocénico de Sarreal (Tarragona), a través del estudio morfológico de los restos foliares. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología)* 71 (3–4), 243–258.

Fliche, P., 1906. Notes sur quelques végétaux tertiaires de la Catalogne. In: *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*. 6. pp. 115–133.

Gastaldo, R.A., 1988. *Conspectus of phytotaphonomy*. In: Di Michele, W.A., Wing, S.L. (Eds.), *Methods and Applications of Plant Palaeoecology. The Paleontological Society Special Publication 3* University of Tennessee, Tennessee, pp. 14–28.

Gastaldo, R.A., Douglass, D.P., McCarroll, S.T., 1987. Origin, characteristics, and Provenance of plant macrodetritus in a Holocene crevasse splay, Mobile Delta, Alabama. *PALAIOS* 2, 229–240.

Gaudant, J., 1982. *Prolebias catalaunicus* n. sp.: Une nouvelle espèce de poisson cyprinodontidae de l'oligocène de Sarreal (province de Tarragona, Catalogne). *Estud. Geol.* 38, 95–102.

Gibert, L.L., Ortí, F., Rosell, L., 2007. Plio-Pleistocene lacustrine evaporites of the Baza Basin. *Sediment. Geol.* 200, 89–116.

Gleason, H.A., Cronquist, A., 1991. *Manual of Vascular Plants of Northeastern United States and Adjacent Canada*. New York Botanical Garden, New York.

Gómez-Paccard, M., López-Blanco, M., Costa, E., Garcés, M., Beamud, E., Larrasoña, J.C., 2012. Tectonic and climatic control on the sequential arrangement of an alluvial fan/fan-delta complex (Montserrat, Eocene, Ebro Basin, NE Spain). *Basin Res.* 24, 437–455.

Guerrero, M.C., López-Archilla, A.I., Iniesto, M., 2016. Microbial Mats and Preservation. In: Poyato-Ariza, F.J., Buscalioni, Á.D. (Eds.), *Las Hoyas: A Cretaceous Wetland. A Multidisciplinary Synthesis after 25 Years of Research on an Exceptional Fossil Lagerstätte from Spain*. Las Hoyas, Spain, pp. 220–228.

Hably, L., 1993. Egerian macroflora from the Adornaktálya sandpit (Hungary). *Stud. Bot. Hung.* 24, 5–22.

Hably, L., Fernández-Marrón, 1998. A comparison of the Oligocene floras of the Tethyan and Central-Paratethyan areas on the basis of Spanish and Hungarian macroflora. *Tertiary Res.* 18 (4), 67–76.

Hren, M.T., Sheldon, N.D., Grimes, S.T., Collinson, M.E., Hooker, J.J., Bugler, M.,

- Lohmann, K.C., 2013. Terrestrial cooling in Northern Europe during the Eocene-Oligocene transition. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110 (19), 7562–7567.
- Knobloch, E., Kvaček, Z., Bůček, C., Mai, D.H., Batten, D.J., 1993. Evolutionary significance of floristic changes in the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Palaeogene, with particular reference to Central Europe. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 78, 41–54.
- Kovar-Eder, J., 1996. Eine bemerkenswerte Blätter-Vergesellschaftung aus dem Tagebau Oberdorf bei Köflach, Steiermark (Unter-Miozän). 54. Mitteilungen der Abteilung für Geologie und Bergbau, Landesmuseum Joanneum, pp. 147–171.
- Kovar-Eder, J., 2003. Vegetation Dynamics in Europe During the Neogene. 10. *Deinsea*, pp. 273–392.
- Kvaček, Z., 2002. Late Eocene landscape, ecosystems and climate in northern Bohemia with particular reference to the locality of Kučlín near Bilina. *Bull. Czech Geol. Surv.* 77 (3), 217–236.
- Kvaček, Z., 2010. Forest flora and vegetation of the European early Palaeogene—a review. *Bull. Geosci.* 85 (1), 63–76.
- Kvaček, Z., Manchester, S.R., Schorn, H.E., 2000. Cones, seeds, and foliage of *Tetraclinis salicornioides* (Cupressaceae) from the Oligocene and Miocene of western North America: a geographic extension of the European tertiary species. *Int. J. Plant Sci.* 161 (2), 331–344.
- Mai, J.D., 1989. Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Syst. Evol.* 162, 79–91.
- Mai, J.D., 1991. Paleofloristic changes in Europe and the confirmation of the Arcotertiary-Palaeotropical geofloral concept. *Rev. Paleobot. Palynol.* 68, 29–36.
- Mai, J.D., 1995. Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Gustav Fischer, Jena.
- Mai, J.D., Walthers, H., 1985. Die obereozänen Floren des Weissesterbeckens und seiner Randgebiete. In: *Abhandlungen des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden.* 33. pp. 1–260.
- Martín-Closas, C., Gomez, B., 2004. Plant taphonomy and palaeoecological interpretations. A synthesis. *Geobios* 37 (1), 65–88.
- Miall, A.D., 1981. Analysis of Fluvial Depositional Systems. American Association of Petroleum Geologists Fall Education Conference, Calgary, Canada.
- Mihajlović, D., 1993. Importance of the Upper Eocene flora of the Pčinja-Ovče Polje Group for interregional correlations. In: Planderová, E., Konzalová, M., Kvaček, Z., Sitár, Snopková, P., Suballyová, D. (Eds.), *Paleofloristic and Paleoclimatic Changes During Cretaceous and Tertiary. Proceeding of International Symposium, Bratislavapp.* 99–104.
- Mosbrugger, V., Utescher, T., Dilcher, D., 2005. Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102 (42), 14964–14969.
- Nichols, G.J., 2004. Sedimentation and base level controls in an endorheic basin: the Tertiary of the Ebro Basin, Spain. *Bol. Geol. Min. Esp.* 115, 427–438.
- Nicolás, H.J., Esteve, M.A., Palazón, J.A., López-Hernández, J.J., 2004. Modelo sobre las preferencias de hábitat a escala local de *Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters en una población del límite septentrional de su área de distribución. *An. Biol.* 26, 157–164.
- Ortí, F., Rosell, L., Inglés, M., Playà, E., 2007. Depositional models of lacustrine evaporites in the SE margin of the Ebro Basin (Palaeogene, NE Spain). *Geol. Acta* 5 (1), 19–34.
- Puigdefàbregas, C., Muñoz, J.A., Vergés, J., 1992. Thrusting and foreland basin evolution in the Southern Pyrenees. In: McClay, K.R. (Ed.), *Thrust Tectonics*. Springer, Netherlands, pp. 247–254.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2012. Charophyte palaeoecology in the Upper Eocene of the Eastern Ebro basin (Catalonia, Spain). Biostratigraphic implications. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 365–366, 247–262.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2014. Taxonomy and palaeobiogeography of charophytes from the Upper Eocene-Lower Oligocene of the Eastern Ebro Basin (Catalonia, NE Spain). *Geodiversitas* 36 (3), 385–420.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., Costa, E., Barberà, M., Garcés, M., 2014. Calibration of Eocene-Oligocene charophyte biozones. *Stratigraphy* 11 (1), 61–81.
- Sanz de Siria, A., 1988. Els cormòfits. In: Gallemí, J. (Ed.), *Registre Fossil. Enciclopèdia Catalana d'Història Natural dels Països Catalans*, Barcelona 15. pp. 151–196.
- Sanz de Siria, A., 1992. Estudio de la macroflora oligocena de las cercanías de Cervera; Colección Martí Madern del Museo de Geología de Barcelona. In: *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona.* 2. pp. 143–170.
- Sanz de Siria, A., 1996. Estudio paleoecológico y paleoclimático de la macroflora oligocena de Cervera (Lleida, España). In: *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona.* 5. pp. 143–170.
- Sheldon, H.D., 2009. Nonmarine records of climatic change across the Eocene-Oligocene transition. In: Koeberl, Ch., Montanari, A. (Eds.), *The Late Eocene Earth: Hothouse, Icehouse and Impacts*. The Geological Society of America Special Paper 452. pp. 241–248.
- Spicer, R.A., 1981. The sorting and deposition of allochthonous plant material in a modern environment at Silwood Lake, Siltwood Park, Berkshire. England. *US Geological Survey Professional Paper* 1143. pp. 1–77.
- Surdam, R.C., Wolfbauer, C.A., 1975. Green River formation, Wyoming: a playa lake complex. *Bull. Geol. Soc. Am.* 86, 335–345.
- Tosal, A., Martín-Closas, C., 2016. Taphonomy and palaeoecology of the Oligocene flora from Cervera (Catalonia, Spain) and their implication in palaeoclimatic reconstruction. *Rev. Paleobot. Palynol.* 233, 93–103.
- Traverse, A., 2008. *Paleopalynology*, second edition. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Utescher, T.A., Mosbrugger, V., 2006. Eocene vegetation patterns reconstructed from plant diversity — a global perspective. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 247, 243–271.
- Valero, L., Garcés, M., Cabrera, Ll., Costa, E., Sáez, A., 2014. 20 Myr of eccentricity paced lacustrine cycles in the Cenozoic Ebro Basin. *Earth Planet. Sci. Lett.* 408, 183–193.
- Vergés, J., Marzo, M., Santaaulàlia, T., Serra-Kiel, J., Burbank, D.W., Muñoz, J.A., Gimenez-Montsant, J., 1998. Quantified vertical motions and tectonic evolution of the SE Pyrenean foreland basin. In: Mascle, A., Puigdefàbregas, C., Luterbacher, H.P., Fernández, M. (Eds.), *Cenozoic Foreland Basins of Western Europe*. Geological Society, Special publication 134. pp. 107–134.
- Vidal, L.M., Depéret, C., 1906. Contribución al estudio del Oligoceno en Cataluña. In: *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes.* 5. pp. 311–327.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292 (5517), 686–693.



3. SEDIMENTOLOGIA, TAFONOMIA I PALEOECOLOGIA

Tosal, A., Martín-Closas, C., 2016. **Taphonomy and palaeoecology of the Oligocene flora from Cervera (Catalonia, Spain) and their implications in palaeoclimatic reconstruction.** *Review of Paleobotany and Palynology*. 233, 93–103.

Doi: <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2016.06.008>





Research papers

Taphonomy and palaeoecology of the Oligocene flora from Cervera (Catalonia, Spain) and their implication in palaeoclimatic reconstruction



Aixa Tosal, Carles Martín-Closas *

Departament de Dinàmica de la Terra i de l'Oceà, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona-UB, 08028 Barcelona, Catalonia, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 18 November 2015
 Received in revised form 17 June 2016
 Accepted 25 June 2016
 Available online 19 July 2016

Keywords:

Paleogene
 Paleoclimate
 Lake
 Paleoenvironment
 Macroremains
 Taphonomy

ABSTRACT

The Oligocene flora from Cervera (Eastern Ebro Basin, Catalonia) represents one of the most significant Paleogene palaeobotanical records of the Iberian Peninsula. This flora is studied here from the point of view of taphonomy and palaeoecology. Five plant-bearing beds have been found in the lacustrine facies of the Civit Member (Montmaneu Formation) and Talavera Formation. They contain three different taphonomic and palaeoecological assemblages: (1) an assemblage dominated by small leaves of *Rhamnus* and leaflets of *Rhus* and *Mimosites*, interpreted as wind transported, size-biased remains from open xerophytic woodlands located, away from the lake margins; (2) an assemblage composed of well-preserved whole leaves belonging to the Salicaceae, some species of the Myricaceae and helophytic stem portions without evidence of any selection or traction transport. These were probably supplied to the lake directly from the lakeshores by gravitational fall and would represent elements of a riparian forest; and (3) an assemblage formed by a few leaves belonging to the Lauraceae and some species of the Myricaceae that generally show marked tearing along the veins. These remains reached the lake through transport in river inlets and are assigned to a laurel forest possibly growing beyond the riparian community. This lauracean community would have grown in the lowlands of the Ebro foreland basin rather than at some altitude as suggested by previous authors. The ensemble of remains underwent flotation before being sedimented in the anoxic bottom of the lake centre.

The taphonomic biases found in the Cervera leaf assemblages should be taken into account in future palaeoclimatic analyses based on leaf morphology. Specifically, the size-bias of leaves in assemblage 1, which is attributed to wind transport, could provide an exaggerated aridity signal if not corrected appropriately. Also the sampling bias of some previous collections from the same localities has resulted in an over-representation of large well-preserved leaves, mainly belonging to Lauraceae species, which lead to an inflated thermal indication if these were taken into account without determining their taphonomic constraints. This study highlights the need to perform taphonomic studies and define the taphofacies represented in a leaf assemblage before undertaking any palaeoclimatic analysis based on leaf physiognomy, such as CLAMP.

© 2016 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The Oligocene palaeobotanical localities situated ca. 100 km west from Barcelona and known in the literature as Cervera or Sant Pere dels Arquells were first reported in the early 20th Century by Fliche (1906). Later, Depape and Brice (1965) carried out the first description of this flora and defined new species. The number of Oligocene plant fossils known from Cervera increased dramatically in the 1960s and 1970s when Martí Madern, a teacher at the local high school, collected a huge amount of plant remains from active quarries and began studying them under the supervision of G. Depape (Univ. of Lille, France). Unfortunately, these results remained unpublished or were only partially published in local magazines, and most of his collection was finally

deposited in the Natural History Museum of Barcelona and in the Museum of Cervera. Later, Fernández-Marrón (1971a, 1971b) devoted part of her Ph.D thesis to the Upper Eocene–Oligocene flora of the Ebro Basin, including the plant localities of Cervera. She described the macroremains she collected and provided new palaeoclimatological results. Sanz de Siria (1992, 1996a, 1996b) took over the study of the Martí Madern collection and described ninety species. He proposed a new palaeoecological model for the Oligocene flora from Cervera and suggested that the vegetation represented four different plant communities (aquatic plants, riparian forest, laurisilva and woodlands) situated at different altitudes. He also carried out a palaeoclimate study based on leaf features and proposed a subtropical climate with a prolonged dry season during the Oligocene. At the same time, Anadón et al. (1992) and Feist et al. (1994) studied the charophytes and mammalian biostratigraphy of the formations containing the plant localities, and concluded that these belonged to the Rupelian.

* Corresponding author.

E-mail address: cmartinclosas@ub.edu (C. Martín-Closas).

Despite the number of studies devoted to the taxonomy and biostratigraphy of the Oligocene plants from Cervera, the taphonomy of this remarkable flora has remained unstudied up to now. However, assessing the taphonomy of a plant assemblage should be contemplated as a prerequisite for any palaeoecological and palaeoclimatic study (Martin, 1999). The aim of the present study was to determine the taphonomic features of the plant remains from Cervera, mainly from a biostratigraphic perspective. A palaeoenvironmental reconstruction based on taphonomic conclusions is proposed with implications for future palaeoclimatological studies.

2. Material and methods

The study material was collected from a number of stratigraphic sections located in the surroundings of the villages of Sant Pere dels Arquells and Briançó, near the town of Cervera, and showed a good record of the Segarra lacustrine system defined by Anadón et al. (1989). Four stratigraphic logs called Rasqui quarry (4612143N, 360343E), Carulla quarry (4612253N, 360621E), Mas Claret (4612266N, 361440E) and Briançó (4611625N, 361534E) were compiled and lithostratigraphically correlated. Five plant-bearing beds were found in these sections and were sampled systematically in parallel with sedimentological and taphonomic analyses. The point-quadrat technique developed by Scott (1977) was used to perform a quantitative evaluation of the richness and composition of plant remains in each bed. Although the Cervera flora also merits a taxonomic review, this was beyond the scope of the present study and the taxonomy of Fernández-Marrón (1971a, 1971b) and Sanz de Siria (1992, 1996a) was provisionally followed. Several taphonomic characters were evaluated in all plant beds, such

as orientation, type and degree of fragmentation of leaves and size of laminae. The material obtained is composed of nearly 3000 macroremains. However, almost 35% could not be identified at the species level because of its preservation or was assigned to unidentified comminute debris (<1 cm long). These fossils will be deposited in the Natural History Museum of Barcelona.

3. Geological and palaeobotanical settings

The Cervera palaeobotanical localities are located in the Eastern Ebro Basin, Catalonia, Spain (Fig. 1). The Ebro Basin is the south-Pyrenean foreland basin and was formed in the Paleogene (Puigdefàbregas et al., 1992) when collision between the Iberian and European plates produced the uplift of the Pyrenees and the Catalan Coastal Chain in NE Iberia. In the Upper Eocene, the Ebro Basin became an endorheic basin (Costa et al., 2010) and large alluvial and lacustrine systems developed. Anadón et al. (1989) described up to five successive lacustrine systems ranging from the Priabonian to the Lower Miocene. The expansion of these lacustrine systems has been related to climatic cycles, mainly controlled by the orbital eccentricity (Valero et al., 2014). The third of these lacustrine systems, called the Segarra system, includes the Cervera plant localities. The succession, up to 29 m thick, is composed of two successive lithostratigraphic units, the Montmaneu Formation (specifically the Civit Member of this formation) and the Talavera Formation. These formations have been attributed to the Oligocene (Rupelian) based on the charophyte biostratigraphy (Feist et al., 1994).

The Montmaneu Formation (Civit Member) was described by Colldeforns et al. (1994). It consists of marlstones rich in

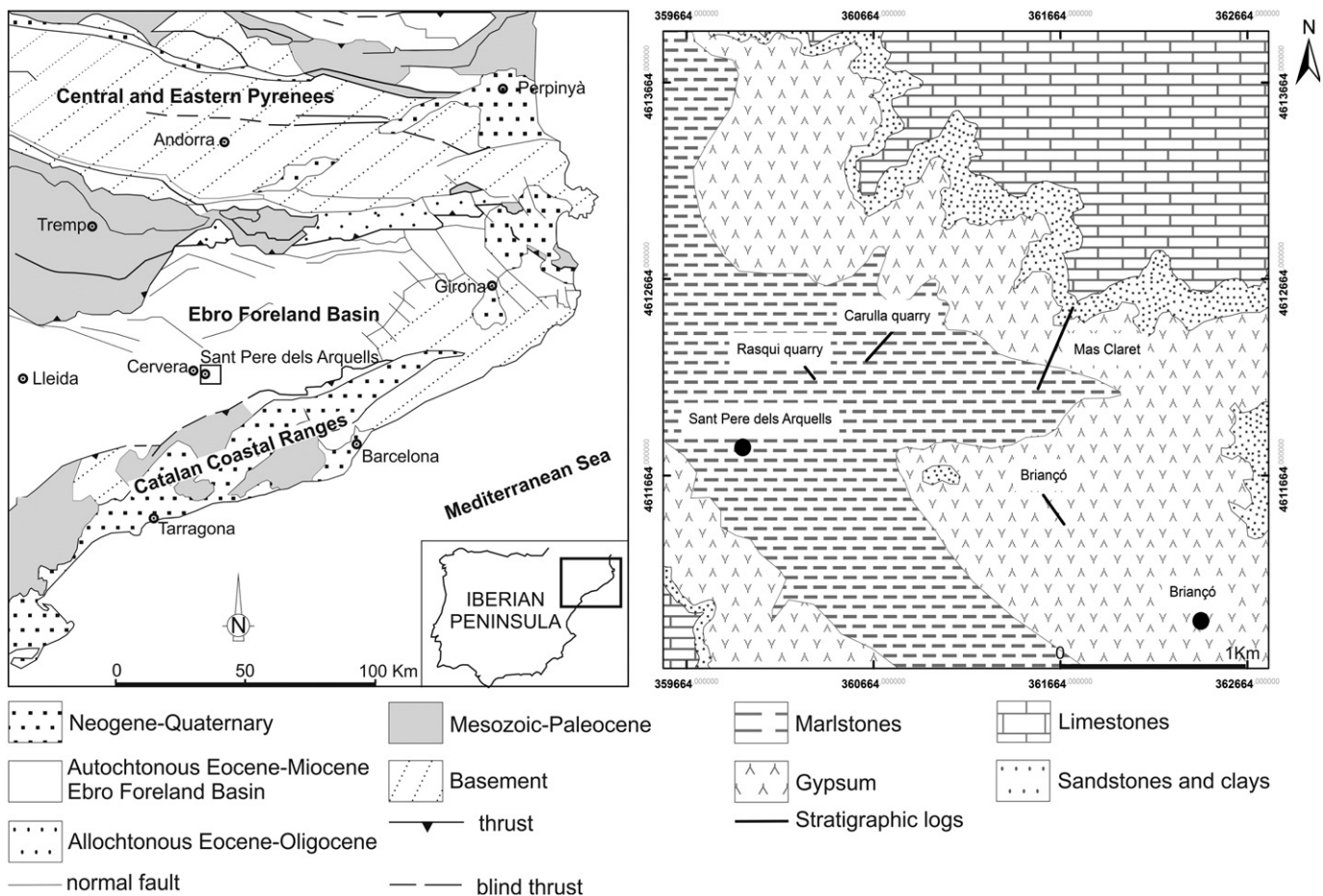


Fig. 1. Geological setting of the study area. A: Geological map of the Ebro Basin with location of the study area, modified from Vergés et al. (1998). B: Geological map of the localities and the sections studied.

well-preserved plant remains alternating with marlstones with ripple marks and poorly preserved plant remains. Marlstones contain up to three leaf-bearing beds. The plant remains are generally autigenic mineralizations in limonite showing excellent preservation of external leaf characters but poor preservation of the cuticle. The outcrops near Cervera are considered among the best plant localities for the study of the South European Lower Oligocene flora (Mai, 1995). According to Sanz de Siria (1992) the best represented angiosperm families are the Lauraceae, with 17 species of genera *Apollonias*, *Laurus*, *Litsea*, *Phoebe*, *Cinnamomum*, *Daphnogene*, *Lindera*, *Ocotea*, *Nectandra*, *Sassafras* and *Persea*; the Fagaceae with 7 species belonging to *Quercus*; the Myricaceae, with 4 species of genus *Myrica*; the Rhamnaceae, with 4 species of genera *Rhamnus*, *Paliurus* and *Zizyphus*; the Salicaceae with 3 species of genus *Salix*, the Anacardiaceae with 3 species of genera *Pistacia* and *Rhus*; the Fabales, represented by 8 species of genera *Mimosites*, *Acacia*, *Colutea*, *Dalbergia*, *Podogonium*, *Caesalpinia*, *Caesalpinites* and *Cassia*; the Simaroubaceae with one species of genus *Ailanthus* and the Poaceae with 2 species of genera *Phragmites* and *Poacites*; and the Typhaceae with one species of genus *Typha*. The sampling carried out in this study allowed the identification of the Lauraceae, with *Litsea catalaunica*, *Litsea mulleri*, *Phoebe cerverensis* (Plate I, 1) and *Daphnogene polymorpha*; the Myricaceae, represented by *Myrica* aff. *faya* (Plate I, 2), the Fabales, composed of *Mimosites ilerdensis* (Plate I, 3); *Myrica arenasi* (Plate I, 4) and *Myrica oligocenica*; the Salicaceae, including *Salix lavateri* and *S. angusta* (Plate I, 5); the Poaceae with *Phragmites* cf. *oeningensis* (Plate I, 6) the Rhamnaceae, with *Rhamnus aizoon* (Plate I, 7) and *Zizyphus ungeri*; the Anacardiaceae, represented by *Rhus* sp. (Plate I, 8) and *R. pyrrhae*; the Simaroubaceae, with *Ailanthus cerverensis* and the Typhaceae with *Typha latissima* (Plate I, 9). Remains from animals are rare, but include insects (mostly coleopteran elytra) and small complete skeletons of fish that may preserve soft tissues. These are reminiscent of the genus *Prolebias* described by Gaudant (1982) in the neighbouring Priabonian locality of Sarra.

