

Rafael Moreno Domínguez

Estudio paleobotánico e
implicaciones paleoclimáticas de
los restos fósiles vegetales
hallados en el Cenozoico de la
zona surpirenaica central y
occidental de la provincia de
Huesca

Director/es

Cascales Miñana, Francisco de Borja

<http://zaguan.unizar.es/collection/Tesis>

© Universidad de Zaragoza
Servicio de Publicaciones

ISSN 2254-7606

Tesis Doctoral

ESTUDIO PALEOBOTÁNICO E IMPLICACIONES
PALEOCLIMÁTICAS DE LOS RESTOS FÓSILES
VEGETALES HALLADOS EN EL CENOZOICO DE
LA ZONA SURPIRENAICA CENTRAL Y
OCCIDENTAL DE LA PROVINCIA DE HUESCA

Autor

Rafael Moreno Domínguez

Director/es

Cascales Miñana, Francisco de Borja

UNIVERSIDAD DE ZARAGOZA
Escuela de Doctorado

Programa de Doctorado en Geología

2019

UNIVERSIDAD DE ZARAGOZA
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS DE LA TIERRA
ÁREA DE PALEONTOLOGÍA

ESTUDIO PALEOBOTÁNICO E IMPLICACIONES
PALEOCLIMÁTICAS
DE LOS RESTOS FÓSILES VEGETALES
HALLADOS EN EL CENOZOICO
DE LA ZONA SURPIRENAICA CENTRAL Y OCCIDENTAL
DE LA PROVINCIA DE HUESCA

TESIS DOCTORAL

Rafael Moreno Domínguez



Departamento de
Ciencias de la Tierra
Universidad Zaragoza



Universidad
Zaragoza



Escuela
de Doctorado
Universidad Zaragoza

Para Yoli y a mi padre que en el cielo está

Esta tesis doctoral se presenta mediante la modalidad de compendio de publicaciones y está formada por cuatro artículos científicos con la misma unidad temática. Tres de los cuatro artículos están publicados en revistas incluidas en el Journal of Citation Reports (JCR) con su correspondiente Factor de Impacto (Impact Factor, IF) para cada uno de los años de su publicación. La relación de referencias completas de los artículos que conforman la tesis es la siguiente:

Moreno-Domínguez, R., Diez, J.B., Frédéric, M.B. Jaques, Ferrer, J., 2015. First Macroflora data from La Val (Late Oligocene/Early Miocene), Estadilla (Huesca, Spain). *Historical Biology*, 27(3–4): 469–489. IF: 2.059 Q1 (2015 Journal Citation Reports® Science Edition, Clarivate Analytics, 2017).

Moreno-Domínguez, R., Cascales-Miñana, B., Ferrer, J., Diez, J.B., 2016. First record of the mangrove palm *Nypa* from the northeastern Ebro Basin, Spain: with taphonomic criteria to evaluate the drifting duration. *Geologica Acta*, 14(2): 101–111. IF: 0.860 Q3 (2016 Journal Citation Reports® Science Edition, Clarivate Analytics, 2017).

Moreno-Domínguez, R., Cascales-Miñana, B., Ferrer, J., Diez, J.B., 2016. *Acrostichum*, a pioneering Fern of Floodplain Areas from the Late Oligocene Sariñena Formation of the Iberian Peninsula. *PLoS ONE*, 11(9). IF: 2.806 Q1 (2016 Journal Citation Reports® Science Edition, Clarivate Analytics, 2017).

Moreno-Domínguez, R., 2018. Las primeras interacciones planta – insecto del Oligoceno de la Península Ibérica. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 31(1): 19-28.

Memoria presentada por D. Rafael Moreno Domínguez para la obtención del grado de DOCTOR EN CIENCIAS GEOLÓGICAS por la Universidad de Zaragoza, bajo la dirección del Dr. Francisco de Borja Cascales Miñana, Investigador del CNRS (Universidad de Lille, Francia).

AGRADECIMIENTOS

Antes de nada, quisiera mostrar mi más sincero y profundo agradecimiento a todas aquellas personas e instituciones que han contribuido de alguna manera a la consecución de esta tesis y que tan desinteresadamente me han dedicado su tiempo y sus conocimientos, así como a los miembros del tribunal y a los revisores de los artículos Carles Martín Closas, Josep Marmi, Enrique Peñalver y Carole T. Gee.

Primeramente, debo agradecer la gran ayuda y esfuerzo prestados por el Dr. Borja Cascales Director de mi tesis doctoral que con dedicación y paciencia me ayudó a la consecución de este trabajo. También desde aquí, quiero recordar a mi codirector inicial de mi tesis Dr. Frédéric M.B. Jacques que aunque fue breve el tiempo que compartimos es justo agradecer. De igual manera, agradecer a mi primer tutor el Prof. D. Javier Ferrer por toda su dedicación, comprensión y apoyo en todo este tiempo hasta su jubilación y al Prof. D. Enrique Villas, mi segundo tutor tras la jubilación del primero que en igual medida me ayudó y colaboró en todo momento. No menos importante y fundamental ha sido la inestimable ayuda prestada por D. José Francisco Lisa Blanco y su familia (esposa e hija), así como por Diego Tripiana (padre e hijo), todos ellos vecinos de Estadilla, que me ayudaron en las numerosas labores de campo y búsqueda de nuevos yacimientos, además de abrirme su casa y brindarme su amistad que hoy día continúa. Quiero también agradecer a D. Aurelio Bail Ciprés, descubridor de los restos fósiles de nipas encontrados en Arguis y que tan generosamente cedió para su estudio y conocimiento, además de prestarme todo su apoyo y amistad, y a su vez a D. Jose Maria Abad, miembro de la SAMPUZ, que se puso en contacto con el Área de Paleontología de la Universidad de Zaragoza y finalmente conmigo tras el descubrimiento de dichos fósiles. También quiero hacer presente desde estas líneas, la facilidad prestada por la Dirección General de Patrimonio Cultural del Gobierno de Aragón en la persona de D. Juan Carlos García que me asesoró y ayudó en todo momento en la consecución de las tareas

administrativas necesarias para las labores de campo. También a la Biblioteca de Geológicas de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Zaragoza, en concreto en la persona de D. Luis Pallaruelo, bibliotecario, por su paciencia y dedicación en la búsqueda de parte de la bibliografía; al Prof. D. Ignacio Canudo, director del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza, así como a D. Eduardo Espílez, miembro de la Fundación Conjunto Paleontológico Teruel-Dinópolis, por el interés y la ayuda dada por ellos en el depósito de todas las muestras estudiadas en esta tesis. Agradecer a los profesores del Departamento de Ciencias de la Tierra de la Universidad de Zaragoza Prof. D. Arsenio Muñoz por su revisión crítica de las estructuras sedimentarias publicadas en uno de los artículos de esta tesis, a los Prof.^{es} D. Andrés Pocoví y D. Francisco Gutiérrez en la búsqueda de bibliografía y a la Prof.^a Dña. Arantxa Luzón por sus indicaciones sobre la geología y localización de un nuevo yacimiento de plantas próximo a la zona de estudio de la tesis. Expresar mi agradecimiento a todo el personal administrativo de la Escuela de Doctorado y secretaría del Edificio de Geológicas que tan amable y paciente me han atendido siempre.

Por último, quiero dar las gracias por la ayuda desinteresada dada por Gabriela Horno, antigua compañera de colegio, a D. Trevor Russell Jones y a la Prof.^a Dña. Uxue Villanueva en la corrección de parte de los textos en inglés de las publicaciones que componen esta tesis; así como del Dr. Luis Miguel Sender por su ayuda en las labores de campo y administrativas que han ido surgiendo, así como por sus enseñanzas en la limpieza de fósiles y su saber hacer, además de ponerme en contacto con las personas que descubrieron los fósiles de Estadilla y de Arguis. Igualmente, agradecer a D. Manuel Antonio Juncal e Ignacio Encinas que me ayudaron en las labores de excavación durante parte del verano del 2013, y a D. Jesús Cardiel, D. Jose Luis Domínguez y a la Dra. Raquel Rabal por indicarme nuevos yacimientos de nipas en el Pirineo. También agradecer a Dña. Mirian Rodríguez por las fotos que inician los capítulos de esta tesis. A todos ellos, muchísimas gracias por vuestro tiempo y por toda vuestra dedicación y ayuda.

PRÓLOGO

Van a hacer ya unos cuantos años desde que acabé mis estudios de Geología en la Universidad de Zaragoza y siempre tuve la sensación de que dejaba algo sin acabar. Una sensación de no querer dejar el contacto con la Geología, disciplina a la que tanto quiero junto con la Paleontología, y que por circunstancias no he podido dedicarme profesionalmente. En todo este tiempo, siempre albergué la idea de retomar el contacto y nunca renuncié, y aunque pasaron muchos años y muchas cosas, sentí que debía esperar la oportunidad de volver a la Facultad, mi segundo hogar en el que tantas cosas y tiempo he compartido, para cerrar algo que permanecía abierto.

Mi afición por la naturaleza viene ya desde muy temprana edad, siempre me he sentido atraído por las Ciencias Naturales y en especial por la Geología; sin embargo, lo que realmente me atraía y me causaba perplejidad, a la vez que admiración, eran los fósiles. Realmente, no me importaba el grupo de fósiles que fuesen, si bien era cierto que unos podían llamarme más la atención que otros, todos tenían para mí su atractivo. Los fósiles siempre han sido para mí esa parte de la vida tan fascinante como misteriosa, de representar seres vivos que parecían recobrar la vida y que vivieron en otras épocas tan distintas a la nuestra; momentos de la historia de la vida donde el ser humano ni tan siquiera era un proyecto de Dios. Parecía como si hubieran vencido a la muerte misma, alcanzando así la inmortalidad. Con el transcurso de los años fui atesorando, y todavía conservo, libros y manuales que mi padre me compraba para tratar de aprender y conocer aquello que ya no existía entre nosotros y que en cambio había quedado registrado en las rocas: ese libro maravilloso de la vida. Leía y releía las páginas y fotos, tratando de imaginar lo que habían sido aquellos seres y los mundos en los que habían vivido; para mi padre los fósiles eran esas piedras «raras» que alimentaban su incredulidad, pero que resultaban por el contrario tan fascinantes para mí.

Empecé a coleccionar fósiles a temprana edad, no muchos la verdad, pero sí los suficientes para llenar cajas y cajas, y aunque no les dediqué todo el tiempo que me hubiera gustado mi interés sobrevivió a las etapas de la vida por las que pasamos todos, especialmente esa adolescencia donde todo parece ponerse en duda y donde lo superficial e inmediato es lo importante; de manera que una vez más, los fósiles sobrevivieron a otras aficiones, al paso del tiempo y a ese cataclismo que podemos ser nosotros mismos.

En verdad, al contrario que con los otros grupos de fósiles, las plantas eran algo casi desconocido para mí, un mundo que me resultaba un tanto oculto, mostrándose poco atractivo. Los libros apenas me habían mostrado las plantas y la flora parecía no tener importancia alguna, se pasaba por alto, se relegaba a un segundo plano; pero no por ello eran menos importantes. Cuando se me presentó la oportunidad de volver a la Facultad para comenzar mis estudios de doctorado, me di cuenta que no tenía un grupo favorito de fósiles, por muchas vueltas que le daba, todos y cada uno de ellos resultaban interesantes; no llegaba a nada concluyente, todos tenían algo por descubrir. Sin embargo, en un día cualquiera de mi quehacer diario, una idea apareció en mi cabeza, como si alguien o algo me estuvieran indicando el camino a seguir. Fue entonces cuando decidí embarcarme en hacer una tesis sobre plantas fósiles algo tan desconocido y aparentemente tan poco valorado. A partir de ese instante, empecé a sumergirme en ese nuevo mundo, un mundo que era capaz de mostrar paisajes olvidados por el tiempo, nunca imaginados y que enseñaba una nueva realidad donde todo quedaba integrado: las plantas y los animales.

Es en estos momentos en que la tesis finalmente ha llegado a su fin cuando reflexiono y me doy cuenta de que las plantas que tanto desconocía y que mi propia ignorancia arrinconaba en mi mente eran los fósiles que más quería. Han tenido que pasar muchos años para darme cuenta de estos hechos y de lo que realmente quería hacer y, aunque la tesis acaba aquí y con ella muchas cosas; sin embargo, siento que se abre una nueva puerta hacia algo que no acaba más que de empezar.

ESTUDIO PALEOBOTÁNICO E IMPLICACIONES
PALEOCLIMÁTICAS DE LOS RESTOS FÓSILES VEGETALES
HALLADOS EN EL CENOZOICO
DE LA ZONA SURPIRENAICA CENTRAL Y OCCIDENTAL
DE LA PROVINCIA DE HUESCA

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	5
1.1. El contexto paleobotánico: La Era Cenofítica	7
1.1.1. <i>La Era Cenofítica en Europa</i>	10
1.1.2. <i>La Era Cenofítica en la Península Ibérica</i>	15
1.2. El yacimiento Oligoceno de La Val	26
1.2.1. <i>Las comunidades vegetales durante el Oligoceno de la Península Ibérica</i>	26
1.2.2. <i>Los yacimientos de macroflora del Oligoceno de la Península</i>	30
1.2.3. <i>El género Acrostichum: Registro fósil y ambientes actuales</i>	31
1.2.4. <i>Sinopsis histórica de las interacciones Planta–Insecto del Cenozoico de la Península Ibérica</i>	34
1.2.5. <i>Implicaciones paleoambientales de las interacciones Planta – Insecto de La Val</i>	36
1.2.6. <i>Publicaciones del yacimiento de La Val</i>	39
1.3. El yacimiento Eoceno de Casa Migalón	42
1.3.1. <i>Las comunidades vegetales durante el Eoceno de la Península Ibérica</i>	42
1.3.2. <i>El género Nypa actual y su registro fósil</i>	44
1.3.3. <i>Sinopsis histórica de los hallazgos de la nipa fósil</i>	50
1.3.4. <i>Los yacimientos de Nypa en la Península Ibérica</i>	52
1.3.5. <i>Publicaciones del yacimiento de Casa Migalón</i>	53
2. OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN	59
3. METODOLOGÍA	63
3.1. Trabajo de campo: Prospección y Excavación	63
3.2. Trabajo de laboratorio	67
3.2.1. <i>Preparación de las muestras y siglado</i>	67
3.2.2. <i>Figuración de las muestras</i>	69

3.3. Trabajo de Gabinete	69
4. CONTEXTO GEOLÓGICO	73
4.1. Encuadre general: Cordillera Pirenaica.....	73
4.2. Encuadre geológico del yacimiento de La Val	76
4.2.1. <i>Ubicación, descripción y antecedentes</i>	76
4.2.2. <i>Marco geológico del yacimiento de La Val</i>	78
4.2.3. <i>Estratigrafía del yacimiento de La Val</i>	81
4.2.4. <i>Sedimentología del yacimiento de La Val</i>	105
4.2.5. <i>Reconstrucción paleogeográfica</i>	110
4.3. Encuadre geológico del yacimiento de Casa Migalón	112
4.3.1. <i>Ubicación, descripción y antecedentes</i>	112
4.3.2. <i>Marco geológico del yacimiento de Casa Migalón</i>	115
4.3.3. <i>Estratigrafía del yacimiento de Casa Migalón</i>	119
4.3.4. <i>Sedimentología del yacimiento de Casa Migalón</i>	121
4.3.5. <i>Reconstrucción paleogeográfica</i>	125
5. APORTACIONES	131
5.1. Aportaciones del yacimiento de La Val	131
5.2. Aportaciones: Las nipas del yacimiento de Casa Migalón	131
5.3. Artículos publicados que conforman la tesis	132
6. CONCLUSIONES	225
7. BIBLIOGRAFÍA	229
8. APÉNDICES	287

INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCIÓN GENERAL

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Actualmente, los afloramientos documentados de macroflora cenozoica de Aragón se limitan a los yacimientos de Rubielos de Mora (Teruel) (e.g., Roiron *et al.*, 1999; Rubio 2000; Barrón & Diéguez 2001), Libros (Teruel) (e.g., Meléndez-Meléndez 1946; Fernández-Marrón 1972) y Épila (Zaragoza) (Ferrer *et al.*, 1993), junto a los yacimientos descritos en esta tesis. No obstante, es importante mencionar los numerosos fósiles de plantas citados en los informes de prospección de lignitos terciarios llevados a cabo en la cuenca del Ebro, Pirineo aragonés y en la provincia de Teruel realizados por el Instituto Geológico y Minero de España (ver <http://info.igme.es/ConsultaSID/r.asp>). Estos restos no están estudiados ni publicados, pero muestran la existencia de otras áreas potenciales para el descubrimiento de nuevos yacimientos paleobotánicos en el Cenozoico.

En la paleobotánica española, el estudio de la vegetación del Cenozoico ha estado casi siempre centrado en el Neógeno (Mioceno–Plioceno) y el Cuaternario, estando el Paleógeno (Paleoceno–Eoceno–Oligoceno) poco estudiado, en comparación con las otras Épocas, y focalizado principalmente en el Oligoceno Inferior (e.g., Sanz de Siria 1982; Barrón *et al.*, 1996; Barrón & Santos 1998; Barrón *et al.*, 2010). El descubrimiento de dos nuevos yacimientos paleobotánicos (Estadilla/La Val, Arguis/Casa Migalón) con suficiente material para estudio en la zona limítrofe entre el Prepirineo y la cuenca del Ebro (provincia de Huesca), así como el interés de su edad (Eoceno Medio y Oligoceno Superior), ha llevado a la realización de esta tesis doctoral.

En esta tesis se describen diversos restos de fósiles vegetales (hojas, frutos y endocarpos), incluyendo el primer estudio de las interacciones planta–insecto del Oligoceno Superior de la Península Ibérica en el yacimiento de La Val, Estadilla (Huesca). A su vez, tras la determinación taxonómica y estudio tafonómico, se han obtenido diversas deducciones paleoambientales: paleoclimáticas y paleoecológicas. Este estudio está formado de cuatro

publicaciones independientes con una misma unidad temática: tres para el yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca, España) y una para el yacimiento de Casa Migalón (Arguis, Huesca, España). La edad del yacimiento de La Val, tanto de su macroflora como de sus interacciones planta–insecto, es Chatiente (Oligoceno Superior) (para la edad del yacimiento ver Luzón 1998; Luzón & González 2003; Luzón 2005; Pardo *et al.*, 2004; Moreno-Domínguez *et al.*, 2016b), mientras que los endocarpos y frutos de *Nypa* del yacimiento de Casa Migalón es Bartoniente (Eoceno Medio) (para la edad del yacimiento ver Pueyo *et al.*, 2002; Moreno-Domínguez *et al.*, 2016a).

Los primeros resultados del estudio del yacimiento de La Val se han plasmado en una primera publicación sobre la macroflora. Estos resultados han incluido aspectos taxonómicos y tafonómicos, así como una primera aproximación paleoecológica y paleoclimática donde se compara la composición de dicha flora con otras floras similares a las del resto de Europa.

En el segundo trabajo se completan los datos mostrados en el artículo precedente y se redefine la edad del yacimiento. La segunda publicación recoge además el estudio del medio sedimentario del yacimiento, así como las implicaciones paleoecológicas derivadas de la presencia del helecho *Acrostichum lanzaeanum*.

En el tercer artículo y último relativo al yacimiento de La Val, se describen las primeras interacciones planta–insecto encontradas sobre las hojas de uno de los niveles fosilíferos, realizando una discusión para determinar sus implicaciones paleoclimáticas, cuyas conclusiones han matizado y completado la paleoclimatología inferida en el primer trabajo.

La cuarta y última publicación que conforma esta tesis ha versado sobre los frutos y endocarpos fósiles de *Nypa* encontrados en el yacimiento de Casa Migalón (Arguis, Huesca). En este trabajo se llevó a cabo un estudio taxonómico, tafonómico y paleoambiental. Es importante destacar que este artículo se centra especialmente en un aspecto tafonómico muy poco conocido como es la duración del tiempo de flotación en el mar de este tipo de restos hasta su depósito definitivo.

1.1 El contexto paleobotánico: La Era Cenofítica

El Cenofítico se inicia a principios del Cretácico Superior y llega hasta la actualidad, caracterizándose principalmente por el predominio de las angiospermas (e.g., Gothan 1912; Potonié 1921; Niklas *et al.*, 1983; Cleal & Cascales-Miñana 2014). Es una Época donde la vegetación estaba ya dispuesta en cinturones climáticos latitudinales o zonaciones paleofitoflorísticas cada una de las cuales tenía unas características ambientales propias que dieron lugar a comunidades vegetales diferentes dentro de cada zona (e.g., Meyen 1987; Barrón 2004; Vajda & Bercovici 2014). Estas zonaciones se debieron a profundos cambios en las condiciones climáticas, alcanzando su punto álgido en el Maastrichtiense (Cretácico Superior) (e.g., Herngreen & Chlonova 1981; Zaklinskaya 1981; Mai 1995; Herngreen *et al.*, 1996; Vajda & Bercovici 2014).

En el Cretácico Superior se han podido distinguir hasta cuatro zonaciones o provincias palinoflorísticas principales y dos subprovincias (Fig. 1), estas zonaciones están basadas en la presencia de granos de polen de angiospermas característicos y en esporas de helechos cuya distribución está condicionada estratigráfica y geográficamente; no obstante, cada una de estas provincias están limitadas por zonas de transición donde coexisten pólenes de las zonas contiguas (e.g., Herngreen & Chlonova 1981; Zaklinskaya 1981; Vakhrameyev 1991; Mai 1995; Herngreen *et al.*, 1996; Vajda & Bercovici 2014).

La primera región (provincia de *Aquilapollenites*) (Fig. 1) se desarrolló en zonas boreales (Oeste de Norteamérica y el Norte y Este de Asia) y se extendió hasta los 50° de latitud Norte, estando caracterizada por el tipo palinológico *Aquilapollenites*. Polen cuya afinidad parece estar relacionada con la familia Loranthaceae (e.g., Funkhouser 1961; Jarzen 1977; Muller 1984; Vakhrameyev 1991; Vajda & Bercovici 2014). Dentro de esta provincia se ha podido diferenciar la subprovincia de Khatanga–Lena, en base a la ausencia de polen de *Wodehouseia* (e.g., Zaklinskaya 1977; Vakhrameyev 1991; Vajda & Bercovici 2014). La

segunda provincia (provincia de *Normapolles*) (Fig. 1) se extendió al Sur de la Boreal y al Norte del mar de Tethys (Este de Norteamérica, Europa, Asia Menor y Central e Himalayas), estando marcada por la aparición del tipo polínico *Normapolles* que guarda relación con plantas del orden de las Fagales (e.g., Vakhrameyev 1991; Friis *et al.*, 2006; Vajda & Bercovici 2014).

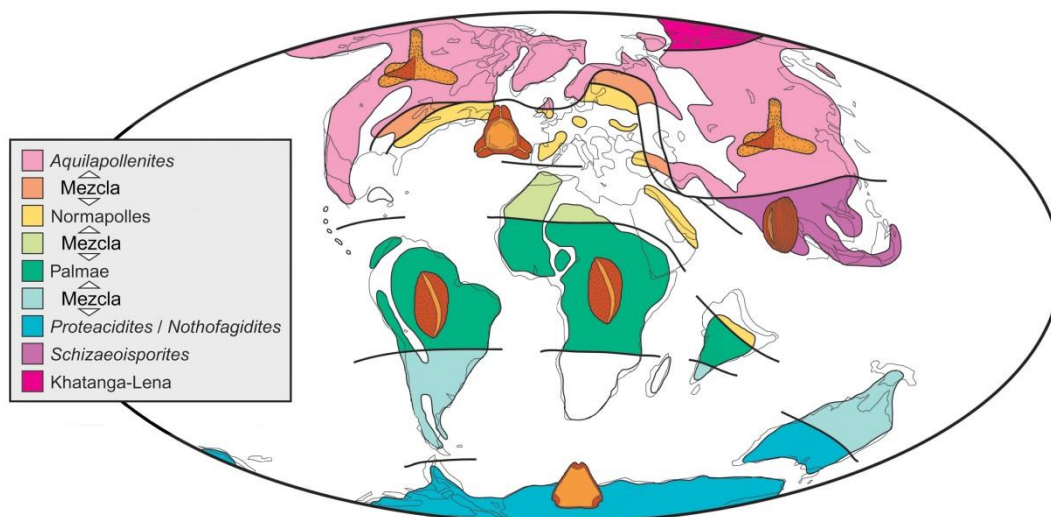


Figura 1. Distribución de las provincias y subprovincias palinoflorísticas definidas al final del Cretácico. Modificado de Herngreen *et al.*, (1996) y de Vajda & Bercovici (2014).

Siguiendo hacia el hemisferio Sur, apareció la provincia *Palmae* (Fig. 1) que se localizó en el Ecuador y que abarcó territorios del centro de África, Norte y Centro de Sudamérica y partes de la India, y que se caracterizó por la presencia de polen de la familia *Palmae*. La última de todas ellas (provincia de *Proteacidites/Nothofagidites*) (Fig. 1) se extendió por las zonas Australes (Australia, Nueva Zelanda, la Antártida, Sur de Sudamérica y África y Madagascar), caracterizándose por la presencia de pólenes de *Nothofagiidites* (*Nothofagus*) y de *Proteacidites* (e.g., Vakhrameyev 1991; Herngreen *et al.*, 1996; Vajda & Bercovici 2014).

A finales del Cretácico Superior se establecieron dos cinturones de vegetación o geofloras que conformaron el Reino Holártico y que caracterizaron al Cenozoico (e.g., Mai 1991, 1995; Barrón 2004) (Fig. 2): la geoflora Arctoterciaria y la geoflora Paleotropical. La geoflora Arctoterciaria apareció en el área Boreal (Noreste de Europa, Rusia, Mongolia,

Japón, Corea, Norteamérica y regiones árticas) durante el Cretácico Superior y se mantuvo durante gran parte del Paleógeno; comenzando a migrar hacia el Sur a finales del Cretácico hasta llegar a las zonas que actualmente ocupa (Asia central y Este y Sureste de Norteamérica) (e.g., Heer 1868; Engler 1879-1882; Mai 1989, 1991, 1995; Barrón 2004; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009). Esta migración fue consecuencia del enfriamiento gradual del clima que se produjo a lo largo del Cenozoico. Las plantas características de esta geoflora se pueden encontrar en los bosques mesófilos caducifolios y de coníferas del hemisferio Norte (e.g., Wolfe 1977, 1981; Mai 1995; Barrón 2004; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010).

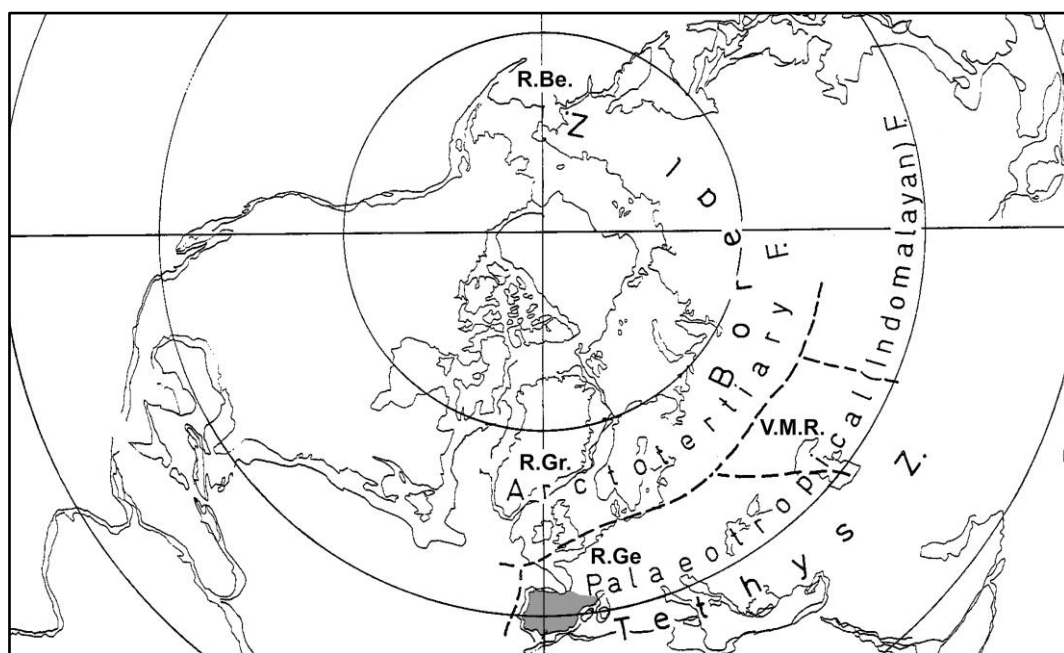


Figura 2. Áreas de distribución en el hemisferio Norte de las geofloras a comienzos del Cenozoico (Paleoceno), mostrando la posición de la Península Ibérica (zona sombreada). R.Gr.: Región de Groenlandia (Thule); R.Ge.: Región de Gelinden; V.M.R.: Región de Volgo-Mugodzhari; R.Be.: Región de Beringia. Tethys Z.: Zona del Tethys con flora Paleotropical; Palaeotropical (Indomalayan) F.: Flora Paleotropical (Indomalaya); Arctotertiary F.: Flora Arctoterciaria; Boreal Z.: Zona Boreal con flora Arctoterciaria y/o Flora Boreotropical. Modificado de Mai (1991, 1995).

La geoflora Paleotropical (Fig. 2), en cambio, se estableció en las regiones más al Sur de la zona Ártica, en latitudes medias y bajas del Oeste de Norteamérica y Eurasia, además de

China y Japón, abarcando todo el hemisferio Norte a lo largo de las costas del Tethys. Esta geoflora evolucionó también a finales del Cretácico Superior y estuvo caracterizada por bosques paratropicales/subtropicales lluviosos, laurisilvas subtropicales y templadas y formaciones de bosques de coníferas y laurisilvas mediatizadas edáficamente que soportaban climas monzónicos (e.g., Heer 1868; Engler 1879-1882; Wolfe 1977, 1981; Mai 1989, 1991, 1995; Barrón 2004; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010). En los bosques subtropicales/paratropicales prevalecieron siempre árboles y arbustos perennifolios, estando su estrato herbáceo poblado fundamentalmente por helechos; presentando también un gran número de plantas lianoides y epífitas (e.g., Mai 1995; Barrón *et al.*, 2010).

Sin embargo, la geoflora Paleotropical solo se mantuvo como un conjunto independiente durante la primera mitad del Paleógeno, teniendo su máximo desarrollo durante el Eoceno Inferior y Medio. Estas comunidades estuvieron integradas por un gran número de taxones que actualmente solo se encuentran en la región macaronésica (Islas Canarias, Madeira, Azores, Cabo Verde y Selvagens), África y Sureste de Asia (e.g., Engler 1879-1882; Mai 1989, 1991, 1995; Barrón 2004; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010).

1.1.1 La Era Cenofítica en Europa

De acuerdo con Mai (1989, 1991, 1995) la geoflora Paleotropical estuvo presente en Europa desde el Cretácico Superior hasta el Mioceno Superior y estuvo formada principalmente por bosques paratropicales/subtropicales lluviosos y bosques de laureles, así como por bosques templados de laureles y bosques de laurel/coníferas. Estos últimos condicionados edáficamente. Al mismo tiempo que se desarrollaba esta vegetación, la geoflora Arctoterciaria empezó a llegar a Europa después del Paleoceno, estando presente en forma de bosques cálido/templados lluviosos, bosques pantanosos y de llanura; siendo la base para la formación de los bosques mixtos mesofíticos (e.g., Mai 1995; Utescher *et al.*, 2007; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009). El Cenozoico en Europa se caracteriza en general por la

aparición y desarrollo de laurisilvas y bosques perennifolios que van a ser los tipos fundamentales de vegetación en este área geográfica (e.g., Mai 1989, 1991, 1995; Barrón 2004; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010).

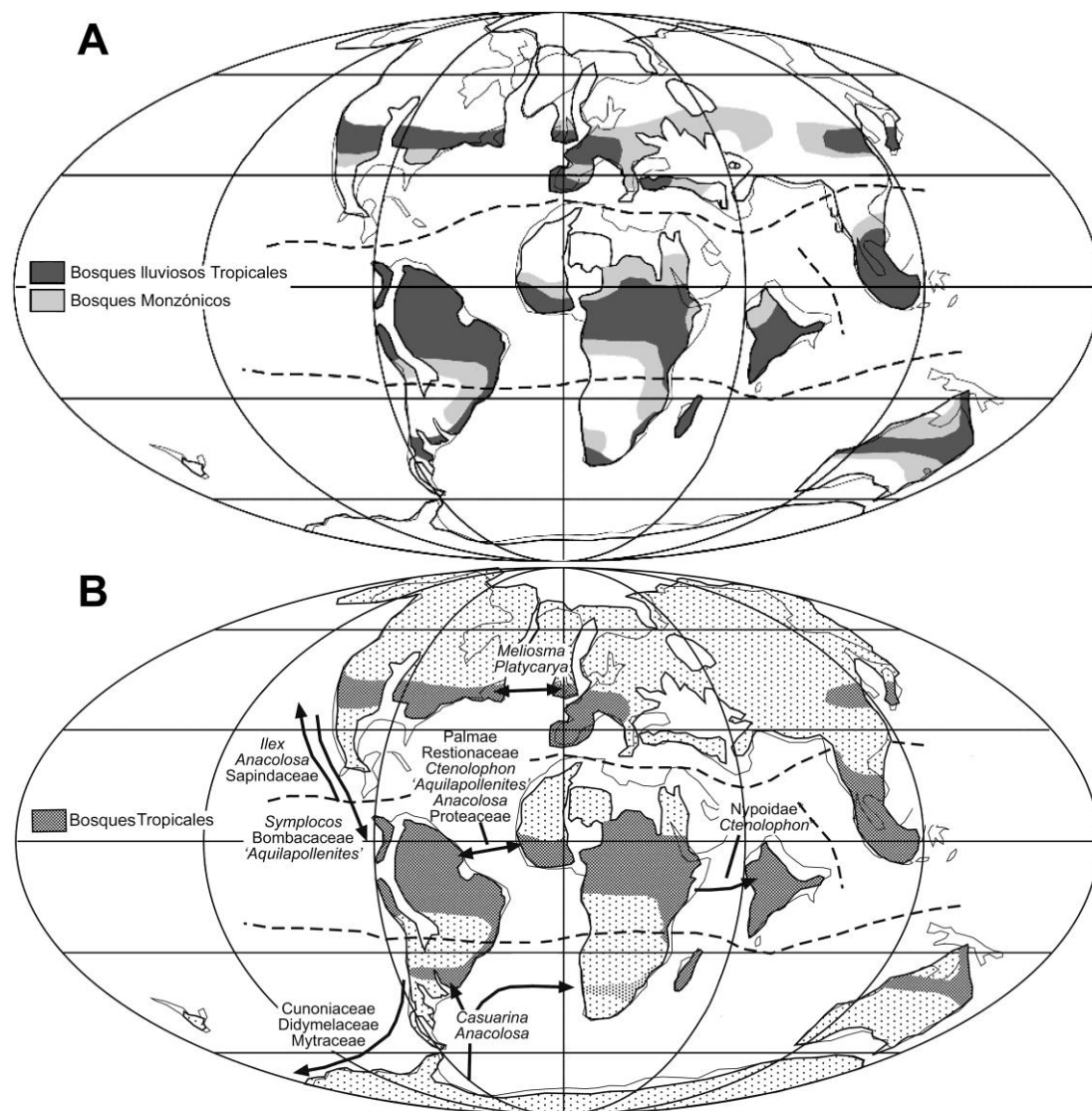


Figura 3. A. Distribución de la vegetación tropical durante el Paleoceno. Este tipo de vegetación vive actualmente en un intervalo de temperaturas medias anuales de entre 20°C y 30°C (Wolfe 1985). B. Posibles rutas de dispersión (flechas negras) de los principales taxones vegetales durante el Paleoceno. Las líneas discontinuas indican los límites entre las provincias paleoflorísticas. Modificado de Morley (2003, 2007) y datos añadidos de Parrish *et al.*, (1982), Smith *et al.*, (1994) y Morley (2000).

Durante el Paleoceno (Fig. 3), Europa se constituye como el origen de la flora lauroide, caracterizada por una gran abundancia de especies de lauráceas, fagáceas y palmeras, junto a

géneros de afinidades poco claras como ocurre con *Dryophyllum* (e.g., Mai 1995; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010). Sin embargo, a finales del Paleoceno (Fig. 4), distintos taxones arctoterciarios se irán introduciendo en Europa (e.g., Saporta 1881; Wolfe 1985; Mai 1989, 1991, 1995; Barrón 2004; Morley 2000, 2003, 2007; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010).

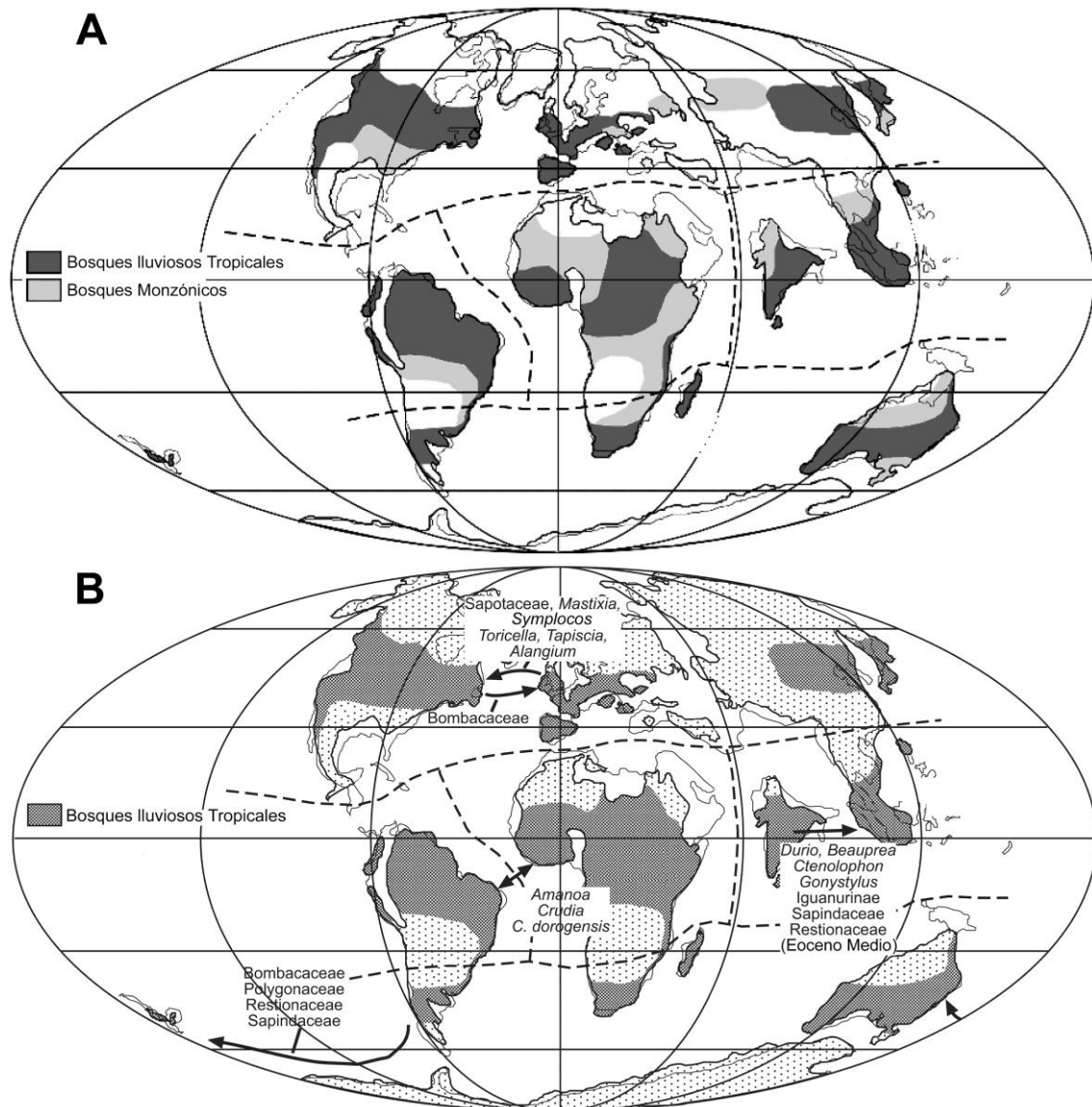


Figura 4. A. Distribución de la vegetación tropical durante el máximo termal del Paleoceno Superior–Eoceno Inferior. Esta vegetación de tipo megatermal vive actualmente en un intervalo de temperaturas medias anuales de entre 20°C y 30°C (Wolfe 1985). B. Posibles rutas de dispersión (flechas negras) de los principales taxones vegetales. Las líneas discontinuas indican los límites entre provincias paleoflorísticas. Modificado de Morley (2003, 2007) y datos añadidos de Parrish *et al.*, (1982), Smith *et al.*, (1994) y Morley (2000).

En el Oligoceno (Fig. 5), los taxones arctoterciarios ya han ocupado una gran parte de las comunidades vegetales europeas, favorecidos por el enfriamiento generalizado del clima desde el Eoceno Superior (Mai 1989, 1991, 1995).

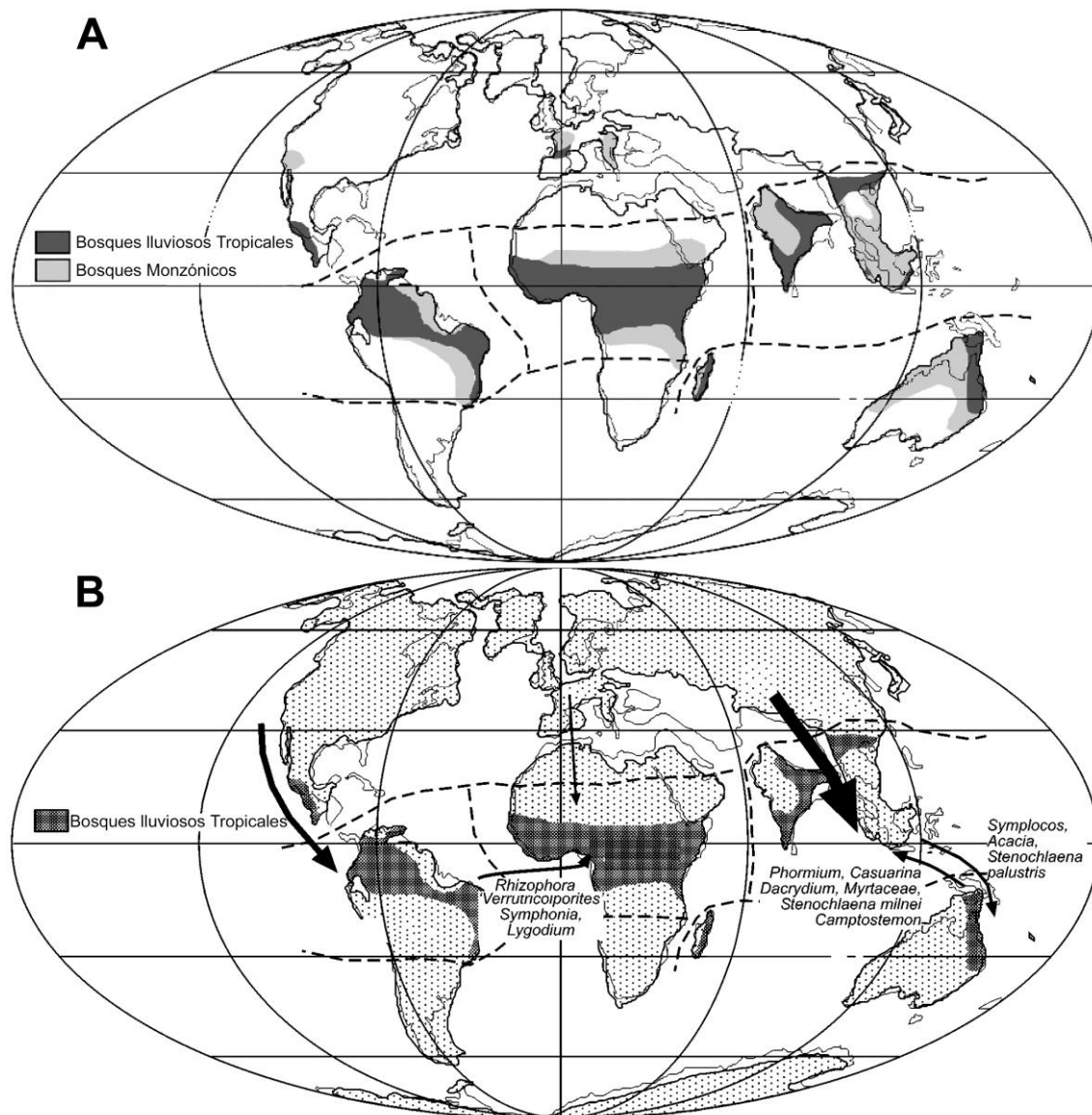


Figura 5. A. Distribución de la vegetación tropical durante el Oligoceno después del enfriamiento de finales del Eoceno Superior y principios del Oligoceno Inferior. Este tipo de vegetación megatermal vive actualmente en un intervalo de temperaturas medias anuales de entre 20°C y 30°C (Wolfe 1985). B. Posibles rutas de dispersión (flechas negras) de los principales taxones vegetales. Las líneas discontinuas muestran los límites aproximados entre las provincias paleoflorísticas. El grosor de las flechas va en función de la proporción de taxones boreotropicales que migran y se refugian en las zonas tropicales. Modificado de Morley (2000, 2003, 2007) y datos añadidos de Parrish *et al.*, (1982), Tiffney (1985) y Smith *et al.*, (1994).

La migración de estos taxones pudo ser desde el Este de Asia, área refugio de floras mesófilas y templadas. Estos grupos estaban adaptados a zonas montañosas, lo que hacía que tuvieran una alta capacidad para resistir cambios estacionales y sobrevivir a los periodos más fríos del año. Debido a estas nuevas condiciones climáticas, debieron encontrar una mayor facilidad de adaptación a zonas más bajas, migrando hacia el Sur y Oeste, utilizando para ello probablemente los sistemas montañosos y las zonas ribereñas, haciendo retroceder a la flora paleotropical que pasó a ocupar áreas todavía más meridionales (e.g., Heer 1868; Kryshtofovich 1929, 1935; Tiffney 1985; Wolfe 1985; Mai 1989, 1995; Barrón 2004; Morley 2000, 2003, 2007; Postigo-Mijarra et al., 2009; Barrón et al., 2010).

Durante el Mioceno (Fig. 6), la geoflora paleotropical europea continuó retirándose hacia el Sur, terminando por desaparecer la mayor parte de estos taxones a finales del Plioceno (Fig. 6); sin embargo, unos pocos llegaron a refugiarse en el Norte de África y en la Macaronesia (e.g., Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010). El cambio climático general que se produce de forma paulatina durante el Cenozoico da como resultado la desaparición del cinturón de laurisilvas que se desarrollan en Eurasia hasta el Paleógeno Inferior y la casi total extinción de los taxones lauroides europeos (e.g., Wolfe 1985; Mai 1989, 1991, 1995; Barrón 2004; Morley 2000, 2003, 2007; Barrón *et al.*, 2010). Es probable que la vegetación esclerófila mediterránea surgiera después de la destrucción de las laurisilvas paleotropicales, especialmente durante el enfriamiento del Pleistoceno (Mai 1989, 1991, 1995; Morley 2000, 2003, 2007).

En la actualidad, solo unos pocos taxones paleotropicales se encuentran en Europa refugiados en la Península Ibérica: *Laurus nobilis*, *Prunus lusitanica*, *Buxus sempervirens* o *Ilex aquifolium* (e.g., Barbero *et al.*, 1980; Mai 1995; Barrón 2004; Barrón *et al.*, 2010), entre otros. La disposición actual de las regiones y provincias vegetales de Europa ha sido el resultado de los sucesivos periodos glaciares que tuvieron lugar a finales del Holoceno (e.g., Mai 1989, 1991, 1995; Barrón 2004; Morley 2000, 2003, 2007).

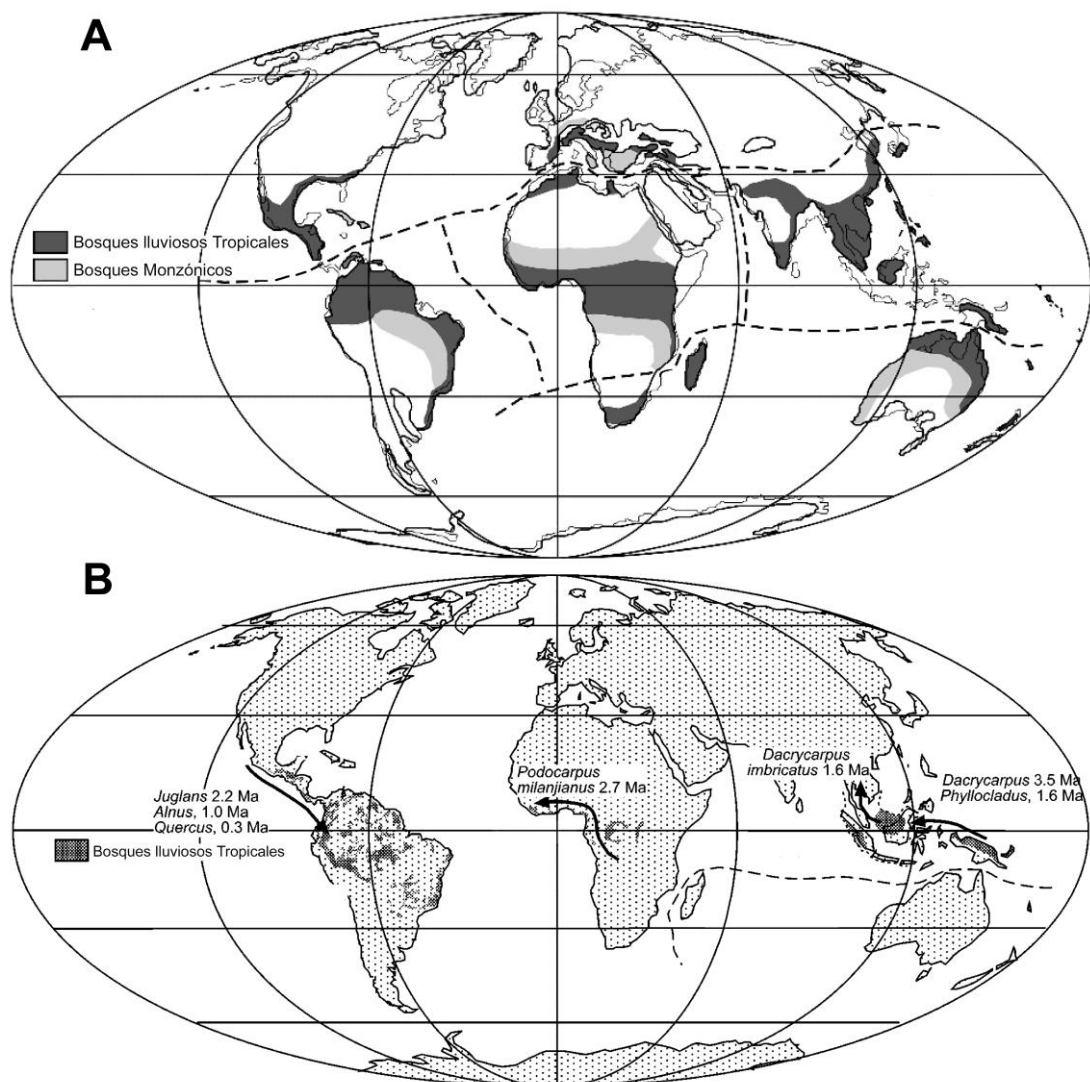


Figura 6. A. Distribución de la vegetación megatermal (temperaturas medias anuales de entre 20°C y 30°C; Wolfe 1985) durante el máximo termal del Mioceno Medio. Las líneas discontinuas muestran los límites aproximados de las provincias paleoflorísticas. Modificado de Morley (2000, 2007) y datos añadidos de Smith *et al.*, (1994). B. Distribución de los bosques tropicales durante el último máximo glacial del Holoceno y posible dispersión (flechas negras) de algunos taxones microtermales a bajas latitudes en el intervalo Plioceno Superior-Pleistoceno. Modificado de Morley (2000, 2003, 2007). La vegetación microtermal crece normalmente en la actualidad dentro de un rango de temperaturas medias anuales de entre -5°C a 13°C (Wolfe 1985).

1.1.2 La Era Cenofítica en la Península Ibérica

La historia del Cenofítico de la Península Ibérica no parece muy distinta de la del resto de Europa (e.g., Barrón *et al.*, 1996; Barrón & Santos 1998; Barrón 2004; Postigo-Mijarra *et*

al., 2009; Barrón *et al.*, 2010). Sin embargo, es un intervalo poco estudiado desde el punto de vista paleobotánico, si lo comparamos con otros países centroeuropeos que presentan una larga tradición de su estudio (e.g., Łańcucka-Środoniowa *et al.*, 1983; Mai 1995; Kvaček & Walther 2001; Palamarev *et al.*, 2005; Hably 2006).

La historia del Cenofítico de la Península Ibérica arranca a comienzos del Cretácico Superior, estando poblada por bosques paleotropicales que se desarrollaban bajo un clima tropical con lluvias estacionales (e.g., de Porta *et al.*, 1985; López-Martínez 1989; Mai 1991, 1995; Vicente i Castells 2002; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009) (Fig. 7). A lo largo del mismo y hasta el Eoceno Superior, se observa una progresiva disminución y final desaparición de los grupos correspondientes a *Normapolles*, así como de numerosos taxones paleotropicales (ver Apéndice 5), tal y como ocurre en el resto del continente europeo (e.g., de Sitter 1961; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009).

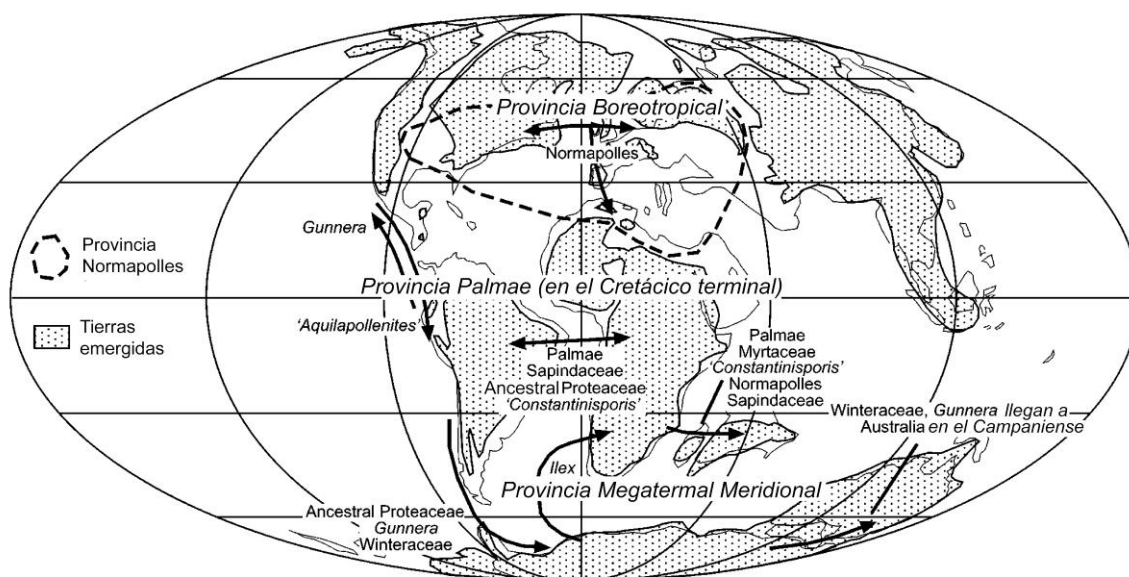


Figura 7. Distribución de las áreas continentales durante el Turoniense (Cretácico Superior), mostrando los tres cinturones latitudinales principales dentro de los cuales los primeros taxones megatermales de angiospermas evolucionaron. Las flechas negras indican las posibles rutas de migración de estos taxones. Para *Normapolles* se muestra las rutas de dispersión durante el intervalo Turoniense-Santoniense/Coniacense. Modificado de Morley (2000, 2003) y datos añadidos de Smith *et al.*, (1994) y Herngreen *et al.*, (1996). Para más datos puede ser consultada también la Figura 1.

Estos taxones paleotropicales incluyen géneros típicos de zonas de manglar como: *Aegiceras* (Primulaceae) o *Brownlowia* (Malvaceae) que actualmente habitan regiones tropicales/subtropicales del Este de Asia y miembros de la familia Caesalpiniaceae (*Daniellia* o *Julbernardia*) hoy en día restringidos a ambientes de sabana. La desaparición de todos estos grupos a lo largo de este intervalo está relacionada con un importante cambio global en el clima que se produce a partir del óptimo climático del Eoceno Inferior y que culmina en el tránsito Eoceno–Oligoceno con la aparición de los primeros hielos en la Antártida (Mosbrugger *et al.*, 2005; Zachos *et al.*, 2001, 2008; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010) (Fig. 8). Este cambio se va a caracterizar por una caída gradual de las temperaturas y por un aumento de la aridez que se hace muy patente hacia el Eoceno Superior (Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010).

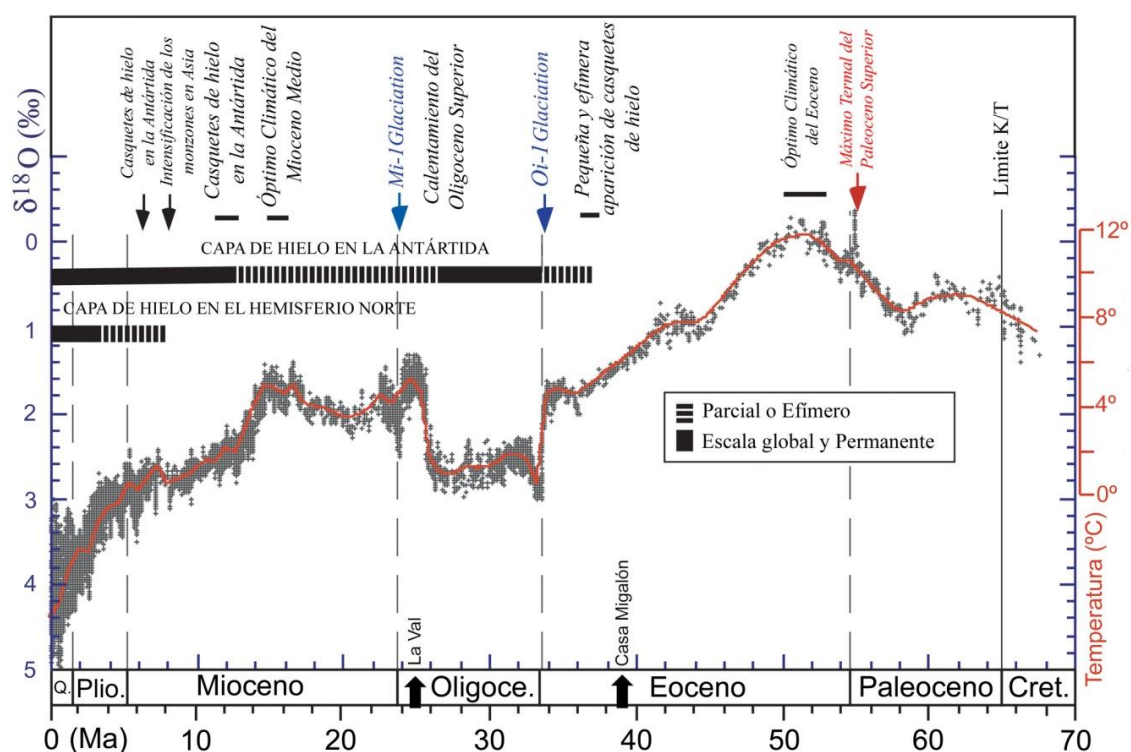


Figura 8. Diagrama de evolución del clima a lo largo del Cenozoico. En este diagrama se observa una tendencia general de enfriamiento global del clima a lo largo de todo el Cenozoico hasta la actualidad. Se han situado los yacimientos estudiados de Casa Migalón y de La Val. Modificado de Zachos *et al.*, (2001, 2008). Cret.: Cretácico, Oligoce.: Oligoceno, Plio.: Plioceno, Q: Cuaternario.

Los trabajos palinológicos realizados en el tránsito Eoceno Superior–Oligoceno Inferior de la parte oriental de la Península muestran los primeros signos de cambio en las comunidades vegetales, iniciados en el tránsito Bartonense/Priabonense (Eoceno Medio/Superior) (Cavagnetto & Guinet 1994; Cavagnetto & Anadón 1995, 1996; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009) (Fig. 9). En este contexto se observa la desaparición de los manglares y la progresiva implantación de plantas asociadas con climas secos y paisajes abiertos como *Ephedra* (Ephedraceae) y Caesalpiniaceae. Sin embargo, también aparecen nuevos taxones como *Barringtonia* (Lecythidaceae), *Combretum* (Combretaceae), *Linum* (Linaceae), Boraginaceae, Chenopodiaceae, Plumbaginaceae y Thymelaeaceae (ver Apéndice 5).

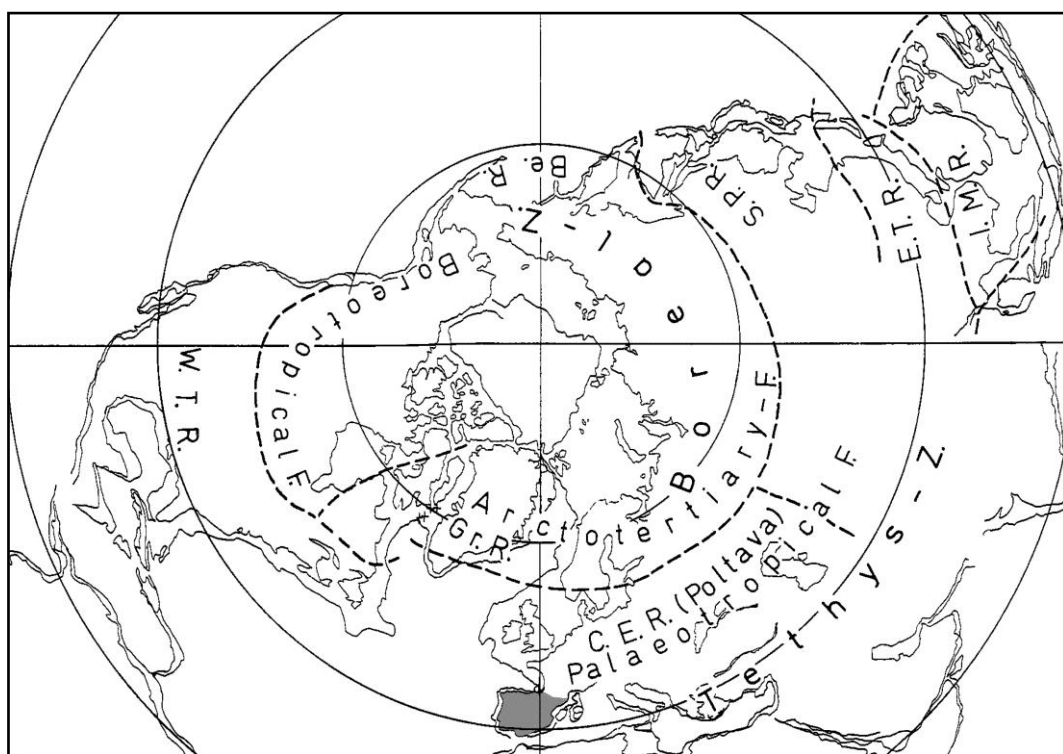


Figura 9. Subdivisiones paleoflorísticas durante el Eoceno Medio y comienzos del Eoceno Superior. C.E.R. (Poltava): Región Central Europea; I.M.R.: Región Tropical Indo-Malaya; E.T.R.: Región Oriental del Tethys; S.P.R.: Región de Sachalin-Primorje; W.T.R.: Región Occidental del Tethys. Gr.R.: Región de Groenlandia; V; Be.R.: Región de Beringia. Tethys - Z.: Zona del Tethys con flora Paleotropical; Palaeotropical F.: Flora Paleotropical; Arctotertiary - F.: Flora Arctoterciaria; Boreal - Z/Boreotropical F.: Zona Boreal con flora Arctoterciaria y/o Flora Boreotropical. La zona sombreada corresponde con la Península Ibérica. Modificado de Mai (1991, 1995).

En el Oligoceno comienzan a desarrollarse los bosques paratropicales–subtropicales lluviosos de hoja perenne, adaptados a breves periodos estacionales secos (Figs. 5 & 10). Las comunidades esclerofilas están bien representadas además de los bosques de laurel, aunque estos últimos confinados a ambientes de ribera (Sanz de Siria 1992; Hably & Fernández-Marrón 1998; Collinson & Hooker 2003; Barrón & Peyrot 2006; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009).

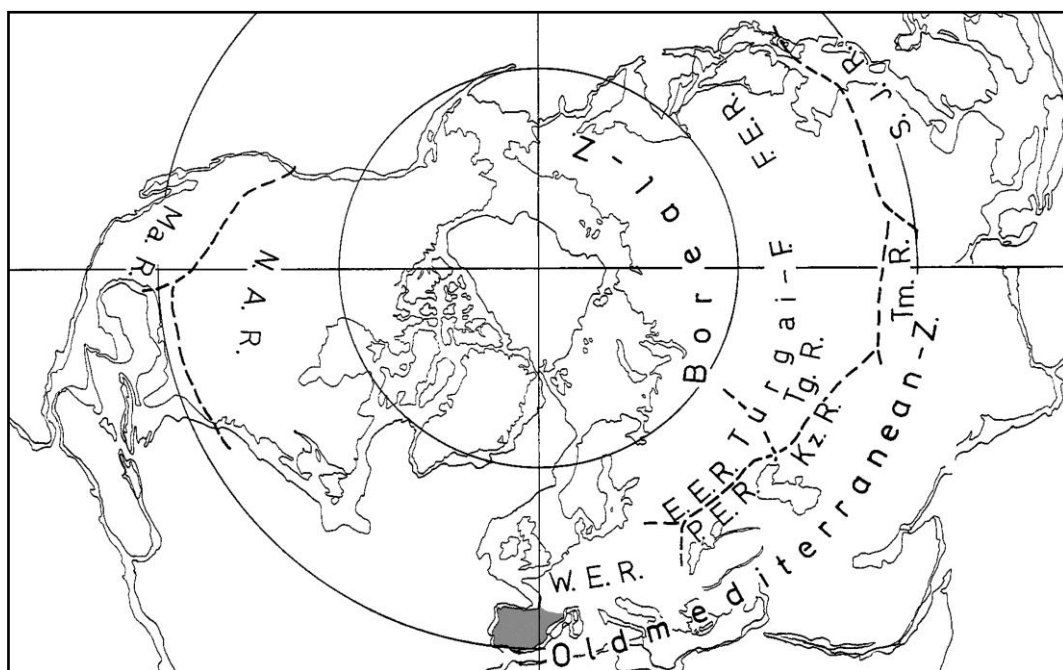


Figura 10. Subdivisión paleoflorística durante el Oligoceno Superior y el Mioceno Inferior basal. Boreal - Z.: Zona Boreal con flora Arctoterciaria; E.E.R.: Región Oriental europea; F.E.R.: Región del lejano oriente; N.A.R.: Región de América del Norte; Tg.R.: Región de Turgai; Old-mediterranean-Z.: Zona antigua del Mediterráneo; Ma.R.: Región de Madreano; W.E.R.: Región Occidental Europea; P.E.R.: Región Suroriental Pontense; Kz.R.: Región de Kazakhsan; Tm.R.: Región de Turkmenia; S.J.R.: Región Chino-Japonesa. La zona sombreada corresponde con la Península Ibérica. Modificado de Mai (1991, 1995).

No obstante, el número de taxones que desaparecen durante el Oligoceno es muy alto, todos ellos paleotropicales, exceptuando varios géneros de las familias Cupressaceae y Taxodiaceae (ver Apéndice 5). Estos grupos paleotropicales habitan actualmente las regiones tropicales–subtropicales de Asia, Indo–Pacífico, Norteamérica y África. En el Oligoceno

Inferior de la cuenca del Ebro se vuelve a detectar una importante reducción de taxones mega y mesotermes. La aparición del género *Acacia* (Fabaceae) y la abundancia de polen de Cupressaceae sugieren una nueva fase de periodo seco que ya se había iniciado en el Priaboniense (Eoceno Superior) (Cavagnetto & Guinet 1994; Cavagnetto & Anadón 1996; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009). Sin embargo, durante el Oligoceno se observa un diacronismo entre la vegetación de la Península Ibérica y las zonas más centrales y septentrionales de Europa que se va a manifestar en el reemplazamiento de taxones paleotropicales por formas arctoterciarias (Cavagnetto & Anadón 1996; Cavagnetto 2002; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009). En el Oligoceno Inferior la vegetación en el centro de Europa se ve afectada por la llegada de bosques templados de hoja caduca y por bosques mixtos de alta altitud adaptados a condiciones climáticas más frías y secas. La llegada de estos taxones arctoterciarios reemplazan de forma progresiva a las formas paleotropicales. En la Península, este cambio no se produce hasta el Mioceno Inferior, predominando hasta ese momento los bosques paratropicales–subtropicales (Knobloch 1986, 1992; Knobloch *et al.*, 1993; Prothero 1994; Collinson & Hooker 2003; Utescher & Mosbrugger 2007; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009).

Al contrario de lo que ocurre con el Paleógeno, el Neógeno de la Península Ibérica es un intervalo mucho más estudiado, tanto desde el punto de vista macro como palinológico (e.g., Barrón & Santos 1998, Sanz de Siria 1982, 1985, 1994; Rubio 2000; Pais *et al.*, 2006-2007; Barrón *et al.*, 1996, 2010). En general, las floras de comienzos del Mioceno muestran ciertos parecidos con las del Oligoceno, pero empiezan a existir diferencias debidas de nuevo a la desaparición de muchos grupos paleotropicales y a la progresiva implantación de las leguminosas que comienzan a dominar los paisajes interiores de la Península, proceso que ya había comenzado en el Oligoceno (Cavagnetto & Guinet 1994; Sanz de Siria 1994; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010).

Durante el Mioceno Inferior y Medio (Figs. 6 & 10), se produce la expansión de numerosos taxones arctoterciarios que pueblan tanto los sistemas montañosos como las zonas

costeras (Pais 1981, 1986; Alcalá *et al.*, 1996; Roiron 1992; Roiron *et al.*, 1999; Barrón & Diéguez 2001; Barrón *et al.*, 2006a; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009). Sin embargo, durante el Mioceno se van a producir cambios importantes en el clima que llevan a nuevas extinciones de taxones paleotropicales, los cuales habían sobrevivido hasta entonces. Los paisajes están dominados por géneros paratropicales–subtropicales de hoja perenne que caracterizan las áreas próximas a la costa; pero junto a las cuales se desarrollan formaciones xerofíticas, además de coníferas y leguminosas. Aparte de estas comunidades, siguen viviendo muchos taxones de lauráceas, aunque restringidos a las comunidades ripícolas, y se mantienen áreas de manglares en las costas orientales de la Península Ibérica (Fernández-Marrón 1979; Bessedik, 1981, 1984, 1985; Sanz de Siria 1985; Barrón 1999; Barrón *et al.*, 2006b; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009).

El Mioceno Superior es una Época donde tiene lugar una serie de fases caracterizadas por un clima muy árido. La primera se produce a finales del Tortoniense, durante la cual las lluvias estuvieron casi ausentes en el centro de la Península y el clima fue extremadamente seco, llegándose a reconocer hasta 18 ciclos glacial/interglacial durante este periodo (Valle & Salvador de Luna 1985a, b; Rivas-Carballo & Valle 1987; Rivas-Carballo 1991a, b; Ribas-Carvalho *et al.*, 1994; Hodell *et al.*, 2001; Valle *et al.*, 2006; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009). Aunque los primeros signos de estas fases áridas en el clima aparecen ya en el Mioceno Medio, no llegan a generalizarse hasta el Tortoniense Inferior (Vallesiense). Estas fases de clima árido fueron probablemente la causa de la desaparición durante el Tortoniense de muchos taxones paleotropicales que todavía vivían en la Península Ibérica, así como de ciertas plantas acuáticas. Estos grupos estaban bien adaptados a periodos estacionales secos; sin embargo, no pudieron superar los cambios tan abruptos que se produjeron tanto en las temperaturas como en las precipitaciones. Durante el Messiniense, de nuevo se volvieron a producir este tipo de ciclos de aridez dentro del clima y que afectaron una vez más y de forma intensa a las floras Ibéricas (Solé de Porta & de Porta 1977; Suc & Cravatte 1982; Valle &

Peñalba 1987; Bessais & Cravatte 1988; Van Campo 1989; Valle & Rivas-Carballo 1990; Barrón 1996; Rivas-Carballo & Valle 2005; Agustí *et al.*, 2006; Fauquette *et al.*, 2006; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009).

A comienzos del Plioceno Inferior (Zancliense) se desarrolla un clima subtropical estacional, caracterizado por veranos con largos periodos de sequía, acompañados por un generalizado y progresivo leve descenso de las temperaturas (Barrón 2004; Mosbrugger *et al.*, 2005; Zachos *et al.*, 2001, 2008; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010). Este hecho da lugar a la modificación de la cobertura vegetal en el paisaje, favoreciendo la expansión de las plantas xerofíticas como *Olea* (Oleaceae) o *Pistacia* (Anacardiaceae) y a la progresiva desaparición de taxones de climas más húmedos y cálidos como *Ginkgo* (Ginkgoaceae), *Andromeda* (Ericaceae), Pittosporaceae, Menispermaceae, así como de más taxones de tipo tropical (ver Apéndice 5) (Suc 1980; Suc & Cravatte 1982; Valle 1982, 1983; Sanz de Siria 1987, 1994; Suc *et al.*, 1995; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009). Más tarde, a comienzos del Plioceno Superior (Piacenciense) (Fig. 6B), se produce un brusco enfriamiento que vuelve a repetirse a medida que avanza el Plioceno Superior, pero esta vez más corto e intenso (Barrón 2004; Mosbrugger *et al.*, 2005; Zachos *et al.*, 2001, 2008; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010). La progresiva reducción de las lluvias durante el verano y el desarrollo de una estación seca, coincidente con el periodo más cálido del año, inicia la estacionalidad mediterránea que se presenta hoy en día en buena parte de la Península. Estos hechos conducen una vez más a la implantación y expansión de las plantas de tipo xerofítico (paleomediterráneas) instaladas ya desde el Oligoceno (Suc & Cravatte 1982; Palamarev 1989; Lisiecki & Raymo 2005, 2007; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009).

En el Piacenciense (Plioceno Superior) los bosques de laurel desaparecen casi por completo de la Península, lo que es una clara indicación más de los largos periodos de sequía que aparecen durante los veranos junto con una caída de las temperaturas medias (Barrón 2004; Mosbrugger *et al.*, 2005; Zachos *et al.*, 2001, 2008; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón

et al., 2010). Entre otros géneros de lauráceas (Lauraceae) que desaparecen: *Cinnamomum*, *Daphnogene*, *Lindera*, *Ocotea*, *Persea* y *Sassafras*; sin embargo, aunque esta familia sufre una reducción considerable en el número de taxones, no desaparece completamente, como es el caso de la existencia en la actualidad de la especie *Laurus nobilis*. Esta familia debió sufrir especialmente durante los periodos glaciares que se produjeron durante el Holoceno; pero su persistencia, junto con otros grupos lauroides, debió ser posible gracias a su asentamiento en lugares de alta humedad donde debió ser mucho más fácil sobrevivir a las bajas temperaturas y a la sequía (ver Apéndice 5) (Rodríguez-Sánchez & Arroyo 2008; Postigo-Mijarra *et al.*, 2008, 2009).

Respecto de otros grupos de plantas (ver Apéndice 5), la familia Taxodiaceae, aunque llega hasta el Pleistoceno Medio, sufrió también una notable reducción en su diversidad y presencia; así como la desaparición de los taxones *Ginkgo* (Ginkgoaceae) y Cyatheaceae. A su vez, esta Época ve también el final de los manglares de *Rhizophora* (Rhizophoraceae), instalados tiempo atrás en la costa mediterránea, además de *Diospyros* (Ebenaceae), *Embolanthera* (Hamamelidaceae), *Liriodendron* (Magnoliaceae), *Magnolia* (Magnoliaceae), *Microtropis* (Celastraceae), *Parrotiopsis* (Hamamelidaceae), *Platycarya* (Juglandaceae), *Rhoiptelea* (Rhoipteleaceae) y *Sapindus* (Sapindaceae), los cuales están restringidos actualmente al sureste asiático. A su vez, los géneros tales como *Dodonaea* (Sapindaceae) o *Pittosporum* (Pittosporaceae) que en la actualidad se encuentran en Australia, también desaparecen de la Península Ibérica (Valle & Civis, 1978; Suc 1980; Diniz 1984; Sendra *et al.*, 2000; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009). En la actualidad, el intervalo Piacenciense Medio–Superior es considerado como uno de los últimos grandes eventos de relevo paleoflorístico, el cual da lugar a un nuevo y profundo cambio en la composición vegetal de los paisajes de la Península (Barrón 2004; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010).

A inicios del Holoceno, se observan de nuevo importantes variaciones climáticas que dan lugar a un nuevo relevo de la vegetación. Al final del Piacenciense (Plioceno Superior) y

a lo largo del Gelasiense (Pleistoceno Inferior) (Fig. 6B), se va a producir un progresivo e importante enfriamiento del clima. El primer cambio que tiene lugar es en el intervalo denominado como EPT (Early Pleistocene Transition) (Mosbrugger *et al.*, 2005; Zachos *et al.*, 2001, 2008; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010). Este intervalo comienza en el Pleistoceno Inferior (Calabriense) y termina hacia la transición al Pleistoceno Medio. En él se produce una abrupta reducción en la duración de los periodos glaciales, pero la severidad de las mismas se incrementa, de forma paralela se produce un aumento de la aridez en el interior de los continentes. Los cambios de flora durante este periodo podrían explicarse como consecuencia de una importante caída de las temperaturas junto con una marcada sequedad. No obstante, los periodos interglaciales habrían podido permitir la recuperación y expansión de algunas poblaciones después de su retirada y restricción a áreas refugio (de Villalta & Vicente 1972; Suc 1980; Roiron 1983,1992; Leroy 1987, 1997; Alonso *et al.*, 1999; Alcalde-Olivares *et al.*, 2004; Lisiecki & Raymo 2005; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009).

El último gran cambio florístico que se produce en la Península se inicia a finales del Pleistoceno Inferior y culmina hacia el Pleistoceno Medio en el intervalo denominado como MPT (Middle Pleistocene Transition) (Mosbrugger *et al.*, 2005; Zachos *et al.*, 2001, 2008; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010). De nuevo se producen nuevos periodos glaciales acompañados de una notoria caída de las temperaturas y de las precipitaciones; pero con una reducción de los periodos interglaciales que pudo influir de forma importante en la recuperación de las poblaciones (Tiedemann *et al.*, 1994; Clemens *et al.*, 1996; Williams *et al.*, 1997; Svenning 2003; Raymo *et al.*, 2004; Clark *et al.*, 2006; Lisiecki & Raymo 2007). Al comienzo del mismo van a desaparecer un importante número de taxones (ver Apéndice 5): *Cathaya* (Pinaceae), *Elaeagnus* (Elaeagnaceae), *Engelhardia* (Juglandaceae), *Eucommia* (Eucommiaceae), *Keteleeria* (Pinaceae), *Liquidambar* (Altingiaceae), *Nyssa* (Nyssaceae), *Parrotia* (Hamamelidaceae), *Parthenocissus* (Vitaceae), *Pterocarya* (Juglandaceae), *Sciadopitys* (Sciadopityaceae), *Symplocos* (Symplocaceae) y *Tsuga* (Pinaceae) entre otros. No

obstante, otros desaparecerán a lo largo del Pleistoceno Inferior–Medio como es el caso de *Aesculus* (Sapindaceae) y la familia Taxodiaceae (Postigo-Mijarra *et al.*, 2009). Estos últimos taxones en las secuencias del centro de Europa ya habían desaparecido mucho tiempo atrás en el tránsito Plioceno–Pleistoceno. Después del MPT, *Carya* (Juglandaceae) y *Ostrya* (Betulaceae) también desaparecen, probablemente a consecuencia del intenso frío que se implanta hacia el Pleistoceno Medio; sin embargo, *Platanus* (Platanaceae) todavía perdurará hasta finales del Pleistoceno (Geurts 1977, 1979; García-Antón *et al.*, 1990; Becquey & Gersonde 2002; Postigo-Mijarra *et al.*, 2007, 2008, 2009).

A finales del Cuaternario (Pleistoceno Superior) (Figs. 6 & 11), vuelven a desaparecer nuevos taxones de coníferas que hasta el momento habían tenido un registro continuo y abundante desde el Paleógeno (ver Apéndice 5): *Picea* (Pinaceae), *Cedrus* (Pinaceae) y *Pinus haploxylon* (Pinaceae). Las causas de dicha extinción no están muy claras. En el caso de *Picea* parece que se debió a cambios en la disponibilidad de agua durante los periodos fríos y a la influencia del clima mediterráneo con sus veranos secos; esto podría haber favorecido a otros taxones como *Abies* (Pinaceae) que han sobrevivido hasta la actualidad (Menéndez-Amor & Florschütz 1959; Juliá & Suc 1980; Uzquiano 1995; Leroy 1987, 1997; Alonso *et al.*, 1999; Barrón & Diéguez 2001; Magri & Parra 2002; Pantaleón-Cano *et al.*, 2003; Alcalde-Olivares *et al.*, 2004; Desprat *et al.*, 2005; Ravazzi *et al.*, 2006; Burjachs 2006; Gómez-Orellana *et al.*, 2007; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009).

Sin embargo, la Península Ibérica se mantuvo como refugio hasta nuestros días para parte de la flora Arctoterciaria. Un caso particular es el de las lilas (*Syringa*, Oleaceae). La distribución de este género quedó reducida a pequeñas áreas del Suroeste de Europa durante el Cuaternario, desapareciendo del resto de Europa. La Península cobijó y protegió a estos taxones durante los periodos más fríos del Cuaternario, permitiendo su supervivencia hasta la actualidad (Burjachs & Julià 1994; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009). Lo mismo ocurrió con otros grupos que crecen hoy en día de forma natural en la Península como: *Juglans* (Juglandaceae),

Castanea (Fagaceae), *Vitis* (Vitaceae), *Ceratonia* (Fabaceae), *Carpinus* (Betulaceae) y *Fagus* (Fagaceae); taxones que ya habían desaparecido mucho antes del Norte y centro de Europa (Zagwin 1960; Van der Hammen *et al.*, 1971; Aizpuru & Catalán 1984; Stevenson & Moore 1988; García-Antón *et al.*, 1990; Carrión & Sánchez-Gómez 1992; Martínez-Atienza & Morla 1992; Hewitt 1999; Grau-Almero *et al.*, 2004; Krebs *et al.*, 2004; Costa *et al.*, 2005; Magri *et al.*, 2006; Postigo-Mijarra *et al.*, 2008, 2009).

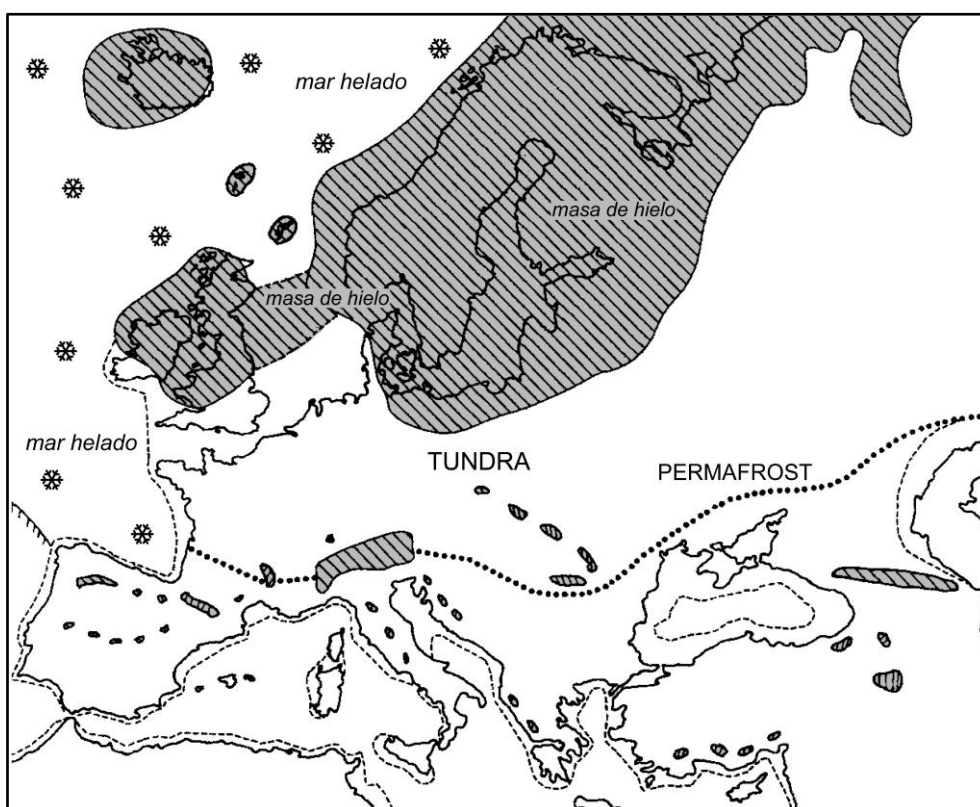


Figura 11. Disposición de las masas de hielo en Europa a finales del Pleistoceno Superior. La línea de puntos gruesos muestra el límite del permafrost; las líneas discontinuas muestran las paleocostas y las líneas inclinadas corresponden con las masas de hielo existentes durante esta Época. Modificado de Hewitt (1999).

1.2 El yacimiento Oligoceno de La Val

1.2.1 Las comunidades vegetales durante el Oligoceno de la Península Ibérica

El Oligoceno es una Época caracterizada por importantes cambios paleogeográficos, climáticos y eustáticos. Así mismo, se registran grandes fluctuaciones en el volumen del

casquete polar Antártico que ya empieza a formarse en el Oligoceno Inferior. Estos hechos van a condicionar el clima a nivel mundial y van a generar fuertes modificaciones del mismo (Mosbrugger *et al.*, 2005; Zachos *et al.*, 2001, 2008). El contraste climático que se produce entre el Oligoceno y el Eoceno, da lugar a cambios en la composición y distribución de la vegetación en todo el planeta (Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Wappler 2010; Barrón *et al.*, 2010); así como en las fluctuaciones en la concentración del CO₂ en la atmósfera que van a producir nuevas adaptaciones fisiológicas en las plantas y, en consecuencia, sobre los ecosistemas terrestres (Fletcher *et al.*, 2008; Kürschner & Kvaček 2009; Pagani *et al.*, 2009; Wappler 2010). Desde el punto de vista climático, el Oligoceno se va a caracterizar por un enfriamiento general y la implantación de una marcada estacionalidad. Durante la mayor parte de esta Época, se registran temperaturas mucho más bajas con relación al Eoceno, con temperaturas medias del mes más frío del año en torno a los 5°C (Fig. 8) (Mosbrugger *et al.*, 2005; Zachos *et al.*, 2001, 2008).

Sin embargo, a finales del Oligoceno Superior (Chatiense) se produce un incremento de las temperaturas acompañado de mayores precipitaciones. Estas condiciones climáticas corresponden al calentamiento del Oligoceno Superior (Fig. 8) (Late Oligocene Warming) que hacen que el clima sea más benigno y con una estacionalidad menos acusada, volviendo en el tránsito Oligoceno–Mioceno a una mayor sequedad y de nuevo a una bajada general de las temperaturas (Barrón 2004; Mosbrugger *et al.*, 2005; Zachos *et al.*, 2001, 2008; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010). Los indicadores paleoclimáticos muestran una caída global del nivel del mar de casi 70 metros, principalmente como consecuencia de la formación del polo Sur (Pekar *et al.*, 2002; Mosbrugger *et al.*, 2005; Ivany *et al.*, 2006; Zachos *et al.*, 2001, 2008; Wappler 2010). Destacar que el cambio ambiental que se produce en el Oligoceno Superior es importante para comprender el contexto en el desarrollo y respuesta de las asociaciones tanto florales como de las interacciones planta–insecto a los cambios climáticos y, en particular, a la recuperación de éstas después del pronunciado descenso de

temperaturas que se produce durante la mayor parte del Oligoceno (Utescher *et al.*, 2000; Mosbrugger *et al.*, 2005; Kürschner & Kvaček 2009; Wappler 2010).

En este contexto climático las floras que pervivieron en toda Europa durante el Oligoceno presentan a los taxones arctoterciarios ocupando la mayor parte de las comunidades vegetales a consecuencia de este enfriamiento climático. Esta flora se extendió hacia el Sur y Oeste de Europa durante el Oligoceno, mientras que la flora subtropical pasó a ocupar áreas meridionales de menor extensión (Mai 1989, 1991, 1995; Barrón 2004).

En la Península Ibérica, las floras del Oligoceno muestran una flora paratropical a subtropical adaptada a periodos secos más o menos prolongados, relacionados con la estacionalidad. Estas asociaciones florísticas ya nos muestran una composición moderna y similar a la que hoy en día se desarrolla en zonas próximas a los trópicos entre los 22° y 30° de latitud, donde las temperaturas medias anuales se sitúan entre los 20–24°C (Sanz de Siria 1992; Barrón 2004; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010). Sin embargo, el número de taxones existentes disminuyó considerablemente con respecto al Eoceno (ver Apéndice 5). Estas comunidades vegetales estuvieron formadas fundamentalmente por muchos géneros de lauráceas (Lauraceae) (Barrón 2004; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010).

La flora del Oligoceno presenta una escasa representación de elementos arctoterciarios. Las comunidades vegetales principales fueron las laurisilvas que en ocasiones se presentaban asociadas a quercíneas. No obstante, la existencia de flora xerofítica parece señalar condiciones secas, de manera que las laurisilvas podrían haber estado mantenidas por la humedad retenida por el suelo durante los periodos secos, es decir, se debieron de comportar como formaciones ripícolas. Estas comunidades son denominadas en la terminología de Mai (1995) como formaciones de bosques de laureles y coníferas mediatizados edáficamente (Sanz de Siria 1992; Mai 1989, 1991, 1995; Cavagnetto & Anadón 1996; Barrón 2004; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010).

El Rupeliense (Oligoceno Inferior) de la Península muestra bosques subtropicales húmedos formados en buena parte por elementos mega a mega/meso termales, es decir, por vegetación que crecería en un intervalo de temperaturas medias anuales de entre 20–30°C (megathermal; ver Wolfe 1985) y/o de entre 13–20°C (mesothermal; ver Wolfe 1985), bien adaptados a periodos de sequía estacional, localizados hacia el Noroeste de la Península Ibérica (Sanz de Siria 1992; Cavaghetto & Anadón 1996; Hably & Fernández-Marrón 1998; Barrón *et al.*, 2010). Es en este intervalo cuando se produce la aparición y expansión de las primeras leguminosas por todo el territorio peninsular, en la que se incluyen especies de los géneros (Fabaceae): *Acacia*, *Albizia*, *Caesalpinia*, *Cassia*, *Hylodesmum*, *Mimosa* y *Gleditsia*. Junto con estos géneros aparecen asociados a ellos taxones esclerófilos como *Paliurus* (Rhamnaceae), *Ziziphus* (Rhamnaceae), *Rhamnus* (Rhamnaceae) y *Tetraclinis* (Cupressaceae). En este periodo los bosques de laureles parecen estar mediatizados edáficamente y localizados hacia el Noreste de la Península, estando mezclados con especies de los géneros *Ficus* (Moraceae) y *Quercus* (Fagaceae), además de especies de las familias Myricaceae, Cupressaceae, Fabaceae, Juglandaceae, Myrtaceae, Sapindaceae y Sapotaceae, conformando los bosques de tipo esclerófilos–laurófilos de hoja perenne (Sanz de Siria 1996a; Barrón *et al.*, 2010).

En el tránsito Rupeliense/Chatiense (Oligoceno Inferior/Superior) siguen presentándose bosques con taxones paleotropicales en los que se desarrollan los helechos; pero empiezan a aparecer nuevas familias de plantas como: Pinaceae, Podocarpaceae, Taxodiaceae, Cycadaceae, Sapotaceae, Symplocaceae, Malvaceae, Araliaceae, Theaceae, Cyrillaceae, Juglandaceae, Fagaceae y Arecaceae (Cavaghetto & Guinet 1994; Cavaghetto & Anadón 1996; Cavaghetto 2002; Barrón *et al.*, 2010). A partir de los datos paleoclimáticos obtenidos mediante el método de Análisis de Coexistencia CA (Coexistence Approach; ver Mosbrugger & Utescher 1997), parece que los intervalos de temperaturas medias anuales fueron muy parecidos dentro de todo el territorio de la Península Ibérica durante el Oligoceno Inferior

(17–18.5°C); sin embargo, parece observarse una muy ligera variación en cuanto a las precipitaciones y temperaturas, siendo algo menores hacia el Noreste (1255–1355 mm; 6.6–7.0°C) que hacia el Noroeste (1300–1322 mm; 5.6–11.7°C) (Barrón *et al.*, 2010).

1.2.2 Los yacimientos de macroflora del Oligoceno de la Península

En España los yacimientos del Oligoceno que se conocen a fecha de hoy se encuentran localizados en su mayor parte en el NE de la Península Ibérica e Islas Baleares que han sido las áreas tradicionales de estudio (ver Tabla 1) (Sanz de Siria 1982, 1994; Barrón & Santos 1998; Hably & Fernández-Marrón 1998; Barrón 2004; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010). Sin embargo, aparte de los yacimientos enumerados en la Tabla 1, aparecen varios afloramientos sobre los cuales parece haber dudas en cuanto a la asignación exacta de su edad. Estos yacimientos son: Izarra (Álava) (Fernández-Marrón *et al.*, 1979; Sanz de Siria 1982; Hably & Fernández-Marrón (1998); Barrón 1999; Barrón *et al.*, 2006b) cuya edad se ha incluido en el intervalo Oligoceno Superior–Mioceno Inferior (ver López-Horgue & Hernández 2003) y una serie de pequeños yacimientos situados en Galicia; pero que se incluyen entre el Oligoceno Superior y el Mioceno Inferior (Barrón & Santos 1998): Meirama (La Coruña), Boimorto (La Coruña) y Orros (Orense). Por otra parte, el yacimiento de Sarreal (Sarreal)* (ver Tabla 1) se ha incluido históricamente en el Oligoceno Inferior; sin embargo, el trabajo de Barberá *et al.*, (2001) lo dató finalmente como Eoceno Superior, quedando hoy en día dentro del Priaboniense Superior.

Respecto del yacimiento de As Pontes de García Rodríguez** (ver Tabla 1), éste está perfectamente datado por Huerta *et al.*, (1999); sin embargo, no existe a día de hoy una asignación temporal exacta sobre los macrorrestos vegetales encontrados en dicho yacimiento, puesto que se desconoce el nivel estratigráfico de donde se obtuvieron (e.g., Barrón & Santos 1998). El yacimiento se extiende desde el Oligoceno Inferior terminal hasta el Mioceno Inferior (Aquitaniense) (ver Huerta *et al.*, 1999).

Tabla 1. Relación de yacimientos de macroflora del Oligoceno presentes en la Península Ibérica e Islas Baleares.

YACIMIENTOS DE MACROFLORA DEL OLIGOCENO DE LA PENÍNSULA IBÉRICA E ISLAS BALEARES				
Edad	Región/ Provincia	Yacimiento	Formación	Referencias
Rupeliense (Oligoceno Inferior)	Cataluña/Lérida	Cervera	Mb. Margas de Civit (Fm. Montmaneu)	Fliche (1906, 1908); Depape & Bataller (1931); Bataller & Depape (1950); Depape & Brice (1965); Fernández-Marrón (1971, 1979); Sanz de Siria (1992, 1994, 1996a, b); Hably & Fernández-Marrón (1998).
		Sarreal *	Fm. Sarreal	Fernández-Marrón (1971, 1973a, b); Sanz de Siria (1982, 1994); Fernández-López (1998); Hably & Fernández-Marrón (1998).
		Sant Pere dels Arquells	Mb. Margas de Civit (Fm. Montmaneu)	Fernández-Marrón (1971); Sanz de Siria (1982, 1992, 1994, 1996b).
		Rubinat		Fernández-Marrón (1971); Sanz de Siria (1982, 1992, 1994, 1996b).
		Sant Antolí		Fernández-Marrón (1971); Sanz de Siria (1982, 1992, 1994, 1996b).
		Tárrega	Fm. Tárrega	Fernández-Marrón (1971); Hably & Fernández-Marrón (1998).
	Cataluña/Barcelona	Campins	Sin datos	Sanz de Siria (1994); Hably & Fernández-Marrón (1998).
	Islas Baleares/Mallorca	Son Fé		Hermite (1879); Knoche (1921-23); Bauzá-Rullán (1946, 1956, 1961a, b); Sanz de Siria (1982).
		Peguera	Fm. Cala Blanca	Álvarez-Ramis & Ramos-Guerrero (1986); Hably & Fernández-Marrón (1998).
		Puig d'en Bou		Ramos-Guerrero & Álvarez-Ramis (1989-1990).
Chatiense (Oligo. Superior)	Islas Baleares/Mallorca	Son Ferragut		Álvarez-Ramis <i>et al.</i> , (1987); Hably & Fernández-Marrón (1998).
	Aragón/Huesca	La Val	Fm. Sariñena	Moreno-Domínguez <i>et al.</i> , (2015, 2016b, 2018).
	Galicia/La Coruña	As Pontes de García Rodríguez **	Sin datos	Menéndez-Armor (1975); López-Martínez <i>et al.</i> , (1993); Cabrera <i>et al.</i> , (1994); Barrón & Santos (1998); Hably & Fernández-Marrón (1998).

1.2.3 El género *Acrostichum*: Registro fósil y ambientes actuales

En la actualidad, este helecho es calificado como una planta oportunista y pionera, siendo un claro indicador de los primeros estadios de colonización de ambientes dañados o alterados. *Acrostichum* puede colonizar hábitats muy diferentes, pero especialmente aquellos que han sido dañados por diversas causas y que se encuentran desprovistos de la vegetación local, debido a su rápida adaptabilidad (Tomlinson 1986; Garcia-Massini *et al.*, 2006, 2010; Zhang *et al.*, 2013). Aunque puede sobrevivir en suelos con un amplio rango de salinidades; sin embargo, requiere de muchas horas de luz a lo largo del día para alcanzar su máximo

desarrollo. No obstante, esta exposición al sol es lo que le permite crecer rápidamente y colonizar zonas donde los árboles y la vegetación han desaparecido, los cuales tienen un crecimiento mucho más lento que este helecho (Medina *et al.*, 1990). *Acrostichum* es una planta oportunista en ambientes de estuario que han sido alterados o en áreas de manglar donde buena parte del manglar ha desaparecido (Tomlinson 1986; Bonde & Kumaran 2002). Esto hace que en algunos países sea conocido como la «peste vegetal» debido a su rápido crecimiento que puede llegar a impedir la regeneración del manglar (Medina *et al.*, 1990; Sharpe 2010).

El género actual (Pteridaceae Kirchner; ver Smith *et al.*, 2006) es habitual dentro del sotobosque de las zonas más internas y protegidas del manglar y alejadas de la costa, siendo el único helecho que puede crecer en contacto con aguas salobres (Tomlinson 1986). Su hábitat más característico son las zonas interiores de las marismas que reciben aportes de agua que proceden tanto de los arroyos cercanos que vierten allí como del agua salada procedente de las mareas altas (Arnold & Daugherty 1963). Normalmente crece en grupos, colonizando de forma gregaria extensas áreas, teniendo además una distribución pantropical (Arnold & Daugherty 1963; Tomlinson 1986; Nooteboom *et al.*, 2012). Generalmente se desarrolla sobre suelos ricos en materia orgánica y arcillas, bajo condiciones de alta salinidad, variando el pH del suelo desde ácido a neutro (Bonde & Kumaran 2002; Garcia-Massini *et al.*, 2010).

Puede vivir a lo largo de los márgenes de los ríos (Bunt *et al.*, 1982; Taylor 1986; Rahman *et al.*, 2010), en zonas con escaso desarrollo del suelo e incluso sobre sustratos rocosos, en pantanos de agua dulce y en las orillas de los manantiales, los cuales podrían actuar como fuente sustituta de los minerales y sales que necesita para desarrollarse (Arnold & Daugherty 1963; Collenette 1991; Garcia-Massini *et al.*, 2006) y puede también crecer a gran altitud (e.g., Wau, Morobe, Nueva Guinea a 1158 metros del altitud; Nooteboom *et al.*, 2012). *Acrostichum* es uno de los pocos helechos característicos de las áreas de manglar, siendo descrito también como «helecho de manglar» (Tomlinson 1986).

En el registro fósil *Acrostichum* se muestra también como una planta pionera y oportunista y aparece asociada a ambientes sedimentarios lacustres, fluvio-lacustres y de marismas (Álvarez-Ramis & Ramos-Guerrero 1986; Álvarez-Ramis *et al.*, 1987; Garcia-Massini *et al.*, 2006, 2010; Garcia-Massini & Jacobs 2011; Collinson 2001, 2002; Srivastava *et al.*, 2014). Otros autores (Vicente i Castells 1965; Álvarez-Ramis 1982; Álvarez-Ramis & Fernández-Marrón 1995; Awasthi *et al.*, 1996; Bonde & Kumaran 2002) han inferido además su existencia en paleomanglares pantanosos y áreas de aguas salobres con influencia mareal. La naturaleza pionera del *Acrostichum* fósil ha sido escasamente discutida en la literatura. Este género ha recibido poca atención en el estudio de las floras fósiles debido a su rareza en cuanto a su aparición, así como al pobre estado de conservación con el que suele aparecer (Arnold & Daugherty 1963; Garcia-Massini *et al.*, 2006, 2010; Garcia-Massini & Jacobs 2011). Sin embargo, este helecho es un excelente indicador de las variaciones en las condiciones paleoambientales y, por lo tanto, un elemento clave para entender las floras cenozoicas de acuerdo a la paleoecología y al medio de depósito (Awasthi *et al.*, 1996; Bonde & Kumaran 2002; Garcia-Massini *et al.*, 2006; Sharpe 2010).

En el yacimiento de La Val las evidencias han mostrado que *Acrostichum* creció dentro de las comunidades vegetales que se desarrollaron sobre las orillas de los cursos de agua o zonas próximas a éstas, así como sobre las llanuras de inundación y márgenes de charcas permanentes o efímeras. Sin embargo, lo más importante ha sido la asociación observada entre *Equisetum* y *Acrostichum* en los mismos niveles estratigráficos, indicando que tales estratos representan terrenos que estuvieron afectados por breves y repetidas inundaciones que impedían el asentamiento permanente de la vegetación y donde el agua llegó a estar temporalmente estancada, evidencia apoyada a su vez por datos sedimentológicos (ver Moreno-Domínguez *et al.*, 2016b); tal y como ocurre hoy en día en las llanuras de inundación de los ríos. La evidencia ha mostrado zonas temporalmente encharcadas, colonizadas

principalmente por *Acrostichum*, lo que implica un papel pionero para este helecho en estos ambientes durante el Oligoceno Superior de la Península Ibérica.

1.2.4 *Sipnosis histórica de las interacciones Planta – Insecto del Cenozoico de la Península Ibérica*

El estudio de las interacciones planta–insecto en el registro fósil juega un papel importante para entender la estructura de los ecosistemas del pasado, así como para reconstruir la dinámica del clima a lo largo del tiempo (e.g., Wilf *et al.*, 2001; Labandeira & Currano 2013; Pinheiro *et al.*, 2016). Las marcas de herbivorismo pueden desvelar además importantes relaciones ecológicas y evolutivas entre los insectos y las plantas (e.g., Pennisi 2000; Wilf *et al.*, 2000; Peñalver & Delclós 2004). La evolución de las plantas ha estado estrechamente relacionada con la evolución de los insectos, como por ejemplo, el proceso de protección creciente de las semillas frente a daños externos, producidos sobre todo por insectos herbívoros. Esta coevolución parece claramente demostrada por las evidencias mostradas tanto en el registro fósil de las interacciones planta–insecto como el de los insectos (e.g., Wilf *et al.*, 2001; Labandeira & Phillips 2002; Peñalver & Delclós 2004).

Está bien documentado que las interacciones observadas en un yacimiento de plantas fósiles reflejan cambios de diversidad y abundancia en relación con el clima (e.g., Wappler 2010; Wappler *et al.*, 2012). Así pues, a partir de su estudio se obtienen datos muy útiles para las reconstrucciones paleoecológicas y paleoclimáticas (e.g., Labandeira 2006; Peñalver *et al.*, 2012, 2015; Pérez de la Fuente *et al.*, 2012; Peris *et al.*, 2017). En general, los registros sobre interacciones planta–insecto están relativamente bien documentados en todo el mundo (Labandeira & Currano 2013). Los datos más importantes proceden de Norteamérica y Europa, pero la representatividad de los estudios a lo largo del tiempo es bastante heterogénea (Pinheiro *et al.*, 2016). Así por ejemplo, mientras que las interacciones planta–insecto del

Eoceno o del Cretácico están muy bien estudiadas, la literatura para el Oligoceno refleja pocos datos en comparación.

En lo que respecta a la Península Ibérica, las primeras publicaciones sobre interacciones planta-insecto del Cenozoico datan de mediados de los años cuarenta (e.g., Villalta & Crusafont 1945); sin embargo, hay que destacar que en general se ha prestado poca atención a este tipo de icnofósiles, siendo escasos los trabajos al respecto. La primera cita se debe a Villalta & Crusafont (1945), en la cual estos autores describen por primera vez la presencia de agallas en una hoja del género *Fagus* del Mioceno Superior de La Cerdaña (Lérida). Años más tarde, Villalta (1957) vuelve a estudiar estas mismas agallas y las atribuye a la acción de moscas del género *Mikiola* creando la icnoespecie *Mikiola pontiensis* (Peñalver 1997).

Retomando los trabajos de Villalta & Crusafont (1945), Diéguez *et al.*, (1996) realizan un extenso estudio sobre los distintos tipos de agallas encontrados en varios yacimientos de La Cerdaña (Vallesiense, Mioceno Superior). En este trabajo, los autores describen y registran distintos tipos de agallas, atribuyendo su origen a diferentes tipos de insectos: ácaros, dípteros (Cecidomyidae) e himenópteros (Cynipidae), incrementando así el conocimiento previo que se tenía sobre las interacciones de dicha zona. Paralelamente, otros autores van publicando nuevos trabajos, pero esta vez en yacimientos diferentes: Rubielos de Mora (Teruel) y Ribesalbes (Castellón); ambos del Mioceno Inferior. Peñalver & Martínez-Delclós (1997) describen la presencia de hojas de los géneros *Salix*, *Zelkova* y *Myrica* parcialmente comidas por orugas de lepidópteros en Rubielos de Mora, que previamente ya habían sido citadas por Montoya *et al.*, (1996), y galerías realizadas por larvas minadoras y ovoposiciones en hojas de Ribesalbes. Ese mismo año, Peñalver (1997) hace una discusión con objeto de identificar taxonómicamente al insecto o insectos productores de las interacciones descritas por Peñalver & Martínez-Delclós (1997) con el material de Rubielos, completando así el trabajo de estos autores. Años más tarde, Peñalver & Martínez-Delclós (2004) vuelven a hacer otro estudio con las hojas de Ribesalbes donde describen la aparición de puestas, minas y mordeduras en

hojas de *Populus*, *Laurophyllum*, *Celtis* y *Caesalpinaceae*. Atribuyendo las ovoposiciones a odonatos de la familia *Coenagrionidae* y las minas a larvas endofitófagas de la familia *Nepticulidae*. Recientemente, en el yacimiento de Ribesalbes, Peñalver *et al.*, (2016) han citado la presencia de una hoja de *Myrica* con una mordedura de oruga. Aparte de estos trabajos, Peñalver *et al.*, (2002) han descrito hojas de *Populus* con agallas producidas por dípteros del género *Harmandiola* (*Cecidomyiidae*), pero esta vez en materiales muy recientes pertenecientes al Pleistoceno, en los depósitos travertínicos de «El Prat» de Beceite (Teruel).

Como acabamos de ver, la mayoría de las publicaciones han estado centradas en yacimientos del Mioceno y Cuaternario del Este de la Península Ibérica (Villalta & Crusafont 1945; Villalta 1957; Montoya *et al.*, 1996; Peñalver 1997; Peñalver & Martínez-Delclòs 1997, 2004; Peñalver *et al.*, 2002, 2016); habiéndose descrito en estos yacimientos los tipos de interacciones siguientes: agallas, galerías/minas, ovoposiciones y marcas por mordeduras (e.g., Villalta & Crusafont 1945; Diéguez *et al.*, 1996; Peñalver & Martínez-Delclòs 1997, 2004; Peñalver *et al.*, 2002, 2016).

1.2.5 Implicaciones paleoambientales de las interacciones Planta–Insecto de La Val

Los datos preliminares de La Val, en comparación con otros yacimientos de la misma edad (e.g., Rott o Enspel; Wappler 2010, Gunkel & Wappler 2015), han presentado valores bajos (14) en cuanto al número de tipos de interacción. De acuerdo con Wappler (2010) los resultados altos son esperables cuando la flora crece bajo un clima cálido el cual produce un incremento de la concentración de CO₂ en la atmósfera, lo que hace disminuir la concentración de nitrógeno en las plantas, elevando la relación carbono/nitrógeno, forzando así a los insectos fitófagos a comer más cantidad de tejido vegetal. Probablemente, el calentamiento global que se produjo a finales del Oligoceno Superior que vino acompañado de un incremento en la concentración del CO₂ fue un factor importante en el incremento del herbivorismo (Wappler, 2010). De estos datos se ha podido asumir que las condiciones

climáticas que existieron durante el periodo en el que se desarrolló la vegetación de La Val han sido menos cálidas en comparación con otros yacimientos de Centroeuropa del mismo periodo (e.g., Rott o Enspel).

Respecto de la presencia de minas, Gunkel & Wappler (2015) indican que existe una proporción directa entre la presencia de minas (*mining*) y la diversidad de especies de plantas. La inexistencia de minas en La Val ha sugerido una baja riqueza vegetal. Una alta diversidad vegetal puede favorecer una mayor diversidad de especies dentro de las comunidades de insectos y por lo tanto producir una mayor variedad en el tipo de interacciones (Cueva-Reyes *et al.*, 2004). De acuerdo con Cuevas-Reyes *et al.*, (2004, 2006), las comunidades de ribera, que es el caso de La Val, muestran siempre una baja diversidad de especies vegetales lo que puede condicionar a su vez en la diversidad en el tipo de interacciones planta-insecto.

Siguiendo con los tipos de interacción presentes en el yacimiento, la presencia de agallas (*galling*), en cuanto a su mayor variedad y frecuencia, está asociada a hábitats relacionados con climas subtropicales estacionales áridos que se caracterizan por una estación seca y otra húmeda con un dominio de la vegetación caducifolia (Fernandes & Price, 1992; Cuevas-Reyes *et al.*, 2004; Wappler, 2010). De acuerdo con Cuevas-Reyes *et al.*, (2004, 2006), los hábitats en relación con bosques tropicales secos caducifolios se caracterizan por presentar un alto porcentaje de daño por agallas en sus hojas. Estos hábitats estacionales presentan un pico de producción de hojas juveniles al inicio de la estación húmeda que termina a comienzos de la estación seca, en la cual cesa el crecimiento y la vegetación caducifolia pierde todas sus hojas. En esta estación húmeda se produce además la aparición y desarrollo de numerosas plantas jóvenes que muestran un crecimiento mucho más rápido y vigoroso que las adultas, produciendo una gran cantidad de hojas y, por lo tanto, una mayor disponibilidad de recursos alimenticios, atrayendo con ello a una gran cantidad de insectos fitófagos y favoreciendo la distribución y expansión de los mismos.

Se ha observado que los insectos productores de agallas prefieren las hojas juveniles para su alimentación, ya que presentan una mayor calidad nutricional y cantidad de metabolitos secundarios. Por otro lado, la estructura inicial que presenta la hoja juvenil, al ser estimulada por la acción del insecto, favorece la morfogénesis de la agalla, lo que hace que se vean más afectadas por agallas que las hojas adultas y sean seleccionadas por este tipo de insectos (Cuevas-Reyes *et al.*, 2004, 2006). Por el contrario, en aquellos hábitats estacionales donde la humedad se mantiene a lo largo de todo el año, se presentan igualmente dos picos de producción de hojas: uno al comienzo de la estación húmeda y otro al comienzo de la estación seca; sin embargo, la producción de hojas juveniles es mucho menor debido al mantenimiento de una humedad mínima que permite a las plantas mantener parte de sus hojas durante todo el año, lo que hace que no sea necesario que la planta produzca todas sus hojas en la siguiente estación húmeda. Estas condiciones hacen que la vegetación esté menos afectada por insectos inductores de agallas, al haber una menor cantidad de hojas juveniles disponibles (Cuevas-Reyes *et al.*, 2004, 2006).

En La Val la frecuencia de agallas es muy alta comparativamente hablando con otros yacimientos análogos (e.g., Rott, Enspel). Este último hecho implicaría una estacionalidad del clima y unas condiciones climáticas generales secas para La Val. Aunque en La Val la vegetación creció al borde de los cursos de agua (ver Moreno-Domínguez *et al.*, 2016b), no habría habido humedad suficiente durante la estación seca, haciendo que la vegetación perdiera todas sus hojas, recuperándolas en la siguiente estación húmeda que daría lugar a un pico de producción de hojas juveniles, lo cual atraería a una gran cantidad de insectos fitófagos productores de agallas, dando lugar a una importante afección de las hojas por parte de estos insectos.

Desde el punto de vista actual de la clasificación de los tipos de clima (ver Kottek *et al.*, 2006), Utescher *et al.*, (2009) infirió los tipos climáticos Cfa–Csa para ciertos yacimientos de Centroeuropa similares al de La Val (e.g., Rott). El tipo Cfa define un clima templado cálido

con veranos muy calurosos, pero con humedad constante durante todo el año, mientras que el tipo Csa corresponde a un clima templado cálido con veranos secos y muy calurosos. A partir de los datos inferidos para el yacimiento de La Val, éste quedaría incluido en el tipo Csa. Este tipo climático está de acuerdo pero matiza las condiciones climáticas que dedujeron Moreno-Domínguez *et al.*, (2015) para esta macroflora.

1.2.6 Publicaciones del yacimiento de La Val

El estudio del yacimiento de La Val ha dado como resultado la publicación de tres trabajos científicos (ver Apéndice 1):

–Primera publicación. First macroflora data from La Val (Late Oligocene/Early Miocene), Estadilla (Huesca, Spain) (Moreno-Domínguez, R., Diez, J.B., Frédéric, M.B. Jaques, Ferrer, J.).

Este primer trabajo recoge los primeros datos sedimentarios, taxonómicos, tafonómicos y paleoambientales obtenidos tras el estudio de la macroflora encontrada en dicho yacimiento, así como de su contexto geológico. El yacimiento está situado en el extremo occidental de las Sierras Marginales, en la zona que algunos autores (e.g., Martínez-Peña 1991) denominan como zona de conexión entre las Sierras Marginales Aragonesas y Catalanas. A su vez se encuentra muy próximo a la parte oriental del flanco Norte del anticlinal de Barbastro, hacia el área septentrional de la cuenca del Ebro (ver más adelante Fig. 17). Las plantas fósiles de este yacimiento pertenecen a la Formación Sariñena, definida por Quirantes (1978). El yacimiento está formado litológicamente por una alternancia de areniscas y lutitas, y el medio sedimentario ha sido interpretado como correspondiente a depósitos fluviales desarrollados sobre un gran abanico aluvial hacia su parte medio-distal (Moreno-Domínguez *et al.*, 2016b). Inicialmente, se le asignó a este yacimiento la misma edad que para la Fm. Sariñena: Oligoceno Superior–Mioceno Inferior, previamente establecida en base a diferentes criterios (ver e.g., Luzón & González 2003; Luzón 2001, 2005). La mayoría de los restos han

correspondido con compresiones carbonosas o impresiones de fragmentos de hojas enteras. Junto a este conjunto foliar se han encontrado restos de madera, inflorescencias y semillas.

El material identificado ha sido clasificado taxonómicamente en las siguientes familias: Dennstaedtiaceae (*Pteridium* sp.), Pteridaceae (*Acrostichum lanzaeanum*), Thelypteridaceae (*Pronephrium stiriaceum*), Equisetaceae (*Equisetum parlatorii*, *Equisetum* sp.), Pinaceae (*Pinus* sp.), Cupressaceae, Lauraceae (*Daphnogene polymorpha*, *D. cinnamomifolia*, *D. lanceolata*, *D. bilinica*, *Daphnogene* sp., *Laurophyllum* sp.), Magnoliaceae (*Liriodendron* sp.), Hamamelidaceae (cf. *Parrotia* sp.), Betulaceae (*Alnus* cf. *gaudinii*, *A. kefersteinii*, *Alnus* sp., cf. *Carpinus grandis*), Fagaceae (*Quercus* sp.), Myricaceae (*Myrica lignitum*, *Myrica* sp.), Salicaceae (*Salix* cf. *S. varians*, *Salix* sp.), Rhamnaceae (*Rhamnus* sp.), Altingiaceae (*Liquidambar* sp.), Berberidaceae (*Berberis* sp.), Rosaceae (*Crataegus* sp., *Rosa lignitum*), Apocynaceae (cf. *Asclepias*), Typhaceae (*Typha* sp.), Celastraceae (*Celastrorhynchium* sp.), Fabaceae, Leguminosae (cf. *Caesalpinites* sp., *Leguminophyllum* sp., *Leguminocarpon* sp.) y Trapaceae (e.g. Moreno-Domínguez *et al.*, 2015). Los restos más abundantes pertenecen a las familias Betulaceae y Lauraceae.

A partir de los datos paleobotánicos existentes se ha deducido la presencia de un bosque de ribera que se desarrolló en las proximidades de los cursos de agua existentes. Este bosque estaba formado fundamentalmente por distintas especies de Betuláceas, las cuales constituyeron el sustrato arbóreo, mientras que el sustrato arbustivo estuvo compuesto principalmente por Miricáceas, Lauráceas y Salicáceas. Distintas especies de helechos vivieron en las orillas de los cursos de agua o zonas encharcadas, así como en el suelo del bosque. La presencia de *Pinus* ha mostrado la existencia de un bosque de montaña cercano. Paleoclimáticamente hablando, el conjunto fósil se desarrolló bajo un clima cálido/templado (o incluso subtropical) con precipitaciones, pero con una corta estación seca (ver Moreno-Domínguez *et al.*, 2015).

–Segunda publicación. *Acrostichum*, a pioneering fern of floodplain areas from the late Oligocene Sariñena Formation of the Iberian Peninsula (Moreno-Domínguez, R., Cascales-Miñana, B., Ferrer, J., Díez, J.B.).

Este segundo trabajo profundiza en la paleoecología de *Acrostichum*, tomando como punto de partida los primeros datos deducidos sobre este helecho en el anterior artículo. Se ha publicado la primera evidencia fósil de este género en Europa que ha revelado un comportamiento pionero y oportunista en la colonización de ambientes muy alterados o dañados por diversas causas, profundizando en la paleoecología de este antiguo helecho.

–Tercera publicación. Primeras interacciones Planta – Insecto del Oligoceno de la Península Ibérica (Moreno-Domínguez, R.).

En el conjunto de muestras publicadas en los anteriores artículos, así como en las recogidas posteriormente en el yacimiento, se han podido reconocer diversas interacciones planta–insecto de las cuales se han obtenido diversos datos paleoambientales. Hasta el momento se han recuperado 454 ejemplares de plantas procedentes del nivel LV3; de todos ellos, 178 (39,21%) presentaban algún tipo de interacción planta–insecto. Las hojas afectadas pertenecen en su gran mayoría a la familia Betulaceae (87,64%), seguida por la familia Lauraceae (2,25%); apareciendo en mucha menor proporción las familias Altingiaceae (0,56%), Rosaceae (0,56%) y Myricaceae (0,56%), habiendo un 8,42% de ejemplares de plantas sin asignación taxonómica debida a su mala conservación. En los ejemplares, se han reconocido 14 tipos de interacciones planta–insecto que pertenecen a 5 grupos de marcas. En concreto, las interacciones identificadas han sido: DT32, DT33, DT34, DT80 y DT84 que pertenecen al grupo de las agallas (G, *galling*); DT01, DT02, DT03 y DT07 que corresponden a orificios por mordeduras en las hojas (HF, *hole feeding*); DT12, DT14 y DT15 grupo de marcas de mordeduras en el borde de la hoja (MF, *margin feeding*); DT30 marcas de mordeduras sobre la superficie de la hoja (SF, *surface feeding*); y DT16 que supone la desaparición del tejido intervenal o esqueletización (SK, *skeletonization*). Del total de

ejemplares con interacciones se observa por este orden de importancia que el 50% son *hole feeding*, el 43,38% *galling*, el 5,51% *margin feeding*, el 0,74% *skeletonization* y el 0,37% *surface feeding*.

1.3 El yacimiento Eoceno de Casa Migalón

1.3.1 Las comunidades vegetales durante el Eoceno de la Península Ibérica

A comienzos del Eoceno, en la Península Ibérica todavía se mantienen las condiciones climáticas características de finales del Mesozoico e incluso muestran un pequeño repunte en las temperaturas medias anuales con un máximo en el óptimo climático del Eoceno Inferior. Hasta el Eoceno Medio se ve como las condiciones climáticas corresponden con un clima tropical caracterizado por unas temperaturas medias anuales de entre 23–25°C, unas precipitaciones medias anuales de 1000 a 1600 mm y unas temperaturas medias del mes más frío de entre 17–21°C. Sin embargo, entre finales del Eoceno Medio y el Eoceno Superior se produce una disminución pronunciada de las temperaturas medias anuales en al menos 5°C. No obstante, las temperaturas medias del mes más caluroso se van a mantener uniformemente altas. Esta época presenta una baja estacionalidad, al menos, hasta el Eoceno Medio (Mosbrugger *et al.*, 2005; Zachos *et al.*, 2001, 2008; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010).

Las floras de comienzos del Eoceno muestran asociaciones muy similares a las del Paleoceno y son consideradas como fuertemente termófilas. Un rasgo importante es la gran expansión de los paleomanglares formados por *Nypa* que van a crecer a lo largo de casi todas las paleocostas europeas, indicando un clima muy cálido y húmedo para esta Época. Las selvas y bosques tropicales–subtropicales lluviosos, en los que aparecen además Arecaceae y numerosas pteridofitas, se extienden por toda la Península Ibérica y resto de Europa que en estos momentos muestra una paleogeografía donde el mar invade muchas áreas interiores

(Haseldonckx 1973; Médus 1977; Médus & Colombo 1991; Collinson & Hooker 2003; Solé de Porta *et al.*, 2007; Barrón *et al.*, 2010).

A comienzos del Bartonense (Eoceno Medio), el polen de *Pinus* comienza a dominar de manera importante los conjuntos vegetales, aspecto que se relaciona con una caída de las temperaturas, acompañada de un incremento de la estacionalidad. Sin embargo, durante el periodo Bartonense/Priabonense (Eoceno Medio/Superior), los estudios palinológicos indican todavía la presencia de bosques tropicales, manglares y bosques pantanosos, todos ellos desarrollados bajo un clima cálido y húmedo (Haseldonckx 1973; Cavagnetto & Anadón 1994, 1996; Barrón *et al.*, 2010). Estos ecosistemas estuvieron habitados por taxones tales como *Alangium* (Cornaceae), *Alchornea* (Euphorbiaceae), *Austrobuxus* (Picrodendraceae), *Grewia* (Malvaceae), *Croton* (Euphorbiaceae), *Dissiliaria* (Picrodendraceae), *Paedicalyx* (Rubiaceae) y Bignoniaceae que hoy en día están confinados a áreas tropicales o subtropicales. Por otro lado, los géneros *Acrostichum* (Pteridaceae), *Avicennia* (Acanthaceae), *Aegiceras* (Primulaceae), *Brownlowia* (Malvaceae), *Heritiera* (Malvaceae), y sobre todo *Nypa* (Arecaceae), muestran todavía a comienzos del Eoceno Superior la existencia de manglares en la Península Ibérica (Vicente i Castells 1965; Álvarez-Ramis 1982; Biosca & Via 1988; Cavagnetto & Anadón 1996; Barrón *et al.*, 2010; Moreno-Domínguez *et al.*, 2016a).

A partir del Eoceno Superior se observa la tendencia a un incremento en la aridez del clima acompañada de una caída de las temperaturas que conduce paulatinamente hacia una continentalización y estacionalidad del clima. Desde el óptimo climático del Eoceno Inferior hasta el comienzo del Oligoceno se ve un descenso continuado de las temperaturas que culmina en el tránsito Eoceno–Oligoceno, en el cual se va a producir un largo periodo glaciario que dará lugar a la aparición de los primeros hielos en la Antártida, todo ello tendrá una importante repercusión en las comunidades vegetales, especialmente de Europa y Norteamérica, con la desaparición de numerosos taxones paleotropicales, (López-Martínez 1989; Mai 1989; Miller *et al.*, 1991; Knobloch *et al.*, 1993; Collinson 1992; Wolfe 1992;

Zachos *et al.*, 2001, 2008; Mosbrugger *et al.*, 2005; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009). Transcurrido ya el Priaboniense (Eoceno Superior), aparecen ya taxones como *Acacia* (Fabaceae) o *Albizia* (Fabaceae), plantas asociadas a paisajes abiertos bajo clima seco, lo que indicaría la primera evidencia clara de cambio climático hacia el Eoceno Superior y que mostraría un relevo en las asociaciones vegetales, sucediendo a los bosques tropicales los bosques abiertos de plantas tropicales–subtropicales esclerófilas. En este intervalo también aparece la familia Cupressaceae junto con leguminosas y *Pinus* (Pinaceae). Estos últimos taxones indicarían, una vez más, la existencia de comunidades vegetales adaptadas a climas secos; pero todavía restringidas al Sur de Europa incluyendo a la Península Ibérica. Destacar que hacia finales del Eoceno Superior todavía en la Península perduran plantas productoras de *Normapolles* que en el resto de Europa ya han desaparecido. (Sitter 1961; Pais 1992; Cavagnetto & Guinet 1994; Cavagnetto & Anadón 1996; Utescher & Mosbrugger 2007; Barrón *et al.*, 2010).

1.3.2 El género *Nypa* actual y su registro fósil

En la actualidad, el género *Nypa* Steck (= *Nipa* Thunberg) es una palmera que vive cerca de la costa formando densas colonias y que suele crecer dentro de los manglares, siendo unos de sus constituyentes más importantes. Presenta cierta capacidad para tolerar aguas salobres y se desarrolla exclusivamente en zonas tropicales (Tomlinson 1986; Dransfield *et al.*, 2008; Teo *et al.*, 2010). Las nipas, nombre vernáculo del género, están incluidas dentro de la familia Arecaceae Berchtold & Presl (= Palmae Jussieu), la cual se divide a su vez en varias subfamilias, una de las cuales, Nypoideae Griffith es la que incluye al género *Nypa*. Hoy en día, este género tiene una única especie: *Nypa fruticans* Wurmberg que es considerada como el representante actual de la especie fósil *Nypa burtinii* (Brongniart) Ettingshausen. Este género es probablemente el género más antiguo de palmera que se conoce (Tomlinson 1986; Gee 1990, 2001; Dransfield *et al.*, 2008; Teo *et al.*, 2010).

La morfología actual de estas palmeras se caracteriza por un tronco rastrero y subterráneo, ramificándose dicotómicamente hacia su base. Sus hojas son pinnadas y muy grandes con numerosos folíolos lanceolados con un prominente y característico nervio central. Sus frutos se encuentran formando racimos de forma globosa, en los cuales están muy comprimidos, compitiendo por el espacio durante todo su desarrollo, lo que hace que adopten morfologías y tamaños variados (Uhl & Moore 1977; Tomlinson 1986; Collinson 1993; Hoppe 2005; Teo *et al.*, 2010; Gee 2001).

Cada fruto es una drupa leñosa que consiste básicamente de tres partes: un grueso endocarpo cubierto por un mesocarpo fibroso y un delgado epicarpo. En el interior del endocarpo se encuentra la semilla, ésta es ovoide y acanalada lateralmente, presentando en su zona basal el característico *hilum*. Los frutos no tienen una zona de abscisión en sus bases, sino que simplemente se desprenden de la infrutescencia, terminando su zona distal en un umbo (Reid & Chandler 1933; Arnold 1952; Kirchheimer 1957; Tralau 1964; Corner 1966; Tomlinson 1986; Biosca & Via 1988; Collinson 1993; Gee 2001; Dransfield *et al.*, 2008; Bobrov *et al.*, 2012) (Fig. 12).

Los frutos actuales de *Nypa* se diferencian externamente del resto de frutos de otras palmeras principalmente por la presencia de crestas y surcos longitudinales, bases truncadas y gran tamaño, siendo fácilmente distinguibles (e.g., Tralau 1964; Tomlinson 1986; Collinson 1993; Dransfield *et al.*, 2008; Gómez-Navarro *et al.*, 2009). No obstante, en ocasiones, se pueden llegar a confundir con frutos de los géneros de la subfamilia Attaleinae, especialmente con *Allagoptera* y *Cocos*, con *Pandanus* (Pandanaceae) y con *Barringtonia* (Lecythidaceae). En el caso de *Allagoptera* y *Cocos* su forma externa y tamaño pueden ser muy similares a los frutos de *Nypa*; pero su base no es truncada sino obtusa, además en *Cocos* pueden observarse tres característicos poros basales en los endocarpos. Los frutos de *Barringtonia asiatica* son los más similares a los de *Nypa* en cuanto a tamaño y forma; sin embargo, *Barringtonia* presenta cuatro carenas laterales que se unen en el umbo dando lugar a una morfología

cuadrangular que recuerda a una caja y que es el rasgo más característico para diferenciarlos de otros frutos. Respecto de *Pandanus*, los frutos pueden ser multi o uniloculares. Los frutos multiloculares solo son comparables en tamaño con los especímenes más grandes de *Nypa*, mientras que los frutos uniloculares son mucho más pequeños. Este tipo de frutos no están comprimidos como en *Nypa* y sus semillas son más elongadas y estrechas, además de que la estructura del sarcocarpo es distinta (Reid & Chandler 1933).

La distribución geográfica de las nipas actuales difiere en gran medida de los especímenes fósiles, los cuales alcanzaron su máxima distribución mundial al llegar al Eoceno (Tralau 1964; Krutzsch 1989; Gee 1990; Mai 1995) (Fig. 13).

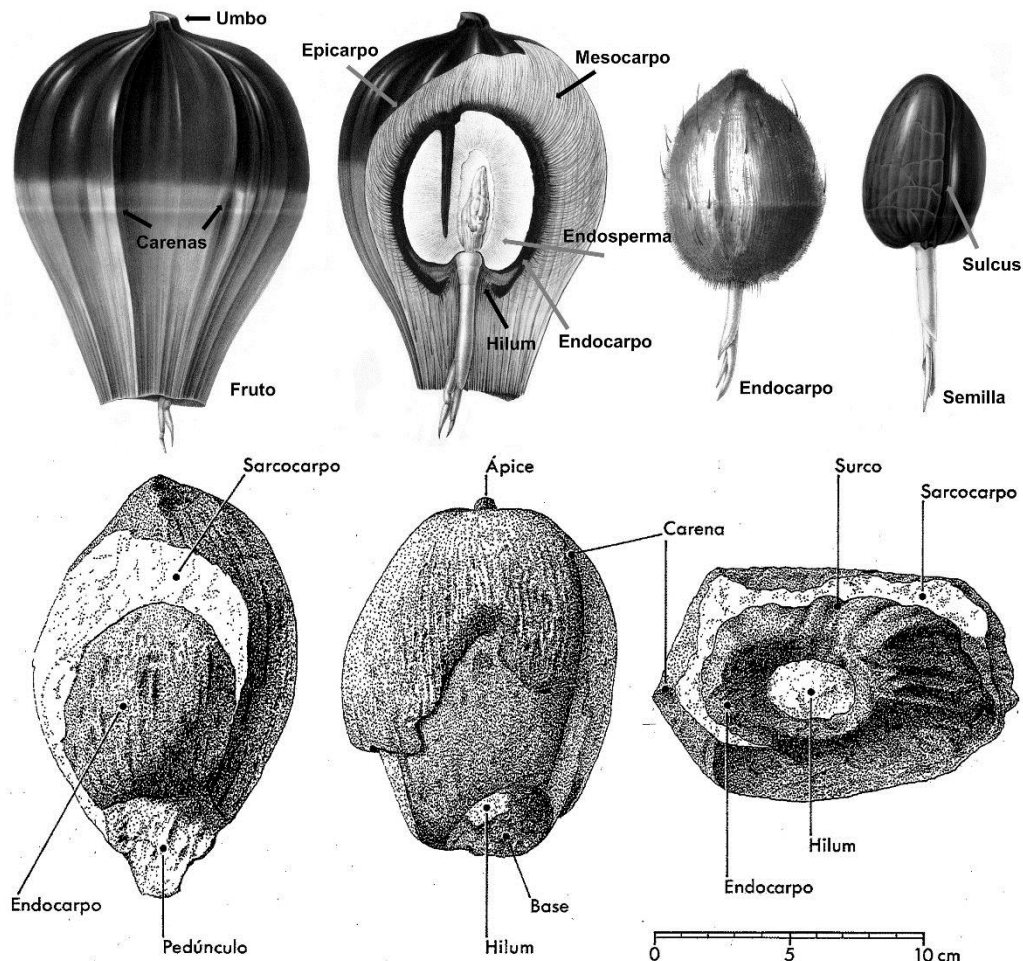


Figura 12. Parte superior. Dibujos de un fruto de nipa actual con representación de su estructura interna, modificado de Blume (1835-1848). Parte inferior. Dibujos de la estructura interna de los frutos fósiles de nipa según Biosca & Via (1988). Sarcocarpo = Mesocarpo y Epicarpo.

En Europa, *Nypa* pobló buena parte de las paleocostas europeas durante el Eoceno, desapareciendo a finales de esta Época; no obstante, Barrón & Comas-Rengifo (2007) declararon la presencia de polen alóctono atribuible a *Nypa* en el yacimiento Vallesiense (Mioceno Superior) de La Cerdaña, pero sin precisar más datos. Hoy en día, se encuentran confinadas al área occidental de la región Indo-Pacífica, desde la India, pasando a través de Asia (Birmania, Malasia, Vietnam, Filipinas, etc.) hasta llegar al Norte de Australia y las islas del Pacífico occidental (Nueva Guinea, Salomón, Marianas, etc.) (Tralau 1964; Tomlinson 1986; Dransfield *et al.*, 2008; Teo *et al.*, 2010).

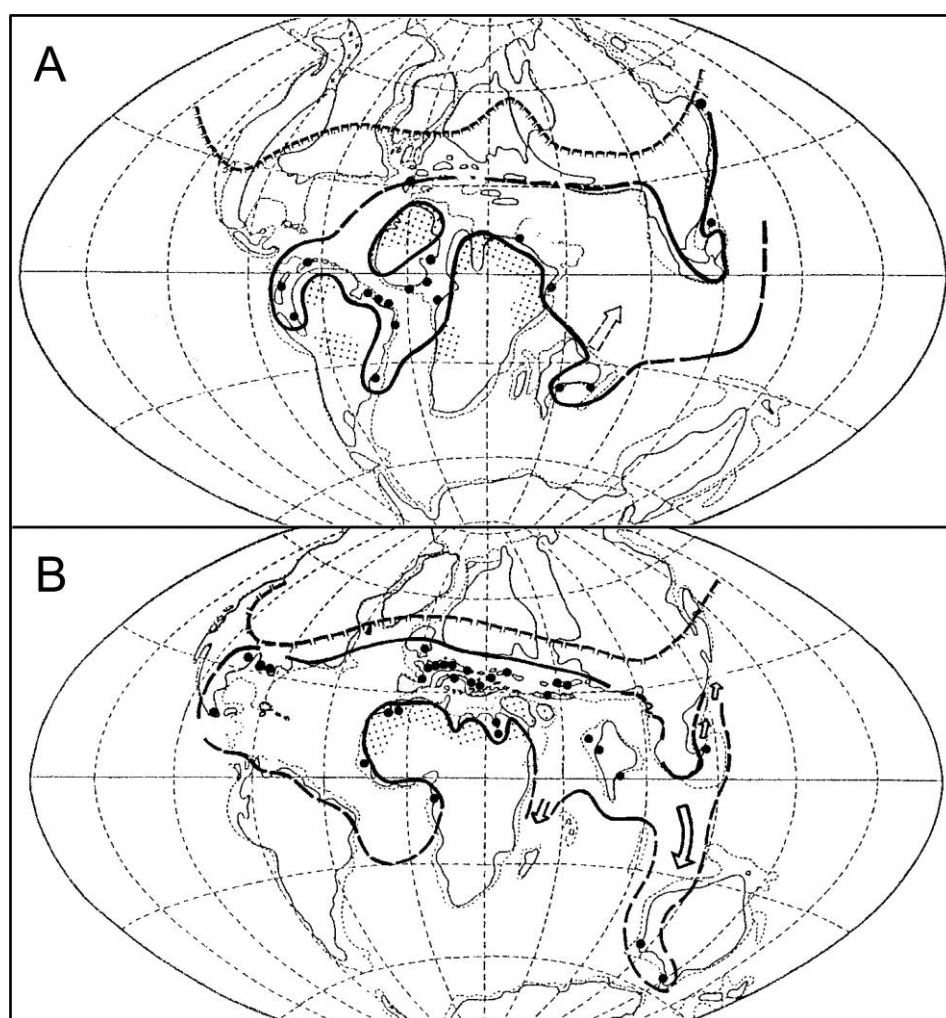


Figura 13. (A). Mapa paleogeográfico con la distribución del género *Nypa* durante el Campaniense (Cretácico Superior) y (B) durante el Bartonense (Eoceno Medio). Los círculos negros muestran los principales yacimientos tanto de polen como de macrorrestos. Las flechas blancas muestran las posibles rutas de dispersión de los frutos. Modificado de Walter (1962) y Krutzsch (1989).

Sin embargo, fueron reintroducidas a finales del siglo XIX en el delta del río Niger, desde el cual se han extendido por toda Nigeria hasta Camerún. Así mismo, fueron también introducidas en la costa Caribe de Panamá y en las islas de Trinidad y Tobago (Tuley 1995; Bacon 2001; Duke 1991, 2006; Dransfield *et al.*, 2008; Teo *et al.*, 2010).

En el registro fósil, los restos más frecuentes de *Nypa* son los frutos y endocarpos, así como los granos de polen, siendo mucho más difíciles de encontrar otras partes de la planta como las hojas, las raíces o los tallos (Bowerbank 1840; Rendle 1894; Tralau 1964; Verma 1974; Kulkani & Phadtare 1980; Muller 1968, 1981; Pole & McPhail 1996; Mehrotra *et al.*, 2003; Harley 2006; Srivastava *et al.*, 2017).

La aparición de *Nypa* tiene importantes implicaciones desde el punto de vista paleogeográfico, paleoecológico y paleoclimático y juega un papel importante en la correlación regional (Tralau 1964; Vinken 1988; Frederiksen 1989; Gee 1990, 2001). Los frutos y endocarpos fósiles de *Nypa* han sido encontrados a nivel mundial, especialmente en el Eoceno: en Europa (e.g., Brongniart 1828, 1849; Bowerbank 1840; Rendle 1894; Tralau 1964; Biosca & Via 1988; Ceccon & Pallozzi 2009; Worobiec *et al.*, 2015; Moreno-Domínguez *et al.*, 2016a), en Asia-Pacífico (e.g., Kräusel 1923; Tralau 1964; Pole & Macphail 1996; Singh 1999; Mehrotra *et al.*, 2003, 2007), en África (e.g., Bonnet 1904; Fritel 1921; Tralau 1964; Gregor & Hagn 1982; Herbig & Gregor 1990; El Soughier *et al.*, 2011) y en América (e.g., Berry 1914; Arnold 1952; Dolianiti 1955; Tralau 1964; Westgate & Gee 1990; Gee 2001; Gómez-Navarro *et al.*, 2009).

La distribución temporal de este género comienza en el Campaniense (Cretácico Superior) de Egipto, donde se encontraron por primera vez granos de polen atribuibles a *Nypa* (Schrank 1987; Gee 2001). Durante el Eoceno Inferior y Medio, esta palmera alcanzó su máxima expansión geográfica, para luego ir reduciéndose hasta quedar circunscrita al área actual (Walter 1962; Krutzsch 1989; Mai 1995; Dransfield *et al.*, 2008) (Fig. 13).

En cuanto a otros frutos fósiles de palmeras encontrados hasta el momento que pueden guardar cierto parecido y confundirse con los frutos fósiles de *Nypa* son los que pertenecen al género *Cocos* Linnaeus, mientras que el resto guarda escasa o nula relación morfológica (Harley 2006). Endocarpos y frutos del género *Cocos* han sido descritos bajo distintas especies: *Cocos zeylanica* del Plioceno de Nueva Zelanda (Berry 1926), *Cocos sahnii* o *Cocos intertrappea* del Mioceno y Eoceno de la India respectivamente (Kaul 1951; Balance *et al.*, 1981; Patil & Upadhye 1984; Tripathi *et al.*, 1999; Harley 2006; Dransfield *et al.*, 2008) o simplemente como cf. *Cocos* sp. del Paleoceno de Colombia o del Terciario de la India (e.g., Tripathi *et al.*, 1999; Gómez-Navarro *et al.*, 2009). Del género *Barringtonia* solo se han encontrado sus hojas y madera (Wolfe 1977; Srivastava *et al.*, 2009), mientras que de *Pandanus* se han encontrado hojas y frutos, estos últimos incluidos tradicionalmente en el género *Pandanocarpum* (Brongniart 1828) Zigno 1873 como *Pandanocarpum oblongum* Brongniart 1828 o *Pandanocarpum oolithicum* (Carruthers 1868) Zigno 1873, aunque ésta última especie corresponde realmente con porciones de conos de *Araucarites* o con frutos de *Nypa*.

Un rasgo característico de los ejemplares fósiles de *Nypa* es la presencia habitual e incluso abundante de perforaciones atribuidas al género *Teredo* Linnaeus (e.g., Bowerbank 1840; Seward & Arber 1903; Reid & Chandler 1933; Stockmans 1936; Gregor & Hagn 1982; Collinson 1993; Moreno-Domínguez *et al.*, 2016a). Sin embargo, estos icnofósiles son raros o no se presentan en los ejemplares actuales de *Nypa* (Gunn & Dennis 1976; Gregor & Hagn 1982; Cadée 1996; Harries & Baker 2005; Moreno-Domínguez *et al.*, 2016a). Parece existir una relación sobre la presencia y abundancia relativa de estas perforaciones con el tiempo que estos frutos han podido permanecer flotando en el mar, así como con el tipo de sustrato que parece ser distinto entre los frutos fósiles y los actuales y la estructura interna que varía entre los frutos maduros y los estériles (Nelson 1978; Gregor & Hagn 1982; Nakanishi 1987; Collinson 1993; Harries & Baker 2005; Ebbesmeyer 2012; Moreno-Domínguez *et al.*, 2016a).

1.3.3 Sinopsis histórica de los hallazgos de la nipa fósil

Los primeros datos publicados sobre la presencia de fósiles de *Nypa* se deben a Parsons (1757-1758) a partir de los restos encontrados por Edward Jacob en el Eoceno de la isla de Sheppey (condado de Kent, Inglaterra) que más tarde él también publicaría (Jacob 1777). Parsons hace referencia a ellos como «*eastern mango*», pero no llega a definir ni a incluirlos en un género y/o especie, aunque algunos de ellos no pertenecían al género *Nypa*. Debemos recordar que no es hasta 1757 cuando se define el género actual de *Nypa* por lo que no podía ser atribuido todavía a ese género. Años más tarde, Jones (1781) describe como «*cocos*» varios restos fósiles encontrados, pero sin citar su procedencia. Burtin (1784) vuelve a describir como «*cocos*» los especímenes encontrados en el Eoceno de Bruselas (Bélgica), siendo considerado en la actualidad como el holotipo el figurado por él.

El ejemplar de Burtin (1784) es el holotipo actual de *Nypa burtinii* y fue comprado por el Museo de Historia Natural de Londres en 1871 (Tralau 1964). Burtin describe sus características y lo compara, junto con otros restos similares encontrados por él, con los cocos actuales. Sin embargo, el primer paleobotánico que le da una clasificación taxonómica al holotipo es Brongniart (1828): *Cocos Burtini*; pero hace una diagnosis más propia de un «coco» que de un fruto de nipa fósil. Años más tarde, el mismo Brongniart (1849) incluye por primera vez al holotipo en el género *Nipadites* Bowerbank, pero no hace una nueva diagnosis y establece su relación con *Nypa* y con los fósiles descritos por Bowerbank. A finales del siglo XIX, Rendle (1894) revisa el género *Nipadites* y hace la diagnosis más completa de la especie *Burtini* hasta el momento actual en la que incluye al holotipo. Después de Burtin, Douglas (1785) describió a las nipas como «*a species of almond*». Pero no es hasta 1804, cuando Parkinson (1804) clasifica estos restos en el género *Cocos*. Brongniart (1828) fue el primero en definir sendas especies para estos restos fósiles: *Burtini* para el ejemplar de Burtin (*Cocos Burtini* Brongniart) y *Parkinsonis* al ejemplar de Parkinson (*Cocos Parkinsonis*

Brongniart). No obstante, varios ejemplares, los incluye en un nuevo género: *Pandanocarpum* Brongniart, debido a su similitud con los frutos del género actual *Pandanus*. Años más tarde, Brongniart (1849) reconocerá que las muestras clasificadas en los géneros *Pandanocarpum* y *Cocos*, debían estar incluidas en *Nipadites*. Bowerbank (1840) es el que reconoce su relación con el género actual *Nypa*, definiendo el género *Nipadites* para incluir a los restos fósiles de nipas y rechazando la inclusión en los géneros *Pandanus* y *Cocos*, así como todos los géneros fósiles definidos a partir de ellos: *Pandanocarpum*, *Cocites* (Bronn 1838) y *Burtinia* (Endlicher 1836-1840).

Durante el siglo XIX, se van definiendo nuevos géneros y especies para clasificar las numerosas formas y tamaños de los restos que se van encontrando (Tralau 1964): *Castellinia* (Massalongo 1852), *Palaeokeura* (Massalongo 1853), *Palmocarpon* (Miquel 1853), *Fracastoria* (Massalongo 1858), *Apeibopsis* Heer (Fraas 1867), *Amomum* Roxburgh (Ettingshausen 1879). Sin embargo, a mediados del siglo XIX, ya se empieza a considerar que muchas de las especies y géneros descritos pueden corresponder con una única especie y género. Lyell (1852) es el primero en manifestar este hecho; no obstante, otros autores ya se habían dado cuenta de esta situación como por ejemplo: Brongniart (1849) y Ettingshausen (1852a, b). Años más tarde, Ettingshausen (1879) asigna por primera vez la especie *Burtini* al género *Nipa* e incorpora en ella muchas de las especies definidas por Bowerbank (1840). No obstante, Schimper (1870-72) será el primero en incluir los especímenes ingleses en la especie *Burtini* que hasta esa fecha había estado reservada únicamente para los especímenes belgas.

Aunque todavía hay autores que debido a la similitud entre las formas fósiles y las actuales designan al material fósil como *Nypa* aff. *fruticans* o *Nypa fruticans* (Tralau 1964; Gee 2001; Mehrotra *et al.*, 2003), hacia finales del siglo XIX y comienzos del XX, ya se empezó a generalizar el uso de los géneros *Nipa* y *Nipadites* y el empleo de la especie *Burtini*, *burtini* o *burtinii* (Greuter *et al.*, 2000) para clasificar todos los restos fósiles encontrados. Sin embargo, siguieron definiéndose algunas nuevas especies y un nuevo género (Tralau 1964):

Rubiaceocarpum (Kräusel 1939) que más tarde será incluido en *Nypa*. Es evidente que los numerosos nombres específicos asignados por los autores a lo largo del tiempo daban una idea equívoca del número real de especies. Posteriormente, todas ellas se han considerado sinonimias bajo la denominación de *Nypa burtinii* (Brongniart 1828) Ettingshausen 1879. Sin embargo, recientemente se ha podido definir, a partir de la estructura cuticular del fronde, una nueva especie fósil: *Nypa australis* (Pole & Macphail 1996), procedente del Eoceno de Tasmania (Australia).

1.3.4 Los yacimientos de *Nypa* en la Península Ibérica

En la actualidad el género *Nypa* no crece de forma natural ni se cultiva en la Península, de manera que los únicos representantes que existen son fósiles. La primera referencia publicada sobre la presencia de frutos fósiles de *Nypa* en España se debe a Álvarez-Ramis (1982). En ese artículo, la autora cita la presencia de frutos de *Nipadites burtini* en Cataluña (Depresión Central Catalana: Comarca del Bages; Castellgalí: cantera de Balçamuller; carretera de Mal Balç, Manresa: Can Font–Els Comtals), interpretando la aparición de esta especie como la existencia de una flora de paleomanglar en dicha zona. Años más tarde, Biosca & Via (1988) publican un estudio mucho más exhaustivo sobre los restos de frutos y endocarpos de *Nypa*, junto a algunas hojas y otros tipos de restos de deficiente conservación asignados al mismo género, encontrados por ellos en esa misma área (Depresión Central Catalana: área de Monistrol y Vacarisses; zona Norte de Manresa; área próxima al pueblo de Sant Fruitós de Bages; zonas de Castellterçol y Monistrol de Calders; y cantera de Vallbona). Aunque éstos son los únicos artículos publicados hasta fecha reciente, se tiene constancia del conocimiento de nipas, al menos en esta zona, desde 1978 (ver Biosca & Via 1988). Masriera (1973), en la descripción estratigráfica–sedimentológica de los materiales geológicos incluidos en su tesis doctoral, cita para el sector central de su área de estudio (Depresión Central Catalana) la presencia de una abundante flora eocénica, en la que estaba presente la

familia Palmae (= Arecaceae); sin embargo, no llega a especificar la aparición de nipas. Probablemente, el conocimiento de la existencia de nipas en la Península Ibérica sea incluso más antiguo, puesto que los ejemplares citados por Álvarez-Ramis (1982) procedían de la colección particular de Juan Ullastre Martorell de Barcelona, recogidos en la región por este aficionado. Recientemente y fuera ya de la zona tradicional de estudio, Ossó *et al.*, (2014) han citado de forma sucinta, en su artículo dedicado a un nuevo género y especie de cangrejo del Eoceno del Pirineo de Huesca, la presencia de frutos de *Nypa* en el área de Jaca, provincia de Huesca.

En cuanto a la existencia de polen de *Nypa* en la Península, las citas son más antiguas. Haseldonckx (1972, 1973) menciona por vez primera la presencia de *Spinizonocolpites baculatus* Müller y de *Spinizonocolpites echinatus* Müller en España, en las Formaciones del Eoceno de Santa Liestra y Montañana en el valle del Isábena, en la zona nororiental de la provincia de Huesca. Posteriormente, y más hacia el Este, ya en Cataluña, Cavagnetto & Anadón (1995, 1996) citaron *Spinizonocolpites echinatus* en el borde SE de la cuenca del Ebro (zona de Igualada y Pontils), mientras que Torricelli *et al.*, (2006) mencionaron su presencia en la cuenca de Graus–Trempe durante el Eoceno Inferior. Villalba-Breva *et al.*, (2012) han señalado la existencia de polen de *Nypa* en el Mastrichtiense (Cretácico Superior) de los Pirineos orientales, provincia de Lérida, siendo el registro más antiguo de *Nypa* que se conoce hasta la fecha en la Península Ibérica.

1.3.5 Publicaciones del yacimiento de Casa Migalón

El estudio del yacimiento de Casa Migalón ha dado como resultado la publicación de un trabajo científico (ver Apéndice 1):

–Cuarta publicación. First record of the mangrove palm *Nypa* from the northeastern Ebron basin, Spain: with taphonomic criteria to evaluate the drifting duration (Moreno-Domínguez, R., Cascales-Miñana, B., Ferrer, J., Díez, J.B.).

En la actualidad, los restos de frutos y endocarpos fósiles que presentan morfologías muy similares a las de la especie actual *Nypa fruticans* Wurm., se incluyen dentro de la especie fósil *Nypa burtinii*. En este cuarto y último trabajo de la tesis han quedado recogidos los macrofósiles de *Nypa* encontrados en el yacimiento de Casa Migalón (Arguis, Huesca).

Las citas de la presencia de frutos y endocarpos de este género en España se han circunscrito a materiales del Eoceno Inferior–Medio de Cataluña (Álvarez-Ramis 1982; Biosca & Via 1988) donde también se han encontrado sus granos de polen, asignados a *Spinizonocolpines echinatus* Müller (e.g. Anadón & Cavagnetto 1995). Este cuarto trabajo ha constituido la primera referencia de frutos y endocarpos de *N. burtinii* fuera de Cataluña.

Los frutos y endocarpos fósiles recogidos en esta publicación pertenecen a la Formación Arguis, estos depósitos corresponden fundamentalmente a margas de ambiente de prodelta. La edad de la Formación es Bartonense/Priabonense Inferior. Del conjunto de muestras recuperadas de este yacimiento, cinco han correspondido con endocarpos y cuatro con frutos. La estructura y las características morfológicas de todos estos restos son análogas a las descritas por Biosca & Via (1988) para los restos de nipa encontrados en la Depresión Central Catalana. Estos autores comprobaron además la similitud de sus especímenes con aquellos otros procedentes de otros yacimientos del Eoceno de Europa.

Junto con los restos de frutos y endocarpos de nipas ha aparecido también un fragmento de hoja de monocotiledónea en el interior de uno de los endocarpos de *Nypa*. De acuerdo con Mehrotra *et al.*, (2003), la aparición de estos fragmentos dentro de la matriz rocosa que conforma los endocarpos, sugiere que éstos podrían corresponder a fragmentos de frondes de palmera de *Nypa*; sin embargo, los mismos autores también declaran que el registro de hojas de *Nypa* es muy escaso debido a que no es fácil diferenciarlas de otros géneros de hojas de palmeras. En base a esto, el presente estudio ha seguido los trabajos de Read & Hickey (1972), quienes declaran que la preservación parcial de la venación paralela en una hoja formada por un único orden de venas paralelas, como ha sido el caso del espécimen

encontrado, solo permite asignar dicho fragmento a una hoja de monocotiledónea, sin poder precisar taxonómicamente más al respecto.

Sobre la superficie de los restos de Casa Migalón han sido observadas numerosas perforaciones. Estas perforaciones son predominantemente alargadas, casi rectas o subparalelas y de gran longitud y abundancia en los frutos, mientras que en los endocarpos son sinuosas y contorneadas y mucho más cortas y pequeñas, además de escasas. Estas perforaciones han sido formadas por bivalvos marinos de la familia Teredinidae, muy probablemente por bivalvos del género *Teredo* (e.g., Kumar *et al.*, 2011). La distinta morfología de estas perforaciones se ha podido relacionar con la fase de crecimiento del animal e indirectamente con el tiempo de deriva en el mar de estos frutos y endocarpos.

La presencia de *Nypa* en el conjunto fósil estudiado ha sugerido la existencia de manglares en las áreas circundantes al área de depósito y unas condiciones climáticas tropicales–subtropicales, caracterizadas por una escasa estacionalidad.

OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN



2. OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN

Los objetivos de la presente investigación han abarcado los siguientes aspectos:

1) Estudiar la taxonomía, tafonomía, paleoecología y condiciones paleoclimáticas de la comunidad vegetal inferida del yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca, España). Primer yacimiento del Oligoceno Superior hallado en la Península y situado en el extremo Oeste de las sierras Marginales pirenaicas.

2) Determinar el ambiente sedimentario del medio de depósito donde se han encontrado los fósiles de La Val (Estadilla, Huesca).

3) Profundizar en el conocimiento sobre la paleoecología del helecho *Acrostichum lanzaeanum* de importantes implicaciones paleoambientales encontrado en el yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca).

4) Identificar los diferentes tipos de interacciones planta-insecto hallados sobre los restos vegetales del yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca) y evaluar sus implicaciones paleoclimáticas comparándolas con las inferidas a partir de la asociación vegetal registrada.

5) Caracterizar la taxonomía, tafonomía, paleoecología y contexto paleogeográfico de los frutos y endocarpos del género *Nypa* encontrados en el yacimiento de Casa Migalón (Arguis, Huesca).

6) Evaluar el tiempo de flotación que pudieron estar los frutos y endocarpos de *Nypa* encontrados en Casa Migalón (Arguis, Huesca) a partir de los organismos epibiontes encontrados sobre la superficie de los restos fósiles.



METODOLOGÍA

METODOLOGÍA

3. METODOLOGÍA

Las metodologías utilizadas para el estudio paleobotánico de los yacimientos de La Val (Estadilla, Huesca) y de Casa Migalón (Arguis, Huesca) han sido las mismas en ambos casos.

3.1 Trabajo de campo: Prospección y Excavación

Como paso previo a los trabajos de campo se solicitaron las autorizaciones de prospección necesarias al órgano competente, en este caso a la Dirección General de Patrimonio Cultural del Gobierno de Aragón, durante el periodo 2012-2015 (números de expediente: DGPC-DGA 047/2012, 047/12-2013, 047/12-13-2014 y 047/12/13/14/2015). Para cada uno de los permisos solicitados, se realizaron y entregaron las correspondientes memorias de actividades: Memoria de prospección paleontológica de paleoflora en materiales del Oligoceno–Mioceno presentes en los términos municipales de Estadilla e Ilche, Huesca; y Memoria de prospección paleontológica de paleoflora en materiales del Oligoceno–Mioceno presentes en los términos municipales de Estadilla, Estada e Ilche. Este trabajo se realizó desde los años 2012 a 2015, preparándose una memoria final en el año 2016, conforme a la normativa vigente (Decreto 6/1990, de 23 de Enero, de la DGA; y Ley 3/1999, de 10 de Marzo, del Patrimonio Cultural Aragonés).

Una vez obtenidas las autorizaciones de prospección, se procedió a levantar cada uno de los perfiles estratigráficos dentro del yacimiento con objeto de conocer la disposición lateral y vertical de los potenciales niveles fosilíferos, así como de su contexto sedimentológico. De estos perfiles, se identificaron para su estudio un total de 13 niveles con macrorrestos de plantas que de muro a techo han sido: LV0, LV1, LV2, LV3, LV4, LV5, LV6, LV7, LV8, LV9, LV10, LVNH y LVNH2. En un inicio, el nivel LV0 fue definido como LV0.1; sin embargo, con objeto de simplificar la nomenclatura de los niveles, se cambió por la denominación final de LV0. De igual modo, se identificaron tres niveles más: LV11, LV12,

LV13; los cuales estaban situados entre los niveles LV10 y LVNH. Esos tres niveles fueron descartados por su escasez y mala conservación de los restos fósiles. De los niveles LV11 y LV13 únicamente se encontraron restos de madera sin estructura interna, mientras que del LV12 tan solo se recuperó un único macrorresto correspondiente a una inflorescencia en muy mal estado de preservación, de la cual no pudo ser determinada su afinidad taxonómica.

Cada uno de los niveles considerados en este estudio presenta un contenido y conservación variable de los fósiles. Así los niveles con menor contenido en restos fósiles han sido: LV0, LV1, LV2, LV5, LV7, LV8, LV9, LV10; mientras que los más ricos han sido los niveles: LV3, LV4, LV6, LVNH y LVNH2. El grado de preservación es similar en todos ellos, salvo en los niveles de composición arenosa (LV3, LV9-LV10), donde el grado de conservación suele ser peor. Los ejemplares con frecuencia aparecen en las capas estudiadas como impresiones o como compresiones, donde la cutícula no aparece preservada o está muy deteriorada. En general, la abundancia de fósiles en los niveles es baja y obliga a movilizar un elevado volumen de roca para obtener una cantidad apreciable de muestras. La disparidad en el número de muestras recogidas de unos niveles a otros responde por un lado a la dificultad de extraer y trabajar con las capas, puesto que no todas presentan unas condiciones idóneas de trabajo y por otro a su abundancia como ya se ha expuesto.

Las muestras se extrajeron de los niveles mediante el uso de martillo, maceta y cinceles. En alguna ocasión, fue necesario el uso de una palanca de encofrador para extraer grandes bloques y facilitar el trabajo. Las muestras han sido designadas mediante tres niveles de siglas: nivel, muestra y ejemplar. Las iniciales LV corresponden con las primeras letras de la palabra LA VAL que es la designación del yacimiento y nombre del barranco en el que se encuentra el yacimiento, estas letras van seguidas de un número para indicar el nivel al que corresponden, mientras que las iniciales NH son las primeras letras de las palabras NIVEL HELECHOS que fueron designados así por su alto contenido en este tipo de plantas. Como

hay dos niveles de la clase LVNH, se han distinguido mediante un número: LVNH y LVNH2, el número indica segundo nivel helechos situado a techo del LVNH.

Ejemplo: LV3-100-1.

-Yacimiento de La Val: LV.

-Nivel del yacimiento: 3.

-Número de muestra en el nivel: 100.

-Número de ejemplar en la muestra: 1.

A veces al número del ejemplar va seguido de una letra mayúscula A/B/C o D, estas letras hacen alusión indistintamente al molde interno o al molde externo del fósil. En el caso de las muestras rodadas, delante de las iniciales LV se ha añadido la letra R. Las muestras del yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca) incluidas en esta tesis se encuentran depositadas en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (Zaragoza, España) con las referencias de entrada EMPZ 2018/17 y EMPZ 2016/11. Sin embargo, existe un ejemplar más antiguo con la referencia EMPZ 2011/3 que ha sido incluido en este estudio bajo las siglas de campo LVR-80-1A y LVR-80-1B.

El número total de muestras recuperadas ha sido de 1144, incluyendo 40 muestras rodadas. En ellas se ha podido observar más de un ejemplar, de esta manera el número total de ejemplares recuperados ha sido de 1413 (Tabla 2). Si se contabilizan los moldes internos y externos de un mismo fósil el número total de piezas asciende a 1724. La relación de ejemplares recuperados por niveles en el yacimiento de La Val se puede consultar en el Apéndice 2 del capítulo de Apéndices.

Para el yacimiento de Casa Migalón (Arguis, Huesca) se solicitó la correspondiente autorización de prospección a la Dirección General de Patrimonio Cultural del Gobierno de Aragón: número de expediente: DGPC-DGA 015/2014; realizándose y entregando posteriormente la memoria de actividad y memoria final en el 2015 (Memoria de Prospección de restos paleobotánicos en materiales del Eoceno Medio presentes en el término municipal

de Arguis, Huesca). Solo se realizó una campaña de prospección que correspondió al año 2014; sin embargo, durante esta fase de prospección no se encontraron más restos fósiles vegetales, de manera que las únicas muestras que han sido estudiadas, han sido las entregadas por la persona que las encontró.

Tabla 2. Relación cuantitativa de muestras y ejemplares de cada uno de los niveles estudiados en el yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca).

NÚMERO DE EJEMPLARES RECOGIDOS POR NIVELES													
NIVELES													
LV0	LV1	LV2	LV3	LV4	LV5	LV6	LV7	LV8	LV9	LV10	LVNH	LVNH2	RODADAS
NÚMERO DE MUESTRAS (totales 1144)													
15	65	25	358	162	56	202	70	18	6	7	93	27	40
NÚMERO DE EJEMPLARES (totales 1413)													
18	70	26	454	178	58	233	78	23	6	10	170	45	44

Al igual que en el caso anterior las muestras fueron sigladas mediante cuatro letras y dos conjuntos de números: las letras ARCM corresponden con las iniciales de las palabras ARGUIS, que es la localidad donde se encontraron, y CASA MIGALÓN que era el antiguo nombre del Hostal–Restaurante donde se han encontrado los fósiles y que actualmente tiene otro nombre. Los grupos de números que les siguen son la muestra y el ejemplar respectivamente. A veces el ejemplar va seguido de una letra (A o B) para indicar indistintamente el molde interno o el molde externo. Solo en un caso se ha empleado la letra C, para referirse a un fragmento suelto del molde externo. A modo de ejemplo podemos ver: ARCM-8-1A, Arguis Casa Migalón (ARCM), muestra número 8, ejemplar uno, molde (A). El número de muestras recuperadas ha sido de 13, de las cuales tres no corresponden con restos de frutos o endocarpos de nipas: ARCM-10-1 (incertae sedis), ARCM-11-1 (incertae sedis) y ARCM-12-1 (fragmento de hoja de monocotiledónea, sin asignación taxonómica posible). Las muestras se encuentran depositadas en el Museo Aragonés de Paleontología, Fundación

conjunto Paleontológico Teruel–Dinópolis (Teruel, España) con el número de depósito 154/15. La relación de ejemplares del yacimiento de Casa Migalón es la siguiente (Tabla 3):

Tabla 3. Relación de muestras y ejemplares recuperados del yacimiento de Casa Migalón (Arguis, Huesca).

EJEMPLARES DEL YACIMIENTO DE CASA MIGALÓN					
SIGLA DE CAMPO	AR CM-1-1	SIGLA DE CAMPO	AR CM-7-1	SIGLA DE CAMPO	AR CM-8-3B
	AR CM-2-1		AR CM-8-1A		AR CM-9-1
	AR CM-3-1		AR CM-8-1B		AR CM-10-1
	AR CM-4-1		AR CM-8-1C		AR CM-11-1
	AR CM-5-1		AR CM-8-2		AR CM-12-1
	AR CM-6-1		AR CM-8-3A		

3.2 Trabajo de laboratorio

3.2.1 Preparación de las muestras y siglado

Las muestras extraídas del yacimiento de La Val tuvieron un proceso de preparación mucho más elaborado que las muestras del yacimiento de Casa Migalón, ya que las primeras estaban más cubiertas de matriz rocosa, la cual hubo que eliminar para apreciar completamente el fósil. En ambos casos, los fósiles no recibieron ningún tipo de tratamiento químico.

En La Val, una vez extraídas las muestras de cada uno de los niveles estratigráficos, se procedió con un pequeño martillo a eliminar la parte de matriz sobrante para así reducir el tamaño y peso de las muestras con objeto de hacerlas más manejables y ocupar menos espacio en su almacenamiento. En algunos casos, fue necesario además el empleo de un pequeño cincel o una pequeña sierra manual para acometer con más precisión esta tarea y evitar así la rotura del fósil. En una segunda etapa, se realizó el siglado de todas y cada una de las muestras. Para ello, se hizo una pequeña incisión en un lateral de la matriz rocosa con un pequeño cincel o cuchilla, dejando una superficie horizontal y lisa que se cubrió con barniz brillante o mate o cola blanca con objeto de dejar una superficie idónea para escribir la sigla

correspondiente mediante un rotulador indeleble de color negro. A cada una de las siglas se le aplicó encima una capa de barniz o cola blanca para garantizar su durabilidad. Las muestras no fueron lavadas con agua, puesto que la roca y con ella el fósil se disgregaban con facilidad al mojarse. El exceso de polvo y/o tierra fue eliminado cuidadosamente con un pincel o una brocha de cerdas suaves. La mayoría de las hojas se encontraban cubiertas en todo o en parte por la matriz rocosa, ésta fue eliminada con un pequeño percutor de aire comprimido, quedando una de las superficies de la hoja completamente limpia de cualquier resto de roca. Para facilitar esta tarea, fue necesario el uso de un estéreo-microscopio modelo Nikon SMZ-2 para visualizar correctamente la zona a eliminar. Las zonas aledañas al fósil fueron también limpiadas con percutor y alisadas con una pequeña cuchilla o cincel para mejorar el acabado final.