The Talavera Formation has been described by Anadón et al. (1989) and Colldeforns et al. (1994). It consists of thin beds of pseudomorphic and nodular gypsum intercalated with marls rich in plant remains. The top of the sequence is composed of nodular and enterolithic gypsum beds measuring about 0.5 m thick and without fossils.

Finally, the Tàrraga Formation, described by Anadón et al. (1989), consists of up to 10 m of medium to fine grained lenticular sandstones with cross-bedding covered by red to greenish mudstone. These beds represent meandering river channels and their overbank deposits. The top of this formation is composed of up to 2 m of lacustrine limestones and marls with plane-parallel lamination which contain charophytes (Feist et al., 1994; Sanjuan and Martín-Closas, 2014), gastropods, ostracods and locally, vertebrates. The Tàrraga Formation belongs to the *Theridomys major* (MP23) mammal biozone (Anadón et al., 1989; Barberà et al., 2001) and the *Chara microcera* charophyte biozone, which was recently calibrated to the Global Polarity Time Scale, providing ages of 31.1–30 Ma (Sanjuan et al., 2014).

4. Results

4.1. Stratigraphy and sedimentology

The composite stratigraphic section obtained by lithostratigraphic correlation of four detailed stratigraphic logs comprises the Civit Member of the Montmaneu Formation, the Talavera Formation and the base of the Tàrraga Formation (Fig. 2). Only the Montmaneu and Talavera formations provided megafloreal remains and are described below.

4.1.1. Civit Member (Montmaneu Formation)

This unit, up to 14 m thick, consists of tabular-bedded marlstone with a characteristic intercalation of pale grey and dark grey intervals. Pale grey marlstones show plane-parallel lamination and are rich in well-preserved leaf remains (Plate II, 1), whereas dark grey marlstones show ripple lamination and contain only poorly preserved plant remains (Plate II, 2). In the upper part of this member, 1–20 cm thick lenticular beds of gypsum are intercalated with marls and contain vertical pseudomorphic selenitic crystals as well as micronodular (nodules up to 3 cm long) gypsum horizons.

Pale grey marlstone with plane-parallel lamination is attributed to sedimentation in a distal lake presenting poorly oxygenated and less agitated lake bottom conditions. This pattern is similar to that described by Anadón (1989). In contrast, based on the sedimentological model proposed by Gierlowski-Kordesch (2010) for the Triassic carbonates of the Mercia Mudstone Group (Bristol, UK), dark grey marlstones with ripple lamination probably represent a marginal lake zone with water agitation. The relatively higher energy of this facies would account for the fragmentation of plant remains before burial. The high accumulation of organic matter probably generated anoxic lake bottom conditions, but waves would have oxygenated the water column occasionally. Consequently, the plant remains were degraded while marlstones retained their dark grey colour. Selenitic gypsum was formed in the lake when a higher saturation in CaSO₄ occurred locally. According to models by Kendall (1988), micronodular gypsum at the top would indicate an early stage in the development of a sabkha.

4.1.2. Talavera Formation

This consists of about fifteen metres of gypsum occasionally intercalated with marlstones. Contact with the underlying lacustrine facies is gradual. The bottom of the formation is composed of small cycles formed by marlstone with 1 cm thick lenticular horizons of pseudomorphic selenitic gypsum in a vertical position, sometimes isolated, (Plate II, 3) passing upward to nodular gypsum. In the central part, pale marlstones with plane-parallel, ripple or microbial lamination dominate. Two plant-bearing beds have been found in this facies. The top of this formation is formed by tabular beds (10 cm thick) of enterolithic gypsum and nodular gypsum (nodules 5–10 cm across) with a chicken wire texture in a marl matrix (Plate II, 4).

Marlstones with small selenitic gypsum crystals from the base were formed in the proximal area of a lake with permanent water table, based on models by Schreiber et al. (1976); Ortí and Salvany (1997) and Chivas (2007). The isolated crystals indicate remobilisation due to water agitation. Nodular gypsum has been related to anhydrite growth in a vadose zone. Nodular and enterolithic gypsum from the centre and top of the member indicates the formation of a well-developed sabkha around the lake, after evaporation of up to 75% of the total lake water column (Kendall, 1988; Arthurton and Hemingway, 1972). Anadón et al. (1989) suggested that the repeated alternation of nodular and enterolithic gypsum with lacustrine marl with plant remains was climatically driven. Therefore, both facies would not have coexisted in time but represent different climatic phases.

The entire sequence represents a shallowing-upward cycle of the Segarra lacustrine system. The deepest interval is represented by laminated marlstones of the Civit Member, which have been interpreted as a distal lake zone. These deposits grade laterally to marlstones with ripple marks that belong to a nearshore lacustrine zone. The two facies are repeated several times, indicating minor shallowing-upward cycles of the lake. At the top, enterolithic and nodular gypsum of the Talavera Formation represent the final evolution of the lake towards a sabkha.

4.2. Taphonomy

This is the first taphonomic study of plant remains from the Oligocene of Cervera. Five plant-bearing beds have been described, all of which occur in pale marlstone with plane-parallel lamination.

Beds 1, 2 and 3 correspond to the Montmaneu Formation (Civit Member), while beds 4 and 5 belong to the Talavera Formation. The beds have been grouped into two distinct sets based on taphonomic features of the better represented plants.

- (1) Assemblages of plant-bearing beds 1 and 3 are characterised by small and complete leaves and leaflets with up to 10 specimens/m². The main families and genera identified are *Rhus* (25%), *Rhamnus* (19%), *Mimosites* (19%), Myricaceae (12%), Salicaceae (6%) and Lauraceae (6%), helophytic plants (4%) and 9% of non-identified specimens. Whole leaves represent approximately 60% of the assemblage (Fig. 3A). Most of these are small, measuring 3–5 cm long, with a preserved petiole, and correspond to leaflets of *Rhus* (Plate III, 1), *Mimosites* and leaves of *Rhamnus*. Larger leaves (15 cm long) of *S. lavateri* and *M. arenesi* were found clearly oriented due to their elongated shape, but even elliptical leaves and leaflets (*Rhamnus* and *Rhus*) were oriented, all displaying a NE–SW direction of their main axis (Fig. 3B). Broken leaves represent 30% of the assemblage and are torn along the primary and secondary venation but generally preserve the petiole (Plate III, 3). Most of these leaf fragments correspond to the Myricaceae (*Myrica* aff. *faya*, *M. oligocenica*) and the Lauraceae (*L. catalaunica*, *L. mulleri*, *P. cerverensis* and *D. polymorpha*). Worth mentioning are rare specimens of *Rhus*, with damaged leaf margins much larger (up to 10 cm in length) than the abundant small, complete leaves of the same genus in the assemblage (Plate III, 1 and 2). Finally, about 10% of the specimens are fragments of helophytic plants, i.e. leaves of *T. latissima* and portions of stems of *Phragmites* cf. *oeningensis*. Their dimensions range from 2 to 3 mm up 50 cm; however, their average size is 10 cm in length. Most of the leaves and leaflets are preserved as authigenic mineralizations that formed a micrometric limonite crust, except a few lauracean leaves and typhacean or poacean stems that are adpressions with some organic matter.
- (2) Assemblages of plant-bearing beds 2, 4 and 5 are dominated by fragmented plant remains, with about 20 specimens/m². The major families and genera recognised are helophytic plants (25%), Myricaceae (19%), Lauraceae (11%), Salicaceae (9%), *Rhus* (5%), *Rhamnus* (5%) and *Mimosites* (5%) along with a certain amount of non-identified specimens (21%). Up to 70% of the specimens are torn along the primary and secondary venation (Fig. 4A). Many of these fragments measure less than 3 cm across, including the large amount of comminuted plant debris that prevails in beds 4 and 5. From the taxonomically identifiable remains, 60% correspond to helophytic plants and 40% belong to the Lauraceae and Myricaceae families (*Myrica* aff. *faya* and *M. oligocenica*).

Whole leaves represent the rest of the assemblage from these beds (30%) and are generally 5–7 cm long but may reach up to 20 cm in length. From the total amount of whole leaves, 60% correspond to *M. arenesi*, 30% to *S. lavateri* and *S. angusta* and 10% to leaflets of *Rhus* and leaves of *Rhamnus*. In general, whole leaves and leaflets preserve

the petiole and are randomly oriented except in bed 2, where they show an E–W orientation (Fig. 4B). The helophytic plant remains are randomly oriented. The preservation is similar as described for beds 1 and 3. In addition, a few myricacean leaves display skeletonisation (Plate III, 4).

4.2.1. Interpretation

The taphonomic features of the plant beds described above suggest that plant remains were supplied to the lake by different mechanisms. Plant-bearing beds 1 and 3 display a clear size selection of small, whole specimens of *Rhus*, *Mimosites* and *Rhamnus*, which were the most abundant assemblage elements. This size bias is evident in comparison with rare and much larger specimens of the same species which occur in the same beds (Plate III, 1–2). Spicer (1981) has observed that size selection of small leaves and the absence of leaf tearing are taphonomic features compatible with wind transport following traumatic production of the smallest, outer leaves (sun leaves) of the tree crown. Another group of whole leaves formed by *Salix angusta*, *S. lavateri* and *M. arenesi* does not display any size selection. These leaves were probably supplied directly to the lake by riparian plants after physiological abscission and gravitational fall. The lake and river bank habitat is well known for the Salicaceae, a group that includes a large number of riparian representatives.

In contrast, broken leaves that occur mainly in plant-bearing beds 2, 4 and 5 show characteristic tearing along the primary and secondary venation, which is attributed to transport by traction or suspension in water flows, as observed in nature by Greenwood (1991) and demonstrated experimentally by Ferguson (1985). In the sedimentological context of the Montmaneu and Talavera formations, this type of transport most probably occurred in river inlets.

The remains of *Typha* and *Phragmites* found in all beds would probably correspond to plants growing on the lake margin that were transported to the lake centre after physiological abscission and more or less prolonged flotation and biodegradation on the lake surface.

The orientation of leaves and leaflets in beds 1, 2 and 3 suggests that there was a weak current at the lake bottom, because only the lighter plant remains (leaves and leaflets) were oriented while the helophytic stems, which are more lignified and heavier, remained randomly positioned. The current was so weak that it left no sedimentological signal, such a ripple marks, on the lake bottom. According to observations by Gastaldo et al. (1996), wind-generated currents may produce the alignment of leaves when they sink in a shallow water column.

4.3. Taphofacies

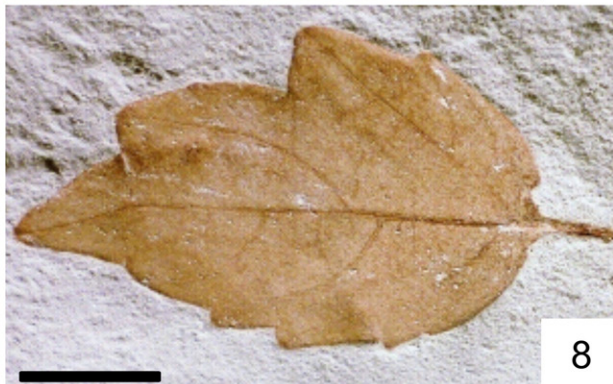
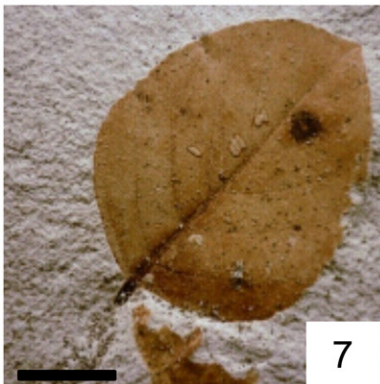
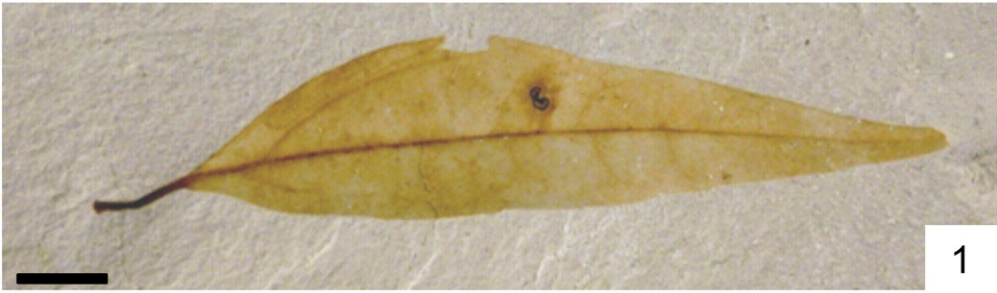
The taphonomic characters described in the previous section provide new information about the necrobiotic (organ production mechanisms) and biostratinomic (transport and deposition) processes of the Oligocene flora from Cervera. Wind, water and gravitational fall were the main transport vectors that enable distinction of three taphofacies, depending on the type of transport prevailing in each plant-bearing bed.

4.3.1. Taphofacies of wind transported remains

This taphofacies was found to dominate in plant-bearing beds 1 and 3 of pale grey marlstones with plane-parallel lamination. About half of the leaves and leaflets studied were complete and were size-biased,

Plate I. Most frequent angiosperm species represented in the Oligocene flora from Cervera.

- 1: *Phoebe cerverensis* found in plant-bearing bed 2.
- 2: *Myrica* aff. *faya* from plant-bearing bed 2.
- 3: *Mimosites ilderensis* found in plant-bearing bed 1.
- 4: *Myrica arenesi* (arrow) found in plant-bearing bed 2.
- 5: *Salix angusta* found in plant-bearing bed 2.
- 6: *Phragmites oeningensis* found in plant-bearing bed 2.
- 7: *Rhamnus aizoon* found in plant-bearing bed 1.
- 8: *Rhus* sp. in plant-bearing bed 1.
- 9: *Typha latissima* found in plant-bearing bed 5. Scale bar equals 1 cm.



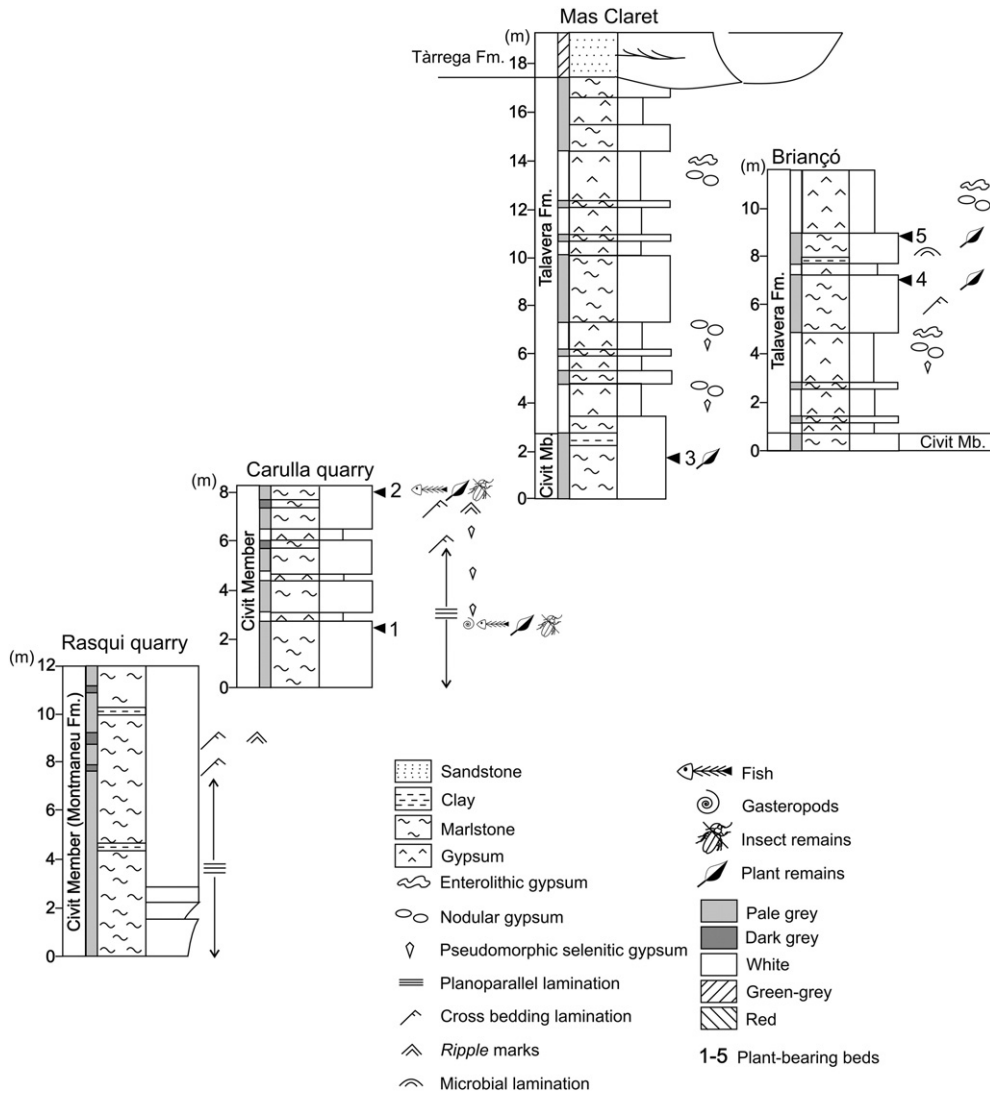


Fig. 2. Correlation of stratigraphic sections and plant-bearing beds studied. Plant bearing beds 1 and 3 composed of allochthonous wind-selected assemblages, while beds 2, 4 and 5 are essentially composed of parautochthonous plant remains supplied by river inlets or gravitational fall.

showing a selection of 3–4 cm long foliage remains of *Rhus*, *Mimosites* and *Rhamnus*. Extant representatives of these genera are mainly represented by xerophytic plants that live beyond lacustrine and riparian environments, forming relatively open communities. Traumatic leaf loss and wind transport are quite compatible with such a habitat. Together, the taphonomic and palaeoecological results suggest that most of the remains in plant-bearing beds 1 and 3 reached the lake by wind transport and were deposited in its distal parts, where they formed an allochthonous assemblage.

4.3.2. Taphofacies of plant remains carried by river inlets

This taphofacies dominated in plant-bearing beds 2, 4, and 5. The large amount of plant debris in these beds is interpreted as having been produced by transport as suspended load in river inlets, since leaf fragments show a polygonal fragmentation pattern reminiscent of that obtained by Ferguson (1985) in leaf assemblages subjected experimentally to high hydrodynamism. Larger remains of this taphofacies are mainly formed by torn leaves of the Lauraceae and Myricaceae families (*Myrica* aff. *faya* and *M. oligocenica*), and most are torn along the primary and secondary venation. These plants would have grown just beyond the riparian vegetation, since only trees that grew near rivers or streams could supply their remains to water flows that allowed transport to the lake. Most of myricaceous species probably grew closer

to rivers because their torn leaves were significantly more common than those of the Lauraceae. Both families have extant representatives in the laurisilva of the Canary islands while they can be present but not associated in close regions (e.g. in the Iberian Peninsula *Laurus nobilis* grows in the Mediterranean sclerophyllous forest and *Myrica gale* in acidic peat bogs of mountain areas).

4.3.3. Taphofacies of plant remains directly supplied to the lake by gravitational fall

All plant beds contain whole leaves of *Salix* and *M. arenisi* as well as large portions of helophytic stems. The taphonomic and palaeoecological results suggest that these remains represent the helophytic belt and riparian vegetation growing on the river banks and lake margins, deposited later in the lake centre. Skeletonisation of myricaceous species indicates in situ biodegradation under oxic conditions. In addition, complete leaves of riparian plants and skeletonisation indicate very little transport and the formation of a parautochthonous assemblage in nearshore facies.

4.3.4. Cyclicity in taphofacies distribution

The sedimentary facies and taphofacies present in the Civit Member and Talavera Formation permit identification of two shallowing-upward cycles as regards plant taphonomy, each approximately 10 m

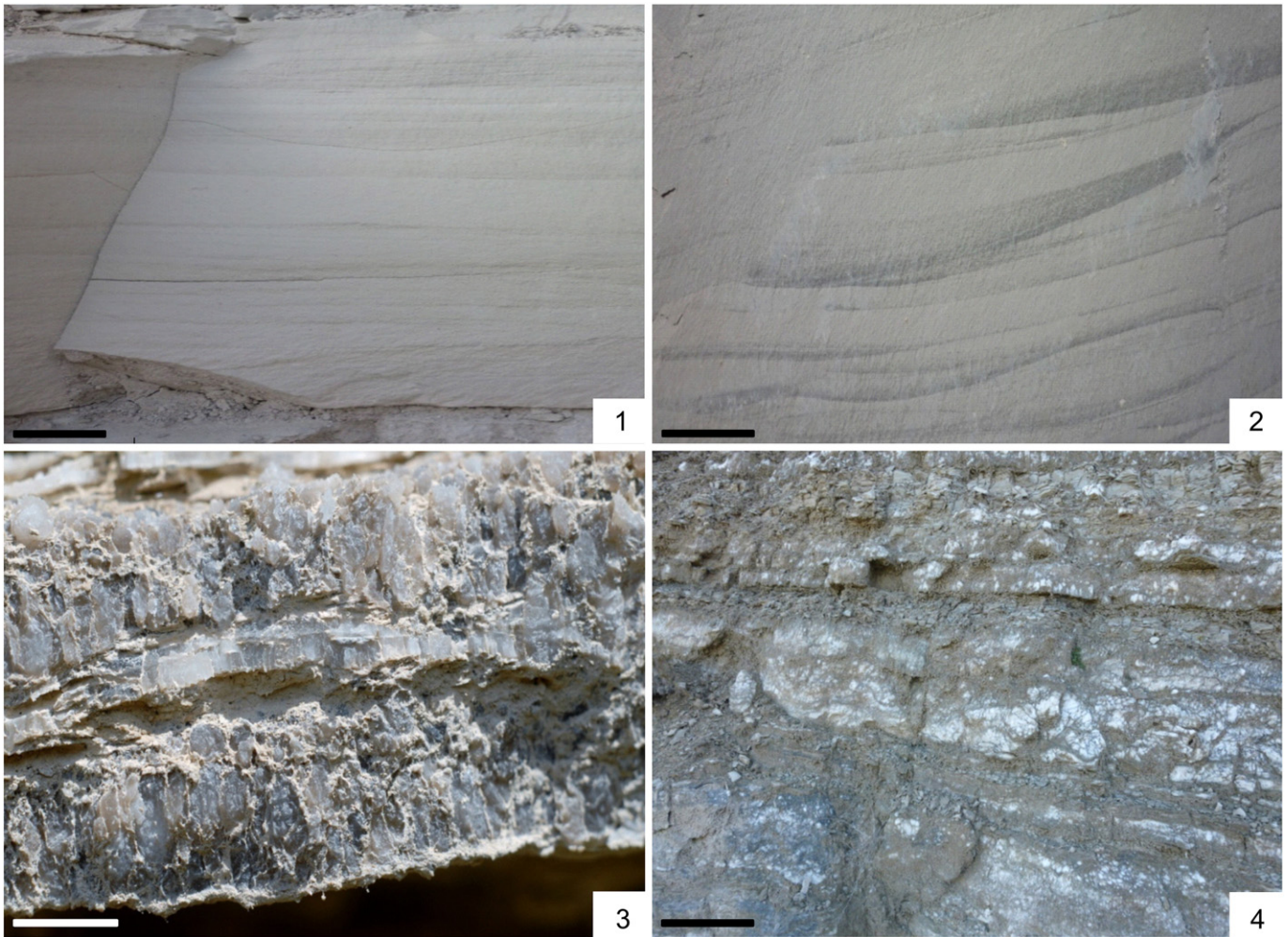


Plate II. Lithofacies of the lacustrine deposits studied.