Debido a la ausencia de cutículas, la determinación taxonómica se realizó basándose en los rasgos morfológicos externos conservados en los ejemplares. Para visualizar correctamente estos rasgos se empleó un estéreo-microscopio o lupa binocular modelo Nikon SMZ-2, siendo además medidos los ejemplares mediante una regla o calibre para determinar con exactitud sus dimensiones externas. En la determinación taxonómica fue consultada bibliografía especializada y en su descripción se emplearon los criterios recogidos en Ellis *et al.*, (2009). Las interacciones planta-insecto fueron estudiadas mediante el mismo tipo de lupa binocular (Nikon SMZ-2) y clasificadas en grupos y tipos de daño según la nomenclatura propuesta y en uso hoy en día de Labandeira *et al.*, (2007). Las mediciones realizadas en ellas fueron hechas mediante una pequeña regla.

En el yacimiento de Casa Migalón, la mayoría de las muestras estaban libres de matriz rocosa y su resistencia permitió limpiarlas con agua para eliminar los restos de tierra y polvo con ayuda de un cepillo. Solo en un caso se eliminó el exceso de matriz rocosa mediante una mesa de corte con sierra de diamante debido a la dureza de la piedra. El siglado se realizó de la misma manera que en el caso anterior, con la excepción de que no se llevó a cabo ningún

tipo de incisión para crear una superficie lisa donde escribir la sigla, para así no dañar el fósil. Simplemente, se cubrió el área con cola blanca o barniz y se rotuló con un rotulador negro o rojo indeleble, posteriormente se cubrió la sigla con cola blanca para asegurar la duración de la misma.

3.2.2 Figuración de las muestras

Finalmente, las muestras mejor conservadas de ambos yacimientos fueron fotografiadas con una cámara Nikon D-90 con un objetivo AF-S Micro Nikon de 60 mm, utilizando un foco de luz blanca sobre fondo negro para su posterior uso en las publicaciones. Todas las fotografías fueron optimizadas usando Adobe Photoshop versión CS5 para sistema operativo Windows.

3.3 Trabajo de Gabinete

Los diferentes datos recogidos de sus dimensiones (longitud/anchura), tipos de interacciones así como la determinación taxonómica han sido registrados en hojas de cálculo mediante el programa EXCEL de Microsoft Office 2010 para Windows. Para la determinación taxonómica se recurrió a publicaciones existentes al respecto normalmente empleadas, estando basada en caracteres morfológicos.

A close-up photograph of several green leaves, likely from a plant like a mulberry, showing signs of being eaten with small holes. The leaves are vibrant green with visible veins. The background is dark and out of focus.

CONTEXTO GEOLÓGICO

CONTEXTO GEOLÓGICO

4. CONTEXTO GEOLÓGICO

Aparte del encuadre geológico presentado en los artículos que conforman esta tesis, se ha desarrollado un importante trabajo de campo para la contextualización de los afloramientos y que por su detalle y extensión no aparece en las publicaciones, siendo descrita a continuación.

4.1 Encuadre general: Cordillera Pirenaica

Los yacimientos paleobotánicos descritos y estudiados en esta tesis, tanto el yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca) como el de Casa Migalón (Arguis, Huesca), se encuentran geográfica y geológicamente localizados en los Pirineos. Esta alineación montañosa situada al Noreste de la Península Ibérica constituye la parte de la Cordillera Pirenaica que se extiende geográficamente entre el Golfo de León (costa Mediterránea) y el Golfo de Vizcaya (costa Cantábrica). Su límite oriental lo constituye el mar Mediterráneo, mientras que su límite occidental se localiza en la alineación estructural que separa en superficie la cuenca Vasco–Cantábrica de la cuenca de Jaca–Pamplona. Sus límites al Sur y al Norte corresponden con las cuencas de antepaís del Ebro y de Aquitania. Esta cadena representa el ístmico que une la placa Ibérica con la placa Europea, siendo sus dimensiones variables en cuanto a longitud y anchura tanto desde el punto de vista geológico como geográfico. Esta estructura en superficie llega a alcanzar en su punto más ancho unos 200 kms, mientras que su longitud se extiende a lo largo de casi 425 kms, siendo su orientación WNW–ESE; sin embargo, en sentido geológico el orógeno pirenaico alcanza una longitud de más de 1000 kms. Básicamente, los Pirineos están formados por tres tipos de materiales: el zócalo, formado por rocas de edad paleozoica y afectados por la orogenia Hercínica; la cobertera, constituida por rocas mesozoicas y terciarias, afectadas por la orogenia Alpina; y los terrenos postorogénicos formados por rocas de edad Neógena y Cuaternario que ya no estarían afectados por el ciclo Alpino propiamente

dicho (e.g., Archaud & Séguet 1981; Puigdefàbregas & Souquet 1986; Williams & Fisher 1984; Fontboté *et al.*, 1986; Martínez-Peña 1991; Millán *et al.*, 2000; Barnolas & Pujalte 2004) (Fig. 14).

Desde un punto de vista estructural, los Pirineos constituyen una cadena de doble vergencia, teniendo su sector meridional y septentrional vergencia Sur y Norte respectivamente, considerando a la Falla Norpirenaica como el límite entre estas dos vergencias. En base a esta disposición estructural de los Pirineos, se han diferenciado históricamente tres zonas principales: Norpirenaica, Axial y Surpirenaica. Dentro de la Zona Norpirenaica se incluye la Zona de la Falla Norpirenaica, estrecha franja que destaca por la existencia y predominio de un metamorfismo térmico y que separa la Zona Axial de la Norpirenaica. Sin embargo, esta estructura está mal definida a medida que se acerca a la costa Cantábrica, de manera que el paso de las estructuras vergentes al Norte y al Sur es progresivo. De la misma manera, dentro de la Zona Surpirenaica se han podido establecer tres subzonas: Surpirenaica Oriental, Central y Occidental. El origen de esta estructura se explica como consecuencia del choque entre la placa Ibérica y la Eurosiática durante el ciclo Alpino (e.g., Séguet 1972; Puigdefàbregas & Souquet 1986; Choukroune *et al.*, 1989; Martínez-Peña 1991; Muñoz 1992; Teixell 1996; Martínez-Peña & Casas-Sainz 2003; Barnolas & Pujalte 2004; Casas-Sainz & Pardo 2004). Es en las subzonas Surpirenaica Central y Occidental donde se localizan los yacimientos de La Val y de Casa Migalón (Fig. 14).

Centrándonos en las áreas donde se ubican los yacimientos, la Zona Surpirenaica constituye el conjunto de materiales de vergencia Sur que se encuentran entre la Falla Norpirenaica y el Frente de Cabalgamiento Surpirenaico. La Subzona Surpirenaica Central corresponde con el sector comprendido entre la estructura del Segre (límite oriental) y el valle del Cinca (límite occidental). Mientras que de Norte a Sur, comprende la Zona de los Nogueros y la Unidad Surpirenaica Central. En esta última, se diferencian, a su vez de Norte a

Sur, la Unidad de Bóixols–Turbón, el cabalgamiento del Montsec y las Sierras Marginales que constituyen el frente de cabalgamiento Surpirenaico en este sector.



Figura 14. Marco geológico y geográfico de los yacimientos en estudio: La Val y Casa Migalón. Modificado de Martínez-Peña & Casas-Sainz (2003). Con datos de Barnolas & Pujalte (2004).

Por el contrario, la Subzona Surpirenaica Occidental corresponde aproximadamente con la cuenca Cenozoica de Jaca–Pamplona. Su límite oriental lo forma la Unidad Surpirenaica Central mientras que al Oeste limita con la cuenca Mesozoica Vasco–Cantábrica. De Norte a Sur se reconocen las siguientes zonas: las Sierras Interiores, la Canal de Berdún, la Depresión de Pamplona, el sinclinorio del Guarga y las Sierras Exteriores. Estas últimas forman los relieves asociados al bloque superior del Cabalgamiento Frontal Surpirenaico (e.g., Seguret 1972; Pocoví 1978; Muñoz *et al.*, 1986; Martínez-Peña 1991; Muñoz 1992; Millán 1996; Saula & Samsó 1996; Millán *et al.*, 2000; Teixel & Muñoz 2000; Beamud *et al.*, 2003; Barnolas & Pujalte 2004). Es en el borde más meridional de las Sierras Exteriores donde se localiza el yacimiento de Casa Migalón, mientras que el yacimiento de La Val se sitúa en la parte más occidental de las Sierras Marginales (Fig. 14).

4.2 Encuadre geológico del yacimiento de La Val

4.2.1 Ubicación, descripción y antecedentes

El yacimiento de La Val se sitúa en el barranco del mismo nombre: barranco de La Val. Éste está localizado a las afueras de la pequeña localidad de Estadilla, a un kilómetro aproximadamente siguiendo dirección Noreste. Esta población se encuentra a 10 kilómetros de la ciudad de Barbastro, principal núcleo urbano de la comarca del Somontano dentro de la provincia de Huesca.

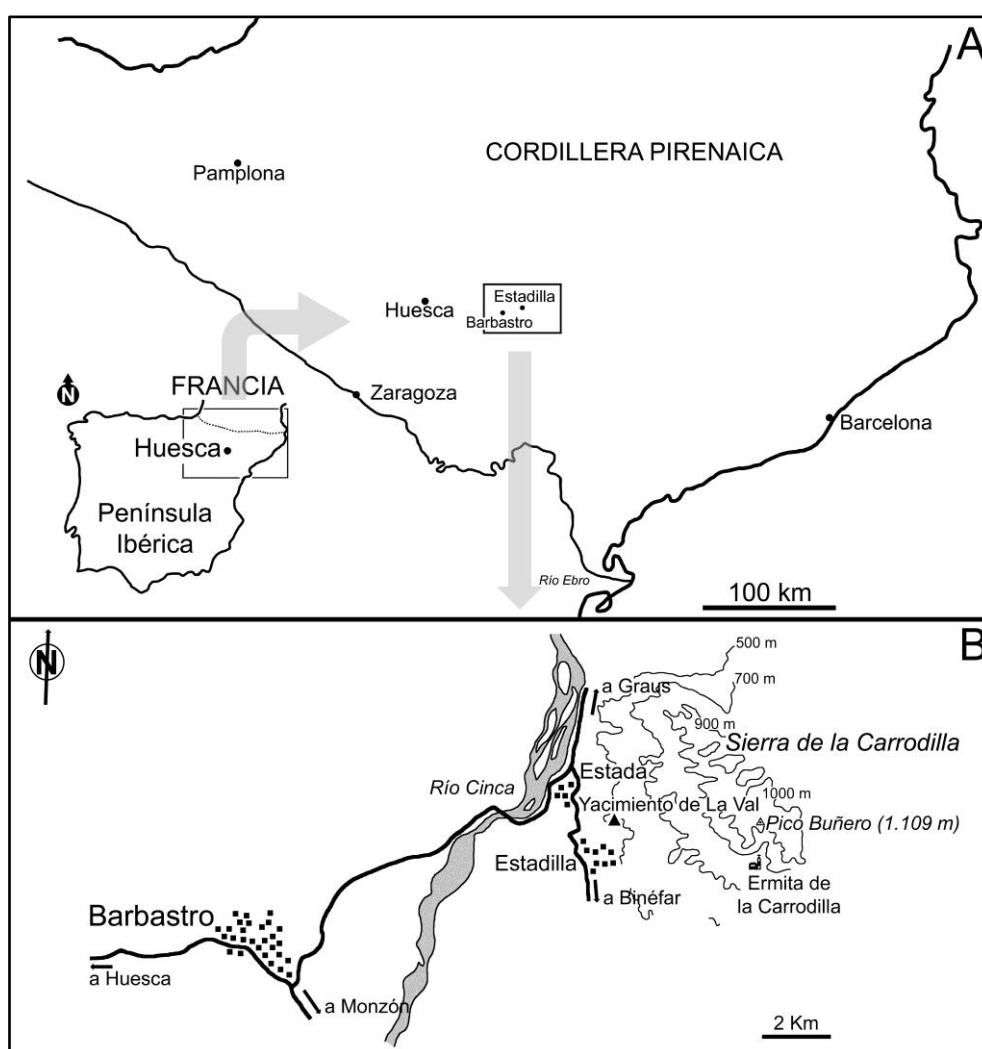


Figura 15. A-B. Situación geográfica del yacimiento de La Val y principales poblaciones y accidentes geográficos de la zona. Según datos del Mapa provincial de Huesca a escala 1/200.000 del Centro Nacional de Información Geográfica, 7ª edición 2014.

El yacimiento está enclavado al pie de la Sierra de la Carrodilla, importante accidente geográfico que destaca sobre el paisaje y que corresponde con las primeras sierras que constituyen el Prepirineo. Esta alineación montañosa llega a alcanzar los 1.100 metros de altitud (pico Buñero 1.109 m) y constituye el extremo Oeste de las sierras prepirenaicas en la provincia de Huesca entre los ríos Cinca y Noguera–Ribagorzana (Sancho & Cuchí 1995) (Fig. 15). El yacimiento tiene unos 15 metros de altura con una extensión lateral aproximada de 250 m y está situado a 470 metros de altitud. Por encima de estos primeros quince metros, las capas ya no parecen presentar restos de plantas fósiles. El color claro de las capas que lo componen lo hace destacar sobre el resto de materiales rocosos que conforman el paraje. El afloramiento está desprovisto casi en su totalidad de vegetación y forma parte de uno de los lados del barranco, encontrándose en parte rodeado por campos de cultivo (Fig. 16). Para acceder al yacimiento existen sendos caminos vecinales que confluyen en las inmediaciones del barranco, uno desde el pueblo y otro desde la carretera. Una vez que se unen forman una única vía que pasa por el yacimiento y atraviesa el barranco, metiéndose posteriormente en la sierra de la Carrodilla.



Figura 16. Panorámica general y localización del yacimiento de La Val dentro del barranco del mismo nombre.

El descubrimiento de este yacimiento ha sido relativamente reciente, aunque parece ser que algunos vecinos de Estadilla sabían ya de su existencia desde hacía algunos años sin suscitar ningún interés. Sin embargo, el hallazgo casual en las inmediaciones del yacimiento de varios fósiles de hojas por parte de unos jóvenes de la localidad, dio un nuevo impulso a que finalmente se diera a conocer, siendo comunicado al Gobierno de Aragón por parte de un vecino del pueblo. Aparte de esto, hasta el momento no había habido ninguna constancia escrita sobre la presencia en la zona de restos fósiles de plantas aunque sí de otros tipos de fósiles, como los oncoides, muy abundantes en la Sierra de la Carrodilla y denominados en la zona como «coronetas». Destacar, no obstante, la presencia de restos de reptiles Triásicos, en concreto, de un esqueleto completo de *Lariosaurus balsami*, encontrado en Estadilla (e.g., Sanz 1976; Chaves *et al.*, 2014), pueblo situado a cuatro kilómetros al Norte de Estadilla, en la primera década del siglo XX y que provocó en su momento mucho interés en la zona por el descubrimiento de este reptil fósil.

4.2.2 Marco geológico del yacimiento de La Val

La Val se encuentra ubicado en la terminación occidental de las Sierras Marginales; en la zona que se denomina de acuerdo a Martínez-Peña (1991) como zona de conexión entre las Sierras Marginales Aragonesas y Catalanas. Dentro de la lámina que constituyen las Sierras Marginales en el sector aragonés, La Val aparece en el sector más al Oeste de la estructura tectónica conocida como cabalgamiento de la Carrodilla. Esta estructura está formada principalmente por materiales del Cretácico Superior y del Paleoceno–Eoceno Superior, acompañados localmente por depósitos del Oligoceno–Mioceno (e.g., Seguret 1972; Pocoví 1978; Muñoz *et al.*, 1983; Martínez-Peña 1982, 1991; Soto 2002; Santolaria & Casas-Sainz 2013; Santolaria *et al.*, 2014, 2015). Es en estos últimos materiales donde aflora el yacimiento de La Val. A su vez, se sitúa muy próximo al área Este del flanco Norte del Anticlinal de Barbastro que es la principal estructura del margen septentrional de la cuenca del Ebro (e.g.,

Seguret 1972; Pocovi 1978; Pardo & Villena 1979; Martínez-Peña 1991; Senz & Zamorano 1992; Pardo *et al.*, 2004) (Fig. 17).

Las Sierras Marginales se encuadran dentro de la Zona Surpirenaica Central que queda como hemos visto dentro de la vertiente Sur de la Cadena Pirenaica en su mitad oriental. Estas sierras se extienden desde el río Segre al Este hasta el río Cinca al Oeste y constituyen una de las láminas de cabalgamiento de la Unidad o Zona Surpirenaica Central (e.g., Martínez-Peña 1982, 1991; Barnolas & Pujalte 2004; Santolaria & Casas-Sainz 2013) (Figs. 14 & 17). Las Sierras Marginales están formadas básicamente por un sistema de cabalgamientos que definen un conjunto de láminas imbricadas menores, en el interior de las cuales se presentan numerosos pliegues concéntricos. Estas láminas están formadas, en general, por materiales mesozoicos (Rhetiense–Jurásico/Cretácico Superior) y paleógenos (Paleoceno–Eoceno) dispuestos sobre evaporitas triásicas las cuales constituyen el nivel de despegue. Este sistema de cabalgamientos se encuentra en parte cubierto por materiales detrítico–continentales (Oligoceno–Miocenos) que quedan casi siempre incorporados a la propia estructura bien en para–conformidad o formando abanicos de capas y que han registrado los periodos de actividad de los cabalgamientos (e.g., Pocovi 1978; Martínez-Peña 1982, 1991; Saula & Samsó 1996; Millán *et al.*, 2000; Barnolas & Pujalte 2004; Santolaria & Casas-Sainz 2013; Santolaria *et al.*, 2014, 2015).

A su vez, el yacimiento limita con el anticlinal de Barbastro–Balaguer. Este accidente geológico es un pliegue anticlinal que se localiza al Sur de las Sierras Marginales y que se extiende de Este a Oeste desde la ciudad de Barbastro abarcando parte de las provincias de Huesca y Lérida. Esta estructura se desarrolla a lo largo de casi 150 km con una anchura de 1 a 5 kilómetros. Su núcleo está formado por los yesos de la Formación Barbastro (Eoceno Superior–Oligoceno Inferior) y por los depósitos detrítico–continentales de las formaciones Peraltilla (Oligoceno Inferior–Oligoceno Superior) y Sariñena (Oligoceno Superior–Mioceno Inferior) que conforman sus flancos.

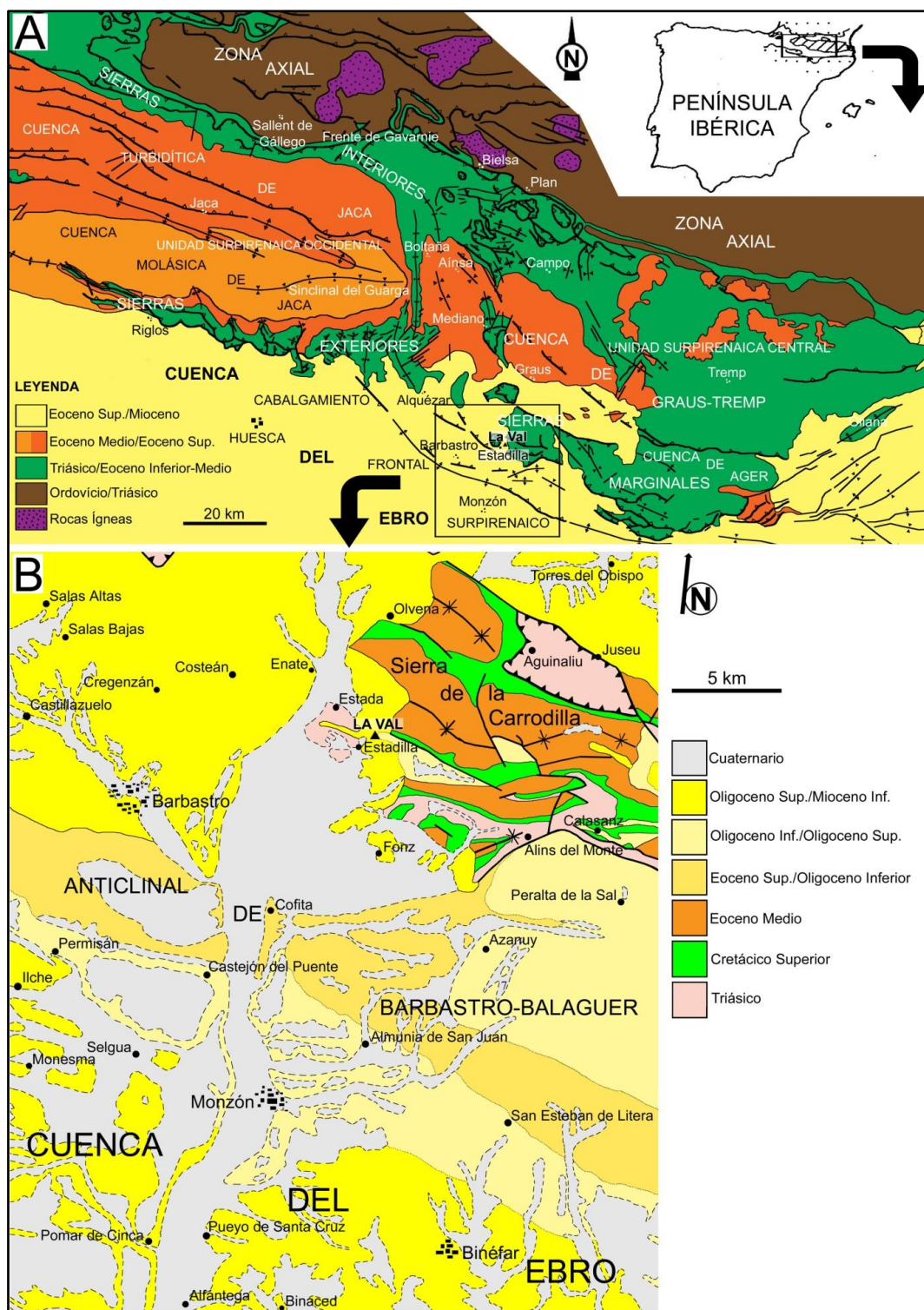


Figura 17. Marco geológico regional del yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca). A. Mapa modificado de Millán *et al.*, (1995). B. Mapa modificado de Riba *et al.*, (1972).

Este anticlinal se interpreta como la línea de contorno del cabalgamiento frontal Sur-pirenaico y por tanto el límite entre la cuenca del Ebro y la zona Sur-pirenaica (e.g., Seguret 1972; Pocovi 1978; Pardo & Villena 1979; Martínez-Peña 1991; Senz & Zamorano 1992;

Martínez-Peña & Pocovi 1988; Martínez-Peña 1991; Pardo *et al.*, 2004; Luzón 2005) (Fig. 17); no obstante, otros autores la consideran como una estructura de despegue dentro ya de la cuenca del Ebro (Pardo *et al.*, 2004). Más hacia el Sur, aparece la cuenca del Ebro que representa la última fase de evolución de la cuenca de antepaís Sur–pirenaica. Está formada exclusivamente por materiales Cenozoicos y se puede dividir en tres sectores: Occidental, Central y Oriental. El margen pirenaico del sector Central de la cuenca vendría dado por las Sierras Exteriores y por el anticlinal de Barbastro (e.g., Riba *et al.*, 1983; Muñoz *et al.*, 1986, 2002; Puigdefábregas *et al.*, 1986, 1992; Pardo *et al.*, 2004) (Fig. 17).

4.2.3 Estratigrafía del yacimiento de La Val

El yacimiento de La Val se ubica dentro de los materiales pertenecientes a la Formación Sariñena, la cual fue definida por Quirantes (1978) para los depósitos detrítico–continentales aflorantes en el sector Central del margen septentrional de la cuenca del Ebro. En ella se pueden reconocer las unidades Tectosedimentarias: T4 y T5 definidas para la cuenca del Ebro (e.g., González 1989; Villena *et al.*, 1996; Arenas *et al.*, 2001; Muñoz *et al.*, 2002; Pardo *et al.*, 1989, 2004; Luzón 2001, 2005). La unidad T4 (Chatiense–Aquitaniense) (ver Agustí *et al.*, 1994; Pardo *et al.*, 1989, 2004; Luzón 2001, 2005) incluye la parte inferior e intermedia de la Formación Sariñena, mientras que la T5 (Aquitaniense–Burdigaliense) (ver Agustí *et al.*, 1994; Pardo *et al.*, 1989, 2004; Luzón 2001, 2005) abarcaría su parte superior.

Desde un punto de vista estratigráfico, el yacimiento de La Val estaría situado en la parte inferior de esta Formación, por lo tanto se establecería su edad en Chatiense (Oligoceno Superior) de acuerdo con Pardo *et al.*, (2004) para la edad de la Formación Sariñena en la zona de estudio. Esta observación vendría apoyada a su vez por la aparición del helecho *Acrostichum lanzaeanum* cuyo último registro en la Península Ibérica corresponde con esta edad (Chatiense) (ver Postigo-Mijarra *et al.*, 2009).

Desde un punto de vista petrológico, en la sucesión estratigráfica de La Val únicamente aparecen rocas sedimentarias (detríticas en su mayoría), no observándose ningún tipo de estructura tectónica que las afecte. Estas rocas se disponen generalmente en estratos tabulares de potencia variable, presentando un pequeño buzamiento (017/14NW). El yacimiento se compone básicamente y en casi su totalidad de una alternancia de capas de lutitas y areniscas con intercalaciones de estos mismos tipos de roca. No obstante, a partir de muestras de mano se han podido también reconocer las siguientes litologías: conglomerados, margas y, de forma muy escasa, yesos.

Existe un dominio claro de las lutitas dentro del conjunto, en las cuales se observa una presencia variable de arena y carbonato, habiéndose establecido de visu una diferenciación en base a esos componentes en: lutitas, lutitas arenosas, lutitas calcáreas y lutitas margosas. En algunos casos, se ha podido distinguir también la presencia de limolitas. La segunda litología dominante son las areniscas. Su tamaño de grano varía desde fino a grueso y pueden llegar a observarse localmente hiladas de conglomerados dentro de estos niveles. Respecto de los conglomerados, éstos son muy escasos frente a la proporción de lutitas y areniscas y están formados principalmente por cantos de cuarcita. Finalmente, la presencia de yesos se limita a unos pequeños niveles hacia la base del yacimiento, los cuales no llegan al milímetro de espesor. De igual manera, también se observan yesos de origen diagenético rellenando principalmente pequeñas fracturas.

En La Val se han levantado un total de 14 perfiles estratigráficos (Figs. 18-24) a escala 1/25. Estos perfiles abarcan toda la extensión lateral y vertical considerada del yacimiento. Los perfiles empezaron a ser levantados desde el extremo Oeste (W) del afloramiento hasta finalizar en su extremo Este (E). Estas columnas permiten reconocer y seguir los cambios laterales de facies que se observan, así como la extensión lateral de los niveles con fósiles que se han considerado (ver Apéndice 3). Las columnas estratigráficas han sido designadas mediante letras y ordenadas por orden alfabético: A, B, C, D, D1, E, F, G, H, I, J, K, L y M.

Siendo el perfil A el primero que comienza desde el Oeste (W) del yacimiento y el M, el último, al Este (E). El perfil D1 se levantó aledaño al perfil D, pero perpendicular a este último, designándose para diferenciarlo añadiendo un número a su letra. La potencia máxima registrada fue para el perfil G con casi 15 metros de potencia (14,89 m), siendo el más representativo de todo el yacimiento junto con el M. Finalmente, se ha establecido un perfil tipo para todo el yacimiento y para el área donde se encuentra ubicado, donde quedan recogidos todos los niveles con fósiles (ver Apéndices 3 y 4).

Las coordenadas UTM de cada uno de estos perfiles han sido determinadas a partir del mapa topográfico Hoja nº 31-12 (288) Fonz a escala 1/50.000 Serie L (año 1991) del Servicio Geográfico del Ejército, Cartografía militar de España (ver Apéndice 4). Sin embargo, la escasa resolución que da esta escala y la pequeña potencia considerada en las columnas no ha permitido dar unas coordenadas más precisas, de ahí que se observe en algunas de ellas que tanto el muro como el techo de la columna presentan las mismas coordenadas. Las descripciones de cada uno de los perfiles estratigráficos realizados son las siguientes:

Columna estratigráfica A (Fig. 18):

Se han levantado 8,12 metros de potencia y se ha distinguido un único tramo. Las coordenadas UTM de la base y techo son respectivamente: 31TBG725606 y 31TBG725606. Está levantada a las afueras de la localidad de Estadilla, siguiendo dirección Norte, en las inmediaciones del paraje conocido como barranco de La Val. De muro a techo se ha distinguido el siguiente tramo:

Yacente: cubierto.

Alternancia de lutitas marrones a grises y areniscas grises a marrones anaranjadas u amarillentas, con intercalaciones de conglomerados marrones a grises.

Lutitas: generalmente arenosas y calcáreas, laminadas, dispuestas en estratos tabulares, normalmente de base y techo planos de 8 a 16 cm de potencia. Presentan laminación

horizontal y estructuras por escape de fluidos. Se reconoce bioturbación de hábito horizontal y vertical, así como escasos fragmentos de restos vegetales. Se observan nódulos y páttinas ferruginosas. A techo del tramo de lutitas, se reconoce un nivel de arenisca de grano grueso de base y techo alabeado de 3 cm de potencia con ripples asimétricos y bioturbación de hábito horizontal.

Areniscas a muro: 1,44 metros de areniscas de grano medio a grueso, fino hacia la parte superior, en estrato tabular de techo plano y base ondulada, con laminación horizontal y estratificación cruzada en surco. A mitad de la capa se distinguen hiladas de conglomerados: de textura grano–sostenida, con cantos predominantemente cuarcíticos, sub–redondeados a redondeados de baja esfericidad, con centilo de 1 cm, matriz de arenisca gris a marrón anaranjada de grano grueso sin cemento, en niveles de hasta 3 cm de potencia. Igualmente, en la parte superior se reconocen lechos de lutitas a lutitas arenosas marrones, laminadas, de potencia centimétrica.

Areniscas a techo: 4,65 m de areniscas de grano grueso, medio hacia la parte superior del conjunto, dispuestas en estrato de base canaliforme y techo plano. Presentan laminación horizontal y estratificación cruzada en surco, así como clastos blandos.

Conglomerados: de textura grano–sostenida, de naturaleza principalmente cuarcítica, redondeados a sub–redondeados de baja esfericidad, de 2 cm de centilo con matriz de arenisca gris de grano grueso a medio, sin cemento. Dispuestos en niveles de base alabeada a plana y techo irregular a plano de 2 a 23 cm de potencia. Se reconoce laminación horizontal y estratificación cruzada en surco.

Columna estratigráfica B (Fig. 18):

Se han levantado 9,06 metros de potencia y se ha distinguido un tramo. Las coordenadas UTM de la base y del techo son respectivamente: 31TBG725606 y 31TBG725606. Está levantada a las afueras del pueblo de Estadilla, siguiendo dirección Norte,

en las inmediaciones del barranco de La Val. De muro a techo se ha distinguido el siguiente tramo:

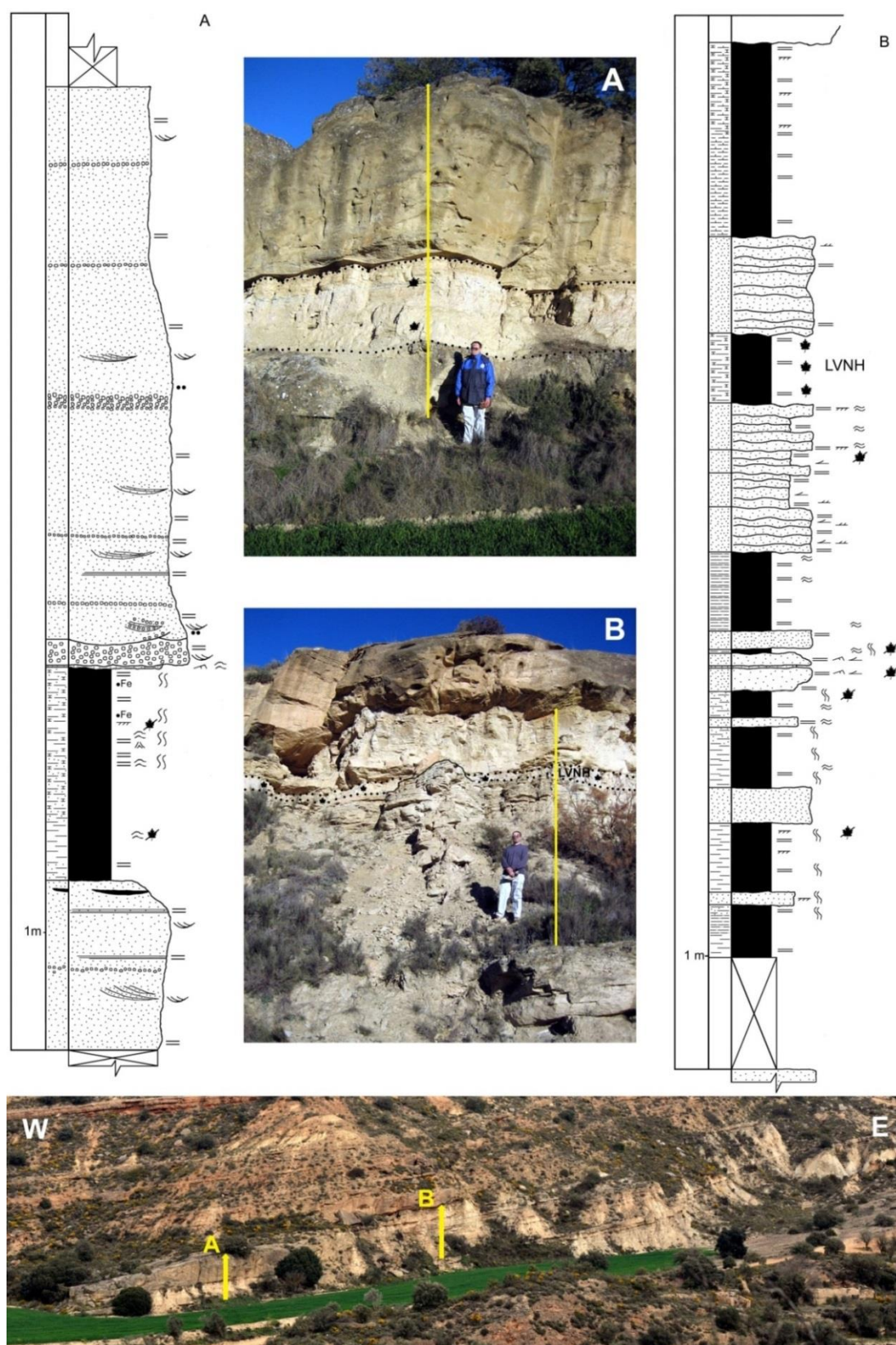


Figura 18. Perfiles A y B dentro del yacimiento de La Val. Para la leyenda ver Figura 27.

Yacente: Areniscas grises a amarillas anaranjadas.

Alternancia de lutitas grises, grises azuladas a marrones y marrones rojizas o anaranjadas con intercalaciones de limolitas grises azuladas a marrones anaranjadas, y areniscas grises, grises azuladas a marrones anaranjadas.

Lutitas: arenosas a mitad del tramo, siendo calcáreas y margosas a techo. Generalmente laminadas, dispuestas en estratos tabulares de base y techo normalmente planos, a veces, alabeados, de hasta 36 cm de potencia. Se reconoce laminación horizontal, bioturbación de hábito vertical y horizontal y escasos restos vegetales, excepto a techo, donde son muy abundantes. Aparecen también pátinas ferruginosas.

Limolitas: laminadas, dispuestas en estratos tabulares de base y techo planos de hasta 38 cm de potencia. Presentan laminación paralela y bioturbación de hábito horizontal.

Areniscas: de grano medio a fino, dispuestas en estratos tabulares de base y techo planos, siendo alabeados a techo, de 2 a 30 cm de potencia. Se identifican: laminación horizontal, de bajo ángulo, laminación cruzada y ripples asimétricos. Se observa bioturbación de hábito vertical y horizontal y escasos restos vegetales. Se reconoce la presencia de pátinas ferruginosas.

Columna estratigráfica C (Fig. 19):

Se ha levantado 1,29 metros de potencia y se ha distinguido un tramo. Las coordenadas UTM de la base y techo son respectivamente: 31TBG725606 y 31TBG725606. Está levantada a las afueras de la localidad de Estadilla, siguiendo dirección Norte en las inmediaciones del barranco de La Val. De muro a techo se ha distinguido el siguiente tramo:

Yacente: lutitas calcáreas arenosas grises a marrones.

Areniscas grises claras a azuladas con intercalaciones de lutitas grises claras azuladas a marrones.

Areniscas: de grano fino a medio, en estratos tabulares de base plana, ocasionalmente alabeada, y techo plano, de 6 a 41 cm de potencia. Se reconoce laminación paralela. Se han identificado restos vegetales, bioturbación de hábito vertical y nódulos ferruginosos.

Lutitas: calcáreo arenosas, laminadas, dispuestas en niveles tabulares de base y techo planos, ocasionalmente alabeados, de hasta 10 cm de potencia. Se reconoce laminación horizontal. Se han identificado moldes de raíces, bioturbación de hábito vertical y fragmentos vegetales.

Columna estratigráfica D (Fig. 19):

Se han levantado 7,77 m de potencia y se ha distinguido un tramo. Las coordenadas UTM de la base y techo respectivamente son: 31TBG725606 y 31TBG725606. Está levantado a las afueras de la localidad de Estadilla, siguiendo dirección Norte en las inmediaciones del barranco de La Val. De muro a techo se ha reconocido el siguiente tramo:

Yacente: cubierto.

Alternancia de lutitas grises claras u oscuras a marrones claras, oscuras o anaranjadas y areniscas grises claras a marrones anaranjadas con intercalaciones de lutitas grises claras u oscuras a marrones.

Lutitas: carbonatadas, arenosas y algo margosas a techo. Normalmente laminadas, masivas a techo, dispuestas en estratos tabulares generalmente de techo y base planos, ocasionalmente ondulados, de 4 a 31 cm de potencia. Presentan laminación horizontal, moldes de raíces, restos vegetales de conservación variable, desde restos de madera hasta restos de hojas bien conservadas, y bioturbación de hábito vertical, horizontal e irregular. Se identifican nódulos y pántinas ferruginosas y clastos blandos.

Areniscas: de grano medio, fino o grueso a muro, dispuestas en estratos tabulares de base y techo normalmente planos, hacia techo ondulados, de hasta 56 cm de potencia.

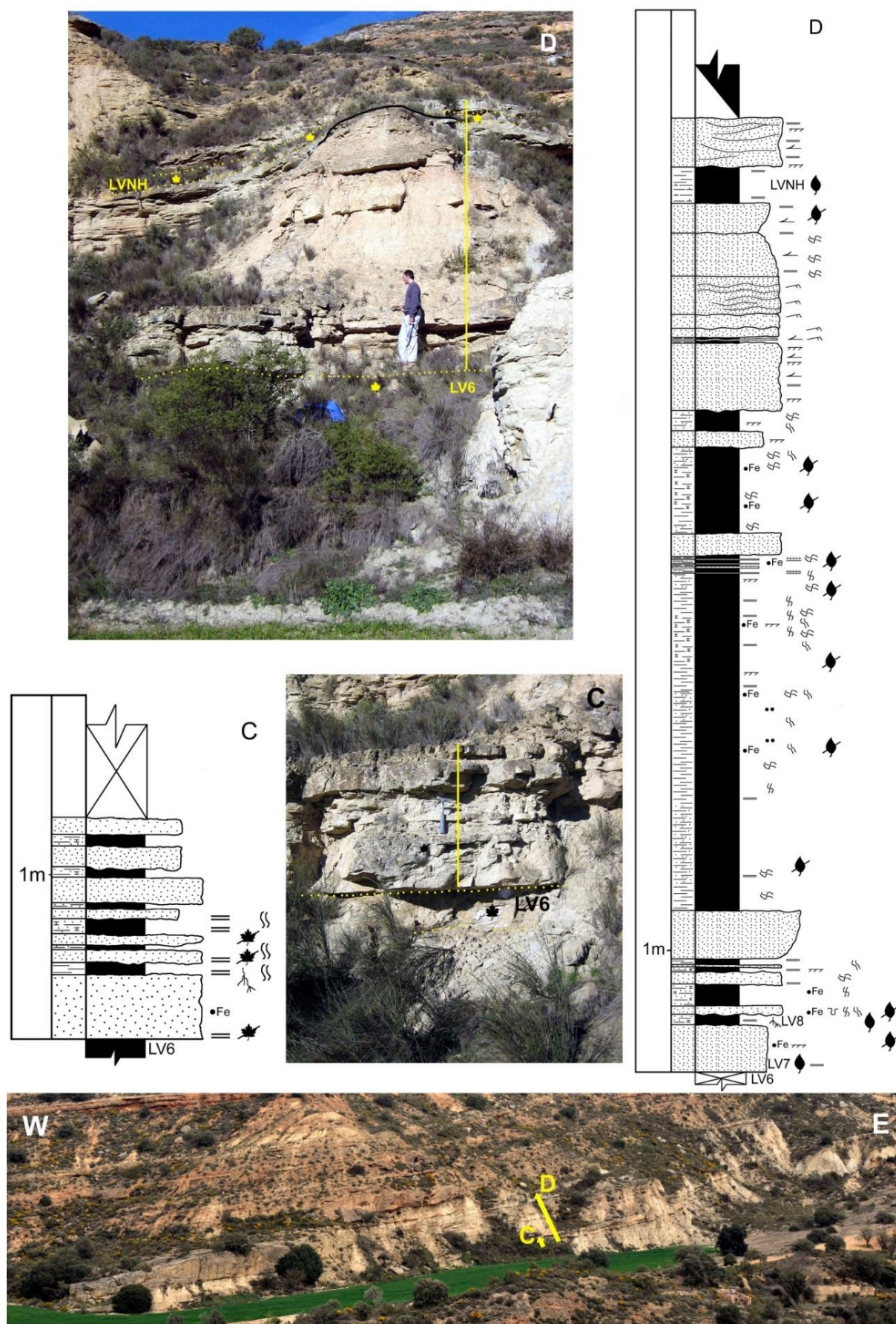


Figura 19. Perfiles C y D en el yacimiento de La Val. Para la leyenda ver Figura 27.

Se observa laminación horizontal, de bajo ángulo y ripples asimétricos, hacia la base del tramo aparecen estructuras por deformación por carga (load casts). Se identifican restos vegetales de madera hacia la parte superior del tramo y diversos fragmentos vegetales, además de bioturbación de hábito irregular, horizontal y vertical. Hay pátinas y nódulos ferruginosos. Hacia la base, dentro de estas areniscas pueden observarse pasadas de lutitas de hasta un centímetro de espesor.

Hacia la mitad del tramo se reconoce un bandeo de finas láminas de lutita y arenisca. Esta arenisca es de color gris de grano fino de hasta 2 cm de potencia.

Columna estratigráfica D1 (Fig. 20):

Se han levantado 1,72 metros de potencia y se ha distinguido un tramo. Las coordenadas UTM de la base y techo son respectivamente: 31TBG725606 y 31TBG725606. Está levantada a las afueras de la localidad de Estadilla siguiendo dirección Norte en las inmediaciones del paraje conocido como de La Val. De muro a techo se ha distinguido el siguiente tramo:

Yacente: cubierto.

Alternancia de areniscas marrones claras y lutitas calcáreas arenosas marrones o grises azuladas claras.

Areniscas: de grano medio, fino a muro y grueso a techo del tramo, dispuestas en estratos tabulares de base y techo planos de 4 a 32 cm de potencia. Con laminación horizontal. Se identifican restos vegetales y de raíces, además de nódulos y pátinas ferruginosas.

Lutitas: laminadas, dispuestas en niveles tabulares de base y techo planos, de 15 a 31 cm de potencia. Con laminación horizontal. Se reconocen fragmentos vegetales, moldes de raíces y bioturbación de hábito vertical. Hay nódulos y pátinas ferruginosas.

Columna estratigráfica E (Fig. 20):

Se han levantado 3,54 metros de potencia y se ha distinguido un tramo. Las coordenadas UTM de la base y techo son respectivamente: 31TBG725606 y 31TBG725606. Está levantada a las afueras del pueblo de Estadilla, siguiendo dirección Norte, en las inmediaciones del paraje conocido como de La Val. De muro a techo se ha reconocido el siguiente tramo:

Yacente: cubierto.

Alternancia de lutitas calcáreas marrones a grises claras o azuladas y areniscas marrones claras a oscuras con intercalaciones de lutitas grises a marrones claras.

Lutitas: arenosas a mitad del tramo, laminadas a masivas, dispuestas en estratos tabulares de base y techo normalmente planos, de 8 a 47 cm de potencia. Se observa laminación horizontal, de bajo ángulo y convolucionada, y estructuras por deformación por carga (load casts). Se reconocen bioturbación de hábito irregular y vertical, moldes de raíces y restos vegetales. Se identifican nódulos y pántinas ferruginosas.

Areniscas: de grano medio a grueso, dispuestas en estratos tabulares de techo y base planos, a veces alabeados, de 10 a 74 cm de potencia. Se reconocen laminación horizontal y estructuras por deformación por carga (load casts), restos vegetales y de raíces, así como bioturbación de hábito vertical. Se identifican nódulos ferruginosos.

Existen pasadas de yeso blanco fibroso de potencia milimétrica hacia el techo del tramo, posiblemente de origen diagenético.

Columna estratigráfica F (Fig. 21):

Se han levantado 6,51 m de potencia y se ha distinguido un tramo. Las coordenadas UTM de la base y techo son respectivamente: 31TBG725606 y 31TBG725606. Está levantada a las afueras del pueblo de Estadilla, siguiendo dirección Norte en las inmediaciones del barranco conocido como de La Val. De muro a techo se ha reconocido el siguiente tramo:

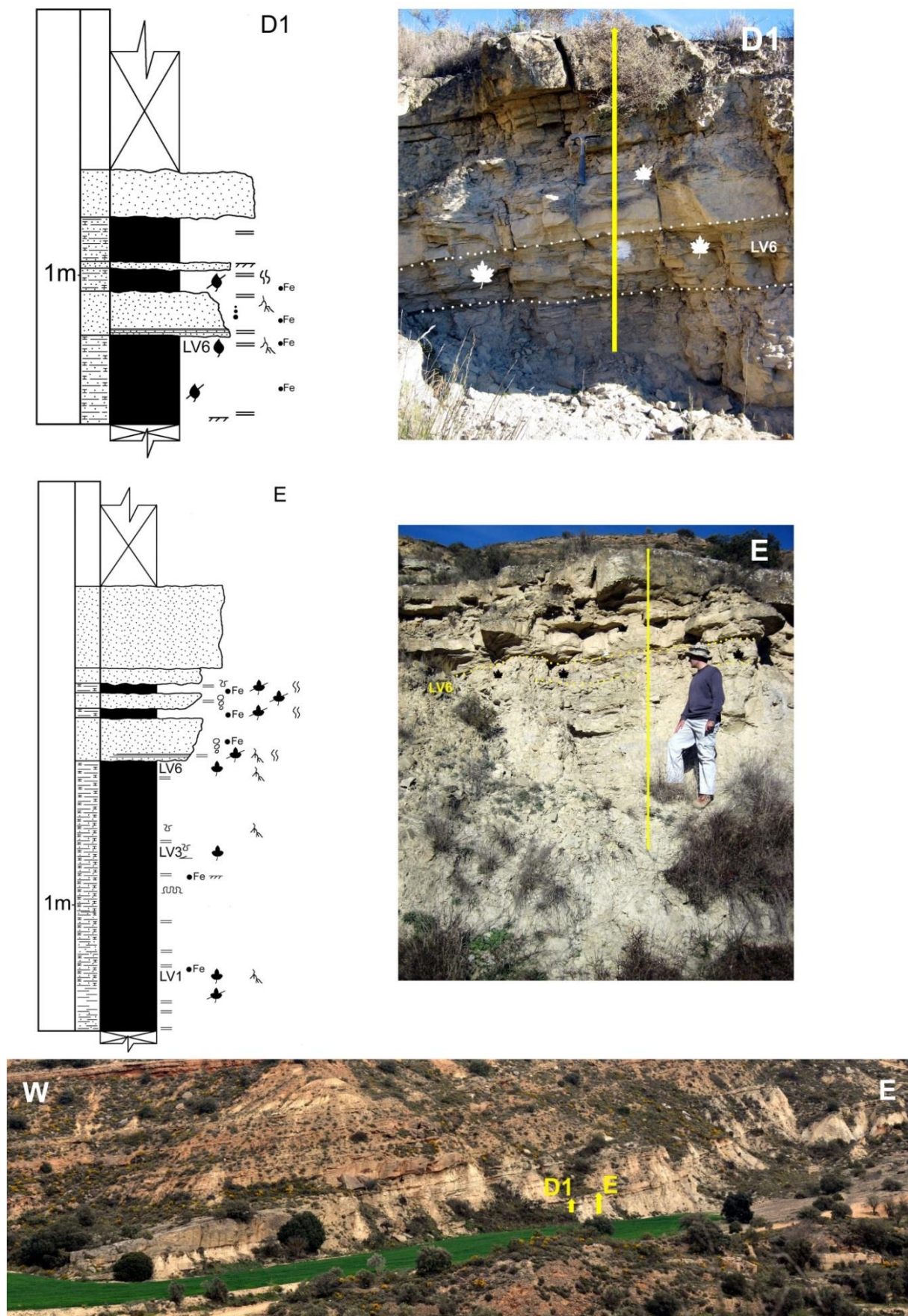


Figura 20. Situación de los perfiles D1 y E en La Val. Para la leyenda ver Figura 27.

Yacente: cubierto.

Alternancia de lutitas marrones claras u oscuras a grises claras o azuladas y areniscas marrones claras a oscuras con intercalaciones de lutitas grises a marrones claras.

Lutitas: normalmente calcáreas y arenosas, laminadas a masivas, dispuestas en estratos tabulares de base y techo generalmente planos, a veces alabeados, de 5 a 60 cm de potencia. Se reconoce laminación horizontal. Hacia la parte alta del tramo se identifican restos vegetales, moldes de raíces y bioturbación de hábito vertical. Se reconocen también nódulos y pántinas ferruginosas.

Areniscas: de grano medio, grueso a techo, en secuencia grano–creciente, dispuestas en estratos tabulares de base y techo generalmente planos de 15 a 95 cm de potencia. Se reconoce laminación horizontal, y a muro, estructuras por deformación por carga (load casts). Se reconocen restos vegetales, además de nódulos ferruginosos.

A muro del tramo, se han identificado pasadas de areniscas marrones claras de grano fino con bases alabeadas de 0,5 a 1 cm de potencia, y pántinas ferruginosas. Igualmente, se reconocen a muro, y ocasionalmente a techo, pasadas de yeso blanco fibroso de potencia milimétrica.

Columna estratigráfica G (Fig. 21):

Se han levantado 14,89 m de potencia y se ha distinguido un único tramo. Las coordenadas UTM de la base y techo son respectivamente: 31TBG725606 y 31TBG725606. Está levantada a las afueras del pueblo de Estadilla, siguiendo dirección Norte en el barranco de La Val. De muro a techo se ha reconocido el siguiente tramo:

Yacente: cubierto.

Alternancia de lutitas grises, grises azuladas, rojas–amarillentas o marrones claras u oscuras con intercalaciones de areniscas amarillas, marrones–anaranjadas, claras u oscuras a

grises, y areniscas con intercalaciones de lutitas grises claras y limolitas marrones a anaranjadas.

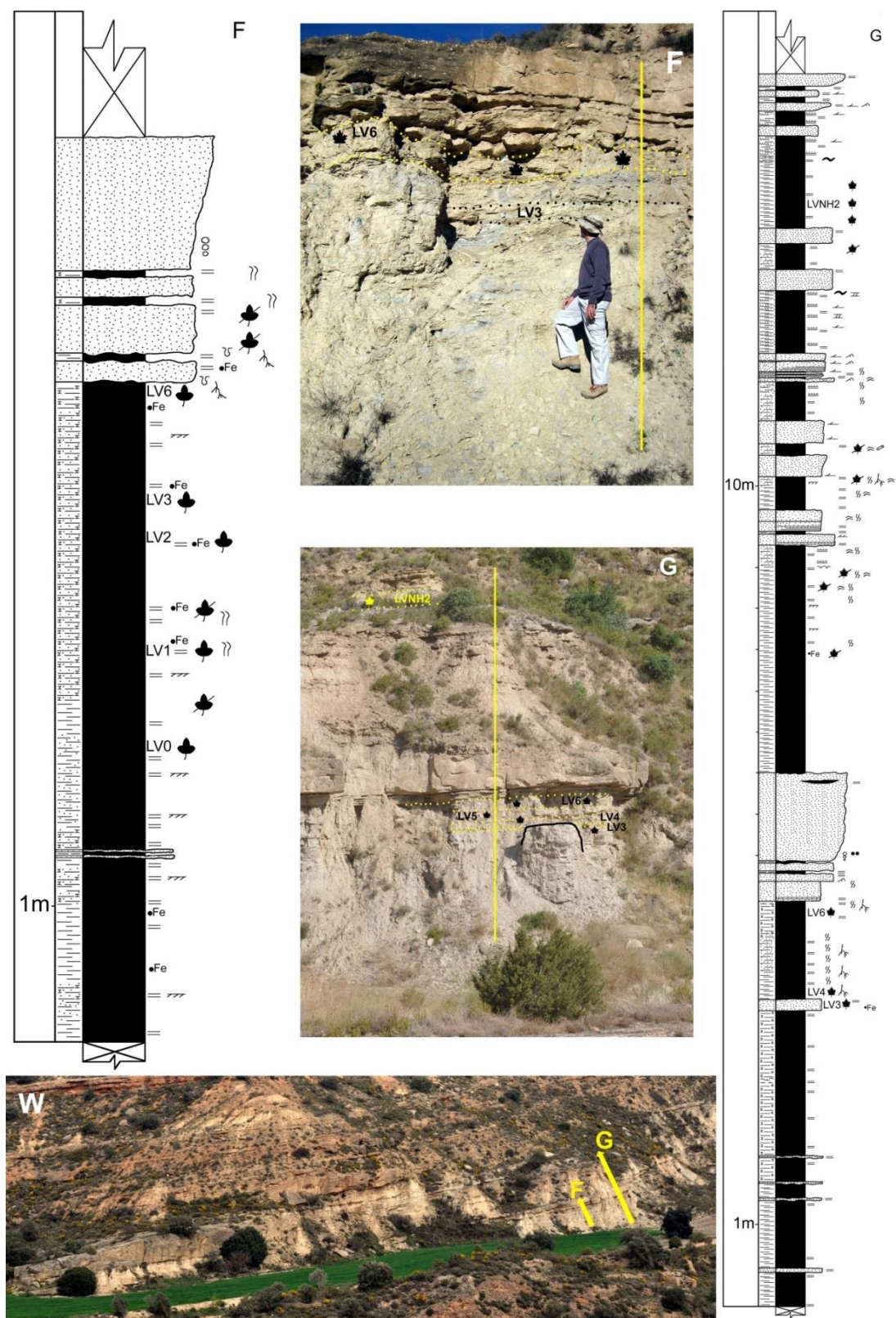


Figura 21. Perfiles F y G en el yacimiento de La Val. Para la leyenda ver Figura 27.

Lutitas: calcáreas y con algún nivel margoso a muro, más arenosas a partir de la parte media del tramo, de textura masiva o laminada, finamente laminadas a muro, dispuestas en estratos tabulares, normalmente de techo y base planas de hasta 90 cm de potencia. Se reconocen laminación horizontal, de bajo ángulo, cruzada planar y laminación flaser. Hacia techo se observan facies heterolíticas, formadas por niveles alternantes de lutitas marrones claras u oscuras a amarillentas o anaranjadas que oscilan entre 0,2 y 2 cm de potencia y areniscas grises a marrones claras de grano fino a muy fino de 0,5 a 9 cm de potencia. Se identifican grietas de desecación, moldes de raíces, restos vegetales y bioturbación de hábito vertical, horizontal e inclinado. Se reconocen nódulos y páttinas ferruginosas. Localmente se observan galerías de actividad orgánica de tamaño centimétrico.

Areniscas: ocasionalmente lutíticas, de grano fino a medio, grueso a muro, dispuestas en estratos tabulares de base y techo generalmente planos o alabeados de 6 a 110 cm de potencia. Con laminación horizontal, de bajo ángulo, cruzada y ripples asimétricos, además de clastos blandos hacia la base del tramo. Se observan a veces restos de madera, bioturbación de hábito vertical y horizontal y nódulos ferruginosos.

Limolitas: laminadas, dispuestas en niveles tabulares de base y techo planos de hasta 10 cm de potencia. Presentan laminación paralela y flaser.

Ocasionalmente, a muro del tramo, se reconocen lechos de lutitas marrones de geometría lenticular y potencia centimétrica dentro de los paquetes de arenisca de mayor potencia, observándose laminación paralela en estas lutitas; a su vez, a techo de algunos niveles de arenisca de escasa potencia, se reconocen pasadas de yeso blanco fibroso.

Columna estratigráfica H (Fig. 22):

Se han levantado 5,10 m de potencia y se ha distinguido un tramo. Las coordenadas UTM de la base y techo son: 31TBG726606 y 31TBG726606. El perfil estratigráfico está

levantado a las afueras de la localidad de Estadilla, siguiendo dirección Norte en las inmediaciones del barranco de La Val. De muro a techo se ha reconocido el siguiente tramo:

Yacente: cubierto.

Alternancia de lutitas grises azuladas a grises claras, amarillas oscuras o marrones con intercalaciones de areniscas marrones o grises claras, y areniscas marrones claras a oscuras, ocasionalmente grises claras, con intercalaciones de lutitas marrones.

Lutitas: generalmente calcáreas, laminadas a masivas, más arenosas a techo, dispuestas en estratos tabulares de hasta 1 metro de potencia, normalmente de muro y techo planos, a veces de base alabeada. Se reconoce laminación paralela, restos vegetales y de raíces, y bioturbación de hábito vertical, así como pequeños nódulos ferruginosos.

Areniscas: de grano muy fino o fino a medio, grueso a techo, en secuencia grano–creciente, a veces sin cemento, dispuestas en estratos tabulares, normalmente de base plana y techo alabeado, de 4 a 55 cm de potencia. Se observan laminación horizontal y ripples asimétricos. Presentan restos vegetales y moldes de raíces, además de nódulos ferruginosos y clastos blandos a techo.

Columna estratigráfica I (Fig. 22):

Se han levantado 4,54 m de potencia y se ha distinguido un tramo. Las coordenadas UTM de la base y techo son: 31TBG726606 y 31TBG726606. Está levantada a las afueras del pueblo de Estadilla, siguiendo dirección Norte en las inmediaciones del paraje conocido como de La Val. De muro a techo se ha reconocido el siguiente tramo:

Yacente: cubierto.

Alternancia de lutitas grises azuladas a marrones claras u oscuras, con intercalaciones de areniscas grises a marrones claras, y areniscas marrones oscuras a claras algo grisáceas con intercalaciones de lutitas marrones a grises claras azuladas.

Lutitas: calcáreas a muro, más arenosas a partir de la mitad del tramo, a techo algo margosas, de textura laminar a masiva. Se disponen en estratos tabulares, generalmente de base y techo planos, de hasta 75 cm de potencia. Presentan laminación horizontal. Se reconocen restos vegetales en la base y hacia el techo, bioturbación de hábito vertical, horizontal e inclinado, moldes de raíces y nódulos ferruginosos.

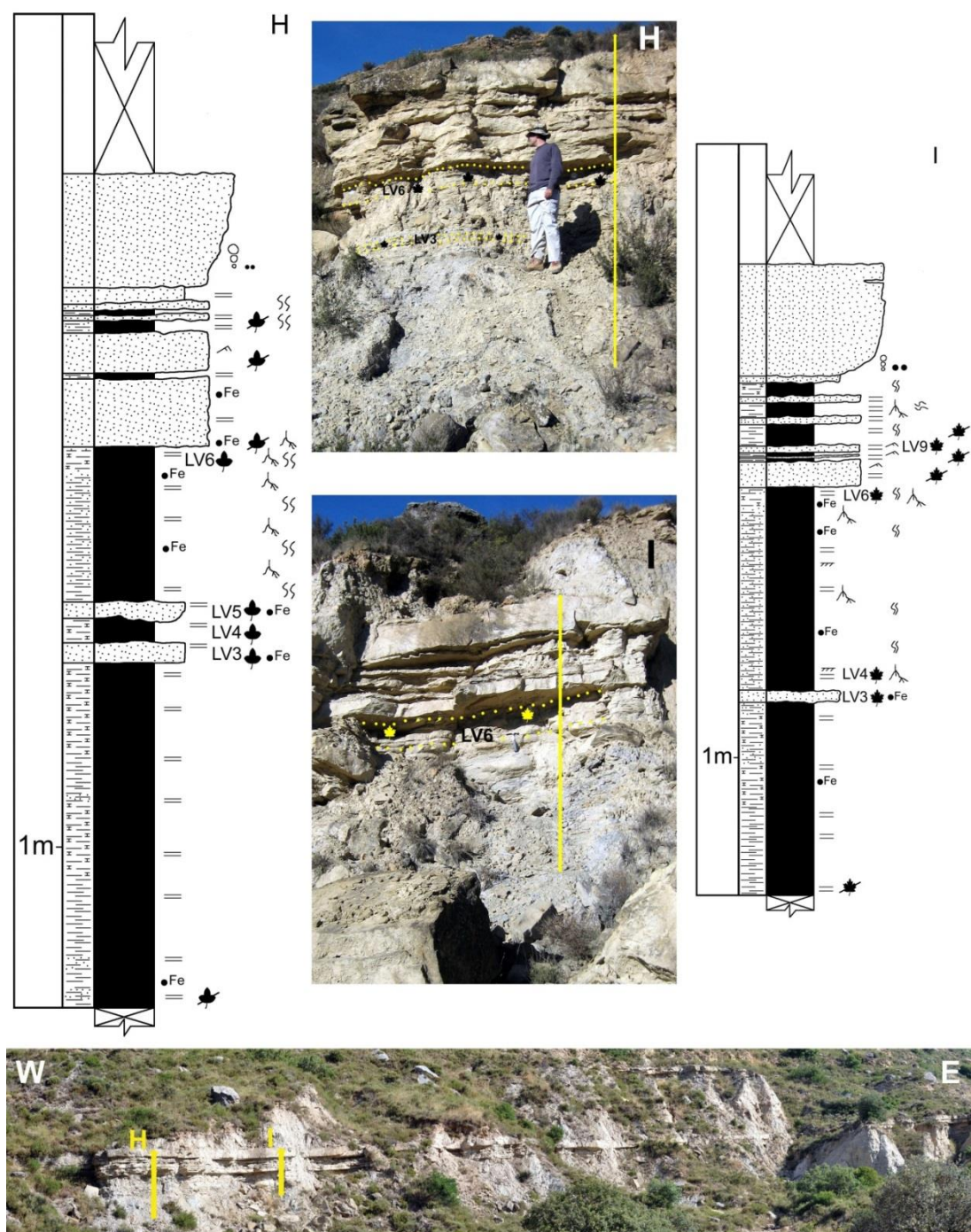


Figura 22. Perfiles H e I en el yacimiento de La Val. Para la leyenda ver Figura 27.

Areniscas: de grano medio, fino a muro, grueso a techo del tramo en secuencia grano–creciente, dispuestas en estratos tabulares, normalmente de base y techo planos, de hasta 72 cm de potencia. Se reconocen ripples asimétricos y laminación horizontal. Se identifican restos vegetales, moldes de raíces, clastos blandos y nódulos y pátinas ferruginosas.

Columna estratigráfica J (Fig. 23):

Se han levantado 6,78 m de potencia y se ha distinguido un tramo. Las coordenadas UTM de la base y techo son: 31TBG726606 y 31TBG726606. Está levantada a las afueras de la localidad de Estadilla, siguiendo dirección Norte, en el barranco de La Val.

De muro a techo se ha reconocido el siguiente tramo:

Yacente: cubierto.

Alternancia de lutitas grises claras a grises azuladas claras u oscuras a marrones, marrones claras o marrones rojizas con intercalaciones de areniscas, y areniscas marrones claras a oscuras.

Lutitas: en general arenosas, calcáreas a muro, y localmente algo margosas, de textura laminar a masiva, dispuestas en niveles tabulares, normalmente de base y techo planos de hasta 60 cm de potencia. Se reconoce laminación horizontal y, hacia techo, laminación heterolítica constituida por una alternancia de bandas de lutitas o lutitas arenosas y arenisca de grano fino a muy fino de hasta 0,5 cm de espesor. Presentan bioturbación de hábito horizontal, vertical e inclinado, moldes de raíces y fragmentos vegetales de madera y hojas, galerías de actividad orgánica de pequeñas dimensiones, y nódulos y pátinas ferruginosas.

Areniscas: de grano medio, localmente grueso, a veces fino, en secuencia grano–creciente hacia la parte inferior del tramo, dispuestas en estratos tabulares de base y techo alabeado o plano de 9 a 60 cm de potencia. Se reconoce laminación horizontal, flaser y ripples asimétricos. Se identifican fragmentos vegetales preferentemente a muro, y bioturbación de

hábito vertical, además de páttinas y nódulos ferruginosos, localmente se reconocen cantos dispersos de cuarcita de tamaño milimétrico y clastos blandos.

Columna estratigráfica K (Fig. 23):

Se han levantado 4,10 m de potencia y se ha distinguido un tramo. Las coordenadas UTM de la base y techo son: 31TBG726606 y 31TBG726606. Está levantada a las afueras de la localidad de Estadilla, siguiendo dirección Norte, en el barranco de La Val.

De muro a techo se ha reconocido el siguiente tramo:

Yacente: cubierto.

Alternancia de areniscas marrones oscuras o claras a grises claras y lutitas grises claras o grises azuladas a marrones claras u oscuras con intercalaciones de areniscas marrones claras.

Areniscas: de grano medio, grueso a techo del tramo, localmente fino, dispuestas en estratos tabulares normalmente de base alabeada e incluso irregular y techo plano de 3 cm a 72 cm de potencia. Se reconoce laminación horizontal y ripples asimétricos; bioturbación de hábito vertical, moldes de raíces y restos vegetales. Se observa la presencia de páttinas ferruginosas.

Lutitas: calcáreas a muro, más arenosas a partir de la mitad del tramo, generalmente masivas, dispuestas en estratos tabulares de hasta 96 cm de potencia, de base y techo normalmente planos, a veces alabeados. Presentan laminación horizontal, moldes de raíces, bioturbación de hábito vertical e inclinado, nódulos y páttinas ferruginosas. A techo se observan estructuras generadas por deformación por carga (load casts).

Se observa una pasada de yeso fibroso blanco de potencia milimétrica a techo del tramo.

Columna estratigráfica L (Fig. 24):

Se han levantado 5,90 m de potencia y se ha distinguido un tramo. Las coordenadas UTM de la base y techo son respectivamente: 31TBG726606 y 31TBG726606. Está

levantada a las afueras del pueblo de Estadilla, siguiendo dirección Norte, en las inmediaciones del barranco de La Val. De muro a techo se ha reconocido el siguiente tramo:

Yacente: cubierto.

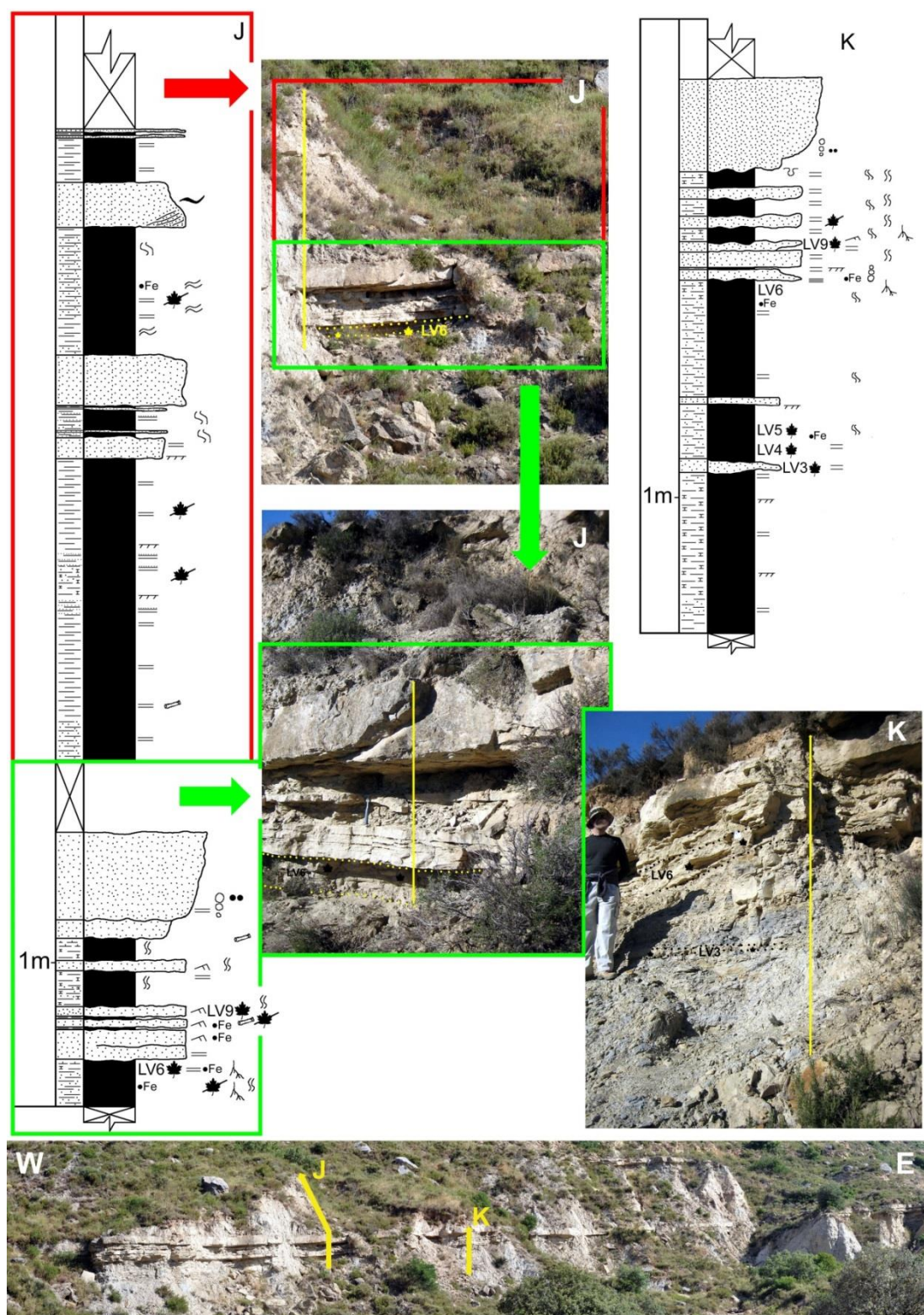


Figura 23. Perfiles J y K en el yacimiento de La Val. Para la leyenda ver Figura 27.

Alternancia de areniscas marrones claras u oscuras a grises claras y lutitas grises claras u oscuras, marrones y marrones anaranjadas a grises azuladas con intercalaciones de areniscas grises o grises claras.

Areniscas: de grano medio, localmente grueso o fino, dispuestas en estratos tabulares de base y techo plano a irregular de hasta 68 cm de potencia. Presentan laminación horizontal, estructuras por deformación por carga (load casts) y ripples asimétricos. Se observan restos vegetales, pátinas y nódulos ferruginosos, y clastos blandos de lutita a muro.

Lutitas: generalmente calcáreas a muro, más arenosas a techo, de textura laminar, a veces masivas, dispuestas en estratos tabulares generalmente de base y techo planos de hasta 70 cm de potencia. Se reconoce laminación paralela, estructuras por deformación por carga (load casts), bioturbación de hábito horizontal, inclinado y vertical, restos vegetales, predominantemente de madera a techo, hacia la base se localizan galerías de actividad orgánica, y nódulos y pátinas ferruginosas.

Columna estratigráfica M (Fig. 24):

Se han levantado 10,85 m de potencia y se ha distinguido un tramo. Las coordenadas UTM de la base y techo son respectivamente: 31TBG727606 y 31TBG727606. Está levantada a las afueras de la localidad de Estadilla, siguiendo dirección Norte, en el barranco de La Val. De muro a techo se ha reconocido el siguiente tramo:

Yacente: cubierto.

Alternancia de areniscas grises a marrones grisáceas, marrones claras u oscuras con intercalaciones de lutitas marrones a grises claras u oscuras, y lutitas grises o grises azuladas a marrones o marrones anaranjadas, localmente rojizas, con intercalaciones de areniscas grises claras.

Areniscas: de grano fino a medio, grueso a muro, dispuestas en estratos tabulares de base plana o alabeada, localmente canaliforme, y techo normalmente planos, de hasta 72 cm de potencia. Con laminación horizontal, cruzada y ripples asimétricos.

Presentan restos principalmente, de madera, nódulos y pátinas ferruginosas y clastos blandos de lutita a muro. A techo se localizan lechos de lutitas marrones de hasta 2 cm de potencia dentro de algunos de los niveles de arenisca.

Lutitas: más calcáreas a muro y arenosas a techo, normalmente laminadas, dispuestas en estratos tabulares de base y techo generalmente planos, localmente alabeados, de hasta 90 cm de potencia. Presentan laminación horizontal, a techo se observa laminación heterolítica formada por láminas alternantes de lutitas y areniscas. Las láminas de arenisca son grises de grano fino de hasta 3 cm de espesor, mientras que las de lutita son marrones y de hasta 5 cm de potencia.

A techo se encuentran grietas de desecación y huellas de impacto de lluvia. Presentan bioturbación de hábito irregular, horizontal y vertical, moldes de raíces y restos vegetales, generalmente de madera; también se observan galerías de actividad orgánica e icnitas de aves hacia techo, nódulos y pátinas ferruginosas.

Aparte de los 14 perfiles descritos dentro del yacimiento propiamente dicho, La Val se encuentra formando parte de un conjunto litológico mayor, constituido fundamentalmente por una sucesión de capas de geometría tabular y espesor variable de areniscas, lutitas y conglomerados. De dicho conjunto, se ha levantado un perfil estratigráfico representativo del área incluyendo a La Val y cuya descripción es la siguiente (Fig. 25):

Se han levantado 81 metros de potencia y se han distinguido siete tramos. Las coordenadas UTM de la base y techo son respectivamente: 31TBG727606 y 31TBG727608. Está levantada a las afueras de la localidad de Estadilla, siguiendo dirección Norte, en el barranco denominado de La Val. De muro a techo se han distinguido los siguientes tramos:

Yacente: cubierto.

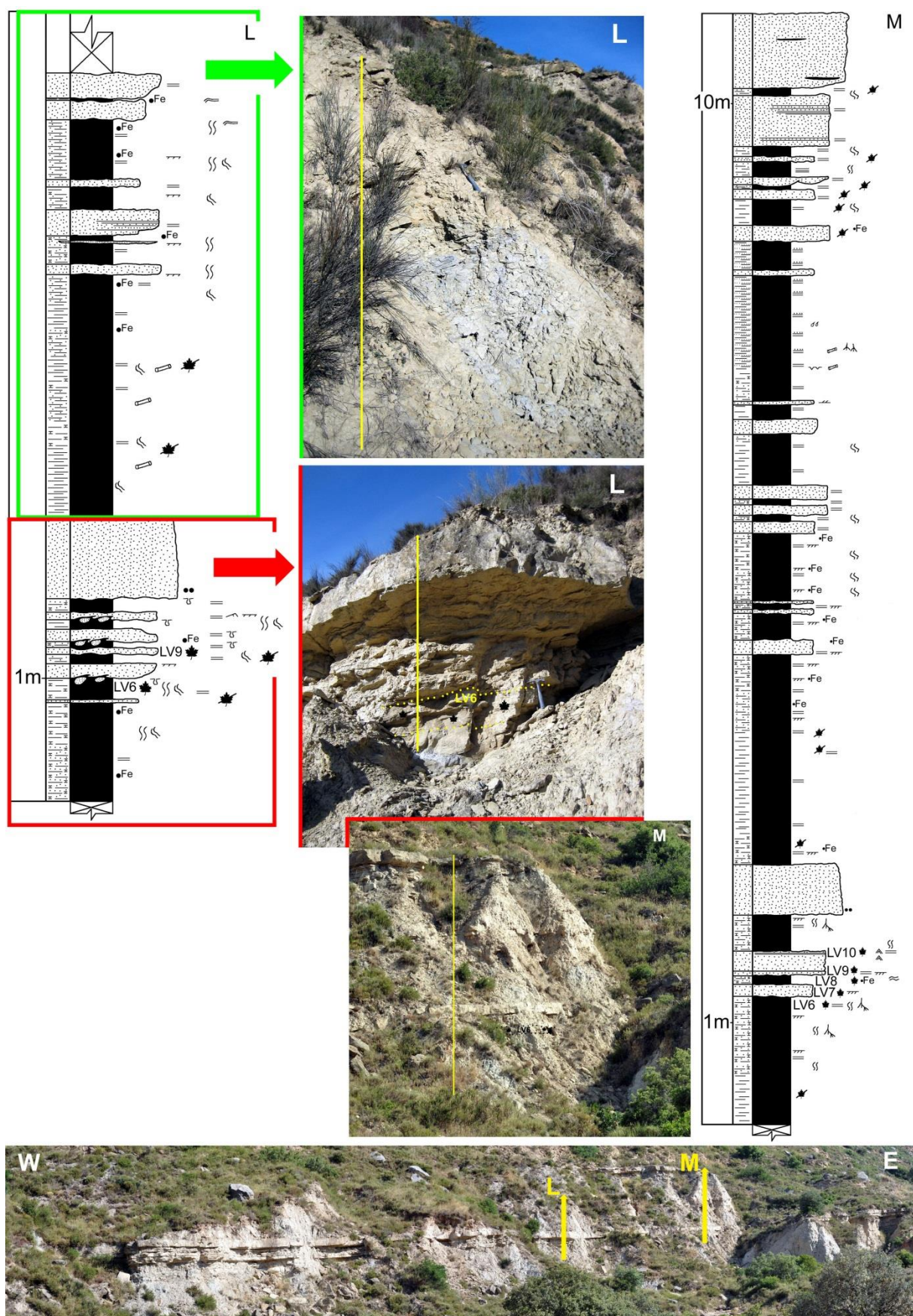


Figura 24. Perfiles L y M en el yacimiento de La Val. Para la leyenda ver Figura 27.

Tramo 1: 0,8 metros de conglomerados grises a marrones con intercalaciones de areniscas naranjas.

Conglomerados: de textura grano–no sostenida, de cantos mayoritariamente de caliza, redondeados a sub–angulosos con centilo de 10 cm con matriz de arenisca marrón de grano fino con cemento, dispuestos en estratos tabulares de 10 a 20 cm de potencia.

Areniscas: de grano medio, dispuestas en estratos tabulares de 8 a 15 cm de potencia.

Tramo 2: 24 metros de areniscas naranjas a amarillas con intercalaciones de conglomerados grises.

Areniscas: de grano fino a medio, grueso a techo, dispuestas en estratos tabulares de 4 a 74 cm de potencia. Se reconoce laminación horizontal, ripples asimétricos y estratificación cruzada en surco.

Conglomerados: de textura grano–no sostenida, de cantos de caliza, a veces cuarcíticos, redondeados a sub–angulosos con centilo de 6 cm, con matriz de arenisca naranja de grano fino sin cemento, dispuestos en estratos tabulares de 10 a 25 cm de potencia.

Tramo 3: 1,20 m. Cubierto.

Tramo 4: 15 metros de lutitas grises azuladas a marrones con intercalaciones de areniscas marrones o grises.

Lutitas: laminadas a masivas, dispuestas en estratos tabulares de hasta 90 cm de potencia, con laminación horizontal y heterolítica a techo. Se observan moldes de raíces, bioturbación y restos de plantas.

Areniscas: de grano fino a medio, grueso a techo, dispuestas en estratos tabulares, a veces canaliformes, de hasta 72 cm de potencia, con laminación paralela, ripples, laminación o estratificación cruzada en surco, laminación de bajo ángulo. Se observan restos de plantas y de madera.

Tramo 5: 21 metros de potencia. Alternancia de areniscas grises, marrones, naranjas o amarillas y lutitas grises, marrones o amarillentas.

Areniscas: de grano fino a medio, grueso a techo, dispuestas en estratos tabulares, a veces con base canaliforme, de hasta 50 cm de potencia. Se identifican laminación horizontal, estratificación cruzada en surco y planar, y ripples asimétricos. A techo se observan hiladas de cantos de caliza.

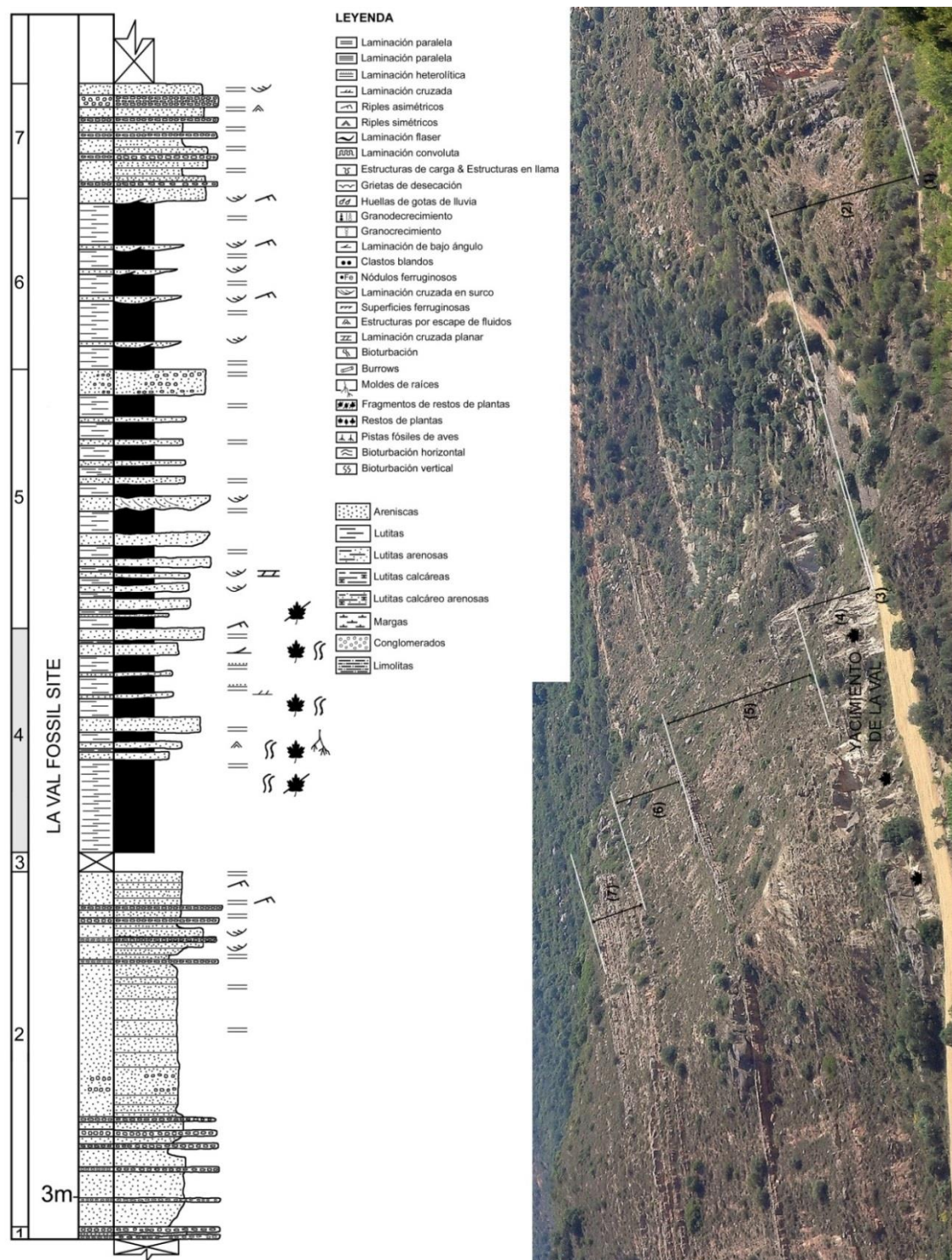


Fig. 25. Perfil estratigráfico general del barranco y panorámica del barranco de La Val.