- 1: Marlstones with plane-parallel lamination rich in plant remains (Civit Member of the Montmaneu Formation).
- 2: Dark grey marlstone poor in plant remains with ripple lamination (Montmaneu Formation).
- 3: Pseudomorphic selenitic gypsum from the Talavera Formation.
- 4: Nodular and enterolithic gypsum from the Talavera Formation. Scale bar equals 1 cm.

thick. These cycles are superimposed on smaller sedimentological cycles that are formed by the alternation of pale laminated marlstone with dark marlstone and silt with ripple marks. The first of the large cycle developed between plant-bearing beds 1 and 2. Both are composed of pale grey marlstones with plane-parallel lamination. Bed 1 presents a predominance of wind-transported remains, indicating that the plant remains were transported from a distant source and formed an allochthonous assemblage. According to Spicer (1981) and Martín-Closas and Gomez (2004), wind-transported plant remains constitute a dominant part of leaf assemblages deposited in open lake environments, and would represent the deeper interval of the cycle. In contrast, most of the plant remains in bed 2 were supplied by gravitational fall from lake margins or were transported by river inlets. They represent a parautochthonous assemblage and would indicate supply from a neighbouring source, i.e. sedimentation in a near shore lake zone.

Another cycle is developed between beds 3 to 5. Bed 3 is composed of pale grey marlstones with plane-parallel lamination and displays prevailing wind-transported taphofacies. These features are very similar to plant-bearing bed 1 and are attributed to distal lake facies. The sequence grades to marlstones with ripple marks and nodular gypsum beds, the former including plant-bearing bed 4. Most of the plant remains here are torn and this has been attributed to transport in river inlets and deposition in a near shore lake area, in line with

observations made by Gastaldo (1988) and Spicer (1981) in extant lakes. Plant-bearing bed 5 is located in the upper part of the same sequence. The lithofacies are marlstones with stromatolitic and ripple lamination intercalated with nodular and enterolithic gypsum. The taphofacies contains abundant comminute debris interpreted as allochthonous assemblages formed by streams in storm periods or river inlets, and representing the shallowest zone of the lake margin subjected to large fluctuations in the water table.

4.4. Reconstruction of the Oligocene plant communities from Cervera

A taphonomic analysis of the Oligocene flora from Cervera provides significant new palaeoecological data in comparison with previous knowledge. The combined results of sedimentology, taphonomy and palaeoecology suggest that the remains studied represent four plant communities (Fig. 5):

- Palustrine helophytic belt: this was mainly composed of *Typha* and *Phragmites*. These plants would have grown on the lake and river shores and were transported by flotation to the distal lake, where they sank and were deposited.
- Riparian vegetation: this was mainly composed of the Salicaceae (*S. lavateri* and *S. angusta*) and some of the Myricaceae

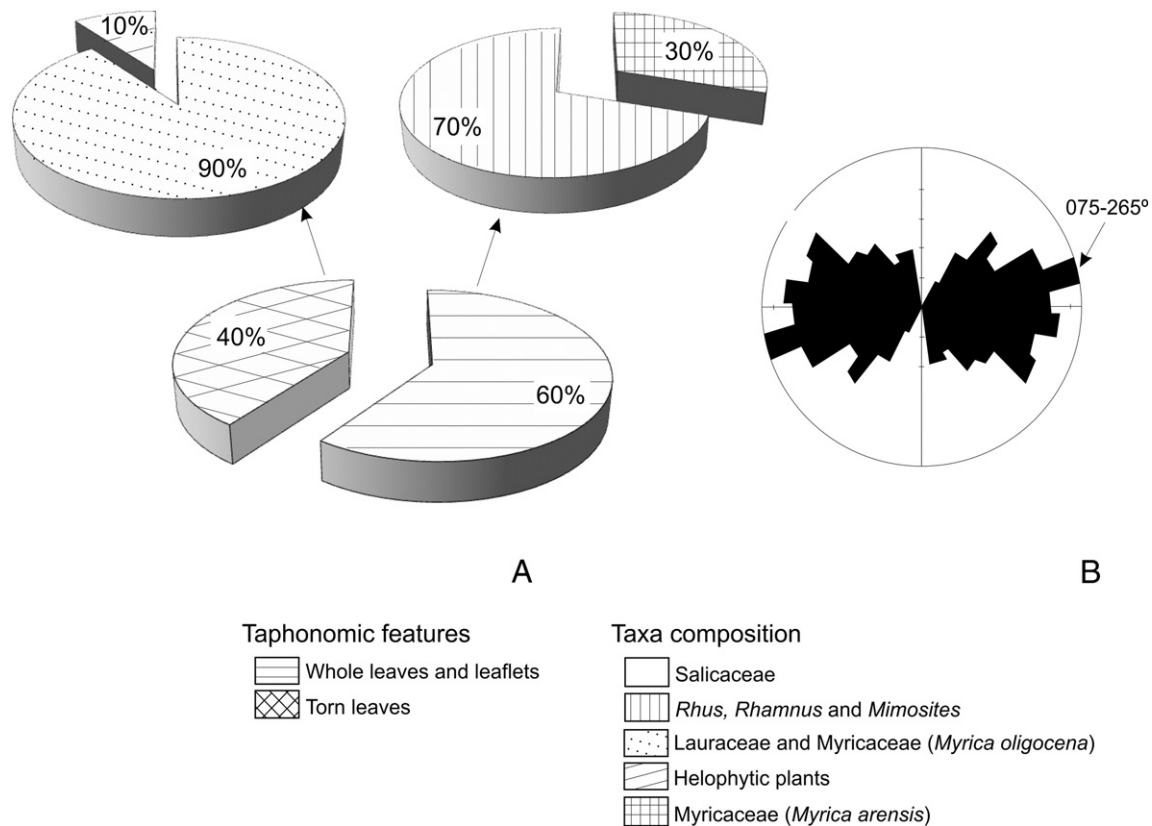


Fig. 3. Numerical taphonomic features of the leaves and leaflets from plant bearing beds 1 and 3. A: Percentage composition of taxa recorded in bed 1. B: Orientation of leaves and leaflets from plant-bearing bed 1. Bed 3 shows similar features.

(mainly *M. arenisi*) families. Most of the leaves would probably have fallen directly into the water from the lake or river banks, and were later transported by flotation to the lake centre, where they finally became saturated, sank, and were later deposited on the lake bottom.

- Laurisilva: this was composed of lauracean (*L. catalaunica*, *L. mulleri* and *D. polymorpha*) and myricacean (*Myrica* aff. *faya* and *M. oligocena*) species. Most of the specimens present tears along the primary and secondary venation. These features indicate traction transport by rivers. This community would have grown around the river margins, beyond the riparian community. The plant remains were supplied to rivers by gravitational fall and were then transported by tractive flows towards the lake. Lauracean leaves are much less common than myricacean ones, suggesting that the former had little direct access to running water.
- Open xerophytic woodland: this was composed of *Rhus*, *Rhamnus* and *Mimosites*. These plants would have grown distally from the lake, beyond the riparian and lauracean communities and were transported by the wind towards the lake. The open landscape, where this vegetation would have grown, enhanced this type of transport. It is possible that only a small part of the open woodland vegetation is represented in these assemblages, given the highly selective nature of the wind in terms of transport and the resulting accumulation of small leaves.

5. Discussion

A taphonomic analysis of the Oligocene flora from Cervera has provided new palaeoecological information, which is useful for characterising the Oligocene plant biogeography of southern

Europe and the evolution of the palaeoclimate through comparison with other Upper Eocene–Oligocene plant-bearing beds.

The study has revealed that the main families represented in the Cervera Oligocene assemblage are Poaceae, Typhaceae, Anacardiaceae and Rhamnaceae, followed by Fabaceae, Myricaceae, Salicaceae and Lauraceae, with different relative abundances depending on the bed sampled (see section 'Taphonomy'). In contrast, the data obtained by Sanz de Siria (1996b) from the Madern collection suggested Lauraceae as the main family (24%), followed by Myricaceae (15%), Simaroubaceae (10%), Fagaceae (11%) and Fabaceae (5%). These differences are probably due to contrasting sampling methods. The leaf collection of Mr. Martí Madern was built without distinguishing between localities (quarries) or beds. Moreover, most of the specimens were found and selected by quarry employees based on leaf completeness. As a result, the taphonomic features of these plant remains were not taken into account and this has resulted in an over-representation of complete leaves, especially of the larger specimens belonging to the Lauraceae and Myricaceae. These sampling biases produced considerable confusion that later influenced Sanz de Siria (1996b) and Barrón et al. (2010) in their palaeoclimatic and palaeoecological interpretations.

Although the same vegetation belts as those characterised here were previously reported by Sanz de Siria (1996b) when he conducted comparisons with extant representatives, significant differences arise in the location, extension and composition of such plant communities after combining sedimentological and taphonomic analyses before attempting a palaeoenvironmental reconstruction. The large number of small xeromorphic leaves and leaflets, such as those from *Rhus*, *Mimosites* and *Rhamnus*, led Sanz de Siria (1996b) to attribute the plant assemblage of the Early Oligocene of Cervera to a subtropical climate with a long dry season. However, the results documented herein point out to a strong wind-selection of these remains, leading to an overestimation of

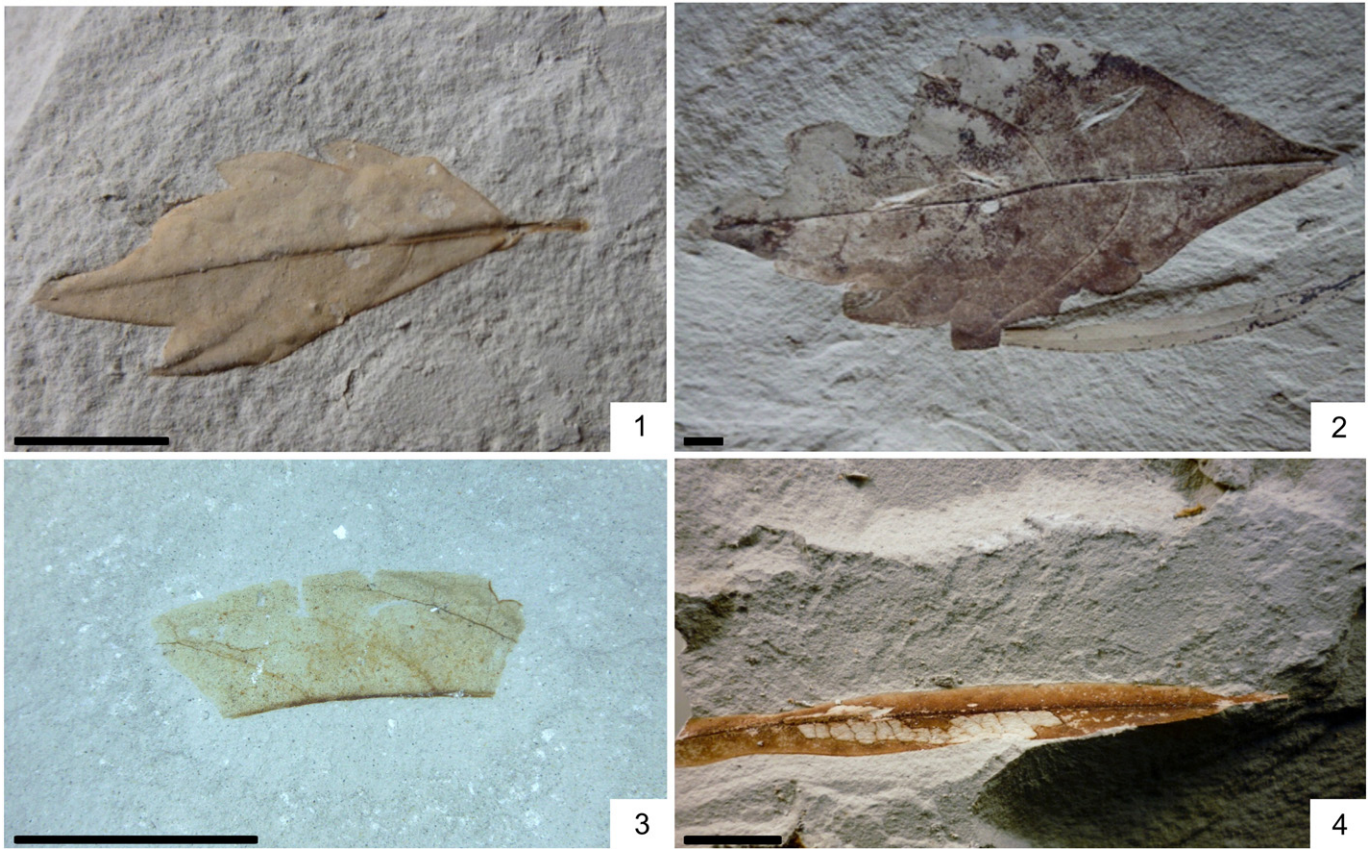


Plate III. Taphonomic plant features.

- 1: Whole leaflet of *Rhus* found in bed 1.
- 2: *Rhus* leaflet from bed 2, much larger than complete leaflets found in the same bed and showing damaged margins due in part to herbivorism and in part to leaf leaf tearing.
- 3: Leaf from the Lauraceae family torn along the primary venation found in bed 2.
- 4: Myricacean leaf with skeletonisation found in bed 2. Scale bar equals 1 cm.

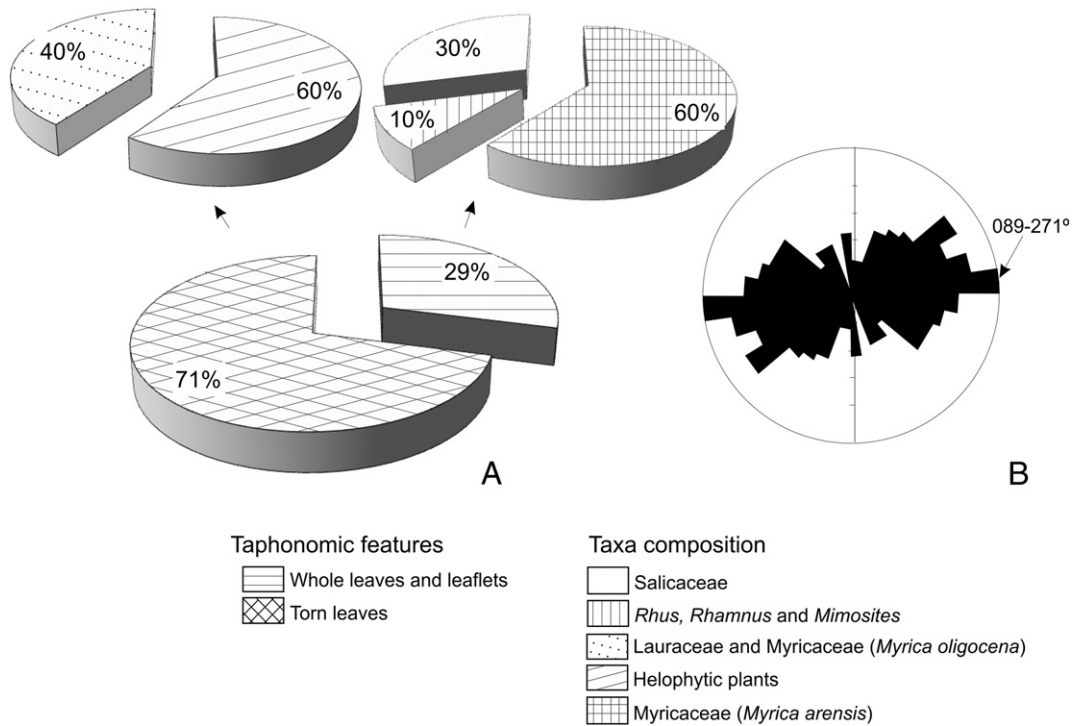


Fig. 4. Numerical taphonomic features of the leaves and leaflets from plant bearing beds 2, 4 and 5. A: Percentage composition of taxa recorded in bed 2. D: Orientation of leaves and leaflets from bed 2. Beds 4 and 5 display similar features.

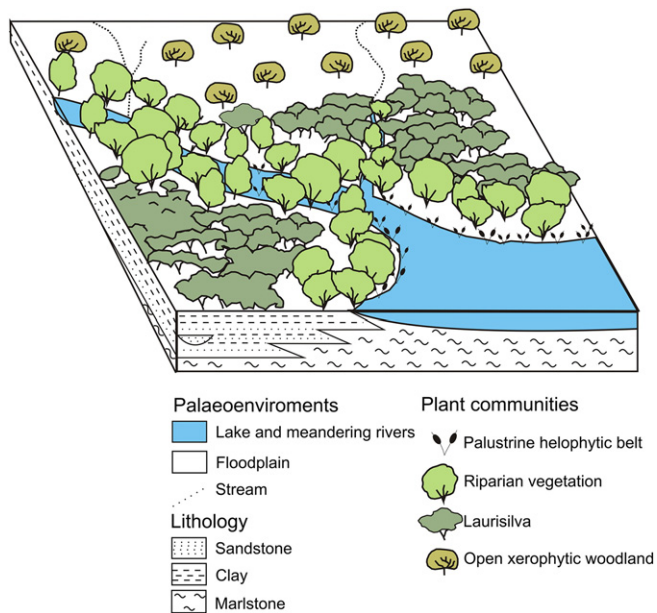


Fig. 5. Palaeoenvironmental reconstruction of the Oligocene flora from Cervera.

the drought signal. Also, the rare torn lauracean leaves (*L. catalaunica*, *L. mulleri* and *D. polymorpha*) and myricacean species (*Myrica* aff. *faya* and *M. oligocenica*) found after thorough sampling and taphonomic analysis, suggest that this community would have formed small laurisilvan stands around the river margins and shady wet zones not far from the lake and surrounded by a xerophytic community, rather than an extensive laurel forest growing in an area of permanent fog due to a pronounced relief near the lake. The interpretation of Sanz de Siria (1996b) was partly obtained as a result of comparison with extant laurel forests on the Canary Islands. However, in the Oligocene Ebro Basin, such a topography could be only expected to occur near the rising Pyrenees, about 80 km north from Cervera and too far from the accumulation site to supply it with leaves.

In a synthesis about the Cenozoic floral evolution of the Iberian Peninsula, Barrón et al. (2010) already noticed that the laurel forest of Cervera could not have grown far from the lake but still kept the idea of an extensive laurisilva. Based on a model exposed by Mai (1989), they suggested that laurels grew close to water and were edaphically mediated, making up riparian communities. This habitat is largely coincident with the taphonomic conclusions reported herein, however the lauracean leaves found display a well-developed drip-tip, which does not suggest that water was taken from the soil, but rather from the air moisture as it occurs today in wet, fog-mediated laurisilvas (Wolfe, 1993). For instance only one out of five lauracean species growing today in the Canary Islands, *Apollonias barbujana*, is considered to be edaphically mediated (Bañares and Barquín, 1982), and its leaves do not show a long drip-tip unlike the most common *Daphnogene*, *Phoebe* and *Litsea* leaves from Cervera. In summary, the results obtained herein suggest that the laurels formation from the Oligocene of Cervera were of small extension, living beyond the lake margins but without direct access to river flows and relying on the air moisture coming probably from the large and permanent lake, rather than on edaphic water. The alternation of lacustrine marl with plant remains and gypsum, attributed to a sabkha, was related by Anadón et al. (1989) to climatic cyclicity. This suggests that the plant communities described herein, including the laurisilva, did not develop in intervals of high aridity, when the sabkha was forming. Thus, the Oligocene flora of Cervera as we know it, would just represent the vegetation of the more humid and mild parts of these climatic cycles.

6. Conclusions

Sedimentological and taphonomic features of the Oligocene lacustrine facies that include the Cervera plant localities challenge previous palaeoenvironmental results. Most of the leaves and leaflets are preserved as micrometric limonite crusts, except a few remains that are adpressions. Five plant-bearing beds have been studied, enabling characterisation of two taphonomic contexts. Beds 1 and 3 are composed of poorly diverse allochthonous assemblages dominated by leaflets of *Rhus* (25%), *Mimosites* (19%) and leaves of *Rhamnus* (19%), indicating an important size-bias, attributed to wind transport. In contrast, beds 2, 4 and 5 are essentially composed of poorly diverse assemblages of helophytic plant stems (25%), complete leaves of *Salix* (9%) and *M. arenesi* (19%) and a few leaves of myricaceans and lauraceans torn along the primary and secondary venation. This assemblage would have been formed by plant remains transported by river inlets and streams (torn leaves) or supplied by direct gravitational fall to the lake (complete leaves and helophytic plant stems).

The present taphonomic analysis suggests, as previous authors have already proposed, that zonal vegetation occurred beyond the lake margins, and four communities have been identified: (1) a palustrine belt composed of helophytic plants, (2) riparian vegetation dominated by the Salicaceae (*S. lavateri* and *S. angusta*) and some Myricaceae, mainly *M. arenesi*, (3) a laurisilva composed of *L. catalaunica*, *L. mulleri* and *D. polymorpha* and the myricacean species *Myrica* aff. *faya* and *M. oligocenica*, and (4) an open xerophytic woodland composed of *Rhus*, *Rhamnus* and *Mimosites*.

The Oligocene flora of Cervera would represent the vegetation growing during the more humid phases of the climatic cyclicity noticed by Anadón et al. (1989) in the sedimentological record (marl-gypsum alternation). For the purposes of regional palaeoclimatic studies, laurisilva and xerophytic woodlands are the most characteristic fossil plants of the Oligocene flora from Cervera because they are the least influenced by local lacustrine conditions. However, the present taphonomic study has revealed that the plant remains from open xerophytic woodlands are especially biased due to wind transport, resulting in nanophyllous assemblages. The larger torn leaflets of xeromorphic plants transported by river inlets suggest a higher environmental humidity than would be deduced if only the smaller, complete, wind-selected leaves were considered. The proximity of the laurels to the lacustrine area also indicates higher air humidity than suggested in previous models. In consequence, taphonomic biases appear to have significant palaeoclimatic influence and should be taken into account in models used to interpret the climatic signal provided from an analysis of leaf physiognomy, such as CLAMP.

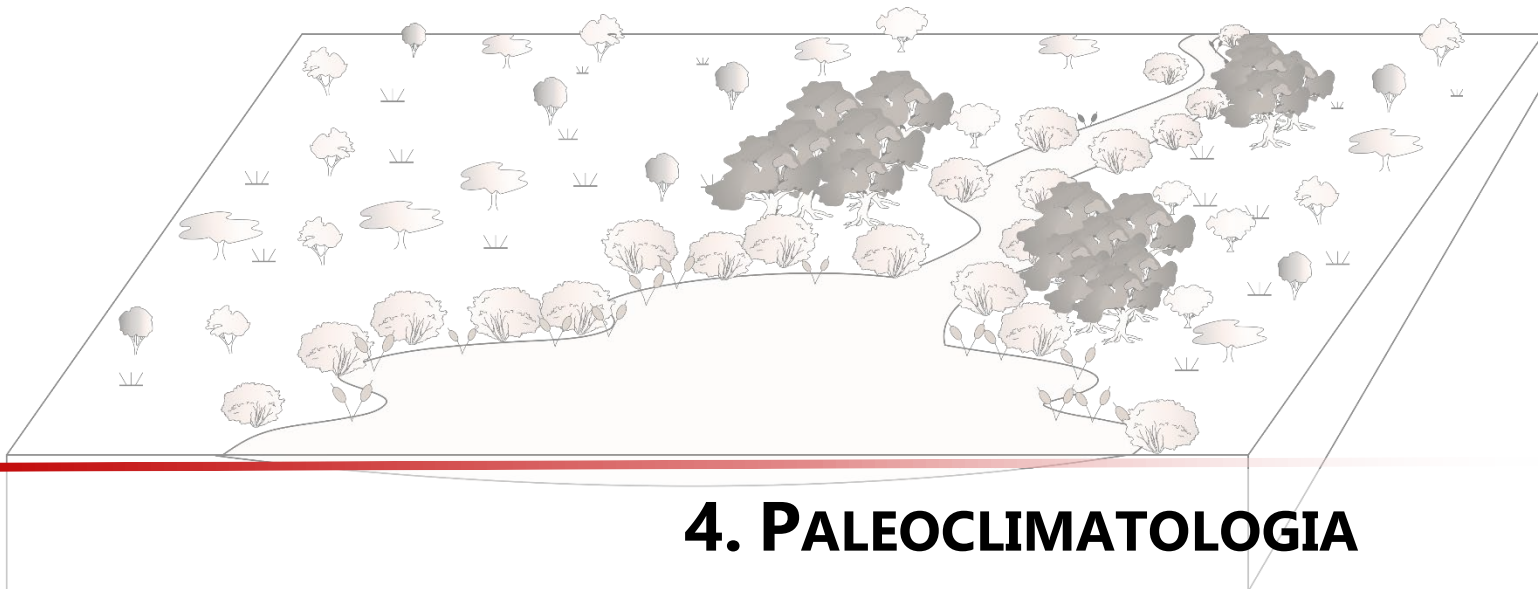
Acknowledgements

This study was partly funded by project CGL2015-69805-P (MINECO, FEDER, EU) of the Spanish Ministry of the Economy and Competitiveness and by project 2014SGR-251 of the AGAUR, Catalan Research Authority. The authors are grateful to Alejandro Gallardo, Elisabet Playà (Universitat de Barcelona) and Pere Anadón (CSIC) for their assistance in different aspects of this study and to two anonymous reviewers that improved significantly the manuscript. We also acknowledge the permission given by the owners of the company Cementos Natural Tigre for sampling in their active quarries. Luis Tosal's collaboration in field work is greatly appreciated. The English text has been corrected by Denise Phelps (Universitat de Barcelona).

References

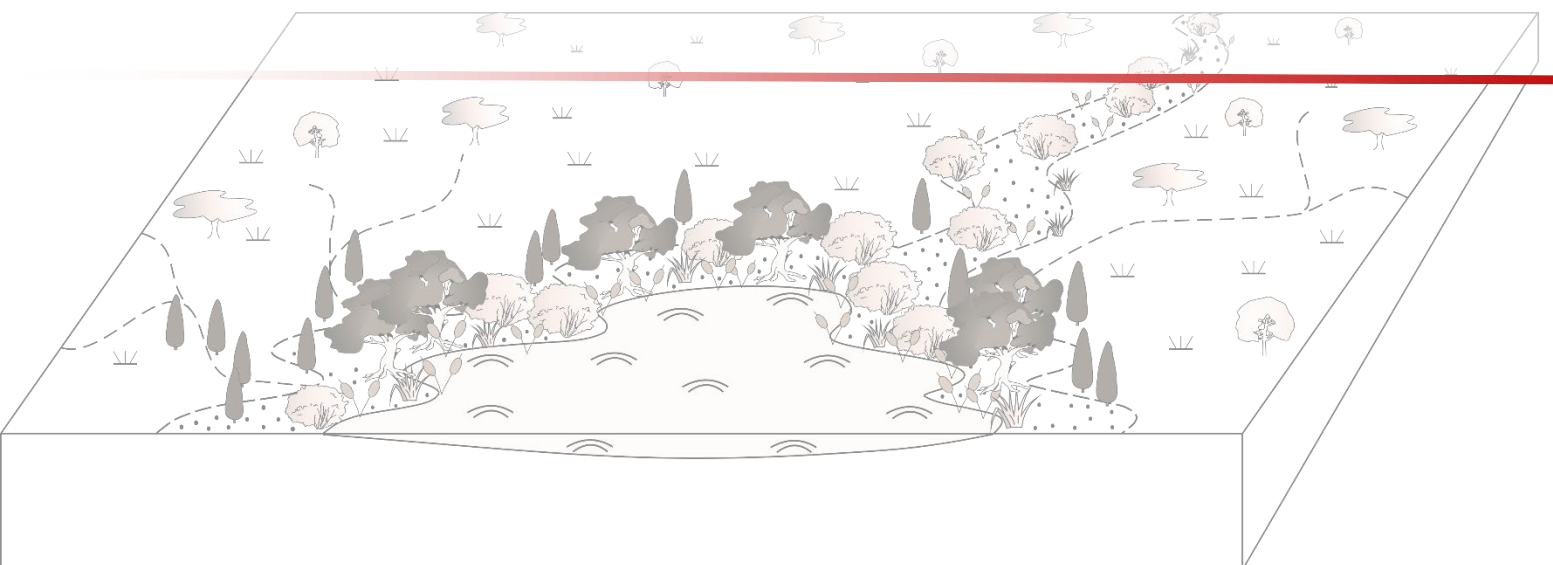
- Anadón, P., 1989. Lagos. In: Arche, A. (Ed.), *Sedimentología*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, pp. 219–271.
- Anadón, P., Cabrera, L., Colldeforns, B., Sáez, A., 1989. Los sistemas lacustres del Eoceno superior y Oligoceno del sector oriental de la Cuenca del Ebro. *Acta Geol. Hisp.* 24 (3–4), 205–230.

- Anadón, P., Cabrera, L., Colombo, F., Choi, S., Feist, M., 1992. Biozonación del paleógeno continental de la Zona Oriental de la Cuenca del Ebro mediante carófitas: implicaciones en la biozonación general de carófitas de Europa Occidental. *Acta Geol. Hisp.* 27 (1–2), 69–94.
- Arthurton, R.S., Hemingway, J.E., 1972. The St. Bees Evaporites, a carbonate–evaporites formation of Upper Permian age in West Cumberland, England. *Proc. Yorks. Geol. Soc.* 38, 565–591.
- Bañares, A., Barquín, E., 1982. Árboles y arbustos de la laurisilva gomera (Parque Nacional Garajonay). Goya Ediciones, Santa Cruz de Tenerife.
- Barberà, X., Cabrera, L., Marzo, M., Parés, J.M., 2001. A complete terrestrial Oligocene magnetobiostratigraphy from the Ebro Basin, Spain. *Earth Planet. Sci. Lett.* 187 (1), 1–16.
- Barrón, E., Rivas-Carballo, R., Postigo-Mijarra, J.M., Alcalde-Olivares, C., Vieira, M., Castro, L., Pais, J., Valle-Hernández, M., 2010. The Cenozoic vegetation of the Iberian Peninsula: a synthesis. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 162, 382–402.
- Chivas, A.R., 2007. Terrestrial evaporites. In: Nash, D.J., McLaren, S.J. (Eds.), *Geochemical Sediments and Landscapes*. Blackwell, Oxford, pp. 330–364.
- Colldeforns, B., Anadón, P., Cabrera, L., 1994. Litoestratigrafía del Eoceno superior-Oligoceno inferior de la zona oriental de la Cuenca del Ebro. Sector Igualada-Santa Coloma de Queralt. *Geogaceta* 15, 55–58.
- Costa, E., Garcés, M., López-Blanco, M., Beamud, E., Gómez-Paccard, M., Larrasoña, J.C., 2010. Closing and continentalization of the South Pyrenean foreland Basin (NE Spain). *Magnetostratigraphical constraints*. *Basin Res.* 22 (6), 904–917.
- Depape, G., Brice, D., 1965. La flore oligocène de Cervera (Espagne). *Données complémentaires*. *Ann. Soc. Géol. Nord* 85, 111–117.
- Feist, M., Anadón, P., Cabrera, L., Choi, S.J., Colombo, F., Sáez, A., 1994. Upper Eocene–Lowermost Oligocene charophyte biozonation in Western Europe. *Newsl. Stratigr.* 30, 1–32.
- Ferguson, D., 1985. The origin of leaf-assemblages—new light on an old problem. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 46, 117–188.
- Fernández-Marrón, M.T., 1971a. Descripción de dos nuevas especies pertenecientes a la flora del Oligoceno de Cataluña. *Acta Geol. Hisp.* 6, 58–60.
- Fernández-Marrón, M.T., 1971b. Estudio paleoecológico y revisión sistemática de la flora fósil del Oligoceno español (Ph.D. Thesis, Universidad Complutense de Madrid, Spain).
- Fliche, P., 1906. Notes sur quelques végétaux tertiaires de la Catalogne. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural* 6, pp. 115–133.
- Gastaldo, R.A., 1988. Conspectus of phytotaphonomy. In: Di Michele, W.A., Wing, S.L. (Eds.), *Methods and Applications of Plant Palaeoecology*, The Paleontological Society Special Publication 3. University of Tennessee, Tennessee, pp. 14–28.
- Gastaldo, R.A., Ferguson, D.K., Walther, H., Rabold, J., 1996. Criteria to distinguish parautochthonous leaves in Tertiary alluvial channel-fills. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 91, 1–21.
- Gaudant, J., 1982. *Prolebias catalaunicus* n. sp.: Une nouvelle espèce de poisson cypridontidae de l'oligocène de Sarreal (province de Tarragona, Catalogne). *Estud. Geol.* 38, 95–102.
- Gierlowski-Kordesch, E.H., 2010. Lacustrine carbonates. In: Alonso-Zarza, A.M., Tanner, L.H. (Eds.), *Carbonates in Continental Settings Facies, Environments and Processes*. Elsevier, Amsterdam, pp. 1–101.
- Greenwood, D.R., 1991. The taphonomy of plants macrofossil. In: Donovan, S.K. (Ed.), *The Processes of Fossilization*. Belhaven Press, London, pp. 141–169.
- Kendall, A.C., 1988. Aspects of evaporite basin stratigraphy. In: Schreiber, B.B. (Ed.), *Evaporites and Hydrocarbons*. Columbia University Press, New York, pp. 11–65.
- Mai, J.D., 1989. Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Syst. Evol.* 162, 79–91.
- Mai, J.D., 1995. Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Gustav Fischer, Jena.
- Martin, R.E., 1999. Taphonomy: a process approach. *Cambridge Palaeobiology*. Cambridge University, Cambridge.
- Martín-Closas, C., Gomez, B., 2004. Plant taphonomy and palaeoecological interpretations. A synthesis. *Geobios* 37 (1), 65–88.
- Ortí, F., Salvany, J.M., 1997. Continental evaporitic sedimentation in the Ebro Basin during the Miocene. A Sedimentary deposition in rift and foreland basins in France and Spain (Paleogene and Lower Neogene). In: Busson, G., Schreiber, B.C. (Eds.), *Sedimentary Deposition in Rift and Foreland Basins in France and Spain: Paleogene and Lower Neogene*. Columbia University Press, New York, pp. 420–429.
- Puigdefàbregas, C., Muñoz, J.A., Vergés, J., 1992. Thrusting and Foreland Basin Evolution in the Southern Pyrenees. In: McClay, K.R. (Ed.), *Thrust Tectonics*. Springer, Netherlands, pp. 247–254.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2014. Taxonomy and palaeobiogeography of charophytes from the Upper Eocene–Lower Oligocene of the Eastern Ebro Basin (Catalonia, NE Spain). *Geodiversitas* 36 (3), 385–420.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., Costa, E., Barberà, M., Garcès, M., 2014. Calibration of Eocene–Oligocene charophyte biozones. *Stratigraphy* 11 (1), 61–81.
- Sanz de Siria, A., 1992. Estudio de la macroflora oligocena de las cercanías de Cervera; Colección Martí Madern del Museo de Geología de Barcelona. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 2, pp. 143–170.
- Sanz de Siria, A., 1996a. La macroflora oligocena de la cuenca de Cervera, Lérida, España (colección del Museu Comarcal de Cervera). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 5, pp. 97–141.
- Sanz de Siria, A., 1996b. Estudio paleoecológico y paleoclimático de la macroflora oligocena de Cervera (Lleida, España). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 5, pp. 143–170.
- Schreiber, B.C., Friedman, G.M., Deceima, A., Schreiber, E., 1976. The depositional environments of the Upper Miocene (Messinian) evaporite deposits of the Sicilian Basin. *Sedimentology* 23, 729–760.
- Scott, C., 1977. A review of the ecology of Upper Carboniferous plant assemblages, with new data from Strathclyde. *Palaeontology* 20, 447–473.
- Spicer, R.A., 1981. The sorting and deposition of allochthonous plant material in a modern environment at Silwood Lake, Silwood Park, Berkshire, England. *US Geol. Surv. Prof. Pap.* 1143, 1–77.
- Valero, L., Garcés, M., Cabrera, L., Costa, E., Sáez, A., 2014. 20 Myr of eccentricity paced lacustrine cycles in the Cenozoic Ebro Basin. *Earth Planet. Sci. Lett.* 408, 183–193.
- Vergés, J., Marzo, M., Santaaulàlia, T., Serra-Kiel, J., Burbank, D.W., Muñoz, J.A., Gimenez-Montsant, J., 1998. Quantified vertical motions and tectonic evolution of the SE Pyrenean foreland basin. In: Masclé, A., Puigdefàbregas, C., Luterbacher, H.P., Fernández, M. (Eds.), *Cenozoic Foreland Basins of Western Europe*. Geological Society, Special Publication vol. 134, pp. 107–134.
- Wolfe, J.A., 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. *U.S. Geol. Surv. Bull.* 2040, 1–73.



4. PALEOCLIMATOLOGIA

Tosal, A; Valero, L., Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2019. **Influence of short-and long-term climatic cycles on the floristic change across the Eocene–Oligocene boundary in the Ebro Basin (Catalonia, Spain).** *Comptes Rendus Palevol*. En revisió.



Influence of short- and long-term climatic cycles on floristic change across the Eocene-Oligocene boundary in the Ebro Basin (Catalonia, Spain)

Influence des cycles climatiques de longue et courte période sur les changements floristiques de la limite Eocène-Oligocène dans le Bassin de l'Ebre (Catalogne, Espagne)

Aixa Tosal ^{a*}, Luis Valero ^{b,c,d}, Josep Sanjuan ^{a,e}, Martín-Closas, Carles^a

^a *Departament de Dinàmica de la Terra i de l'Oceà, Facultat de Ciències de la Terra, Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio) Universitat de Barcelona-UB, 08028 Barcelona, Catalonia, Spain.*

^b *Department de Geologia, Facultat de Ciències, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra, Catalonia, Spain*

^c *Laboratori de Paleomagnetisme, CSIC-CCiTUB, Institut de Ciències de la Terra Jaume Almera, 08028 Barcelona, Spain*

^d *Département des sciences de la Terre, Université de Genève, 1205 Genève, Switzerland*

^e *Department of Geology. American University of Beirut-AUB, 11-0236, Beirut, Lebanon.*

ARTICLE INFO

ABSTRACT

Article history:

Received 25 June 2019

Keywords:

Cenozoic
Grande Coupure
Végétation
lacustrine deposits
Orbital forcing

The Eocene-Oligocene transition (EOT) climatic turnover is modelled in the Ebro Basin using CLAMP and analysing the Sarral (Priabonian) and the Cervera (Rupelian) floras. The results show a fall in temperature and an increase in seasonality and precipitation. The changes in temperature and seasonality follow the trend described for the EOT in Southern Europe; however, the increase in precipitation is the opposite of what would be expected. This increase might be related to the stratigraphic location of the Sarral Priabonian leaf bed within a dry stage of a precession cycle, whereas the Cervera Rupelian leaf bed would be located within the wet stage of a similar cycle. CLAMP combined with sedimentology, taphonomy and palaeoecology reveal that precession cycles would produce a shift in the habitat of certain plants during the EOT, with the Lauraceae being limited to riparian communities during the Priabonian to grow in small laurisilvas during the Rupelian.

RÉSUMÉ

Mots clés:

Cénozoïque
Grande Coupure
Végétation
Dépôts lacustres
Forcement
orbitaire

Le bouleversement climatique de la transition Eocène-Oligocène (EOT) est modélisé avec CLAMP à partir des flores du Priabonien de Sarral et du Rupélien de Cervera (Bassin de l'Ebre). Les résultats montrent une diminution de la température et une augmentation de la saisonnalité et des précipitations. Les changements de température et de saisonnalité suivent les tendances décrites pour l'EOT en Europe du Sud; contrairement à l'augmentation des précipitations. Cette dernière serait à mettre en relation avec la position stratigraphique du niveau à feuilles de Sarral dans le stade sec d'un cycle de précession, tandis que le gisement de Cervera appartiendrait à un stade humide. CLAMP combiné avec la sédimentologie, la taphonomie et la paléoécologie montre que les cycles de précession auraient induit un déplacement de l'habitat de certaines plantes durant l'EOT. Ainsi, les Lauracées seraient limitées aux communautés riveraines durant le Priabonien, pour ensuite former de petites laurisylves durant le Rupélien.

*Corresponding author.

E-mail addresses: atosal@ub.edu; aixatosal@hotmail.com (A. Tosal)

1. Introduction

The Eocene-Oligocene transition (EOT) constitutes a major climate change event during the Cenozoic. The boundary was marked by the Antarctic glaciation (Oi-1), which modified global atmospheric and thermohaline circulation patterns and tipped the Earth towards a new climate regime in the Oligocene (Liu et al., 2009). Following the EOT, mean temperatures fell and seasonality and aridity increased (Zachos et al., 2001). However, precise regional climatic evolution across the EOT is still a matter of debate. Records of the Oi-1 event in the Southern Ocean, close to the Antarctic continent, indicate a sharp change (Coxall et al., 2005; Escutia et al., 2011; Goldner et al., 2014; Galeotti et al., 2016). Conversely, continental records for medium to high latitudes in the Northern Hemisphere suggest stepwise cooling during the late Eocene (Cramwinckel et al., 2018). In Eurasia, a major faunal turnover, the Grande Coupure event, occurred during the EOT (Prothero, 1994; Hooker et al., 2004; Akhmetiev and Beniamovski, 2009). In parallel, the Oligocene Eurasian plant communities show a marked latitudinal distribution and increased regional heterogeneity (Mai, 1989; 1995; Pound and Salzman, 2017), suggesting a more

inefficient longitudinal heat distribution than during the late Eocene.

Palaeoclimatic studies have been used to model EOT climate-driven turnover based on leaf floras and pollen from non-marine European deposits, mostly in the northern and central parts of the continent (Roth-Nebelsick et al., 2004; Mosbrugger et al., 2005; Eldrett et al., 2009; Hren et al., 2013; Akhmetiev et al., 2017). These have generally employed the coexistence approach (CA) method, which consists of interpreting climatic indicators of the past based on the climatic requirements of a fossil plant's nearest living relatives (Mosbrugger and Utescher, 1997; Utescher et al., 2000). Alternatively, the CLAMP method (Wolfe, 1993) can be used to interpret palaeoclimatic parameters based on leaf physiognomy data. We selected this method because it does not rely on the taxonomic affinities of fossil species and has been used successfully to characterise the palaeoclimate of Northern European plant localities (e.g. Utescher et al., 2015).

EOT climate-driven turnover is relatively poorly known in Southern Europe, especially as regards the Iberian Peninsula (Fernández-Marrón, 1973a; Cavagnetto and Anadón, 1996; Sanz de Siria, 1996a; Barrón et al., 2010). For most

of the Eocene, European flora was homogeneously composed of broadleaf evergreen forests populated by Lauraceae, Myrtaceae and Sapindales, among others. In contrast, flora became more heterogeneous during the Oligocene, showing a marked latitudinal distribution and increased local to regional taxonomic differences (Collinson and Hooker, 2003; Mai, 1995; Pound and Salzman, 2017). However, while Northern Europe was occupied by broadleaf deciduous forests composed of trees such as *Quercus*, *Corylus*, *Betula* or *Alnus* (Wolfe, 1980), evergreen plants prevailed in Southern Europe, including new xerophytic plants such as *Zizyphus* or *Comptonia*, which started to play an important role (Kvaček, 2010).