Lutitas: laminadas, dispuestas en estratos tabulares de hasta un metro de potencia. Con laminación horizontal y fragmentos de plantas a muro.

Estas lutitas presentan algunas intercalaciones de areniscas grises o naranjas de grano fino o medio, dispuestas en estratos tabulares de 10 a 20 cm de potencia.

Tramo 6: 12 metros de lutitas marrones con intercalaciones de areniscas marrones a grises o naranjas.

Lutitas: laminadas o masivas, dispuestas en estratos tabulares de 10 a 50 cm de potencia. Con laminación horizontal.

Areniscas: de grano medio, dispuestas en estratos de techo plano y base canaliforme de hasta 40 cm de potencia. Se observa estratificación cruzada en surco y planar, ripples asimétricos y laminación paralela.

Tramo 7: 7 m. Alternancia de areniscas marrones y conglomerados grises.

Conglomerados: de textura grano–no sostenida, de cantos de caliza y cuarcita, redondeados, con centilo de 8 cm, con matriz arenosa parda de grano grueso con cemento, dispuestos en estratos tabulares de 20 a 70 cm de potencia.

Areniscas: de grano fino a medio o grueso, dispuestas en estratos tabulares de 10 a 50 cm de potencia. Se observa laminación paralela, ripples simétricos y estratificación cruzada en surco.

4.2.4 *Sedimentología del yacimiento de La Val*

Desde el punto de vista sedimentológico se han podido reconocer hasta tres tipos distintos de litofacies dentro de la zona de estudio donde se localiza el yacimiento de La Val (Fig. 26): tipos CA (CS, ver Luzón 2005), AtL (tSM, ver Luzón 2005) y AcL (chSM, ver Luzón 2005). Estas litofacies fueron definidas por Luzón (1998, 1999a, 1999b, 2001, 2005) y Luzón & González (2003) para el margen septentrional de la cuenca del Ebro y corresponden con depósitos de sistemas de abanicos aluviales y aluvio–fluviales de procedencia pirenaica

(e.g., Hirst & Nichols 1986; Luzón 2001, 2005; Luzón & González 2003; Yuste *et al.*, 2002, 2004).

En primer lugar, se reconocen las litofacies CA (Conglomerados y Areniscas) (Luzón 1999a, 1999b, 2001, 2005; Luzón & González 2003) (Fig. 26). Estas facies están formadas por conglomerados grises y areniscas marrones, con un predominio de los conglomerados frente a las areniscas.

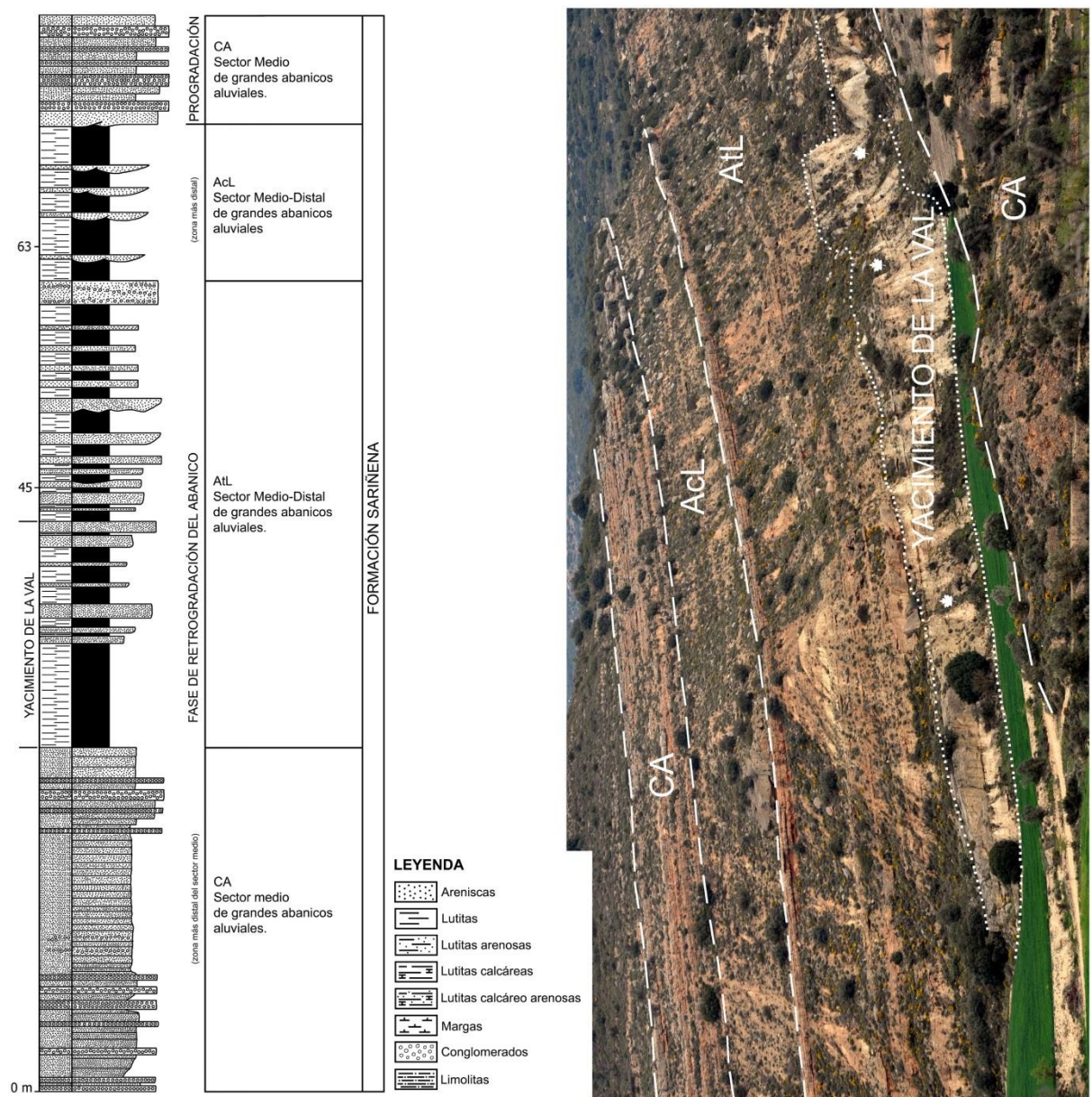


Figura 26. Perfil general del barranco de La Val y panorámica con la distribución de las litofacies reconocidas. Litofacies definidas según Luzón (1999b, 2001, 2005) y Luzón & González (2003). Modificado de Moreno-Domínguez *et al.*, (2016b).

Los conglomerados se presentan en estratos tabulares de hasta 70 cm de potencia, su textura es grano–sostenida en una matriz arenosa de grano fino a grueso, los cantos son redondeados y bien clasificados, y su naturaleza es predominantemente calcárea y cuarcítica. En cuanto a las areniscas, éstas son de grano fino a medio, a veces grueso, y se disponen en capas tabulares de 4 a 74 cm de potencia. Presentan diversas estructuras sedimentarias como laminación horizontal, estratificación cruzada en surco y ripples de corriente. De acuerdo con Luzón (2001, 2005) y Luzón & González (2003), estas litofacies se interpretan como el resultado de cursos acuosos de tipo braided con desarrollo de barras longitudinales y transversales. Estos depósitos detríticos corresponden con el sector medio de grandes abanicos aluviales (Luzón 1999b, 2001, 2005).

El siguiente tipo identificado son las facies AtL (Areniscas en cuerpos tabulares y Lutitas) (Luzón 1999a, 1999b, 2001, 2005; Luzón & González 2003) (Fig. 26). Comprenden areniscas grises, anaranjadas o amarillas y lutitas marrones o grises. Las areniscas son de grano fino a grueso dispuestas en estratos tabulares de hasta 72 cm de potencia, a veces con base canaliforme. Muestran laminación horizontal, estratificación cruzada planar y en surco, además de ripples asimétricos. Las lutitas son laminadas, a veces masivas, y se disponen en estratos tabulares de hasta un metro de espesor. Éstas presentan laminación horizontal y facies heterolíticas, bioturbación, moldes de raíces y numerosos restos vegetales. Dentro de este tipo de facies aparecen también pequeños niveles de conglomerados de hasta 3 cm de potencia intercalados dentro de los niveles de areniscas.

El último tipo son las facies AcL (Areniscas en cuerpos canalizados y lutitas) (Luzón 1999a, 1999b, 2001, 2005; Luzón & González 2003) (Fig. 26). Estas facies están formadas por areniscas grises o naranjas y lutitas marrones. Las areniscas son de grano medio y se disponen en estratos de base canaliforme de hasta 40 cm de potencia. Se reconocen distintas estructuras sedimentarias como laminación horizontal, estratificación cruzada planar y en

surco, y ripples. Las lutitas son laminadas o masivas y están dispuestas en estratos tabulares de 10 a 50 cm de potencia, presentando laminación horizontal.

La interpretación sedimentológica de las dos últimas litofacies corresponde con depósitos generados en extensas zonas de *overbank* o llanuras de inundación. Estas llanuras estarían surcadas por canales con importante migración lateral que hacia zonas más alejadas se harían más incididos y sinuosos. En las zonas inactivas o abandonadas se darían procesos pedogenéticos junto con el desarrollo de vegetación y la aparición local de charcas e incluso de lagunas someras (ver Luzón 1999a, 1999b, 2001, 2005; Luzón & González 2003). Estos depósitos corresponderían con el sector medio–distal de grandes abanicos aluviales (ver Luzón 2001, 2005; Luzón & González 2003).

En lo que respecta a las facies a las que pertenece el yacimiento de La Val, éstas corresponden al tipo AtL (Figs. 26 & 27). En general, La Val muestra depósitos de areniscas y lutitas, predominando estas últimas. Los depósitos de areniscas son interpretados como diques (*levée*) y lóbulos de derrame (*crevasse splay deposits*), mientras que las lutitas corresponden con los depósitos de llanura de inundación (*overbank deposits*), estos últimos se habrían formado en periodos de desbordamiento (ver Fig. 27). Los depósitos de llanura de inundación muestran poca presencia de materia orgánica lo que parece indicar un ambiente oxidante, que puede ser producido por un drenaje periódico del agua contenida en el sedimento (e.g., Retallack 2001; Hamer *et al.*, 2006). Los niveles lutíticos muestran, en general, pequeños moldes de raíces de algunos milímetros de diámetro, aunque localmente pueden llegar a ser de hasta un centímetro y longitud decimétrica. La bioturbación está también presente presentando un hábito vertical u horizontal cuya escala llega a ser centimétrica.

La Formación Sariñena corresponde a depósitos de abanicos aluviales formados como consecuencia de la actividad tectónica del margen pirenaico y que constituyeron un gran sistema fluvial que se extendió hacia el centro de la cuenca del Ebro (e.g., Luzón 1999b,

2001, 2005; Luzón & González 2003). Las litofacies en el área de La Val corresponden con los depósitos de uno de estos abanicos. Estas facies representan abanicos aluvio-fluviales o de alta energía de transporte en la denominación de Luzón & González (2003), en los cuales dominaron los procesos fluviales.

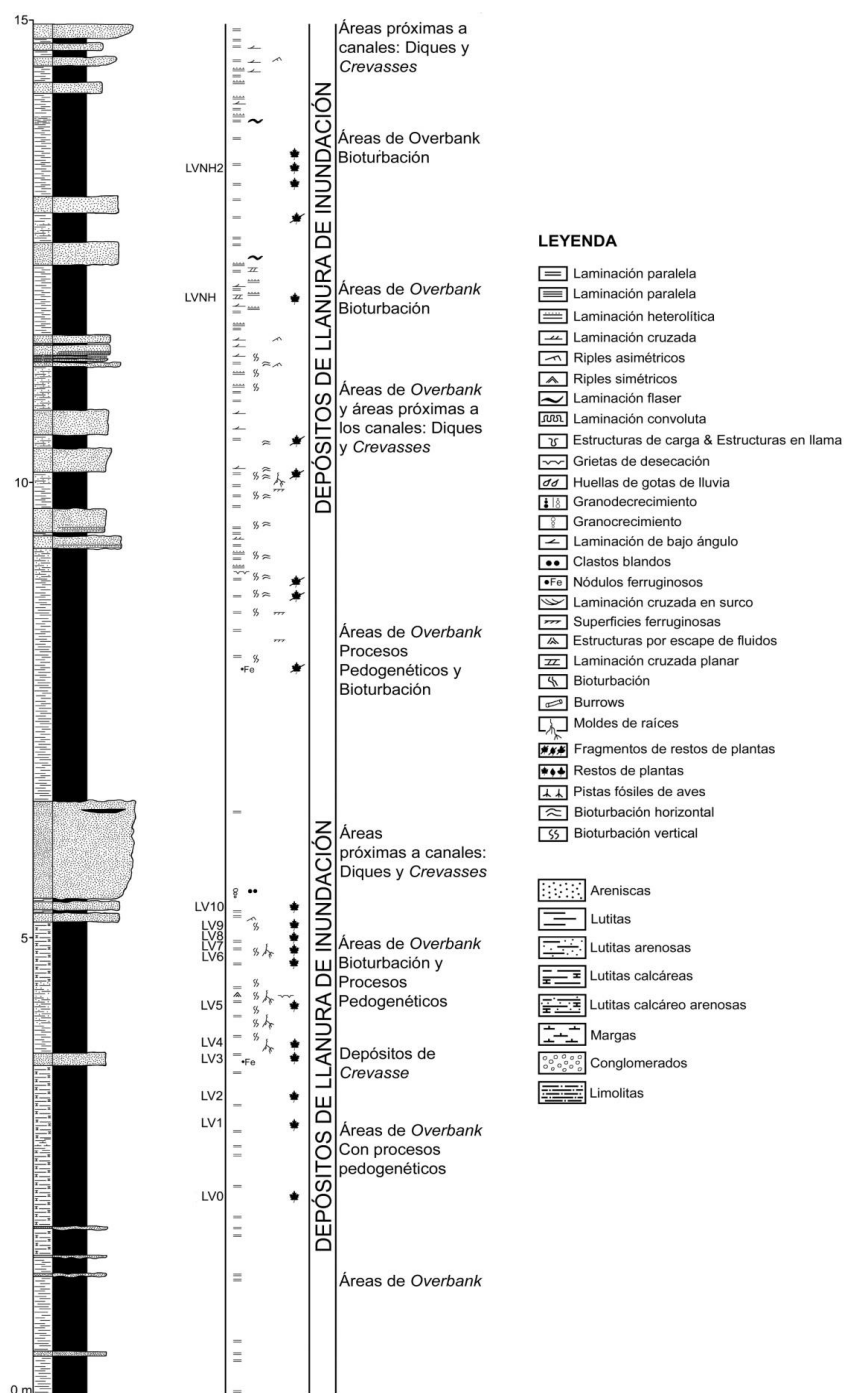


Figura 27. Interpretación sedimentológica del Perfil Tipo del yacimiento de La Val. Leyenda para todas las columnas estratigráficas descritas en esta tesis. Modificado de Moreno-Domínguez *et al.*, (2016b).

Este tipo de abanicos se caracterizan por tener un gran radio y mostrar una transición gradual desde las áreas proximales a las distales (ver Luzón 1999b, 2001, 2005; Luzón & González 2003). Estudiando la evolución de facies en la zona de estudio, se puede observar que las facies de La Val corresponden con un estadio de retrogradación del abanico, de manera que la disminución de la actividad tectónica resultó en una retirada de las facies proximales y permitió el desarrollo de las llanuras de inundación (e.g., Luzón 2001, 2005; Luzón & González 2003), este contexto pudo favorecer el desarrollo del entorno sedimentario de La Val y en consecuencia de la vegetación que se desarrolló en el (Fig. 27).

4.2.5 *Reconstrucción paleogeográfica*

Desde el punto de vista paleogeográfico, la zona quedó enmarcada dentro de un gran sistema fluvial: el Sistema fluvial de Huesca (e.g., Hirst 1983; Nichols 1984; Hirst & Nichols 1986; Luzón 1999a, 1999b, 2001, 2005; Luzón & González 2003). Éste ocupó buena parte del Norte de la provincia de Huesca y empezó a formarse a comienzos del Oligoceno Inferior. En esa etapa inicial, se produjo el desarrollo e instalación de un gran abanico: el abanico de Huesca, con un amplio cinturón fluvial que provocó el paso a condiciones de llanura aluvial en toda el área con una tendencia progradante a lo largo de todo el Oligoceno Inferior (ver Luzón 1999b, 2001, 2005; Luzón & González 2003). Los cursos acuosos fluyeron hacia el Suroeste, siendo el área fuente la Zona Axial Pirenaica y las Sierras Interiores. La entrada del abanico de Huesca a la cuenca del Ebro estuvo condicionada por la existencia de paleorrelieves: el anticlinal de Balces, al Oeste, y la terminación occidental de las Sierras Marginales, al Este; experimentando una reactivación durante esta etapa y condicionando la entrada del abanico a la depresión que se formó entre ambos (ver Hirst & Nichols 1986; Luzón 2001, 2005; Luzón & González 2003; Yuste *et al.*, 2002, 2004). A su vez se originaron pequeños abanicos aluviales que junto con la actividad tectónica local, controlaron en parte el avance del sistema hacia el Sur. Este hecho provocó importantes desplazamientos laterales en

el segmento principal del abanico, generando variaciones en el trazado de la red fluvial en el interior de la cuenca. Hacia el tránsito Oligoceno Inferior–Oligoceno Superior el abanico de Huesca presentó su máxima progradación (Luzón 2001, 2005; Luzón & González 2003) (Fig. 28).

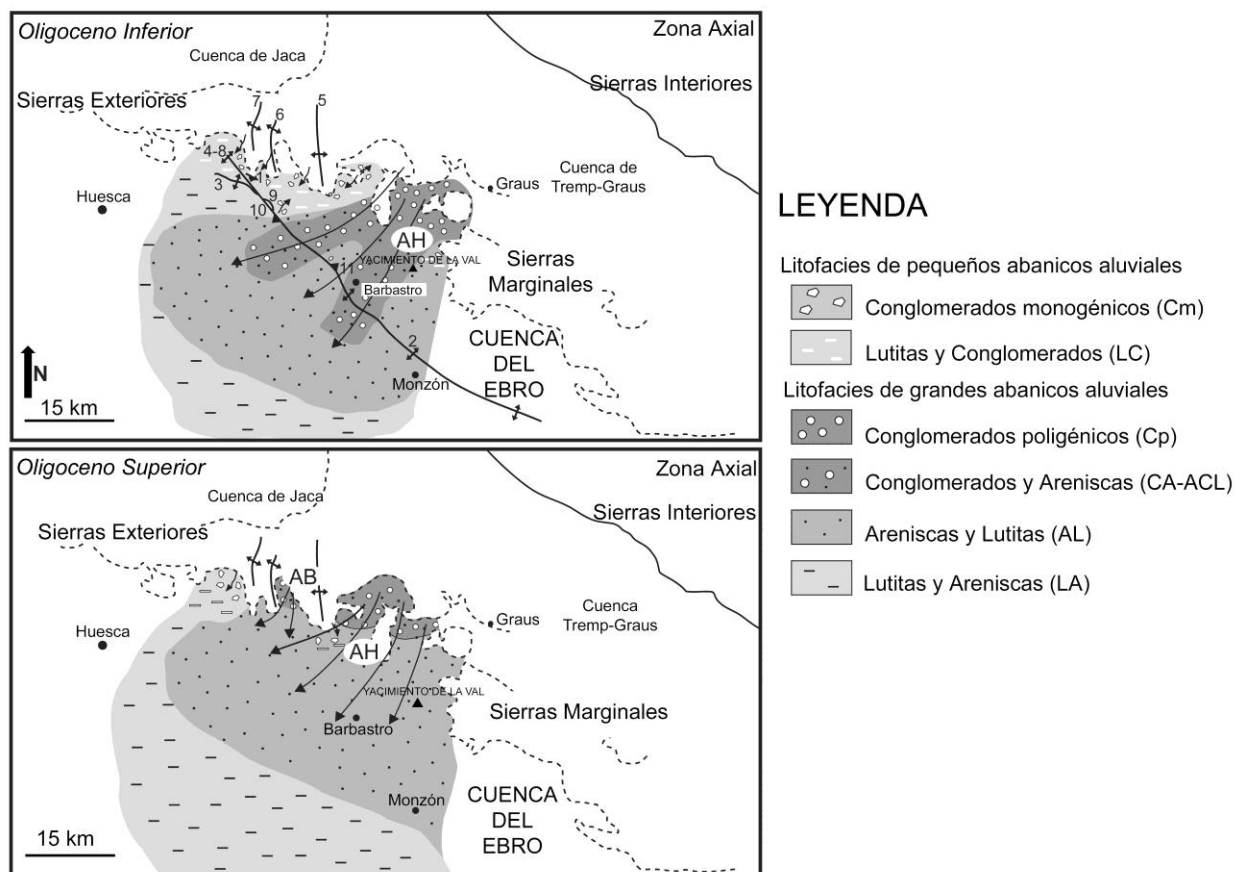


Figura 28. Reconstrucción paleogeográfica del área de ubicación del yacimiento de La Val. AH: Abanico de Huesca; AB: Abanico de Balces; 1: Cabalgamiento frontal Sur-pirenaico; 2: Anticlinal de Barbastro; 3: Anticlinal de Román; 4-8: Anticlinal/Sinclinal de Panzano; 5: Anticlinal de Balces; 6: Anticlinal del Alcanadre; 7: Anticlinal de Nasarre; 9: Retro-cabalgamiento de San Román; 10: Escama de San Román; 11: Cabalgamiento de El Pueyo. Tomado de Luzón (2001, 2005) y Luzón & González (2003).

A comienzos del Oligoceno Superior comenzó a disminuir la actividad tectónica del margen pirenaico hasta quedar inactiva. En esta etapa, los abanicos retrocedieron dando lugar a una sedimentación típica de llanura de inundación y aluvial–distal (Luzón 2001, 2005; Luzón & González 2003). Durante esta nueva etapa, el abanico de Huesca siguió accediendo

a la cuenca por la misma zona que en la etapa anterior, con las mismas áreas fuentes. Sin embargo, más hacia el Oeste, se produjo la aparición de otro abanico: el abanico de Balces, que accedió a la cuenca por un paleovalle localizado entre los anticlinales de Balces y Alcanadre. Su área fuente estuvo situada en la parte oriental de las Sierras Exteriores, siendo su extensión mucho menor que el de Huesca, (Luzón 2001, 2005; Luzón & González 2003) (Fig. 28). El desarrollo del abanico de Balces estuvo condicionado por el anticlinal de Nasarre, paleorrelieve que dio lugar a pequeños abanicos aluviales que evolucionaron siguiendo una tendencia progradante. La pérdida de confinamiento hacia el Sur por parte del abanico de Balces, permitió que los cursos acuáticos se expandieran de forma radial conectando con los del abanico de Huesca (ver Luzón 2001, 2005; Luzón & González 2003).

4.3 Encuadre geológico del yacimiento de Casa Migalón

4.3.1 Ubicación, descripción y antecedentes

Casa Migalón se encuentra aproximadamente a un kilómetro al Sur del casco urbano del pueblo de Arguis. Este yacimiento ha sido denominado como «Casa Migalón» puesto que se encuentra en los terrenos contiguos pertenecientes al antiguo Hostal–Restaurante del mismo nombre. Este hostal se sitúa al pie de la antigua carretera C–136 que unía Huesca con Francia a través de Sallent de Gállego. La localidad de Arguis está situada al Norte de la provincia de Huesca, a 20 kilómetros de la ciudad de Huesca dentro ya del Prepirineo oscense, en lo que se denominan «las Sierras Exteriores». Esta localidad está enmarcada dentro de un pequeño valle limitado por el Sur, Norte y Este por las Sierras de Gratal, Bonés y del Águila respectivamente, donde el punto próximo más alto es el Pico del Águila con 1.619 metros de altitud. Próximo al pueblo se encuentra el embalse de Arguis que abastece de agua de regadío a la comarca (Fig. 29).

El yacimiento es de muy pequeñas dimensiones tanto en su extensión lateral, poco más de 15 m, como en su altura (7,5 m) y corresponde con un pequeño terreno de unos pocos metros cuadrados justo detrás del Hostal–Restaurante. Este yacimiento está situado a 992 m de altitud. La mayor parte de los fósiles fueron encontrados en dicho terreno, mientras que el resto fueron localizados en el sótano del edificio durante unas reformas.

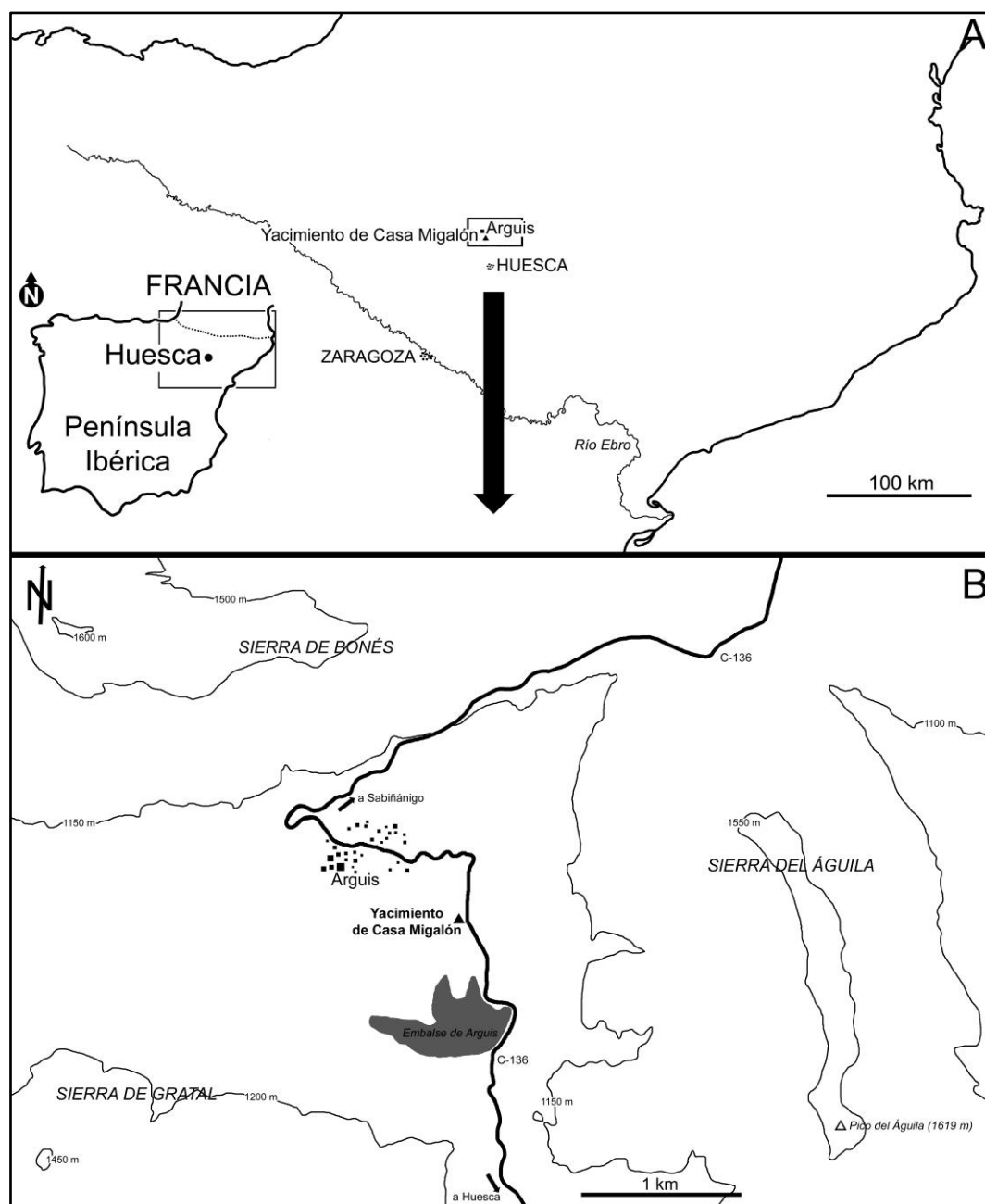


Figura 29. Localización geográfica del yacimiento de Casa Migalón. Mapas a partir de datos del Mapa Topográfico Nacional de España a escala 1/25.000 hoja nº 248-I (Nueno), 1ª edición 1997.

Ambas localizaciones se han considerado como el mismo yacimiento (Fig. 30). Aunque en la zona existe un rico registro fósil estudiado desde hace tiempo (e.g., Gómez-Llueca 1929; Colom 1945; Caus & Serra-Kiel 1984; Canudo *et al.*, 1988, 1991; Molina *et al.*, 1988; Canudo 1990; Alegret & Aurell 1999, 2002; Castelltort *et al.*, 2003; Morsilli *et al.*, 2012), hasta el momento actual no había habido ninguna referencia paleobotánica; no obstante, algunos autores habían citado la presencia de restos vegetales, pero sin especificar su tipología (e.g., Millán *et al.*, 1994; Castelltort *et al.*, 2003).



Figura 30. A. Vista del yacimiento de Casa Migalón. B. Vista trasera del Hostal Restaurante Barbacana (antiguo Casa Migalón). La flecha amarilla indica el lugar del yacimiento.

El hallazgo de frutos y endocarpos fósiles de *Nypa*, así como de un pequeño fragmento de hoja, posiblemente de palmera, se debió a las obras de acondicionamiento de las instalaciones del Hostal–Restaurante que se llevaron a cabo por parte de su propietario a finales de 2013, a consecuencia de las cuales salieron los restos descritos. Aunque la presencia de frutos de *Nypa* quedó ya registrada por primera vez por Álvarez-Ramis (1982), es la primera vez que se encuentra en el Pirineo aragonés y fuera del área tradicional de estudio.

Actualmente, en la Península Ibérica solo están identificadas dos zonas con restos fósiles de *Nypa*: el Prepirineo de Huesca, estudiados en esta tesis por vez primera, y la Depresión Central Catalana (ver Álvarez-Ramis 1982; Biosca & Via 1988). Además del

yacimiento de Casa Migalón (Arguis), aunque no están estudiados ni publicados, se encuadran dentro del área de Huesca los siguientes (ver más adelante Fig. 35): área de Lamata (comunicación personal Jesús Cardiel, Fm. Escanilla), Fanlillo (comunicación personal Jose Luis Domínguez, Fm. Arguis) y Barós (comunicación personal Raquel Rabal, Fm. Belsué–Atarés). A esto hay que añadir, la referencia de Ossó *et al.*, (2014) que en su artículo sobre un nuevo género de decápodo del Pirineo de Huesca citan la presencia de restos de *Nypa* en las inmediaciones de Yebra de Brasa en la Fm. Arguis (Sabiñánigo, Huesca).

4.3.2 Marco geológico del yacimiento de Casa Migalón

Desde el punto de vista geológico, el yacimiento de Casa Migalón se encuentra localizado en la Zona Surpirenaica Occidental, en las Sierras Exteriores, concretamente en su sector Central, dentro de la estructura conocida como sinclinal de Arguis formada por el emplazamiento del aledaño anticlinal Pico del Águila, dentro del Prepirineo (Fig. 31). Las Sierras Exteriores constituyen la alineación de relieves montañosos que separan las cuencas cenozoicas de Jaca y del Ebro y representan la parte más al Sur del frente de cabalgamiento frontal Surpirenaico en el sector aragonés (e.g., Almela & Ríos 1951; Seguret 1972; Puigdefábregas 1975; Muñoz *et al.*, 1986; Muñoz 1992; Millán *et al.*, 1994, 1995, 2000; Teixell & García-Sansegundo 1995; Millán 1996; Pueyo *et al.*, 1999; Barnolas & Pujalte 2004; Rodríguez-Pintó 2013). Las Sierras Exteriores afloran a lo largo de más de 100 km entre el valle del Onsella (afluente del río Aragón) al Oeste y el valle del Cinca al Este (e.g., Millán *et al.*, 1994, 1995, 2000; Pueyo *et al.*, 1999) (Fig. 31). El conjunto presenta una orientación WNW–ESE, mientras que su sector occidental tiene una dirección N–S a NW–SE (e.g., Selzer 1948; Almela & Ríos 1951; Cámara & Klimowitz 1985; Millán *et al.*, 1994, 1995; 2000; Millán 1996; Pueyo *et al.*, 1999, 2002). Estas sierras son el resultado de la superposición de pliegues y cabalgamientos de carácter sin–sedimentario en dos etapas sucesivas en el tiempo: una primera desde el Eoceno Medio hasta el Oligoceno Inferior y una

segunda desde el Oligoceno Superior hasta el Mioceno Inferior (e.g., Almela & Ríos 1951; Puigdefábregas 1975; Cámara & Klimowitz 1985; Millán 1996; Pueyo *et al.*, 1999, 2002, 2004; Rodríguez-Pintó 2013). Se diferencian principalmente por dos aspectos: primero, por la gran estructura cabalgante hacia el Sur que se interpreta como la salida natural de los cabalgamientos que transportan la cuenca Molásica de Jaca (frentes meridionales de Gavarnie y de Guarga) y segundo, la existencia en el flanco Norte de un conjunto de pliegues transversos (Norte–Sur) desarrollados simultáneamente a la sedimentación de las formaciones marinas del Eoceno (e.g., Puigdefábregas 1975; Millán *et al.*, 1994, 2000; Pueyo *et al.*, 2002). Este conjunto de pliegues que se presentan a intervalos regulares de unos 10 kilómetros, de eje casi perpendicular al rumbo de las Sierras Exteriores y compatibles con la dirección de compresión pirenaica, corresponden con anticlinales (e.g., Pico del Águila, Bentué de Rasal) muy apretados y sinclinales muy laxos (e.g., Arguis, Belsué). Su tamaño y edad decrece hacia el Oeste, siendo considerados como pliegues de despegue, teniendo fuerte inmersión al Norte (e.g., Selzer 1948; Almela & Ríos 1951; Puigdefábregas 1975; Millán *et al.*, 1994, 2000; Pueyo *et al.*, 1999, 2002; Huyghe *et al.*, 2009; Vidal-Royo *et al.*, 2009, 2013). Es en este conjunto donde se sitúa el anticlinal del Pico del Águila y el sinclinal de Arguis, localización del yacimiento de Casa Migalón (Figs. 31 & 34).

En general, la secuencia estratigráfica tipo de las Sierras Exteriores se caracteriza por una sucesión de materiales Mesozoicos cubiertos por una potente serie Paleógena/Neógena. Los materiales más antiguos que afloran corresponden con las arcillas y evaporitas de la Formación Pont de Suert (Trias Medio y Superior). Sobre este Triás suelen encontrarse las calizas arenosas y bioclásticas de las Formaciones Adraén/Bona del Cretácico Superior; pero a veces pueden observarse debajo de éstas las calizas del Lias (Jurásico Inferior). Sobre las formaciones anteriores aparecen depósitos lacustres y continentales correspondientes a las facies Garum, tránsito Cretácico–Paleoceno (Formación Tremp) (e.g., Selzer 1948; Almela & Ríos 1951; Soler & Puigdefábregas 1970; Mey *et al.*, 1968; Comas *et al.*, 1989; Millán *et al.*,

1994, 1995, 2000; Millán 1996; Alegret & Aurell 1999, 2002; Pueyo *et al.*, 1999, 2002; Rodríguez-Pintó 2013; Vidal-Royo *et al.*, 2013) (Fig. 32).

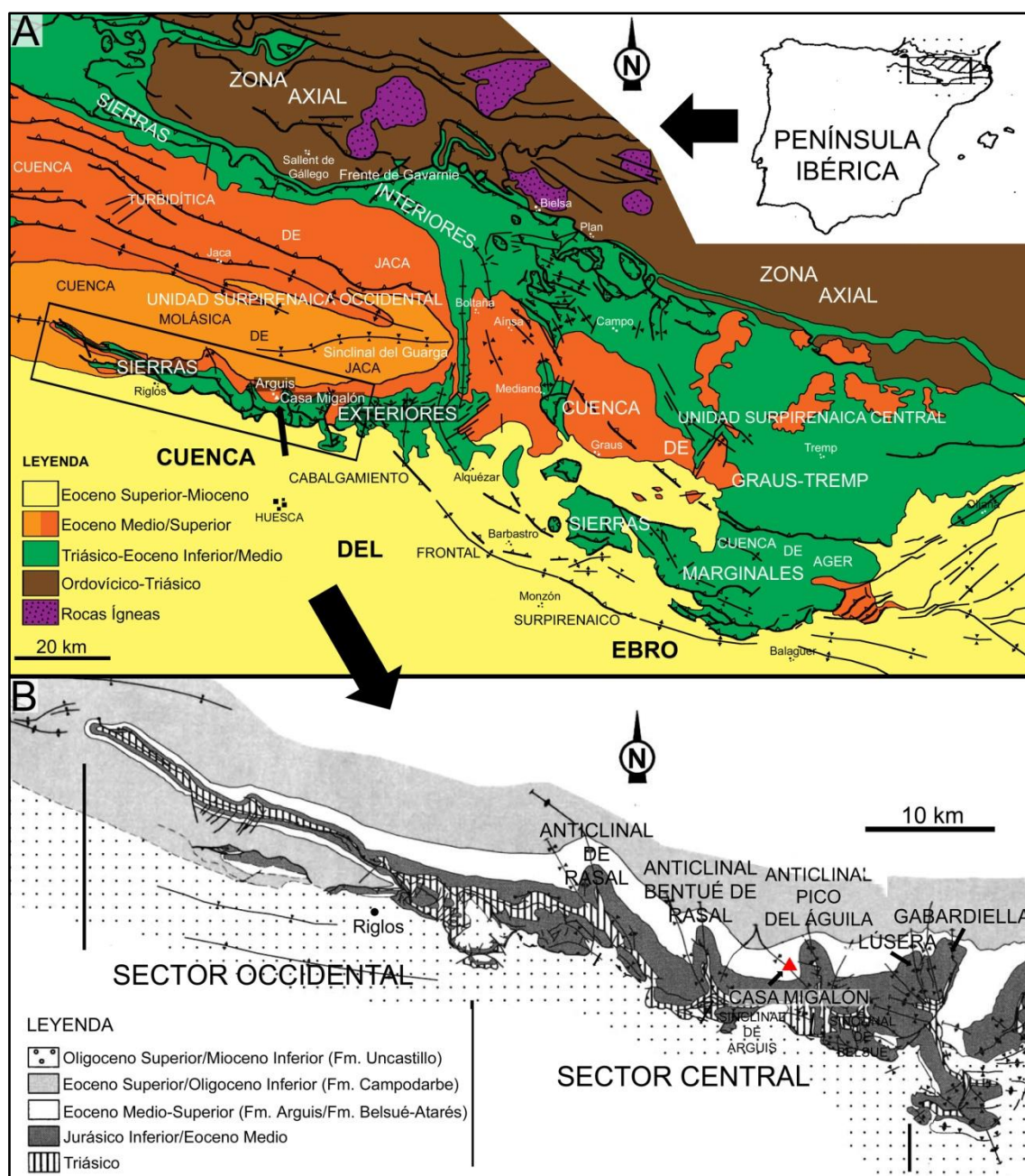


Figura 31. A. Mapa geológico de la zona de estudio y situación del yacimiento de Casa Migalón. B. Mapa geológico de detalle. Modificado de Millán *et al.*, (1994, 1995), Pueyo *et al.*, (1999, 2002) y Rodríguez-Pintó (2013).

La serie Cenozoica se inicia con las calizas marinas de la Formación Guara (Luteciense), variando su espesor entre los 1000 m del sector oriental a cerca de los 70 m en

el occidental. Por encima aparecen las calizas y margas de ambiente marino y transicional de la Formación Arguis (Bartoniense–Priaboniense Inferior), cuyo espesor varía de forma importante debido a su relación con el crecimiento de los anticlinales Norte–Sur, mostrando una disminución de su potencia hacia el Oeste; a éstas le siguen las areniscas deltaicas de la Formación Belsué–Atarés (Priaboniense Inferior–Medio); y los depósitos de lutitas, areniscas y conglomerados de la Formación Campodarbe (Priaboniense Medio–Oligoceno Inferior), cuyo espesor aumenta hacia el Oeste y ronda entre los 3000 y 4000 metros.

Figura 32. Secuencia estratigráfica tipo para las Sierras Exteriores y representativa del área del sinclinal de Arguis/anticlinal del Pico del Águila, junto con las secuencias deposicionales definidas para la Formación Arguis. Localización de los fósiles de *Nypa burtinii* dentro de esta formación en la zona de estudio. Fm.: Formación; Y: Ypresiense; SD: Secuencia Depositional. Columna modificada y datos de Millán *et al.*, (1994, 1995, 2000), Millán (1996), Rodríguez-Pintó (2013) y Vidal-Royo *et al.*, (2013). Los límites estratigráficos entre las formaciones cenozoicas se han definido a partir de la actualización de Cohen *et al.*, (2013; updated).

Finalmente, los conglomerados, areniscas y lutitas de la Formación Uncastillo (Oligoceno Superior–Mioceno Inferior) descansan discordantes a techo de toda la serie cenozoica, localizándose principalmente en la vertiente meridional de las Sierras Exteriores, siendo la Formación Sariñena su equivalente lateral hacia el Este (e.g., Mey *et al.*, 1968; Soler & Puigdefábregas 1970; Puigdefábregas 1975; Barnolas & Teixell 1994; Millán *et al.*, 1994, 1995, 2000; Millán 1996; Pueyo *et al.*, 1999, 2002; Luzón 2005; Rodríguez-Pintó 2013; Vidal-Royo *et al.*, 2013) (Fig. 32). Aunque existe una variación lateral en cuanto a la distribución de las formaciones geológicas de un extremo a otro de las Sierras Exteriores, la zona del sinclinal de Arguis–anticlinal del Pico del Águila presenta en general las mismas formaciones geológicas que acabamos de presentar (ver más adelante Fig. 34).

4.3.3 Estratigrafía del yacimiento de Casa Migalón

El yacimiento se encuentra localizado dentro de la Formación Arguis (Mangin 1959-60). Esta formación geológica está constituida principalmente por margas con intercalaciones de calizas bioclásticas y niveles siliciclásticos (e.g., Puigdefábregas 1975; Millán *et al.*, 1994, 1995, 2000; Castelltort *et al.*, 2003), alcanzando un espesor en el área de estudio (sinclinal de Arguis) entorno a los mil metros (e.g., Millán *et al.*, 1994; 1995, 2000; Millán 1996). La edad de la formación ha sido determinada en base a datos bioestratigráficos y paleomagnéticos (e.g., Canudo *et al.*, 1988, 1991; Canudo 1990; Hogan & Burbank 1996; Pueyo *et al.*, 2002; Kodama *et al.*, 2010; Rodríguez-Pintó 2013) dando una edad Bartonense–Priabonense Inferior. El conjunto fósil de Casa Migalón está dentro de la Secuencia Depositional II (SDII) definida por Millán (1996) y Millán *et al.*, (1994, 2000) (Fig. 32), siendo datada como Bartonense Medio–Superior en base a foraminíferos (e.g., Canudo *et al.*, 1988, 1991; Canudo 1990; Molina *et al.*, 1988). Esta secuencia equivale a las secuencias SD5 y parte superior de la SD4 definidas por Canudo *et al.*, (1991) y corresponden con la biozona *Pomeroli* (ver Canudo 1990). En un estudio posterior, Pueyo *et al.*, (2002) determinaron con exactitud

mediante paleomagnetismo la edad de los límites de las secuencias SD de Millán *et al.*, (1994) dentro de la zona. Para la SD II, Pueyo *et al.*, (2002) indicó una edad para el límite inferior de la secuencia de 40'04 m.a. y de 37'74 m.a. para su límite superior. Respecto de los frutos y endocarpos de *Nypa*, están localizados hacia la parte inferior de la SD II, en una capa muy próxima a la capa AR13 estudiada por Pueyo *et al.*, (2002) (ver más adelante Fig. 34), donde estos autores dataron dicha capa en 39'30 m.a., edad que corresponde con el Bartonense (ver Cohen *et al.*, 2013; updated). En base a estos datos, la edad del yacimiento es Bartonense (Eoceno Medio).

En el perfil estratigráfico levantado en Casa Migalón se han identificado únicamente calizas arenosas. Sin embargo, hacia la base de la pequeña sucesión, se observa, dentro de las capas, un incremento de la fracción arena hacia el techo de las mismas, llegando a constituir pequeños niveles de areniscas. Los niveles de la sucesión se disponen en capas tabulares de potencia variable, presentando un buzamiento de entre 20°–22° NW (e.g., 042/22NW; 048/20NW) (Fig. 33). Las coordenadas UTM del perfil han sido determinadas a partir del mapa topográfico Hoja nº 29–11 (248) Apiés a escala 1/50.000 Serie L (año 1991) del Servicio Geográfico del Ejército, Cartografía militar de España (ver Apéndice 4); sin embargo, la pequeña potencia considerada en el perfil no ha permitido dar unas coordenadas más precisas, de ahí que se observe que tanto el muro como el techo de la columna presentan las mismas coordenadas. En el yacimiento de Casa Migalón se ha levantado un perfil estratigráfico a escala 1/50, siendo representativo de todo el yacimiento. La potencia máxima ha sido de 7'5 metros de los cuales 3 metros están cubiertos. La descripción del perfil realizado ha sido la siguiente (Fig. 33):

Se han levantado 7'5 metros de potencia y se ha distinguido un tramo. Las coordenadas UTM de la base y techo son respectivamente: 30TYM118877 y 30TYM118877. Ha sido levantada detrás del Hostal–Restaurante, a un kilómetro dirección sur desde el pueblo de Arguis. De muro a techo se ha distinguido el siguiente tramo:

Yacente: Calizas arenosas grises.

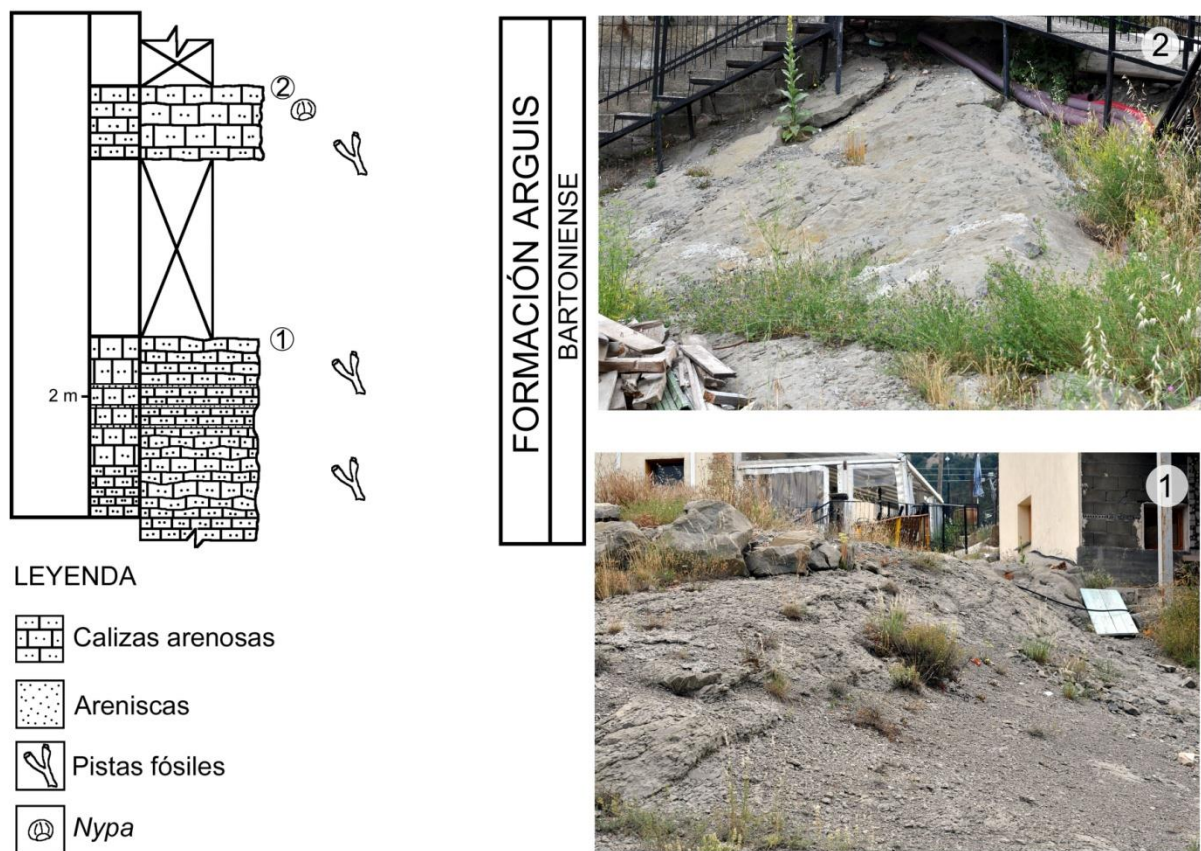


Figura 33. Perfil estratigráfico del yacimiento de Casa Migalón. Las pistas fósiles son principalmente de *Thalassinoides* sp.; 1. Parte inferior del perfil, 2. Parte superior.

Tramo: 4'5 metros de Calizas arenosas grises, de textura Wackstone e Intramicrita, laminadas a muro, dispuestas en estratos tabulares de base y techo ondulados o irregulares de hasta 30 cm de potencia. Presentan numerosas pistas fósiles de *Thalassinoides*, hacia techo restos de frutos y endocarpos de *Nypa burtinii*.

Hacia la base del tramo se observan intercaladas areniscas amarillas de grano medio dispuestas en niveles de geometría tabular de hasta 5 cm de potencia.

4.3.4 Sedimentología del yacimiento de Casa Migalón

Desde un punto de vista sedimentológico, la Formación Arguis corresponde a un medio marino somero de carácter principalmente siliciclástico con episodios de profundización,

donde muestra la influencia de sistemas deltaicos próximos, además de los efectos de mareas y tormentas (e.g., Puigdefábregas 1975; Millán *et al.*, 1994, 2002; Millán 1996; Castelltort *et al.*, 2003; Rodríguez-Pintó 2013). El límite inferior de la Formación Arguis corresponde con una superficie ferruginizada y encostrada caracterizada localmente por una alta concentración de glauconita que representa un evento brusco de profundización de la plataforma y que marca el final de la Formación Guara (e.g., Millán *et al.*, 1994, 2000; Millán 1996; Canudo *et al.*, 1991).

Dentro de la Formación Arguis y para el sector central de las Sierras Exteriores, Millán *et al.*, (1994, 2000) definieron tres Secuencias Deposicionales (SD): SD I, SD II y SD III (Figs. 32 & 34). Cada una de ellas está formada, básicamente, por una unidad inferior margosa (0–400 m de potencia) que corresponde con el depósito distal de una plataforma tipo rampa y por una unidad superior carbonatada o siliciclástica (de hasta 200 m de espesor) depositada en medios de plataforma somera o rampa proximal. Estas secuencias están originadas por eventos de actividad tectónica local (e.g., Millán *et al.*, 1994, 2000; Millán 1996; Pueyo *et al.*, 1999, 2002; Vidal-Royo *et al.*, 2013). El inicio de cada secuencia se correlaciona con un brusco incremento de la actividad tectónica. Ésta condiciona el medio sedimentario y por lo tanto la naturaleza del depósito. El incremento de la actividad resulta en un episodio de profundización de la cuenca y da lugar a la sedimentación de las margas. Por el contrario, en periodos de deceleración tectónica se produce la progradación de las facies de plataforma somera y la llegada de importantes aportes detríticos, dando lugar a la sedimentación carbonato–siliciclástica (e.g., Millán *et al.*, 1994, 2000; Millán 1996; Vidal-Royo *et al.*, 2013).

La Formación Arguis comienza con la SD I (Secuencia Deposicional I: margas azules y margas arenosas con glauconita, edad: 41'52–40'04 m.a.; Millán *et al.*, 1994, 2000; Millán 1996; Pueyo *et al.*, 2002). Esta secuencia está constituida fundamentalmente por margas con escasa bioturbación y contenido fósil e intercalaciones de niveles siliciclásticos que aumentan

hacia el Este. Estas margas representan un ambiente sedimentario marino relativamente profundo por debajo del nivel de base de tormenta. Mientras que los depósitos siliciclásticos se interpretan como facies correspondientes a la progradación de un frente deltaico. La potencia de esta secuencia es muy variable de 0 a 400 m (Millán *et al.*, 1994, 2000).

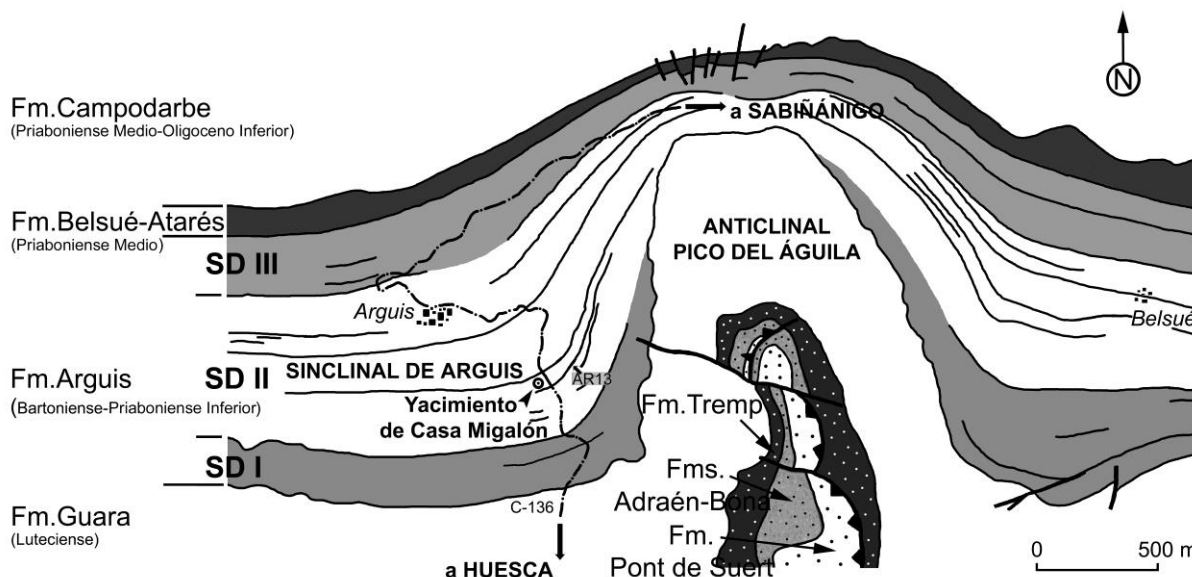


Figura 34. Esquema geológico de la zona de estudio y distribución de las secuencias deposicionales (SD) para la Formación Arguis. Modificado y datos de Pueyo *et al.*, (2002) y Millán *et al.*, (1994, 2000).

La secuencia SD II (Secuencia Depositional II: la plataforma de briozoos, edad: 40'04–37'74 m.a.; Millán *et al.*, 1994, 2000; Millán 1996; Pueyo *et al.*, 2002) se inicia con una brusca transición entre los niveles siliciclásticos y las margas bioclásticas suprayacentes, lo que implica un importante cambio litológico que puede venir acompañado de una discordancia angular de bajo ángulo. La secuencia varía su espesor de una zona a otra, alcanzando su máxima potencia en el sinclinal de Arguis (500 m) (Millán *et al.*, 1994, 2000). La parte inferior de esta secuencia está formada por margas con escasa bioturbación y restos de fósiles, aunque se pueden observar restos vegetales alóctonos. Sin embargo, hacia la parte superior, el contenido fósil se incrementa y empiezan a aparecer intercalados abundantes niveles de calizas bioclásticas y siliciclásticos. Estas capas pueden llegar a estar amalgamadas, formando potentes series carbonatadas que se agrupan en tres niveles

sucesivos; siendo el más importante por su espesor y alto contenido en briozoos el tercer nivel denominado como «capa de briozoos» (Millán *et al.*, 1994, 2000).

Al igual que la secuencia previa, el ambiente sedimentario puede ser interpretado como una plataforma carbonatada de bajo ángulo. Las margas se depositan en un ambiente relativamente profundo, localizado en la parte más externa de la plataforma por debajo siempre del nivel de base de tormenta. Mientras que los niveles carbonatados se forman en ambientes mucho más someros, en las partes medias e internas de esta plataforma. Los materiales siliciclásticos intercalados en estas capas carbonatadas se interpretan como depósitos de tormenta depositados en las partes medias y/o más internas de la plataforma marina (Millán *et al.*, 1994, 2000).

La última secuencia a techo de la Formación Arguis es la SD III (Secuencia Depositional III: la plataforma de pectínidos, edad: 37'74–37'17 m.a.; Millán *et al.*, 1994, 2000; Millán 1996; Pueyo *et al.*, 2002). Su límite inferior viene dado mediante una conformidad correlativa o por la superposición de un potente paquete margoso sobre la «capa de briozoos». Su potencia varía entre 100–700 metros. La parte inferior de esta secuencia está formada por margas poco bioturbadas que a techo pasan a calizas bioclásticas someras y niveles siliciclásticos.

El medio sedimentario es definido de nuevo como una rampa carbonatada de bajo ángulo. Las facies margosas se depositaron en la parte más externa y profunda de esta rampa, por debajo del nivel de base de tormenta. Por el contrario, las facies carbonatadas aparecieron en la parte media de la plataforma y responden a unas condiciones de alta productividad de la comunidad bentónica que allí se desarrolló (Millán *et al.*, 1994, 2000). En las zonas más internas de la rampa, aparecieron ambientes marinos más restrictivos, dando lugar a la sedimentación de margas y niveles de tormentas. Los momentos de alto contenido en siliciclásticos estarían relacionados con episodios de grandes aportes provenientes de un complejo deltaico (Millán *et al.*, 1994, 2000; Millán 1996).

4.3.5 Reconstrucción paleogeográfica

Durante el Bartonense (Eoceno Medio) la zona muestra una reorganización de los ambientes sedimentarios con respecto al periodo anterior (Luteciense, Eoceno Medio), observándose un predominio de la sedimentación carbonato-siliciclástica y la práctica desaparición de las plataformas carbonatadas, quedando restringida la sedimentación carbonatada a pequeños parches arrecifales y a pequeñas barras de nummulites. En este contexto, la Zona Axial Pirenaica se va a constituir como un importante relieve montañoso que va a ser el lugar de nacimiento de sistemas fluviales que alimentaran de materiales detríticos a la cuenca (e.g., Puigdefábregas 1975; Plaziat 1981; Millán *et al.*, 1994; Millán 1996; Nijman 1998; Dreyer *et al.*, 1999; Huyghe *et al.*, 2009, 2012) (Fig. 35).

A partir de las asociaciones de foraminíferos, se puede tener una reconstrucción mucho más precisa de las condiciones ambientales que existieron en la cuenca durante este periodo (e.g., Mangin 1959-1960; Caus 1975; Caus & Serra-Kiel 1984; Canudo *et al.*, 1988; Molina *et al.*, 1988; Caus & Serra-Kiel 1992; Hottinger 1997; Geel 2000; Sztrákos & Castellort 2001). Al comienzo de la sedimentación de la Formación Arguis (límite Luteciense/Bartonense), la asociación de foraminíferos indica un medio marino abierto de aguas templadas de salinidad media-baja con una profundidad cercana a los 150 metros; no obstante, es en la parte media de la formación (Bartonense) donde se alcanza la mayor profundidad, mostrando un medio de baja energía con sustratos formados por detríticos muy finos. Hacia el techo del depósito (tránsito Bartonense/Priabonense) se produce un relevo faunístico que indica el enfriamiento de las aguas marinas que se mantiene hasta el final de la Formación Arguis (Priabonense Inferior).

Paralelamente, a lo largo de la sedimentación de la formación, se van a observar numerosos episodios de importantes aportes siliciclásticos que indican medios de mayor energía, lo que da lugar a una gran cantidad de materiales en suspensión en las aguas y, por lo

tanto, a una fuerte turbidez en el medio, acompañado de sustratos más arenosos y someros, lo que afecta al desarrollo normal de las asociaciones de foraminíferos (Molina *et al.*, 1988; Canudo 1990; Canudo *et al.*, 1993; Sztrákos & Castellort 2001). Respecto de los datos de paleobatimetría, éstos son similares en general a los indicados por los foraminíferos. A comienzos del Bartonense la cuenca llega a registrar una profundidad máxima de 150 m (± 50 m) (ver Millán 1996; Castellort *et al.*, 2003; Huyghe *et al.*, 2012). No obstante, a medida que transcurre el Bartonense se observa una disminución, llegando hacia la parte media-superior de la formación a una profundidad de entre 60–90 m (± 30 m) (ver Millán 1996; Castellort *et al.*, 2003; Huyghe *et al.*, 2012).

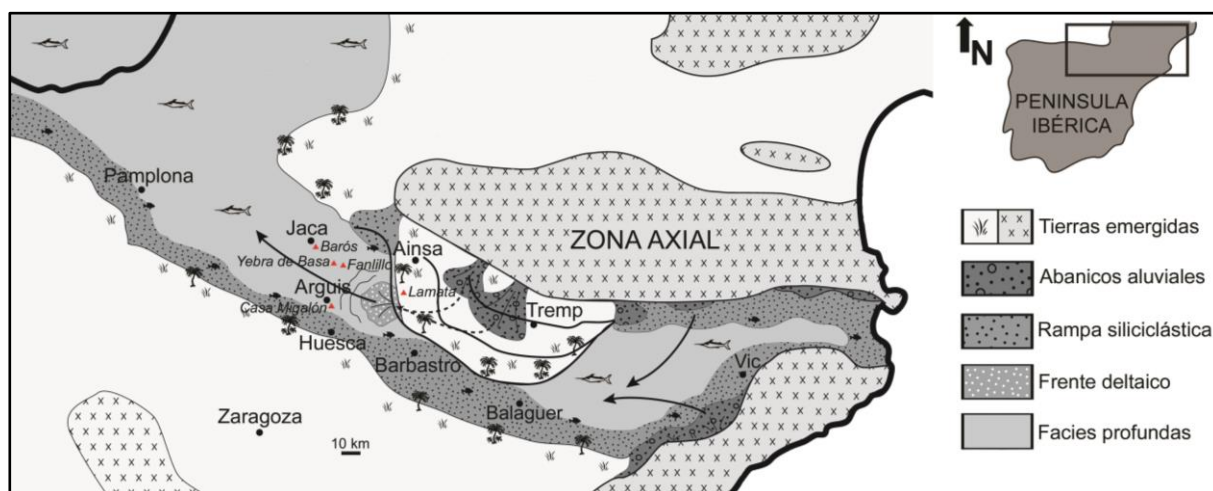


Figura 35. Mapa paleogeográfico y situación de los yacimientos de *Nypa* (triángulos rojos) en la zona correspondiente al Pirineo de Huesca durante el Bartonense-Priabonense (Eoceno Medio-Superior). Las flechas indican las posibles direcciones principales de transporte de sedimento y/o de corrientes. Modificado y datos de Huyghe *et al.*, (2009, 2012).

Como hemos visto, el yacimiento de Casa Migalón está localizado hacia la parte baja de la secuencia deposicional SD II, dentro de un nivel carbonatado con importante contenido en siliciclásticos (Figs. 32 & 34) (ver Moreno-Domínguez *et al.*, 2016a). El depósito de este tipo de niveles corresponde con episodios de calma tectónica en la cuenca. En estas etapas se produce la llegada de gran cantidad de detríticos procedentes de las áreas emergidas y que

contribuyen a la somerización de la plataforma. Este nivel, muy próximo al nivel AR13 (ver Pueyo *et al.*, 2002) se habría depositado en un medio de plataforma somera o rampa proximal, en su zona media y/o interna a una profundidad de 60 ± 30 m (ver Millán 1996; Castelltort *et al.*, 2003; Huyghe *et al.*, 2012; Moreno-Domínguez *et al.*, 2016a). Los frutos y endocarpos de *Nypa* habrían sido arrastrados por las corrientes desde las áreas costeras, colonizadas por vegetación, que después de un tiempo a la deriva, habrían perdido su flotabilidad y se habrían hundido hasta el fondo del mar. Estas corrientes podrían haber coincidido en parte con las direcciones de aporte de los sedimentos que muestran Huyghe *et al.*, (2012) a partir de datos de Puigdefábregas (1975), Plaziat (1981), Lanaja (1987), Bentham *et al.*, (1992), Millán (1996), Payros (1997), Nijman (1998), Payros *et al.*, (1999), Dreyer *et al.*, (1999), López-Blanco (2002), Serra-Kiel *et al.*, (2003) entre otros, para la zona de las Sierras Exteriores, puesto que se observa una concentración de yacimientos en una de las direcciones de corriente indicadas por estos autores (Fig. 35).

APORTACIONES

APORTACIONES



5. APORTACIONES

5.1 Aportaciones del yacimiento de La Val

En este trabajo de tesis doctoral se proporcionan los primeros datos (tafonómicos, taxonómicos y paleoambientales) sobre los macrorrestos vegetales encontrados en un nuevo yacimiento de plantas fósiles: el yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca, España). Dicho yacimiento está situado en los materiales del Oligoceno Superior de la cuenca del Ebro en la Formación Sariñena, NE de la Península Ibérica. Además, se exponen por primera vez nuevas evidencias sobre el papel colonizador y pionero jugado por *Acrostichum lanzaeanum* en determinados ambientes durante el Oligoceno Superior de la Península Ibérica y por extensión en Europa y corrobora datos previos de otras partes del mundo sobre la paleobiología de este helecho.

Así mismo, se muestran las primeras interacciones planta–insecto del Oligoceno Superior encontradas en la Península. En La Val se han podido identificar y clasificar diversas interacciones planta–insecto. La mayor abundancia y tipología de agallas en las hojas en el yacimiento está en relación con un clima templado cálido con veranos secos y calurosos.

5.2 Aportaciones: Las nipas del yacimiento de Casa Migalón

Se describe nuevo material fósil del género *Nypa* procedente esta vez de la Formación Arguis de la zona central de las Sierras Exteriores (Arguis, Huesca, España) del nuevo yacimiento de Casa Migalón y constituye la primera referencia de frutos y encodarpes de este género fuera del área tradicional de estudio (Depresión Central Catalana).

Se describen los procesos bioestratinómicos que afectaron a los restos fósiles. A partir del tamaño y morfología de las numerosas perforaciones asimilables a las del bivalvo *Teredo* actual que aparecen sobre la superficie de la mayor parte de los restos, se ha podido

determinar el tiempo que estos frutos y endocarpos estuvieron flotando en el mar, antes de perder su flotabilidad y hundirse hasta el fondo.

Finalmente, se ha dado una explicación sobre el porqué de la abundante colonización por *Teredo* sobre la superficie de los restos fósiles, tan dispar entre las nipas actuales y las fósiles. El descubrimiento de estos restos sugiere un clima tropical–subtropical para el área, así como la presencia de un ambiente costero y de bosques litorales.

5.3 Artículos publicados que conforman la tesis

La relación de artículos publicados para esta tesis es la que sigue:

Moreno-Domínguez, R., Diez, J.B., Frédéric, M.B. Jaques, Ferrer, J., 2015. First Macroflora data from La Val (Late Oligocene/Early Miocene), Estadilla (Huesca, Spain). *Historical Biology*, 27 (3–4): 469–489.

Moreno-Domínguez, R., Cascales-Miñana, B., Ferrer, J., Diez, J.B., 2016. *Acrostichum*, a pioneering Fern of Floodplain Areas from the Late Oligocene Sariñena Formation of the Iberian Peninsula. PLoS ONE, 11(9).

Moreno-Domínguez, R., Cascales-Miñana, B., Ferrer, J., Diez, J.B., 2016. First record of the mangrove palm *Nypa* from the northeastern Ebro Basin, Spain: with taphonomic criteria to evaluate the drifting duration. *Geologica Acta*, 14 (2): 101–111.

Moreno-Domínguez, R., 2018. Las primeras interacciones planta – insecto del Oligoceno de la Península Ibérica. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 31 (1): 19-28.

Moreno-Domínguez, R., Diez, J.B., Frédéric, M.B. Jaques, Ferrer, J., 2015.
First Macroflora data from La Val (Late Oligocene/Early Miocene), Estadilla
(Huesca, Spain). *Historical Biology*, 27 (3–4): 469–489.

Introduction

The leaf-flora record of the Oligocene for the Iberian Peninsula shows that at this time, Iberia was home to a broad-leaved, paratropical-to-subtropical evergreen rain forest with a hot climate exhibiting no large seasonal variations. Sclerophylls were well represented in these communities, and laurel forests were common, although many were confined to riparian environments (Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010). The floras of the Early Miocene in the Iberian Peninsula show some similarities with those of the Oligocene, although with significant differences owing to the extinction of many Palaeotropical genera (Barrón *et al.*, 2010). However, the lowermost Miocene outcrops are still characterised by Palaeotropical elements with similar climate conditions to those in East Asia (Barrón *et al.*, 2010). To date, only two macroflora outcrops in the Iberian Peninsula have been dated to the Late Oligocene/Early Miocene (Barrón *et al.*, 2010): Izarra, in the province of Álava (Fernández-Marrón *et al.*, 1979; López-Horgue & Hernández 2003), and As Pontes de García Rodríguez, in the province of La Coruña (López-Martínez *et al.*, 1993; Huerta *et al.*, 1999). However, this latter site includes a very small part of the Early Oligocene. In addition to these sites, some authors (Barrón & Santos 1998) quote other possible outcrops of the same age within the Tertiary basins of Galicia (NW Spain): Meirama and Boimorto in La Coruña Province, and Orros in Orense Province.

Until now, La Val was an unknown site in the Iberian Peninsula. In the geographical area where it is located (the Ebro Basin), there are as yet no publications dealing either with outcrops for the time period (Late Oligocene/Early Miocene) or with macroflora remains. Despite the lack of preservation of the cuticles, the degree of conservation of the fossils is sufficient to classify them at genus, and even, on occasion, at species level. The La Val site is a new contribution to our knowledge of the Cenozoic flora in the Iberian Peninsula.

Location and geological setting

The site under study is located in the La Val ravine, one kilometre North of the town of Estadilla. Estadilla is situated 70km from the city of Huesca (NE Spain). The location of the outcrop is the eastern part of the northern flank of the Barbastro-Balaguer Anticline (Pardo & Villena 1979; Martínez-Peña & Pocoví 1988; Millán *et al.*, 2000), which is located in the northern area of the Cenozoic Ebro Basin (Pardo *et al.*, 2004) (Figure 1).

The studied fossils were collected from geological materials in the Sariñena Formation (Quirantes 1978) (Figure 1). The lithology of these geological materials consists of alternating sandstone and mudstone, but, towards the North side of the Ebro Basin, they turn into a thick deposit of conglomerates interbedded with sandstone and mudstone (Luzón 2005). The terrigenous deposits of the Sariñena Formation have been

interpreted as alluvial fans, and are considered as part of a large fluvial system (Luzón & González 2003; Luzón 2005) known as the Huesca fluvial system (Hirst 1983; Hirst & Nichols 1986; Nichols & Hirst 1998). This formation is assigned to the Late Oligocene/Early Miocene (Chattian-Burdigalian) (Luzón 2005): dating of this unit is based on the microvertebrate assemblages (Crusafont *et al.*, 1966; Álvarez-Sierra 1987, Álvarez-Sierra *et al.*, 1987, 1990), as well as on the correlation with tectosedimentary units from the central area of the Ebro Basin (Agustí *et al.*, 1994; Luzón 2001; Pardo *et al.*, 2004). The La Val site consists of alternating sandstone and mudstone which are interpreted as corresponding to the distal parts of alluvial fans (Colombo 1992); up to 15 stratigraphic levels with macroflora have been described (Figure 2).

Material and Methods

In this study, 159 specimens have been identified and numbered. The outcrop is a few square metres in area, and its exposed surfaces are orthogonal to the stratification. Samples were collected following the stratification from levels LV1, LV3, LV4, LV6, LV7, LV8, and LV12. These samples were numbered as follows: the initials “LV” indicate the location “La Val”; a code number indicates the stratigraphic level, the sample, and the specimen respectively; and finally, a letter code enables to distinguish between the mould and counter-mould. For example: LV6-84-1A/LV6-84-1B; LV (La Val location), 6 (stratigraphic level), 84 (sample), 1 (specimen), A (part) and B (counterpart). All specimens are housed in the Palaeontology Section, Department of Earth Sciences, University of Zaragoza, Spain. The macromorphological description of the angiosperm leaves follows the nomenclature summarised by Ellis *et al.*, (2009). Regarding taxonomy, the classification proposed by Christenhusz *et al.*, (2011) is used for gymnosperms, that by Smith *et al.*, (2006) for ferns, and the classification by Sitte *et al.*, (2004) for angiosperms. All photographs were taken with a Nikon D-90 camera and an AF-S Micro Nikkor 60mm macrolens.

Systematic description

Pteridophyta

Class **Equisetopsida** Agardh, 1825

Order **Equisetales** Candolle ex Berchtold & Presl, 1820

Family **Equisetaceae** Michaux ex Candolle, 1804

Genus **Equisetum** Linnaeus, 1753

Equisetum parlatorii (Heer) Schimper, 1869

(Plate I, A, B, D)

Material studied. LV6-21-1; LV6-24-1; LVR-40-1.

Description. Tubers and a fragment of a rhizome with two root tubers. Rhizome is a segment, 3 cm in length and 0.4 cm in breadth, with longitudinal parallel striae; the tuber base is square-shaped. Ovate or elliptic-shaped tubers, measuring 1.1 to 2.3 cm in length and 0.4 to 0.7 cm in width. They are radially arranged, placed linearly; longitudinal striae are visible on their surface; the apical part of the tuber is joined to the base of the next one.

Remarks. The fragments of tubers and rhizomes of *Equisetum* from the Cenozoic of Europe are generally classified as *Equisetum parlatorii* (Heer) Schimper, 1869 (e.g., Łańcucka-Środoniowa 1969; Krenn 1998). Several features are useful for their identification, including shape and disposition of the tubers, and the characteristic structure of the nodal part of the rhizome, as indicated by Zastawniak (1972). According to Worobiec (1994), other features, such as parallel grooves on the rhizome, presence of the internode, and characteristically arranged root-tuber points are also important. The characteristics of the La Val fossil samples indicate membership of the genus *Equisetum* and species *parlatorii*: the fossil remains LVR-40-1 show a fragment of rhizome with longitudinal parallel grooves; shape and disposition of the tubers; and structure of the nodal part of the rhizome. In the structure of the nodal part from fossil sample LV6-21-1, similar to the one shown by Zastawniak (1972), appears a point of insertion of a tuber, and, under it, a hole which corresponds to the point of union of the root with the rhizome. All of these are similar to the fossils described by Łańcucka-Środoniowa (1969) as *Equisetum maximum* Lamarck, 1795.

Occurrence. This species is also found in the Late Miocene (Middle to Late Vallesian) from La Bisbal (Girona Province) (Sanz de Siria 1981) and Ballestar (La Seu d'Urgell Basin) (e.g., Sanz de Siria 1974).

Class **Polypodiopsida** Cronquist, Takhtajan & Zimmermann, 1966

Order **Polypodiales** Link, 1833

Family **Pteridaceae** Kirchner, 1831

Genus **Acrostichum** Linnaeus, 1753

Acrostichum lanzaeanum (Visiani) Reid & Chandler, 1926.

(Plate I, J)

Material studied. LV6-84-1A/1B.

Description. Pinna with linear-lanceolate shape; 9.9 cm in length and 3.1 cm in width; apex acuminate and acute angle; base not visible. Midvein courses through the length of the pinna, from which closely spaced secondary veins arise at an acute angle; the secondary veins anastomose repeatedly, forming numerous rectangular areoles (four to five sides); veinlets absent; margin entire.

Remarks. According to Arnold & Dauguerty (1963), *Acrostichum* can be differentiated by its fine reticulate venation pattern. *Neurocallis* Fée, 1845, and *Stenochlaena* Smith, 1842, are two genera macromorphologically similar to *Acrostichum*, but they differ in the lack of definite sori, in the sporangia spread over the whole lower pinna surface, and in a characteristic venation pattern (Arnold & Dauguerty 1963). The fossil remains of *Acrostichum* found in the Cenozoic of Europe and Africa (Seward 1924), and included in different species, have been grouped historically under the species *A. lanzaeanum* which was created for that purpose, owing to their similar shape and pinnule venation which only varies in size (Álvarez-Ramis & Fernández-Marrón 1995). Later, Barthel (1976) integrated all the known fossil species of *Acrostichum* into a single species named *A. aureum* Linnaeus, 1753 fossilis, but this grouping is based on different organs (rhizomes, petioles, pinnae, etc.) and ages, and, therefore, such inclusion has been rejected by some authors. We follow Awasthi *et al.*, (1996), and reject Barthel's view. Arnold & Dauguerty (1963), who studied fossil samples with an exceptionally well-preserved *Acrostichum*, defined *A. preaureum* Arnold & Daughtery 1963, owing to its anatomic resemblance to the recent species *A. aureum*. For this reason, Álvarez-Ramis & Fernández-Marrón (1995) suggested that all remains classified as *A. lanzaeanum* in Spain be included in the species *A. preaureum*. Our fossil samples are included in *A. lanzaeanum* as they have pinnules macromorphologically similar to those of fossil remains found in Spain and Europe, and have no anatomic data which could be used to include them in *Acrostichum preaureum* Arnold & Daughtery 1963. *A. lanzaeanum* shares many similarities with the recent species *A. aureum*, *A. speciosum* Willdenow, 1810, and *A. danaeifolium* Langsdorff & Fischer, 1810, such as morphology and venation.

Occurrence. *Acrostichum* is found in Eocene deposits in Sant Vicenç de Castellet (Barcelona) (Vicente-Castells 1965), and at the quarries of Balsamuller and Can Font Els Condals (Manresa) (Álvarez-Ramis 1982); it is found also in Oligocene deposits in Tárrega (Lérida Province) (Fliche 1908; Depape & Bataller 1931), Peguera (island of Mallorca) and Son Ferragut (Late Oligocene, island of Mallorca) (Álvarez-Ramis & Ramos-Guerrero 1986; Álvarez-Ramis *et al.*, 1987), Son Fé Mine (Early Oligocene, island of Mallorca) (Bauzá-Rullán 1961), Cervera (Early Oligocene, Lérida Province) (Bataller *et al.*, 1950). Sanz de Siria (1992) quotes the presence of *Acrostichum* in the Burdigalian of Mallorca.

Family **Dennstaedtiaceae** Lotsy, 1909

Genus ***Pteridium*** Gleditsch ex Scopoli, 1760

Pteridium sp.

(Plate I, H, L)

Material studied. LV6-85-1A/1B.

Description. Fragment of pinna with triangular shape, 3.27 cm in length and 1.9 cm in width; midvein is straight

and thick. Pinnules are slightly falcate with acute apices, or rounded in the distal part; pinnules all sessile, alternate, and small with entire margin; preserved up to 0.65 to 1.42 cm long and 0.20 to 0.38 cm wide. Midvein of pinnules is present, wide and straight with secondary veins branching up dichotomously twice, ending in the margin.

Remarks. The fossil remains are macromorphologically similar to the extant *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, 1879, showing the same venation and shape of pinnules. However, they differ in two aspects: in the fossil under study, the distal end of the pinna ends in a convex pinnule, and the lobes are absent at the base of the pinnules, while the shape of the extant species is lanceolate, and there are usually lobes at the base of the pinnules. *P. aquilinum* is similar to the fossil species *P. oeningense* (Unger) Hantke, 1954. Macromorphologically, the closest fossil ferns to the studied specimen are described from the Cenozoic flora of the Iberian Peninsula (e.g., Barrón 1997; Barrón & Diéguez 2001). Some of the fossil ferns from the Iberian Peninsula that could give rise to confusion are: *Osmunda* sp. (e.g., Barrón & Postigo-Mijarra 2011), *O. parschlugiana* (Unger) Andreanszky, 1959 (e.g., Barrón 1999; Ferrer *et al.*, 1993), and *Pteris* sp. (e.g., Bauzá-Rullán 1956; Sanz de Siria 1996). In *Osmunda* sp., the differences are: pinnules present a short petiole, and are opposite. In *Pteris* sp., the pinnules have a serrate margin to the apex, and are opposite, and between the pinnules is a sheet of tissue connecting them at the base; this tissue is parallel to the rachis.

Occurrence. The genus *Pteridium* is found in the Early Miocene (Ramblian/Early Aragonian) of Rubielos de Mora (Barrón & Diéguez 2001) and the Late Miocene (Late-Middle Vallesian) of the La Cerdanya Basin (Barrón 1997).

Gymnosperms

Subclass **Pinidae** Cronquist, Takhtajan & Zimmermann, 1966

Order **Pinales** Gorozhankin, 1904

Family **Pinaceae** Sprengel ex Rudolphi, 1830

Genus ***Pinus*** Linnaeus, 1753

aff. ***Pinus*** sp. (leaf)

(Plate I, E)

Material studied. LV6-22-1; LV6-38-1.

Description. Acicular leaf. Two-needled bundle; needles preserved up to 11.2 cm long and 0.2 cm wide, straight and slightly curved. Entire margin. Venation not visible.

Remarks. We have used the following criteria (Łańcucka-Środoniowa 1966) for including leaves in the genus

Pinus: needles, in cross-section, are crescent-shaped or triangular in shape, and are occasionally strongly flattened; margins are uneven, sometimes serrated; sides are covered with parallel running rows of stomata; conspicuous central vein on one side; two or more needles in every fascicle. These criteria implicate a well-preserved fossil sample and the cuticle. However, the external appearance of the leaf is typical of that of *Pinus* in the existing literature on the Cenozoic flora of the Iberian Peninsula (e.g., Hernández-Sampelayo & Cincúnegui 1926; Roiron *et al.*, 1999; Barrón & Diéguez 2001; Postigo-Mijarra & Barrón 2013). Mai (1998) proposes the use of a species aggregate — *P. hepios* (Unger) Heer, 1855 — for two-needled pines with a short sheath, Oligocene/Early Pliocene in age. In this way, we were able to compare the material studied and many pine species. However, several characteristic features of the leaves are required for assignment to this species, such as lower surface with stomatal rows, epidermal teeth present between the stomatal rows, and the regular arrangement of the peripheral resin ducts (Mai 1998). The fossil samples have needles twinned, and are of the same age as those proposed by Mai (1998). However, they do not preserve some of the aforementioned characteristics, and it is therefore not possible to include them in this species.

aff. *Pinus* sp. (seed)

(Plate I, G)

Material studied. LV6-102-1A/1B.

Description. An isolated winged seed, elliptical in outline, 22 mm long and 3 mm broad, seed not visible; wing apex rounded, striation parallel.

Remarks. We can quote the following characteristics as identifying of the seeds of *Pinus*: smooth interior wall of the seed, exterior walls displaying regular minute pitting, presence of lateral longitudinal ridges and pitted sculpture of the surface, absence of a longitudinal chalazal depression at the apex (Łańcucka-Środoniowa 1966); small seed, not stretching out of the wing outline, wing with the straight dorsal side, proximally rounded, regularly convex on the ventral side (Kvaček *et al.*, 1993); seed broadly oval to rounded, located basipetally and asymmetrically or symmetrically to wing, apex obtuse, striation indistinct and parallel (Teodoridis & Sakala 2008). Although in the fossil sample only some external features are present, such as lateral longitudinal ridges and wing with the straight dorsal side and convex on the ventral side, these are the usual features found in the seeds of *Pinus* in the Cenozoic flora of the Iberian Peninsula (e.g., Hernández-Sampelayo & Cincúnegui 1926; Roiron *et al.*, 1999; Barrón & Diéguez 2001; Postigo-Mijarra & Barrón 2013).

Angiosperms

Class **Magnoliopsida** Brongniart, 1843

Subclass **Magnoliidae** Novák ex Takhtajan, 1967

Order **Laurales** Jussieu ex Berchtold & Presl, 1820

Family **Lauraceae** Jussieu, 1789

Genus ***Daphnogene*** Unger, 1845

Daphnogene sp.

(Plate I, C, K)

Material studied. LV3-13-1A/1B; LV6-7-1A/1B; LV6-10-1A/1B; LV6-30-2; LV6-41-1; LV6-64-1; LV6-67-1A/1B; LV6-90-1; LV8-1-1; LVR-1-1; LVR-12-1; LVR-39-2A/2B; LVR-43-1; LVR-52-2A/2B.

Description. Marginal blade attachment. Laminar size microphyll to notophyll, with L:W ratio 2:1 to 3.5:1. Laminar shape elliptic-lanceolate, preserved up to 13.8 cm long and 1.6 to 4.0 cm wide, medial symmetry with basal symmetry. Margin entire. Acute apex straight shape. Acute base with cuneate or decurrent shape. Primary venation suprabasal acrodromous, and three basal veins. Major secondaries present, excurrent attachment to midvein, forming an angle with it in the middle of the leaf-blade of about 45° to 50° leaf-blade; minor secondaries semicraspedodromous. Areolation shows moderate to good development, with veinlets absent or sometimes with branches.

Remarks. All leaves of Lauraceae reported in this paper are preserved as impressions, and their taxonomical position could not be examined using cuticular analysis (Kvaček 1971; Worobiec 2007). However, on the basis of macromorphology, only artificial morphogenus *Daphnogene* without specific determinations can be reliably distinguished, and can be considered as representative of Lauraceae (Worobiec 2007). Macromorphologically, the fossil samples are very similar to the genus *Daphnogene*: margin entire, basal veins suprabasal acrodromous, secondaries brochidodromous, and tertiaries forked-percurrent (e.g., Hably 1990, 1993; Kovar-Eder & Hably 2006; Bozukov *et al.*, 2008). The preservation of the fossil remains does not allow for assignment to a particular species. Nevertheless, we can observe that the fossil specimens LV6-7-1A/1B, LV6-30-2, LV6-67-1A/1B, and LVR-43-1 are similar to *Daphnogene lanceolata* Unger, 1850: small size with lanceolate, lanceolate-ovate to ovate shape (Hably 1990, 1994; Barrón 1995-1996; Bozukov *et al.*, 2008). This fossil genus is comparable to the recent genus *Cinnamomum* Schaeffer, 1760 (Barrón 1995-96).

Genus ***Laurophyllum*** Göppert, 1857

cf. ***Laurophyllum*** sp.

(Plate I, I)

Material studied. LV6-54-1; LV6-63-1A/1B; LV6-93-2; LVR-16-1A/1B.

Description. Blade attachment marginal. Laminar size microphyll, with L:W ratio 4.7-4.6:1. Laminar shape

elliptic-lanceolate, preserved up to 9.1 cm long and 1.34 to 1.94 cm wide, medial symmetry with basal symmetry. Margin entire. Acute apex with straight shape. Acute base with convex-percurrent shape. Primary venation pinnate, and one basal vein. Major secondaries brochidodromous with irregular spacing, inconsistent angle, and excurrent attachment to midvein; they form an angle of about 30° to 60° with it in the middle of the leaf-blade. Marginal secondary visible or absent. Intersecondary veins perpendicular to the midvein, their length being less than 50% of subjacent secondary, distal course not visible. Intercostal tertiary veins probably opposite percurrent, with straight course or reticulate and obtuse-acute angle to midvein. Epimedial tertiaries not visible, or probably opposite percurrent, with perpendicular to the midvein course, and exmedial course parallel to intercostal tertiary. Areolation not visible, or shows moderate to good development, with veinlets sometimes with one branch and simple terminals or absent.

Remarks. The studied fossil remains morphologically resemble *Laurophyllum*, particularly the fossil remains LV6-63-1A/1B. Their common features are: margin entire, wide midvein near the basis getting narrower towards the apex, brochidodromous venation with irregular spacing, a large distance between the major secondary veins, perpendicular tertiary veins with straight course, and well-developed areolation, but free-ending veinlets absent (e.g., Hably 1990, 1993; Kvaček *et al.*, 1993; Worobiec 2007; Bozukov & Sakala 2008; Holý *et al.*, 2012). However, in the absence of cuticle, we cannot make a more specific taxonomic assignment (Kvaček 1971; Worobiec 2007).

Subclass **Rosidae** Takhtajan, 1967

Order **Saxifragales** Berchtold & Presl, 1820

Family **Hamamelidaceae** Brown, 1818

Genus ***Parrotia*** Meyer, 1831

cf. ***Parrotia*** sp.

(Plate I, F)

Material studied. LV6-20-1.

Description. Blade attachment marginal. Laminar size microphyll, with L:W ratio 3.5:1. Laminar shape elliptic, preserved up to 7.8 cm long and 2.23 cm wide, medial symmetry with basal symmetry. Margin entire. Apex not visible. Obtuse base with convex shape. Primary venation pinnate, and five basal veins. Major secondaries probably eucamptodromous or brochidodromous with gradually increasing proximally spacing, one pair of acute basal secondaries, and decurrent attachment to midvein; up to three pairs of secondary veins have been preserved running off the primary vein, forming an angle of about 25° to 30° with it in the middle of the leaf-blade; minor secondaries probably brochidodromous; intramarginal secondary present. Intersecondaries span less than 50% of

the length of the subjacent secondary; proximal course is parallel to major secondary, and distal course is perpendicular to a subjacent major secondary; occur at usually one per intercostal area frequency. Intercostal tertiary veins opposite percurrent with straight or sinuous course, sometimes alternate; obtuse angle to midvein (95° to 110°); tertiary angle decreases exmedially; five preserved tertiary veins occur per 1cm of secondary-vein length. Epimedial tertiaries opposite percurrent, sometimes alternate percurrent, with perpendicular to the midvein course and parallel to the intersecondary, and exmedial course parallel to intercostal tertiary or basiflexed. Areolation shows probably moderate development, and veinlets are not visible.

Remarks. For the identification of *Parrotia*, Krajewska (1998) proposes the following as identifying features: the shape of the leaves (obovate, or narrowly ovate or oblong, leaf-base rounded or weakly cordate, or rounded-cuneate, and somewhat asymmetrical, leaf-apex rounded), the configuration of the leaf-margin (margin entire all along the leaf-base, but in the apical part of the blade coarsely crenate), and the characteristic arrangement of the lowest pair of secondary veins. The fossil sample does not retain the cuticle, but is similar to *Parrotia* because of its convex base, smooth margin only in its base, and one pair of acute basal secondaries arranged in the same way as those described by Krajewska (1998). The other characteristics mentioned by this author have not been identified owing to the sample's poor state of preservation.

Order **Fagales** Engler, 1892

Family **Betulaceae** Gray, 1822

Genus ***Alnus*** Miller, 1754

Alnus* cf. *gaudinii (Heer) Knobloch & Kvaček, 1976

(Plate II, B)

Material studied. LV1-1-1A/1B; LV6-85-2A/2B.

Description. Blade attachment marginal. Laminar size notophyll to mesophyll with L:W ratio 1.4-1.5:1. Laminar shape elliptic, preserved up to 9.8 cm long and 5.1 to 6.3 cm wide, medial symmetry with basal symmetry. Margin unlobed with serrate teeth. Obtuse base with convex or cordate shape. Primary venation pinnate, and one basal vein. Major secondaries semicraspedodromous with regular spacing, uniform angle, and excurrent attachment to midvein; up to 7 to 12 pairs of secondary veins preserved, running off the primary vein, forming an angle of about 40° to 60° with it in the middle of the leaf-blade; minor secondaries semicraspedodromous. Intercostal tertiary veins opposite percurrent with straight or convex course, sometimes sinuous, obtuse angle to midvein (115° to 140°) with consistent vein angle; four to seven preserved tertiary veins occur per 1 cm of secondary-vein length. Epimedial tertiaries opposite percurrent, with perpendicular to the midvein course, and exmedial course parallel to intercostal tertiary. Areolation badly preserved. Single order of teeth. Sinus rounded

in shape, with tooth shape concave/straight.

Remarks. The leaves of *Alnus gaudinii* are macromorphologically characterised by a semicraspedodromous venation, a simple serrate leaf-margin with small and acute teeth, and a slightly asymmetric base (Zastawniak & Walther 1998). Additional characteristics used for its identification (Worobiec & Szyrkiewicz 2007) are: leaf-base predominantly cordate, sometimes rounded, secondary vein loops present and ending mostly in sinuses of teeth, areoles imperfectly developed with irregular shape, large size of areoles, and veinlets mostly multiple branched. However, a cuticular analysis should be used for a more accurate taxonomic differentiation between the various genera of Betulaceae (Worobiec & Szyrkiewicz 2007). The studied fossil samples have some of these macromorphologic characteristics; however, the poor state of preservation and absence of cuticle do not permit precise taxonomic classification. Nevertheless, the following characteristics could be observed: semicraspedodromous venation, simple, serrate margin with acute teeth, short apical sides and long basal sides, and generally areoles with irregular shape. With regard to fossil species of alder cited from the Miocene of the Iberian Peninsula, our studied specimens can be differentiated by three characteristics: secondary venation, serrate margin, and morphology of the areoles. They differ from *A. adscendens* (Goeppert) Zastawniak & Walther, 1996 (Barrón & Postigo-Mijarra 2011) and *A. cf. sporadum* Unger, 1867 (Barrón & Postigo-Mijarra 2011) in the doubly serrate margin of these two fossil species; from *A. julianiformis* (Sternberg) Kvaček & Holý, 1998 (Roiron *et al.*, 1999) in the craspedodromous venation of the latter; and from *Alnus occidentalis* Rérolle, 1885 (Rérolle 1884-85) in its well-developed polygonal areoles. The fossil leaf of *A. gaudinii* is most similar to the extant species *A. nitida* (Spach) Endlicher, 1847, as both present a semicraspedodromous venation, and similar morphology of leaves (elliptic shape, cuneate base, and straight apex). However, it should be pointed out that *A. nitida* also exhibits — although less frequently — many leaves with rounded, cordate, or assymetric bases, and convex apex with obtuse angles.

Occurrence. This species is found in the Early Miocene (Ramblian/Early Aragonian) of Rubielos de Mora (Barrón & Diéguez 2001). In Europe, it is known from the Early Oligocene to Late Miocene (Kvaček & Walther 1998).

***Alnus cf. julianiformis* (Stenberg) Kvaček & Holý, 1998**

(Plate II, C)

Material studied. LV4-1-1A/1B; LV6-3-1A/1B; LV6-30-1A/1B.

Description. Blade attachment marginal. Laminar size notophyll with L:W ratio 1.6-1.5:1. Laminar shape elliptic, up to 10 cm long and 6.33 cm wide. Medial symmetry with basal symmetry. Margin unlobed with serrate teeth. Obtuse apex with convex shape. Obtuse base with convex shape. Primary venation pinnate with

one basal vein. Simple agrophic veins present. Major secondaries craspedodromous with regular spacing, uniform angle, and excurrent attachment to midvein; up to eight pairs of secondary veins run off the primary vein, forming an angle of about 30° to 50° with it in the middle of the leaf-blade; minor secondaries craspedodromous. Intercostal tertiary veins opposite percurrent, with mostly straight course, obtuse to perpendicular angle to midvein (90° to 140°) with consistent vein angle; up to five tertiary veins occur per 1cm of secondary-vein length. Epimedial tertiaries opposite percurrent, with perpendicular to midvein course, and exmedial course parallel to intercostal tertiary. Areolation shows good development. Preserved and branched veinlets. Tooth spacing regular, with a single order of teeth, and up to four teeth/cm. Sinus rounded in shape, with tooth shape straight/concave, concave/convex, or concave/concave.

Remarks. *Alnus julianiformis* is very similar to *A. gaudinii*. It is distinguishable by its cuticle (Worobiec & Szyrkiewicz 2007). The main macromorphologic criteria for its differentiation are (Zastawniak & Walther 1998) the major secondary venation (*A. julianiformis* has craspedodromous venation, while *A. gaudinii* is semicraspedodromous), and the base shape, as *A. gaudinii* usually has asymmetric bases. Worobiec & Szyrkiewicz (2007) add the following macromorphological distinctive characteristics for *A. julianiformis*, 1998: obtuse leaf-base, craspedodromous venation, the absence of secondary-vein loops, areolation well developed, with areoles polygonal in shape and small in size, veinlets simple or branched, and secondary veins terminating inside the teeth. The fossil samples in our study display some characteristics of *A. julianiformis*: in the specimen LV6-3-1A/1B, a craspedodromous venation can be observed with well developed areoles, veinlets simple or with one branch, and leaf-base convex with obtuse angle. The following differences can be observed in the species found in the Miocene of the Iberian Peninsula: *A. adscendens* (Barrón & Postigo-Mijarra 2011) and *A. cf. sporadum* (Barrón & Postigo-Mijarra 2011) have double-serrate margin; *A. gaudinii* (Barrón & Diéguez 2001) and *A. occidentalis* (Rérolle 1884-85) have a semicraspedodromous venation. *A. julianiformis* is similar to extant *A. japonica* (Thunberg) Steudel, 1840, and *A. trabeculosa* Handel-Mazzetti, 1922. Macromorphologically, *A. julianiformis* has many resemblances to *A. japonica*, but its epidermal structure is different (Worobiec & Szyrkiewicz 2007). Usually, *A. japonica* has elliptic leaves with straight apex and cuneate base, but some of its leaves can present convex, acuminate, or emarginate apex; additionally, it has asymmetric bases, or, less frequently, decurrent bases. *A. trabeculosa* has a very similar cuticular structure to that of *A. julianiformis* (Worobiec & Szyrkiewicz 2007), but macromorphologically is somewhat different from *A. julianiformis* owing to the rounded or cordate base of its leaves and a greater number of major secondary veins. In *A. trabeculosa*, the elliptical leaves with acuminate or straight apex and convex or cordate bases are more common, but, sometimes, convex apex or emarginated apex with cuneate bases can be present.

Occurrence. This species is found from the Early Miocene (Ramblian/Early Aragonian) of Rubielos de Mora (Roiron *et al.*, 1999) to the Middle Miocene (Middle to Late Aragonian) of the Madrid Basin (Fernández-Marrón *et al.*, 2002, 2004). In Europe, it has also been described from the Early Miocene to Early Pliocene (Worobiec & Szyrkiewicz 2007).

***Alnus* sp.**

(Plate II, H)

Material studied. LV6-2-1A/1B; LV6-4-1A/1B; LV6-20-2; LV6-31-1A/1B; LVR-18-1; LVR-56-1; LVR-60-1A/1B.

Description. Leaf attachment petiolate. Blade attachment marginal. Laminar size notophyll-macrophyll with L:W ratio 1.5-2.0:1. Laminar shape elliptic, up to 18.5 cm long and 4.06-12.5 cm wide, medial symmetry with basal symmetry, sometimes leaf medially asymmetrical with basal insertion asymmetrical. Margin unlobed with some badly preserved serrate teeth. Apex acute to obtuse, with convex or straight shape. Obtuse-acute base with convex-rounded or decurrent shape. Primary venation pinnate with one basal vein, and, sometimes, simple agrophic veins. Major secondary veins with regular spacing, uniform angle, and excurrent or proximal secondaries decurrent attachment to midvein; up to 11 pairs of secondary veins preserved, running off the primary vein, forming an angle of about 40° to 60° with it in the middle of the leaf-blade. Intercostal tertiary veins opposite percurrent, with straight, convex, or sinuous course, obtuse angle to midvein (90° to 130°), with consistent vein angle; up to four preserved tertiary veins occur per 1cm of secondary-vein length. Epimedial tertiaries opposite percurrent, with perpendicular to midvein course, and exmedial course parallel to intercostal tertiary. Areolation shows moderate to good development, and preserved veinlets not visible or mostly branched.

Remarks. In the absence of a cuticular study, the allocation of a genus within the family Betulaceae has been made, taking into account the morphology of the areoles and veinlets, and the type of margin (Worobiec & Szyrkiewicz 2007). *Carpinus* Linnaeus, 1753, may have no, or, occasionally, simple veinlets, and its areoles tend to be tetragonal. *Betula* Linnaeus, 1753, has well-developed areoles and multiple branched veinlets. Finally, *Alnus* can present areoles with polygonal, tetragonal, or irregular shapes, but veinlets are simple or with one or two branches. In general, *Alnus* has a simple serrate margin with acute and small teeth, and apical short side and long basal side; the other genera have doubly serrate margin. As *Corylus* Linnaeus, 1753, and *Ostrya* Scopoli, 1760, are less abundant taxa, using them for the taxonomic determination of fossil remains is frequently dubious (Worobiec & Szyrkiewicz 2007).

Betulaceae gen. et sp. Indet.

(Plate II, L)

Material studied. LV3-1-1A/1B; LV3-2-1; LV3-3-1; LV3-4-1; LV3-5-1A/1B; LV3-7-1/7-2/7-3; LV3-8-1; LV3-9-1; LV3-10-1; LV3-12-1; LV3-14-1A/1B; LV3-15-1A/1B; LV3-16-1A/1B; LV3-17-1A/1B; LV3-18-1; LV3-19-1A/1B; LV3-20-1A/1B; LV6-1-2; LV6-6-1A/1B; LV6-11-1; LV6-12-1/12-2; LV6-14-1A/1B; LV6-17-1A/1B; LV6-23-1; LV6-26-1A/1B; LV6-27-1; LV6-28-1A/1B; LV6-32-1; LV6-33-1; LV6-35-1A/1B; LV6-36-1A/1B; LV6-39-1; LV6-39-2; LV6-40-1A/1B; LV6-47-1; LV6-48-1A/1B; LV6-48-2A/2B; LV6-49-1; LV6-49-2; LV6-51-1; LV6-52-1; LV6-53-1; LV6-57-1A/1B; LV6-59-1A/1B; LV6-66-1A/1B; LV6-68-1; LV6-70-1A/1B; LV6-71-1A/1B; LV6-74-2A/2B; LV6-78-1A/1B; LV6-78-2; LV6-79-1A/1B; LV6-86-1A/1B; LV6-86-2; LV6-86-3A/3B; LV6-86-4A/4B; LV6-88-1; LV6-92-1A/1B; LV6-93-1A/1B; LV6-95-1; LV6-97-1; LV6-98-1; LV7-1-1A/1B; LV7-2-1; LVR-2-1A/1B; LVR-4-1-1A/1B; LVR-7-1; LVR-8-1; LVR-19-1A/1B; LVR-21-1A/1B; LVR-23-1A/1B; LVR-25-1; LVR-27-1A/1B; LVR-28-1; LVR-29-1A/1B; LVR-29-2A/2B; LVR-30-1A/1B; LVR-31-1; LVR-32-1A/1B; LVR-34-1; LVR-36-1A/1B; LVR-39-1A/1B; LVR-41-1A/1B; LVR-42-1; LVR-46-1; LVR-47-1A/1B; LVR-48-1A/1B; LVR-48-2; LVR-50-1; LVR-51-1A/1B; LVR-53-1; LVR-54-1; LVR-61-1; LVR-63-1.

Description. Leaf-attachment petiolate. Blade-attachment marginal. Laminar size microphyll-mesophyll, with L:W ratio 1.5-2.1:1. Laminar shape elliptic, preserved up to 11.4 cm long and 3.6-5.6 cm wide, medial symmetry with basal symmetry. Margin unlobed. Obtuse or acute apex angle, with convex or straight shape. Obtuse base angle with convex shape. Primary venation pinnate with one basal vein. Major secondary venations with regular spacing, uniform angle, and excurrent attachment to midvein; up to 10 pairs of preserved secondary veins run off the primary vein, forming an angle of about 35° to 55°. Intercostal tertiary veins opposite percurrent, sometimes alternate, with straight, sinuous, or convex course, obtuse angle to midvein (100° to 145°) with consistent vein angle; up to five preserved tertiary veins occur per 1cm of secondary-vein length. Epimedial tertiaries opposite percurrent, with perpendicular or acute to midvein course, and exmedial course parallel to intercostal tertiary.

Remarks. The preservation of the fossil remains and the characteristics observed do permit the identification of the family Betulaceae.

Family **Myricaceae** Richard ex Kunth, 1817

Genus **Myrica** Linnaeus, 1753

Myrica sp.

(Plate II, A, D, E, F, I)

Material studied. LV6-8-1A/1B; LV6-9-1A/1B; LV6-18-1A/1B; LV6-25-1A/1B; LV6-37-1A/1B; LV6-46-1A/1B; LV6-60-1; LV6-76-1A/1B; LV6-94-1A/1B; LV6-96-1.

Description. Leaf-attachment petiolate. Blade-attachment marginal. Laminar size microphyll-mesophyll, with

L:W ratio 4.5:1. Laminar shape linear-oblongate, preserved up to 16.3 cm long and 1.6-3.6 cm wide, medial symmetry with basal symmetry. Margin entire or unlobed, with margin type not visible, or with some badly preserved serrate-crenate teeth. Acute base with cuneate to decurrent shape. Primary venation pinnate with one basal vein. Major secondaries probably brochidodromous, with irregular spacing, uniform angle, and excurrent attachment to midvein; pairs of secondary veins run off the primary vein, forming an angle of about 50° to 90° with it in the middle of the leaf-blade. Intersecondaries span less than 50% of the subjacent secondary; their frequency is less than one per intercostal area; proximal course is parallel to major secondaries. Areolation shows moderate to good development.

Remarks. The preservation of the samples and the absence of cuticle do not allow their attribution to any particular species. However, the following observations can be made. From a macromorphological point of view, three sets can be distinguished: (1) Samples such as LV6-8-1A/B and LV6-9-1A/B, very similar to those found in Rubielos de Mora by Barrón & Diéguez (2001), which those authors identified as *Myrica banksiaefolia* Unger, 1850. However, Barrón and Diéguez revealed a high degree of polymorphism, establishing a synonymy with *M. arenesi* Arenes & Depape, 1956, and *M. longifolia* Unger, 1850 (Barrón 1999); (2) Samples such as LV6-25-1, similar to those described by Roiron *et al.*, (1999) in Rubielos de Mora, and identified as *M. lignitum* (Unger) Saporta, 1865 sensu Ettingshausen & Standfest, 1888; and (3) Samples such as LV6-96-1, similar to those described by Barrón (1999) as *M. longifolia*. The genus *Myrica* can sometimes be confused with genera *Comptonia* L'Héritier de Brutelle ex Aiton, 1789, by its venation and the shape of its leaves, and also with *Engelhardia* Leschenault de la Tour ex Blume, 1825. *Myrica* has symmetrical leaves and cuneate-decurrent bases, which is a diagnostic feature, while *Comptonia* also has cuneate and symmetrical bases, but presents a lobed irregular margin whose sinuses are very close to the midvein. In *Engelhardia*, the leaves are always symmetric, and smaller than in *Myrica*.

Order **Malpighiales** Jussieu ex Berchtold & Presl, 1820

Family **Salicaceae** Mirbel, 1815

Genus **Salix** Linnaeus, 1753

Salix cf. *varians* Göppert sensu lato, 1855

(Plate II, K)

Material studied. LV6-87-1A/1B.

Description. Blade-attachment marginal. Laminar size microphyll. Preserved laminar shape obovate, preserved up to 5.2 cm long and 3.2 cm wide, medial symmetry with slight basal asymmetry. Acute base with cuneate shape or probably decurrent. Primary venation pinnate, and one basal vein. Major secondaries, probably

brochidodromous or semicraspedodromous, and decurrent attachment to midvein; up to four pairs of preserved secondary veins running off the primary vein, forming an angle of about 50° to 60° with it in the middle of the leaf-blade. Intercoastal tertiary veins opposite percurrent with straight course; obtuse angle to midvein (110° to 115°); tertiary angle probably decreases exmedially. Epimedial tertiaries alternate percurrent, with acute to the proximal midvein course, and exmedial course parallel to intercoastal tertiary. Areolation shows moderate development, and veinlets mostly have two or more branches (usually dichotomous), their terminals being tracheoid idioblasts.

Remarks. The studied sample shares many features with the species *Salix varians*, such as (Worobiec *et al.*, 2008, 2012) venation pinnate, primary vein straight of stout thickness, leaf-base obtuse or decurrent, major secondary venation semicraspododromous-broquidodromous, secondaries curving upwards, running almost parallel to the leaf-margin, tertiary veins percurrent. However, owing to the poorly preserved sample and the absence of cuticle, other characteristics of the species, such as the morphology of its leaf-margin, are not distinguishable, meaning a more accurate taxonomic attribution cannot be made. Another species similar to the studied fossil sample is *S. angusta* Braun, 1851 (Zastawniak 1972); however, this differs in that it has a linear-lanceolate shape. *S. varians* is morphologically similar to the extant species *S. fragilis* Linnaeus, 1753, and *S. triandra* Linnaeus, 1753; however, it presents a different cuticular structure. *S. bonplandiana* Kunth, 1817 is the species with the most similar cuticular structure (Worobiec *et al.*, 2008).

Occurrence. This species is not attested in the Cenozoic of the Iberian Peninsula.

cf. *Salix* sp.

(Plate II, G)

Material studied. LV6-5-1; LV6-15-1; LV6-42-1; LV6-45-1; LVR-3-1; LVR-15-1A/1B; LVR-38-1A/1B; LVR-44-1A/1B; LVR-66-1.

Description. Leaf-attachment petiolate. Blade-attachment marginal. Laminar size microphyll, with L:W ratio 6:1. Laminar shape lanceolate, preserved up to 11 cm long and 1.7 cm wide, medial asymmetry. Acute apex with straight shape. Primary venation pinnate with one basal vein. Major secondaries mixed: semicraspodromous at the base, and distally brochidodromous, with irregular spacing and inconsistent angle, and excurrent attachment to midvein; pairs of secondary veins run off the primary vein, forming an angle of about 40° to 60° with it in the middle of the leaf-blade. Intersecondaries span less than 50% of the subjacent secondary (frequency: usually one per intercoastal area), proximal course is generally parallel to major secondaries, sometimes perpendicular to midvein, and distal course is parallel to major secondary vein. Intercoastal tertiary veins opposite percurrent, with straight or sinuous course, obtuse angle to midvein (115° to 145°), with vein angle decreasing exmedially; up to

eight preserved tertiary veins occur per 1 cm of secondary-vein length. Epimedial tertiaries opposite percurrent, with perpendicular to midvein course, and exmedial course parallel to intercostal tertiary.

Remarks. In the identification of the genus *Salix*, important features are (Worobiec *et al.*, 2008, 2012): leaf-margin simple serrate with small teeth, intersecondary veins, venation semicraspododromous or brochidodromous, and tertiary venation weakly percurrent or composite intersecondary. The degree of preservation only allows the partial observation of venation described for this genus.

Dicotyledones sensu lato

(Plate II, J)

Material studied. LV6-75-2; LV12-1-1.

Description. Raceme inflorescence; up to 1.64 cm long and 0.53 cm wide; apical and basal zones absent, stem not visible.

Remarks. It has not been possible to determine the taxonomy.

Discussion

Sedimentary setting

The deposits exposed where fossil remains were collected are very similar to lithofacies associations SM-MS (Sandstone/Mudstone-Mudstone/Sandstone) (Luzón 2005), and are interpreted as mid-distal sectors of alluvial fans. These lithofacies associations are generally characterised by stable floodplains crossed by incised, straight, or, occasionally, sinuous channels with sandy bedload. The deposits from distal-fan areas are characterised by unconfined flows with suspended load which show pedogenetic features and organic activity. These areas are suitable for the growth of vegetation. Overbank processes are common, and sandy levees and crevasse splays developed in the channel-adjacent overbank areas. Shallow pond deposits existed in interchannel areas, with soils developing occasionally during periods of low sedimentation rate and, sometimes, gypsum forming during periods of intense evaporation (Luzón 2005). Vegetation could grow on the shores of these ponds.

The site deposits at La Val consist of mudstone and sandstone (Figure 2). The sandstone is described as the result of the slow-down of water flows no longer confined to the fluvial channels through which they circulated owing to lateral overflow. The mudstone is interpreted as overflow or flood deposits in the areas between the channels (Macías *et al.*, 1986-1987). Sedimentation will be coarse-grained in the areas closest to the entry point of the water, and fine-grained in more distant areas. The site presents a lateral variation in the sandstone/mudstone ratio, increasing towards the West and decreasing towards the East. This variation may be

related to a fluvial channel that emerges partially, to the West, and which may have been the source of the water contributions. The layers contain bioturbation and the fossil remains of roots, as well as concretions and nodules that would indicate soil processes, more frequently in the mudstone beds. There are very small (millimetre-thick) layers of gypsum in the site, which are interpreted as periods of intense evaporation as the result of extremely dry conditions (Luzón 2005). The fossil remains of plants in the La Val site are situated especially in the mudstone beds, and most of them correspond to leaves. Fragments of wood and some inflorescences and seeds have also been collected.

Taphonomy

In accordance with Martín-Closas & Gomez (2004), the following taphonomical processes were identified in this study:

a) *Necrological processes: herbivory*: Most leaves present damage by insects. This damage is consistent with feeding traces, probably owing to caterpillars (e.g., LVR-60-1A/1B).

b) *Biostratinomical processes: transport by wind*: Although their presence is scarce, examples of small sized, young leaves, were identified, as well as of some coniferous leaves (e.g., LV6-38-1) and of winged seeds (e.g., LV6-102-1A-1B). These small, young leaves usually have long petioles. *Transport by water*: There are leaves with ruptures (e.g., LV1-1-1A/1B), leaves curled into themselves, and fragments of leaves. The debris contains a diversity of remains (leaves, some seeds and inflorescences, pieces of wood and rhizomes) but leaves and pieces of wood are predominant. The size of the leaves varies, from microphyll to macrophyll, but notophyll dominates. The remains are often isolated, occasionally appearing in groups of few elements with an observable preferential orientation. In larger leaves, abaxial surfaces are generally found facing upwards. *Absence of transport*: In some layers, roots are found in life position. *Biological-Biochemical degradation*: Skeletonisation is apparent in some leaves (e.g., LV6-3-1A/1B). *Plant remains deposited under dysaerobic or aerobic conditions*: impressions are dominant in sandstone or sandy levels with predominance of oxygenated environment, while carbonaceous compressions predominate in mudstone, indicating a high rate of sedimentation (Martín-Closas 1995).

c) *Fossil-diagenetic processes: dissolution of cuticles*: the cuticles have not been preserved.

Three taphoflorae were identified in the La Val site: autochthonous, para-autochthonous, and allochthonous taphoflorae.

Autochthonous taphoflora:

There are the fossil remains of small roots in life position, and the mould of the root of a tree has been identified in one of the levels (LV6). However, these remains have not preserved any features to facilitate their ascription to a particular taxon.

Para-autochthonous taphoflora:

In general, the fossil remains do not present any preferential orientation; they appear isolated without forming concentrations, and usually show biological-biochemical degradation. There is an over-representation of leaves of the Betulaceae family (*Alnus* cf. *julianiformis*, *Alnus* cf. *gaudinii*, and *Alnus* sp.): these account for up to 70% of all collected samples. The remainder of the plant macro-remains are under-represented compared to the Betulaceae remains. This may indicate the deciduous character (Martín-Closas & Gomez 2004) of the Betulaceae species compared to other taxa. The size varies from microphyll to macrophyll; however, notophyll is more common. There could be a variety of reasons for this preferential distribution of intermediate sizes (notophyll) (Gastaldo *et al.*, 1996): firstly, a high probability that mainly leaves from the canopy top and forest margins will be introduced into the depositional environment; secondly, the probability that only the relatively small leaves with intact apices and bases are liable to be collected and uncovered complete and, therefore, able to be measured; and thirdly, the possibility that anomalously large leaves may be introduced into the assemblage from regenerative juveniles, following the death of the aerial stems of certain flood-plain taxa. However, the wind's capacity to select sizes could have contributed to the arrival of this type of remains (Ferguson 1985). Of the samples identified as Betulaceae, most correspond to entire leaves and leaves with some small breakages. This implies that the remains fell by gravitational force and/or were seldom transported by water. It must also be added that the degree of transport by water of these remains must necessarily have been short, because the leaves of *Alnus* rapidly degrade during transport by water (Ferguson 1985; Spicer 1991). In general, wider and bigger leaves were deposited with the abaxial side facing upwards, suggesting a gravitational fall from the tree without subsequent transport (Gastaldo *et al.*, 1996), and indicating the original proximity to the deposit area. One set of plant remains corresponds to leaves curled into themselves; we interpret these as having been dragged along the bottom for a short period of time. Amongst the remains of the Lauraceae family, there is a small group with elliptic-shaped leaves (*Daphnogene* sp.) of medium size (notophyll) which often have small breakages, suggesting they were transported for a short time by water. There are different plant organs of the family Esquisetaceae (*Equisetum parlatorii*) — rhizomes and stems — and in the rhizomes, the tubers can be observed in anatomical connection. The type and size of the preserved plant organs would indicate transport by water (Martín-Closas 1995), although this would have been of short duration, given that some plant organs are

anatomically connected. There are some small remains of ferns corresponding to the pinnules and broken pinnae of *Pteridium* and *Acrostichum lanzaeanum*. Generally, the ferns are preserved with their fronds degraded after death while still attached to the living plant, and this complicates their fossil record (Martín-Closas & Gomez 2004). When such remains appear, they are usually associated with catastrophic events, such as floods, strong winds, and storms, which produce, and drag the plant remains to, sedimentation areas. The presence of complete and well-preserved remains is possible only in very specific conditions corresponding to a flooding event that included riverbank collapse (Martín-Closas 1995). The existence of fragmented remains would indicate both transport by water — although not over a long distance, since this type of leaf degrades quickly — and a catastrophic origin.

Allochthonous taphoflora:

There are leaves from the Betulaceae family with many tears, some of them following leaf venation, indicating longer transportation by water than in the case of the para-autochthonous remains. In this set, there is a small group of very small leaves (microphyll) and juvenile leaves, also of small size, which were transported by wind (Spicer 1981, 1989). According to Spicer (1981), the small leaves were able to endure considerable transportation in streams without breaking. Some of them present small tears, which would imply further transport by water. The Lauraceae family (*Daphnogene* sp. and cf. *Laurophyllum* sp.) constitutes 11% of all the collected fossil samples. Two types of morphologies are identified within the *Daphnogene* genus: lanceolate-ovate, and elliptic shape. The more widespread morphology consists of leaves of a lanceolate-ovate shape which are usually small in size (microphyll). These lanceolate leaves seem to correspond to light-leaves (Hably 1990, 1994), and as they are more exposed to atmospheric agents, they could have been transported by wind (Spicer 1981, 1989). Our interpretation is that lanceolate leaves were transported by wind: the preserved long petioles in some of them would have facilitated this kind of transport. Some of them have small tears, indicating that they would have subsequently suffered a short transport by water. In the case of cf. *Laurophyllum* sp, the leaves do not present breaks, and are small in size (microphyll), pointing to wind as the main transport mechanism (Ferguson 1985). The family Salicaceae (cf. *Salix* sp. and *Salix* cf. *varians*) represents 6% of the samples. The leaves are microphyll and present tears owing to their having been transported by water. These small leaves would have been transported by wind (Ferguson 1985) before being transported by water. Myricaceae (*Myrica* sp.) has the same proportion of remains as Salicaceae, and their size varies from microphyll to mesophyll, the latter being dominant. In general, the larger samples (mesophyll) present breaks by transport by water, while the small (microphyll) leaves do not have them, indicating that they were transported by wind. The family

Hamamelidaceae (cf. *Parrotia* sp.) is only represented by a single sample. This is small in size (microphyll), and has small tears owing to transport by water. We propose mixed transport by wind and water to the place of sedimentation. The leaves and seeds of cf. *Pinus* sp. are scarcely represented, making up a mere 2% of the set. They have no tears, and the pine needles are linked by a short pine shoot. The mechanism of transport was wind. These fossil remains are more allochthonous than the first-described remains. According to Spicer (1981), only coniferous leaves are transported far from their origin by wind. However, Ferguson (1995) states that most winged diaspores will tend to be found within a radius of 100 m: only plumed diaspores, spores, and wind-dispersed pollen are likely to be found beyond these limits.

There is one set of plant remains that comprises fragments of leaves, wood remains, and other non-identifiable fragments. All of them would have suffered prolonged transport by water. They are not taxonomically identifiable, and, in some cases, it is not possible to determine the kind of plant organ to which they belonged.

Palaeoecology

We have used sedimentological and taphonomic data to define the taphofacies of the floodable areas located between fluvial channels. These taphofacies represent mainly flat areas, subject to periodic flooding by channel overflow. Different situations may arise at certain times and locations: firstly, areas where the water surface is low (waterlogged areas) or disappears, where the vegetation colonises the area, and the soil is developed; secondly, isolated flooded areas that form small lakes or ponds with vegetation growing around them; and thirdly, flooded areas with a connection to the main river course and which function as streams, where the vegetation grows on their banks.

The autochthonous taphoflora indicates that there were, on the one hand, shallow flooded areas colonised by plants partly submerged in water (helophyte vegetation) — *Equisetum* (helophyte/hydrophyte) could live in this area, for instance (Figure 3); and, on the other hand, areas where the water had disappeared, resulting in the formation of soils, and which were colonised by low vegetation (and, perhaps, arboreal forms). The para-autochthonous taphoflora indicates mainly the presence of arboreal vegetation growing on the shores and even on the edges of flooded areas. This vegetation was formed by Betulaceae trees, especially *Alnus*, different ferns (*Pteridium* and *Acrostichum*), and *Equisetum*. *Alnus* (phanerophyte) would have dominated the canopy; *Equisetum* (hemicryptophyte/geophyte/chamaephyte) as well as ferns would have lived on the shores near water (Figure 3), although ferns could also live further from the shores. Some species of *Daphnogene* of the Lauraceae family could have lived in areas closer to the shore.

The allochthonous taphoflora is dominated by Lauraceae (*Daphnogene* and cf. *Laurophyllum*, phanerophytes). Lauraceae would not have lived next to the shores: it thus may have formed the forests located behind the areas dominated by Betulaceae (Figure 3) or the shrubby substrate of the forests of Betulaceae. Hamamelidaceae (cf. *Parrotia*, phanerophyte) would have been part of these forests, or would have been located in even more remote areas. Myricaceae (*Myrica*, phanerophyte) would have grown generally in areas closer to the flooded areas, forming part of the forests of Lauraceae and Betulaceae, while Salicaceae (cf. *Salix* and *Salix* cf. *varians*, chamaephyte/phanerophyte) would have been found in more remote areas (Figure 3). For this family (Salicaceae), Kvaček (1998) suggests that this element might have formed pure stands along river banks: *Salix* species are often found as pioneers on point bars. The presence in the clays of a number of pioneering plants (such as *Salix*) which colonise point bars in active channels is indirect proof of the existence of such channels (Ferguson *et al.*, 1998). The presence of *Salix* could indicate the existence of a different sedimentation environment, near the studied zone. Pinaceae (cf. *Pinus*, phanerophyte) would have originated in remote areas; according to Łańcucka-Środoniowa (1966), they would have come from mountain slopes (Figure 3).

In general, the sedimentological features and the characteristics of the taphoflora reflect a similar environment to that of the current riparian forests. According to Naiman *et al.*, (2001), the term *riparian* refers to the biotic communities and the environment on the shores of streams, rivers, ponds, lakes, and some wetlands, and the term *riparian forest* refers to vegetation directly adjacent to rivers and streams. The riparian forest extends laterally from the active channel to the uplands, thereby including active floodplains and the immediately adjacent terraces (Naiman *et al.*, 2001). The vegetation of these zones grows on soils with groundwater level near the surface, and is adapted to periodic flooding. This vegetation has a strong dependency on environmental factors, principally the climate, substrate, and hydrological regime. In the Iberian Peninsula, these forests are currently made up of different species of trees and shrubs, mainly conditioned by climate and substrate. *Alnus glutinosa* (the alder) dominates under conditions of high humidity and with few oscillations in temperature, being the most characteristic species in these forests, and growing on the banks of the rivers. In more temperate climates, this species is associated with *Corylus avellana*, *Betula pendula*, *B. alba*, and *Salix atrocinera*. When the conditions are drier and there are stronger variations in temperature, the alders are replaced by ash trees (*Fraxinus excelsior* and *F. angustifolia*) and poplars (*Populus alba*), in addition to different species of willows (mainly *Salix alba*), with the latter being the pioneer species in these environments. An uncommon but interesting species that appears in temperate climates without strong temperature or hydric variations is *Prunus lusitanica*. This species is a remnant of the evergreen forests of the tropical and warm-temperate-wet climate that existed in the past in the Iberian Peninsula. Among the species of bushes that form

part of these forests are *Tamarix* sp., *Nerium oleander* (oleander), *Rubus ulmifolius* (bramble), *Hedera helix* (ivy), *Crataegus monogyna*, *Vitex agnus-castus*, *Humulus lupulus* (common hop), etc.

The taphoflora contains elements that are not typical of a riparian forest, such as *Parrotia*, *Pinus*, and Lauraceae. However, the laurel forests can be confined to riparian environments, or form the shrubby substrate of these riparian forests (Barrón *et al.*, 2010), but are always placed above the maximum level of periodical flood inundation (Worobiec *et al.*, 2012). *Pinus* would have come from forests situated in elevated and drier areas in surroundings of these riparian forests (Worobiec *et al.*, 2012).

Palaeoclimate

Various lines of evidence can be used to estimate the climatic conditions under which the flora was growing — general characteristics of the vegetation, comparisons with living plants and leaf physiognomy — although it is clear that only a fraction of a flora is ever represented in a plant assemblage (Ferguson 1985, 1998).

General characteristics of the vegetation

The over-representation of leaves of Betulaceae (*Alnus*, Arctotertiary) could indicate the deciduous nature of these trees (Martín-Closas & Gómez 2004), and could be the constituent of the canopy. These forests in which the canopy consists of deciduous species (e.g., Betulaceae, *Alnus*) and the understorey of evergreen shrubs (e.g., *Myrica*, *Daphnogene*, cf. *Laurophyllum*) are to be found in the transitional zone between warm temperate and subtropical climatic regimes (Ferguson *et al.*, 1998).

Comparisons with living plants and leaf physiognomy

The more ancient the palaeoflora, the more difficult it is to apply the principle of the nearest living relative. However, the presence of Lauraceae (*Daphnogene*, cf. *Laurophyllum*) indicates a subtropical climate, rainy and wet (Hably 1993). Species with acrodromous venation, obovate and entire-margined leaves are confined to the subtropics and tropics, while species with actinodromous venation, ovate and toothed leaves are more common in the temperate zones (Greenwood 1992). In the preserved taphoflora from La Val, there is a greater presence of species with actinodromous venation, ovate and toothed leaves, which would indicate a temperate climate. The presence of taxa (*Daphnogene*, cf. *Laurophyllum*, *Myrica*) with drip-tips is characteristic of seasonal rainforests with a short but manifest dry season of one to two months' duration (Vareschi 1980). Based on these data, the taphoflora from La Val developed under a subtropical-to-warm temperate climate, rainy and wet with a short dry season, consistent with the prevailing climatic conditions during the Oligocene/Early

Miocene in Europe (Calvo et al. 1993; Mosbrugger et al. 2005).

Age of the plant assemblage

From the geological point of view, the palaeobotanical assemblage is located in the Sariñena Formation, within the northern margin of the eastern zone of the central sector of the Ebro Basin (Figure 1). The age of this formation has been established as Late Oligocene/Early Miocene (Chattian-Burdigalian) (Luzón 2005). In this zone, the Sariñena Formation only contains the assemblage of microvertebrates of Santa Cilia (MN 1) (Álvarez-Sierra *et al.*, 1990; Cuenca *et al.*, 1992; Sesé 2006) (Table 1), which indicates the transition from Late Oligocene to Early Miocene. The lower limit of the Sariñena Formation is marked by an unconformity separating it from the previous formation (the Peraltila Formation: Early-Late Oligocene, Crusafont *et al.*, 1966) and which marks the transition from Rupelian to Chattian (Luzón 2005). The upper limit is marked by the nearest site, but outside the zone, of La Galocha 5 (MN3 Zone) (Álvarez-Sierra *et al.*, 1990; Cuenca *et al.*, 1992; Sesé 2006) (Table 1). At present, there are no available geological data to determine the relative position of the palaeobotanical assemblage within the Sariñena Formation. The Peraltila Formation does not outcrop in the studied zone, and consequently it is not possible to locate the lower limit of the Sariñena Formation with certainty. Nor is it possible to establish the relative stratigraphic position of the palaeobotanical assemblage in relation to the Santa Cilia or La Galocha 5 sites (located 40 and 70 kilometres respectively from the La Val site), owing to the short lateral extension of the beds.

From the palaeobotanical point of view, the age of the identified species (Table 1) along with the presence of members of the Lauraceae family (e.g., Hably 1990; Worobiec *et al.*, 2012) are consistent with the age provided by the geological data for the Sariñena Formation. The presence of *Acrostichum lanzaeanum* could be a factor for situating the palaeobotanical assemblage in the Late Oligocene (Table 1), according to Álvarez-Ramis & Fernández-Marrón (1995), and Postigo-Mijarra *et al.*, (2009) with regard to the temporal distribution of the fossil record of this species in the Iberian Peninsula. However, Sanz de Siria (1992) observes the presence of *Acrostichum* in the Burdigalian of the island of Mallorca, but provides no further information; this would extend the fossil record of *Acrostichum lanzaeanum* in the Iberian Peninsula into the Early Miocene. However, these data are not reflected by previous authors. Taking into account the lack of conclusive data, and given that we have yet to find remains of microvertebrates, pollen, or carophytes in the La Val site to enable a more accurate dating of the palaeobotanical assemblage, we have opted to assign an age to it of Late Oligocene/Early Miocene.

Comparison of the plant assemblage from La Val with other coeval floras of the Iberian Peninsula and Europe

The plant assemblage is somewhat similar to other leaf floras of Spain with respect to taxonomic constitution. Izarra (Barrón 1999; Barrón *et al.*, 2006) and As Pontes (López-Martínez *et al.*, 1993) share similar proportions of ferns, Lauraceae, and Myricaceae leaves with La Val. Son Ferragut (Álvarez-Ramis *et al.*, 1987) and Peguera (Álvarez-Ramis & Ramos-Guerrero 1986) share *Acrostichum lanzaeanum*, and contain a lot of taxa of Lauraceae. However, none of these sites contains Betulaceae leaves. Mai (1995) divides Europe into three bioprovinces: Atlantic-Boreal, Paratethys, and Mediterranean-Tethys. The plant assemblage of La Val is geographically located in the Mediterranean-Tethys Bioprovince, and this is divided into three areas: the Apennine Peninsula (Italy, the island of Corsica, and the Croatian coast), the Iberian (Spain, Portugal, and the southern area of the Bordeaux Basin) and Balkan Peninsula, and Asia Minor (Greece, Turkey, Bulgaria, the South of Romania, Albania, and Serbia). The La Val site is situated in the North of the Iberian Peninsula area. This area belongs to the Westeuropäische Florenregion (Mai 1995). In the Tethys Province, Mai (1995) includes and describes up to 13 floristic complexes: Eocene: Montebolca and Célas; Oligocene: Marseille, Vicenza, and Cadibona; Miocene: Armissan, Kimi-Arjuzanx, Póvoa, Azambuja, and Likudi-Vegora; and Pliocene: Lugagnano, Stura, and Mugello. The fossil flora from La Val has the greatest number of species (Table 2) for the Florenkomplex Cadibona (Mai 1995), whose age is Late Oligocene (MP 27-30); consequently, we include the La Val site in this floristic complex. Mai (1995) interprets this assemblage as evergreen forests with Fagaceae, Lauraceae, Myricaceae, and Ericaceae, developed under a subtropical-warm-temperate climate with mean annual temperatures of between 13°C and 16.5°C and mean annual precipitation of 1000-3000 mm, with 0 to 4 dry months. These forests may have been comparable to contemporary forests in the area of China (evergreen, broad-leaved, sclerophyllous forests), Burma (wet, temperate, high-mountain hardwood forests), or the Canary Islands and the island of Madeira (laurel forests) (Mai, 1995).

Conclusion

The present study shows data obtained from the newly discovered outcrop of La Val. This is so far an unknown site in the Iberian Peninsula, and is situated in a geographic area (the Ebro Basin) where there are no publications to date dealing either with outcrops for the time period (Late Oligocene/Early Miocene) or with the area's macroflora remains which highlight the presence of *Acrostichum* and its relevance from the point of view of palaeoecology, phytogeography, and depositional environment. The following genera have been identified:

Acrostichum, *Pteridium*, *Equisetum*, aff. *Pinus*, *Daphnogene*, cf. *Laurophyllum*, cf. *Parrotia*, *Alnus*, *Myrica*, and cf. *Salix*. This fossil plant assemblage belongs to the Cadibona floristic complex (Mai 1995), and corresponds mainly to a riparian forest developed in a subtropical-to-warm temperate climate, rainy and wet, with a short dry season. The fossil remains of Betulaceae and Lauraceae are the most abundant. The temporal distribution of the taxa coincides with the age assigned to these deposits (Late Oligocene/Early Miocene).

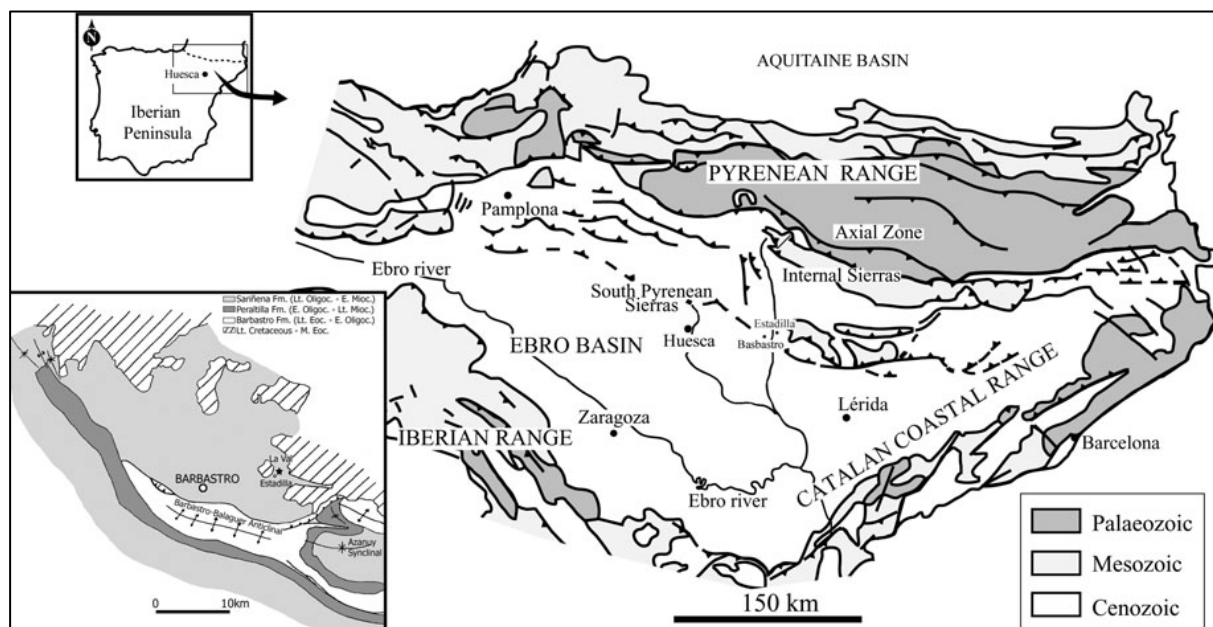


Figure 1. Geological and geographical location map of the La Val site; modified from Luzón (1998, 2005).

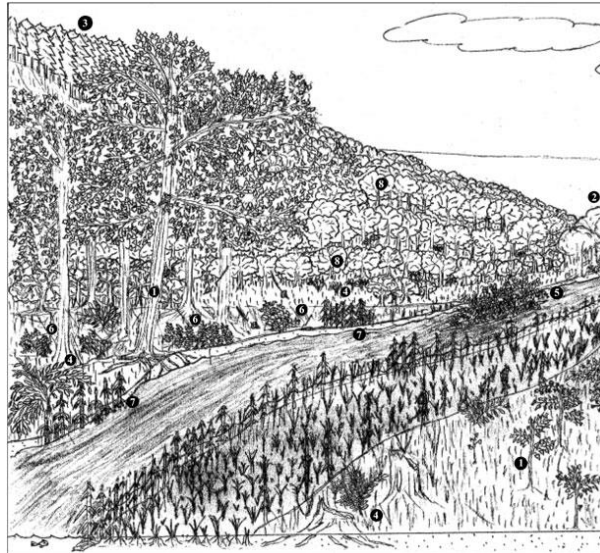


Figure 3. A possible reconstruction of the La Val site during the Late Oligocene/Early Miocene. (1) *Alnus* sp. (2) *Betulaceae*. (3) cf. *Pinus* sp. (4) *Myrica* sp. (5) cf. *Salix* sp./*Salix* cf. *varians*. (6) Ferns. (7) *Equisetum* sp. (8) Lauraceae (*Daphnogene* sp., cf. *Laurophyllum* sp.) and cf. *Parrotia* sp.

Table 1. Main mammal-bearing fossiliferous localities in the Ebro Basin in Huesca Province, and palaeobotanical taxa from the La Val site with their fossil record.

		SARINENA FORMATION																						
	OLIGOCENE								MIOCENE															
	EARLY				LATE				EARLY				MIDDLE			LATE								
MARINE STAGE	RUPELIAN				CHATTIAN				AQUITANIAN		BURDIGALIAN			LANGHIAN	SERRAVALIAN	TORTONIAN		MESSINIAN						
CONTINENTAL STAGE	STAMPAN								AGENIAN		RAMBLIAN		ARAGONIAN				VALLESIAN		TUROLIAN					
										Early	Late	Early		Middle		Late	Early	Late	Early	M.	Late			
LOCAL ZONES (Cuenca et al. 1992; Daams et al. 1998, 1999)	<i>Therapsid aff. quaili</i>	<i>Tk. calan- formis</i>	<i>Tk. major</i>	<i>Tk. aff. major</i>	<i>Eo- mys ziti</i>	<i>E. major</i>	<i>E. aff. major</i>	<i>Rhodanomya transiens</i>	X	Y	Z	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M
MP/MN ZONES (Cuenca et al. 1992; Daams et al. 1998, 1999)	MP 21	MP 22	MP 23	MP 24 25	MP 26	MP-27		MP 28 29	MP-30	MN 1	MN 2	MN 3	MN 4	MN 5		MN 6	MN 7/8	MN 9	MN 10	MN 11	MN 12	MN 13		
MAIN MAMMAL BEARING FOSSILIFEROUS LOCALITIES IN THE EBRO BASIN IN HUESCA PROVINCE (Cuenca et al. 1992; Sesé 2006)																								
PALAEOBOTANIC TAXON FROM LA VAL SITE																								
<i>Equisetum parlati</i> (e.g. Sanz de Siria 1974, 1981; Worobiec 1994; Palamarev et al. 2005)																								
<i>Acrostichum lanceacum</i> (e.g. Álvarez-Ramis and Fernández- Marrón 1995; Palamarev et al. 2005; Postigo-Mijarra et al. 2009)																								
<i>Alnus</i> cf. <i>gaudinii</i> (e.g. Kvacek and Walther 1998; Barrón and Diéguez 2001; Worobiec and Szykiewicz 2007)																								
<i>Alnus</i> cf. <i>julianiformis</i> (e.g. Hummel 1991; Rubio et al. 1999; Fernández-Marrón et al. 2002, 2004; Worobiec and Szykiewicz 2007)																								
<i>Salix</i> cf. <i>variens</i> (e.g. Krajewska 1998; Palamarev et al. 2005)																								
FOSSIL RECORD IN EUROPE																								
FOSSIL RECORD IN THE IBERIAN PENINSULA																								

Table 2. Taxa shared between the La Val plant assemblage and the floristic complex from Tethys Province (Mai 1995).

FLORENKOMPLEX		FLORENKOMPLEX		FLORENKOMPLEX		FLORENKOMPLEX	
VICENZA	LA VAL	CADIBONA	LA VAL	ARMISSAN	LA VAL	KIMI-ARJUZAN	LA VAL
MIDDLE OLIGOCENE		LATE OLIGOCENE		EARLY MIOCENE (AQUITANIAN)		EARLY MIOCENE (BURDIGALIAN)	
<i>Acer</i>		<i>Acer</i>		<i>Acer angustilobum</i>		<i>Acer</i>	
<i>Ailanthus</i>		<i>Acer angustilobum</i>		<i>Acer pseudocampestre</i>		<i>Actinidia</i>	
<i>Alnus</i>	<i>Alnus</i> sp.	<i>Acer decipens</i>		<i>Alnus gaudinii</i>	<i>A. gaudinii</i>	<i>Alnus</i>	<i>Alnus</i> sp.
<i>Aralia</i>		<i>Acrostichum lanzaeum</i>	<i>A. lanzaeum</i>	<i>Alnus julianaeformis</i>	<i>A. julianaeformis</i>	<i>Betula</i>	<i>Betulaceae</i>
<i>Arbutus</i>		<i>Alnus</i>	<i>Alnus</i> sp.	<i>Alnus phocaensis</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Calamus</i>	
<i>Athrotaxis couttsiae</i>		<i>Athrotaxis</i>		<i>Betula brongniartii</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Betulaceae</i>
<i>Betula</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Betula</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Betula subpubescens</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Carya</i>	
<i>Carpinus</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Castanea atavia</i>		<i>Cinnamomum</i>	
<i>Carya</i>		<i>Carya</i>		<i>Daphnogene</i>	<i>Daphno. sp.</i>	<i>Cyclea</i>	
<i>Ceratonia</i>		<i>Cercidiphyllum</i>		<i>Populus massiliensis</i>		<i>Cornus</i>	
<i>Cornus</i>		<i>Cercidiphyllum crenatum</i>		<i>Populus tremulaefolia</i>		<i>Engelhardia</i>	
<i>Corylus</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Cornus</i>		<i>Pinus</i> Sect. <i>Sula</i>	<i>cf. Pinus</i> sp.	<i>Eomastixia</i>	
<i>Crataegus</i>		<i>Daphnogene</i>	<i>Daphno. sp.</i>	<i>Taxodium</i>		<i>Eurya</i>	
<i>Doliosirobus taxiformis</i>		<i>Doliosirobus</i>		<i>Tetraclinis</i>		<i>Fagaropsis</i>	
<i>Dracaena</i>		<i>Diospyros</i>		<i>Sabal major</i>		<i>Fraxinus</i>	
<i>Fagus</i>		<i>Eotrigonobalanus dewalquei</i>		<i>Quercus</i> Sect. <i>Cerris</i>		<i>Ficus</i>	
<i>Gleditsia</i>		<i>Eotrigonobalanus furcinervis</i>				<i>Gleditsia</i>	
<i>Hydrangea</i>		<i>Equisetum parlatorii</i>	<i>E. parlatorii</i>			<i>Glyptostrobus</i>	
<i>Juglans</i>		<i>Fraxinus</i>				<i>Juglans</i>	
<i>Nyssa</i>		<i>Glyptostrobus</i>				<i>Laurophyllum</i>	<i>cf. Lauroph. sp.</i>
<i>Ostrya</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Juglans</i>				<i>Magnolia</i>	
<i>Phellodendron</i>		<i>Laurophyllum</i>	<i>cf. Lauroph. sp.</i>			<i>Manglietia</i>	
<i>Pistacia</i>		<i>Liriodendron</i>				<i>Mastixicarpum</i>	
<i>Platanus</i>		<i>Lepidobalanus</i>				<i>Maxticicarpum</i>	
<i>Platycarya</i>		<i>Ostrya</i>	<i>Betulaceae</i>			<i>Meliosma</i>	
<i>Populus</i>		<i>Palurus</i>				<i>Myrica</i>	<i>Myrica</i> sp.
<i>Pterocarya</i>		<i>Phoebe</i>				<i>Ocotea</i>	
<i>Prunus</i>		<i>Platanus</i>				<i>Parabaena</i>	
<i>Salix</i>	<i>cf. Salix</i> sp.	<i>Populus</i>				<i>Populus</i>	
<i>Sassafras</i>		<i>Pterocarya</i>				<i>Rutoxylon</i>	
<i>Smilax</i>		<i>Quercus kubinyi</i>				<i>Salix</i>	<i>cf. Salix</i> sp.
<i>Quercus</i> Sect. <i>Ilex</i>		<i>Quercus</i> subgen. <i>Lepidobalanus</i>				<i>Sapindus</i>	
<i>Ulmus</i>		<i>Salix</i>	<i>cf. Salix</i> sp.			<i>Sapinum</i>	
<i>Zamites</i>		<i>Salvinia formosa</i>				<i>Sequoia</i>	
<i>Zelkova</i>		<i>Sequoia</i>				<i>Styrax</i>	
Dominant species		<i>Stratiotes kaltennordheimensis</i>				<i>Symplocos</i>	
<i>Myrica lignitum</i>	<i>Myrica</i> sp.	<i>Taxodium</i>				<i>Tetrastigma</i>	
<i>Tetraclinis brongniartii</i>		<i>Trigonobalanopsis rhamnoides</i>				<i>Toddalia</i>	
<i>Zizyphus zizyphoides</i>		<i>Ulmus</i>				<i>Trigonobalanopsis</i>	
		<i>Zelkova</i>				<i>Visnea</i>	
						<i>Ulmus</i>	
						<i>Zanthoxylum</i>	
						<i>Zelkova</i>	

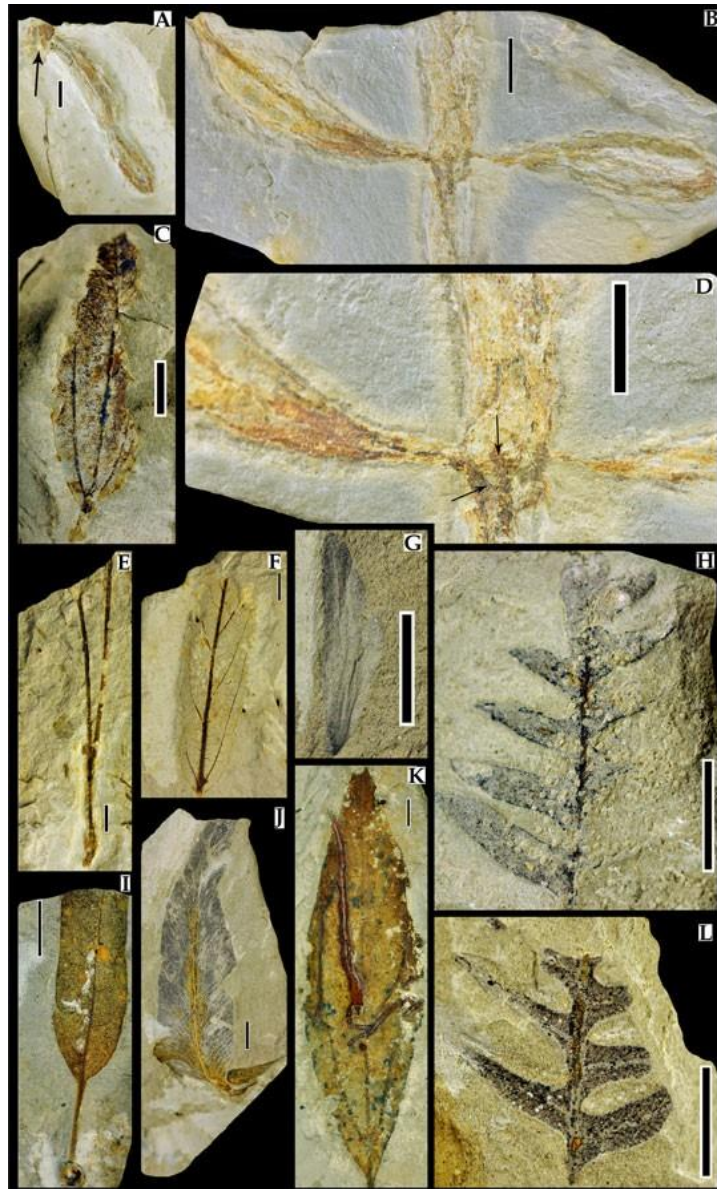


Plate I

Scale bar is 1cm.

A, B & D. *Equisetum parlatorii* (Heer) Schimper, 1869. LVR-40-1: Impression of tuber and a fragment of rhizome. Arrow shows some parallel grooves on the rhizome. LV6-21-1: Impressions of two tubers and a fragment of rhizome. Arrows show one base of tuber, and under it, two traces of thin roots.

C & K. *Daphnogene* sp. LV6-64-1, LV6-67-1B.

E & G. aff. *Pinus* sp. LV6-38-1: Leaf. LV6-102-1B: Seed.

F. cf. *Parrotia* sp. LV6-20-1.

H & L. *Pteridium* sp. Gleditsch ex Scopoli, 1760. LV6-85-1A and LV6-85-1B.

I. cf. *Laurophyllum* sp. LV6-63-1A.

J. *Acrostichum lanzaeanum* (Visiani) Reid & Chandler, 1926. LV6-84-1A.



Plate II

Scale bar is 1cm.

A, D, E, F & I. *Myrica* sp. LV6-8-1A, LV6-9-1B, LV6-25-1A, LV6-46-1B and LV6-96-1.

B. *Alnus* cf. *gaudinii* (Heer) Knobloch & Kvaček, 1976. LV1-1-1A.

C. *Alnus* cf. *julianiformis* (Stenberg) Kvaček & Holý, 1998. LV6-3-1B.

G. cf. *Salix* sp. LVR-38-1B.

H. *Alnus* sp. LVR-60-1A.

J. Dicotyledones sensu lato. LV6-75-2: Arrows point at two flowers.

K. *Salix* cf. *varians* Göppert sensu lato, 1855. LV6-87-1A.

L. Betulaceae gen. et sp. Indet. LV6-26-1A.

Moreno-Domínguez, R., Cascales-Miñana, B., Ferrer, J., Diez, J.B., 2016.

Acrostichum, a pioneering Fern of Floodplain Areas from the Late Oligocene
Sariñena Formation of the Iberian Peninsula. PLoS ONE, 11(9).

Introduction

Acrostichum Linnaeus is a rhizomatous fern of the Pteridaceae Kirchner family Smith *et al.*, (2006). This plant is a common part of the understory of mangrove backwaters and is the only fern that can grow in brackish water (Tomlinson 1986). In particular, the most characteristic habitat for *Acrostichum* is inshore marsh areas that receive some saline water from high tides and some fresh water from inflowing streams (Arnold & Daugherty 1963). It grows in groups, sometimes gregariously colonising an area, and it is characterised by a pantropical distribution (Tomlinson 1986; Nooteboom *et al.*, 2012). It usually develops in organic and clay-rich soils of high salinity, with pH acidic to neutral (Bonde & Kumaran 2002; Garcia-Massini *et al.*, 2010). *Acrostichum* is one of the few ferns characteristic of mangrove areas and is often described as “mangrove fern” (Tomlinson 1986). *Acrostichum* can however also live along river margins inland at great distance from the coastline (Bunt *et al.*, 1982; Taylor 1986; Rahman *et al.*, 2010), in shallow soil on rock ledges, in inland freshwater swamps (Arnold & Daugherty 1963; Collenette 1991; Garcia-Massini *et al.*, 2006), and in inland springs, which may act as a substitute source of minerals and salt. *Acrostichum* can also grow at quite high altitudes (e.g., at 1158 m at Wau, Morobe, New Guinea; see Nooteboom *et al.*, 2012).

Acrostichum colonises different habitats of current vegetation due to its ability for adaptation to disturbed areas devoid of local vegetation (Tomlinson 1986; Garcia-Massini *et al.*, 2006; Garcia-Massini & Jacobs 2011; Zhang *et al.*, 2013). *Acrostichum* survives in a wide range of soil salinity and requires full sun exposure for a fast and maximum development (Medina *et al.*, 1990). This full sun exposure allows *Acrostichum* to rapidly exploit disturbed areas where the trees are gone or non-existent. *Acrostichum* is also considered as an opportunistic fern in altered estuarine environments or cleared areas of the mangrove (Tomlinson 1986; Bonde & Kumaran 2002). Indeed, the fern is known in some countries as a “vegetable pest” because its profuse growth can impede the regeneration of mangrove trees (Medina *et al.*, 1990; Sharpe 2010). Moreover, the fossil record shows *Acrostichum* as a pioneering plant occurring in coastal and freshwater lakes, marsh, (Álvarez-Ramis *et al.*, 1987; Collinson 2001, 2002), and fluvio-lacustrine environments (Álvarez-Ramis & Ramos-Guerrero 1986; Álvarez-Ramis *et al.*, 1987; Collinson 2002; Garcia-Massini *et al.*, 2006, 2010; Garcia-Massini & Jacobs 2011; Srivastava *et al.*, 2014). Other authors (Vicente-Castells 1965; Álvarez-Ramis 1982; Álvarez-Ramis & Fernández-Marrón 1995; Awasthi *et al.*, 1996; Bonde & Kumaran 2002) have inferred their existence in paleomangrove swamps and brackish water areas with tidal influence.

The pioneering nature of fossil *Acrostichum* has barely been addressed in the literature. This genus typically receives little attention in the study of fossil floras due to its rare occurrence rate, as well as the poorly preserved state of collected evidence (Garcia-Massini *et al.*, 2006, 2010; Garcia-Massini & Jacobs 2011). However,

Acrostichum is an excellent indicator of changing environmental conditions (Awasthi *et al.*, 1996; Bonde & Kumaran 2002; Garcia-Massini *et al.*, 2006; Sharpe 2010) and therefore a key element in understanding the Cenozoic floras with regard to depositional environment and paleoecology. We present herein new fossil remains of *Acrostichum* collected from the La Val fossil site (Huesca Province, Spain). This study aims to: (1) describe the sedimentological setting and paleoecological conditions of the fossil assemblage; (2) compare these findings to similar current and ancient environmental conditions where this fern occurs; and (3) provide new insights into the paleoecological role played by *Acrostichum* during the late Oligocene in Europe.

Location and Geological settings

The fossil site of La Val (42°3'47.62''N, 0°15'3.34''E) is located in the La Val ravine, one kilometre north of Estadilla (Huesca Province, Spain, Fig 1A). The outcrop is located in the Marginal Sierras at the tip of the South Pyrenean Central Unit (Pyrenean Range), very close to the eastern part of the northern flank of the Barbastro anticline in the northeast zone of the central sector of the Ebro Basin (Fig 1B). The Pyrenean Range is an orogen that resulted from a collision between the Eurasian and Iberian plates, and the Ebro Basin is the southern foreland basin of the Pyrenean Range (Pardo *et al.*, 2004; Luzón 1998, 2005). This basin was endorheic and isolated from marine influence from the late Eocene to the late Miocene (Luzón 1998). The La Val fossil site occurs in the Sariñena Formation, which is mainly situated in the central area of the northern Ebro Basin (Pardo *et al.*, 2004), and consists of a series of continental conglomerates, sandstone and mudstone beds. These terrigenous rocks are interpreted as fluvial and alluvial-fan deposits (e.g., Luzón 1998). The Sariñena deposits are subdivided into two tectosedimentary units (TSUs, Pardo *et al.*, 1989); corresponding to the units T4 and T5 defined for the Ebro Basin (see Pardo *et al.*, 2004 for references). Their boundaries are dated using microvertebrate fossil evidence (see Luzón 1998, 2005 for references). Unit T4 (Chattian-Aquitania) includes the lower and middle part of the Sariñena Formation, whereas Unit T5 (Aquitania-Burdigalian) only includes its upper part. From a stratigraphical viewpoint, La Val is situated in the lower part of this formation. The La Val fossil site is late Oligocene (Chattian) in age.

Materials and Methods

The fossil collection consists of 58 specimens. This collection is housed at the Museum of Natural Sciences of the University of Zaragoza (Zaragoza, Spain). All necessary permits were obtained from the General Direction of Cultural Patrimony of Aragon, Spain (permit numbers: 047/2012, 047/12-2013, 047/12-13-2014 and 047/12/13/14/2015). The complete list of repository numbers is the following: EMPZ 2016/11-LV3-118-

1A/1B, EMPZ 2016/11-LV3-119-1, EMPZ 2016/11-LV5-33-1A/1B, EMPZ 2016/11-LV5-34-1, EMPZ 2016/11-LV5-35-1, EMPZ 2016/11-LV5-36-1, EMPZ 2016/11-LV5-37-1, EMPZ 2016/11-LV5-38-1, EMPZ 2016/11-LV5-39-1, EMPZ 2016/11-LV5-40-1, EMPZ 2016/11-LV6-84-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH-9-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH-12-1, EMPZ 2016/11-LVNH-12-2, EMPZ 2016/11-LVNH-21-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH-21-2A/2B, EMPZ 2016/11-LVNH-62-1, EMPZ 2016/11-LVNH-66-1, EMPZ 2016/11-LVNH-73-1, EMPZ 2016/11-LVNH-74-1, EMPZ 2016/11-LVNH-76-3, EMPZ 2016/11-LVNH-78-1, EMPZ 2016/11-LVNH-79-1, EMPZ 2016/11-LVNH-80-1, EMPZ 2016/11-LVNH-81-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH-82-2, EMPZ 2016/11-LVNH-84-1, EMPZ 2016/11-LVNH-86-1, EMPZ 2016/11-LVNH-86-2A/2B, EMPZ 2016/11-LVNH-87-1, EMPZ 2016/11-LVNH-88-1, EMPZ 2016/11-LVNH-89-1, EMPZ 2016/11-LVNH-89-2, EMPZ 2016/11-LVNH-91-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH-91-2, EMPZ 2016/11-LVNH-93-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH-93-2A/2B, EMPZ 2016/11-LVNH-95-1, EMPZ 2016/11-LVNH-96-1, EMPZ 2016/11-LVNH-98-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-3-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH2-4-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-5-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH2-5-2, EMPZ 2016/11-LVNH2-8-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-9-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-12-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-13-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-14-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-14-3, EMPZ 2016/11-LVNH2-15-2, EMPZ 2016/11-LVNH2-16-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-17-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-17-2, EMPZ 2016/11-LVNH2-18-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH2-19-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH2-19-2, EMPZ 2016/11-LVNH2-20-1A/1B.

Plant remains are preserved as impressions and/or compressions. Each specimen was examined with a Nikon SMZ-2 stereo microscope and all photographs were taken with a Nikon D-90 camera fitted with an AF-S Micro Nikon 60 mm macro lens. A calliper and a ruler were used to measure the dimensions of the fossils; reported measurements of the length and width of specimens are based on the mean of measurements taken from 29 of the 58 (S1 Table). Regarding their taxonomy, the classification used is the one proposed for ferns by Smith *et al.*, (2006). The distribution of specimens per sampled level is as follows: 2 from LV3, 8 from LV5, 1 from LV6, 29 from LVNH and 18 from LVNH2 (Fig 2). Inventory nomenclature: the initials “LV” indicates the fossil locality “La Val”, “NH” refers to *Nivel Helechos* or fern level in English, and the number indicates the stratigraphic level. For instance: LV3 indicates La Val at level 3 (stratigraphic level); LVNH2 indicates La Val at NH2 (fern level two).

Results

Depositional environment

Three different lithofacies associations were identified in the study area (Figs 3 and 4). These facies were originally defined by Luzón (1998, 2005) in the northern margin of the Ebro Basin using as criteria the percentage of each represented lithology, bed shapes, texture and sedimentary structures. Overall, all the facies and sediments are mainly associated with meandering river deposits.

Firstly, the CS (Conglomerates and Sandstones *sensu* Luzón 2005) facies are formed by grey conglomerates and brown sandstones. The thick-bedded tabular conglomerates (up to 70 cm in thickness) have clast-supported textures with a matrix of coarse to medium-fine sand, and rounded and well-sorted calcareous and quartzitic pebbles. Tabular beds (4-74 cm in thickness) of medium to fine, sometimes coarse-grained sandstones are present. These beds exhibit horizontal lamination, trough cross-stratification and current ripples. These facies are interpreted as braided streams with longitudinal and transverse bars, with overbank areas, which become more stable downstream.

Secondly, the tSM facies (tabular Sandstones and Mudstones *sensu* Luzón 2005) comprise grey, orange or yellow sandstones and grey or brown mudstones. Coarse to fine-grained sandstones also appear, sometimes with lags of mudstones. These deposits appear to be disposed in tabular bodies (up to 72 cm in thickness) often with channelled bases. They exhibit horizontal lamination, trough and planar cross-stratification and asymmetric ripples. Mudstones are laminated, sometimes massive, and they are disposed in tabular beds (up to one meter in thickness). These mudstones exhibit horizontal and heterolithic lamination, bioturbation, roots and numerous vegetable remains. Also, beds of conglomerates up to 3 cm in thickness sometimes exist.

Finally, the chSM facies (channelled Sandstones and Mudstones *sensu* Luzón 2005) are formed of grey or orange sandstones and brown mudstones. Medium-grained sandstones appear to be disposed in tabular beds with channelled bases (up to 40 cm in thickness). They show horizontal lamination, trough and planar cross-stratification and ripples. Mudstones are laminated or massive, and disposed in tabular beds (10-50 cm in thickness) with horizontal lamination. Both tSM and chSM facies are characteristic of stable floodplains crossed by rectilinear and winding watercourses; levees and crevasses have developed in the channels adjacent to overbank areas. These deposits were affected by pedogenic processes (e.g., mottling, fossilised roots, precipitating calcium carbonate as small soil nodules), which also occurred in many ponds with carbonate deposits in interchannel areas.

La Val fossil site

The stratigraphic profile of the La Val fossil site (Fig 2) displays both sandstone and mudstone beds. Medium to fine, sometimes coarse-grained sandstones are present, generally disposed in tabular beds (up to 110 cm in thickness) and exhibit horizontal lamination, ripples, trough and planar cross-stratification, and bioturbation. Interestingly, the fossil leaves and small woody fragments mainly recovered in these sediments. Mudstones are laminated to massive; they are disposed in tabular beds (1-87 cm in thickness) and show numerous sedimentary structures (e.g., roots or bioturbation, see S1 and S2 Figs for details) and frequent fossil plant remains (Fig 2). The La Val fossil site belongs to the tSM lithofacies. Sandstones correspond to levees and crevasse splay deposits and were deposited in areas very close to watercourses. The levees were sediment banks at the channel edge, whereas the crevasse splays were low cones of sediment. Moreover, mudstone beds are interpreted as floodplain or overbank deposits and were deposited not only in interchannel areas, but also in areas beyond the river channels that received water only when the river was in flood (Nichols 2009). Most of these deposits contain little organic matter; indicative of a well oxygenated and drained environment where the efficient removal of organic matter was enabled by alkaline ground waters (Hamer *et al.*, 2007). These deposits only show small rooting systems and the density of these rooting systems indicates that vegetation was not very abundant (e.g. S2G Fig). These root traces also vary from shallowly to deeply penetrating, suggesting a fluctuating water table (Hamer *et al.*, 2007).

Systematic Paleobotany

Class Polypodiopsida Cronquist, Takhtajan and Zimmermann

Order Polypodiales Link

Family Pteridaceae Kirchner

Genus ***Acrostichum*** Linnaeus

Acrostichum lanzaeanum (Visiani) Reid and Chandler

(Figs 5-6)

Synonymy

1908 *Chrysodium subhaidingerianum* nov. sp. – Fliche, p. 77-81, pl 1, figs 1-4.

1931 *Acrostichum* (*Chrysodium*) *lanzaeanum* (Vis.) Reid et Chandler –Depape and Bataller, p. 203-204, pl XI, figs 1-6.

- 1950 *Acrostichum (Chrysodium) lanzaeanum* (Vis.) Reid et Chandler – Bataller and Depape, p. 10-12, figs 1a-b.
- 1961 *Acrostichum (Chrysodium) lanzaeanum* Reid et Chandler – Bauzá-Rullán, p. 162-163, figs 6-7.
- 1965 *Acrostichum (Chrysodium) lanzeanum* (Vis.) Reid y Chandler – Vicente-Castells, p. 4.
- 1971 *Acrostichum lanzaeanum* (V.) Reid et Chandler – Fernández-Marrón, p. 11-13, pl 1, fig 1.
- 1982 *Acrostichum lanzeanum* (Visiani) Reid y Chandler – Álvarez-Ramis, pl 1, figs 4-5.
- 1986 *Acrostichum (Chrysodium) lanzaeanum* (Vis.) Chandl. – Álvarez-Ramis and Ramos-Guerrero, p. 86, fig 3.
- 1987 *Acrostichum lanzaeanum* (Reid) Chandler – Álvarez-Ramis et al., p. 350, pl I, fig 1.
- 1992 *Acrostichum lanzaeanum* (Visiani) Reid et Chandler – Sanz de Siria, p. 278-279, pl 1, fig 1.

Description. Pinnae with linear-lanceolate to elliptical shape; maximum preserved length 10-95 mm and width 9-40 mm; the apex is acuminate and acute-angled; the base is not visible; from the thick midvein closely spaced secondary veins arise, initially at an acute angle and then curving at a right angle; the secondary veins anastomose repeatedly, forming numerous rectangular to polygonal areoles (four to five sides); veinlets absent; margin entire.

Remarks. The fossil remains of *A. lanzaeanum* appear in levels LV3, LV5, LV6, LVNH and LVNH2 (Fig 2). All of these plant megafossils are preserved as compressions and impressions. Level LV3 corresponds to a fine-grained sandstone bed with scarce root traces. These sediments are interpreted as a crevasse splay deposit. In this bed, the scarce recovered fossil remains of *Acrostichum* correspond to broken pinnae fragments (Fig 5 C-D). The levels LV5, LV6, LVNH and LVNH2 consist of laminated mudstone beds and exhibit bioturbation and fossil root traces, indicating floodplain areas with pedogenic processes (see S1 and S2 Figs for details). The fossil remains of *Acrostichum* are scarce in levels LV5 and LV6. These remains are however common in the levels LVNH and LVNH2. Interestingly, other associated plant macrofossils also occur in such levels. Stems and rhizome fragments of *Equisetum* are common and usually anatomically-connected in the levels LVNH2 and LVNH pinnae (Fig 7A). Some fragments of pinnae and fronds of fern *Cyclosorus stiriacus* (= *Pronephrium stiriicum*, Collinson 2001) from the level LVNH can be also observed (Fig. 7B).