Here, we present palaeoclimatic parameters from two well-dated floral records of the Ebro Basin, a terminal Eocene locality (Sarral) and a lowermost Oligocene locality (Cervera). This covers the EOT and provides valuable data concerning the floral consequences of the EOT in Southern Europe. The two floras are analysed separately using the CLAMP method, and the palaeoclimatic indicators obtained are subsequently compared. These results are combined with previous sedimentological, taphonomic and palaeoecological studies to shed light on floristic change in Southern Europe across the EOT. We then discuss the possible

influence of orbital forcing on the evolution of Iberian plant communities across the EOT.

2. Geological, stratigraphic and sedimentological settings

The fossil floras studied here are located in the Ebro Basin, which constitutes the South Pyrenean foreland basin (Fig. 1A). The Pyrenean compression gradually restricted the Ebro Basin's connection with the Atlantic and the Tethys oceans until eventually, during the late Eocene (*ca.* 36 Ma), the basin became endorheic (Costa et al., 2010). After isolation of the basin, lacustrine environments prevailed in the distal parts of the fluvial and alluvial sedimentary systems. The emplacement of the lacustrine systems was largely governed by Pyrenean orogenic flexure, which controlled subsidence rates and the lateral distribution of lakes (Vergés et al., 1995, Gómez-Paccard et al., 2011). Nevertheless, the spreading of these lacustrine systems was forced by astronomical cycles at all ranges (Valero et al., 2014). According to these authors, the classical Palaeogene and Neogene lacustrine units of the Ebro Basin described by Anadón et al. (1989) would represent episodes of greater lacustrine extension, related to 2.4 Myr eccentricity

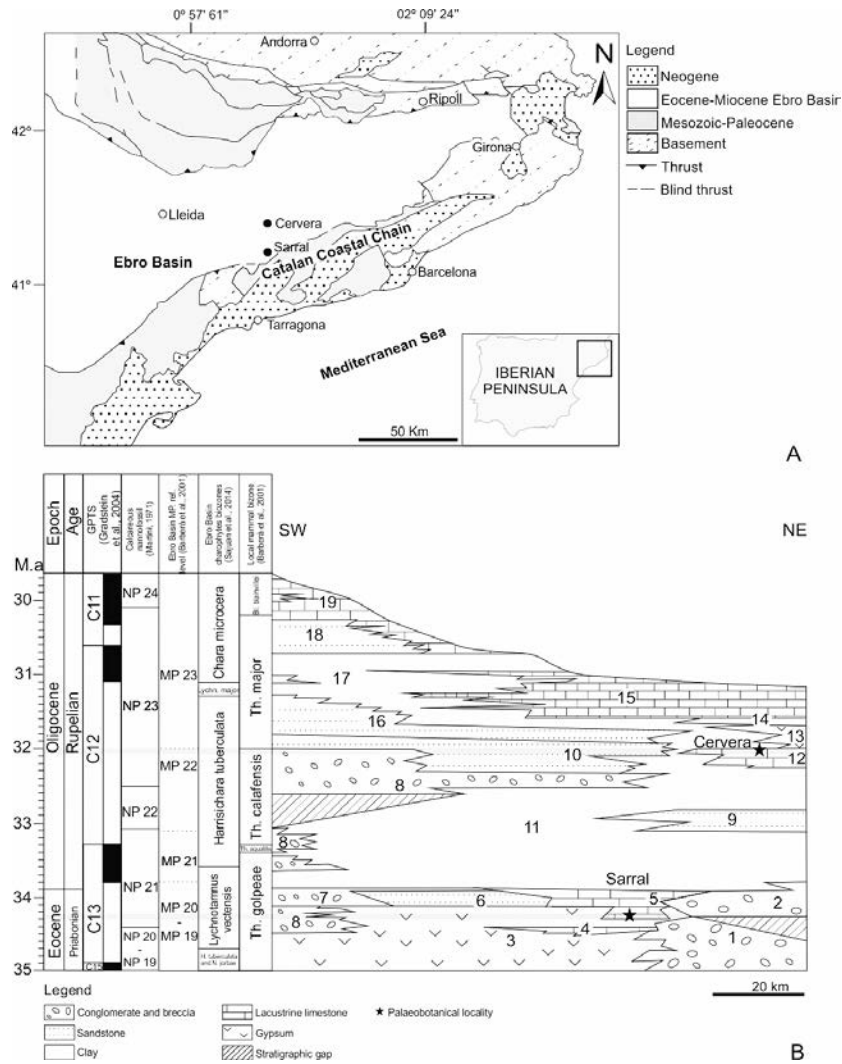


Figure 1: Geological setting of the two plant localities studied. **A:** Geological map of the Ebro foreland basin with location of the study areas, modified from Vergés et al. (1998). **B:** Chronostratigraphy of the Cenozoic in the Ebro Basin (modified from Martini, 1971 and Barberà, 1999). Lithostratigraphic units: St. Miquel de Montclar Formation (1), Bellprat Member (2), Pira Formation (3), Rocafort Member (4), Sarral Formation (5), Riu Francolí Member (6), Espluga Formation (7), Montsant Formation (8), Rauric Member (9), Gavatxa Formation (10), Blancafort Formation (11), Montmaneu Formation (12), Talavera Formation (13), Solsona Formation (14) Tàrrrega Formation (15), Margalef Formation (16), Albí Formation (17), Cogul Formation (18), Marqueses Formation (19).

Figure 1: Cadre géologique des deux localités paléobotaniques étudiées. **A:** Carte géologique du bassin d'avant-pays de l'Ebre avec situation de la zone étudiée (modifié d'après Vergés et al., 1998). **B:** Chronostratigraphie du Cénozoïque du Bassin de l'Ebre (modifié de Martini, 1971 et Barberà, 1999). Unités lithostratigraphiques: Formation St. Miquel de Montclar (1), Membre Bellprat (2), Formation Pira (3), Membre Rocafort (4), Formation Sarral (5), Membre Riu Francolí (6), Formation

cycles. In turn, these lacustrine units were internally modulated by the 400 kyr and 100 kyr eccentricity cycles. Among

the units defined by Anadón et al. (1989) in the Ebro Basin, we focus here on the Anoia and Segarra lacustrine systems that

encompass the Eocene–Oligocene boundary (Fig. 1B).

The Anoia lacustrine system includes the Sarral Formation, 17 m thick in the Sarral quarry, where the flora studied here was found (Fig. 2). Magnetostratigraphic constraints place Sarral within chron C13r, with an age of 34.5–34.4 Ma (Barberà et al., 2001; recalibrated to GPTS 2012, Vandenberghe et al., 2012). Available biostratigraphy relates the Anoia lacustrine system to the *Theridomys golpeae* (MP19–20) local mammal reference level (Anadón et al., 1987; Agustí et al., 1987) and the European *Lychnothamnus vectensis* charophyte biozone (Riveline, 1986, modified by Sanjuan et al., 2014).

From a sedimentological perspective, the Sarral Formation is mainly composed of calcarenites, marls and marlstones, interpreted as very shallow lacustrine environments. The sedimentation at Sarral is dominated by small-order, shallowing-upward lacustrine sequences of about 1.5 m thick (Fig. 2). The basal part of the parasequence is characterised by tabular and massive calcarenites interpreted as having been

deposited under low-energy sheet flows that represent the first stages of persistent floods in distal fluvial plains. The calcarenites are overlaid by bluish grey marls and limestones rich in remains of lacustrine benthic organisms such as charophytes, ostracods and gastropods. This facies is interpreted as a shallow, alkaline and oligotrophic permanent lake. According to Tosal et al. (2018), these facies would represent the wetter stages of the shallowing-upward cycle. The top of the cycle is composed of beige, finely laminated marlstones, rich in the well-preserved plant remains studied here. Locally, isolated vertical lenticular gypsum casts occur at the bottom of some of the marlstone beds, indicating solute concentration due to increased evaporation. This part of the sedimentary cycle would represent its drier stages. The marlstone beds culminate in a thin ferruginous crust with ripple lamination, raindrop marks and mud-cracks, indicating the terminal stages of lake development, eventually leading to subaerial exposure of the lake bottom. Overall, the lacustrine sequences at Sarral show a gradual increase in water salinity linked to evaporation excess.

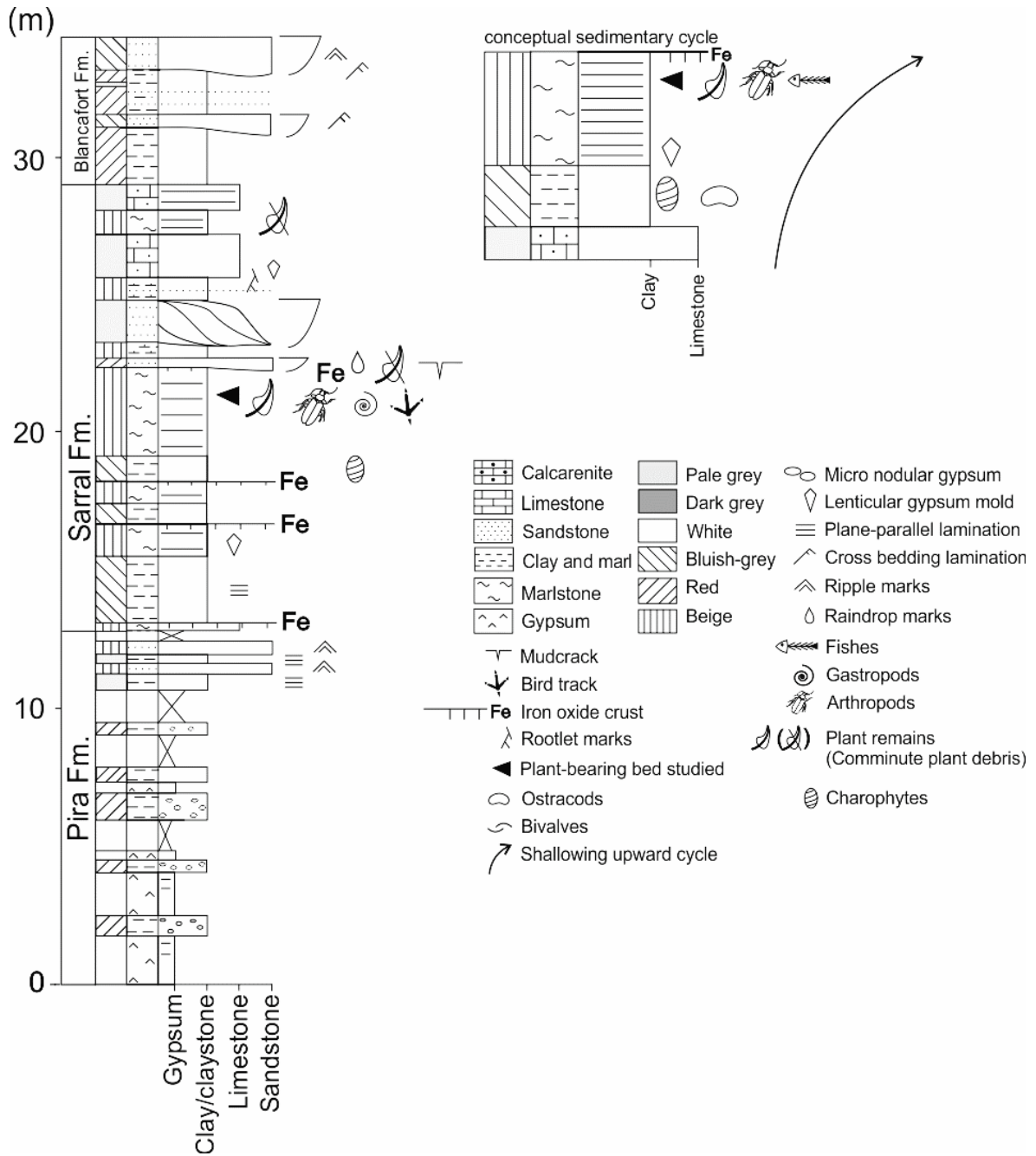


Figure 2: Stratigraphic section studied in the Priabonian of Sarral with indication of the small, climatically-driven sedimentary cycles which controlled the origin of the leaf bed. Modified from Tosal et al. (2018).

Figure 2: Section stratigraphique étudiée dans le Priabonien de Sarral avec indication des petits cycles sédimentaires influencés par le climat qui ont contrôlé la formation du niveau à feuilles (Modifié de Tosal et al. 2018).

Segarra lacustrine system lies stratigraphically above the Anoaia lacustrine system and is lower Oligocene

(Rupelian) in age. Within this system, the Civit Member of the Montmaneu Formation includes the flora from Cervera

studied here. Based on lithostratigraphic and biostratigraphic correlations, the Cervera palaeobotanical site is *ca.* 33.2–32 Ma, and is ascribed to the *Lychnothamnus* major charophyte biozone (Sanjuan et al., 2014; Sanjuan and Martín-Closas, 2016) and to the *Theridomys calafensis* local mammal reference level (MP22).

The Civit Member at Cervera is 14 m thick and consists of tabular-bedded marlstones with a characteristic centimetric intercalation of pale and dark grey intervals. Pale grey marlstones display plane-parallel lamination and are rich in well-preserved leaf remains, which form the Cervera palaeobotanical site. This deposit is attributed to a distal lake with anoxia prevailing in the lake bottom. In contrast, dark grey marlstones show ripple lamination and poorly preserved plant remains, representing low-energy marginal lake environments. Gradually, nodular and enterolithic gypsum is intercalated within

the pale grey marlstones (Fig. 3), representing the progressive onset of the overlying Talavera Formation. Based on the models of subaqueous evaporite sedimentation provided by Kendall (1988), the nodular and enterolithic gypsum represents sabkha environments with 75% evaporation of the total water volume. As a consequence, the intercalations of pale grey marlstones and gypsum have been interpreted as lake evaporation cycles (Anadón et al., 1989; Tosal and Martín-Closas, 2016) where the pale grey marlstones containing the flora studied would represent the wetter stage of the sedimentary cycle, while gypsum would represent the drier stage (Tosal and Martín-Closas, 2016). In sum, the Priabonian flora from Sarral represents the vegetation that grew during the dryer periods of small-order climate cycles, whereas the Rupelian flora from Cervera includes vegetation that grew during the wetter periods of similar cycles.

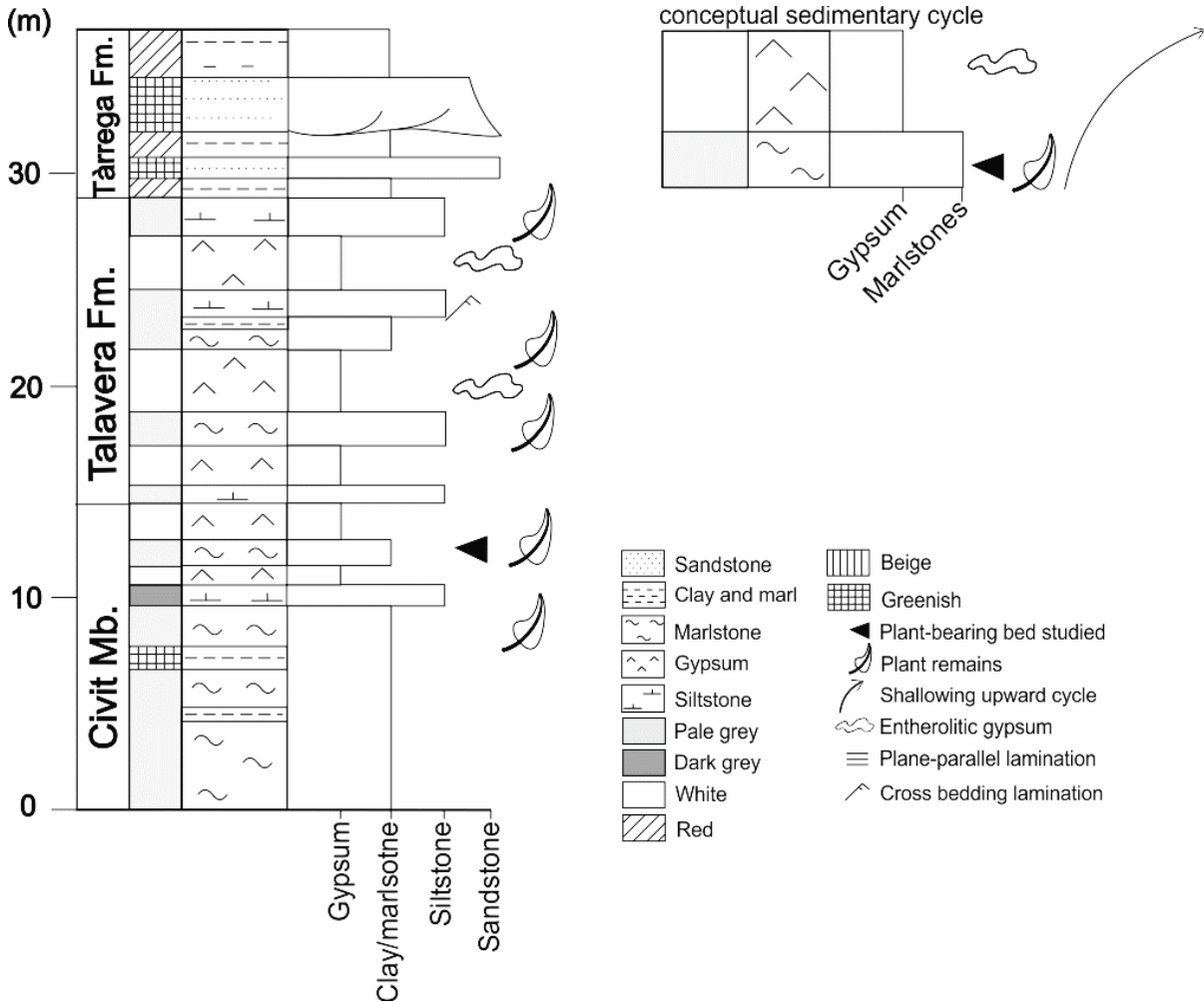


Figure 3: Stratigraphic section studied in the Rupelian of Cervera with indication of the small, climatically-driven sedimentary cycles which controlled the origin of the leaf bed. Modified from Tosal and Martín-Closas (2016).

Figure 3: Section stratigraphique étudiée dans le Rupélien de Cervera avec indication des petits cycles sédimentaires influencés par le climat qui ont contrôlé la formation du niveau à feuilles (Modifié de Tosal et Martín-Closas 2016).

3. Materials and methods

CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program, <http://clamp.ibcas.ac.cn>) is a statistical technique designed by Wolfe (1993) and subsequently improved by Wolfe and Spicer (1999), Kovach and Spicer (1995), Spicer (2000; 2007; 2008), Spicer et al. (2004; 2009) and Yang et al. (2015).

CLAMP models climatic parameters of the geological past based on the physiognomy of leaves from woody dicot angiosperms (class Magnoliopsida), relating 36 physiognomic leaf characters of living species to the climate in which they grew. Living dicots selected to build the CLAMP dataset grow near meteorological stations that have been

collecting climatic data for more than thirty years. Using CLAMP, these results can be compared with those obtained from the study of fossil leaves, providing quantitative climatic parameters for the past. This method yields 11 such parameters: mean annual temperature (MAT), warmest month mean temperature (WMMT), coldest month mean temperature (CMMT), growing season (GROWSEAS), growing season precipitation (GSP), three driest months (3-DRY), three wettest months (3-WET), mean month growing season precipitation (MMGSP), relative humidity (RH), specific humidity (SH) and enthalpy (ENTHAL). The latter two parameters were excluded from the present study because they are mainly used to study palaeoaltitudes rather than to model the palaeoclimate. The canonical correspondence (CANOCO) method was used to analyse the data.

At least 20 morphotypes are required for each plant bed studied in order to obtain robust and reliable palaeoclimatic parameters using CLAMP (Wolfe, 1993). The CLAMP online software provides a score sheet with the physiognomic characters required to obtain the palaeoclimatic parameters. In the present study, we completed the score sheet with physiognomic data for floras from two palaeobotanical sites. We

selected the Physg3brcAZ_Calibration algorithm, assuming the probable absence of freezing temperatures or monsoons during the Eocene and Oligocene in the Ebro Basin (e.g. Cavagnetto and Guinet, 1994; Cavagnetto and Anadón, 1996). The Physg3brcAZ_Calibration algorithm is built from 144 vegetation sites in the Northern Hemisphere with a temperate climate. Localities with an alpine climate that present extremely cold temperatures are therefore excluded from the algorithm's database. Two types of meteorological file can be selected in Physg3brcAZ_Calibration. For climates with a well-contrasted seasonality in terms of precipitation, such as those described in the Eocene and Oligocene Eastern Ebro Basin (Cavagnetto and Anadón, 1996), raw data calibration (MET3brcAZ file) is preferentially selected.

Leaf physiognomic data from the Eocene–Oligocene boundary of the Ebro Basin were obtained from two well-known palaeobotanical collections from this palaeogeographic area. The first of these is Priabonian in age and corresponds to the Sarral plant locality (41°27'02"N, 01°14'17"E). This collection contains about 850 specimens obtained from a 50 cm-thick bed of well-laminated marlstone during several excavation campaigns undertaken from 1991 to 1995 by the staff of the Conca de Barberà County Museum

(Museu Comarcal de la Conca de Barberà, MCCB), where the fossil plant remains are stored. The museum repository numbers for these fossil leaves are SA-1001 to SA-1837. From the entire collection, 55 specimens were selected to meet CLAMP requirements and 26 morphotypes were identified. The second collection is Rupelian in age and corresponds to the Cervera palaeobotanical site (41°38'53"N, 01°19'35"E). This collection consists of almost 400 specimens collected from plant-bearing bed no. 2 of the section studied by Tosal and Martín-Closas (2016), which yielded up to 56 leaf morphotypes. These specimens will be housed in the Natural History Museum of Barcelona (Museu de Ciències Naturals de Barcelona), where the specimens illustrated here were already stored with catalogue numbers MGB-88871–MGB-88923.

At both palaeobotanical sites studied, excavations were conducted in accordance with taphonomic criteria in order to characterise the degree of autochthony/allochthony of the plant remains and identify the potential biases of historical collections from the same sites (Tosal and Martín-Closas 2016; Tosal et al., 2018). Plant remains from both sites frequently show excellent preservation of the leaf physiognomy, including well-preserved leaf apices and bases, leaf

margins and the lowest-order venation pattern. Nevertheless, cuticles are absent or poorly preserved. At both palaeobotanical sites, leaf preservation mainly consists of a thin limonite crust that was probably formed by the biodegradation activity of sulphate-reducing bacteria growing upon the leaves deposited in the anoxic lake bottom (i.e. authigenic preservation in the terms of Stewart and Rothwell, 1993).