Occurrences. In Spain, the oldest macroremains of *Acrostichum lanzaeanum* occur in Bartonian deposits (41.2–37.8 Ma) in Sant Vicenç de Castellet (Barcelona) (Vicente-Castells 1965) and at the quarries of Balsamuller and Can Font Els Condals (Manresa) (Álvarez-Ramis 1982). It is found in early Oligocene deposits (Rupelian, 33.9–28.1 Ma) in Tárrega (Lérida) (e.g., Fliche 1908; Depape & Bataller 1931; Fernández-Marrón 1971), Cervera (Lérida) (Bataller & Depape 1950; Fernández-Marrón 1971; Sanz de Siria 1992), Son Fé Mine

(isle of Mallorca) (Bauzá-Rullán 1961) and Peguera (Mallorca) (Álvarez-Ramis & Ramos-Guerrero 1986). It also exists in sediments from the late Oligocene (Chattian, 28.1–23.01 Ma) in Son Ferragut (Mallorca) (Álvarez-Ramis *et al.*, 1987). Some authors (e.g., Fernández-Marrón 1971; Sanz de Siria 1992) infer the presence of *Acrostichum* in Mallorca (Burdigalian, 22.44–16.97 Ma) during the Miocene; however, we have strong reservations about this and feel it is not well supported by the evidence (e.g., see Arenes 1951; Arenes & Depape 1956).

Discussion

Paleoenvironment and Paleogeography

The Sariñena Formation is composed of terrigenous rocks, which are considered to have been deposited in a large fluvial system, including alluvial fans (e.g., Luzón 2005). Indeed, the identified lithofacies associations (Figs 3 and 4) CS, tSM and chSM correspond to middle (CS) and middle-distal (tSM and chSM) sectors of one of these alluvial fans, called herein the Estadilla fan. These facies represent large polygenic-conglomerate fans where fluvial processes dominated (Luzón 2005). This type of fan has a large radius and shows a gradual transition in sedimentological processes from proximal to distal areas. In particular, La Val belongs to a distal facies (tSM) which corresponds to the middle-distal portion of the alluvial fan (Figs 3 and 4). The La Val site also corresponds to a retrogradation stage of the alluvial fan (Fig 3), when the decrease in tectonic activity in the area resulted in the retreat of the facies more proximal and allowed the development of the floodplains. These overbank areas were affected during their existence by repeated flooding and drying events, due to the overflow of the surrounding channels when water flowed over the banks and out on to the overbank areas. The presence of numerous crevasse splays and levee deposits in the floodplain indicates the proximity of overbank areas near the active channels. In certain areas, very shallow ponds developed when the water table was close to the surface, with vegetation growing on their shores. These floodplains were affected by numerous pedogenic processes and bioturbation.

During the late Oligocene (Chattian), the paleogeographical reconstruction of the area shows that the alluvial fans retrograded and their characteristic sedimentation included distal alluvial plains and mudflats (Luzón 2005). The eastern sector was covered by a large alluvial fan (Huesca fan), which entered the basin from the northeast; another large fan developed simultaneously (Balces fan), which entered the basin through a palaeovalley located in the west. This fan was much smaller than the Huesca fan, which collected its waters (Luzón 2005). The coalescence of both large fans led to the creation of a large fluvial system (Huesca fluvial system, Hirst 1983).

Taphonomy

The presence of anatomically-connected pinnae of ferns suggests a flooding event that likely included river bank collapse (Martín-Closas 1995). Fern fronds do not abscise naturally but are usually degraded after death, when still attached to the living plant (Martín-Closas & Gómez 2004). The existence of entire well-preserved fronds in the water would have only been made possible by river bank collapse, carrying whole plants towards the deposition area (e.g., overbank areas) (Martín-Closas 1995). So, the presence of fronds of *Acrostichum* and *Cyclosorus* in LVNH implies flooding events with river bank collapse (Figs 5-7). This scenario is also supported by the occurrence in the same bed, of *Cyclosorus*, a fern well known for its ability to colonise disturbed sites such as landslides and roadside banks (Garcia-Massini *et al.*, 2010) (Fig 7B). These *Acrostichum* and *Cyclosorus* fronds seem to indicate that they were transported only a minimum distance and, therefore, they are considered as para-autochthonous plant remains (Martín-Closas 1995). This observation is also supported by the presence of numerous rooting structures in the sampled levels (S1C-D, S1F, S2A and S2G Figs). Likewise, despite that the preservational status of *Acrostichum* plant remains is usually as isolated pinnae, i.e., without base and without connection with rachis, the presence also of well-connected pinnae (Fig 5E-F) would be also in agreement with a para-autochthonous assemblage.

Then again, the presence of near-complete or entire *Acrostichum* pinnae (e.g., LVNH and LVNH2) indicates only a short transportation by water, and they are also considered as para-autochthonous plant remains (e.g. Figs 6B-D and 7A). All these para-autochthonous remains suggest that they originally grew close to the deposition areas. On the other hand, the existence of broken pinnae (e.g. Fig 6A) can be explained by a longer water transport, from areas where ferns grew to the deposition areas (e.g., LV3, LV5, LV6, LVNH and LVNH2). Thus, these megafossil remains are considered as allochthonous remains. In the case of anatomically-connected *Equisetum* megafossil remains (e.g. LV6, LVNH2), these are interpreted as having been transported for a very short time by water and, therefore, are also considered as para-autochthonous remains (Fig 7A).

Acrostichum: a pioneering plant of floodplain areas

Floodplains are harsh environments for the colonisation and establishment of plants. In these areas, water directly affects the growing conditions of floodplain vegetation. These plants must resist the sheer stress of flowing water and live with a greater probability of being physically disturbed. Likewise, they are exposed to abrasion and burial from bedload and to physical removal by erosion (Naiman *et al.*, 2001). Frequent erosional and depositional disturbances from flooding favour pioneering over competitive species and decrease

competition for resources. These disturbances tend to decrease the competitive ability of species and thus modify the dominance hierarchy within the community (Naiman *et al.*, 2001; Dufour & Piégay 2010). Plants in this community have numerous specific adaptations, e.g., those related to flooding, sediment deposition, physical abrasion and stem breakage (Naiman *et al.*, 2001).

In the La Val fossil site, the watercourses created a mosaic of meandering stream channels and floodplains within the alluvial fan. Overbank areas of La Val were zones affected by numerous and recurrent floods. Flooding mechanically disturbed the vegetation of these areas through erosion of the soil surface and abrasion by transported sediment. These disturbances favoured pioneering species such as *Acrostichum*, *Equisetum* or *Cyclosorus* and the recurrent floods prevented the development of trees and of an overstory. Moreover, the crevasse splay deposits (e.g., LV3) were affected by regular floods, and they were subaerially exposed; these areas were very close to active channels and very well drained. According to Hamer *et al.*, (2007), these types of sediments were colonised by herbaceous vegetation.

Typically, crevasse sediments inundate standing vegetation of the back levee, lateral swamps or ponds and floodplains (Spicer 1989). In these deposits, forest litter can be preserved and mixed with river-transported riparian debris and detritus from the levee community (Spicer 1989). In LV3 (Fig 2), fossil remains show that *Acrostichum* grew within the levee's vegetation and/or close to, or on, the river banks. Similarly, some remains were transported by the river from other areas. *Acrostichum* colonises the current levees and is common in wet banks (Ukpong 1997; Jarzen & Dilcher 2009). It is also a member of the riparian vegetation, and it grows along and/or next to stream or river margins, especially from the middle to the upper regions of the river (Bunt *et al.*, 1982; Rahman *et al.*, 2010). In these areas, this fern is an understorey plant, and it grows in the shelter of big plants and/or among small vegetation (Ukpong 1997).

The overbank areas of the La Val fossil site (LV5, LV6, LVNH, LVNH2) were affected by regular floods and covered by herbaceous vegetation and/or low stature plants whose rooting systems demonstrate a fluctuating water table (Hamer *et al.*, 2007). All these areas were near the active channels, well-oxygenated and drained by ground waters that removed the organic matter (Hamer *et al.*, 2007). However, ephemeral ponds also existed in these floodplain areas (e.g., LVNH and LVNH2). Overall, remains of the interfluvial predominate over large areas in the floodplain deposits (Spicer 1989). While *Acrostichum* remains were transported from nearby areas, it also lived on these floodplain areas, as well as on, or close to, the shores of ephemeral ponds.

Garcia-Massini *et al.*, (2010) and Garcia-Massini & Jacobs (2011) suggest that the abundance of ferns in the same stratum is attributed to their capacity to grow in poorly oxygenated, waterlogged settings, as well as to their ability to be early ecological pioneers, showing a preference for ponded or waterlogged areas. This situation

occurs in levels LVNH and LVNH2, among others. The co-existence and abundance of *Equisetum* and *Acrostichum* in the same beds indicates that levels LV5, LV6, LVNH and LVNH2 all have the characteristic of a short-lived inundated terrain (e.g., floodplain area), where the water table was temporarily high, or an ephemeral pond (e.g., LVNH and LVNH2). This suggests the presence of poorly-vegetated wetland environments dominated by pioneering taxa. Moreover, *Acrostichum* is associated with early colonisation events of disturbed environments (Garcia-Massini *et al.*, 2010). The presence of *Equisetum* and *Cyclosorus* also supports this interpretation. Both *Equisetum* and *Cyclosorus* are rapid colonisers of disturbed habitats, and have been found in swampy to marshy, floodplain, and volcanic paleoenvironments in association with other ferns (Garcia-Massini *et al.*, 2010). Current *Equisetum* mainly grows in areas of a high water table (e.g., rivers, streams) not deeper than 0.5 m. Stem bases are immersed in the water in areas where groundwater reaches the surface whereas, in areas of slowly flowing surface water (e.g., flooded areas), rhizomes and roots grow submerged (Husby *et al.*, 2011).

Jarzen & Dilcher (2009) highlight that *Acrostichum* is an aggressive fern, and it tends to become weedy in disturbed sites. Sometimes, this fern is also associated with weedy plants in riparian environments. For instance, Rahman *et al.*, (2010) investigated the distribution of riparian corridor plants along the Perai River Estuary (Penang, Malaysia). The upper regions of this corridor were disturbed by human activities (e.g., paddy fields). These regions were occupied by a majority of weed species of angiosperms such as *Cassia tora* Linnaeus (woody shrub), *Eleusine indica* (L.) Gaertner (grass), *Scirpus grossus* Linnaeus (sedge), and *Euphorbia hirta* Linnaeus (broad leaf weed), or ferns such as *Blechnum orientale* Linnaeus and *Lygodium flexuosum* (L.) Swartz. In this community, *Acrostichum* grew associated with these weedy plants in these river regions.

Interestingly, García-Massini *et al.*, (2010) describe transient environments colonised by pioneer vegetation in a late Oligocene succession of volcanoclastic deposits from the northwestern Ethiopian Plateau (Chilga strata unit). This Chilga plant diversity was dominated by ferns; amongst which, being especially relevant here, were *Acrostichum*, *Equisetum* and *Cyclosorus*. A few angiosperm taxa typical of disturbed environments (e.g., *Typha*, *Pandanites* and *Hyphaene*) were also documented. The Chilga strata corresponded to overbank areas with ephemeral ponds and small channels with crevasse deposits. Physiographic changes of the Chilga paleoenvironment were interpreted to have resulted directly from the influence of volcanism on the surface environment (Garcia-Massini *et al.*, 2010). So, despite the fact that the sedimentological environment of the La Val site and Chilga strata are similar, their physiographic history is different. While in Chilga strata, the environment changed mainly by airfall ash and ephemeral discharge of sediments by braided streams (Garcia-

Massini *et al.*, 2010), the environmental changes in the La Val floodplains were produced by several floods that affected the vegetation. Both paleoenvironments were colonised by similar plant communities.

Conclusions

The late Oligocene La Val fossil site (northeastern Iberian Peninsula) represents a continental fluvial paleoenvironment that was fully isolated from marine influence. The streams and/or rivers created a mosaic of meandering stream or river channels and floodplains within an alluvial fan. From this outcrop, reported fossil evidence of *Acrostichum lanzaeanum* reveals that this fern grew within the levee's vegetation or close to the river banks next to the shores of ephemeral ponds. The co-existence of *Equisetum* and *Acrostichum* in assemblages suggests the presence of short-lived inundated terrain, such as either a floodplain, where the water table was temporarily high, or an ephemeral pond. This scenario indicates, in addition, poorly-vegetated wetland environments dominated by pioneering taxa. The La Val plant community is similar to that of Chilga strata during the late Oligocene. However, the environmental changes registered in the La Val floodplains suggest the presence of recurrent floods. In both cases, evidence shows that *Acrostichum* grew and developed as a coloniser plant in disturbed areas.

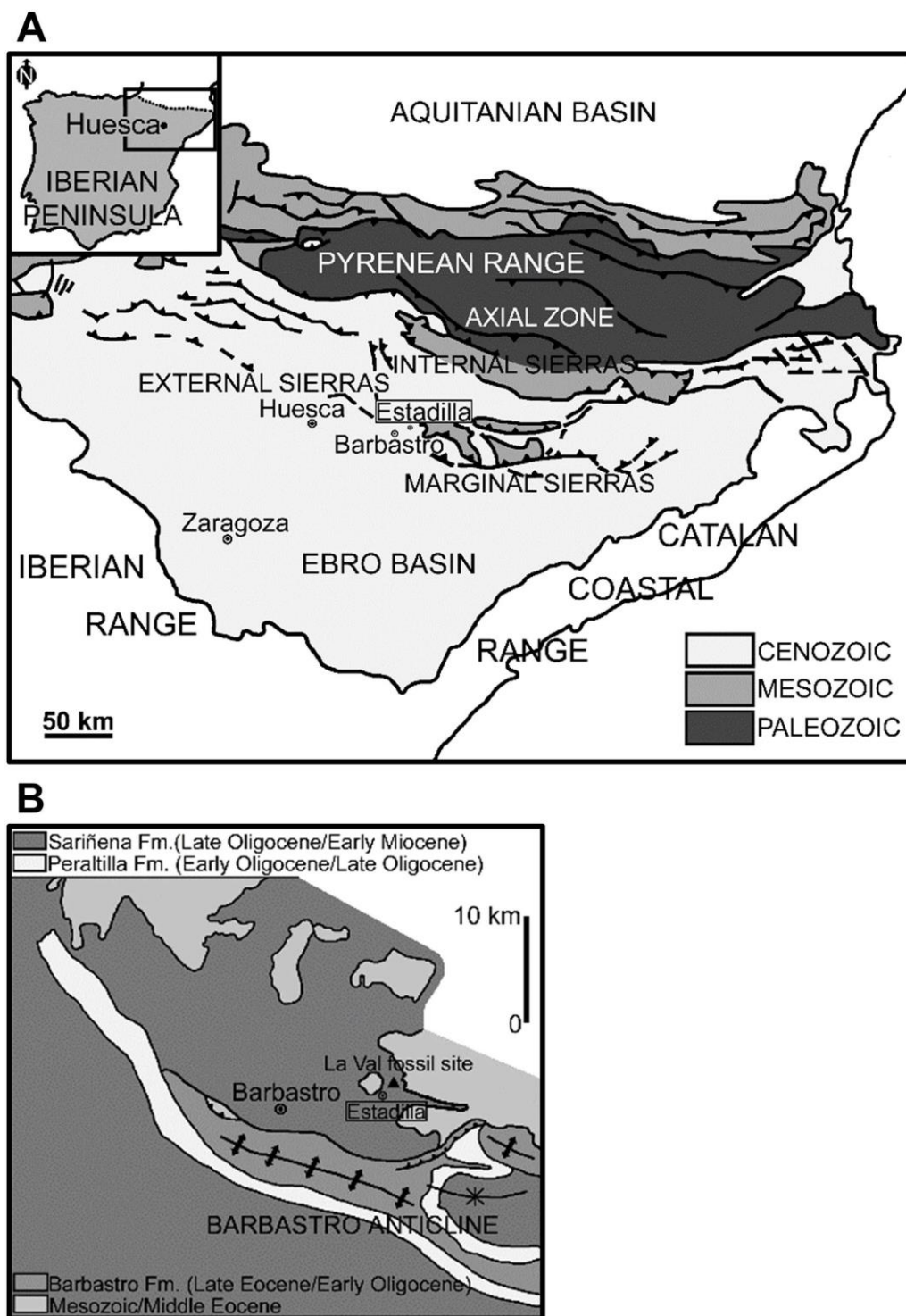


Fig 1. Localization and geological/geographical setting context of the La Val fossil site (Huesca Province, northeastern Spain).

(A) General map showing the localization of the fossil assemblage in the Iberian Peninsula. Modified from Luzón (2005) for illustrative purposes only. Common elements reprinted with permission from Elsevier, original copyright 2005. (B) High resolution map showing the fossil assemblage. Modified from Luzón (1998) for illustrative purposes only. Common elements reprinted with permission from Geological Society of Spain, original copyright 1998.

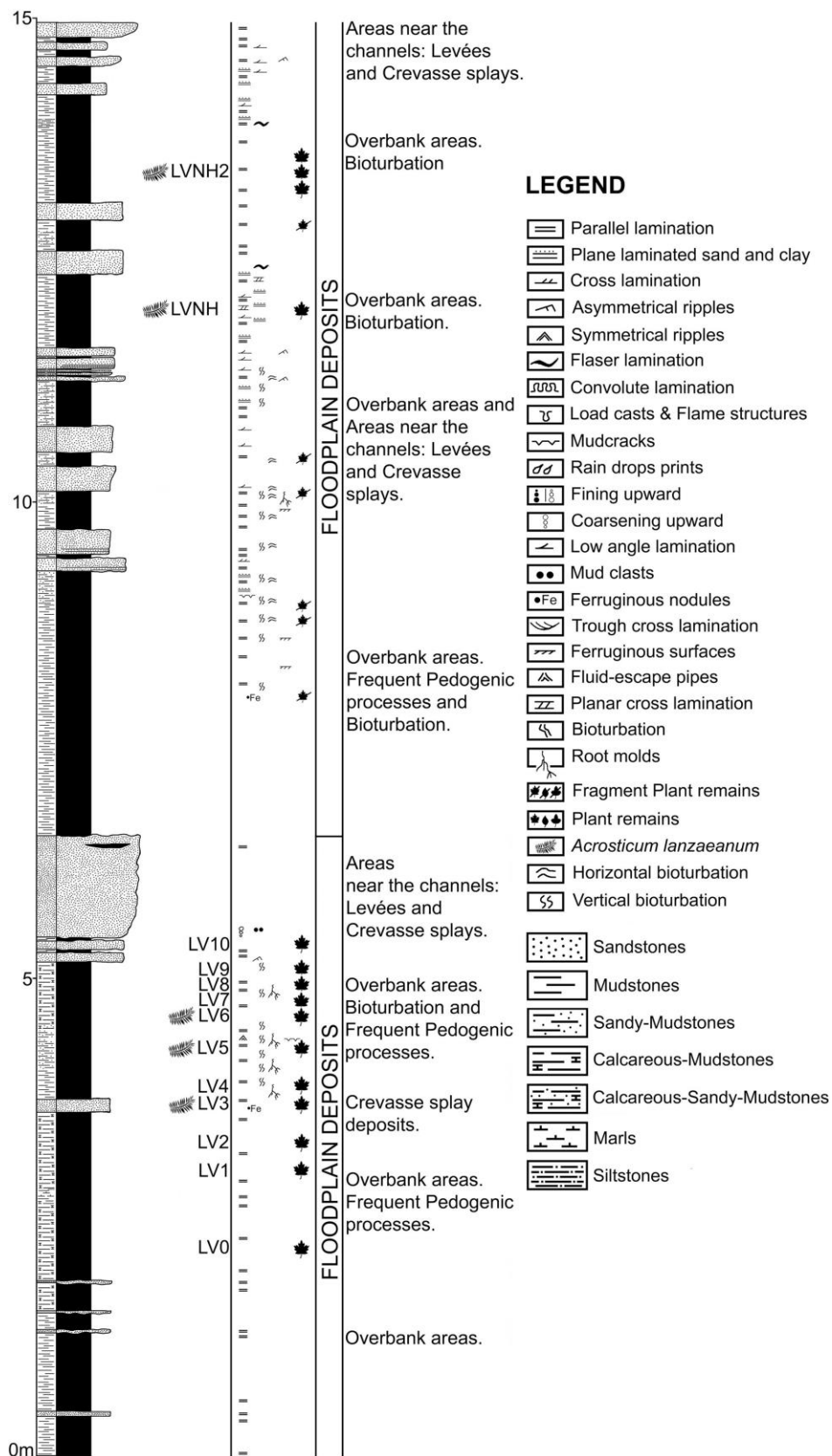


Fig 2. Stratigraphic profile of the La Val fossil site. Figure shows the location of collected samples, and the levels with plant megafossil remains of *Acrostichum*. A short description about the sedimentary environment is also supplied.

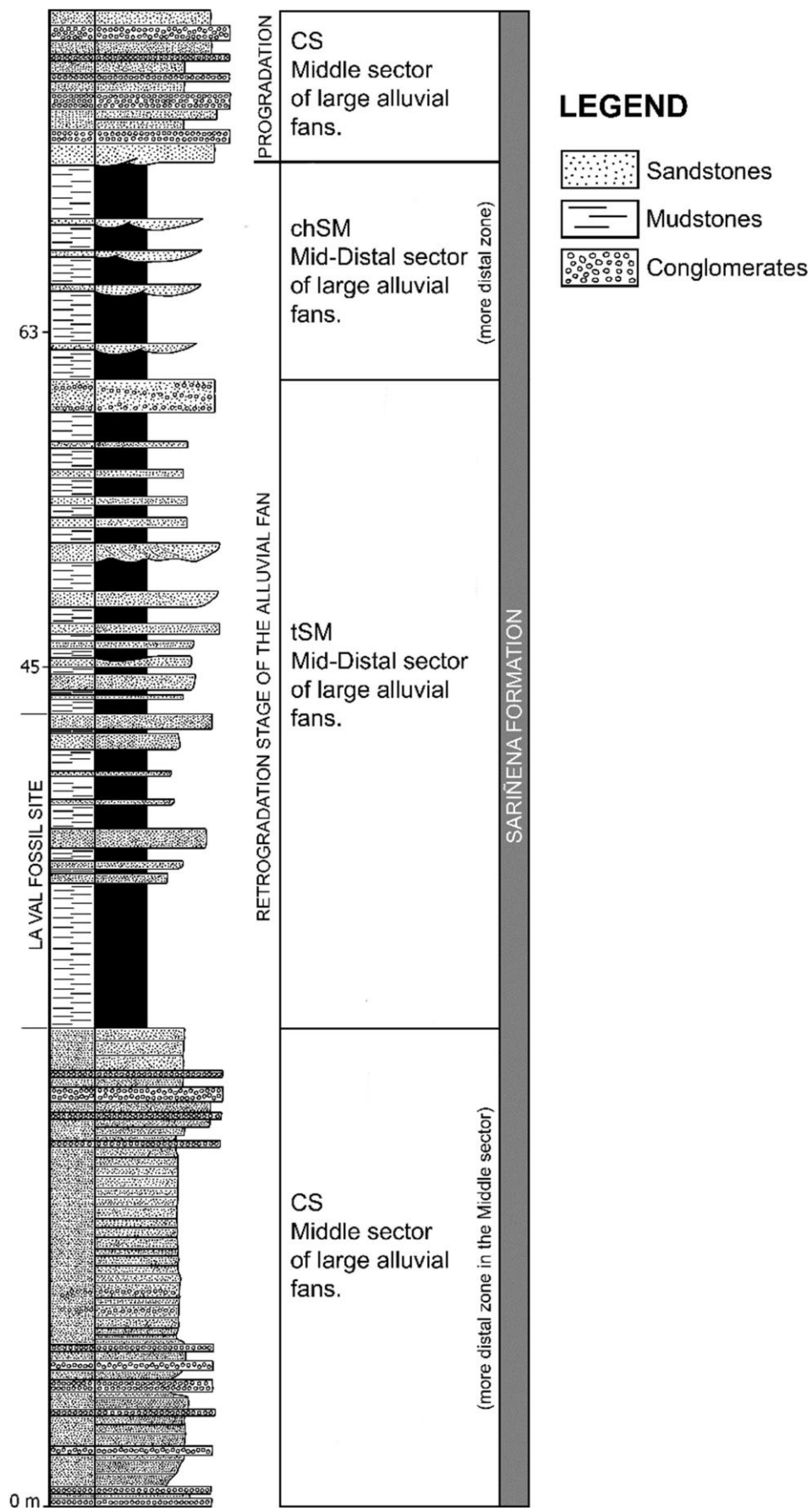


Fig 3. General lithostratigraphical profile of the fan where the La Val site is located. The profile shows the different lithofacies associations.



Fig 4. General view of the lithofacies associations present in the La Val ravine. Abbreviations: CS, Conglomerates and Sandstones; chSM, channelled Sandstones and Mudstones; tSM, tabular Sandstones and Mudstones. See Ref. Luzón (2005) for details.

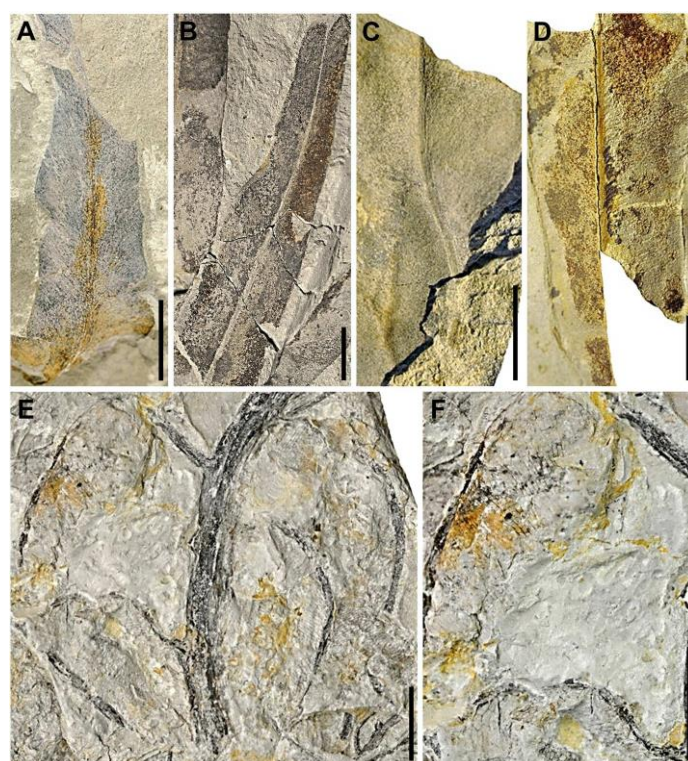


Fig 5. Plant megafossil remains of *Acrostichum lanzaeanum* discovered at the La Val fossil site (I). (A) EMPZ 2016/11-LV6-84-1B, pinna fragment from level LV6. (B) EMPZ 2016/11-LV5-40-1, pinnae from level LV5. (C) EMPZ 2016/11-LV3-118-1A, pinna fragment from level LV3. (D) EMPZ 2016/11-LV5-36-1, pinna fragment from level LV5. (E, F) EMPZ 2016/11-LVNH-12-2, frond fragments from level LVNH. Scale bars = 1 cm.

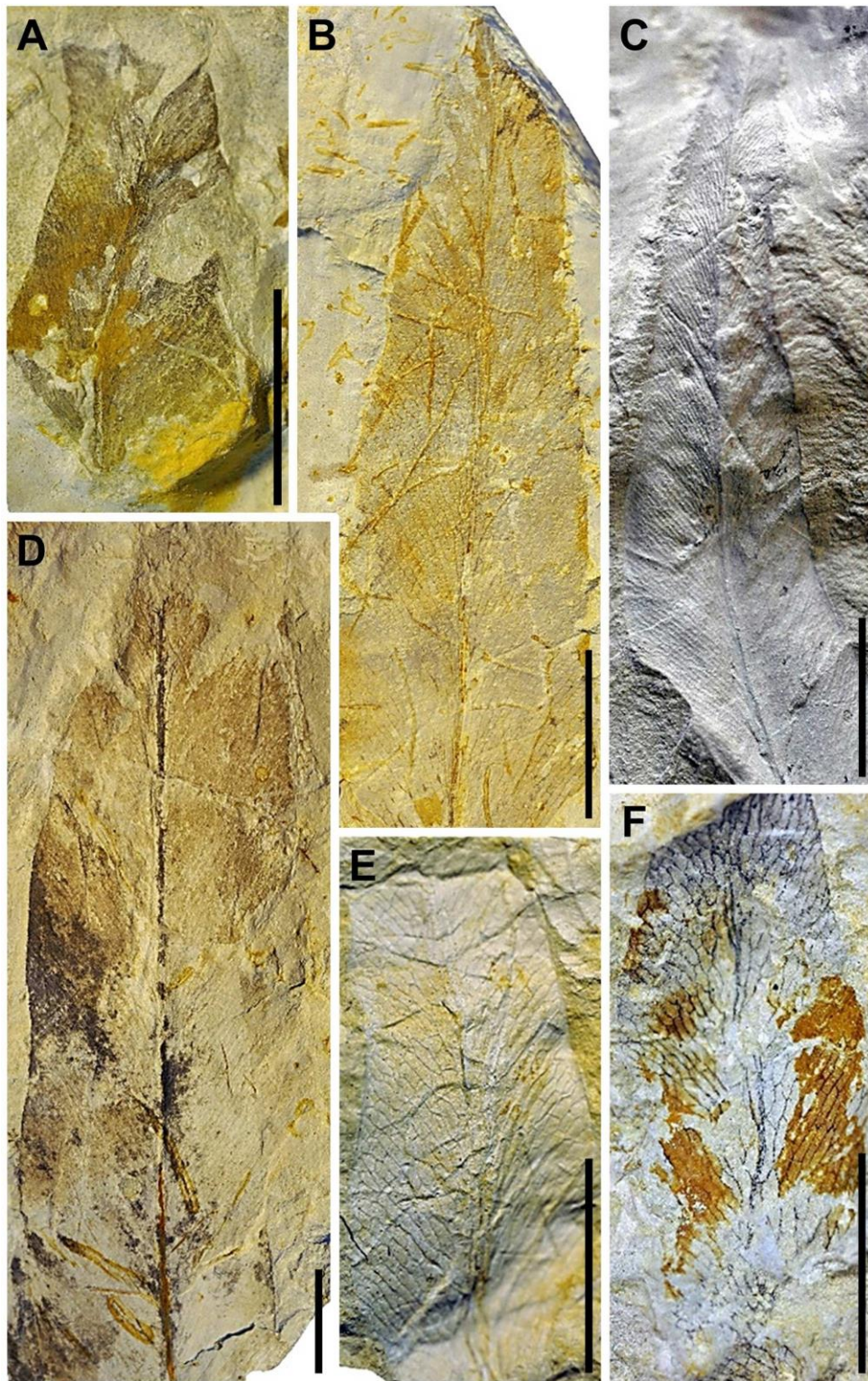


Fig 6. Plant megafossil remains of *Acrostichum lanzaeanum* discovered at the La Val fossil site (II).

(A) EMPZ 2016/11-LVNH2-4-1, pinna fragment from level LVNH2. (B) EMPZ 2016/11-LVNH2-9-1, pinna from level LVNH2. (C) EMPZ 2016/11-LVNH2-5-1B, pinna from level LVNH2. (D) EMPZ 2016/11-LVNH2-20-1A, pinna from level LVNH2. (E) EMPZ 2016/11-LVNH-93-1A, pinna from level LVNH. (F) EMPZ 2016/11-LVNH-21-2A, pinna from level LVNH. Scale bars = 1 cm.

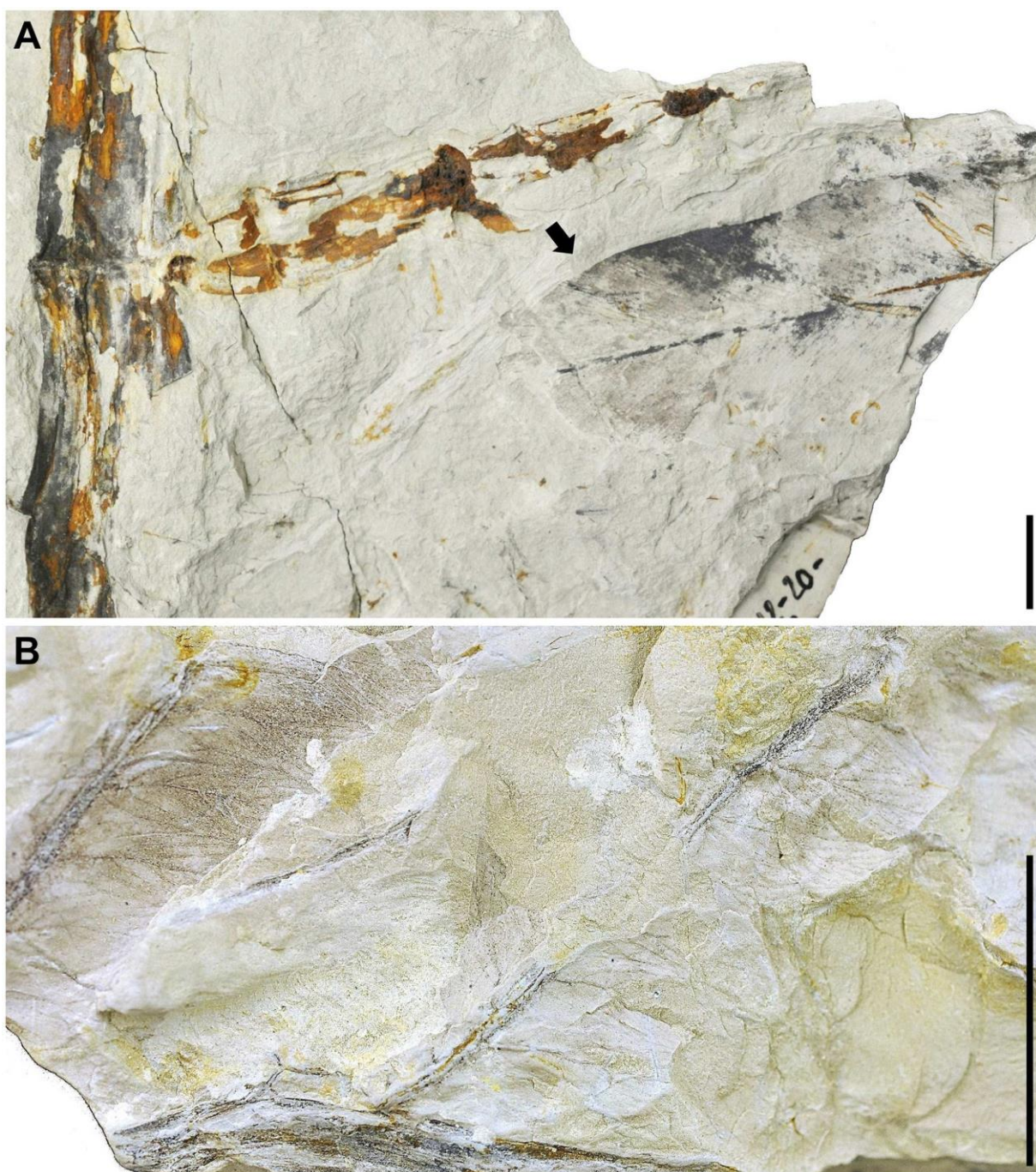
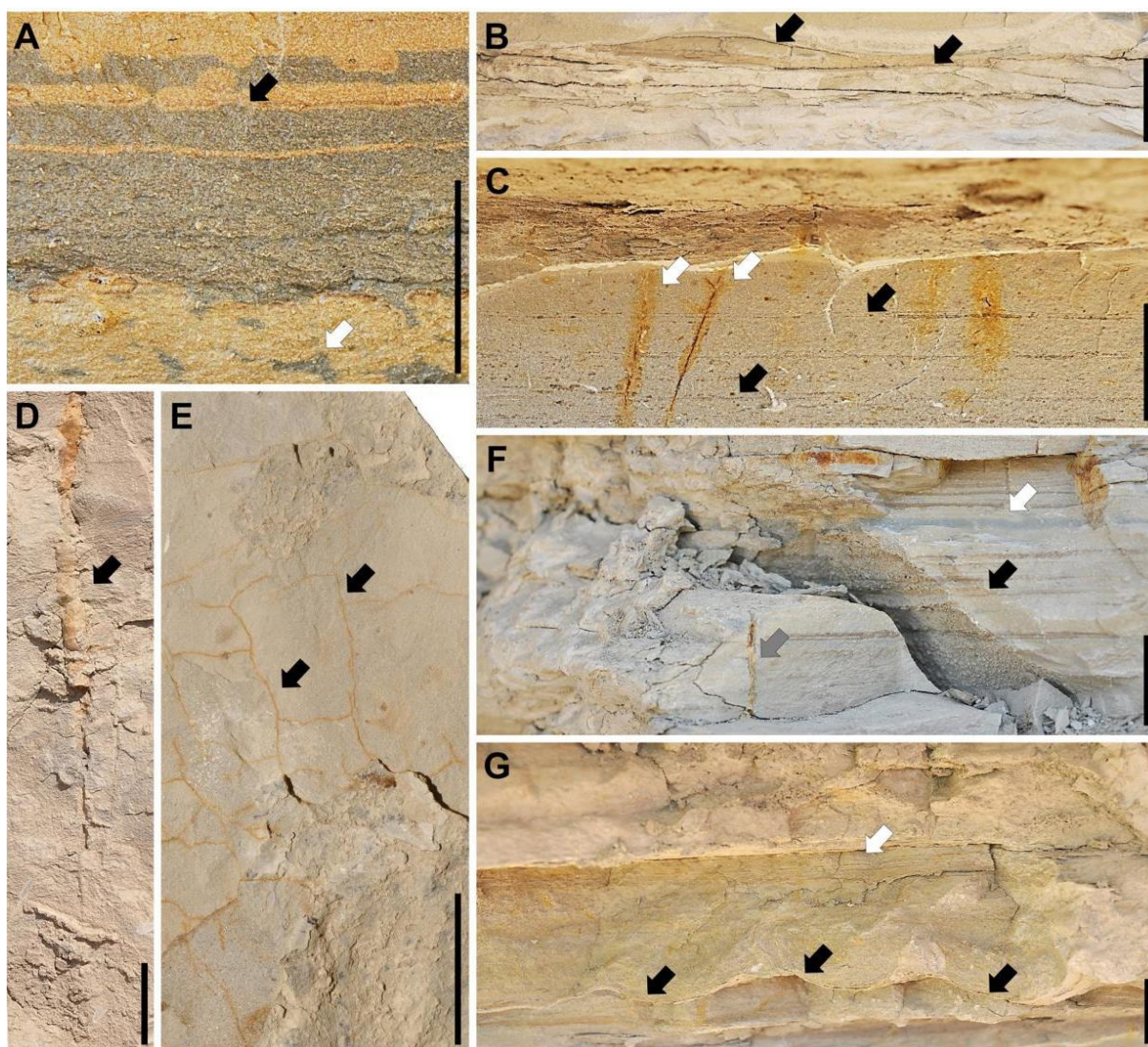
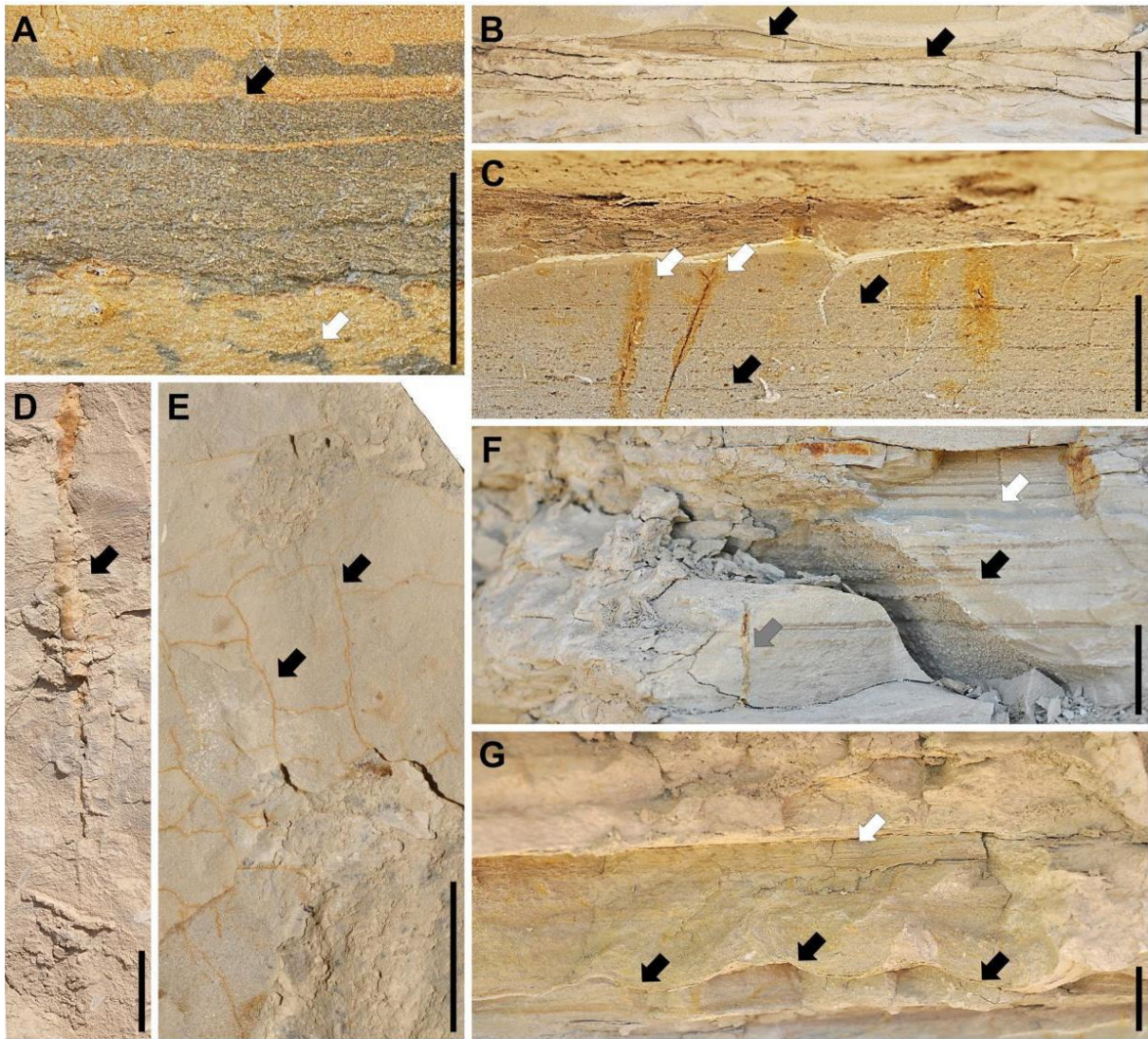


Fig 7. Evidence of associated plant megafossil remains discovered at the La Val fossil site. (A) *Equisetum* stems from level LVNH2 with a fragment of *Acrostichum* pinna at the same level (indicated by arrow). (B) Pinna fragment of *Cyclosorus* from level LVNH. Scale bars = 1 cm.



S1 Fig. Sedimentary structures observed in the La Val fossil site (I). (A) Floodplain deposits close to level LV2: Horizontal lamination (black arrow) and mottling (white arrow). (B) Floodplain deposits close to level LV2: Ripple-marks (black arrows). (C) Floodplain deposits at level LV6: Horizontal lamination (black arrows) and small roots (white arrows). (D) Floodplain deposits at level LV5: A fossilized root (black arrow). (E) Floodplain deposits between the levels LV4-5: Mud-cracks (black arrows). (F) Floodplain deposits at level LV4: Horizontal lamination (black arrow), mottling (white arrow) and root (grey arrow). (G) Crevasse deposits at level LV7: Ripple-marks (black arrows) and horizontal lamination (white arrow). Scale bars = 2 cm.



S2 Fig. Sedimentary structures observed in the La Val fossil site (II). (A) Floodplain deposits at level LV5: small root (black arrow), scale bar = 2 cm; (B) Floodplain deposits: Heterolithic lamination, sand beds (black arrow), mud beds (white arrow), scale bar = 2 cm. (C,D) Floodplain deposits at level LV6: Bioturbation (black arrows), scale bar = 2 cm. (E) Crevasse deposits: Cross lamination (black arrow), scale bar = 10 cm. (F) Crevasse/levee deposits: scour fill deposits (black arrow), scale bar = 2 cm. (G) Floodplain deposits at level LVNH2: a perpendicular section of small roots (black arrows), and mottling (white arrow), scale bar = 2 cm.

S1 Table. Measurements data of fossil specimens of *Acrostichum* collected from the La Val fossil site.

SPECIMEN	Width (mm)	Lenght (mm)
EMPZ 2016/11-LV5-33-1A/1B	18	67
EMPZ 2016/11-LV5-36-1	25	60
EMPZ 2016/11-LV5-37-1	20	56
EMPZ 2016/11-LV5-38-1	17	70
EMPZ 2016/11-LV5-39-1	20	93
EMPZ 2016/11-LV5-40-1	20	95
EMPZ 2016/11-LV6-84-1A/1B	15	55
EMPZ 2016/11-LVNH-21-2A/2B	9	18
EMPZ 2016/11-LVNH-80-1	15	32
EMPZ 2016/11-LVNH-81-1A/1B	16	56
EMPZ 2016/11-LVNH-86-1A/1B	18	30
EMPZ 2016/11-LVNH-89-1	13	30
EMPZ 2016/11-LVNH-91-1A/1B	14	36
EMPZ 2016/11-LVNH-93-1A/1B	19	10
EMPZ 2016/11-LVNH-93-2A/2B	17	18
EMPZ 2016/11-LVNH2-3-1A/1B	20	40
EMPZ 2016/11-LVNH2-5-1A/1B	14	53
EMPZ 2016/11-LVNH2-5-2	25	54
EMPZ 2016/11-LVNH2-8-1	12	72
EMPZ 2016/11-LVNH2-9-1	27	52
EMPZ 2016/11-LVNH2-12-1	40	51
EMPZ 2016/11-LVNH2-13-1	26	60
EMPZ 2016/11-LVNH2-14-1	24	80
EMPZ 2016/11-LVNH2-16-1	30	80
EMPZ 2016/11-LVNH2-17-1	36	50
EMPZ 2016/11-LVNH2-17-2	18	50
EMPZ 2016/11-LVNH2-18-1A/1B	27	78
EMPZ 2016/11-LVNH2-19-2	33	75
EMPZ 2016/11-LVNH2-20-1A/1B	25	75

Moreno-Domínguez, R., Cascales-Miñana, B., Ferrer, J., Diez, J.B., 2016. First record of the mangrove palm *Nypa* from the northeastern Ebro Basin, Spain: with taphonomic criteria to evaluate the drifting duration. *Geologica Acta*, 14 (2): 101–111.

INTRODUCTION

Fossil occurrences of the mangrove palm genus *Nypa* Steck (Harley 2006) have deep significance for paleoecological, paleoclimatic and paleogeographical reconstructions, and play an important role in regional correlation (e.g., Gee 1990). The fossil remains of *Nypa* have been well documented at many localities worldwide, in Europe (Tralau 1964; Biosca & Via 1988); in Asian-Pacific regions (Tralau 1964; Pole & Macphail 1996; Mehrotra *et al.*, 2007); in Africa (Tralau 1964; El-Soughier *et al.*, 2011); and on the American continents (Tralau 1964; Westgate & Gee 1990; Gee 2001; Gómez-Navarro *et al.*, 2009). The oldest fossil evidence of *Nypa* genus consists of pollen, originating from the Campanian (Late Cretaceous), discovered in what is presently Egypt (Gee 2001). This genus diversified at the global level during the early-middle Eocene (Krutzsch 1989). However, at present, this genus is represented by just a single species: *Nypa fruticans* Wurmberg. The living species exists across a range of environments in the tropical Indo-West Pacific region; from India, through Asia to northern Australia and the western Pacific Islands (Teo *et al.*, 2010).

In Spain, the fossil record of *Nypa* is only well documented in the Eocene. The first evidence attributed to *Nypa* fruits was described by Álvarez-Ramis (1982). These fossil remains appeared in the Bartonian of Catalonia (Catalan Central Depression, northeastern Spain) and were described as *Nipadites burtini* (Álvarez-Ramis 1982). Five years later, Biosca & Via (1988) carried out an additional study on *Nypa* plant remains from the same area and age. In both cases, the authors argued for the past presence of paleomangroves based mainly on this fossil evidence. Later Cavagnetto & Anadón (1995) provided evidence of *Nypa* pollen along with pollen from other mangrove plants from these localities. However, the oldest Spanish records of *Nypa* pollen come from the Maastrichtian in the Eastern Pyrenees (Villalba-Breva *et al.*, 2012).

Here, we describe new material identifiable as the fossil fruits of the genus *Nypa*, family Arecaceae, from the Arguis Formation (Mangin 1959-60), Prepyrenean External Sierras. This paper aims to extend the present knowledge on the fossil remains of *Nypa* from the Iberian Peninsula. It also contributes to a more comprehensive understanding of the taphonomic processes that affected them, helping in the reconstruction of the coastal plant communities in the Pyrenees during the mid-Paleogene.

LOCATION AND STRATIGRAPHICAL SETTING

The plant-bearing locality is near the town of Arguis, in the northern part of the Huesca Province (Figs. 1, 2). Geologically, the fossil assemblage is located in the Prepyrenean External Sierras (southern Spanish Pyrenees). This mountainous area forms a natural boundary between the Jaca Basin and the Ebro Basin (Fig. 1). The stratigraphic record of the External Sierras consists of a Mesozoic sequence covered by a thick Paleogene/Neogene sequence (Vidal-Royo *et al.*, 2013; Fig. 3); the outcrop is located within the thick Paleogene

sequence (Fig. 3). The Paleogene/Neogene sequence is composed of continental sandstones, siltstones, and lacustrine limestones of the Cretaceous-Paleocene transition (Trempe Formation), shallow marine platform limestones (Guara Formation of Lutetian age), shallow marine and transitional marls, limestones, and deltaic sandstones of the Arguis and Belsué-Atarés Formations (Bartonian to middle Priabonian), as well as the fluvial clays, sandstones, and conglomerates of the Campodarbe Formation (middle Priabonian to middle Oligocene) (see Vidal-Royo *et al.*, 2013, and references therein; Cohen *et al.*, 2013, updated).

The lithology of the Arguis Formation mainly consists of bluish-grey marls and interbedded limestones. The thickness is variable (100-1200 m), around 1000 m in the Arguis syncline (Arguis area) and represents the Bartonian-early Priabonian time interval based on biostratigraphic and magnetostratigraphic data (Millán *et al.*, 1994; Canudo *et al.*, 1991; Pueyo *et al.*, 2002; Cohen *et al.*, 2013, updated). This formation has been described as a shallow-marine, mixed siliciclastic/carbonate setting; nevertheless, a deltaic component can also be detected and the facies also show significant fluvial influence, including the effects of storms and tides (Castelltort *et al.*, 2003).

Millán *et al.*, (1994) distinguish three depositional sequences in the Arguis Formation (DS I, DS II and DS III) (Fig. 2 and 3). Each depositional sequence, as a whole, consists of two stacked units: the lower unit is formed by marls, whereas the upper one mainly comprises shallow siliciclastic and carbonate deposits. According to Millán *et al.*, (1994), in the Arguis syncline, the DS II in its lower part, consists mainly of marls bearing rare fossils and bioturbation. Interlayers of bioclastic and siliciclastic graded beds occur in the upper part of the sequence which form thick carbonate successions associated with wackestones with burrows. The depositional setting of this sequence is interpreted as a low-angle carbonate ramp. The marls were deposited in a relatively deep marine environment, in the outer part of the ramp below storm wave base level. The carbonate units are interpreted as storm deposits which were deposited in the middle and inner parts of the ramp (Millán *et al.*, 1994). The DS II defined by Millán *et al.*, (1994) corresponds to the Facies Association 2 (FA2) of Castelltort *et al.*, (2003). The paleoenvironment of FA2 is interpreted by the latter authors as prodelta to distal delta front-lower to distal/median upper offshore, and its paleobathymetry has been estimated at 30-80m.

The fossil plant remains were found in the middle part of DS II, within the shallow-marine siliciclastic and carbonate-marly deposits, very close to a unit that was dated as 39.30Myr (i.e. Bartonian) based on paleomagnetic data by Pueyo *et al.*, (2002).

MATERIAL AND METHODS

The fossil remains of nine fruits and one leaf fragment are studied and described below. Observations are based on the external morphological characteristics of the fossils. Each item was cleaned with the help of a fine

chisel and hammer and then examined with a Nikon SMZ-2 stereomicroscope. A calliper and a ruler were used to measure the dimensions of the fossils. All specimens are housed in the Museo Aragonés de Paleontología (Teruel, Spain). Photographs were taken with a Nikon D-90 camera and an AF-S Micro Nikon 60mm macro lens.

RESULTS

Systematic paleobotany

Angiosperms

Order ARECALES Bromhead

Family ARECACEAE Berchtold & J. Presl

Subfamily NYPOIDEAE Griffith

Genus *Nypa* Steck

Nypa burtinii (Brongniart 1828) Ettingshausen 1879

(Figs. 4A-G, 4I)

Synonymy

1982 *Nipadites burtini* Brongniart - Álvarez-Ramis, p. 7, figs.1-3.

1988 *Nypa burtini* (Brongniart, 1828) - Biosca and Via, p. 17, pl. I, figs.1-6, p. 19, pl. II, figs.1-3, p. 21, pl. III, figs.1-3.

Material studied. ARCM-1-1; ARCM-2-1; ARCM-3-1; ARCM-4-1; ARCM-5-1; ARCM-6-1; ARCM-7-1; ARCM-8-1A; ARCM-8-1B; ARCM-8-1C; ARCM-8-2; ARCM-9-1.

Description. Fruits—partly preserved, laterally compressed; ovoid to planoconvex in shape; maximum preserved length 90-140mm, width 45-90mm, and thickness 20-45mm; exocarp and mesocarp poorly visible or not preserved; the upper part of the fruit is convex, or ends in an umbo of triangular shape, which is somewhat truncated and compressed, with a hollow centre (Fig. 4I); ridges up to three or not visible (Fig. 4I). Endocarps—entirely or partly preserved, compressed, generally with a truncated base; ovoid, globular, oblong, planoconvex or flattened in shape; maximum preserved length 86-112mm, width 76-100mm, and thickness 30-65mm; basal aperture preserved or not visible, elliptical in cross section, maximum diameter 22-40mm (Fig. 4A, B, C); sulcus not visible; the surfaces of the endocarps are smooth or with deep longitudinal furrows running from the base to the apex (Fig. 4C, D); some of the endocarps display very fine longitudinal parallel striations (Fig. 4A).

Remarks. Five of the *Nypa* megafossil remains from the Casa Migalón site are endocarps, and four are near-complete fruits (i.e. with husks partly preserved): ARCM-3-1 (Fig. 4F), ARCM-7-1 (Fig. 4I), ARCM-8-1 (Fig. 4D) and ARCM-9-1 (Fig. 4G). The smallest fruit (ARCM-9-1) is plano-convex in shape, 90mm long and

45mm wide, and its cross section is roughly triangular. Based on its size and shape, it could correspond to an immature, abortive or young fruit (Reid & Chandler 1933; Tralau 1964). We observe a small variance in size between samples, and there is a dominance of endocarps over complete fruits (Fig. 5). The structure and morphological characteristics of all fruits and endocarps are similar to those described by Biosca & Via (1988): p.17, pl. I, fig. 2 (ARCM-9-1); p.17, pl. I, fig. 3 (ARCM-2-1); p.17, pl. I, fig. 4 (ARCM-3-1; ARCM-4-1; ARCM-6-1); p.19, pl. II, fig. 3 (ARCM-3-1; ARCM-6-1). Evidence suggests one type of animal borings. Such damage is distributed over the surface of the remains: the presence of borings on the endocarps is very scarce or absent, but in the case of the fruits practically the entire specimens are affected. The damage to the fruits consists predominantly of elongate borings nearly-straight or subparallel (e.g., ARCM-8-1, ARCM-3-1); while, on the endocarps these borings are sinuous and contorted, and much shorter than in the fruits (e.g., ARCM-2-1). These endocarps almost always show small-sized borings (e.g., ARCM-2-1; 0.4-0.65mm in diameter) while in the case of the fruits the borings are mainly large-sized (e.g., ARCM-3-1; 0.67-3.8mm in diameter). The damages are consistent with *Teredo* borings which are formed by marine bivalves of family Teredinidae (Kumar *et al.*, 2011) (e.g., ARCM-3-1, ARCM-7-1, ARCM-9-1). When compared to the specimens of Biosca & Via (1988), the remains of the Casa Migalón site are slightly larger and bear numerous *Teredo* borings on their surface. Álvarez-Ramis (1982) and Biosca & Via (1988) commented on the similarity of their specimens with those from other Eocene sites in Europe. In the best known *Nypa* fossil sites in Europe, the remains of *Nypa* have the same structure though they may vary in size and shape (Collinson 1993). Tralau (1964) stated that, in general, it should be remembered that the size and form may vary significantly depending on the degree of development, former position in the fruiting head and the state of preservation; however, the structure of the fruit remains unchanged.

Occurrence. *Nypa burtinii* is found in Eocene deposits from the Catalan Central Depression (Comarca del Bages), and at the quarry of Balçamuller (Castellgalí) and Can Font - Els Comtals (Mal Balç trackway, Manresa) (Álvarez-Ramis 1982). It also occurs in the Monistrol and Vacarisses Area (upper Lutetian/lower Bartonian), north of the Manresa Area and near the town of Sant Fruitós de Bages (upper Bartonian/lower Priabonian), the area of Castellterçol and Monistrol de Calders Area (Bartonian), and at the Vallbona quarry (lower Bartonian), which are all located in the Catalan Central Depression (Biosca & Via 1988).

MONOCOTYLEDON LEAF

(Fig. 4H)

Material studied. ARCM-12-1.

Description. Laminar size microphyll. Laminar shape linear and symmetrical, 90mm in length and 15mm in preserved width. Margin entire. Apex and base not preserved. Primary venation parallelodromous or campylodromous, other orders of veins and areolation not visible.

Remarks. According to Mehrotra *et al.*, (2003) the occurrence of a leaf fragment within the endocarps of *Nypa*, suggests that it might correspond to a fragment of a *Nypa* palm frond; however, the same authors also stated that the fossil records of *Nypa* leaves are very sparse because they cannot be easily differentiated from other palm foliage. This study follows Read & Hickey (1972) who state that the partial preservation of a parallel venation in a leaf formed by just one order of parallel veins will allow us only to assign this fragment as coming from a monocotyledon leaf.

DISCUSSION

Taphonomic considerations

Through the presence of abrasion, *Teredo* borings and sedimentary facies, the specimens from the Casa Migalón site are considered as an allochthonous fossil assemblage. Their sedimentological setting reflects a significant distance between the origin and deposition places of the fossil fruits.

Currently, several authors agree that those disseminules (fruits and seeds) which show signs of erosion are clearly of drift origin (e.g., Nakanishi 1987; Smith 1992; Quigley *et al.*, 2014). The angles of living fruits which have drifted in the sea become worn, or may even be obliterated (Reid & Chandler 1933). In this regard, Nakanishi (1987) observed that most of the disseminules washed ashore on beaches of the Japanese mainland typically have their exocarp decomposed and the fibrous mesocarp exposed. Occasionally endocarps have been found on the beach, however, they are very rare. On the one hand, this fact implies that endocarps sink soon after becoming separated from the fruit during prolonged drift (Smith 1992). On the other hand, the intact and uneroded disseminules may have fallen on to the beach directly from overhanging plants (Smith 1990), or they may have drifted in seawater only for a short time (e.g., Nelson 1978; Nakanishi 1987; Brochard & Cadée 2003). Thus, the absence of facets in many of the fossil *Nypa* fruits suggests a common cause (Reid & Chandler 1933). Many authors have cited the presence of abrasion in the *Nypa* fossils: for instance, Reid & Chandler (1933), Tralau (1964), Gregor & Hagn (1982), Collinson (1993), Mehrotra *et al.*, (2003). According to these authors, the abrasion would point to some drifting of the fossil *Nypa* fruits in seawater.

Over half of the specimens in the fossil assemblage described herein are endocarps, while the rest of the *Nypa* fossils are fruits which show evidence of abrasion that has worn off the exocarp and its ribs on the fossil fruits but preserved the mesocarp. This evidence suggests that the specimens have been drifting in the sea, with floating times that were shorter for near-complete fruits than for endocarps, but the exact relative durations

cannot be known. For example, Nakanishi (1987) suggests that most living fruits or seeds have been drifting in the ocean for many months, and sometimes for years (Gunn & Dennis 1976), while endocarps can come from fruits which have been drifting for even more time (Smith 1992).

Cocos nucifera (coconut) is a well-known drift palm fruit. This fruit can be used as a model to explain the main floatation processes and causes of sinking which may have affected the fossil *Nypa* fruits studied. Thus, for instance, according to Bobrov *et al.*, (2012), the structure of the peripheral zone of the mesocarp of *Cocos nucifera* is generally similar to *Nypa fruticans* (nipa), and this zone secures the buoyancy in the seawater of *Cocos* and *Nypa*.

A whole coconut mainly consists of a husk (exocarp-mesocarp), a nut (endocarp-endosperm), and an aqueous milky sap inside the cavity of this nut (Armstrong 2007). The husk is fibrous, and the endosperm has the same specific gravity as seawater (Hewitt 2005a). Essentially, when a husk is in prolonged contact with seawater it becomes saturated with seawater and heavy (Harries & Baker 2005). Then, seawater slowly begins to penetrate the area of the coconut “eyes” (the three pores of the endocarp), causing microorganisms to start the rotting process (Cadée 2008). According to Hewitt (2005a), the endosperm is gradually consumed by microorganisms and replaced by air or an obnoxious decomposition gas. In a rough sea the coconut would soon be sunk by effusive loss of this air pocket. When no such decay takes place the specific gravity stays more or less unchanged, although it will subsequently, then, start increasing as seawater reaches beyond the initially soaked endocarp. In this case the coconut becomes negatively buoyant and sinks.

Because both nipa and coconut fruits have a similar structure, it is logical to expect that the extant nipa fruits may have suffered the same processes as coconuts when floating at sea. In contact with seawater, the fibrous mesocarp of nipa or coconut becomes saturated and heavy, and in the case that the mesocarp breaks, the exposed fibres of husk saturate quickly (Hewitt 2009). The mesocarp cannot remain intact due to the effect of the different mechanisms in action: the buffeting by waves, the exposure to light, the temperature variations, the penetration by water and the action of marine borers (Thiel & Gutow 2005a). All these processes could erode and break the mesocarp, and separate the mesocarp from the endocarp. Thus, the abrasion of the exocarp and mesocarp down to the endocarp would be enough to start the sinking of the endocarp to the seafloor (Carole Gee personal communication). Also, when a whole *Nypa* fruit is completely saturated with seawater, it may have a specific gravity greater than the seawater and therefore, may sink. However, the increase in growth of the fouling community (e.g., *Teredo*) also can augment the specific gravity of the fruit, which results in sinking (Thiel & Gutow 2005a).

How long does it take for such a drifting fruit to sink? On one hand, Nakanishi (1987) and Smith (1999) have suggested that current *Nypa* fruits may drift in seawater for a few months before they sink. On the other hand, in the case of *C. nucifera* the maximum known floatation time is 34 years (Hewitt 2005b). Such a long time difference is probably due to the dynamic balance between the decay of endosperm just under the pores of the endocarp tending to sink coconuts by admitting water, and general internal decay in which the endosperm is changed into gas which cannot escape (Hewitt 2005b). The fossil *Nypa* fruits studied may have suffered the same processes and similar time periods of floatation as extant nipa and coconut fruits.

While the presence of *Teredo* borings is very common in many fossil *Nypa* fruits, their presence is unknown in recent *Nypa* (e.g., Gregor & Hagn 1982). Nevertheless, the bathyal crustacean *Onesmoides chelatus* and the mytilid bivalve *Adipicola longissima* are reported in association with living *Nypa*; from deep sea dredge samples from the Caribbean Sea, the Gulf of Guinea and Celebes Sea (Barnard 1961; Cadée 1996).

It is well-known that *Teredo* and other marine epizoa are scarce in living disseminules. This fact can suggest some antifouling activity of the seed or fruit coat (Cadée 1996). For example, Quigley *et al.*, (2014) stated that the presence of specified chemical compounds demonstrating anti-fouling properties that have been isolated from a number of *Barringtonia* species, may naturally inhibit the settlement of marine bio-fouling organisms on drifting *Barringtonia* fruits. This implies the existence of chemical differences between fossil and living seed and fruit coats that would explain the absence of *Teredo* in living fruits.

Teredo excavates burrows in floating and submerged wood and wooden materials and lives in them, feeding on wood and nutrients scraped of water (Kumar *et al.*, 2011). Harries & Baker (2005) found one specimen of *Teredo navalis* in a coconut fruit (*C. nucifera*) from a beach on one of the Western Isles in Scotland. This shipworm had penetrated and damaged the husk (exocarp-mesocarp) but once within it only damaged the kernel (endocarp-endosperm), not causing the endosperm to rot. These authors suggested that the high oil content of the endosperm was probably not to the “shipworm’s taste”; in other words, in edible for these shipworms. Nelson (1978) also reported the presence of a number of marine bivalve *Psiloteredo megotera* in a husk of *Cocos nucifera* from Irish beaches, and that they had bored into the fruit as far as the bony endocarp. Thus, it seems that *Teredo* only perforates and lives in the exocarp-mesocarp. We believe that it is for this reason that, in the fossil fruits studied show many *Teredo* borings while their presence in the endocarps is very scarce or non-existent.

Recent drift disseminules may have marine algae, bryozoa, small borers, barnacles or echinoderms attached to them (Nelson 1978; Nakanishi 1987; Thiel & Gutow 2005a). The absence of these rafting organisms suggests a short time at sea (Ebbesmeyer 2012), while their presence implies a long time in the ocean (Nelson

1987; Nakanishi 1987; Harries & Baker, 2005; Ebbesmeyer, 2012). The evidence of *Teredo* borings in fossil *Nypa* also suggests a long floating time (Gregor & Hagn 1982; Collinson 1993). Thus, the presence of *Teredo* borings in the studied fossils indicates a long floating time, being however shorter than when only endocarps without *Teredo* are preserved.

Overall, it is difficult to do a precise calculation of the longevity of floating objects on the sea surface, but an approximate idea can be done via some indirect measures (Thiel & Gutow 2005a). Each shipworm eliminates a column of wood or wooden material of the same dimension as its largest size (Balakrishnan & Saraswathy 1971). From this, the approximate floating time can be estimated by measuring the length of these burrows and comparing it to their growth rates. Several authors (e.g., Balakrishnan & Saraswathy 1971; Thiel & Gutow 2005b and references therein for details) have reported mean growth rates between 0.24 mm and 4.06 mm per day for current teredinid bivalves. Balakrishnan & Saraswathy (1971) and Thiel & Gutow (2005b) highlighted that such variations in the growth rates may be explained mainly by changes of temperature, substratum characteristics and by the effect of crowding. Interestingly, it has been documented a growth rate of 0.59 mm per day in average for teredinid molluscs (Thiel & Gutow 2005b), which it makes possible an indirect estimation of floating longevity.

In the fossil assemblage from the Casa Migalón site, it seems that the nearly-complete borings in the endocarps are 13-18 mm in length (Fig. 4C). So, considering an average growth rate of 0.59 mm per day, this length may represent between 22 and 30 days-old specimens. Moreover, it also appears that the fruits (Figs. 4D, 4F) show incomplete burrows with maximum preserved length between 28-51 mm. These lengths would represent growth periods between 47-87 days according to the same principle.

Then again, following Kumar *et al.*, 's (2011) principles, we interpret that the long and large borings belong to adult specimens (Figs. 4D, 4F), while short, sinuous or contorted and smaller borings belong to juvenile specimens (Figs. 4C, 4I). Furthermore, according to Balakrishnan & Saraswathy (1971), shipworms attain sexual maturity between 20-60 days after settling upon a piece of wood or wooden material. Thus, evidence suggests that the specimens are very young and not mature in the endocarps, while the specimens are mainly mature and adults in the fruits.

Data reveal that the endocarps had a floating time much shorter than the fruits. The sinking of the endocarps to the seafloor started after upon separation of mesocarp from the endocarp. The evidence suggests that the total floatation time of the endocarps after separation could have lasted between 20-30 days. Conversely, evidence suggests that the fruits were floating three times more than endocarps (i.e., three months approx.). This

time interval is similar to the Nakanishi's (1987) proposal for the current nipa. If accepted, this scenario would imply that the buoyancy of the fossil endocarps would be much less than that of fruits.

Paleoecology and Paleoclimate

Currently, the mangrove palm *Nypa* is confined within the Indo-West-Pacific region (Teo *et al.*, 2010). In this region the climate is tropical, with mean temperatures above 18°C all year round (Kottek *et al.*, 2006) and seasonal variations of precipitation. This palm grows in quiet estuaries or shallow lagoons collecting fresh water streams (Tomlinson 1986), and it often develops forming vast natural stands. It seems to favour brackish waters, often forming a wide border beyond the fringe of adjacent mangroves or swamp forest. However, it does not appear on shores exposed to too much wave action or in hypersaline conditions (Tomlinson 1986).

Current climatic preferences and the characteristic morphology of the *Nypa* palm may be good indicators of past vegetation and climate when found in the fossil record (El-Soughier *et al.*, 2011). Assuming that the genus grew under similar conditions in the past as it does now, information about the paleoenvironment in the areas where its fossils are found can be extracted for paleoecological reconstructions (e.g., Tralau 1964; Collinson 1993; Gee 2001; Plaziat *et al.*, 2001; El-Soughier *et al.*, 2011).

The first published record of fossil *Nypa* was provided by Parsons (1757-58). From the middle of the eighteenth century, these fossils were referred to as species of “*eastern mango*”, “*almond*” or as some species of “*coconut*” or even as belonging to the genus *Cocos* Linnaeus (Brongniart 1828). However, it was not until 1840 that Bowerbank (1840) identified the close affinity of these fossils with *Nypa* (Reid & Chandler 1933). From that time onwards, all authors have accepted the close similarity between the fossil and living populations of *Nypa* (Tralau 1964).

Using this premise, many authors have reconstructed the paleoecological conditions of the fossil *Nypa* during the Eocene (e.g., Reid & Chandler 1933; Arnold 1952; Tralau 1964; Collinson 1983; Plaziat 1970, 1975; Plaziat *et al.*, 1983, 2001; Bhattacharyya 1983; Biosca & Via 1988; Krutzsch 1989; Westgate & Gee 1990; Pole & Macphail 1996). For instance, Westgate & Gee (1990) described pure dense stands of *Nypa* flourishing along low-energy coastlines and in estuaries and shallow lagoons in the middle Eocene of Texas, and they speculate that *Nypa* probably dominated the intertidal area, in tropical to subtropical conditions.

Thus, the presence of *Nypa* in the fossil assemblage studied suggests the existence of mangroves, in surrounding areas during the Eocene. The climatic conditions that have been interpreted for occurrences of fossil *Nypa* remains have been tropical-subtropical and characterized by low seasonal variation. We conclude that the climatic conditions of fossil *Nypa* in the Eocene Arguis Formation (northeastern Spain) were identical to those of *Nypa* occurrences at other Eocene sites.

CONCLUSIONS

We report herein new fossil evidence of fruits of the mangrove palm *Nypa*, which increases its fossil record in Spain. Near-complete fruits (including part of the husk) and endocarps were collected from a new plant-bearing assemblage in the Arguis Formation (Bartonian to lower Priabonian) sited at the Prepyrenean External Sierras (Arguis, Huesca Province, northeastern Spain). The new occurrence consists of nine specimens of *Nypa* fossil fruits and one monocotyledon leaf fragment. This fossil assemblage is interpreted as allochthonous, considering its sedimentary setting, *Teredo* borings and presence of abrasion. Evidence suggests that different transport lengths can be inferred from the preservation of mixed assemblages of endocarps and fruits with husks partly preserved, the latter indicating shorter drifting times. Also, fruits with different extent of boring by *Teredo* provide additional biostratigraphic criteria. The taphonomic analysis suggests the existence of mangroves, in the Northeastern Ebro basin during the Bartonian. The climatic and paleoecological conditions were determined by the “nearest living relatives” method, and we conclude that the climatic conditions were tropical-subtropical and characterized by low seasonality contrasts.

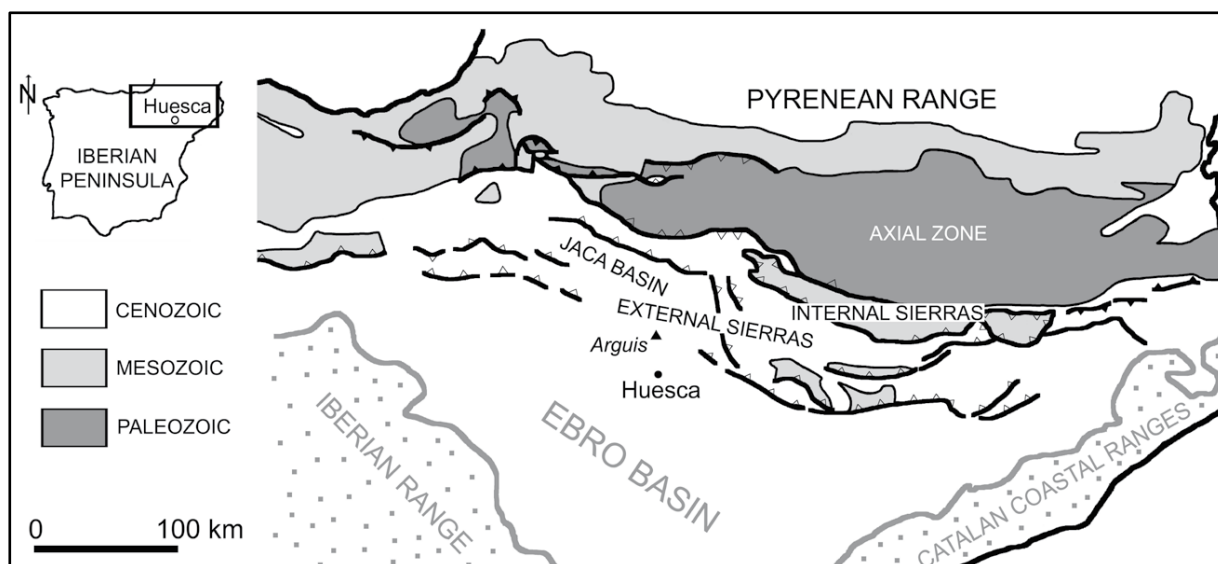


Figure 1: Map of the general geological setting of the Arguis Casa Migalón site (arrow) in the Huesca Province in northeastern Spain. Modified from Luzón (2005).

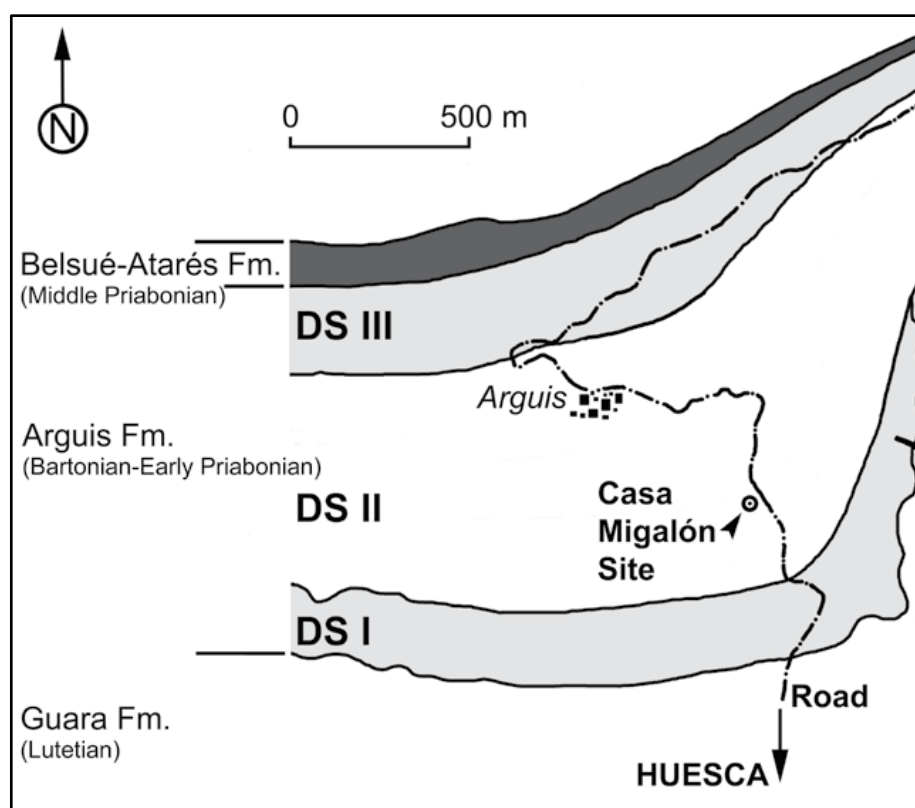


Figure 2: Detail of the geological formations surrounding the Casa Migalón site (arrowhead). Modified from Pueyo *et al.*, (2002).

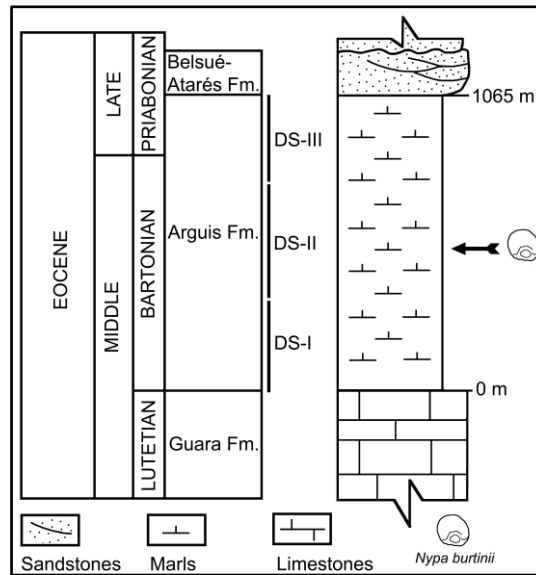


Figure 3: A schematic stratigraphic section in the Arguis syncline (central part of the External Sierras), showing the horizon from which the fossil *Nypa* specimens were collected. Modified from Vidal-Royo *et al.*, (2013), and with data from Pueyo *et al.*, (2002) and Cohen *et al.*, (2013, updated).



Figure 4: *Nypa burtinii* (Brongniart 1828) Ettingshausen 1879. Fruits. A. ARCM-1-1; B. ARCM-6-1; C. ARCM-2-1; D. ARCM-8-1; E. ARCM-4-1; F. ARCM-3-1; G. ARCM-9-1; I. ARCM-7-1; H. Fragment of a monocotyledon leaf with badly preserved parallel venation, ARCM-12-1. (t) *Teredo*-borings; (ba) basal aperture; (f) furrows; (a) apex. All scale bars equal 1 cm.

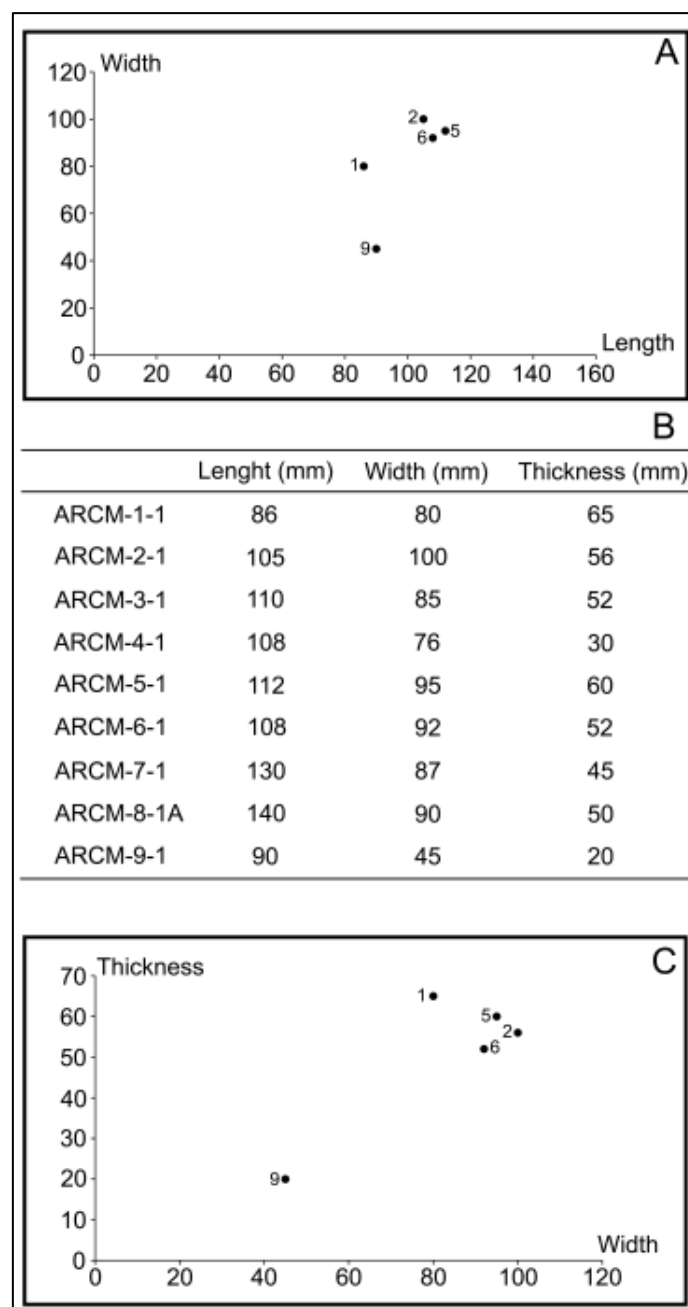


Figure 5: A. Scatter diagram of the measurements of width and length of the *Nypa* fossil remains from the Casa Migalón site. B. Measurements of the samples from the Casa Migalón site. Endocarps: 1, 2, 5, 6; Immature Fruits: 9. C. Scatter diagram of the measurements of thickness and width of the *Nypa* fossil remains from the Casa Migalón site. Only specimens with well-preserved dimensions are represented. Measurements expressed in mm.

Moreno-Domínguez, R., 2018. Las primeras interacciones planta – insecto del Oligoceno de la Península Ibérica. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 31 (1): 19-28.

Introducción

El estudio de las interacciones planta-insecto en el registro fósil juega un papel crucial para entender la estructura de los ecosistemas del pasado y reconstruir la dinámica del clima a lo largo del tiempo (*e.g.*, Wilf *et al.*, 2001; Labandeira y Currano, 2013; Pinheiro *et al.*, 2016). Está bien documentado que las interacciones observadas en un yacimiento de plantas fósiles reflejan cambios de diversidad y abundancia en relación con el clima (*e.g.*, Wappler, 2010; Wappler *et al.*, 2012). Así pues, a partir de su estudio se obtienen datos muy útiles para las reconstrucciones paleoecológicas y paleoclimáticas (*e.g.*, Labandeira, 2006; Peñalver *et al.*, 2012, 2015; Pérez-de la Fuente *et al.*, 2012; Peris *et al.*, 2017). En general, los registros sobre interacciones planta-insecto están relativamente bien documentados en todo el mundo (Labandeira y Currano, 2013). Los datos más importantes proceden de Norteamérica y Europa, pero la representatividad de los estudios a lo largo del tiempo es bastante heterogénea (Pinheiro *et al.*, 2016). Así por ejemplo, mientras que las interacciones planta-insecto del Eoceno o del Cretácico están muy bien documentadas, la literatura para el Oligoceno refleja pocos datos en comparación.

En lo que respecta a la Península Ibérica, aunque las primeras publicaciones sobre interacciones planta-insecto datan ya de mediados de los años cuarenta (Villalta y Crusafont, 1945), en general se ha prestado poca atención a este tipo de icnofósiles. Estos trabajos han estado centrados en yacimientos del Mioceno y Cuaternario del Este de la Península (Villalta y Crusafont, 1945; Villalta, 1957; Montoya *et al.*, 1996; Peñalver, 1997; Peñalver y Martínez-Delclòs, 1997, 2004; Peñalver *et al.*, 2002, 2016) y del Carbonífero del Norte de España (Van Amerom, 1966; Van Amerom y Boersma 1971; Castro, 1994, 1997). En los yacimientos del Mioceno y Cuaternario se han descrito agallas, galerías/minas, ovoposiciones y marcas por mordeduras (*e.g.*, Villalta y Crusafont, 1945; Diéguez *et al.*, 1996; Peñalver y Martínez-Delclòs, 1997, 2004; Peñalver *et al.*, 2002, 2016), mientras que en el Carbonífero se han citado agallas, minas, orificios de alimentación y mordeduras de insectos (*e.g.*, Castro, 1997).

El presente trabajo documenta, por primera vez, numerosas interacciones planta-insecto procedentes del Oligoceno Superior del Prepirineo, en concreto del yacimiento de la Val (Formación Sariñena). El Oligoceno es una época que coincidió con un enfriamiento paulatino y con la aparición de la estacionalidad en el clima. Estos hechos afectaron a las comunidades vegetales y por ende a las comunidades de insectos, por lo que quedaron reflejados en la abundancia y diversidad de las evidencias de su actividad. En este estudio, se propone además una primera aproximación al contexto climático en el que se desarrolló la paleoflora de La Val a partir de la abundancia y tipos de estas interacciones.

Situación geográfica y geológica

El yacimiento de La Val se encuentra en el barranco de La Val, que está situado aproximadamente a 1 km en dirección noreste de la pequeña localidad de Estadilla. Esta población se encuentra a 10 km de la ciudad de Barbastro (provincia de Huesca, España), principal núcleo urbano de la comarca del Somontano. El yacimiento está enclavado al pie de la Sierra de la Carrodilla, importante relieve montañoso que corresponde con las primeras sierras que constituyen el Prepirineo (Fig. 1A).

El yacimiento se encuentra ubicado en la terminación occidental de las Sierras Marginales, en el sector más occidental de la estructura tectónica conocida como cabalgamiento de la Carrodilla (Fig. 1B). Esta estructura está formada principalmente por materiales del Cretácico Superior y del Paleoceno-Eoceno Superior, además de por depósitos del Oligoceno-Mioceno. Es en estos últimos donde se ubica el yacimiento de La Val.

El yacimiento de La Val se ubica en depósitos pertenecientes a la Formación Sariñena (Chatiense–Burdigaliense). Esta formación consiste de una sucesión de conglomerados, areniscas y lutitas continentales cuyo ambiente de depósito corresponde con abanicos aluviales en los cuales también se desarrollaron ambientes fluviales (Luzón, 2005 y referencias incluidas). La edad del yacimiento de La Val se establecería en Oligoceno Superior (Chatiense) de acuerdo con la edad asignada para la formación en esa zona por Pardo *et al.* (2004). Esta observación viene apoyada además por la presencia del helecho *Acrostichum lanzaeanum* cuyo último registro en la Península Ibérica corresponde al Oligoceno Superior (Postigo-Mijarra *et al.*, 2009). Desde el punto de vista sedimentológico, el yacimiento se ubica en depósitos de un ambiente fluvial meandriforme instalado en la parte medio-distal de un abanico aluvial (ver detalles en Moreno-Domínguez *et al.*, 2016: figs. 3 y 4).

Materiales y métodos

El yacimiento de la Val incluye 13 niveles o capas con restos de plantas, todos ellos incluidos en depósitos de llanura de inundación (Fig. 2; Moreno-Domínguez *et al.*, 2016). El presente estudio se basa en el nivel LV3, que es el nivel más abundante en restos de plantas y del que se han recuperado un mayor número de muestras, estando los otros niveles pendientes de estudio y de un mayor muestreo. El nivel LV3 corresponde desde el punto de vista sedimentológico a depósitos de lóbulos de derrame (*crevasse deposits*) (Moreno-Domínguez *et al.*, 2016). Se han recuperado un total de 454 ejemplares de plantas, siendo en general muestras para-autóctonas (Moreno-Domínguez *et al.*, 2015, 2016).

Cada uno de los ejemplares considerados en este estudio ha sido examinado mediante un estéreo-microscopio Nikon SMZ-2 y fotografiado con una cámara Nikon-D 90 con un objetivo AF-S Micro Nikon 60 mm.

Posteriormente, todas las fotografías fueron optimizadas usando Adobe Photoshop versión CS5. Las muestras se encuentran depositadas en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (Zaragoza, España) con el código de entrada EMPZ 2016/11. Las determinaciones taxonómicas de los ejemplares de hojas están basadas en el trabajo de Moreno-Domínguez *et al.* (2015), mientras que las interacciones han sido clasificadas en grupos y tipos de daño según la nomenclatura propuesta, y en uso hoy en día, de Labandeira *et al.* (2007).

Resultados

Del total de 454 ejemplares de plantas recuperado en el nivel LV3, 178 (39,21%) presentan algún tipo de interacción planta-insecto con un grado de conservación variable al estar preservadas en una matriz arenosa de grano fino a medio. Las hojas afectadas pertenecen en su gran mayoría a la familia Betulaceae (87,64%), seguida por la familia Lauraceae (2,25%); en mucha menor proporción, aparecen las familias Altingiaceae (0,56%), Rosaceae (0,56%) y Myricaceae (0,56%), existiendo un 8,42% de ejemplares de plantas sin asignación taxonómica debida a su deficiente conservación y/o falta de caracteres taxonómicos. Estos restos fósiles corresponden a una comunidad vegetal de bosque de ribera (Moreno-Domínguez *et al.*, 2015, 2016).

Tipo y abundancia de las interacciones

Se han reconocido 14 tipos de interacciones planta-insecto, que pertenecen a 5 grupos de marcas. En concreto, las interacciones identificadas han sido: DT32, DT33, DT34, DT80 y DT84 que pertenecen al grupo de las agallas (G, *galling*); DT01, DT02, DT03 y DT07 que corresponden a orificios por mordeduras en las hojas (HF, *hole feeding*); DT12, DT14 y DT15 grupo de marcas de mordeduras en el borde de la hoja (MF, *margin feeding*); DT30 marcas de mordeduras sobre la superficie de la hoja (SF, *surface feeding*) y DT16 que suponen la desaparición del tejido intervenal, o esqueletización (SK, *skeletonization*). Del total de ejemplares con interacciones se observa por este orden de importancia que el 50% son *hole feeding*, el 43,38% *galling*, el 5,51% *margin feeding*, el 0,74% *skeletonization* y el 0,37% *surface feeding* (Tabla 1).

Descripción de los ejemplares

Se han seleccionado 13 ejemplares de hojas del total de 178 ejemplares recuperados, con objeto de describir los rasgos más significativos de los diferentes tipos de interacción planta-insecto observados. Dichos ejemplares son los siguientes (Figs. 3 y 4):

LV3-273-1 (Fig. 3A): fragmento de hoja de *Alnus* sp., con dimensiones máximas conservadas de 11 cm de longitud por 2,2 cm de anchura. Presenta una agalla del tipo DT80 hacia la parte media de la hoja. La agalla es de morfología semiesférica con un diámetro aproximado de 0,5 mm, evitando venas de primer y segundo orden.

LV3-14-1 (Fig. 3B): fragmento de hoja de *Alnus* sp., con dimensiones máximas preservadas de 2,5 cm de longitud por 3,2 cm de anchura. Este fragmento de hoja muestra tres agallas de los tipos DT32, DT33 y DT34. La agalla de tipo DT32 presenta una morfología circular con un diámetro máximo de 1,2 mm y se encuentra situada próxima al margen derecho inferior de la hoja, evitando venas de primer y segundo orden. La agalla de tipo DT33 tiene una morfología lobulada con una anchura máxima de 2,2 mm, y se dispone sobre una vena de primer orden hacia la parte más alta del fragmento de hoja. La agalla de tipo DT34 muestra una morfología elíptica con una anchura máxima de 2,4 mm y se sitúa sobre una vena de segundo orden en la parte inferior del fragmento de hoja casi a la misma altura que la agalla del tipo DT32.

LV3-8-1 (Fig. 3C): hoja casi completa de la familia Betulaceae, con dimensiones máximas conservadas de 6,8 cm de longitud por 2,72 cm de anchura. Presenta dos tipos de interacciones: una agalla (DT34) y una marca de mordedura sobre la superficie de la hoja (DT30). La agalla presenta una morfología circular a ligeramente elíptica con un diámetro máximo de 1 mm, y está situada hacia la parte media de la hoja sobre una vena de segundo orden, pero muy próxima al nervio central. En el margen inferior derecho de la hoja se sitúa la marca de mordedura (DT30), la cual presenta un borde de reacción y una morfología poli-lobulada con unas dimensiones máximas conservadas de 10,4 mm de longitud por 4,4 mm de anchura.

LV3-3-5-1A (Fig. 3D): fragmento de hoja de Betulaceae, con dimensiones máximas preservadas de 6,9 cm de longitud por 3,9 cm de anchura. El ejemplar está afectado por cinco interacciones distintas: tres correspondientes a orificios por mordeduras (DT01, DT02 y DT03) y dos pertenecientes a mordeduras en el margen de la hoja (DT12, DT15), todas ellas con borde de reacción más o menos conservado. Las interacciones DT01, DT02 y DT03 se encuentran distribuidas aleatoriamente por todo el fragmento de hoja. La DT01 y DT02 muestran una morfología circular de 0,6 a 0,8 mm y 1,4 a 2,1 mm de diámetro máximo respectivamente, mientras que la DT03 tiene una morfología poli-lobulada de entre 2 a 4,5 mm de diámetro máximo. Respecto de las otras interacciones, en el margen izquierdo de la zona media del fragmento de hoja aparece la interacción DT12 que se muestra como una única incisión poco profunda en el borde; por el contrario, en el margen basal izquierdo se sitúa la interacción DT15 que aparece como una única incisión pero mucho más profunda que se expande hacia el nervio primario, mostrando unas dimensiones máximas conservadas de 5,3 mm de profundidad y 6,5 mm de anchura.

LV3-222-1 (Fig. 3E): fragmento de hoja de Betulaceae, con dimensiones máximas preservadas de 2,6 cm de longitud por 2,4 cm de anchura. En este fragmento aparecen las interacciones DT01, DT02, DT03 y DT14. Las tres primeras corresponden con orificios por mordeduras y la última a mordeduras en el margen de la hoja. DT01 y DT02 se distribuyen aleatoriamente sobre la parte inferior-media del fragmento de hoja mostrando una morfología circular de 0,2 mm y de entre 1,2 a 1,8 mm de diámetro máximo respectivamente. En cambio, la DT03 se localiza sobre todo en la parte superior, mostrando una morfología poli-lobulada con un diámetro máximo de 1,8 a 4 mm. Hacia la parte superior derecha aparece la DT14 de la cual se presentan varias incisiones profundas dirigidas hacia el nervio central o primario, llegándolo incluso a alcanzar, presentando una anchura máxima de entre 3,5 a 4 mm.

LV3-252-1 (Fig. 3F): fragmento de hoja de *Alnus* cf. *gaudinii*, con unas dimensiones máximas conservadas de 5,6 cm de longitud por 1,56 cm de anchura. El fragmento muestra dos tipos de interacciones: DT03 (orificios por mordeduras) y DT16, esta última corresponde con la desaparición del tejido intervenal (esqueletización). La primera (DT03) se distribuye por todo el fragmento de hoja, mostrando una morfología poli-lobulada con un diámetro máximo de entre 1 a 2,2 mm, mientras que la segunda (DT16) se sitúa hacia el borde superior derecho con una dimensión máxima de 1 a 1,8 mm.

LV3-167-1 (Fig. 3G): hoja casi completa de *Alnus* sp., con unas dimensiones máximas conservadas de 3 cm de longitud por 2 cm de anchura. Esta hoja presenta tres tipos de interacciones: DT01, DT07 y DT12. En todas ellas se observa un borde de reacción. Las dos primeras (DT01, DT07), que corresponden con orificios por mordeduras, se sitúan hacia la parte basal de la hoja, mientras que la DT12, relativa a mordeduras en el margen de la hoja, se localiza sobre el margen derecho extendiéndose a lo largo de la parte media-superior de la hoja. La DT01 presenta una morfología circular con un diámetro máximo de 0,6 mm; en cambio la DT07, tiene una morfología curvilínea con una longitud máxima conservada de 2 mm. La interacción DT12 aparece como una incisión profunda pero manteniendo un arco menor de 180°.

LV3-158-1 (Fig. 3H): fragmento de hoja de *Alnus* sp., con dimensiones máximas conservadas de 5 cm de longitud por 4,2 cm de anchura. Este fragmento de hoja presenta una agalla de tipo DT84. Esta agalla se sitúa sobre la vena central, presentando una morfología elíptica-elongada cuya longitud (7,6 mm) es aproximadamente el doble que su anchura (4 mm).

LV3-344-1 (Fig. 4A): fragmento de hoja de *Crataegus* sp., donde se ha conservado el largo peciolo, y con dimensiones máximas conservadas de 5 cm de longitud por 3 cm de anchura. Sobre el lóbulo conservado de la hoja se observa una interacción de morfología circular con un diámetro máximo de 1 mm con un borde de

reacción, que podría corresponder con una agalla del tipo DT11 o con un orificio de mordedura; sin embargo, el grado de preservación no permite una correcta identificación.

LV3-23-1 (Fig. 4B): fragmento de foliolo de cf. *Liquidambar* sp., con dimensiones máximas preservadas de 5,6 cm de longitud por 1,02 cm de anchura. En el punto de inserción del peciolo con la hoja aparece una posible agalla de morfología elíptica con un diámetro máximo conservado de 4 mm.

LV3-321-1 (Fig. 4C): fragmento de hoja de cf. *Myrica* sp., con dimensiones máximas preservadas de 5,7 cm de longitud por 2,5 cm de anchura. En la parte superior del fragmento de hoja se dispone una agalla de morfología circular con un diámetro máximo de 5 mm que corresponde a una agalla de tipo DT33. Hacia la parte media y basal aparecen dos agallas alargadas dispuestas sobre el nervio central y cuya longitud varía entre 9 y 10,5 mm y su anchura entre 2,5 y 5 mm.

LV3-334-1 (Fig. 4D): fragmento de hoja *incertae sedis*, con dimensiones máximas preservadas de 1,8 mm de longitud por 5 mm de anchura. El fragmento de hoja muestra dos agallas de morfología circular, una dispuesta sobre el nervio central (DT33) con un diámetro máximo de 1,5 mm y otra de tipo DT32 con un diámetro máximo de 1,8 mm.

LV3-42-1 (Fig. 4E): fragmento de hoja de *Daphnogene* sp., con dimensiones máximas conservadas de 2,6 cm de longitud y 1,4 mm de anchura. En la base del fragmento de hoja aparece una agalla de morfología circular con un diámetro máximo de 5 mm.

Discusión

El Oligoceno es una época destacable por profundos cambios paleoclimáticos (Gunkel y Wappler, 2015). Es en esta época cuando empezaron a aparecer los primeros casquetes polares y una clara estacionalidad en el clima (Mosbrugger *et al.*, 2005). Estos cambios afectaron de forma importante a las comunidades vegetales y por lo tanto a las asociaciones de insectos.

Rott (Wappler, 2010) y Enspel (Gunkel y Wappler, 2015) son dos yacimientos del Oligoceno Superior (Chatiense) situados en Europa central (Alemania), los cuales proporcionan suficientes datos sobre sus interacciones planta-insecto y que pueden ser comparados con el nivel LV3 del yacimiento de La Val (Tabla 1). De acuerdo con Gunkel y Wappler (2015), Enspel muestra un porcentaje del 40,8% de las hojas con al menos un tipo de daño, con un total de 39 tipos distintos de interacciones, distribuidos en 7 grupos: *hole feeding* (55,75%), *margin feeding* (20,02%), *skeletonization* (15,76%), *galling* (7,28%), *piercing/sucking* (0,39%), *mining* (0,26%) y *surface feeding* (0,26%). Respecto al yacimiento de Rott, Wappler (2010) indica un porcentaje del 19,7% de las hojas con al menos un tipo de interacción, identificándose hasta 55 tipos diferentes de daños agrupados en 6

grupos: *margin feeding* (10%), *hole feeding* (6,5%), *galling* (1,9%), *skeletonization* (1,75%), *surface feeding* (1,5%) y *mining* (1,2%).

Porcentaje de interacciones

En general, cuando comparamos los primeros porcentajes de hojas que muestran algún tipo de interacción obtenidos para el nivel LV3 del yacimiento de La Val, parece observarse que son similares a los obtenidos en Enspel. La Val y Enspel muestran porcentajes similares (Tabla 1): 39,21% y 40,8% respectivamente; por el contrario Rott solo muestra un 19,7%. Esta diferencia pudo estar causada por el medio sedimentario en el que se desarrolló la comunidad vegetal, así como por el medio sedimentario donde se depositaron los restos y que afectan tanto a la diversidad de la flora como a las condiciones tafonómicas y asociación fósil registrada (Wappler, 2010). Los yacimientos de Enspel y Rott corresponden a comunidades vegetales que se desarrollaron en las inmediaciones de un lago cuyos restos se depositaron en el fondo del mismo (Kvacek y Walther, 2001; Gunkel y Wappler, 2015), mientras que en La Val, la vegetación se desarrolló en las orillas de cursos fluviales y charcas, depositándose la mayoría de los restos en las áreas aledañas de llanura de inundación (Moreno-Domínguez *et al.*, 2016).

Tipos de interacción

Variedad de tipos de interacción. En cuanto al número de tipos de interacción, los datos de Enspel y los datos preliminares de La Val tienen valores bajos (39 y 14 respectivamente), mientras que Rott tiene los valores más altos (55). De acuerdo con Wappler (2010) los resultados altos son esperables cuando la flora crece bajo un clima cálido el cual produce un incremento de la concentración de CO₂ en la atmósfera, lo que hace disminuir la concentración de nitrógeno en las plantas, elevando la relación carbono/nitrógeno, forzando así a los insectos fitófagos a comer más cantidad de tejido vegetal. Probablemente, el calentamiento global que se produjo a finales del Oligoceno Superior (Chatiense) que vino acompañado de un incremento en la concentración del CO₂ fue un factor importante en el incremento del herbivorismo (Wappler, 2010). De estos datos se puede asumir que las condiciones climáticas que existieron durante el periodo en el que se desarrolló la vegetación de Rott fueron mucho más cálidas que en La Val y Enspel.

Minas. Gunkel y Wappler (2015) indican que existe una proporción directa entre la presencia de minas (*mining*) y la diversidad de especies de plantas. La existencia de minas, que son muy escasas o ausentes en Enspel y La Val, pero muy abundantes en Rott, en donde se reconocen hasta 12 tipos distintos, sugiere una mayor riqueza vegetal de Rott frente a los otros dos yacimientos. Una alta diversidad vegetal puede favorecer una mayor

diversidad de especies dentro de las comunidades de insectos y por lo tanto producir una mayor variedad en el tipo de interacciones (Cueva-Reyes *et al.*, 2004). De acuerdo con Cuevas-Reyes *et al.* (2004, 2006), las comunidades de ribera, que es el caso de La Val, donde la mayoría de hojas afectadas pertenecen a la familia Betulaceae, muestran siempre una baja diversidad de especies vegetales lo que puede condicionar la diversidad en el tipo de interacciones planta-insecto.

Agallas. En relación con la presencia de agallas (*galling*), su mayor variedad y frecuencia está asociada a hábitats relacionados con climas subtropicales estacionales áridos que se caracterizan por una estación seca y otra húmeda con un dominio de la vegetación caducifolia (Fernandes y Price, 1992; Cuevas-Reyes *et al.*, 2004; Wappler, 2010). De acuerdo con Cuevas-Reyes *et al.* (2004, 2006), los hábitats en relación con bosques tropicales secos caducifolios se caracterizan por presentar un alto porcentaje de daño por agallas en sus hojas. Estos hábitats estacionales presentan un pico de producción de hojas juveniles al inicio de la estación húmeda que termina a comienzos de la estación seca, en la cual cesa el crecimiento y la vegetación caducifolia pierde todas sus hojas. En esta estación húmeda se produce además la aparición y desarrollo de numerosas plantas jóvenes que muestran un crecimiento mucho más rápido y vigoroso que las adultas, produciendo una gran cantidad de hojas y, por lo tanto, una mayor disponibilidad de recursos alimenticios, atrayendo con ello a una gran cantidad de insectos fitófagos y favoreciendo la distribución y expansión de los mismos.

Se ha observado que los insectos productores de agallas prefieren las hojas juveniles para su alimentación, ya que presentan una mayor calidad nutricional y cantidad de metabolitos secundarios. Por otro lado, la estructura inicial que presenta la hoja juvenil, al ser estimulada por la acción del insecto, favorece la morfogénesis de la agalla, lo que hace que se vean más afectadas por agallas que las hojas adultas, lo que hace que sean seleccionadas por este tipo de insectos (Cuevas-Reyes *et al.*, 2004, 2006). Por el contrario, en los hábitats estacionales donde la humedad se mantiene a lo largo de todo el año, se presentan dos picos de producción de hojas: uno al comienzo de la estación húmeda y otro al comienzo de la estación seca; sin embargo, la producción de hojas juveniles es mucho menor debido al mantenimiento de una humedad mínima que permite a las plantas mantener parte de sus hojas durante todo el año, lo que hace que no sea necesario que la planta produzca todas sus hojas en la siguiente estación húmeda. Estas condiciones hacen que la vegetación esté menos afectada por insectos inductores de agallas al haber una menor cantidad de hojas juveniles disponibles (Cuevas-Reyes *et al.*, 2004, 2006).

A partir de los datos de las paleofloras de Enspel y Rott, se observa que estas antiguas floras fueron poco afectadas por este tipo de interacción, con una frecuencia muy baja. Por el contrario, en La Val la frecuencia de agallas es muy alta comparativamente. Este último hecho implicaría una estacionalidad del clima y unas

condiciones climáticas generales secas para La Val. En Enspel, el lago pudo proporcionar la humedad mínima a lo largo de todo el año, haciendo que la producción de hojas juveniles fuera mucho menor que en La Val. Esto se tradujo en una menor afección de las hojas por parte de los insectos productores de agallas, cuya población y diversidad habría sido mucho menor en comparación con La Val. En Rott, las condiciones de humedad habrían permanecido a lo largo de todo el año debido al clima lluvioso existente, lo que habría mantenido reducida a la comunidad de insectos inductores de agallas. Aunque en La Val la vegetación creció al borde de los cursos fluviales, no habría habido humedad suficiente durante la estación seca, haciendo que la vegetación perdiera todas sus hojas, recuperándolas en la siguiente estación húmeda que daría lugar a un pico de producción de hojas juveniles, lo cual atraería a una gran cantidad de insectos fitófagos productores de agallas, dando lugar a una importante afección de las hojas por parte de estos insectos. La pérdida estacional de las hojas muestra el carácter caducifolio de la vegetación, tal y como reconocieron Moreno-Domínguez *et al.* (2015) en la vegetación de La Val.

Desde el punto de vista actual de la clasificación de los tipos de clima (ver Kottek *et al.*, 2006), Utescher *et al.* (2009) infirió los tipos climáticos Cfa-Csa para la paleoflora de Rott. El tipo Cfa muestra un clima templado cálido con veranos muy calurosos, pero con humedad durante todo el año, mientras que el tipo Csa corresponde a un clima templado cálido con veranos secos y muy calurosos. A partir de los datos preliminares del presente estudio, La Val quedaría incluida en el tipo Csa, que en parte está de acuerdo pero matiza los datos aportados por Moreno-Domínguez *et al.* (2015) inferidos de la asociación vegetal que sugirieron un clima subtropical templado cálido, húmedo con una corta estación seca.

Conclusiones

Los primeros resultados sobre el estudio de las interacciones planta-insecto del nivel LV3 del yacimiento de La Val (Fm. Sariñena) muestran la existencia de 14 tipos distintos de interacciones planta-insecto, pertenecientes a 5 grupos de marcas: agallas, orificios por mordeduras, marcas de mordeduras en el borde, marcas por hervivorismo sobre la superficie de la hoja y esqueletización, siendo los primeros datos aportados para el Oligoceno de la Península Ibérica. Estos grupos son similares a los encontrados en el Mioceno y Cuaternario de la Península.

En general, el número de tipos de interacciones que muestra el nuevo yacimiento estudiado es más bajo que el indicado para yacimientos centroeuropeos de la misma edad (Enspel, Rott), aunque no así el porcentaje de hojas dañadas. Habiendo un predominio claro de agallas (*galling*) como de perforaciones en las hojas (*hole feeding*). A

partir de la diversidad y proporciones de las agallas se ha podido inferir un clima más estacional y seco para La Val que en los otros yacimientos centroeuropeos considerados en este estudio.

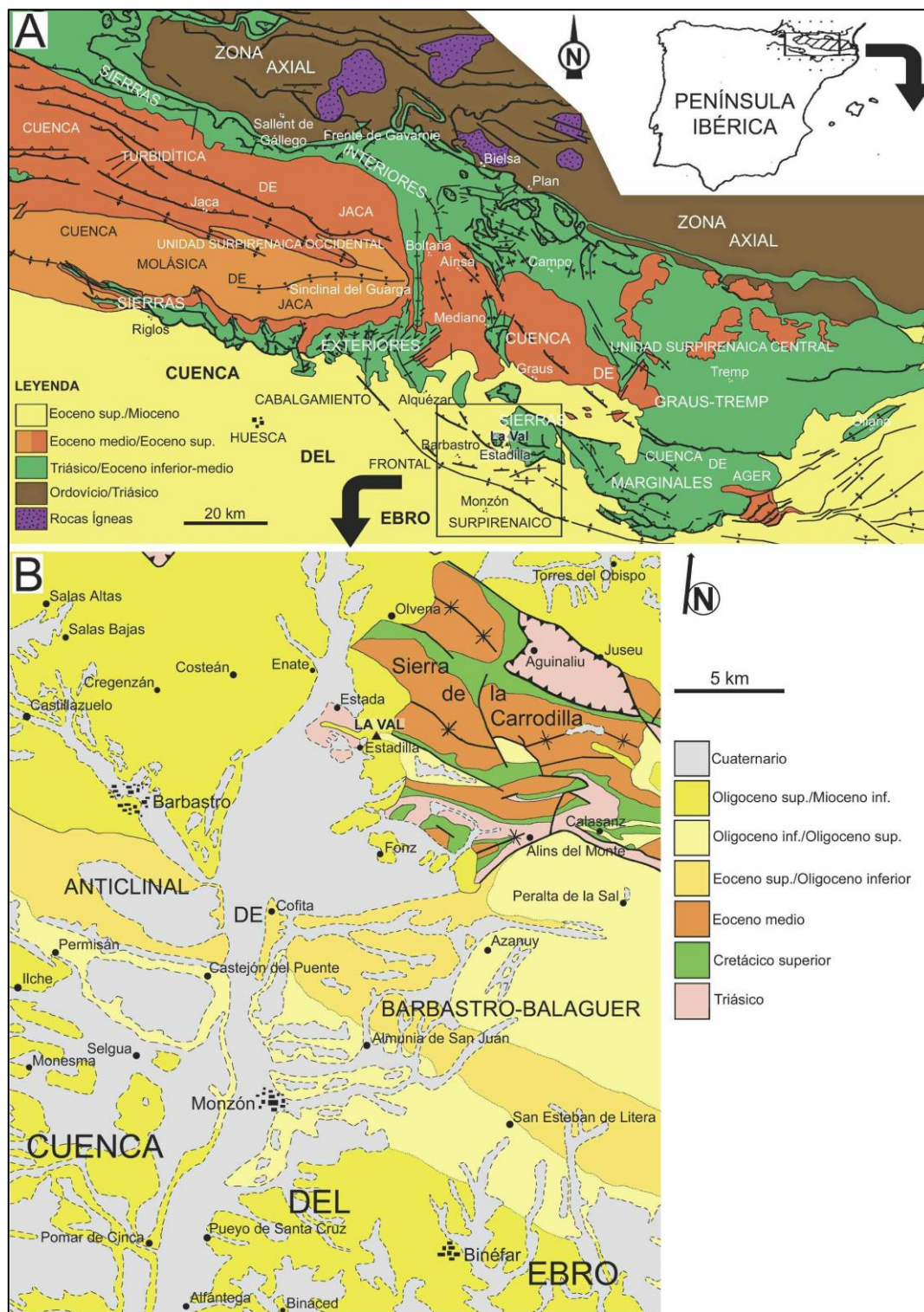


Fig. 1.- Situación geográfica y geológica del yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca, España). El triángulo en ambos mapas muestra la posición del yacimiento de La Val. A modificado de Millán *et al.* (1995) y B modificado de Riba *et al.* (1972).

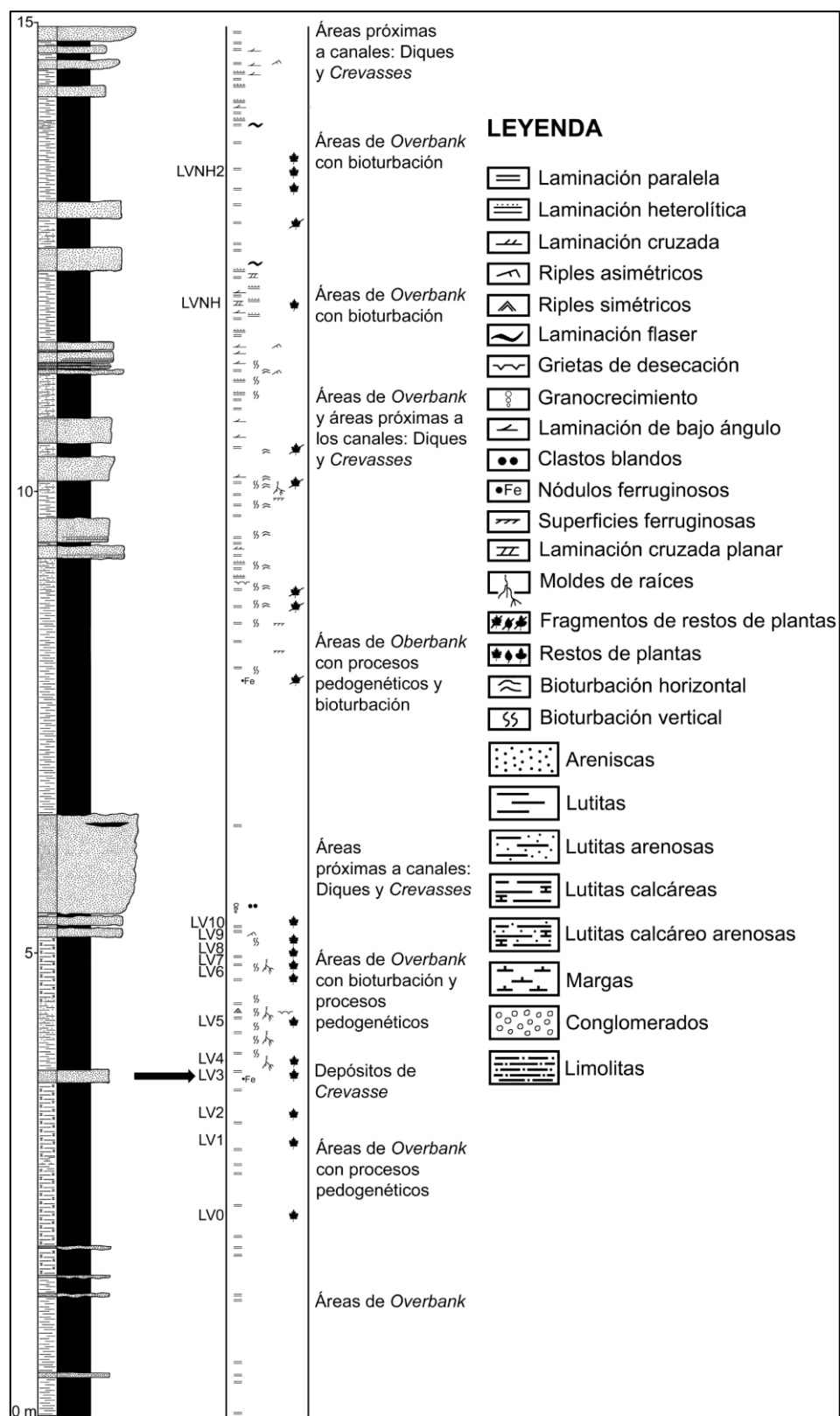


Fig. 2.- Columna estratigráfica e interpretación sedimentológica del yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca, España). Situación de los niveles estratigráficos identificados que contienen restos vegetales y localización del nivel LV3 estudiado en el presente trabajo (ver flecha negra). Modificado de Moreno-Domínguez *et al.* (2016). Toda la sucesión corresponde a depósitos de llanura de inundación.

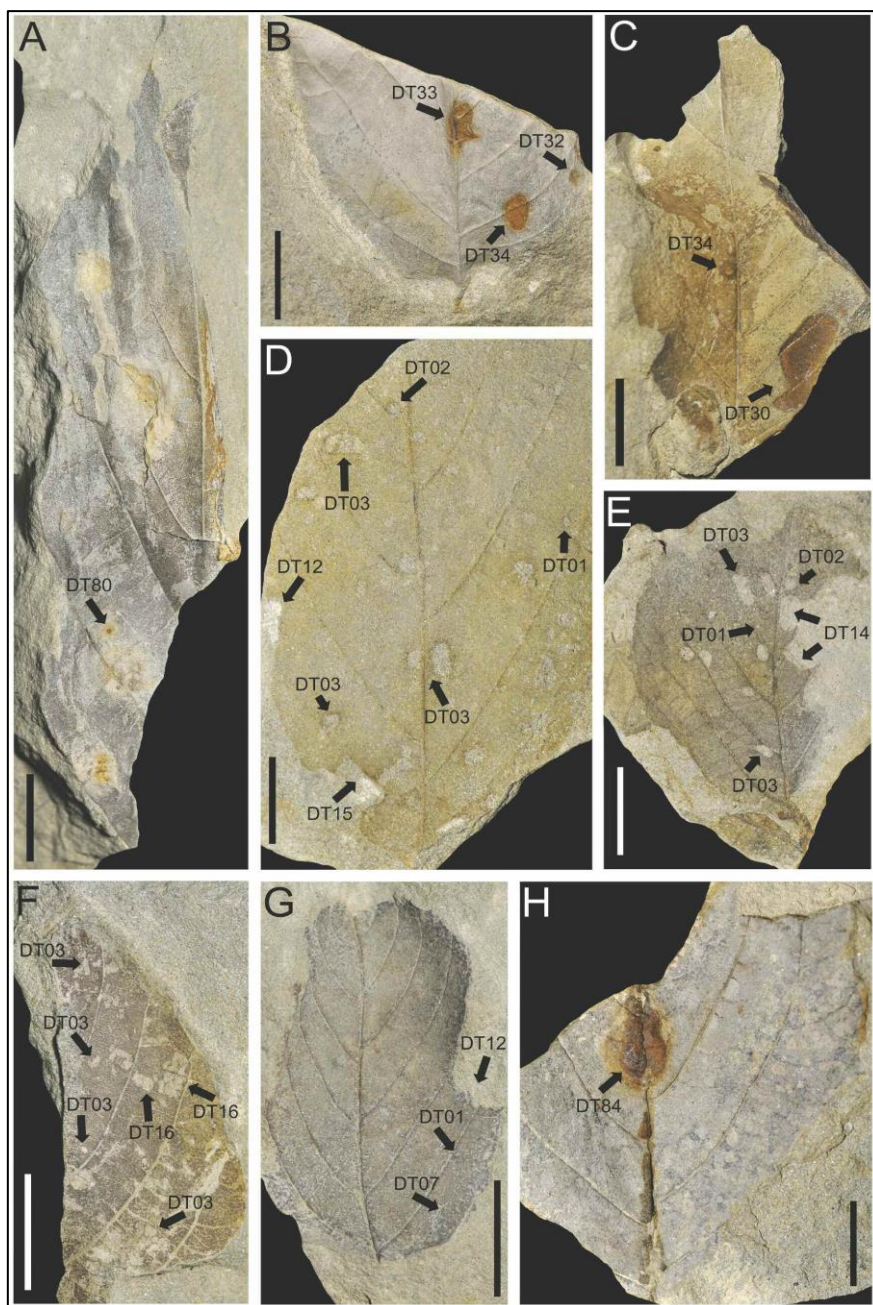


Fig. 3.- Interacciones planta-insecto observadas en el nivel LV3 del yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca, España). A. Muestra LV3-273-1 *Alnus* sp.; agalla tipo DT80. B. Muestra LV3-14-1 *Alnus* sp.; agallas tipos DT32, DT33, DT34. C. Muestra LV3-8-1 Betulaceae; mordedura sobre la superficie de la hoja tipo DT30 y agalla tipo DT34. D. Muestra LV3-5-1A Betulaceae; orificios por mordeduras tipos DT01, DT02 y DT03 y sobre el margen de la hoja tipos DT12 y DT15. E. Muestra LV3-222-1 Betulaceae; orificios por mordeduras tipos DT01, DT02, DT03 y mordeduras en el margen de la hoja tipo DT14. F. Muestra LV3-252-1 *Alnus* cf. *gaudinii*; orificios por mordeduras tipo DT03 y esquelitización DT16. G. Muestra LV3-167-1 *Alnus* sp.; orificios por mordeduras tipos DT01 y DT07 y mordeduras en el margen de la hoja tipo DT12. H. Muestra LV3-158-1 *Alnus* sp.; agalla tipo DT84. La barra negra vertical representa 1 cm.

Tabla 1.- Porcentajes de los tipos de interacciones planta-insecto y porcentajes totales que aparecen en el yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca, España) y en los yacimientos de Enspel (lower Rhin Basin, Alemania; Gunkel y Wappler, 2015) y Rott (lower Rhin Basin, Alemania; Wappler, 2010) con los que se compara.

Tipos de Interacciones (%)	La Val	Enspel	Rott
Orificios por mordeduras en las hojas (<i>Hole feeding</i>)	50 %	55,75 %	6,5 %
Agallas (<i>Galling</i>)	43,38 %	7,28 %	1,9 %
Marcas por mordedura en el borde de la hoja (<i>Margin feeding</i>)	5,51 %	20,02 %	10 %
Esqueletización (<i>Skeletonization</i>)	0,74 %	15,76 %	1,75 %
Marcas de mordeduras sobre la superficie de la hoja (<i>Surface feeding</i>)	0,37 %	0,26 %	1,5 %
Minas (<i>Mining</i>)	-	0,26 %	1,2 %
Perforaciones/ Succiones sobre la hoja (<i>Piercing/Sucking</i>)	-	0,93 %	-
Totales (%)	39,21 %	40,8 %	19,7 %

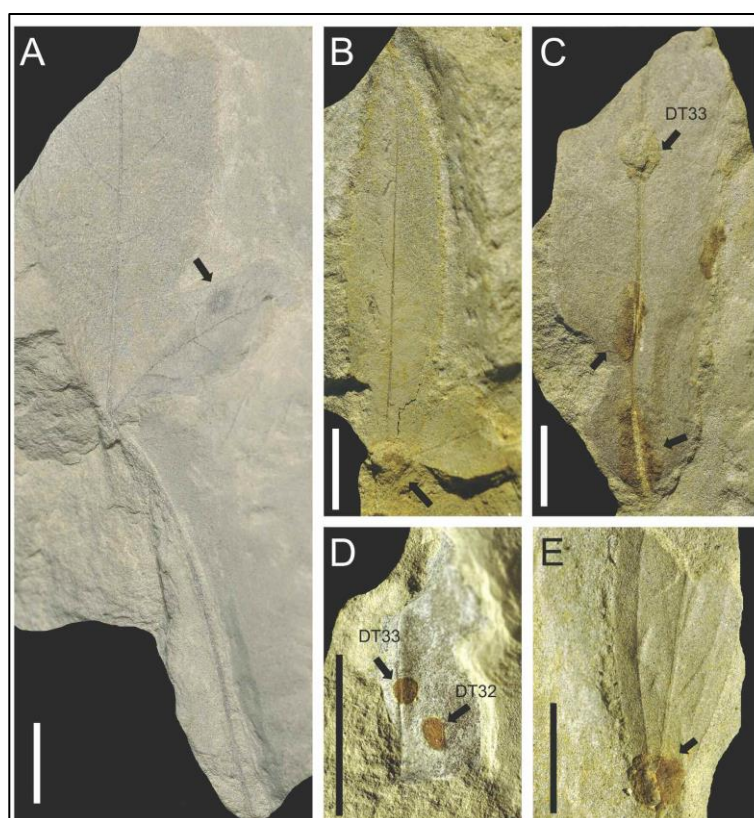


Fig. 4.- Interacciones planta-insecto observadas en el nivel LV3 del yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca, España). A. Muestra LV3-344-1 *Crataegus* sp. (Rosaceae); posible agalla DT11. B. Muestra LV3-23-1 cf. *Liquidambar* sp. (Altingiaceae); posible agalla DT55. C. Muestra LV3-321-1 cf. *Myrica* sp. (Myricaceae); agalla tipo DT33 y agallas alrededor del nervio central. D. Muestra LV3-334-1, *incertae sedis*; agallas tipos DT32, DT33. E. Muestra LV3-42-1 *Daphnogene* sp. (Lauraceae); agalla. La barra negra vertical representa 1 cm.

A close-up photograph of green leaves, likely from a plant like a geranium, covered in numerous small, clear water droplets. The leaves have a serrated edge and a prominent vein pattern. The background is dark and out of focus.

CONCLUSIONES

CONCLUSIONES

6. CONCLUSIONES

A partir del trabajo expuesto en esta tesis doctoral se puede concluir lo siguiente:

-Nuevas evidencias fósiles de frutos y endocarpos de la palmera del género *Nypa*. Este hecho incrementa el número de los escasos yacimientos localizados en España y el conocimiento sobre la vegetación peninsular durante el Eoceno Medio. A su vez, se ha realizado una primera aproximación del tiempo de flotación y transporte de estos restos alóctonos. La presencia de numerosas perforaciones de terínidos ha aportado criterios adicionales acerca de la duración de dicho transporte, concluyendo que al menos debió de ser de tres meses.

-Respecto al yacimiento de La Val, se han mostrado los primeros datos de esta macroflora del Oligoceno Superior. Es el segundo yacimiento de esta edad que se conoce en la Península Ibérica, lo que ha contribuido al conocimiento de las paleofloras de esta época en la Península. La característica más notable es la presencia de *Acrostichum lanzaeanum*, un helecho con importantes implicaciones paleoecológicas y fitogeográficas. El tipo de vegetación encontrada corresponde con una vegetación de ribera que creció bajo un clima cálido templado con una estación seca.

-La Val aporta también los primeros resultados sobre el estudio de las interacciones planta-insecto, mostrando la existencia de 14 tipos distintos de interacciones, pertenecientes a 5 grupos de marcas: agallas, orificios por mordeduras, marcas de mordeduras en el borde, marcas por hervivorismo sobre la superficie de la hoja y esqueletización, siendo los primeros datos aportados para el Oligoceno de la Península Ibérica.

En general, el número de tipos de interacciones que muestra La Val es más bajo que el indicado para yacimientos centroeuropeos de la misma edad (e.g., Enspel, Rott), aunque no así el porcentaje de hojas dañadas. Habiendo un predominio claro de agallas (galling) como de perforaciones en las hojas (*hole feeding*). A partir de la diversidad y proporciones de las

agallas se ha podido inferir un clima más estacional y seco para La Val que en los otros yacimientos centroeuropeos, completando y matizando los datos paleoclimáticos aportados en el primer artículo publicado sobre La Val.

-Por último, el yacimiento Oligoceno de La Val representa un ambiente fluvial continental. Los ríos y arroyos que existieron crearon un mosaico de canales meandriformes y llanuras de inundación dentro de un gran abanico aluvial que se formó a partir de los aportes procedentes de las montañas próximas. En este contexto, *Acrostichum lanzaeanum* formó parte de la vegetación que creció en las orillas de ríos, arroyos, charcas y/o llanuras de inundación. La coexistencia del tanden *Equisetum–Acrostichum* sugiere la presencia de terrenos inundados temporalmente, característica por ejemplo que se da en las llanuras de inundación. Esta asociación mostraría la existencia de ambientes colonizados por poca vegetación, pero dominada por plantas pioneras. La evidencia recogida muestra que *Acrostichum* creció y se desarrolló como una planta pionera en áreas alteradas, tal y como ocurre hoy en día.



BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOGRAFÍA

7. BIBLIOGRAFÍA

- Aizpuru, I., Catalán, P., 1984. Presencia del carpe en la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 41: 143–146.
- Agustí, J., Barberá, X., Cabrera, L., Parés, J.M., Llenas, M., 1994. Magnetobiostratigraphy of the Oligocene – Miocene transition in the Ebro Basin (Eastern Spain): state of the art. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe A: Geologie und Paläontologie*, 26: 161–172.
- Agustí, J., Oms, O., Furió, M., Pérez-Vila, M.J., Roca, E., 2006. The Messinian terrestrial record in the Pyrenees: the case of Can Vilella (Cerdanya Basin). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238: 179–189.
- Alegret, L., Aurell, M., 1999. La sedimentación carbonatada en el prepirineo aragonés durante el Cretácico superior. *Estudios Geológicos*, 55: 237–246.
- Alegret, L., Aurell, M., 2002. Facies analysis and sequence stratigraphy of an Upper Cretaceous carbonate platform (western South – Pyrenean Basin, Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen*, 226(1): 25–41.
- Alcalá, B., Benda, L., Ivanovic-Calzaga, Y., 1996. Erste palynologische Untersuchungen zur Altersstellung des Neogen – Beckens von Xinzo de Limia (Prov. Orense, Spanien). *Newsletter on Stratigraphy*, 34: 31–38.
- Alcalde-Olivares, C., García-Antón, M., Gómez-Manzanaque, F., Morla-Juaristi, C., 2004. Palaeoenvironmental interpretation of the Neogene locality Caranceja (Reocín, Cantabria, N Spain) from comparative studies of wood, charcoal, and pollen. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 132: 133–157.
- Almela, A., Ríos, J.M., 1951. Estudio geológico de la zona subpirenaica aragonesa y de sus sierras marginales. I *Congreso Internacional del Pirineo*, Instituto de Estudios Pirenaicos, 3: 327–350.
- Alonso, A., García-Amorena, I., Garzón, G., Gómez-Manzanaque, F., González-Díez, A., Morla-Juaristi, C., Remondo, J., Roig, S., 1999. Estudio preliminar del yacimiento de macrorrestos vegetales de Caranceja (Reocín, Cantabria, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológicas)*, 94: 23–40.
- Álvarez-Sierra, M.A., 1987. Estudio sistemático y bioestratigráfico de los Eomyidae (Rodentia) del Oligoceno y Mioceno español. *Scripta Geologica*, 86: 1–207.
- Álvarez-Sierra, M.A., Daams, R., Lacomba, J.L., López-Martínez, N., Sacristán-Martín, M.A., 1987. Succession of micromammal faunas in the Oligocene of Spain. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen. Reihe A, Geologie und Paläontologie*, 10: 43–48.

- Álvarez-Sierra, M.A., Daams, R., Lacomba, J.L., López-Martínez, N., van der Meulen, A.J., Sesé, C., De Visser, J., 1990. Paleontology and Biostratigraphy (micromammals) of the continental Oligocene – Miocene deposits of the North – Central Ebro Basin (Huesca, Spain). *Scripta Geologica*, 94: 1–77.
- Álvarez-Ramis, C., 1982. Sobre la presencia de una flora de Paleomanglar en el Paleógeno de la depresión central catalana (curso medio del Llobregat). *Acta Geológica Hispánica*, 17(1–2): 5–9.
- Álvarez-Ramis, C., Ramos-Guerrero, E., 1986. Estudio Paleobotánico del Paleógeno de Peguera: extremo occidental de La Serra de Tramuntana (Mallorca). *Butlletí de la Societat de Historia Natural de Balears*, 30: 83–93.
- Álvarez-Ramis, C., Fernández-Marrón, M.T., 1995. Consideraciones en torno a la distribución y denominación específica de los restos fósiles del género *Acrostichum* hallados en España. *Coloquios de Paleontología*, 47: 193–198.
- Álvarez-Ramis, C., Ramos-Guerrero, E., Fernández-Marrón, M.T., 1987. Estudio paleobotánico del Cenozoico de la zona central de Mallorca: Yacimiento de Son Ferragut. *Boletín Geológico y Minero*, 98: 349–356.
- Arenas, C., Millán, H., Pardo, G., Pocovi, A., 2001. Ebro Basin continental sedimentation associated with late compressional Pyrenean tectonics (north – eastern Iberia): controls on basin margin fans and fluvial systems. *Basin Research*, 13: 65–89.
- Archaud, F., Seguret, M., 1981. Les structures pyrénéennes du Languedoc et du Golfe du Lion (Sud de France). *Bulletin de la Société Géologique de France*, (7), XXII–1: 51–64.
- Arenas, J., 1951. Contribution a l'étude de la flore fossile burdigalienne des Baléares. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Geológicas*, 49: 73–86.
- Arenas, J., Depape, G., 1956. La flore burdigalienne des îles Baléares (Majorque). *Revue Générale de Botanique*, 63: 347–390.
- Arnold, C.A., 1952. Tertiary plants from North America. 1. A Nipa fruit from the Eocene of Texas. *The Palaeobotanist*, 1: 73–74.
- Arnold, C.A., Daugherty, L.H., 1963. The fern genus *Acrostichum* in the Eocene Clarno Formation of Oregon. *Contributions from the Museum of Paleontology, the University of Michigan*, 18: 205–227.
- Armstrong, W., 2007. Do Pearls Come From Coconuts? *The Drifting Seed*, 13(1): 13–17.
- Awasthi, N., Guleria, J.S., Prasad, M., Srivastava, R., 1996. Occurrence of *Acrostichum* Linn., a coastal fern in the Tertiary sediments of Kasauli, Himachal Pradesh, north – west Himalaya. *Palaeobotanist*, 43: 83–87.
- Bacon, P.R., 2001. Germination of *Nypa fruticans* in Trinidad. *Palms*, 45(2): 57–61.

- Balakrishnan, N., Saraswathy, M., 1971. The biology of Wood – boring teredinid mollusks. *Advances in Marine Biology*, 9: 335–509.
- Balance, P.F., Gregory, M.R., Gibson, G.W., 1981. Coconuts in Miocene turbidites in New Zealand: possible evidence for tsunami origin of some turbidity currents. *Geology*, 9: 592–595.
- Barberá, X., Cabrera, L., Marzo, M., Parés, J.M., Agustí, J., 2001. A Complete terrestrial Oligocene magnetobiostratigraphy from the Ebro Basin, Spain. *Earth and Planetary Science Letters*, 187: 1–16.
- Barbero, M., Benabid, A., Peyre, C., Quézel, P., 1980. Sur la présence au Maroc de *Laurus azorica* (Seub.) Franco. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 37(2): 467–472.
- Barnard, J.L., 1961. Gammaridean Amphipoda from depths of 400 to 6000 meters. *Galathea Reports*, 5: 23–128.
- Barnolas, A., Teixell, A., 1994. Platform sedimentation and collapse in a carbonate – dominated margin of a foreland basin (Jaca basin, Eocene, southern Pyrenees). *Geology*, 22: 1107–1110.
- Barnolas, A., Pujalte, V., 2004. La Cordillera Pirenaica. En: *Geología de España*, (J.A.Vera, Ed). SGE – IGME, Madrid, 231–338.
- Barrón, E., 1995-96. El paragénero *Daphnogene* Unger (Lauraceae) en el Oligoceno de Izarra (Álava). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, 10–11: 45–52.
- Barrón, E., 1996. Estudio tafonómico y análisis paleoecológico de la macro y microflora miocena de la cuenca de la Cerdaña. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 773 p.
- Barrón, E., 1997. Estudio paleobotánico, reconstrucción paleoambiental y aspectos tafonómicos del afloramiento vallesiense de Coll de Saig (La Cerdaña, Lérida, España). *Revista española de paleontología*, 9: 77–88.
- Barrón, E., 1999. Estudio macroflorístico del afloramiento Mioceno de concreciones carbonáticas de Izarra (Álava, España). Aspectos tafonómicos, paleoecológicos y bioestratigráficos. *Revista española de paleontología*, 14(1): 123–145.
- Barrón, E., 2004. Evolución de las floras Terciarias en la península Ibérica. En: *La flora a través del tiempo*, (A. Montero, E. Martín-Consuegra, Eds). Monografías del Jardín Botánico de Córdoba, 11: 63–74.
- Barrón, E., Santos, L., 1998. Síntesis paleobotánica crítica de las cuencas Terciarias de Galicia (España). *Coloquios de Paleontología*, 49: 41–53.
- Barrón, E., Diéguez, C., 2001. Estudio macroflorístico del Mioceno Inferior lacustre de la Cuenca de Rubielos de Mora (Teruel, España). *Boletín Geológico y Minero*, 112(2): 13–56.
- Barrón, E., Peyrot, D., 2006. La vegetación forestal en el Terciario. En: *Paleoambientes y cambio climático*, (J.S. Carrión, S. Fernández, N. Fuentes, Eds). Fundación Séneca, Agencia de Ciencia y Tecnología, Murcia, 55–76.

- Barrón, E., Comas-Rengifo, M.J., 2007. Differential accumulation of miospores in Upper Miocene sediments of the La Cerdaña basin (eastern Pyrenees, Spain). *Palevol*, 6: 157–168.
- Barrón, E., Postigo-Mijarra, J.M., 2011. Early Miocene fluvial – lacustrine and swamp vegetation of La Rinconada mine (Ribesalbes – Alcora basin, Eastern Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 165(1–2): 11–26.
- Barrón, E., Rivas-Carballo, M.R., Valle, M.F., 1996. Síntesis bibliográfica de la vegetación y clima de la Península Ibérica durante el Neógeno. *Revista Española de Paleontología*, número extraordinario: 225–236.
- Barrón, E., Lassaletta, L., Alcalde-Olivares, C., 2006a. Changes in the Early Miocene palynoflora and vegetation in the east of the Rubielos de Mora Basin (SE Iberian Ranges, Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 242: 171–204.
- Barrón, E., Hernández, J.M., López-Horgue, M.A., Alcalde-Olivares, C., 2006b. Palaeoecology, Biostratigraphy and Palaeoclimatology of the lacustrine fossiliferous beds of the Izarra Formation (Lower Miocene, basque – cantabrian basin, Álava province, Spain) based on Palynological analysis. *Revista Española de Micropaleontología*, 38(2–3): 321–338.
- Barrón, E., Rivas-Carballo, R., Postigo-Mijarra, J.M., Alcalde, 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(3): 382–402.
- Barthel, M., 1976. Eozäne Floren des Geiseltales. Farne und Cycadeen. *Abhandlungen des Zentralen Geologischen Instituts*, 26: 439–498.
- Bataller, J.R., Depape, G., 1950. Flore oligocène de Cervera (Catalogne). *Anales de la Escuela de Peritos Agrícolas y Especialidades y de los Servicios Técnicos de Agricultura de Barcelona*, 9: 3–60.
- Bauzá-Rullán, J., 1946. La edad de los lignitos de Son Fé (Mallorca). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 64: 561–568.
- Bauzá-Rullán, J., 1956. Flora oligocena de Son Fé (Alcudia). *Butlletí de la Sociedad de Historia Natural de Balears*, 2: 89–90.
- Bauzá-Rullán, J., 1961a. Contribución al conocimiento de la flora fósil de Mallorca. *Estudios Geológicos*, 17: 161–174.
- Bauzá-Rullán, J., 1961b. Nueva contribución al estudio de la flora fósil de Mallorca. *Butlletí de la Sociedad de Historia Natural de Balears*, 7: 49–54.

- Beamud, B., Garcés, M., Cabrera, Ll., Muñoz, J.A., Almar, Y., 2003. A new middle to late Eocene continental chronostratigraphy from NE Spain. *Earth and Planetary Science Letters*, 216: 501–514.
- Becquey, S., Gersonde, R., 2002. Past hydrographic and climatic changes in the subantarctic zone of the South Atlantic – the Pleistocene record from ODP Site 1090. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 182: 221–239.
- Bentham, P.A., Burbank, D.W., Puigdefàbregas, C., 1992. Temporal and spatial controls on the alluvial architecture of an axial drainage system: late Eocene Escanilla Formation, southern Pyrenean foreland basin, Spain. *Basin Research*, 4: 335–352.
- Berry, E.W., 1914. A Nipa – palm in the North American Eocene. *American Journal of Science*, 4: 187.
- Berry, E.W., 1926. *Cocos* and *Phymatocaryon* in the Pliocene of New Zealand. *American Journal of Science*, 212: 181–184.
- Bessais, E., Cravatte, J., 1988. Les écosystèmes végétaux pliocènes de Catalogne méridionale. Variations latitudinales dans le domaine nord – ouest méditerranéen. *Geobios*, 21: 49–63.
- Bessedik, M., 1981. Un mangrove à *Avicennia* L. en Méditerranée occidentale au Miocène Inférieur et Moyen. Implications paléogéographiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 293: 469–472.
- Bessedik, M., 1984. The early Aquitanian and upper Langhian – lower Serravallian environments in the northwestern Mediterranean Region. *Paléobiologie Continentale*, 14: 153–179.
- Bessedik, M., 1985. Reconstitution des environnements Miocènes des régions nordouest méditerranéennes à partir de la palynologie. Tesis doctoral, Université de Montpellier II, 162 p.
- Bhattacharyya, B., 1983. Fossil plants from the Tura Formation (Eocene) in the Garo hills, Meghalaya. *Indian Journal of Earth Sciences*, 10(1): 1–10.
- Biosca, J., Via, L., 1988. El género *Nypa* (Palmae) en el Eoceno de la Depresión Central Catalana. *Batalleria*, 1: 7–23.
- Blume, K.L., 1835-1848. *Rumphia, sive commentationes botanicae imprimis de plantis Indiae orientalis, tum penitus incognitis tum quae in libris Rheedii, Rumphii, Roxburghii, Wallichii, aliorum, recensentur.* Leiden, Amsterdam, 4 vols.
- Bobrov, A.V.F., Lorence, D.H.L., Romanov, M.S., Romanova, E.S., 2012. Fruit Development and Pericarp Structure in *Nypa fruticans* Wurm (Arecaceae): A Comparison with Other Palms. *International Journal of Plant Sciences*, 173(7): 751–766.
- Bonnet, E., 1904. Sur un *Nipadites* de l'Eocene d'Egypte. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris*, 10: 499–502.

- Bonde, S.D., Kumaran, K.P.N., 2002. A permineralized species of mangrove fern *Acrostichum* L. from Deccan intertrappean beds of India. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 120: 285–299.
- Bowerbank, J.S., 1840. A History of the fossil fruit and seeds of the London Clay. John Van Voorst, London, 144 p.
- Bozukov, V., Palamarev, E., Petkova, A., 2008. The fossil macroflora of the Vulche Pole Molasse formation (SE Bulgaria). *Phytologia Balcanica*, 14(2): 173–184.
- Brochard, C.J.E., Cadée, G.C., 2003. Tropical drift – seeds from the French coast: an overview. *Cahiers de Biologie Marine*, 44: 61–65.
- Brongniart, A.T., 1828. Prodrome d’une histoire des végétaux fossils. F.G. Levrault, Paris, 121 p.
- Brongniart, A.T., 1849. Tableau des genres de vegetaux fossiles consideres sous le point de vue de leur classification botanique et de leur distribution geologique. L. Martinet, Paris, 127 p.
- Bronn, H.G., 1838. Lethaea geognostica, oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgs – Formationen bezeichnendsten Versteinerungen: Zweiter Band, das Kreide und Molassen – Gebirge enthaltend. E. Schweizerbart’s Verlagshandlung, Stuttgart, 801 p.
- Bunt, J.S., Williams, W.T., Clay, H.J., 1982. River water salinity and the distribution of mangrove species along several rivers in North Queensland. *Australian Journal of Botany*, 30: 401–412.
- Burjachs, F., 2006. Palinología y restitución paleoecológica. *Ecosistemas*, 15: 7–16.
- Burjachs, F., Julià, R., 1994. Abrupt Climatic Changes during the Last Glaciation Based on Pollen Analysis of the Abric Romaní, Catalonia, Spain. *Quaternary Research*, 42: 308–315.
- Burtin, F.X. de, 1784. Oryctographie de Bruxelles ou description des fossiles tant naturels qu’accidentels decouverts jusqu’à ce jour dans les environs de cette ville, de la Maire. Bruxelles, 152 p.
- Cabrera, L., Jung, W., Kirchner, M., Sáez, A., Schleich, H.H., 1994. Crocodilian and paleobotanical findings from tertiary lignites of As Pontes Basin (Galicia, NW Spain). *Courier Forschungen – Institute Senckenberg*, 173: 153–165.
- Cadée, G.C., 1996. Tropical drift seeds from the Dutch coast in a wider perspective, palaeontological implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen*, 202(2): 183–190.
- Cadée, G.C., 2008. Gulf Stream Coconuts. The Harries-Baker Test for Discrimination between Flotsam/Jetsam and Natural Dissemination. *Palms*, 52(1): 19–21.
- Calvo, J.P., Daams, R., Morales, J., López, N., Agustín, J., Anadón, P., Armenteros, I., Cabrera, L., Civis, J., Corrochano, A., Díaz, M., Elizaga, E., Hoyos, M., Martínez, E., Martínez, J., Moissenet, E., Muñoz, A., Pérez, A., Pérez-González, A., Portero, J.M., Robles, F., de Santisteban, C., Torres, T., van der Meulen,

- A.J., Vera, J.A., Mein, P., 1993. Up to date Spanish continental Neogene synthesis and paleoclimatic interpretation. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 6: 29–40.
- Cámara, P., Klimowitz, J., 1985. Interpretación geodinámica de la vertiente centro – occidental surpirenaica (Cuencas de Jaca – Tresp). *Estudios Geológicos*, 41: 391–404.
- Canudo, J.I., 1990. Los foraminíferos planctónicos del Paleoceno – Eoceno del Prepirineo oscense en el sector de Arguis. Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza, 435 p.
- Canudo, J.I., Molina, E., Riveline, J., Serra-Kiel, J., Sucunza, M., 1988. Les événements biostratigraphiques de la zone prépyrénéenne d'Aragon (Espagne), de l'Éocène moyen à l'Oligocène inférieur. *Revue de Micropaléontologie*, 31(1): 15–29.
- Canudo, J.I., Malagón, J., Meléndez, A., Millán, H., Molina, E., Navarro J., 1991. Las secuencias deposicionales del Eoceno medio y superior de las Sierras Exteriores (Prepirineo meridional aragonés). *Geogaceta*, 9: 81–84.
- Canudo, J.I., Gonzalvo, C., Molina, E., 1993. Los foraminíferos plantónicos del tránsito Eoceno medio – superior en la cuenca de Jaca (Huesca, Pirineo): implicaciones bioestratigráficas y paleoceanográficas. En: *IX Jornadas de Paleontología*, Comunicaciones, 37–42.
- Carrión, J.S., Sánchez-Gómez, P., 1992. Palynological data in support of the survival of walnut (*Juglans regia* L.) in the western Mediterranean area during last glacial times. *Journal of Biogeography*, 19: 623–630.
- Carruthers, W., 1868. British fossil Pandaneae. *Geological Magazine*, 5: 153–156.
- Casas-Sainz, A.M., Pardo, G., 2004. Estructura pirenaica y evolución de las cuencas sedimentarias en la transversal Huesca – Oloron. En: *Itinerarios geológicos por Aragón*, (F. Colombo, C.L. Liesa G. Meléndez, A. Pocovi, C. Sancho, A.R. Soria, Eds). GeoGuías, Sociedad Geológica de España, 1: 63–96.
- Castelltort, S., Guillocheau, F., Robin, C., Rouby, D., Nalpas, T., Lafont, F., Eschard, R., 2003. Fold control on the stratigraphic record: a quantified sequence stratigraphic study of the Pico del Águila anticline in the south – western Pyrenees (Spain). *Basin Research*, 15: 527–551.
- Caus, E., 1975. Bioestratigrafía del Eoceno medio y superior del Prepirineo catalán (y la zona de tránsito entre esta unidad y la cordillera prelitoral catalana). *Revista Española de Micropaleontología*, 7: 297–313.
- Caus, E., Serra-Kiel, J., 1984. Distribución ambiental de los macroforaminíferos: Cretácico superior y Eoceno. En: *I Congreso Español de Geología*, Comunicaciones, I, 399–406.
- Caus, E., Serra-Kiel, J., 1992. Macroforaminifers: Estructura, Paleoecología I Bioestratigrafía. Publicació del Servei Geològic de Catalunya, Monografia 2.

- Cavagnetto, C., 2002. Palynoflora from the As Pontes Basin in Galicia, Spain at the transition Rupelian–Chattian (Oligocene). *Palaeontographica, Abteilung B*, 263: 161–204.
- Cavagnetto, C., Guinet, P., 1994. Pollen fossile de Leguminosae – Mimosoideae dans l’Oligocène inférieur de l’Ebre (Espagne) – implications paléoclimatiques et paléogéographiques. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 81: 327–335.
- Cavagnetto, C., Anadón, P., 1995. Une mangrove complexe dans le Bartonien du Bassin de l’Ebre (NE de l’Espagne). *Palaeontographica, Abteilung B*, 236: 147–165.
- 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.
- Ceccon L., Pallozzi B., 2009. *Nypa burtini* (Brongniart, 1828) Ettingshausen, 1879 (Arecaceae, Nypoideae) Nell’Eocene del Vicentino (Italia settentrionale). *Lavori Società Veneziana di Scienze Naturali*, 34: 91–99.
- Chaves, C.M., Pérez-García, A., Ortega, F., 2014. Perspectiva histórica del ejemplar de *Lariosaurus* (Sauropterygia) de Estada (Huesca, España). En: *New Insights on Ancient Life*, (G. Arreguín-Rodríguez, J. Colmenar, E. Díaz-Berenguer, J. Galán, A. Legarda-Lisarri, J. Parrilla-Bel, E. Puértolas-Pascual, R. Silva-Casal, Eds). XII EJIP, Boltaña, Huesca, 203–206.
- Choukroune, P., ECORS team, 1989. The ECORS Pyrenean deep seismic profile reflection data and the overall structure of an orogenic belt. *Tectonics*, 8(1): 23–39.
- Christenhusz, M.J.M., Reveal, J.L., Farjon, A., Gardner, M.F., Mill, R.R., Chase, M.W., 2011. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa*, 19: 55–70.
- Cleal, C.J., Cascales-Miñana, B., 2014. Composition and dynamics of the great Phanerozoic Evolutionary Floras. *Lethaia*, 47(4): 469–484.
- Clemens, S.C., Murray, D.W., Prell, W.L., 1996. Non stationary phase of the Plio – Pleistocene Asian monsoon. *Science*, 274: 943–948.
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., Fan, J.X., (2013; updated). The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, 36: 199–204.
- Collenette, I.S., 1991. *Acrostichum aureum*: an inland record from Saudi Arabia. *The Fern Gazete*, 14: 57–58.
- Collinson, M.E., 1983. Fossil plants of the London Clay. London: Palaeontological Association, Field Guides to Fossils, 1, 121 p.

- Collinson, M.E., 1992. Vegetational and floristic changes around the Eocene/Oligocene boundary in western and central Europe. In: *Eocene – Oligocene Climatic and Biotic Evolution*, (D.R. Prothero, W.A. Berggren, Eds). Princeton University Press, Princeton, 437–450.
- Collinson, M.E., 1993. Taphonomy and fruiting biology of recent and fossil *Nypa*. *Special Papers in Palaeontology*, 49: 165–180.
- Collinson, M.E., 2001. Cainozoic ferns and their distribution. *Brittonia*, 53:173–235.
- Collinson, M.E., 2002. The ecology of Cainozoic ferns. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 119: 51–68.
- Collinson, M.E., Hooker, J.J., 2003. Palaeogene vegetation of Eurasia: framework for mammalian faunas. *Deinsea*, 10: 41–83.
- Colom, G., 1945. Estudio preliminar de las microfaunas de Foraminíferos de las margas eocenas y oligocenas de Navarra. *Estudios Geológicos*, 2: 1–45.
- Colombo, F., 1992. Abanicos aluviales. En: *Sedimentología, vol. I* (A. Arche Ed.). Colección Nuevas Tendencias, CSIC, Madrid, 11: 143–218.
- Comas, M.J., Goy, A., Meléndez, G., Millán, H., Navarro, J.J., Pocovi, A., 1989. Caracterización bioestratigráfica del Lías de San Felices (Prepirineo Meridional. Extremo occidental de las Sierras Exteriores). *Cuadernos de Geología Ibérica*, 13: 175–184.
- Corner, E.J.H., 1966. Natural history of palms. University of California Press, Berkeley, 393 p.
- Costa, M., Morla-Juaristi, C., Sainz-Ollero, H., 2005. Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica. Editorial Planeta, Barcelona, 598 p.
- Crusafont, M., Riba, O., Villena, J., 1966. Nota preliminar sobre un nuevo yacimiento de vertebrados aquitanienses en Santa Cilia (Río Formiga; Provincia de Huesca) y sus consecuencias geológicas. *Notas y Comunicaciones*, IGME, 83: 7–14.
- Cuenca, G., Canudo, J.I., Laplana, C., Andrés, J.A., 1992. Bio y cronoestratigrafía con mamíferos en la Cuenca Terciaria del Ebro: ensayo de síntesis. *Acta Geológica Hispánica*, 27(2): 127–143.
- Cuevas-Reyes, P., Quesada, M., Hanson, P., Dirzo, R., Oyama, K., 2004. Diversity of gall – inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life – forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology*, 92: 707–716.
- Cuevas-Reyes, P., Quesada, M., Oyama, K., 2006. Abundance and leaf damage caused by gall – inducing insects in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica*, 38(1): 107–115.
- Daams, R., Alcalá, L., Álvarez-Sierra, M.A., Azanza, B., van Dam, J.A., van der Meulen, A.J., Morales, J., Nieto, M., Peláez-Campomanes, P., Soria, D., 1998. A stratigraphical framework for Miocene (MN4–

- MN13) continental sediments of Central Spain. *Comptes Rendus Académie des Sciences de Paris*, 327: 625–631.
- Daams, R., van der Meulen, A.J., Álvarez-Sierra, M.A., Peláez-Campomanes, P., Calvo, J.P., Alonso-Zarza, M.A., Krijgsman, K., 1999. Stratigraphy and sedimentology of the Aragonian (Early to Middle Miocene) in its type area (North – Central Spain). *Newsletters Stratigraphy*, 37(3): 103–139.
- Depape, G., Bataller, J.R., 1931. Note sur quelques plantes fossiles de la Catalogne. *Butlletí de la Institución catalana de Historia natural*, 31(7): 194–208.
- Depape, G., Brice, P., 1965. La fore oligocène de Cervera (Catalogne). Données complémentaires. *Annales de la Société géologique du Nord*, 85: 111–117.
- Desprat, S., Sánchez-Goñi, M.F., Turon, J.L., McManus, J.F., Loutre, M.F., Duprat, J., Malaizé, B., Peyron, O., Peypouquet, J.P., 2005. Is vegetation responsible for glacial inception during periods of muted insolation changes? *Quaternary Science Reviews*, 24: 1361–1374.
- Diéguez, C., Nieves-Aldrey, J.L., Barrón, E., 1996. Fossil galls (zoocécids) from the Upper Miocene of La Cerdanya (Lérida, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 94: 329–343.
- Dolianiti, E., 1955. Frutos de *Nipa* no Paleoceno de Pernambuco, Brasil. *Ministerio da Agricultura, Departamento Nacional da Producao Mineral, Divisao de Geologia e Mineralogia*, 158: 1–37.
- Douglas, J., 1785. A Dissertation on the Antiquity of the Earth: Read at the Royal Society 12th May 1785. London.
- Dransfield, J., Uhl, N.W., Asmussen, C.B., Baker, W.J., Harley, M.M., Lewis, C.E., 2008. Genera Palmarum: The Evolution and Classification of Palms. Royal Botanic Gardens, Kew, 732 p.
- Dreyer, T., Corregidor, J., Arbues, P., Puigdefábregas, C., 1999. Architecture of the tectonically influenced Sobrarbe deltaic complex in the Ainsa Basin, northern Spain. *Sedimentary Geology*, 127: 127–169.
- Dufour, S., Piégay, H., 2010. Channel vertical mobility, hydrogeomorphic disturbances and understory vegetation in floodplain forests of the Ain River (France). *Geomorphologie*, 4: 371–386.
- Duke, N., 1991. *Nypa* in the mangroves of Central America: Introduction or relict? *Principes*, 35: 127–132.
- Duke, N., 2006. Australia's Mangroves. The Authoritative Guide to Australia's Mangrove Plants. University of Queensland, Queensland, 200 p.
- Ebbesmeyer, C.C., 2012. Perplexing Peregrinations: On the Trail of Drifting Coconuts. *The Drifting Seed*, 18(3): 5–16.
- El-Soughier, M.I., Mehrotra, R.C., Zhi-Yan, Z., Gong-Le, S., 2011. *Nypa* fruits and seeds from the Maastrichtian – Danian sediments of Bir Abu Minqar, South Western Desert, Egypt. *Palaeoworld*, 20(1): 75–83.

- Ellis, B., Daly, D.C., Hickey, L.J., Johnson, K.R., Mitchell, J.D., Wilf, P., Wing, S.L., 2009. Manual of leaf architecture. New York, The New York Botanical Garden Press, 187 p.
- Endlicher, S., 1836-1840. Genera plantarum secundum ordines naturales deposita, I. Vindobonae, 1550 p.
- Engler, A., 1879-1882. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt seit der Tertiärperiode II. W. Engelmann, Leipzig, 333 p.
- Ettingshausen, C., von, 1852a. Über Palaeobromelia, ein neues, fossiles Pflanzengeschlecht. Aus den Abhandlungen der k.k. geologischen Reichsanstalt, Band: 3. Abtheilung, Nr. 1.
- Ettingshausen, C., von, 1852b. Über fossile Pandaneen. Sitzber, Math. Nat. Cl. k. Akad. Wiss., Wien, 8.
- Ettingshausen, C., von, 1879. Report on phyto – palaeontological investigations of the fossil flora of Sheppey. *Proceedings of the Royal Society of London*, 29: 388–396.
- Fauquette, S., Suc, J.P., Bertini, A., Popescu, S.M., Warny, S., Bachiri-Taoui, N., Pérez-Villa, M., Chikhi, H., Subally, D., Feddi, N., Clauzon, G., Ferrier, J., 2006. How much did climate force the Messinian salinity crisis? Quantified climatic conditions from pollen records in the Mediterranean region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238: 281–301.
- Ferguson, D.K., 1985. The origin of leaf – assemblages: new light on an old problem. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 46: 117–188.
- Ferguson, D.K., Pinggen, M.L., Zetter, R., Hofmann, C.C., 1998. Advances in our knowledge of the Miocene plant assemblage from Kreuzau, Germany. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 101: 147–177.
- Fernandes, G.W., Price, P.W., 1992. The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia*, 90: 14–20.
- Fernández-López, E., 1998. Contribució al coneixement de la macroflora oligocènica de Sarra, Catalunya (Espanya). *Butlletí del Centre d'Estudis de la Natura del Barcelonès Nord*, 4(2): 125–138.
- Fernández-Marrón, M.T., 1971. Estudio paleoecológico y revisión sistemática de la flora fósil del Oligoceno español. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias de la Universidad Complutense de Madrid, Sección A (152), 177 p.
- Fernández-Marrón, M.T., 1972. Nota sobre la paleoecología del yacimiento de Libros (Teruel) en relación con los artrópodos y las plantas fósiles del biotopo. *Acta Geológica Hispánica*, 7(5): 149–153.
- Fernández- Marrón, M.T., 1973a. Nuevas aportaciones a la sistemática y paleoecología de la flora oligocénica de Sarreal (Tarragona). *Estudios Geológicos*, 29: 159–169.

- 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 (Sección Geológicas)*, 71: 237–242.
- Fernández-Marrón, M.T., 1979. Essai de résolution de problemas stratigraphiques de la limite Paleogène–Neogène par les études de macroflore. *Annales Geologiques des Pays Helleniques, hors – série*, 1: 403–412.
- Fernández-Marrón, M.T., Olivé, A., Del Olmo, P., Portero, J.M., 1979. La flora terciaria del yacimiento de Izarra (Álava) y sus implicaciones cronoestratigráficas. *Boletín Geológico y Minero*, 90(1): 6–12.
- Fernández-Marrón, M.T., Fonollá, J.F., Jiménez, J.C., 2002. Primeros datos paleobotánicos y palinológicos de una flora miocénica procedente de la unidad intermedia en el sector central de la Cuenca de Madrid. *Geogaceta*, 31: 177–180.
- Fernández-Marrón, M.T., Fonollá, J.F., Sesé, C., Jiménez, J.C., 2004. Estudio paleoambiental de nuevos yacimientos de plantas y vertebrados de la “Unidad Intermedia” del Mioceno Medio de la cuenca de Madrid. *Revista Española de Paleontología*, 19(2): 199–213.
- Ferrer, J., Fernández-Marrón, M.T., Liñán, E., 1993. Nota sobre las plantas fósiles del Mioceno de Épila (Zaragoza). *Geogaceta*, 14: 94–97.
- Fliche, P., 1906. Note sur quelques végétaux tertiaires de la Catalogne. *Butlletí de la Institución catalana de Historia natural*, 6(8–9): 115–133.
- Fliche, P., 1908. Nouvelle note sur quelques végétaux tertiaires de Catalogne. *Butlletí de la Institución catalana de Historia Natural*, 8(7): 77–87.
- Fletcher, B.J., Brentnall, S.J., Anderson, C.W., Berner, R.A., Beerling, D.J., 2008. Atmospheric carbon dioxide linked with Mesozoic and early Cenozoic climate change. *Nature Geoscience*, 1(1): 43–48.
- Fraas, O., 1867. Aus dem Orient. Geologische Beobachtungen am Nil, auf der Sinai – Halbinsel und in Syrien. Ebner & Seubert, Stuttgart. 222 p.
- Frederiksen, N.O., 1989. Sporomorph biostratigraphy, floral changes, and paleoclimatology, Eocene and earliest Oligocene of the eastern Gulf Coast. *United States Geological Survey Professional Paper*, 1448: 1–68.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Schönenberger, J., 2006. Normapolles plants: a complex of extinct fagalean lineages. *Plant Systematics and Evolution*, 260: 107–140.
- Fritel, P.H., 1921. Sur deux fruits fossiles trouvés au Sénégal, dans l'Eocène moyen. *Bulletin du Comité d'Études Historiques et Scientifiques de l'Afrique Occidentale Française*, 4: 549–552.

- Fontboté, J., Muñoz, J., Santanach, P., 1986. On the consistency of proposed models for the Pyrenees with the structure of the eastern part of the belt. *Tectonophysics*, 129: 291–301.
- Funkhouser, J.W., 1961. Pollen of the genus *Aquilapollenites*. *Micropaleontology*, 7: 193–198.
- García-Antón, M., Morla-Juaristi, C., Sainz-Ollero, H., 1990. Consideraciones sobre la presencia de algunos vegetales relictos terciarios durante el Cuaternario en la Península Ibérica. *Boletín Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológicas)*, 86: 95–105.
- Garcia-Massini, J.L., Jacobs, B.F., 2011. The effects of volcanism on Oligocene – age plant communities from the Ethiopian Plateau, and implications for vegetational resilience in a heterogeneous landscape. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 164: 211–222.
- Garcia-Massini, J.L., Jacobs, B.F., Pan, A., Tabor, N., Kappelmann, J., 2006. The occurrence of the fern *Acrostichum* in Oligocene volcanic strata of the northwestern Ethiopian Plateau. *International Journal of Plant Sciences*, 167: 909–918.
- Garcia-Massini, J.L., Jacobs, B.F., Tabor, N.J., 2010. Paleobotany and Sedimentology of Late Oligocene Terrestrial Strata from the Northwestern Ethiopian Plateau. *Palaeontologia Electronica*, 13: 1, 6A, 51p.
- Gastaldo, R.A., Ferguson, D.K., Walther, H., Rabold, J.M., 1996. Criteria to distinguish parautochthonous leaves in Tertiary alluvial channel – fills. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 91: 1–21.
- Gee, C.T., 1990. On the fossil occurrences of the mangrove palm *Nypa*. In: *Proceedings of the Symposium on Paleofloristic and Paleoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary*, 315–319.
- Gee, C.T., 2000. Recognition of stratigraphic sequences in carbonate platform and slope deposits: empirical models based on microfacies analysis of Palaeogene deposits in southeastern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 155: 211–238.
- Gee, C.T., 2001. The mangrove palm *Nypa* in the geologic past of the New World. *Wetlands Ecology and Management*, 9: 181–194.
- Geurts, M.A., 1977. Approche palynostratigraphique des depots calcaires Quaternaires en Catalogne. *Acta Geológica Hispánica*, 12: 86–89.
- Geurts, M.A., 1979. Approche palynostratigraphique des depots calcaires quaternaires dans la region de Banyoles – Besalç (Catalogne). En: *Actas de la IV Reunión del grupo de trabajo del Cuaternario*, (R. Juliá, M.A. Marqués A. Mir, D. Serrat, F. Gallart, Eds). Banyoles, Girona, 106–115.
- Gómez-Llueca, F., 1929. Los numulítidos de España. *Memorias del Museo Nacional de Ciencias Naturales*, 36: 1–400.

- Gómez-Navarro, C., Jaramillo, C., Herrera, F., Wing, S.L., Callejas, R., 2009. Palms (Arecaceae) from a Paleocene rainforest of northern Colombia. *American Journal of Botany*, 96(7): 1300–1312.
- Gómez-Orellana, L., Ramil-Rego, P., Muñoz-Sobrino, C., 2007. The Würm in NW Iberia, a pollen record from Area Longa (Galicia). *Quaternary Research*, 67: 438–452.
- González, A., 1989. Análisis tectosedimentario del Terciario del borde SE de la Depresión del Ebro (sector bajoaragonés) y Cubetas Ibéricas Marginales. Tesis doctoral, Universidad de Zaragoza, 507 p.
- Gothan, W., 1912. Paläobotanik. In: *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, (E. Korschelt, G. Linck, K. Schaum, H.T. Simon, M. Verworn, W. Teichmann, Eds). Fischer, Jena, 408–460.
- Grau-Almero, E., Duque-Espino, D.M., Cuenca-García, C., 2004. Paleoambiente y paisaje en La Serena. En: *El edificio protohistórico de 'La Mata' (Campanario, Badajoz) y su estudio territorial*, (A. Rodríguez-Díaz, Ed). Universidad de Extremadura, Cáceres, 29–74.
- Gregor, H.J., Hagn, H., 1982. Fossil fructifications from the Cretaceous – Palaeocene boundary of SW – Egypt (Danian, Bir Abu Munqar). *Tertiary Research*, 4: 121–147.
- Greuter, W., McNeill, J., Barrie, F.R., Burdet, H.M., Demoulin, V., Filgueiras, T.S., Nicolson, D.H., Silva, P.C., Skog, J.E., Threhane, P., Turland, N.J., Hawksworth, D.L., 2000. International Code of Botanical Nomenclature (St. Louis Code). *Regnum Vegetabile*, Koeltz Scientific Books, Königstein, 138: 1–474.
- Gunkel, S., Wappler, T., 2015. Plant – insect interactions in the upper Oligocene of Enspel (Westerwald, Germany), including an extended mathematical framework for rarefaction. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 95: 55–75.
- Gunn, R.R., Dennis, J.V., 1976. World Guide to Tropical Drift Seeds and Fruits. Quadrangle/New York Times Book Corporation, New York, 240 p.
- Hably, L., 1990. Egerian plant fossils from Vértesszőlős, NW Hungary. *Studia Botanica Hungarica (Antea: Fragmenta Botanica)*, 22: 3–78.
- Hably, L., 1993. Egerian Macroflora from the Andornaktálya sandpit (Hungary). *Studia Botanica Hungarica (Antea: Fragmenta Botanica)*, 24: 5–22.
- Hably, L., 1994. Egerian plant fossils from Pomáz, Hungary. *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica*, 17: 5–70.
- Hably, L., 2006. Catalogue of the Hungarian Cenozoic leaf, fruit and seed floras from 1856 to 2005. *Studia botanica hungarica*, 37: 41–129.
- 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: 67–76.