In this study, the taxonomy of the Priabonian flora from Sarral is largely based on Fernández-Marrón (1971a, b, 1973b), and Hably and Fernández-Marrón (1998). A revised taxonomic list of the Sarral flora based on these studies is provided in Table 1. Furthermore the taxonomy of the Rupelian flora from Cervera is provided in Table 2 and based in studies by Sanz de Siria (1992, 1996b). An example of the most characteristic species is given in Figs 4 and 5. A taxonomic revision of these fossil leaf floras is urgently required. For instance, a recent study revealed that a leaf morphotype from Cervera that had formerly been related to *Rhus pyrrhae* Unger should in fact be attributed to the new species *Rhus asymmetrica* Tosal, Sanjuan et Martín-Closas 2019. However, such a taxonomic revision is beyond the scope of the present study and the CLAMP method enables palaeoclimatic

data to be obtained from leaf physiognomic characters independently from the taxonomic status of the leaf

morphotypes used to build the database (Wolfe, 1993).

Magnoliopsids from the Priabonian of Sarral	
<p>Cl. Magnoliopsida Brongniart</p> <p>Or. Laurales Brechtold and Presl Fam. Lauraceae Jussieu <i>Daphnogene</i> sp. indet. 1 <i>Laurophyllum</i> sp. indet. 1</p> <p>Or. Proteales Brechtold and Presl Fam. Proteaceae Jussieu <i>Banksia deikeana</i> Heer</p> <p>Or. Malpighiales Martius Fam. Salicaceae Mirbel <i>Salix lavateri</i> Al. Br <i>Salix</i> sp. indet. 2</p> <p>Or. Fabales Bromhead Fam. Fabaceae Lindley <i>Dalbergia bella</i> Heer <i>Podocarpium podocarpum</i> (A.Braun) Herendeen</p> <p>Fabales sp. indet. 1 Fabales sp. indet. 2 Fabales sp. indet. 3 Fabales sp. indet. 4 Fabales sp. indet. 5 Fabales sp. indet. 6 Fabales sp. indet. 7 Fabales sp. indet. 8</p>	<p>Or. Rosales Brechtold and Presl Fam. Rhamnaceae Jussieu <i>Zizyphus zizyphoides</i> (Unger) Weyland</p> <p>Or. Fagales Enler Fam. Fagaceae Du Mortier <i>Quercus weberi</i> Heer <i>Quercus</i> sp. indet. 1 Fam. Myricaceae Richard ex Kunth <i>Myrica arenesi</i> Arenes and Depape <i>Comptonia schrankii</i> (Sternb.) Berry</p> <p>Or. Caryophyllales Takhtadjan Fam. Nyctaginaceae Jussieu <i>Pisonia eocenica</i> Ettingshausen</p> <p>Or. Ericales Brechtold and Presl Fam. Sapotaceae Jussieu <i>Bumelia minor</i> Unger</p> <p>Incertae sedis</p> <p>Magnoliopsida sp. indet. 1 Magnoliopsida sp. indet. 2 Magnoliopsida sp. indet. 3 Magnoliopsida sp. indet. 4</p>

Table 1: Taxonomic list of Magnoliopsida plants from the Priabonian of Sarral used for CLAMP analysis.

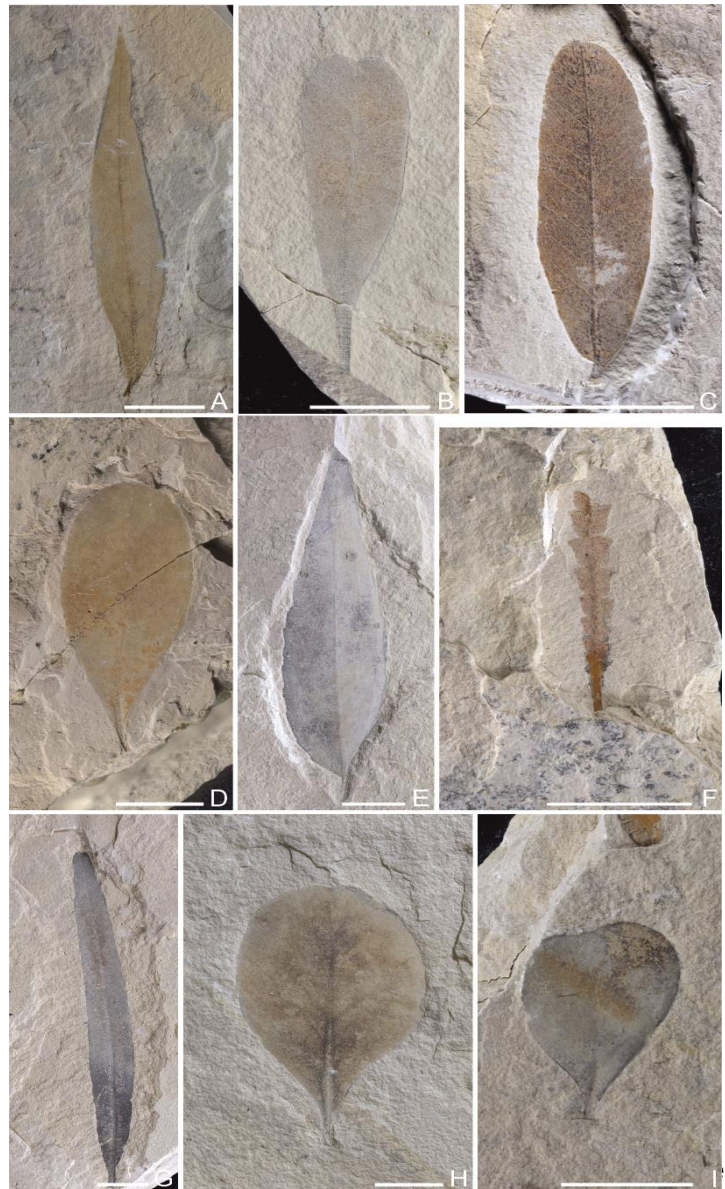
Table 1: Liste taxonomique des Magnoliopsida du Priabonien de Sarral utilisées pour l'analyse du CLAMP.

Magnoliòpsides del Rupelià de Cervera	
<i>Magnoliòpsids from Rupelian Cervera</i>	
<p>Or. Laurales Berchtold and Presl Fam. Lauraceae Jussieu <i>Daphnogene</i> sp. indet. 1 <i>Daphnogene</i> sp. indet. 2 <i>Laurophyllum</i> sp. indet. 1 <i>Laurophyllum</i> sp. indet. 2 <i>Laurophyllum</i> sp. indet. 3 <i>Laurophyllum</i> sp. indet. 4 <i>Laurophyllum</i> sp. indet. 5 <i>Laurophyllum</i> sp. indet. 6 <i>Laurophyllum</i> sp. indet. 7 <i>Laurophyllum</i> sp. indet. 8</p> <p>Or. Proteales Brechtold and Presl Fam. Proteaceae Jussieu <i>Grevillea</i> sp.</p> <p>Or. Malpighiales Martius Fam. Salicaceae Mirbel <i>Salix lavateri</i> Al. Br. <i>Salix</i> sp. indet. 1 <i>Salix</i> sp. indet. 2</p> <p>Or. Fabales Bromhead <i>Robinia</i> sp. <i>Mimosites segarrensis</i> Fabales sp. indet. 1 Fabales sp. indet. 9 Fabales sp. indet. 10 Fabales sp. indet. 11 Fabales sp. indet. 12 Fabales sp. indet. 13 Fabales sp. indet. 14 Fabales sp. indet. 15 Fabales sp. indet. 16 Fabales sp. indet. 17 Fabales sp. indet. 18 Fabales sp. indet. 19 Fabales sp. indet. 20 Fabales sp. indet. 21 Fabales sp. indet. 22</p>	<p>Or. Rosales Brechtold and Presl Fam. Rosaceae Jussieu <i>Crataegus bilinica</i> Ettingshausen Fam. Rhamnaceae Jussieu <i>Rhamnus aizoon</i> Unger</p> <p>Or. Fagales Emler Fam. Fagaceae Mortier <i>Quercus drymeja</i> Unger <i>Quercus</i> sp. indet. 2 Fam. Myricaceae Richard ex Kunth <i>Myrica arenasi</i> Arenes and Depape <i>M. aff. faya</i> <i>M. oligocenica</i> Boulay <i>Comptonia schrankii</i> (Sternb.) Berry</p> <p>Or. Sapindales Brechtold and Presl Fam. Anacardiaceae (Brown) Lindley <i>Rhus asymmetrica</i> Tosal, Sanjuan et Martín-Closas <i>Toxicodendron</i> sp. Fam. Sapindaceae Jussieu <i>Acer</i> sp. indet. 1 <i>Acer</i> sp. indet. 2 <i>Acer</i> sp. indet. 3 <i>Acer</i> sp. indet. 4 <i>Acer</i> sp. indet. 5 Fam. Simaroubaceae Candoll <i>Ailanthus cerverensis</i> Depape</p> <p>Or. Ericales Brechtold and Presl Fam. Sapotaceae Jussieu <i>Bumelia minor</i> Unger</p> <p>Incertae sedis <i>Magnoliopsida</i> sp. indet. 5 <i>Magnoliopsida</i> sp. indet. 6 <i>Magnoliopsida</i> sp. indet. 7 <i>Magnoliopsida</i> sp. indet. 8 <i>Magnoliopsida</i> sp. indet. 9 <i>Magnoliopsida</i> sp. indet. 10 <i>Magnoliopsida</i> sp. indet. 11 <i>Magnoliopsida</i> sp. indet. 12 <i>Magnoliopsida</i> sp. indet. 13</p>

Table 2: Taxonomic list of Magnoliopsida plants from the Rupelian of Cervera used for CLAMP analysis.

Table 2: Liste taxonomique des Magnoliopsida du Rupélien de Sarral utilisées pour l'analyse du CLAMP.

The leaves used for this study were photographed using a Nikon 5300 camera equipped with a 105 mm macro lens. About 50 pictures were taken of each taxon and subsequently compiled using Helicon focus 5.3 software (www.heliconsoft.com). The processed photographs were used to characterise foliar features. Leaf measurements were taken using the free software “ImageJ” (<https://imagej.net/>): leaf length was measured from the apex to the base, excluding the petiole or petiolule length, while leaf width was measured at the broadest part of the blade. In compound leaves, the measurements were taken individually for each leaflet but entered into CLAMP as a single species.



Priabonian of Sarral. **A:** *Laurophyllum* sp. indet. 1 (SA-1151). **B:** *Dalbergia bella* (SA-1066). **C:** *Podocarpum podocarpium* (SA-1017). **D:** Fabaceae sp. indet. 2 (SA-1095). **E:** *Zizyphus zizyphoides* (SA-1562). **F:** *Comptonia schrankii* (SA-1046). **G:** *Myrica arenasi* (SA-1387b). **H:** *Pisonia eocenica* (SA-1117). **I:** *Bumelia minor* (SA-1113). Scale bar 1 cm.

Figure 4: Espèces de Magnoliopsida plus caractéristiques du Priabonien de Sarral. **A:** *Laurophyllum* sp. indet. 1 (SA-1151). **B:** *Dalbergia bella* (SA-1066). **C:** *Podocarpum podocarpium* (SA-1017). **D:** Fabaceae sp. indet. 2 (SA-1095). **E:** *Zizyphus zizyphoides* (SA-1562). **F:** *Comptonia schrankii* (SA-1046). **G:** *Myrica arenasi* (SA-1387b). **H:** *Pisonia eocenica* (SA-1117). **I:** *Bumelia minor* (SA-1113). Échelle 1 cm.



Figure 5: Most characteristic Magnoliopsida species from the Rupelian of Cervera. **A:** *Daphnogene* sp. indet. 1 (MGB-88871). **B:** *Laurophyllum* sp. 1 (MGB-88873) **C:** *Laurophyllum* sp. indet. 3 (MGB-88875). **D:** *Salix angusta* (MGB-88882). **E:** *Mimosites segarrensii* (MGB-88886). **F:** *Rhamnus aizoon* (MGB-88904). **G:** *Myrica* aff. *faya* (MGB-88909). **H:** Apical leaflet of *Rhus asymmetrica* (MGB-85946). **I:** *Acer* sp. indet. 2 (MGB-88912). **J:** *Ailanthus cerverensis* (MGB-88914). Scale bar 1cm.

Figure 5: Espèces de Magnoliopsida plus caractéristiques du Rupélien de Cervera. **A:** *Daphnogene* sp. indet. 1 (MGB-88871). **B:** *Laurophyllum* sp. 1 (MGB-88873) **C:** *Laurophyllum* sp. indet. 3 (MGB-88875). **D:** *Salix angusta* (MGB-88882). **E:** *Mimosites segarrensii* (MGB-88886). **F:** *Rhamnus aizoon* (MGB-88904). **G:** *Myrica* aff. *faya* (MGB-88909). **H:** Folirole apical de *Rhus asymmetrica* (MGB-85946). **I:** *Acer* sp. indet. 2 (MGB-88912). **J:** *Ailanthus cerverensis* (MGB-88914). Échelle 1cm.

4. Results

Thirty-six leaf characters from seven categories based on the leaf physiognomic features selected by Wolfe (1993) were entered into the CLAMP score sheet. Data input employs a binary system where the number 1 indicates the presence of a leaf character and 0 indicates absent or missing features. Species showing polymorph leaves, i.e. those that display more than one leaf character, are scored 1 in the different character positions. Both localities were analysed individually to obtain two data matrices (Tables 3 and 4), which were used to run the CLAMP free online software (accessed on 19/05/2019).

4.1. CLAMP results for the Priabonian flora from Sarral and comparison with previous data

Twenty-six morphotypes of dicots from the Priabonian of Sarral were used for palaeoclimate characterisation (Table 3). The results indicated a warm mean annual temperature (MAT) of $19.46 \pm 2^\circ\text{C}$. However, a marked contrast was observed between the warmest and coldest month mean temperatures, whereby the warmest month mean temperature (WMMT) was hot, at $27.50 \pm 2.7^\circ\text{C}$, and the coldest month mean temperature (CMMT) was much colder, at $11.78 \pm 3.4^\circ\text{C}$. Although this difference is considerable, the growth

season length (GROWSEAS) was practically all year long, at 10.73 ± 1.1 months. Rainfall during this growth period was 174.24 ± 48.3 cm (GSP), corresponding on average to 15.77 ± 5.2 cm per month (MMGSP). However, a comparison between the three wettest (3-WET) and the three driest (3-DRY) months indicated that the rainfall presented a strong seasonal contrast. During the three wettest months (3-WET), it was about four times higher (74.64 ± 20.6 cm) than during the three driest months (22.94 ± 13.7 cm). Relative humidity (RH) throughout the year was $52.64 \pm 11.1\%$ (Table 5).

These palaeoclimatic results allow for a comparison with a previous palaeoclimatic study from this locality by Fernández-Marrón (1973a). She provided a climatic estimation for the Priabonian from Sarral based on leaf physiognomy and the closest extant relatives. This author concluded that the mean annual temperature was between 20°C to 25°C , which is in line with the calculated MAT provided here ($19.46 \pm 2^\circ\text{C}$). In terms of precipitation, Fernández-Marrón (1973a) suggested that the abundance of xerophytic plants with small leaf sizes would indicate a long season of drought. This hypothesis was supported by Cavagnetto and Anadón (1996), who carried out a palynological study in

another locality of the Sarral Formation laterally equivalent to the leaf bed. They highlighted the prevalence of herbaceous plants indicating a strong seasonality as regards precipitation. The results obtained with CLAMP also show this climate behaviour with a well-contrasted

precipitation regime between the three wettest months and the three driest months. However, the precipitation of the three driest months was 22.94 ± 13.7 cm suggesting that the drought was not as strong as proposed before.

Priabonian of Sarral			Shape		
			Ovate	Elliptic	Obovate
Length : Width			L:W >4:1		
			L:W 3-4:1		
			L:W 2-3:1		
			L:W 1-2:1		
			L:W <1:1		
Base			Acute		
			Round		
			Cordate		
Apex			Attenuate		
			Acute		
			Round		
			Emarginate		
Size			Mesophyll III		
			Mesophyll II		
			Mesophyll I		
			Microphyll III		
			Microphyll II		
			Microphyll I		
			Leptophyll II		
			Leptophyll I		
			Nanophyll		
/Margin			Compound <50%		
			Compound teeth		
			Acute teeth		
			Round teeth		
			Distant teeth		
			Close teeth		
			Irregular teeth		
			Regular teeth		
			Teeth		
			No Teeth		
			Lamina		
Unlobed					
Species					
<i>Daphnogene</i> sp. indet. 1			1		
<i>Laurophyllum</i> sp. indet. 1				1	
<i>Banksia deikeana</i>					1
<i>Salix lavateri</i>					1
<i>Salix</i> sp. indet. 2					1
<i>Dalbergia bella</i>					1
<i>Podocarpium podocarpum</i>					1
Fabaceae sp. indet. 1					1
Fabaceae sp. indet. 2					1
Fabaceae sp. indet. 3					1

Table 3: CLAMP matrix with the physiognomic leaf characters of species studied in the Priabonian of Sarral.

Table 3: Matrice du CLAMP avec les caractères physiognomiques des feuilles étudiées dans le Priabonien de Sarral.

Priabonian of Sarral		Species																
		Fabales sp. indet. 4	Fabales sp. indet. 5	Fabales sp. indet. 6	Fabales sp. indet. 7	Fabales sp. indet. 8	<i>Zizyphus zizyphoides</i>	<i>Quercus weberi</i>	<i>Quercus</i> sp. indet. 1	<i>Myrica arenasi</i>	<i>Comptonia schrankii</i>	<i>Pisonia eocenica</i>	<i>Bumelia minor</i>	Magnoliopsida sp. indet. 1	Magnoliopsida sp. indet. 2	Magnoliopsida sp. indet. 3	Magnoliopsida sp. indet. 4	
Ovate																		
Elliptic			1															
Obovate		1																
L:W >4:1		1																
L:W 3-4:1																		
L:W 2-3:1																		
L:W 1-2:1			1		1													
L:W <1:1																		
Acute																		
Round																		
Cordate																		
Attenuate																		
Acute		1		1														
Round																		
Emarginate																		
Mesophyll III																		
Mesophyll II																		
Mesophyll I																		
Microphyll III																		
Microphyll II		1																
Microphyll I			1															
Leptophyll II																		
Leptophyll I																		
Nanophyll																		
Compound <50%																		
Compound teeth																		
Acute teeth																		
Round teeth																		
Distant teeth																		
Close teeth																		
Irregular teeth																		
Regular teeth																		
Teeth																		
No Teeth		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Lobed																		
Unlobed		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Table 3 continuation: CLAMP matrix with the physiognomic leaf characters of species studied in the Priabonian of Sarral.

Table 3 continuation: Matrice du CLAMP avec les caractères physiognomiques des feuilles étudiées dans le Priabonien de Sarral.

4.2. CLAMP results for the Rupelian flora from Cervera and comparison with previous data

Fifty-six leaf morphotypes from the palaeobotanical site of Cervera were used to characterise the palaeoclimate of the Ebro Basin during the Oligocene (Table 4). The results indicated a mean annual temperature (MAT) of $16.81 \pm 2^\circ\text{C}$ and a warmest month mean temperature (WMMT) of $26.04 \pm 2.7^\circ\text{C}$. In contrast, the coldest month mean temperature (CMMT) was $8.49 \pm 3.4^\circ\text{C}$. The plants grew for 9.65 ± 1.1 months of the year (GROWSEAS), during which time precipitation (GSP) was 216.23 ± 48.3 cm, providing an average of 18.80 ± 5.9 cm rainfall per month (MMGSP). During the three wettest months (3-WET), precipitation was 88.40 ± 20.6 cm, falling to 28.05 ± 13.7 cm during the three driest months (3-DRY). As a result, the seasonal contrast in precipitation was more than threefold. Relative humidity (RH) throughout the year was $46.61 \pm 11.1\%$ (Table 5).

A good basis for comparison with the results obtained here from the Cervera leaf assemblage is provided by the study of Barrón et al. (2010) based on Correspondence Analysis (Nearest Living Relative method, NLR). While the temperature parameters are similar to the value obtained from the CLAMP, the precipitation values diverge. The mean annual precipitation of 1255–1355 mm reported by Barrón et al. (2010) is well below the total rainfall for nine growth months obtained using CLAMP (2162 mm). These contrasting results may be due to the different methodological approaches used. For instance, some taxa such as *Tetraclinis*, considered by Barrón et al. (2010) as a reliable climate indicator is only represented in present times by relict survivors of one single species living in extremely arid environments (Farjon and Filer, 2013). An in-depth discussion of the limitations that the use of such relicts has for palaeoclimate reconstruction based in the nearest living relative method has been recently provided by Grimm et al. (2016).

Shape		Ovate	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		Elliptic	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Length : Width		L:W >4:1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		L:W 3-4:1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		L:W 2-3:1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		L:W 1-2:1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		L:W <1:1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Base		Acute	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		Round	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		Cordate	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Apex		Attenuate	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		Acute	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		Round	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		Emarginate	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Size		Mesophyll III	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		Mesophyll II	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		Mesophyll I	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		Microphyll III	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		Microphyll II	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		Microphyll I	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		Leptophyll II	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		Leptophyll I	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		Nanophyll	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Margin		Compound <50%	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		Compound teeth	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		Acute teeth	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		Round teeth	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		Distant teeth	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		Close teeth	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		Irregular teeth	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		Regular teeth	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		Teeth	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		No Teeth	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		Lamina		Lobed	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Unlobed	1			1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Species			<i>Daphnogene</i> sp. indet. 1	<i>Daphnogene</i> sp. indet. 2	<i>Lauraphyllum</i> sp. indet. 1	<i>Lauraphyllum</i> sp. indet. 2	<i>Lauraphyllum</i> sp. indet. 3	<i>Lauraphyllum</i> sp. indet. 4	<i>Lauraphyllum</i> sp. indet. 5	<i>Lauraphyllum</i> sp. indet. 6	<i>Lauraphyllum</i> sp. indet. 7	<i>Lauraphyllum</i> sp. indet. 8	<i>Grevillea</i> sp.

Table 4: CLAMP matrix with the physiognomic leaf characters of the species studied in the Rupelian of Cervera.

Table 4: Matrice du CLAMP avec les caractères physiognomiques des feuilles étudiées dans le Rupélien de Cervera.

Species	Rupelian from Cervera																	
	Ovate																	
	Elliptic	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Obovate																	1
	L:W >4:1	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	L:W 3-4:1		1		1		1		1		1		1		1		1	
	L:W 2-3:1						1		1		1		1		1		1	
	L:W 1-2:1														1		1	
	L:W <1:1																	1
	Acute	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Round	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Cordate																	
	Attenuate																	
	Acute	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Round																	
	Emarginate							1										
	Mesophyll III																	
	Mesophyll II	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Mesophyll I	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Microphyll III	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Microphyll II	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Microphyll I	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Leptophyll II							1		1		1		1		1		1
	Leptophyll I																	
	Nanophyll																	
	Compound <50%	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Compound teeth																	
	Acute teeth	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Round teeth	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Distant teeth	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Close teeth	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Irregular teeth	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Regular teeth	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Teeth	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	No Teeth	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Lobed	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	Unlobed																	
	<i>Salix lavateri</i>																	
	<i>Salix</i> sp. indet. 1	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	<i>Salix</i> sp. indet. 2	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	<i>Robinia</i> sp.	1		1		1		1		1		1		1		1		1
	<i>Mimosites segarrens</i>	1		1		1		1		1		1		1		1		1
<i>Fabales</i> sp. indet. 1	1		1		1		1		1		1		1		1		1	
<i>Fabales</i> sp. indet. 9	1		1		1		1		1		1		1		1		1	
<i>Fabales</i> sp. indet. 10	1		1		1		1		1		1		1		1		1	
<i>Fabales</i> sp. indet. 11	1		1		1		1		1		1		1		1		1	
<i>Fabales</i> sp. indet. 12	1		1		1		1		1		1		1		1		1	
<i>Fabales</i> sp. indet. 13	1		1		1		1		1		1		1		1		1	
<i>Fabales</i> sp. indet. 14	1		1		1		1		1		1		1		1		1	
<i>Fabacales</i> sp. indet. 15	1		1		1		1		1		1		1		1		1	
<i>Fabacales</i> sp. indet. 16	1		1		1		1		1		1		1		1		1	
<i>Fabales</i> sp. indet. 17	1		1		1		1		1		1		1		1		1	
<i>Fabales</i> sp. indet. 18	1		1		1		1		1		1		1		1		1	

Table 4 continuation: CLAMP matrix with the physiognomic leaf characters of the species studied in the Rupelian of Cervera.

Table 4 continuation: Matrice du CLAMP avec les caractères physiognomiques des feuilles étudiées dans le Rupélien de Cervera.

Rupelian of Cervera		Ovate	1
		Elliptic	1
		Obovate	1
		L:W >4:1	1
		L:W 3-4:1	1
		L:W 2-3:1	1
		L:W 1-2:1	1
		L:W <1:1	1
		Acute	1
		Round	1
		Cordate	1
		Attenuate	1
		Acute	1
		Round	1
		Emarginate	1
		Mesophyll III	1
		Mesophyll II	1
		Mesophyll I	1
		Microphyll III	1
		Microphyll II	1
		Microphyll I	1
		Leptophyll II	1
		Leptophyll I	1
		Nanophyll	1
		Compound <50%	1
		Compound Teeth	1
		Acute Teeth	1
		Round teeth	1
		Distant teeth	1
		Close teeth	1
		Irregular teeth	1
		Regular teeth	1
		Teeth	1
		No Teeth	1
		Lobed	1
		Unlobed	1
Species	Fabales sp. indet. 19	1	
	Fabales sp. indet. 20		1
	Fabales sp. indet. 21	1	
	Fabales sp. indet. 22	1	
	<i>Crataegus bilinica</i>	1	
	<i>Rhamnus aizoon</i>	1	1
	<i>Quercus drymeja</i>	1	1
	<i>Quercus sp. indet. 2</i>	1	1
	<i>Myrica arenasi</i>	1	1
	<i>Myrica aff. faya</i>	1	1
	<i>Myrica oligocenica</i>	1	1
	<i>Comptonia schrankii</i>	1	
	<i>Rhus asymmetrica</i>	1	1
	<i>Toxicodendron sp.</i>	1	1
	<i>Acer sp. indet. 1</i>		1

Table 4 continuation: CLAMP matrix with the physiognomic leaf characters of the species studied in the Rupelian of Cervera.

Table 4 continuation: Matrice du CLAMP avec les caractères physiognomiques des feuilles étudiées dans le Rupélien de Cervera.

		Rupelian of Cervera																																				
		Ovate	Elliptic	Obovate	L:W >4:1	L:W 3-4:1	L:W 2-3:1	L:W 1-2:1	L:W <1:1	Acute	Round	Cordate	Attenuate	Acute	Round	Emarginate	Mesophyll III	Mesophyll II	Mesophyll I	Microphyll III	Microphyll II	Microphyll I	Leptophyll II	Leptophyll I	Nanophyll	Compound <50%	Compound Teeth	Acute Teeth	Round teeth	Distant teeth	Close teeth	Irregular teeth	Regular teeth	Teeth	No Teeth	Lobed	Unlobed	Species
		1					1																														<i>Acer</i> sp. indet. 2	
			1																		1																<i>Acer</i> sp. indet. 3	
										1																											<i>Acer</i> sp. indet. 4	
																					1																<i>Acer</i> sp. indet. 5	
																					1	1														<i>Ailanthus cerverensis</i>		
																						1															<i>Bumelia minor</i>	
																																					Magnoliopsida sp. indet. 5	
																																					Magnoliopsida sp. indet. 6	
																																					Magnoliopsida sp. indet. 7	
																																					Magnoliopsida sp. indet. 8	
																																					Magnoliopsida sp. indet. 9	
																																					Magnoliopsida sp. indet. 10	
																																						Magnoliopsida sp. indet. 11
																																						Magnoliopsida sp. indet. 12
																																						Magnoliopsida sp. indet. 13

Table 4 continuation: CLAMP matrix with the physiognomic leaf characters of the species studied in the Rupelian of Cervera.

Table 4 continuation: Matrice du CLAMP avec les caractères physiognomiques des feuilles étudiées dans le Rupélien de Cervera.

5. Discussion

A palaeoclimatic analysis of two macroflora sites in the eastern Ebro Basin (Catalonia, Spain), conducted using CLAMP, sheds light on the climatic impact of the EOT in Southern Europe. Some of the differences observed between the climatic parameters obtained from these two sites are consistent with the general long-term climatic transition around the Eocene-Oligocene boundary (Zachos et al., 2001). However, other differences were unexpected, but are nevertheless in line with the sedimentary and climatic cycles already documented for the EOT in the Ebro Basin (Valero et al., 2014; Tosal et al., 2018).

5.1. Influence of short-term climatic cycles on the evolution of the upper Eocene–lower Oligocene vegetation in the Ebro Basin

A climatic comparison between the latest Priabonian of Sarral and the Rupelian of Cervera based on CLAMP (Table 5) evidences a drop of 3°C in the mean annual temperature (MAT) and the CMMT (coldest month mean temperature). A similar pattern of lower winter temperatures has also been reported for Central Europe after the EOT transition, where the MAT presents a decrease of 3.5°C in the Oligocene

(Roth-Nebelsick et al., 2004; Mosbrugger et al., 2005; Utescher et al., 2015).

This cooling event has also been recognised in Northern Hemisphere marine settings. Comprehensive isotopic analyses of benthic foraminifera skeletons revealed a drop of about 5°C during an interval of 3–6 Myr encompassing the Eocene–Oligocene boundary (Liu et al., 2009; Miller et al., 1987; Zachos et al., 2001). In contrast, Sheldon et al. (2012) conducted a geochemical analysis of clay minerals in palaeosols from the Ebro Basin and proposed a mean annual temperature of 10°C without variations across the Eocene–Oligocene boundary (33.3–34.2 Ma). These results challenge the available palaeobotanical and palynological data, which clearly point towards a subtropical climate. However, many factors could alter the original proportion of clay minerals, including diagenesis or weathering, and may result in a distorted view of the palaeotemperature (Passchier et al., 2013).

The increase in seasonality in the Ebro Basin across the upper Eocene–Oligocene boundary was equally significant. CLAMP analysis indicates that the plant growth period was shorter in the Oligocene of Cervera. According to Körner (2016), plants stop growing at temperatures below 6°C. Such low temperatures would be exceptionally rare

in Sarral during the Priabonian, since the mean temperature was $11.78 \pm 3.4^\circ\text{C}$ during the coldest months, allowing plants to grow almost all year round. In contrast, the coldest month mean temperature (CMMT) in the Rupelian of Cervera was

$8.49 \pm 3.4^\circ\text{C}$, indicating that the 6°C threshold was frequently reached. This decrease in temperature would halt plant growth and can be associated with the increasing seasonality across the Eocene–Oligocene boundary. Similar results have been documented in Germany by Mosbrugger et al. (2005).

	MAT (°C)	WMMT (°C)	CMMT (°C)	GROWSEAS (months)	GSP (cm)	MMGSP (cm)	3- WET (cm)	3- DRY (cm)	RH (%)
Oligocene of Cervera	16.81	26.04	8.49	9.65	216.23	18.80	88.49	28.05	46.61
Eocene of Sarral	19.83	27.50	11.78	10.73	174.24	15.77	74.64	22.94	52.64

Table 5: CLAMP results for the Priabonian of Sarral and Rupelian of Cervera (Ebro Basin).

Table 5: Résultats du CLAMP pour le Priabonien de Sarral et le Rupélien de Cervera (Bassin de l'Ebre).

Precipitation also decreased substantially after the Eocene–Oligocene transition in many parts of the Northern Hemisphere, including North America (Sheldon, 2009). However, the record for the Ebro Basin provided by CLAMP indicates that precipitation was higher in the Rupelian than in the Priabonian. In addition, the Rupelian of Cervera benefitted from more regular precipitation, as shown by a relatively limited difference between the three wettest and the three driest months (3-WET vs. 3-DRY) in comparison with the Sarral site. These results are at variance with the general trend towards a more arid climate recognised from the late Eocene

to the early Oligocene in the Ebro Basin (Cavagnetto and Anadón, 1996), other European basins (Utescher et al., 2015) and on other continents (Passchier et al., 2013 for Antarctica; Sun et al., 2014; Dupont-Nivet et al., 2007 for Eastern Asia; Sheldon and Retallack, 2004 for North America). However, a detailed isotopic study of a number of continental clay horizons located throughout the United States of America revealed that the EOT was heterogeneous and complex to interpret (Sheldon and Retallack, 2004). For instance, an increase in precipitation was shown to occur in localities in Montana and Oregon ranging in age from 34.5 to 33 Ma, while in a coeval locality in

Nebraska, a decrease in rainfall was observed (Sheldon and Retallack, 2004).

The contrasting pluviometry of the two plant beds studied here might be the result of non-linear climatic behaviour during the EOT in the Ebro Basin. The lacustrine sequences hosting the floras studied show a cyclic architecture (Fig. 6) which we interpret as precession cycles, in agreement with the cyclostratigraphic studies carried out in similar environmental and chronostratigraphic settings in the Ebro Basin by Valero et al. (2014). In consequence, one plausible explanation for the anomalously high figures for precipitation in the Rupelian of Cervera is the location of this site closer to the high rainfall phase that eventually led to the spread of a palaeo-lake. This notion is supported by the sedimentary record, as pale grey marls rich in plant remains would represent relatively deeper and anoxic lacustrine facies corresponding to the wetter stages of such a cycle. Meanwhile, gypsum-rich intervals were deposited during the drier stage of the same cycle, evidencing evaporation exceeding precipitation (Tosal and Martín-Closas, 2016). In line with this rationale, asymmetry in the location of the palaeobotanical sites with respect to the precession cycle would also account for a slightly lower precipitation during

deposition of the Sarral Priabonian leaf bed. This site is located in laminated marlstones from shallow saline lake facies, representing the drier part of a cycle. At the opposite extreme of the cycle, charophyte-rich marls and limestones represent permanent freshwater lakes (Tosal et al., 2018).

Both the Sarral and Cervera sites share identical phases of eccentricity, maxima of 400kyr, as they are linked to the main spreading phases of the Ebro Basin Palaeogene lacustrine systems (Anadón et al., 1989; Valero et al., 2014). However, the exact location of these sites within the 400 kyr eccentricity maxima and the role of the 100 kyr eccentricity maxima are unknown but may have had important consequences not only for the water budget but also as regards the seasonal contrast. A more detailed bio-cyclostratigraphic study, beyond the scope of this paper, would be necessary in order to fully understand the relationship between the studied fossil leaf floras and the phase of astronomical cycles. However, precession minima (summer insolation maxima) in the Northern Hemisphere are usually associated with an increase in precipitation at mid-latitudes, while precession maxima (summer insolation minima) represent less precipitation (Bosmans et al., 2015)

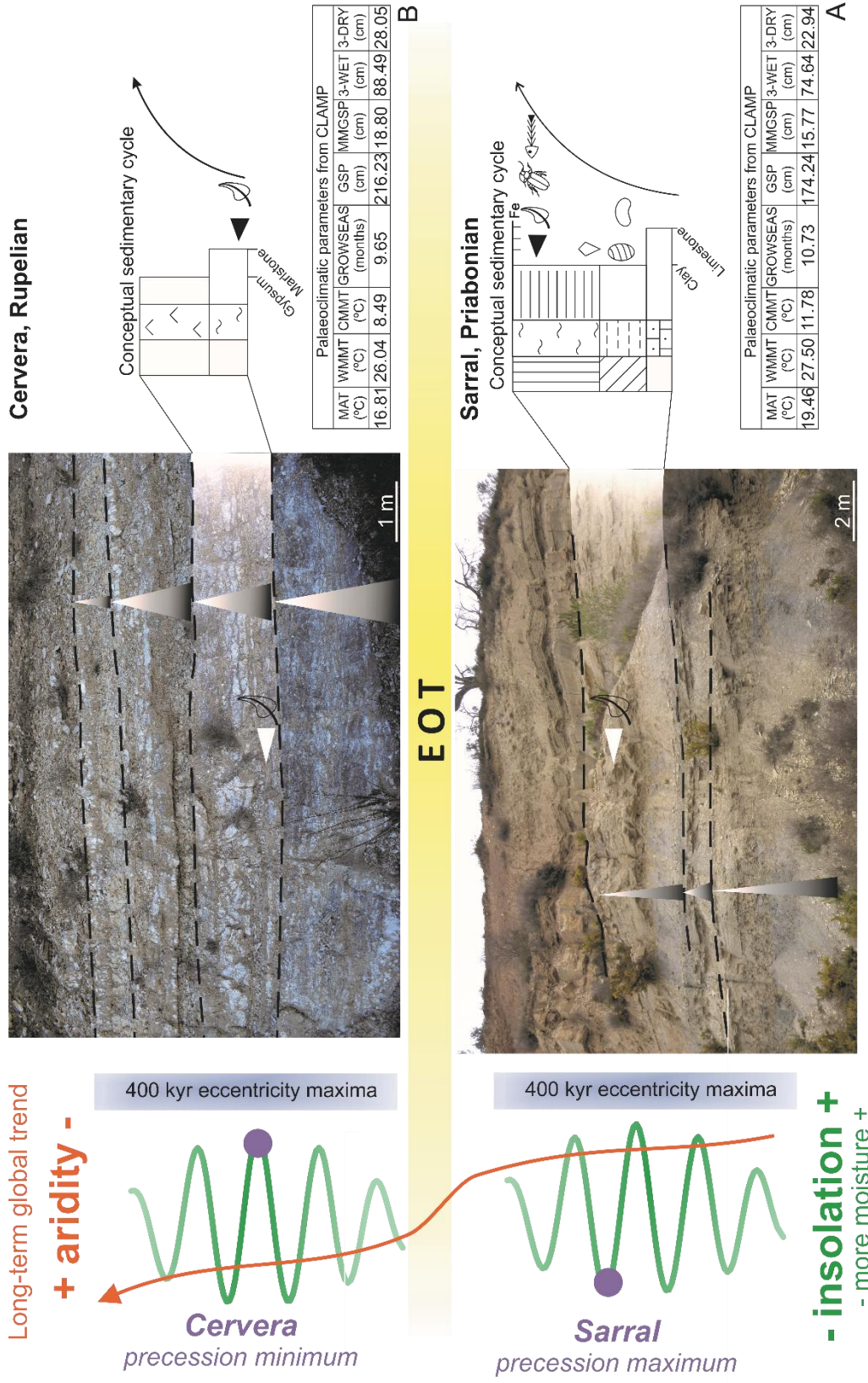


Figure 6: Synthesis of sedimentary data, CLAMP palaeoclimatic results and cyclostratigraphic interpretations from the Priabonian of Sarral (A) and the Rupelian of Cervera (B). Conceptual graph of the 20kyr precession cycles and the relative position of the floras studied (left), sedimentary cycles on field pictures of the leaf beds (centre) and CLAMP palaeoclimatic data and conceptual sedimentary cycles (right). Symbols in the logs as in Figs. 2 and 3.

Figure 6: Synthèse des données sédimentaires, résultats paléoclimatiques issus de l'analyse CLAMP et interprétations cyclostratigraphiques dans le Priabonien de Sarral (A) et le Rupélien de Cervera (B). Graphique conceptuel des cycles de précession de 20kyr avec la position des flores étudiées (gauche), cycles sédimentaires sur des photos des gisements à feuilles (centre) et résultats paléoclimatiques avec les cycles sédimentaires conceptuels (droite). Symboles des logs comme dans les Figs. 2 et 3.

Hence, the hypothesis is proposed that the Sarral palaeobotanical site would have been formed during a precession maximum whereas the Cervera site represents the minimum of such a cycle.

5.2. Evolution of Ebro Basin plant biomes across the Eocene–Oligocene transition

A comparison of the distribution of flora from the Priabonian of Sarral (Tosal et al., 2018) and the Rupelian of Cervera (Tosal and Martín-Closas, 2016) can now be better understood in view of the palaeoclimatic results obtained from a CLAMP analysis (Fig. 7):

(1) Vegetation in lakeshore and river bank zones. According to Tosal et al. (2018), in the Priabonian of Sarral, the riparian community mainly consisted of species from the Salicaceae, Myricaceae (*Myrica arenesi* and *Comptonia schrankii*) and the Lauraceae (*Daphnogene* and *Laurophyllum*). In contrast, in the lower Oligocene of Cervera, only the Salicaceae (*S. lavateri* and *S. angusta*) and the Myricaceae, mainly *M. arenesi*, dominated in the riparian community (Tosal and Martín-Closas, 2016).

The scarcity of *Comptonia schrankii* in Cervera contrasts with its abundance in Sarral and other Oligocene localities in Northern Europe (Utescher and Mosbrugger, 2009). The only living species of this genus, *C. peregrina*, shows

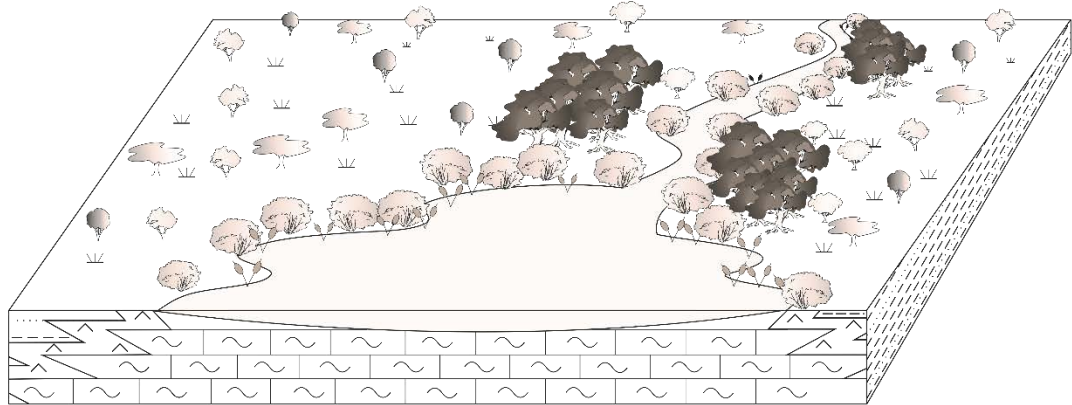
significant edaphic control, growing in permanently moist sandy soils (Gleason and Cronquist, 1991). As the lakeshore deposits of Sarral are much more detrital than the equivalent carbonatic Cervera deposits (Tosal and Martín-Closas, 2016; Tosal et al., 2018), it might be that the occurrence of this species is related to edaphic conditions rather than to climatic variation.

(2) Vegetation beyond the lakeshores and river banks. In the Priabonian of Sarral, *Tetraclinis* dominated beyond riverine settings, forming open vegetation (Tosal et al., 2018). Although this cupressaceous genus persisted in the lower Oligocene of Cervera, as indicated by rare remains reported by Sanz de Siria (1992), the Rupelian equivalent vegetation beyond the riverine biome was formed by a small laurisilva composed of *Daphnogene*, *Laurophyllum*, *Myrica* aff. *faya* and *M. oligocena* (Tosal and Martín-Closas, 2016).

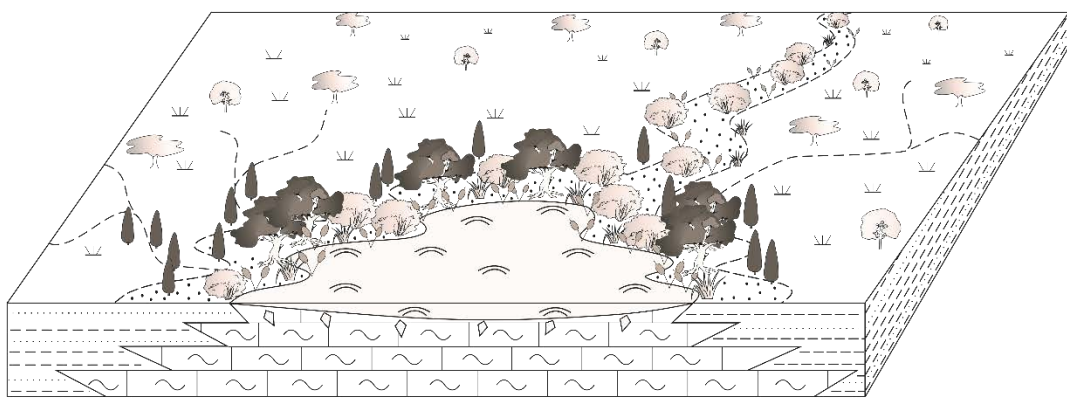
In a synthesis of the Cenozoic vegetation of Europe, Kvaček (2010) suggested that in the past, *Tetraclinis* was a sub-xerophytic element rather than a plant growing in extremely arid conditions, as does its extant representative. The palaeoclimatic results obtained using CLAMP for the Priabonian of Sarral support this hypothesis, showing that this plant would have preferred relatively semiarid conditions with a high seasonal

precipitation regime (Mediterranean-type seasonality). These palaeoclimatic conditions contrast with the largely wetter parameters and less seasonal variation in precipitation obtained for the Oligocene of Cervera. The latter conditions are consistent with the development of

Lauraceae beyond the river banks (Tosal et al., 2018), and without the need for edaphic mediation in contrast to what Barrón et al. (2010) proposed based on the palaeoenvironmental model described by Mai (1989).



B



- | | | | |
|--------------------------------------|---|-------------------|-------------------------|
| Helophytic plants | <i>Rhus</i> | Herbaceous plants | Microbial mats |
| <i>Comptonia schrankii</i> | <i>Tetraclinis</i> | Marlstone | Lenticular gypsum molds |
| Salicaceae and <i>Myrica arenasi</i> | Fabaceae | Sandstone | |
| Lauraceae | <i>Zizyphus</i> | Clay | |
| <i>Rhamnus</i> | <i>Myrica oligocena</i> and <i>M. aff. faya</i> | | |

A

Figure 7: Changes in the vegetation belts during the EOT in the Ebro Basin. A. Priabonian of Sarra. B. Rupelian of Cervera. A shift in the location of the lauraceous forest is highlighted. Modified from Tosal et al. (2018).

Figure 7: Changements dans les ceintures de végétation durant l'EOT dans le Bassin de l'Ebre. A. Priabonien de Sarra. B. Rupélien de Cervera. Un déplacement des forêts de lauriers est mis en évidence. Modifié de Tosal et al. (2018).

(3) Vegetation in distal parts of the lake. In both localities, this biome consisted of open savannah-like woodlands (Tosal et al., 2018). However, in the Priabonian of Sarral, it was mainly composed of abundant Fabaceae and *Zizyphus* (Tosal et al., 2018), growing beyond the *Tetraclinis* belt, while in the Rupelian of Cervera, it was dominated by other taxa such as *Rhus*, *Rhamnus*, *Mimosites* and other Fabaceae (Tosal and Martín-Closas, 2016). The higher proportion of the Fabaceae in Sarral would be related to drier conditions. In contrast, the relatively more moderate temperatures associated with the year-round precipitation characteristic of the Oligocene of Cervera would have facilitated higher diversity, including the Fabaceae but also *Rhamnus* or *Rhus*.

6. Conclusions

We studied the climate transition at the Eocene–Oligocene boundary, conducting a CLAMP analysis of two leaf floras from neighbouring palaeobotanical sites in the Ebro Basin (Iberian Peninsula): the latest Priabonian of Sarral and the Rupelian of Cervera. The results reveal a drop in temperatures and an increase in seasonality towards the Oligocene, in line with the global climatic trend observed in the Northern Hemisphere. Nevertheless, a coeval increase in the precipitation regime

contrasts with the general trend towards aridity reported for this period in Southern Europe.

The palaeoclimatic results presented here show that the long-term climate trend of the Eocene–Oligocene turnover can be punctuated by Milankovitch cycles, which may have a significant effect on precipitation and seasonality. Thus, the Priabonian flora from Sarral is located in the drier stage of a sequence, which we suggest was a precession maximum, whereas the Rupelian flora from Cervera would reflect a wetter stage associated with a minimum of the precession cycle. These deviations highlight the importance of understanding the local impact of orbital cycles to contextualise palaeoclimatic studies based on flora.

The climatic change of the Eocene–Oligocene modified the plant biomes. Some authors suggested that this floristic change was non-linear and may have been influenced by palaeoclimatic fluctuations. The palaeoecological and palaeoclimatic results presented here would be consistent with this hypothesis and two types of vegetation response to short-term climatic changes are reported. The first of these is a change in plant habitats as represented by the Lauraceae, which in the Priabonian of Sarral were restricted to lakeshore, which provided the

only scant moisture available. In contrast, during the Oligocene of Cervera, rainfall increased and the laurels expanded beyond the river banks to form small laurisilva-type communities. The second response concerns variations in plant diversity within the savannah-like woodlands. As a result of the relatively low and irregular precipitation regime during the Priabonian, the Fabaceae were dominant in this biome, whereas higher and more regular rainfall combined with a drop in temperature during the Oligocene favoured the development of a more biodiverse community, including abundant *Rhamnus* and *Rhus*.

Acknowledgements

This study was funded by project CGL2015-69805-P of the Spanish

References

- Agustí, J., Anadón, P., Arbiol, S., Cabrera, L., Colombo, F., Sáez, A., 1987. Biostratigraphical Characteristics of the Oligocene Sequences of North-Eastern Spain (Ebro and Campins Basins). In: Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen. 10, 35–42.
- Anadón, P., Vianey-Liaud, M., Cabrera, L., Hartenberger, J.L., 1987. Gisements vertébrés du paléocène de la zone orientale du bassin de l'Ebre et leur apport à la stratigraphie. *Paleontologia i Evolució*, 21, 117–131.
- Anadón, P., Cabrera, L., Colldeforns, B., Sáez, A., 1989. Los sistemas lacustres del Eoceno superior y Oligoceno del sector oriental de la Cuenca del Ebro. *Acta Geologica Hispanica*, 24 (3–4), 205–230.
- Akhmetiev, M. A., Beniamovski, V.N., 2009. Paleogene floral assemblages around epicontinental seas and straits in Northern Central Eurasia: proxies for climatic and paleogeographic evolution. *Geologica Acta*, 7 (1–2), 297-309.
- Ministry of Economy and Competitiveness (MINECO) and the European Fund for Regional Development (EFRD). It was also partly funded by project of the AGAUR, Catalan Research Agency (2017SGR-824). This study has also benefitted from a predoctoral fellowship 2016FI_B 00019 from the Catalan Government (Generalitat de Catalunya). The authors are grateful to Dr. Dario de Franceschi and Mélanie Tanrattana from the Museum National d'Histoire Naturelle in Paris (France) for advice on the use of CLAMP. The English text has been corrected by Dr. Christopher Evans of the Fundació Bosch i Gimpera and the University of Barcelona.

- Akhmetiev, M. A., Gavrilov, Y. O., Zaporozhets, N. I. 2017. Events at the turn of the Eocene and Oligocene in the central Eurasia region (middle latitudes). *Doklady Earth Sciences*, 473 (1), 273–276.
- Barberà, X., 1999. Magnetostratigrafia de l'Oligocè del sector sud oriental de la Conca de l'Ebre: implicacions magnetobiocronològiques i seqüencials. PhD thesis. Universitat de Barcelona, Spain (unpublished).
- Barberà, X., Cabrera, L., Marzo, M., Parés, J.M., 2001. A complete terrestrial Oligocene magnetobiostratigraphy from the Ebro Basin, Spain. *Earth and Planetary Science Letters*, 187(1), 1–16.
- Barrón, E., Rivas-Carballo, R., Postigo-Mijarra, J.M., Alcalde-Olivares, C., Vieira, M., Castro, L., Pais, J., Valle-Hernández, M., 2010. The Cenozoic vegetation of the Iberian Peninsula: a synthesis. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 382–402.
- Bosmans, J. H. C., Drijfhout, S. S., Tuenter, E., Hilgen, F. J., Lourens, L. J., Rohling, E. J., 2015. Precession and obliquity forcing of the freshwater budget over the Mediterranean. *Quaternary Science Reviews*, 123, 16–30.
- Broutin, J., 1970. Sur quelques empreintes de feuilles fossiles de la flore Oligocène de Cervera (Espagne). *Actes du 95^e Congrès National des Sociétés Savantes, Reims*. 3, 127–143.
- Cavagnetto, C., Anadón, P., 1996. Preliminary palynological data on floristic and climatic changes during the Middle Eocene-Early Oligocene of the eastern Ebro Basin, northeast Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 92, 281–305.
- Cavagnetto, C., Guinet, P., 1994. Pollen fossile de Leguminosae-Mimosoideae dans l'Oligocène inférieur du bassin de l'Ebre (Espagne)—Implications paléoclimatiques et paléogéographiques. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 81, 327–335.
- Collinson, M.E., Hooker, J.J., 2003. Paleogene vegetation of Eurasia: framework for mammalian faunas. In: Reumer, J.W.F., Wessels, W. (Eds.), *Distribution and Migration of Tertiary Mammals in Eurasia. A Volume in Honour of Hans de Bruijn*. DEINSEA, pp. 41–83.
- Costa, E., Garcés, M., López-Blanco, M., Beamud, E., Gómez-Paccard, M., Larrasoaña, J.C., 2010. Closing and continentalization of the South Pyrenean foreland Basin (NE Spain). *Magnetostratigraphical constraints*. *Basin Research*, 22 (6), 904–917.

- Coxall, H.K., Wilson, P.A., Pälike, H., Lear, C.H., Backman, J., 2005. Rapid stepwise onset of Antarctic glaciation and deeper calcite compensation in the Pacific Ocean: *Nature*, 433, 53–57.
- Cramwinckel, M. J., Huber M., Kocken, I. J., Agnini, C., Bijl, P. K., Bohaty, S. M., Frieling J., Goldner A., Hilgen, F.J., Kip, E. L., Peterse, F., Van der Ploeg R., Röhl, U., Schouten, S., Sluijs A., 2018. Synchronous tropical and polar temperature evolution in the Eocene. *Nature*, 559, 382–386.
- Depape, G., 1950. Sur une flore d'âge oligocène de Cervera (Catalogne). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 230, 673–675.
- Depape, G., Bataller, J.R., 1931. Note sur quelques plantes fossiles de la Catalogne. *Butlletí de la Institució Catalana d'Historia Natural*, 31, 194–208.
- Depape, G., Brice, D., 1965. La flore oligocène de Cervera (Espagne). *Données complémentaires. Annales de la Société géologique du Nord*, 85, 111–117.
- Dupont-Nivet, G., Krijgsman, W., Langereis, C.G., Abels, H.A., Dai, S., Fang, X., 2007. Tibetan Plateau aridification linked to global cooling at the Eocene-Oligocene transition. *Nature*, 445, 635–638.
- Eldrett J.S., Greenwood, D. R., Harding, I.C., Huber M., 2009. Increased seasonality through the Eocene to Oligocene transition in northern high latitudes. *Nature*, 459, 969–973.
- Escutia, C., Brinkhuis, H., & Klaus, A., 2011. IODP expedition 318: From greenhouse to icehouse at the Wilkes Land Antarctic Margin. *Scientific Drilling*, 12, 15-23.
- Farjon, A., Filer, D., 2013. An atlas of the world's conifers: An analysis of their distribution, biogeography, diversity, and conservation status. Brill Academic Publishers. Leiden, the Netherlands.
- Fernández-Marrón, M.T., 1971a. Descripción de dos nuevas especies pertenecientes a la flora del Oligoceno de Cataluña. *Acta Geologica Hispanica*, 6, 58–60.
- Fernández-Marrón, M.T., 1971b. Estudio paleoecológico y revisión sistemática de la flora fósil del Oligoceno español. PhD Thesis. Universidad Complutense de Madrid, Spain.
- Fernández-Marrón, M.T., 1973a. Reconstrucción del paleoclima del yacimiento oligocénico de Sarreal (Tarragona), a través del estudio morfológico de los restos foliares. *Boletín*

de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología), 71 (3–4), 243–258.

Fernández-Marrón, M.T., 1973b. Nuevas aportaciones a la sistemática y paleoecología de la flora oligocena de Sarreal (Tarragona). *Estudios Geológicos*, 29, 157–169.

Fliche, P., 1906. Notes sur quelques végétaux tertiaires de la Catalogne. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 6, 115–133.

Galeotti, S., DeConto, R., Naish, T., Stocchi, P., Florindo, F., Pagani, M., Barrett, P., Bohaty, S. M., Lanci, L., Pollard, D., Sandroni, S., Talarico, F. M., Zachos J. C., 2016. Antarctic Ice Sheet variability across the Eocene-Oligocene boundary climate transition. *Science*, 352(6281), 76–80.

Gleason, H.A., Cronquist, A., 1991. *Manual of Vascular Plants of Northeastern United States and Adjacent Canada*. New York Botanical Garden, New York.

Goldner, A., Herold, N., Huber, M., 2014. Antarctic glaciation caused ocean circulation changes at the Eocene-Oligocene transition. *Nature*, 511(7511), 574–577.

Gómez-Paccard, M., López-Blanco, M., Costa, E., Garcés, M., Beamud, E., Larrasoana, J. C., 2012. Tectonic and climatic controls on the sequential arrangement of an alluvial fan/fan-delta complex (Montserrat, Eocene, Ebro Basin, NE Spain). *Basin Research*, 24(4), 437–455.

Grimm, G.W., Bouchal, J.M., Denk, T., Potts, A., 2016. Fables and foibles: A critical analysis of the Paleoflora dataset and the Coexistence Approach for palaeoclimate reconstruction. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 233, 216–235.

Hably, L., Fernández-Marrón, M.T., 1998. A comparison of the Oligocene floras of the Tethyan and Central-Paratethyan areas on the basis of Spanish and Hungarian macroflora. *Tertiary Research*, 18 (4), 67–76.

Hooker, J. J., Collinson, M. E., & Sille, N. P., 2004. Eocene–Oligocene mammalian faunal turnover in the Hampshire Basin, UK: calibration to the global time scale and the major cooling event. *Journal of the Geological Society*, 161(2), 161–172.

Hren. M.T., Sheldon, N. D., Grimes, S. T., Collinson, M. E., Hooker, J. J., Bugler M., Lohmann, K.C., 2013. Terrestrial cooling in Northern Europe during the Eocene–Oligocene transition, 110(19), 7562–7567.

- Kendall, A.C., 1988. Aspects of evaporite basin stratigraphy. In: Schreiber, B.B. (Ed.), *Evaporites and Hydrocarbons*. Columbia University Press, New York, pp. 11–65.
- Körner, C., 2016. Plant adaptation to cold climates. *F1000Research* 2016(5), F1000 Faculty Rev-2769.
- Kovach, W.L., Spicer, R.A., 1995. Canonical Correspondence Analysis of leaf physiognomy: a contribution to the development of a new palaeoclimatological tool. *Palaeoclimates*, 1, 125–138.
- Kvaček, Z., 2010. Forest flora and vegetation of the European early Palaeogene—a review. *Bulletin of Geosciences* 85 (1), 63–76.
- Liu, Z., Pagani, M., Zinniker, D., DeConto, R., Huber, M., Brinkhuis, H., Shah, S.R., Leckie, R. M., Pearson, A., 2009. Global cooling during the Eocene-Oligocene climate transition. *Science*, 323, 1187–1190.
- Madern, M., 1967. El paisatge de Cervera en el període Oligocèn. *Boletín de la Sección de Estudios del Centro Excursionista Puig Castellar*, 6, 128.
- Mai, J.D., 1989. Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Systematics and Evolution* 162, 79–91.
- Mai, J.D., 1995. *Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas*. Gustav Fischer, Jena.
- Martini, E., 1971. Standard Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton zonation. In: Farinacci, A. (Ed.): *Proceedings of the Second Planktonic Conference Roma 1970*. Edizioni Technoscienza, 2, 739–785.
- Miller, K.G., Fairbanks, R.G., Mountain G.S., 1987. Tertiary oxygen isotope synthesis, sea level, history and continental margin erosion. *Paleoceanography*, 2(1), 1–19.
- Mosbrugger, V., Utescher, T., 1997. The coexistence approach—a method for quantitative reconstructions of Tertiary terrestrial palaeoclimate data using plant fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 134, 61–86.
- Mosbrugger, V., Utescher, T., Dilcher D. L., 2005. Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102 (42), 14964–14969.
- Passchier, S., Bohaty, S. M., Jiménez-Espejo, F., Pross, J., Röhl, U., Van de

- Flierdt, T.C., Brinkhuis, E.H., 2013. Early Eocene to middle Miocene cooling and aridification of East Antarctica. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 14(5), 1399–1410.
- Pound, J.M., Salzmann, U., 2017. Heterogeneity in global vegetation and terrestrial climate change during the late Eocene to early Oligocene transition. *Scientific reports*, 1–12.
- Prothero, D. R., 1994. The late Eocene-Oligocene extinctions. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 22(1), 145-165.
- Riveline, J., 1986. Les Charophytes du Paléogène et du Miocène inférieur d'Europe Occidentale, *Cahiers de Paléontologie*, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, pp.227.
- Roth-Nebelsick A., Utescher, T., Mosbrugger, V., Diester-Haass L., Walther, H., 2004. Changes in atmospheric CO₂ concentrations and climate from the Late Eocene to Early Miocene: palaeobotanical reconstruction based on fossil floras from Saxony, Germany. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 205, 43– 67.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., Costa, E., Barberà, M., Garcés, M., 2014. Calibration of Eocene-Oligocene charophyte biozones. *Stratigraphy*, 11 (1), 61–81.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2016. Bioestratigrafía de carofitas del Eoceno superior y Oligoceno inferior de la Cuenca del Ebro oriental. *Geogaceta*, 60, 75–78.
- Sanz de Siria, A., 1992. Estudio de la macroflora oligocena de las cercanías de Cervera; Colección Martí Madern del Museo de Geología de Barcelona. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 2, 143–170.
- Sanz de Siria, A., 1996a. Estudio paleoecológico y paleoclimático de la macroflora oligocena de Cervera (Lleida, España). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*. 5, 143–170.
- Sanz de Siria, A., 1996b. La macroflora oligocena de la cuenca de Cervera, Lérida, España (Colección del Museu Comarcal de Cervera). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 5, 97–141.
- Sheldon, H.D., 2009. Nonmarine records of climatic change across the Eocene-Oligocene transition. In: Koeberl, Ch., Montanari, A. (Eds): *The Late Eocene Earth: Hothouse, Icehouse and Impacts*. The Geological Society of America Special Paper 452. 241–248.

- Sheldon, N.D., Retallack, G. J. 2004. Regional paleoprecipitation records from the Late Eocene and Oligocene of North America. *The Journal of Geology*, 112, 487–494.
- Sheldon, N.D., Costa, E., Cabrera, Ll., Garcés, M., 2012. Continental Climatic and Weathering Response to the Eocene-Oligocene Transition. *The Journal of Geology*, 120 (2), 227–236.
- Spicer, R.A., 2000. Leaf Physiognomy and Climate Change. In: S.J. Culver and P. Rawson (Editors), *Biotic Response to Global change: the Last 145 Million Years*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 244–264.
- Spicer, R.A., 2007. Recent and Future Developments of CLAMP: Building on the Legacy of Jack A. Wolfe. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 258, 109–118.
- Spicer, R.A., 2008. CLAMP. In: V. Gornitz (Editor), *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments*. Springer, Dordrecht, pp. 156–158.
- Spicer, R.A., Herman, A.B., Kennedy, E.M., 2004. The foliar physiognomic record of climatic conditions during dormancy: CLAMP and the Cold Month Mean Temperature. *Journal of Geology*, 112, 685–702.
- Spicer, R.A., Valdes, P.J., Spicer, T.E.V., Craggs, H.J., Srivastava, G., Mehrotra, R.C., Yang, J., 2009. New Developments in CLAMP: Calibration using global gridded meteorological data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 283, 91–98.
- Stewart, W.N., Rothwell, G.W., 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, Cambridge, pp. 536.
- Sun, J., Ni, X., Bi, S., Wu, W., Ye, J., Meng, J., Windley, B. F., 2014. Synchronous turnover of flora, fauna, and climate at the Eocene–Oligocene Boundary in Asia. *Scientific reports*, 4 (7463), 1–6.
- Tosal, A., Martín-Closas, C., 2016. Taphonomy and palaeoecology of the Oligocene flora from Cervera (Catalonia, Spain) and their implication in palaeoclimatic reconstruction. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 233, 93–103.
- Tosal, A., Sanjuan, J., Cartanyà, J., Martín-Closas, C., 2018. Taphonomy and palaeoecology of the uppermost Eocene flora from Sarral (Eastern Ebro Basin): Palaeoclimatic implications.

- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 497, 66–81.
- Tosal, A., Sanjuan, J., Martín-Closas, C., 2019. Foliar adaptations of *Rhus* sp. nov. from the Oligocene of Cervera (Catalonia, Spain). Palaeoclimatic implication, Review of Palaeobotany and Palynology, 261, 67–80.
- Utescher T, Mosbrugger V. 2009. Palaeoflora Database. <http://www.palaeoflora.de>. Consulted: 16/02/2019.
- Utescher, T., Mosbrugger, V., Ashraf A. R. 2000. Terrestrial Climate Evolution in Northwest Germany over the last 25 Million Years. PALAIOS, 15(5), 430–449.
- Utescher, T., Bondarenko, O.V., Mosbrugger, V., 2015. The Cenozoic Cooling–continental signals from the Atlantic and Pacific side of Eurasia. Earth and Planetary Science Letters, 415, 121–133.
- Valero, L., Garcés, M., Cabrera, Ll., Costa, E., Sáez, A., 2014. 20 Myr of eccentricity paced lacustrine cycles in the Cenozoic Ebro Basin. Earth and Planetary Science Letters, 408, 183–193.
- Vandenbergh, N., Hilgen, F., Speijer, R., 2012. The Paleogene Period: in Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M., Ogg, G. The geologic time scale 2012: Amsterdam, Elsevier, pp. 855–922.
- Vergés, J., Millán, H., Roca, E., Muñoz, J. A., Marzo, M., Cirés, J., den Bezemer, T., Zoetemeijer, R., and Cloetingh, S., 1995. Eastern Pyrenees and related foreland basins: Pre-, syn- and post-collisional crustal-scale cross-sections. In: Cloetingh, S., Durand, B., and Puigdefàbregas, C., (Eds.), Marine and Petroleum Geology, pp. 903–916.
- Vergés, J., Marzo, M., Santaaulàlia, T., Serra-Kiel, J., Burbank, D.W., Muñoz, J.A., Gimenez-Montsant, J., 1998. Quantified vertical motions and tectonic evolution of the SE Pyrenean foreland basin. In: Mascle, A., Puigdefàbregas, C., Luterbacher, H.P., Fernández, M., (Eds.), Cenozoic Foreland Basins of Western Europe. Geological Society, Special publication 134. pp. 107–134.
- Vidal, L.M., Depéret, C., 1906. Contribución al estudio del Oligoceno en Cataluña. Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes, 5, 311–327.
- Wolfe, A., 1980. Tertiary climates and floristic relationships at high latitudes in the northern hemisphere. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 30, 313–323.

Wolfe, J.A., 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. *Bulletin of the United States Geological Survey*, 2040, 1–73.

Wolfe, J.A., Spicer, R.A., 1999. Fossil Leaf Character States: Multivariate Analysis. In Jones, T.P., and Rowe, N.P. (eds.) *Fossil Plants and Spores: Modern Techniques*. Geological Society, London, 233–239.

Yang, J., Spicer, R. A., Spicer, T. E.V., Arens, N.C., Jacques, F.M.B., Su, T.,

Kennedy, E.M., Herman, A. B., Steart, D.C., Srivastava, G., Mehrotra, R. C., Valdes, P.J., Mehrotra, N. C., Zhou, .Z.K., Lai, J.S., 2015. Leaf form–climate relationships on the global stage: an ensemble of characters. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 1113–1125.

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292 (5517), 686–693.