- Hamer, J.M.M, Sheldon, N.D., Nichols, G.J., Collinson, M.E., 2007. Late Oligocene – Early Miocene paleosols of distal fluvial systems, Ebro Basin, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 247: 220–235.
- Harley, M.M., 2006. A summary of fossil records for Arecaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151: 39–67.
- Harries, H.C., Baker, W.J., 2005. The Gulf Stream coconut: flotsam and jetsam or natural dissimination? *Palms*, 49: 195–198.
- Haseldonckx, P., 1972. The presence of *Nypa* palms in Europe: A solved problem. *Geologie Mijnbouw*, 51: 645–650.
- Haseldonckx, P., 1973. The Palynology of some Paleogene deposits between the Rio Ésera and the Rio Segre, southern Pyrenees, Spain. *Leidse Geologische Mededelingen*, 49: 145–165.
- Heer, O., 1868. Flora fossilis arctica. Die fossile flora des Polarlandes. Druck und Verlag von Friedrich Schulthess, Zürich, 192 p.
- Herbig, H.G., Gregor, H.J., 1990. The mangrove – forming palm *Nypa* from the early Paleogene of southern Morocco Paleoenvironment and paleoclimate. *Géologie Méditerranéenne*, 18(2): 123–137.
- Hermite, H., 1879. Etudes géologiques sur les îles Balears (Majorque et Minorque). Tesis doctoral, Universidad de Paris, 380 p.
- Hernández-Sampelayo, P., Cincúnegui, M., 1926. Cuenca de esquistos bituminosos de Ribesalbes (Castellón). *Boletín del Instituto Geológico de España*, 46: 59–70.
- Herngreen, G.F.W., Chlonova, A.F., 1981. Cretaceous microfloral provinces. *Pollen et spores*, 23: 441–555.
- Herngreen, G.F.W., Kedves, M., Rovnina, L.V., Smirnova, S.B., 1996. Cretaceous palynofloral provinces: a review. In: *Palynology, Principles and Applications*, (J. Jansonius, D.C. McGregor, Eds). American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Salt Lake City, 3: 1157–1188.
- Hewitt, G.M., 1999. Post – glacial recolonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 87–112.
- Hewitt, R.A., 2005a. Drift Coconuts. *The Drifting Seed*, 11(2): 6–8.
- Hewitt, R.A., 2005b. Update to “Drift Coconuts”. *The Drifting Seed*, 11(3): 7.
- Hewitt, R.A., 2009. Changes in Mass and Damage to Coconuts Floated in English Hindu Festivals. *The Drifting Seed*, 15(2): 4–8.
- Hirst, J.P.P., 1983. Oligo – Miocene alluvial systems in the northern Ebro Basin, Huesca province, Spain. Doctoral Thesis, Cambridge University, 247 p.

- Hirst, J.P.P., Nichols, G.J., 1986. Thrust tectonic controls on Miocene alluvial distribution patterns, southern Pyrenees. In: *Foreland Basins*, (P.A. Allen, P. Homewood, Eds). International Association of Sedimentologists, Special Publications, 8: 247–258.
- Hodell, D.A., Curtis, J.H., Sierro, F.J., Raymo, M.E., 2001. Correlation of late Miocene to early Pliocene sequences between the Mediterranean and North Atlantic. *Paleoceanography*, 16: 164–178.
- Hogan, P.J., Burbank D.W., 1996. Evolution of the Jaca piggyback basin and emergence of the External Sierra, southern Pyrenees. In: *Tertiary basins of Spain*, (P.F., Friend, C.J. Dabrio, Eds). Cambridge University Press, World and Regional Geology, E11: 53–160.
- Holý, F., Kvaček, Z., Teodoridis, V., 2012. A review of the Early Miocene Mastixioid flora of the Kristina Mine at Hrádek nad Nisou in North Bohemia (The Czech Republic). *Acta Musei Nationalis Pragae. Series B. Historia Naturalis*, 68(3–4): 53–118.
- Hoppe, L.E., 2005. The pollination biology and biogeography of the mangrove palm *Nypa fruticans* Wurm (Arecaceae). Master's thesis, University of Aarhus, Denmark, 92 p.
- Hottinger, L., 1997. Shallow benthic foraminiferal assemblages as signals for depth of their deposition and their limitations. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 168: 491–505.
- Huerta, A., Parés, J.M., Cabrera, L., Ferrús, B., Sáez, A., 1999. Magnetocronología de las sucesiones cenozoicas de la cuenca de As Pontes (La Coruña, Noroeste de España). *Acta Geológica Hispánica*, 32(3–4): 127–145.
- Hummel, A., 1991. The Pliocene leaf flora from Ruzów near Żary in lower Silesia, South – West Poland. Part II (Betulaceae). *Acta Palaeobotanica Polonica*, 31(1–2): 73–151.
- Husby, C.E., Delatorre, J., Oreste, V., Oberbauer, S.F., Palow, D.T., Novara, L., Novara, L., Grau, A., 2011. Salinity tolerance ecophysiology of *Equisetum giganteum* in South America: a study of 11 sites providing a natural gradient of salinity stress. *AoB Plants*, 22.
- Huyghe, D., Mouthereau, F., Castelltort, S., Filleaudeau, P.Y., Emmanuel, L., 2009. Paleogene propagation of the southern Pyrenean thrust wedge revealed by finite strain analysis in frontal thrust sheets: implications for mountain building. *Earth and Planetary Science Letters*, 288: 421–433.
- Huyghe, D., Castelltort, S., Mouthereau, F., Serra-Kiel, J., Filleaudeau, P.Y., Emmanuel, L., Berthier, B., Renard, M., 2012. Large scale facies change in the middle Eocene South – Pyrenean foreland basin: The role of tectonics and prelude to Cenozoic ice – ages. *Sedimentary Geology*, 253–254: 25–46.
- Ivany, L.C., van Simaey, S., Domack, E.W., Samson, S.D., 2006. Evidence for an earliest Oligocene ice sheet on the Antarctic Peninsula. *Geology*, 34: 377–380.

- Jacob, E., 1777. *Plantæ Favershamienses: A Catalogue of the More Perfect Plants Growing Spontaneously about Faversham, in the County of Kent. With an Appendix Exhibiting a Short View of the Fossil Bodies of the Adjacent Island of Shepey.* London, 146 p.
- Jarzen, D.M., 1977. *Aquilapollenites* and some Santalalean genera. A botanical comparison. *Grana*, 16: 29–39.
- Jarzen, D.M., Dilcher, D.L., 2009. Palynological assessment of Holocene mangrove vegetation at the American Memorial Park, Saipan, Northern Mariana Islands. *Grana*, 48: 136–146.
- Jones, W., 1781. *Physiological Disquisitions; or Discourses on the Natural Philosophy of the Elements.* London, 627 p.
- Juliá, R., Suc, J.P., 1980. Analyse pollinique des dépôts lacustres du Pléistocène Inférieur de Banyoles (Bañolas, site de la Bóbila Ordis – Espagne: un élément nouveau dans la reconstitution de l’histoire paléoclimatique des régions méditerranéennes d’Europe occidentale). *Geobios*, 13: 5–19.
- Kaul, K.N., 1951. A palm from Kapurdi (Jodhpur, Rajasthan Desert) – *Cocos sahnii* sp. nov. *Current Science*, 20: 138.
- Kirchheimer, F., 1957. *Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit.* Halle (Saale), Wihelm Knapp Verl., 675 p.
- Knobloch, E., 1986. Palaeofloristic and palaeoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary periods (facts, problems and tasks). *Lecture Notes in Earth Sciences*, 8: 371–373.
- Knobloch, E., 1992. Comparisons between the Cretaceous and Tertiary floras of central and southwest Europe: a commentary. *Revista Española de Paleontología*, 7: 161–165.
- Knobloch, E., Kvacek, Z., Buzek, C., Mai, D.H., Batten, J.D., 1993. 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: 41–54.
- Knoche, H., 1921-23. *Flora Balearica. Étude Phytogéographique sur les illes Baléares.* Tesis doctoral, Universidad de Montpellier, 556 p.
- Kodama, K.P., Anastasio, D.J., Newton, M.L., Pares, J.M., Hinnov, L.A., 2010. High resolution rock magnetic cyclostratigraphy in an Eocene flysch, Spanish Pyrenees. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 11: 1–22.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F., 2006. World Map of the Köppen – Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15: 259–263.
- Kováčová, M., Sitár, V., 2007. Early Miocene flora of the South Slovakian basin. *Acta Palaeobotanica*, 47(1): 163–181.

- Kovar-Eder, J., Hably, L., 2006. The flora of Mataschen – a unique plant assemblage from the late Miocene of eastern Styria (Austria). *Acta Palaeobotanica*, 46(2): 157–233.
- Krajewska, K., 1998. Neogene leaf flora from Gnojna (Opole prov., SW Poland). *Acta palaeobotanica*, 38(1): 25–85.
- Kräusel, R., 1923. *Nipadites borneensis* n. sp. eine fossile Palmenfrucht aus Borneo. *Senckenbergiana*, 5: 3–4.
- Kräusel, R., 1939. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens, IV. Die fossilen Floren Ägyptens. *Abhandlung der Bayerischen Akademie der Wissenschaften Mathematisch – naturwissenschaftliche Abteilung*, 47: 1–140.
- Krebs, P., Conedera, M., Pradella, M., Torriani, D., Felber, M., Tinner, W., 2004. Quaternary refugia of the sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.): an extended palynological approach. *Vegetation, History and Archaeobotany*, 13: 145–160.
- Krenn, H., 1998. Die obermiozäne (pannone) Flora von Paldau, Steiermark, Österreich. *Mitteilungen Geologie und Paläontologie am Landesmuseum Joanneum*, 56: 165–271.
- Kryštofovich, A.N., 1929. Evolution of the tertiary flora in Asia. *New Phytologist*, 28(4): 303–312.
- Kryštofovich, A.N., 1935. A final link between the tertiary floras of Asia and Europe. *New Phytologist*, 34: 339–344.
- Krutzsch, W., 1989. Paleogeography and historical phytogeography (Paleochorology) in the Neophyticum. *Plant Systematics and Evolution*, 162: 5–61.
- Kulkarni, A.R., Phadtare, N.R., 1980. Leaf epidermis of *Nypa* from lignitic beds of Ratnagiri District, Maharashtra. *Geophytology*, 10: 125–128.
- Kumar, K., Singh, H., Rana, R.S., 2011. Ichnospecies *Teredolites longissimus* and Teredinid body fossils from the early Eocene of India – taphonomic and palaeoenvironmental implications. *Ichnos*, 18(2): 57–71.
- Kürschner, W.M., Kvaček, Z., 2009. Oligocene – Miocene CO₂ fluctuations, climatic and palaeofloristic trends inferred from fossil plant assemblages in central Europe. *Bulletin of Geosciences*, 84(2): 189–202.
- Kvaček, Z., 1971. Fossil Lauraceae in the stratigraphy of the North – Bohemian Tertiary. *Sborník Geologických věd, Paleontologie*, 13: 47–86.
- Kvaček, Z., 1998. Bilina: a window on Early Miocene marshland environments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 101(1–4): 111–123.
- Kvaček, Z., Walther, H., 1998. The Oligocene volcanic flora of Kunderatice near Litomerice, České Středohoří Volcanic Complex (Czech Republic) – a review. *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B, Historia Naturalis: Sborník Národního muzea v Praze, řada B – Přírodní vědy*, 54(1–2): 1–42.

- Kvaček, Z., Walther, H., 2001. The Oligocene of Central Europe and the development of forest vegetation in space and time based on megafossils. *Palaeontographica Abteilung B*, 259: 125–148.
- Kvaček, Z., Teodoridis, V., 2007. Tertiary macrofloras of the Bohemian Massif: a review with correlations within Boreal and Central Europe. *Czech Geological Survey, Bulletin of Geosciences*, 82(4): 383–408.
- Kvaček, Z., Mihajlovic, D., Vrabac, S., 1993. Early Miocene flora of Miljevina (eastern Bosnia). *Acta Palaeobotanica*, 33(1): 53–89.
- Labandeira, C.C., 2006. The Four Phases of Plant – Arthropod Associations in Deep Time. *Geologica Acta*, 4(4): 409–438.
- Labandeira, C.C., Phillips, T.L., 2002. Stem Borings and Petiole Galls from Pennsylvanian Tree Ferns of Illinois, USA: Implications for the Origin of the Borer and Galler Functional – Feeding – Groups and Holometabolous Insects. *Palaeontographica Abteilung A*, 264: 1–84.
- Labandeira, C.C., Currano, E.D., 2013. The Fossil Record of Plant – Insect Dynamics. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41: 287–311.
- Labandeira, C.C., Wilf, P., Johnson, K.R., Marsh, F., 2007. Guide to Insects (and Other) Damage Types on Compressed Plant Fossils. Smithsonian Institution, Washington D.C., 25 p.
- Lanaja, J.M., 1987. Contribución de la Exploración Petrolífera al conocimiento de la geología de España. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 465 p.
- Łańcucka-Środoniowa, M., 1966. Tortonian Flora from the “Gdów Bay” in the South of Poland. *Acta Palaeobotanica*, 7(1): 3–135.
- Łańcucka-Środoniowa, M., 1969. Bulwy podziemne *Equisetum maximum* Lam. z miocenu w Czernicy koło Rybnika na Górnym Śląsku [Tubers of *Equisetum maximum* Lam. from the Miocene at Czernica near Rybnik (Upper Silesia)]. *Acta Palaeobotanica*, 10(2): 11–18.
- Łańcucka-Środoniowa, M., Zastawniak, E., Guzik, J. 1983. Macroscopic plant remains from the Tertiary of Poland. *Acta Palaeobotanica*, 23(1):21-76.
- Leroy, S., 1987. Analyse palynologique de deux nouvelles sections du Pleistocene Inferieur de Banyoles (Catalogne). En: *Actas del VI Simposio de Palinología APLF*, (J. Civiş-Llovera, M.F. Valle-Hernández, Eds). Salamanca, Spain, 307–313.
- Leroy, S., 1997. Climatic and non – climatic lake – level changes inferred from a Plio – Pleistocene lacustrine complex of Catalonia (Spain): palynology of the Tres Pins sequences. *Journal of Paleolimnology*, 17: 347–367.

- Lisiecki, L.E., Raymo, M.E., 2005. A Pliocene – Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography*, 20.
- Lisiecki, L.E., Raymo, M.E., 2007. Plio – Pleistocene climate evolution: trends and transitions in glacial cycle dynamics. *Quaternary Science Reviews*, 26: 56–69.
- López-Blanco, M., 2002. Sedimentary response to thrusting and fold growing on the SE margin of the Ebro basin (Paleogene, NE Spain). *Sedimentary Geology*, 146: 133–154.
- López-Horgue, M.A., Hernández, J.M., 2003. La cuenca terciaria continental del Diapiro de Murgia: La Formación Izarra (Oligoceno superior – Mioceno inferior, Cuenca Vasco – Cantábrica). *Geogaceta*, 33: 123–126.
- López-Martínez, N., 1989. Tendencias en Paleobiogeografía. El futuro de la biogeografía del pasado. En: *Paleontología, Nuevas tendencias*, (E. Aguirre, Ed). CSIC, 10, 271–296.
- López-Martínez, N., Fernández-Marrón, M.T., Peláez, P., de La Peña, A., 1993. Estudio paleontológico en las cuencas terciarias de Galicia. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 6(3–4): 19–28.
- Luzón, A., 1998. Evolución megasecuencial de los materiales oligo – miocenos del sector septentrional de la Cuenca del Ebro (provincia de Huesca). *Geogaceta*, 24: 195–198.
- Luzón, A., 1999a. Zonación y principales características de los abanicos aluviales terciarios del borde norte de la cuenca del Ebro (provincia de Huesca, España). *Geogaceta*, 26: 55–58.
- Luzón, A., 1999b. Evolución estratigráfica de los afloramientos septentrionales de la Formación Sariñena (Provincia de Huesca, España). Síntesis paleogeográfica. *Geogaceta*, 26: 59–62.
- Luzón, A., 2001. Análisis Tectosedimentario de los materiales Terciarios continentales del sector central de la Cuenca del Ebro (provincias de Huesca y Zaragoza). Tesis doctoral. Universidad de Zaragoza, 465 p.
- Luzón, A., 2005. Oligocene – Miocene alluvial sedimentation in the northern Ebro Basin, NE Spain: tectonic control and palaeogeographical evolution. *Sedimentary Geology*, 177: 19–39.
- Luzón, A., González, A., 2003. Los sistemas aluviales Oligo – Miocenos del margen norte de la Cuenca del Ebro: caracterización sedimentaria y síntesis paleogeográfica. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 16: 239–56.
- Lyell, C., 1852. On the Tertiary Strata of Belgium and French Flanders. Part II. *The Lower Tertiaries of Belgium Quarterly Journal Geological Society of London*, 8(31): 277–370.
- Macías, I., Díaz-Molina, M., Estrada, R., Rampone, G., 1986-1987. Facies de abanico fluvial en los afloramientos orientales de la Formación Peraltilla. *Acta Geológica Hispánica*, 21–22: 19–26.

- Magri, D., Parra, I., 2002. Late Quaternary western Mediterranean pollen records and African winds. *Earth and Planetary Science Letters*, 200: 401–408.
- Magri, D., Vendramin, G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, Th., Gömöry, D., Latalowa, M., Litt, Th., Paule, L., Roure, J.M., Tantau, I., van der Knaap, W.O., Petit, R.J., de Beaulieu, J.L., 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, 171: 199–221.
- Mai, D.H., 1987. Neue Früchte und Samen aus paläozänen Ablagerungen Mitteleuropas. *Feddes Repertorium*, 98: 197–229.
- 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., 1991. Palaeofloristic changes in Europe and the confirmation of the Arctotertiary – Palaeotropical geofloral concept. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 68: 29–36.
- Mai, D.H., 1995. Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. Gustav Fischer, Jena, 691 p.
- Mai, D.H., 1998. Contribution to the flora of the middle Oligocene Calau Beds in Brandenburg. Germany. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 101(1–4): 43–70.
- Mai, D.H., Walther, H., 1985. Die obereozänen Floren im Weißelster – Becken (Bezirk Leipzig, DDR) und seiner Randgebiete. *Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde in Dresden*, 33: 1–220.
- Mangin, J.P.H., 1959-60. Le Nummulitique sud – pyrénéen à l'Ouest de l'Aragon. *Pirineos*, 51–58: 1–619.
- Martín-Closas, C., 1995. Plant taphonomy of the Cerdanya basin (Vallesian, eastern Pyrenees). *Geobios*, 18: 287–298.
- Martín-Closas, C., Gómez, B., 2004. Taphonomie des plantes et interprétations paléoécologiques. Une synthèse. Plant taphonomy and palaeoecological interpretations. A synthesis. *Geobios*, 37: 65–88.
- Martínez-Atienza, F., Morla, C., 1992. Aproximación a la paleocorología holocena de *Fagus* en la Península Ibérica a través de datos paleopolínicos. *Investigaciones Agrarias*, 1: 135–145.
- Martínez-Peña, M.B., 1982. Influencia del sustrato en la estructura de la cobertera deslizada de las Sierras Marginales del Prepirineo de Huesca. *Acta Geológica Hispánica*, 17(4): 235–240.
- Martínez-Peña, M.B., 1991. La estructura del límite occidental de la Unidad Surpirenaica Central, Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza, 346 p.

- Martínez-Peña, M.B., Pocovi, A., 1988. El amortiguamiento frontal de la estructura de la cobertera surpirenaica y su relación con el anticlinal de Barbastro – Balaguer. *Acta Geológica Hispánica*, 23(2): 81–94.
- Martínez-Peña, M.B., Casas-Sainz A.M., 2003. Cretaceous – Tertiary tectonic inversion of the Cotiella Basin (Southern Pyrenees, Spain). *International Journal of Earth Sciences (Geologische Rundschau)*, 92: 99–113.
- Massalongo, A., 1852. Synopsis palmarum fossilium. Verona, 16 p.
- Massalongo, A., 1853. Plantae fossiles novae in formationibus tertiis. Regni Veneti, T. Ramanzinianis, Verona, 24 p.
- Massalongo, A., 1858. Palaeophyta rariora formationis tertiariae agri Veneti. *Atti dell Reale Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti*, 3(3): 4–67.
- Masriera, A., 1973. Contribución al estudio petrológico y sedimentológico del Paleógeno de la Depresión Central Catalana, limítrofe al curso medio del Llobregat (Barcelona). Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona.
- Medina, E., Cuevas, E., Popp, M., Lugo, A.E., 1990. Soil salinity, sun exposure, and growth of *Acrostichum aureum*, the mangrove fern. *Botanical Gazette*, 151: 41–49.
- Médus, J., 1977. Palynostratigraphie des zones a *Alveolina primaeva*, *A. laevis* et *A. cucumiformis* dans le Pyrénées. *Geobios*, 10: 625–639.
- Médus, J., Colombo, F., 1991. Succession climatique et limite stratigraphique Crétacé – Tertiaire dans le N.E. de l'Espagne. *Acta Geológica Hispánica*, 26: 173–179.
- Mehrotra, R.C., Tiwari, R.P., Mazumder, B.I., 2003. *Nypa* megafossils from the Tertiary sediments of Northeast India. *Geobios*, 36: 83–92.
- Mehrotra, R.C., Paul, A.K., Verma, S.K., 2007. Plant remains from the Disang Group of Wokha District, Nagaland, India. *Current Science*, 92(5): 597–598.
- Meléndez-Meléndez, B., 1946. Contribución al estudio de la flora fósil del Mioceno de Libros (Teruel). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 6(1): 105–109.
- Menéndez-Amor, J., Florschütz, F., 1959. Algunas noticias sobre el ambiente en el que vivió el hombre durante el gran interglaciar en dos zonas de ambas Castillas. *Estudios Geológicos*, 15: 277–283.
- Mey, P.H.W., Nagtegaal, P.J.C., Roberti, K.J., Hartevelt, J.J.A., 1968. Lithostratigraphic subdivision of post – Hercynian deposits in the south – central Pyrenees, Spain. *Leidse Geologische Mededelingen*, 41: 221–228.

- Meyen, S.V., 1987. *Fundamentals of Palaeobotany*. Chapman and Hall, London, 432 p.
- Millán, H., 1996. Estructura y cinemática del frente de cabalgamiento surpirenaico en las Sierras Exteriores Aragonesas. Tesis doctoral, Universidad de Zaragoza, 330 p.
- Millán, H., Aurell, M., Meléndez, A., 1994. Synchronous detachment folds and coeval sedimentation in the Pre – Pyrenean External Sierras (Spain); a case of study for a tectonic origin of sequences and system tracts. *Sedimentology*, 41: 1001 – 1024.
- Millán, H., Pocovi, A., Casas-Sainz, A.M., 1995. El frente de cabalgamiento surpirenaico en el extremo occidental de las Sierras Exteriores: sistemas imbricados y pliegues de despegue. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 8(1–2): 73–90.
- Millán, H., Pueyo, E.L., Aurell, M., Luzón, A., Oliva-Urcia, B., Martínez-Peña, M.B., Pocovi, A., 2000. Actividad tectónica registrada en los depósitos terciarios del frente meridional del Pirineo central. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 13(2): 279–300.
- Miller, K.G., Wright, J.D., Fairbanks, R.G., 1991. Unlocking the ice house: Oligocene – Miocene oxygen isotopes, eustasy, and margin erosion. *Journal of Geophysical Research*, 96(B4): 6829–6848.
- Miquel, F., 1853. De fossiele Planten van het krijt in het hertogdom Limburg. *Verhandelingen uitgegeven door de Commissie voor de Geologische Beschrijving en Kaart van Nederland*, 1: 35–56.
- Molina, E., Ortiz, N. Serra-Kiel, J., 1988. Implicaciones paleoecológicas de los foraminíferos en el Eoceno del Prepireneo oscense (sector de Arguis). *Revista Española de Paleontología*, 3: 45–57.
- Montoya, P., Peñalver, E., Ruíz Sánchez, F.J., Santiesteban, C. de, Alcalá, L., Belinchón, M., Lacombe, J.I., 1996. Los yacimientos paleontológicos de la cuenca terciaria continental de Rubielos de Mora (Aragón). *Revista Española de Paleontología*, nº Extraordinario, 215–224.
- Moreno-Domínguez, R., Díez, J.B., Frédéric, M.B. Jaques, Ferrer, J., 2015. First Macroflora data from La Val (Late Oligocene/Early Miocene), Estadilla (Huesca, Spain). *Historical Biology*, 27(3–4): 469–489.
- Moreno-Domínguez, R., Cascales-Miñana, B., Ferrer, J., Díez, J.B., 2016a. First record of the mangrove palm *Nypa* from the northeastern Ebro Basin, Spain: with taphonomic criteria to evaluate the drifting duration. *Geologica Acta*, 14(2): 101–111.
- Moreno-Domínguez, R., Cascales-Miñana, B., Ferrer, J., Díez, J.B., 2016b. *Acrostichum*, a pioneering Fern of Floodplain Areas from the Late Oligocene Sariñena Formation of the Iberian Peninsula. *PLoS ONE*, 11(9).
- Moreno-Domínguez, R., 2018. Primeras interacciones planta-insecto del Oligoceno de la Península Ibérica. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 31(1): 19–28.

- Morley, R.J., 2000. *Origin and Evolution of Tropical Rain Forests*. Wiley, Chichester, 362 p.
- Morley, R.J., 2003. Interplate dispersal routes for megathermal angiosperms. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6: 5–20.
- Morley, R.J., 2007. Cretaceous and Tertiary climate change and the past distribution of megathermal rainforests. In: *Tropical Rainforest Responses to Climatic Change*. Springer Praxis Books, Berlin, Heidelberg, 1–34 p.
- Morsilli, M., Bosellini, F.R., Pomar, L., Hallock, P., Aurell, M., Papazzoni, C., 2012. Mesophotic coral buildups in a prodelta setting (Late Eocene, southern Pyrenees, Spain): a mixed carbonate – siliciclastic system. *Sedimentology*, 59: 766–794.
- 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., 2005. Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(42): 14964–14969.
- Muller, J., 1968. Palynology of the Pedawan and Plateau sandstone formations (Cretaceous – Eocene) in Sarawak, Malaysia. *Micropaleontology* 14: 1–37.
- Muller, J., 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. *Botanical Review*, 47: 1–142.
- Muller, J., 1984. Significance of fossil pollen for angiosperm history. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71: 419–443.
- Muñoz, J.A. 1992. Evolution of a Continental Collision Belt: ECORS – Pyrenees Crustal Balanced Cross – section. In: *Thrust Tectonic*, (K.R. McClay, Ed). Springer, Dordrecht, 235–246.
- Muñoz, J.A., Martínez, A., Vergés, J. 1986. Thrust sequences in the Spanish eastern Pyrenees. *Journal of Structural Geology*, 8: 399–405.
- Muñoz, J.A., Puigdefábregas, C., Fontbote, J.M. 1983. Orógenos alpinos III. 4.1. El Pirineo. En: *Geología de España*, (Libro Jubilar J.M. Ríos, Ed). Instituto Geológico y Minero de España, 2: 161–205.
- Muñoz, A., Arenas, C., González, A., Luzón, A., Pardo, G., Villena, J., 2002. Ebro Basin (Northeastern Spain). In: *Geology of Spain* (W. Gibbons, T. Moreno, Eds). Geological Society, 301–309.
- Naiman, R.J., Fetherston, K.L., McKay, S.J., Chen, J., 2001. Riparian Forest. In: *River Ecology and Management: Lessons from the Pacific Coastal Ecoregion*, (R.J. Naiman, Robert, E.B., Eds). Spriger, New York, 289–323.

- Nakanishi, H., 1987. Stranded tropical seeds and fruits on the coast of the Japanese mainland. *Micronesica*, 20(1–2): 201–213.
- Nelson, E. C., 1978. Tropical drift fruits and seeds on coasts in the British Isles and western Europe. I. Irish beaches. *Watsonia*, 12: 103–112.
- Nichols, G.J., 1984. Thrust Tectonics and Alluvial Sedimentation, Aragón, Spain. Doctoral Thesis, Cambridge University.
- Nichols, G., Hirst, J.P.P., 1998. Alluvial fans and fluvial fans distributary systems oligo – miocene northern Spain: contrasting processes and products. *Journal of Sedimentary Research*, 68: 879–889.
- Nichols, G., 2009. Sedimentology and Stratigraphy. Oxford: Wiley – Blackwell, 2nd ed., 432 p.
- Nijman, W., 1998. Cyclicity and basin axis shift in a piggy – back basin: towards modelling of the Eocene Tremp – Ager Basin, South Pyrenees, Spain. In: *Cenozoic Foreland Basins of Western Europe*, (A. Mascle, C. Puigdefábregas, H.P. Luterbacher, M. Fernández, Eds). Geological Society London, Special Publications, 134: 135–162.
- Niklas, K.J., Tiffney, B.H., Knoll, A.H., 1983. Patterns in vascular land plant diversification. *Nature*, 303: 614–616.
- Nooteboom, H.P., Kramer, K.U., Chambers, T.C., Hennipman, E., 2012. Pteridaceae subfam. Parkerioideae. In: *Flora Malesiana – Series II, Pteridophyta, Vol. 4*, (H.P. Nooteboom, Ed). Leiden: The National Herbarium of the Neherlands – Leiden branch, 137–144.
- Ossó, A., Domínguez, J.L., Artal, P., 2014. *Pyreneplax basaensis* new genus, new species (Decapoda, Brachyura, Vultocinidae) from the Priabonian (Late Eocene) of the Pyrenees of Huesca (Aragón, Spain), and remarks on the genus *Lobonotus* A. Milne-Edwards, 1863. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 20: 33–43.
- Pagani, M., Caldeira, K., Berner, R., Beerling, D.J., 2009. The role of terrestrial plants in limiting atmospheric CO₂ decline over the past 24 million years. *Nature*, 460: 85–88.
- Pais, J., 1981. Contribuição para o conhecimento da vegetação Miocénica da parte ocidental da Bacia do Tejo. Doctoral Thesis, Universidade Nova Lisboa, 328 p.
- Pais, J., 1986. Évolution de la végétation et du climat pendant le Miocène au Portugal. *Ciências da Terra (UNL)*, 8: 179–191.
- Pais, J., 1992. Contributions to the Eocene paleontology and stratigraphy of Beira Alta, Portugal. III – Eocene plant remains from Naia and Sobreda (Beira Alta, Portugal). *Ciências da Terra (UNL)*, 11: 91–108.

- Pais, J., Castro, L., Vieira, M., Barrón, E., 2006-2007. Miocene and Pliocene plants from Portugal and paleoclimates. *Memórias da Academia das Ciências de Lisboa, Classe Ciências*, 43(1): 473–490.
- Palamarev, E., 1989. Paleobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll dendroflora. *Plant Systematics and Evolution*, 162: 93–107.
- Palamarev, E., Bozukov, V., Uzunova, K., Petkova, A., Kitanov, G., 2005. Catalogue of the Cenozoic plants of Bulgaria (Eocene to Pliocene). *Phytologia Balcanica*, 11(3): 215–364.
- Pantaleón-Cano, J., Yll, E.I., Pérez-Obiol, R. Roure, J.M., 2003. Palynological evidence for vegetational history in semi – arid areas of the western Mediterranean (Almería, Spain). *The Holocene*, 13: 109–119.
- Pardo, G., Villena, J., 1979. Aportación a la geología de la región de Barbastro. *Acta Geológica Hispánica*, 14: 289–292.
- Pardo, G., Villena, J., González, A., 1989. Contribución a los conceptos y a la aplicación del análisis tectosedimentario. Rupturas y unidades tectosedimentarias como fundamento de correlaciones estratigráficas. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 2: 199–219.
- Pardo, G., Arenas, C., González, A., Luzón, A., Muñoz, A., Pérez, A., Pérez-Rivarés, F.J., Vázquez-Úrbez, M., Villena, J., 2004. Cuencas Cenozoicas: La Cuenca del Ebro. En: *Geología de España*, (J.A. Vera, Ed). Sociedad Geológica de España e Instituto Geológico y Minero de España, 343–353.
- Parkinson, J., 1804. Organic Remains of a Former World: An Examination of the mineralized remains of the vegetables and animals of the Antediluvian World; Generally termed Extraneous Fossils. London, 461 p.
- Parrish, J.T., Ziegler, A.M., Scotese, C.R., 1982. Rainfall patterns and distribution of coals and evaporites in the Mesozoic and Cenozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 40: 67–101.
- Parsons, J., 1757-58. An account of some fossiles fruits, and other bodies, found in the island of Sheppey. *Philosophical Transactions*, 50: 396–407.
- Patil, G.V., Upadhye, E.V., 1984. Cocos – like fruit from Mohgaonkalan and its significance towards the stratigraphy of Mohgaonkalan Intertrappean beds. In: *Proceedings of the symposium on evolutionary botany and biostratigraphy*, (A.K. Sharma, G.C. Mitra, M. Banerjee, Eds). Today & Tomorrow's Printers & Publishers, 541–554.
- Payros, A., 1997. El Eoceno de la Cuenca de Pamplona: estratigrafía, facies y evolución paleogeográfica. Doctoral Thesis, University Basque Country, 403 p.
- Payros, A., Pujalte, V., Orue-Etxebarria, X., 1999. The South Pyrenean Eocene carbonate megabreccias revisited: new interpretation based on evidence from the Pamplona Basin. *Sedimentary Geology*, 125: 165–194.

- Pekar, S.F., Christie-Blick, N., Kominz, M.A., Miller, K.G., 2002. Calibrating eustasy to oxygen isotopes for the early icehouse world of the Oligocene. *Geology*, 30: 903–906.
- Pennisi, E., 2000. Chewed Leaves Reveal Ancient Relationship. *Science*, 289: 229.
- Peñalver, E., 1997. Hojas fósiles del Terciario de Teruel con marcas de herbivorismo debidas a orugas. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 19: 29–33.
- Peñalver, E., Martínez-Delclòs, X., 1997. Evidencias de interacción entre insectos y plantas durante el Mioceno (cuencas lacustres de Rubielos de Mora, Teruel y Ribesalbes – Alcora, Castellón). En: *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico*, (J.P. Calvo, J. Morales, Eds). Madrid, 149–152.
- Peñalver, E., Martínez-Delclòs, X., 2004. Insectos del Mioceno inferior de Ribesalbes (Castellón, España). Interacciones planta – insecto. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 12: 69–95.
- Peñalver, E., Badía, S.J., Muñoz-Bertomeu, J., Ruiz-González, M.X., 2002. Interés patrimonial de los travertinos del Río Matarraña, Beceite; un yacimiento paleobotánico a proteger. En: *El Patrimonio Paleontológico de Teruel*, (G. Meléndez y E. Peñalver, Eds). Instituto de Estudios Turolenses, Teruel, 305–324.
- Peñalver, E., Labandeira, C.C., Barrón, E., Delclòs, X., Nel, P., Nel, A., Tafforeau, P., Soriano, C., 2012. Thrips Pollination of Mesozoic Gymnosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(22): 8623–8628.
- Peñalver, E., Arillo, A., Riccio, M.L., Pérez de la Fuente, R., Delclòs, X., Barrón, E., Grimaldi, D.A., 2015. Long – proboscis Flies as Pollinators of Cretaceous Gymnosperms. *Current Biology*, 25(14): 1917–1923.
- Peñalver, E., Barrón, E., Postigo-Mijarra, J.M., García-Vives, J.A., Saura-Vilar, M., 2016. El paleolago de Ribesalbes. Un ecosistema de hace 19 millones de años. Diputación de Castellón e IGME, Castellón, 201 p.
- Pérez de la Fuente, R., Delclòs, X., Peñalver, E., Speranza, M., Wierzbos, J., Ascaso, C., Engel, M.S., 2012. Early evolution and ecology of camouflage in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(52): 21414–21419.
- Peris, D., Peñalver, E., Delclòs, X., Barrón, E., Pérez de la Fuente, R., Labandeira, C.C., 2017. False Blister Beetles and the Expansion of Gymnosperm – Insect Pollination Modes before Angiosperm Dominance. *Current Biology*, 27(6): 897–904.
- Pinheiro, E.R.S., Iannuzzi, R., Duarte, L.D.S., 2016. Insect herbivory fluctuations through geological time. *Ecology*, 97: 2501–2510.

- Plaziat, J.C., 1970. Huitres de mangrove et peuplements littoraux de l'Éocène inférieur des Corbières: Les mangroves fossiles comme élément déterminant de paléoécologie littorale et de paléoclimatologie. *Geobios*, 3(1): 7–27.
- Plaziat, J.C., 1975. Les mangroves anciennes. Discussion de leurs critères de reconnaissance et de leurs significations paléoclimatologiques. En: *IX Congrès International de Sédimentologie*. Nice, 1, 153–159.
- Plaziat, J.C., 1981. Late Cretaceous to late Eocene palaeogeographic evolution of southwest Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 36: 263–320.
- Plaziat, J.C., Koeniguer, J.C., Baltzer, F., 1983. Des mangroves actuelles aux mangroves anciennes. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 25(4): 499–504.
- Plaziat, J.C., Cavagnetto, C., Koeniguer, J.C., Baltzer, F., 2001. History and biogeography of the mangrove ecosystem, based on a critical reassessment of the paleontological record. *Wetlands Ecology and Management*, 9: 161–179.
- Pocovi, A., 1978. Estudio geológico de las Sierras Marginales Catalanas (Prepirineo de Lérida). Tesis doctoral, Universidad de Barcelona, 218 p.
- Pole, M.S., Macphail, M.K., 1996. Eocene *Nypa* from Regatta Point, Tasmania. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 92(1–2): 55–67.
- de Porta, J., Kedves, M., Solé de Porta, N., Civis, J., 1985. Palinología del Maastrichtiense del Barranco de la Posa (Lérida, España). Problemática regional. *Revista d'Investigacions Geològiques*, 40: 5–28.
- Postigo-Mijarra, J.M., Barrón, E., 2013. Zonal plant communities of the Ribesalbes – Alcora Basin (La Rinconada mine, eastern Spain) during the early Miocene. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 172: 153–174.
- Postigo-Mijarra, J.M., Burjachs, F., Gómez-Manzanaque, F., Morla-Juaristi, C., 2007. A palaeoecological interpretation of the lower – middle Pleistocene Cal Guardiola site (Terrassa, Barcelona, NE Spain) from the comparative study of wood and pollen samples. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 146: 247–264.
- Postigo-Mijarra, J.M., Gómez-Manzanaque, F., Morla-Juaristi, C., 2008. Survival and long – term maintenance of Tertiary trees in the Iberian Peninsula during the Pleistocene: first record of *Aesculus* L. (Hippocastanaceae) in Spain. *Vegetation, History and Archaeobotany*, 17: 351–364.
- Postigo-Mijarra, J.M., Barrón, E., Manzanaque, F., Morla-Juaristi, C., 2009. Floristic changes in the Iberian Peninsula and Balearic Islands during the Cenozoic. *Journal of Biogeography*, 36(11): 2025–2043.
- Potonié, R., 1921. Lehrbuch der Paläobotanik. Zweite Auflage. Borntraeger, Berlin. 537 p.

- Prothero, D.R., 1994. The late Eocene – Oligocene extinctions. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 22: 145–165.
- Pueyo, E.L., Millán, H., Pocovi, A., Parés, J.M., 1999. Cinemática rotacional del cabalgamiento basal surpirenaico en las Sierras Exteriores Aragonesas: Datos magnetotectónicos. *Acta Geológica Hispánica*, 32(3–4): 119–138.
- Pueyo, E.L., Millán, H., Pocovi, A., 2002. Rotation velocity of a thrust: a paleomagnetic study in the External Sierras (Southern Pyrenees). *Sedimentary Geology*, 146(1): 191–208.
- Pueyo, E.L., Pocovi, A., Millán, H., Sussman, A.J., 2004. Map – view models for correcting and calculating shortening estimates in rotated thrust fronts using paleomagnetic data. In: *Orogenic Curvature: Integrating Paleomagnetic and Structural Analyses*, (A.J. Sussman, A.B. Weil, Eds). Geological Society of America, Special Publication, 383: 57–71.
- Puigdefàbregas, C., 1975. La sedimentación molásica en la cuenca de Jaca. *Pirineos*, 104: 1–188.
- Puigdefàbregas, C., Muñoz, J.A., Marzo, M., 1986. Thrust belt development in the Eastern Pyrenees and related depositional sequences in the southern foreland basins. In: *Foreland Basins*, (P.A. Allen, P. Homewood, Eds). Special Publications International Association of Sedimentology, 8: 229–246.
- Puigdefàbregas, C., Muñoz, J.A., Vergés, J., 1992. Thrusting and foreland basin evolution in the Southern Pyrenees. In: *Thrust tectonics*, (K.R. Mc Clay, Ed). Chapman & Hall, 247–254.
- Quigley, D.T.G., Gainey, P.A., Dinsdale, A., 2014. First records of *Barringtonia asiatica* (Lecythidaceae) from UK waters and a review of north – western European records. *New Journal of Botany*, 4(2): 107–109.
- Quirantes, J., 1978. Estudio sedimentológico y estratigráfico del Terciario continental de los Monegros. Instituto Fernando el Católico, (C.S.I.C.). Diputación Provincial de Zaragoza. Tesis doctoral, 27, 207 p.
- Rahman, A.S.N., Ismail, J., Mansor, M., 2010. The distribution of riparian corridor plants and the relations to river water salinity along Perai river, Penang, Malaysia. *Wetland Science*, 8: 48–56.
- Ramos-Guerrero, E., Álvarez-Ramis, C., 1989-1990. Paleoflora del Oligoceno de Mallorca. *Bolletí Societat d'Història Natural de les Balears*, 33:141–158.
- Ravazzi, C., Donegana, M., Vescovi, E., Arpentì, E., Caccianiga, M., Kaltenrieder, P., Londeix, L., Marabini, S., Mariani, S., Pini, R., Battista, G., Wick, L., 2006. A new Late glacial site with *Picea abies* in the northern Apennine foothills: an exception to the model of glacial refugia of trees. *Vegetation, History and Archaeobotany*, 15: 357–371.

- Raymo, M.E., Oppo, D.W., Flower, B.P., Hodell, D.A., McManus, J.F., Venz, K.A., Kleiven, K.F., McIntyre, K., 2004. Stability of North Atlantic water masses in face of pronounced climate variability during the Pleistocene. *Paleoceanography*, 19, PA2008.
- Read, R.W., Hickey, L.J., 1972. A revised classification of fossil palm and palm like leaves. *Taxon*, 21: 129–137.
- Reid, E.M., Chandler, M.E.J., 1933. The London Clay flora. London, British Museum (Natural History), London, 561 p.
- Rendle, A.B., 1894. Revision of the genus *Nipadites* Bowerbank. *Journal of the Linnean Society of London*, 30: 143–154.
- Rérolle, L., 1884-1885. Étude sur les végétaux fossiles de Cerdagne. *Revue des sciences naturelles de Montpellier*, serie 3, tomo 4: 167–192, 252–298, 368–386.
- Retallack, G.J., 2001. Soils of the Past – An Introduction to Paleopedology. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK, 404 p.
- Riba, O., Puigdefábregas, C., Soler, M., Maldonado, A., Martí, C., Garrido, A., 1972. *Mapa geológico y memoria de la Hoja nº 23, Huesca, del Mapa Geológico de España a escala 1:200.000 (síntesis de la cartografía existente)*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- Riba, O., Reguant, S., Villena, J., 1983. Ensayo de síntesis estratigráfica y evolutiva de la Cuenca terciaria del Ebro. En: *Geología de España*, (Libro Jubilar J.M. Ríos, Ed). Instituto Geológico y Minero de España, 2, 131–159.
- Rivas-Carballo, M.R., 1991a. The development of vegetation and climate during the Miocene in the southeastern sector of the Duero Basin (Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 67: 341–351.
- Rivas-Carballo, M.R., 1991b. La vegetación y el clima durante el Mioceno (Aragoniense superior – Vallesiense) en el sector suroriental de la depresión del Duero (España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológicas)*, 86: 53–64.
- Rivas-Carballo, M.R., Valle, M.F., 1987. Palinología de la cuenca del Duero Peñafiel (Valladolid). En: *Actas del VI Simposio de Palinología, A.P.L.E.*, (J. Cívís-Llovera, M.F. Valle-Hernández, Eds). Universidad de Salamanca, Salamanca, 345–350.
- Rivas-Carballo, M.R., Valle, M.F., 2005. Polen y dinoflagelados del límite Tortoniense/Messiniense del sondeo de testigo continuo ‘Huelva’ (Cuenca el Guadalquivir, España). Interpretación paleoambiental. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 18: 233–239.

- Rivas-Carballo, M.R., Alonso-Gavilán, G., Valle, M.F., Civis, J., 1994. Miocene palynology of the central sector of the Duero Basin in relation to palaeogeography and palaeoenvironment. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 82: 251–264.
- Rodríguez-Sánchez, F., Arroyo, J., 2008. Reconstructing the demise of Tethyan plants: climate – driven range dynamics of *Laurus* since the Pliocene. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 685–695.
- Rodríguez-Pintó, A., 2013. Magnetoestratigrafía del Eoceno inferior y medio en el frente Surpirenaico (Sierras Exteriores): implicaciones cronoestratigráficas y cinemáticas. Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza, 395 p.
- Roiron, P., 1983. Nouvelle étude de la macroflore Plio – Pleistocène de Crespiá (Catalogne, Espagne). *Geobios*, 16: 687–715.
- Roiron, P., 1992. Flores, végétation et climats du Neogène Méditerranéen: apports de macroflores du Sud de la France et du Nord – Est de l’Espagne. Doctoral Thesis, Université de Montpellier II, 296 p.
- Roiron, P., Ferrer, J., Liñán, E., Rubio, C., Díez, J.B., Popescu, S., Suc, J.P., 1999. Les flores du bassin lacustre de Rubielos de Mora. Nouvelles données sur les conditions climatiques au Miocène Inférieur dans le région de Teruel (Espagne). *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, 329: 897–904.
- Rubio, C., 2000. Geología y Paleobotánica del Mioceno lacustre del sector Este de la localidad turolense de Rubielos de Mora. Tesis de Licenciatura, Universidad de Zaragoza, 131 p.
- Sancho, C., Cuchí, J.A., 1995. Marco geológico y geomorfológica de la cueva del Moro de Olvena (Huesca). *Bolskan*, 12: 19–28.
- Santolaria, P., Casas-Sainz, A.M., 2013. Estructura y cinemática del sector occidental de las Sierras Marginales (Unidad Surpirenaica Central). *Geogaceta*, 53: 69–72.
- Santolaria, P., Casas-Sainz, A.M., Soto, R., Pinto, V., Casas, A., 2014. The Naval diapir (southern Pyrenees): Geometry of a salt wall associated with thrusting an oblique ramp. *Tectonophysics*, 637: 30–44.
- Santolaria, P., Luzón, A., Casas-Sainz, A.M., Soto, R., 2015. Coupling far and near tectonic signals in syn – orogenic sediments: the Olvena growth strata (Sierras Marginales, southern Pyrenees). *Geologica Acta*, 13(4): 297–308.
- Sanz, J.L., 1976. *Lariosaurus balsami* (Sauropterygia, Reptilia) de Estada (Huesca). *Estudios Geológicos*, 32: 547–567.
- Sanz de Siria, A., 1974. Estudio de la flora terciaria de Ballestar (Lérida). *Boletín Informativo – Instituto Provincial de Paleontología de Sabadell*, 6(2): 35–37.

- Sanz de Siria, A., 1981. Flora del Mioceno Superior de La Bisbal (Baix Empordà). *Butlletí Informatiu – Institut de Paleontologia de Sabadell*, 13(1–2): 57–68.
- Sanz de Siria, A., 1982. Los principales yacimientos españoles de flora terciaria. *Revista de Bachillerato*, 23: 8–18.
- Sanz de Siria, A., 1985. Datos para el conocimiento de las floras Miocénicas de Cataluña. *Paleontología i Evolució*, 19: 167–177.
- Sanz de Siria, A., 1987. Datos para el conocimiento de las floras Pliocénicas de Cataluña. *Paleontología i Evolució*, 21: 295–303.
- 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: 269–379.
- Sanz de Siria, A., 1994. La evolución de las paleofloras en las cuencas cenozoicas catalanas. *Acta Geológica Hispánica*, 29: 169–189.
- 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.
- Saporta, G., 1881. Die Pflanzenwelt vor dem Erscheinen des Menschen. Braunschweig, Vieweg und Sohn, 397 p.
- Saula, E., Samsó, J.M., 1996. Estratigrafía y evolución tectónica de las láminas cabalgantes con sedimentos lutecienses en el manto de las Sierras marginales (Unidad Surpirenaica Central). *Geogaceta*, 20(2): 458–461.
- Schimper, W.P.H., 1870-72. Traité de paléontologie végétale, ou, La flore du monde primitif dans ses rapports avec les formations géologiques et la flore du monde actuel. Tome second, Paris, 966 p.
- Schrank, E., 1987. Palaeozoic and Mesozoic palynomorphs from northeast Africa (Egypt and Sudan) with special reference to Late Cretaceous pollen and dinoflagellates. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen*, 75: 249–310.
- Seguret, M., 1972. Étude tectonique des nappes et séries décollées de la partie centrale du versant sud des Pyrénées – Caractère synsedimentaire, rôle de la compression et de la gravité. Publications USTELA, Montpellier, Série géologie structurale, 2: 1–155.

- Selzer, G., 1948. Geología de las sierras surpirenaicas del Alto Aragón. (Traducido del original, «Geologie der sudpyrenaische Sierren in Oberaragonien», Berlín, 1934). Geología de España. C.S.I.C., IV, 185–231.
- Senz, J.G., Zamorano, M., 1992. Evolución tectónica y sedimentaria durante el Priaboniense superior – Mioceno inferior, en el frente de cabalgamiento de las Sierras Marginales occidentales. *Acta Geológica Hispánica*, 27(1–2): 195–209.
- Serra-Kiel, J., Mato, E., Saula, E., Travé, A., Ferrández-Cañadell, C., Busquets, P., Samso, J.M., Tosquella, J., Barnolas, A., Alvarez-Pérez, G., Franqués, J., Romero, J., 2003. An inventory of the marine and transitional Middle/Upper Eocene deposits of the Southeastern Pyrenean Foreland basin (NE Spain). *Geologica Acta*, 1: 201–229.
- Sesé, C., 2006. Los roedores y lagomorfos del Neógeno de España. *Estudios Geológicos*, 62(1): 429–480.
- Seward, A.C., 1924. A collection of fossil plants from south – east Nigeria. *Bulletin of Geological Survey of Nigeria*, 6: 66–81.
- Seward, A.C., Arber, E.A.N., 1903. Les Nipadites des couches Eocènes de la Belgique. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 2: 1–16.
- Sharpe, J.M., 2010. Responses of mangrove fern *Acrostichum danaeifolium* Landsd. & Fisch. (Pteridaceae, Pteridophyta) to disturbances resulting from increased soil salinity and Hurricane Georges at the Jobos Bay National Estuarine Research Reserve, Puerto Rico. *Wetlands Ecology and Management*, 18: 57–68.
- Singh, R.S., 1999. Diversity of *Nypa* in the Indian subcontinent; Late Cretaceous to Recent. *The Palaeobotanist*, 48(2): 147–154.
- Sitte, P., Weiler, E.W., Kadereit, J.W., Bresinsky, A., Körner, C., 2004. Strasburger: Tratado de Botánica. Omega (35ª ed.), Barcelona, 1152 p.
- Sitter, L.U., 1961. La phase tectogénétique pyrénéenne dans les Pyrénées Meridionales. *Comptes Rendus de la Société Géologique de France*, 8: 224–225.
- Smith, A.G., Smith, D.G., Funnell, B.M., 1994. Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines. Cambridge University Press, Cambridge, 112 p.
- Smith, A.R., Pryer, K.M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H., Wolf, P.G., 2006. A classification for extant ferns, *Taxon*, 55: 705–731.
- Smith, J.M.B., 1990. Drift disseminules on Fijian beaches. *New Zealand Journal of Botany*, 28(1): 13–20.
- Smith, J.M.B., 1992. Patterns of disseminule dispersal by drift in the southern Coral Sea. *New Zealand Journal of Botany*, 30: 57–67.
- Smith, J.M.B., 1999. Australian Driftseeds. University of New England, Armidale NSW, Australia, 123 p.

- Solé de Porta, N., de Porta, J., 1977. Primeros datos palinológicos del Messiniense (=Turolense) de Arenas del Rey (Provincia de Granada). *Studia Geologica Salmantica*, 13: 67–88.
- Solé de Porta, N., Jaramillo, C.A., Martín-Algarra, A., 2007. Pantropical palynomorphs in the Eocene of the Malaguides (Betic range, southern Spain). *Revista Española de Micropaleontología*, 39: 189–204.
- Soler, M., Puigdefábregas, C., 1970. Líneas generales de la geología del Alto Aragón Occidental. *Pirineos*, 96: 5–20.
- Soto, R., 2002. Estructuras oblicuas: Modelización analógica y ejemplos de la Zona Surpirenaica. Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza, 346 p.
- Spicer, R.A., 1981. The sorting and deposition of allochthonous plant material in a modern environment at Silwood Lake, Silwood Park, Berkshire, England. *United States Geological Survey Professional Paper*, 1143: 1–77.
- Spicer, R.A., 1989. The formation and interpretation of fossil plant assemblages. *Advances in Botanical Research*, 16: 95–191.
- Spicer, R.A., 1991. Plant Taphonomic Processes. In: *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*, (P.A. Allison, D.E.G. Briggs, Eds). Plenum Press, New York, 71–113.
- Srivastava, R., Kapgate, D.K., Chatterjee, S., 2009. Permineralized fungal remains in the fossil wood of *Barringtonia* from the Deccan Intertrappean sediments of Yavatmal District, Maharashtra, India. *The Palaeobotanist*, 58: 11–19.
- Srivastava, G., Mehrotra, R.C., Shukla, A., Tiwari, R.P., 2014. Miocene vegetation and climate in extra peninsular India: Megafossil evidences. *Journal of the Palaeontological Society of India*, 5: 283–290.
- Srivastava, R.P.K., Mehrotra, R.C., Alexander, P.O., 2017. *Rhizopalmoxydon nypoides* – a new palm root from the Deccan Intertrappean beds of Sagar, Madhya Pradesh, India. *Journal of Earth System Science*, 126: 35.
- Stevenson, A.C., Moore, P.D., 1988. Studies in the vegetational history of SW Spain IV. Palynological investigations of a valley mire at the El Acebrón, Huelva. *Journal of Biogeography*, 15: 339–361.
- Stockmans, F., 1936. Végétaux Éocènes des environs de Bruxelles. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 76: 1–56.
- Suc, J.P., 1980. Contribution a la connaissance du Pliocène et du Pleistocène inférieur des régions méditerranéennes d'Europe occidentale par l'analyse palynologique des dépôts du Languedoc – Roussillon (Sud de la France) et de la Catalogne (nord – est de l'Espagne). Doctoral Thesis, Université de Montpellier II.

- Suc, J.P., Cravatte, J.P., 1982. Étude palynologique du Pliocène de Catalogne (nord – estde l' Espagne). *Paléobiologie Continentale*, 13: 1–31.
- Suc, J.P., Diniz, F., Leroy, S., Poumot, Cl., Bertini, A., Dupont, L., Clet, M., Bessais, E., Zheng, Z., Fauquette, S., Ferrier, J., 1995. Zanclean (Brunssumian) to early Piacenzian (early–middle Reuverian) climate from 4° to 54° north latitude (West Africa, West Europe and West Europe and West Mediterranean areas). *Mededelingen Rijks Geologische Dienst*, 52: 43–56.
- Svenning, J.C., 2003. Deterministic Plio – Pleistocene extinctions in the European cool – temperate tree flora. *Ecology Letters*, 6: 646–653.
- Sztrákos, K., Castelltort, S., 2001. La sédimentologie et les foraminifères bartoniens et priaboniens des coupes d'Arguis (Prépyrénées aragonaises, Espagne). Incidence sur la corrélation des biozones à la limite Bartonien/Priabonien. *Revue de Micropaléontologie*, 44(3): 233–248.
- Taylor, F.J., 1986. Mangroves in freshwater. *Blumea*, 31: 271–272.
- Teixell, A., 1996. The Ansó transect of the southern Pyrenees: basement and cover thrust geometries. *Journal of Geology of the Society of London*, 153: 301–310.
- Teixell, A., García-Sansegundo, J., 1995. Estructura del sector central de la Cuenca de Jaca (Pirineos meridionales). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 8(3): 215–228.
- Teixell, A., Muñoz, J.A., 2000. Evolución tectono – sedimentaria del Pirineo meridional durante el Terciario: una síntesis basada en la transversal del río Noguera Ribagorçana. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 13(2): 251–264.
- Teo, S., Ang, W.F., Lok, A.F.S.L., Kurukulasuriya, B.R., Tan, H.T.W., 2010. The status and distribution of the Nipah palm, *Nypa fruticans* Wurmb (Arecaceae), in Singapore. *Nature in Singapore*, 3: 45–52.
- Teodoridis, V., Sakala, J., 2008. Early Miocene conifer macrofossils from the Most Basin (Czech Republic). *Neue Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 250: 287–312.
- Thiel, M., Gutow, L., 2005a. The ecology of rafting in the marine environment. I. The floating substrata. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 42: 181–264.
- Thiel, M., Gutow, L., 2005b. The ecology of rafting in the marine environment. II. The rafting organisms and community. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 43: 279–418.
- Tiedemann, R., Sarnthein, M., Shackleton, N.J., 1994. Astronomic timescale for the Pliocene Atlantic $\delta^{18}\text{O}$ and dust flux records of Ocean Drilling Program Site 659. *Paleoceanography*, 9: 619–638.
- Tomlinson, P.S., 1986. The Botany of Mangroves. Cambridge University Press, New York, 413 p.

- Torricelli, S., Knezaurek, G., Biffi, U., 2006. Sequence biostratigraphy and paleoenvironmental reconstruction in the Early Eocene Figols Group of the Tremp – Graus Basin (south – central Pyrenees, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232: 1–35.
- Tralau, H., 1964. The genus *Nypa* van Wurmb. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, 10(1): 1–29.
- Tripathi, R.P., Mishra, S.N., Sharma, B.D., 1999. *Cocos nucifera* like petrified fruit from the Tertiary of Amarkantak, M.P., India. *The Palaeobotanist*, 48: 251–255.
- Tuley, P., 1995. The Palms of Africa. Trendrill Press, Cornwall, 189 p.
- Uhl, N.W., Moore, H.E., 1977. Correlations of inflorescence, flower structure, and floral anatomy with pollination in some palms. *Biotropica*, 9(3): 170–190.
- Ukpong, I.E., 1997. Vegetation and its relation to soil nutrient and salinity in the Calabar mangrove swamp, Nigeria. *Mangroves and Salt Marshes*, 1: 211–218.
- Utescher, T., Mosbrugger, V., 2007. Eocene vegetation patterns reconstructed from plant diversity – a global perspective. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 247: 243–271.
- Utescher, T., Mosbrugger, V., Ashraf, A.R., 2000. Terrestrial Climate Evolution in Northwest Germany Over the Last 25 Million Years. *Palaaios*, 15: 430–449.
- Utescher, T., Erdei, B., Francois, L., Mosbrugger, V., 2007. Tree diversity in the Miocene forests of western Eurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253: 226–250.
- Utescher, T., Mosbrugger, V., Ivanov, D., Dilcher, D.L., 2009. Present – day climatic equivalents of European Cenozoic climates. *Earth and Planetary Sciences Letters*, 284: 544–552.
- Uzquiano, P., 1995. La disparition de *Picea* à la fin du Pléistocène supérieur en région cantabrique d'après l'anthracanalyse: déterminisme climatique et anthropique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 321: 545–551.
- Vajda, V., Bercovici, A., 2014. The global vegetation pattern across the Cretaceous –Paleogene mass extinction interval: A template for other extinction events. *Global and Planetary Change*, 122: 29–49.
- Vakhrameyev, V.A., 1991. Jurassic and Cretaceous Floras and Climates of the Earth. Cambridge University Press, Cambridge, 318 p.
- Valle, M.F., 1982. Estudio palinológico del Plioceno del NE de España. Tesis doctoral, Universidad de Salamanca, 204 p.
- Valle, M.F., 1983. Nuevas aportaciones palinológicas al Plioceno de Can Albareda (Barcelona). *Studia Geologica Salmanticensia*, 19: 151–159.

- Valle, M.F., Salvador de Luna, J.V., 1985a. Resultados palinológicos en el borde sur – occidental de la Cuenca del Duero. Abezames (Zamora). *Estudios Geológicos*, 41: 69–75.
- Valle, M.F., Salvador de Luna, J.V., 1985b. Palinología del Neógeno de la Cuenca del Duero. Castrillo del Val (Burgos). *Estudios Geológicos*, 41: 237–241.
- Valle, M.F., Peñalba, C., 1987. Aspectos palinológicos en el Neógeno del Suroeste de España. En: *Paleontología del Neógeno de Huelva (W. Cuenca del Guadalquivir)*, (Departamento de Paleontología de la Universidad de Salamanca, Ed). Universidad de Salamanca, 153–158.
- Valle, M.F., Rivas-Carballo, M.R., 1990. Palinología del tránsito Tortonense/Messiniense en las facies neógenas del borde norte de la Cuenca del Guadalquivir (E. de Sevilla). En: *Polen, esporas y sus aplicaciones APLE*, (G. Blanca, C. Díaz de la Guardia, M.C. Fernández, M.I. Rodríguez-García, A.T. Romero-García, Eds). Universidad de Granada, Granada, 453–457.
- Valle, M.F., Rivas-Carballo, M.R., Alonso-Gavilán, G., 2006. Síntesis de la vegetación y clima durante el Mioceno en la cuenca del Duero. *GeoTemas*, 9: 213–217.
- Van Campo, E., 1989. Flore pollinique du Miocene Supérieur de Venta del Moro (Espagne). *Acta Palynologica*, 1: 9–32.
- Van der Hammen, T., Wijmstra, T.A., Zagwijn, W.H., 1971. The floral record of the late Cenozoic of Europe. In: *The Late Cenozoic glacial ages*, (K.K. Turekian, Ed). Yale University Press, New Haven, 392–424.
- Vareschi, V., 1980. Vegetationsökologie der Tropen. Ulmer Verlag, Stuttgart, 294 p.
- Verma, C.L., 1974. Occurrence of *Nipa* roots from the Deccan Intertrappean beds of M.P., India. *Current Science*, 43: 289–290.
- Vicente i Castells, J., 1965. A la recerca d'una flora eocénica de Catalunya. *Puig Castellar*, 1: 3–7.
- Vicente i Castells, J., 2002. Estudi morfològic de la flora Cretàcica d'Isona (Pallars Jussà). *Institut d'Estudis de la Natura del Barcelonès Nord, Societat d'Història Natural, Série monogràfica*, 2: 1–223.
- Vidal-Royo, O., Koyi, H.A., Muñoz, J.A., 2009. Formation of orogen – perpendicular thrusts due to mechanical contrasts in the basal décollement in the Central External Sierras (Southern Pyrenees, Spain). *Journal of Structural Geology*, 31: 523–539.
- Vidal-Royo, O., Muñoz, A., Hardy, S., Koyi, H., Cardozo, N., 2013. Structural evolution of Pico del Águila anticline (External Sierras, southern Pyrenees) derived from sandbox, numerical and 3D structural modelling techniques. *Geologica Acta*, 11(1): 1–26.
- Villalba-Breva, S., Martín-Closas, C., Marmí, J., Gómez, B., Fernández-Marrón, M.T., 2012. Peat – forming plants in the Maastrichtian coals of the Eastern Pyrenees. *Geologica Acta*, 10(2): 189–207.

- Villalta, J.F., 1957. Dos zooecidias fósiles del Mioceno de Cerdaña (prov. de Lérida). En: *I Reunión del Terciario*, (Cursos y Conferencias del Instituto Lucas Mallada, Ed). 4: 63–64.
- Villalta, J.F., Crusafont, M., 1945. La flora miocénica de la depresión de Bellver. *Ilerda*, 3: 339–353.
- Villalta, J.F., Vicente, J., 1972. Una flora del Cuaternario antiguo en las cercanías de Crespiá. *Acta Geológica Hispánica*, 7: 120–128.
- Villena, J., Pardo, G., Pérez, A., Muñoz, A., González, A., 1996. The Tertiary of the Iberian margin of the Ebro Basin: sequence stratigraphy. In: *The Stratigraphic Record of Crustal Kinematics, Tertiary Basins of Spain*, (P. Friend, C. Dabrio, Eds). World and Regional Geology Series, Cambridge University Press, 77–82.
- Vinken, R., 1988. The Northwest European Tertiary Basin. *Geologisches Jahrbuch A*, 100: 1–508.
- Walter, H., 1962. Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung. I. Die tropischen und subtropischen Zonen. Jena, VEB G., Fischer, 538 p.
- Wappler, T., 2010. Insect herbivory close to the Oligocene – Miocene transition. A quantitative analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292: 540–550.
- Wappler, T., Labandeira, C.C., Rust, J., Frankenhäuser, H., Wilde, V., 2012. Testing for the Effects and Consequences of Mid Paleogene Climate Change on Insect Herbivory. *PLoS ONE*, 7.
- Westgate, J.W., Gee, C.T., 1990. Palaeoecology of a middle Eocene mangrove biota (vertebrates, plants, and invertebrates) from southwest Texas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 78: 163–177.
- Wilf, P., Labandeira, C.C., Kress, W.J., Staines, C.L., Windsor, D.M., Allen, A.L., Johnson, K.R., 2000. Timing the Radiations of Leaf Beetles: Hispines on Gingers from Latest Cretaceous to Recent. *Science*, 289: 291–294.
- Wilf, P., Labandeira, C.C., Coley, P.D., Cutter, A.D., 2001. Insect herbivory, plant defense, and early Cenozoic climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98: 6221–6226.
- Williams, G.D., Fischer, M., 1984. A balanced section across the Pyrenean orogenic belt. *Tectonics*, 3(7): 773–780.
- Williams, D.F., Peck, J., Karabanov, E.B., Prokopenko, A.A., Kravchinska, V., King, J., Kuzmin, M.I., 1997. Lake Baikal record of continental climate response to orbital insolation during the past 5 million years. *Science*, 278: 1114–1117.
- Wolfe, J.A., 1977. Paleogene floras from the Gulf of Alaska Region. United States Geological Survey, *Professional Papers*, 977: 1–108.

- Wolfe, J.A., 1979. Temperature parameters of the humid to mesic forests of eastern Asia and their relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australasia. *United States Geological Survey Professional Paper*, 1106: 1–37.
- Wolfe, J.A., 1981: Paleoclimatic significance of the Oligocene and Neogene floras of the Northwestern United States. In: *Paleobotany, Paleoecology and Evolution*, (K.J. Niklas, Ed). Praeger, New York, 79–101.
- Wolfe, J.A., 1985. Distributions of major vegetation types during the Tertiary. In: *The Carbon Cycle and Atmospheric CO₂: Natural Variations, Archean to Present*, (E.T. Sundquist, W.S. Broekner, Eds). American Geophysical Union Washington, D.C., Monograph, 32: 357–376.
- Wolfe, J.A., 1992. Climatic, floristic, and vegetational changes near the Eocene/Oligocene boundary in North America. In: *Eocene – Oligocene Climatic and Biotic Evolution*, (D.R. Prothero, W.A. Berggren, Eds). Princeton University Press, Princeton, 421–436.
- Worobiec, G., 1994. Upper Miocene fossil plants from the outcrop of Stare Bystre (Western Carpathians, Poland). *Acta Palaeobotanica*, 34(1): 83–105.
- Worobiec, G., 2007. *Laurus abchasica* (Kolakovsky & Shakryl) Ferguson from the Neogene of the Bełchatów Lignite Mine (Central Poland). *Acta Palaeobotanica*, 47(1): 203–215.
- Worobiec, G., Szynkiewicz, A., 2007. Betulaceae leaves in Miocene deposits of the Bełchatów Lignite Mine (Central Poland). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 147(1–4): 28–59.
- Worobiec, G., Worobiec, E., Kasiński, J., 2008. Plant assemblages of the drill cores from the Neogene Ruja lignite deposit near Legnica (Lower Silesia, Poland). *Acta Palaeobotanica*, 48(2): 191–275.
- Worobiec, G., Worobiec, E., Szynkiewicz, A., 2012. Plant assemblage from the Upper Miocene deposits of the Bełchatów Lignite Mine (Central Poland). *Acta Palaeobotanica*, 52(2): 369–413.
- Worobiec, G., Jach, R., Machaniec, E., Uchman, A., Worobiec, E., 2015. Eocene flora and trace fossils from the Hruby Regiel section in the Tatra Mountains (Poland): Taxonomic revision of the Wiktor Kuzniar fossil plant collection. *Acta Geologica Polonica*, 65(2): 203–226.
- Yuste, A., Luzón, A., Bauluz, B., 2002. Características mineralógicas y geoquímicas de los depósitos aluviales de la zona norte del sector central de la Cuenca del Ebro: implicaciones sobre su área fuente y la actividad tectónica. *Boletín de la Sociedad Española de Mineralogía*, 25(A): 109–110.
- Yuste, A., Luzón, A., Bauluz, B., 2004. Provenance of Oligo – Miocene alluvial and fluvial fans of the northern Ebro Basin (Spain): a XRD, petrographic and SEN study. *Sedimentary Geology*, 172(3–4): 251–268.
- Zachos, J.C., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292: 686–693.

- Zachos, J.C., Dickens, G.R., Zeebe, R.E., 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon – cycle dynamics. *Nature*, 451: 279–283.
- Zagwin, W.H., 1960. Aspects of the Pliocene and Early Pleistocene vegetation in the Netherlands. *Mededelingen van de Geologische Stichting, Series C*, III, 1–78.
- Zaklinskaya, E.D., 1977. Pokrytosemennye po palinologicheskim dannym. In: *Razvitiye flor na granitse Mesozoya i Kainozoya*, (V.A. Vakrameev, Ed). Akademiya Nauk SSSR, Institututa Geologiy, Yakut Filial, Sibirsk Otdel, 66–119.
- Zaklinskaya, E.D., 1981. Phylogeny and classification of the *Normapolles*. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 35: 139–147.
- Zastawniak, E., 1972. Pliocene leaf flora from Domański Wierch near Czarny Dunajec (Western Carpathians, Poland). *Acta Palaeobotanica*, 13(1): 3–73.
- Zastawniak, E., Walther, H., 1998. Betulaceae from Sosnica near Wrocław (Poland) – a revision of Goeppert's original materials and study of more recent collections. *Acta Palaeobotanica*, 38(1): 87–145.
- Zhang, R., Liu, T., Wu, W., Li, Y., Chao, L., Huang, L., Huang, Y., Shi, S., Zhou, R., 2013. Molecular evidence for natural hybridization in the mangrove fern genus *Acrostichum*. *BioMed Central Plant Biology*, 13: 74.
- Zigno, A., 1873-1885. Flora fossilis formationis oolithicae: Le piante fossili del l'Oolite. Editorial: Dalla Tipografia del Seminario, Padova, vol. II, 226 p.



APÉNDICES

APÉNDICES

8. APÉNDICES

APÉNDICE 1:

Relación de artículos publicados recogidos en esta tesis doctoral:

Moreno-Domínguez, R., Díez, J.B., Frédéric, M.B. Jaques, Ferrer, J., 2015. First Macroflora data from La Val (Late Oligocene/Early Miocene), Estadilla (Huesca, Spain). *Historical Biology*, 27(3–4): 469–489. IF: 2.059 Q1 (2015 Journal Citation Reports® Science Edition, Clarivate Analytics, 2017).

Moreno-Domínguez, R., Cascales-Miñana, B., Ferrer, J., Díez, J.B., 2016. First record of the mangrove palm *Nypa* from the northeastern Ebro Basin, Spain: with taphonomic criteria to evaluate the drifting duration. *Geologica Acta*, 14(2): 101–111. IF: 0.860 Q3 (2016 Journal Citation Reports® Science Edition, Clarivate Analytics, 2017).

Moreno-Domínguez, R., Cascales-Miñana, B., Ferrer, J., Díez, J.B., 2016. *Acrostichum*, a pioneering Fern of Floodplain Areas from the Late Oligocene Sariñena Formation of the Iberian Peninsula. *PLoS ONE*, 11(9). IF: 2.806 Q1 (2016 Journal Citation Reports® Science Edition, Clarivate Analytics, 2017).

Moreno-Domínguez, R., 2018. Las primeras interacciones planta – insecto del Oligoceno de la Península Ibérica. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 31(1): 19-28.

El doctorando ha publicado en coautoría tres artículos de los cuatro realizados para esta tesis. Su contribución en estas tres publicaciones ha consistido en: búsqueda bibliográfica relacionada con el tema a tratar, lectura de la misma para la realización del artículo y apoyo de los datos propios publicados en el mismo; redacción y elaboración de todos y cada uno de los apartados de la publicación: Resumen, Introducción, Materiales y Métodos, Resultados, Discusión, Conclusiones y Referencias, así como de las figuras y tablas; incorporación de las revisiones propuestas por los revisores enviadas por el Editor de la revista. El resto de autores

han contribuido aportando su experiencia en el apartado de Discusión y en la lectura crítica de los manuscritos.

First macroflora data from La Val (Late Oligocene/Early Miocene), Estadilla (Huesca, Spain)

Rafael Moreno-Domínguez^{a*}, José B. Diez^b, Frédéric M.B Jacques^c and Javier Ferrer^a

^aÁrea de Paleontología, Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, 50009 Zaragoza, España; ^bDpto. Geociencias Marinas y Ordenación del Territorio, Universidad de Vigo, Campus Lagoas-Marcosende, 36200 Vigo, Pontevedra, España;

^cXishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, 666303 Mengla, Yunnan, China

(Received 28 June 2014; accepted 2 July 2014; first published online 18 August 2014)

This paper reports a previously unknown leaf-flora from the Upper Oligocene/Lower Miocene of the Ebro Basin, NE Spain, a period with a relatively poor vascular-plant fossil record in Southern Europe. The presence of *Acrostichum* sp. is also important. This fern is extremely significant from the point of view of palaeoecology and the depositional environment. The macroflora appears to yield sufficient morphological characteristics to be identified at genus level, and sometimes at species level, although cuticles are not preserved. This article presents the first data obtained from the new outcrop at La Val; the following families have been identified: Pteridaceae, Dennstaedtiaceae, Equisetaceae, Pinaceae, Lauraceae, Hamamelidaceae, Betulaceae, Myricaceae and Salicaceae. The fossil plant assemblage is correlated with the Cadibona floristic complex (Mai, Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse, Gustav Fischer, Jena, 691 pp., 1995) and suggests a subtropical-to-warm temperate climate, rainy and wet, with a short dry season. The age of the assemblage is Late Oligocene/Early Miocene.

Keywords: macroflora; Late Oligocene/Early Miocene; NE Iberian Peninsula

Introduction

The leaf-flora record of the Oligocene for the Iberian Peninsula shows that at this time, Iberia was home to a broad-leaved, paratropical-to-subtropical evergreen rain forest with a hot climate exhibiting no large seasonal variations. Sclerophylls were well represented in these communities, and laurel forests were common, although many were confined to riparian environments (Postigo-Mijarra et al. 2009; Barrón et al. 2010). The floras of the Early Miocene in the Iberian Peninsula show some similarities with those of the Oligocene, although with significant differences owing to the extinction of many Palaeotropical genera (Barrón et al. 2010). However, the lowermost Miocene outcrops are still characterised by Palaeotropical elements with similar climate conditions to those in East Asia (Barrón et al. 2010). To date, only two macroflora outcrops in the Iberian Peninsula have been dated to the Late Oligocene/Early Miocene (Barrón et al. 2010): Izarra, in the province of Álava (Fernández-Marrón et al. 1979; López-Horgue and Hernández 2003), and As Pontes de García Rodríguez, in the province of La Coruña (López-Martínez et al. 1993; Huerta et al. 1999). However, this latter site includes a very small part of the Early Oligocene. In addition to these sites, some authors (Barrón and Santos 1998) quote other possible outcrops of the same age within the Tertiary basins of Galicia (NW Spain): Meirama and Boimorto in La Coruña Province, and Orros in Orense Province.

Until now, La Val was an unknown site in the Iberian Peninsula. In the geographical area where it is located (the Ebro Basin), there are as yet no publications dealing either with outcrops for the time period (Late Oligocene/Early Miocene) or with macroflora remains. Despite the lack of preservation of the cuticles, the degree of conservation of the fossils is sufficient to classify them at genus, and even, on occasion, at species level. The La Val site is a new contribution to our knowledge of the Cenozoic flora in the Iberian Peninsula.

Location and geological setting

The site under study is located in the La Val ravine, 1 km North of the town of Estadilla. Estadilla is situated 70 km from the city of Huesca (NE Spain). The location of the outcrop is the eastern part of the northern flank of the Barbastro-Balaguer Anticline (Pardo and Villena 1979; Martínez-Peña and Pocoví 1988; Millán et al. 2000), which is located in the northern area of the Cenozoic Ebro Basin (Pardo et al. 2004) (Figure 1).

The studied fossils were collected from geological materials in the Sariñena Formation (Quirantes 1978) (Figure 1). The lithology of these geological materials consists of alternating sandstone and mudstone, but, towards the North side of the Ebro Basin, they turn into a thick deposit of conglomerates interbedded with sandstone and mudstone (Luzón 2005). The terrigenous deposits of the Sariñena Formation have been interpreted as alluvial

*Corresponding author. Email: noctubre7@gmail.com

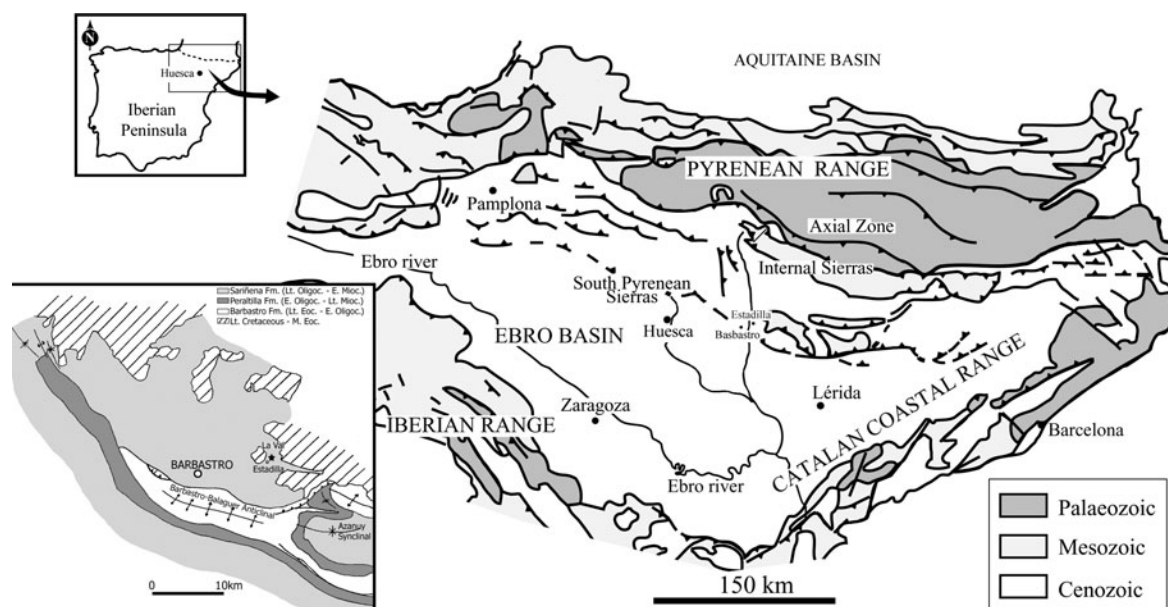


Figure 1. Geological and geographical location map of the La Val site; modified from Luzón (1998, 2005).

fans and are considered as part of a large fluvial system (Luzón and González 2003; Luzón 2005) known as the Huesca fluvial system (Hirst 1983; Hirst and Nichols 1986; Nichols and Hirst 1998). This formation is assigned to the Late Oligocene/Early Miocene (Chattian–Burdigalian) (Luzón 2005): dating of this unit is based on the microvertebrate assemblages (Crusafont et al. 1966; Álvarez-Sierra 1987, Álvarez-Sierra et al. 1987, 1990), as well as on the correlation with tectosedimentary units from the central area of the Ebro Basin (Agustí et al. 1994; Luzón 2001; Pardo et al. 2004). The La Val site consists of alternating sandstone and mudstone which are interpreted as corresponding to the distal parts of alluvial fans (Colombo 1992); up to 15 stratigraphic levels with macroflora have been described (Figure 2).

Material and methods

In this study, 159 specimens have been identified and numbered. The outcrop is a few square metres in area, and its exposed surfaces are orthogonal to the stratification. Samples were collected following the stratification from levels LV1, LV3, LV4, LV6, LV7, LV8 and LV12. These samples were numbered as follows: the initials 'LV' indicate the location 'La Val'; a code number indicates the stratigraphic level, the sample and the specimen, respectively; and finally, a letter code enables to distinguish between the mould and countermould. For example: LV6-84-1A/LV6-84-1B; LV (La Val location), 6 (stratigraphic level), 84 (sample), 1 (specimen), A (part) and B (counterpart). All specimens are housed in the Palaeontology Section, Department of Earth Sciences, University of Zaragoza, Spain. The macromorphological

description of the angiosperm leaves follows the nomenclature summarised by Ellis et al. (2009). Regarding taxonomy, the classification proposed by Christenhusz et al. (2011) is used for gymnosperms, that by Smith et al. (2006) for ferns and the classification by Sitte et al. (2004) for angiosperms. All photographs were taken with a Nikon D-90 camera and an AF-S Micro Nikkor 60 mm macrolens.

Systematic description

Pteridophyta

Class **Equisetopsida** Agardh, 1825

Order **Equisetales** Candolle ex Berchtold & Presl, 1820

Family **Equisetaceae** Michaux ex Candolle, 1804

Genus **Equisetum** Linnaeus, 1753

Equisetum parlatorii (Heer) Schimper, 1869

(Plate I, A, B, D)

Material studied. LV6-21-1; LV6-24-1; LVR-40-1.

Occurrence. This species is also found in the Late Miocene (Middle to Late Vallesian) from La Bisbal (Girona Province) (Sanz de Siria 1981) and Ballestar (La Seu d'Urgell Basin) (e.g. Sanz de Siria 1974).

Description. Tubers and a fragment of a rhizome with two root tubers. Rhizome is a segment, 3 cm in length and 0.4 cm in breadth, with longitudinal parallel striae; the tuber base is square-shaped. Ovate or elliptic-shaped tubers, measuring 1.1–2.3 cm in length and 0.4–0.7 cm in width. They are radially arranged, placed linearly; longitudinal striae are visible on their surface; the apical part of the tuber is joined to the base of the next one.

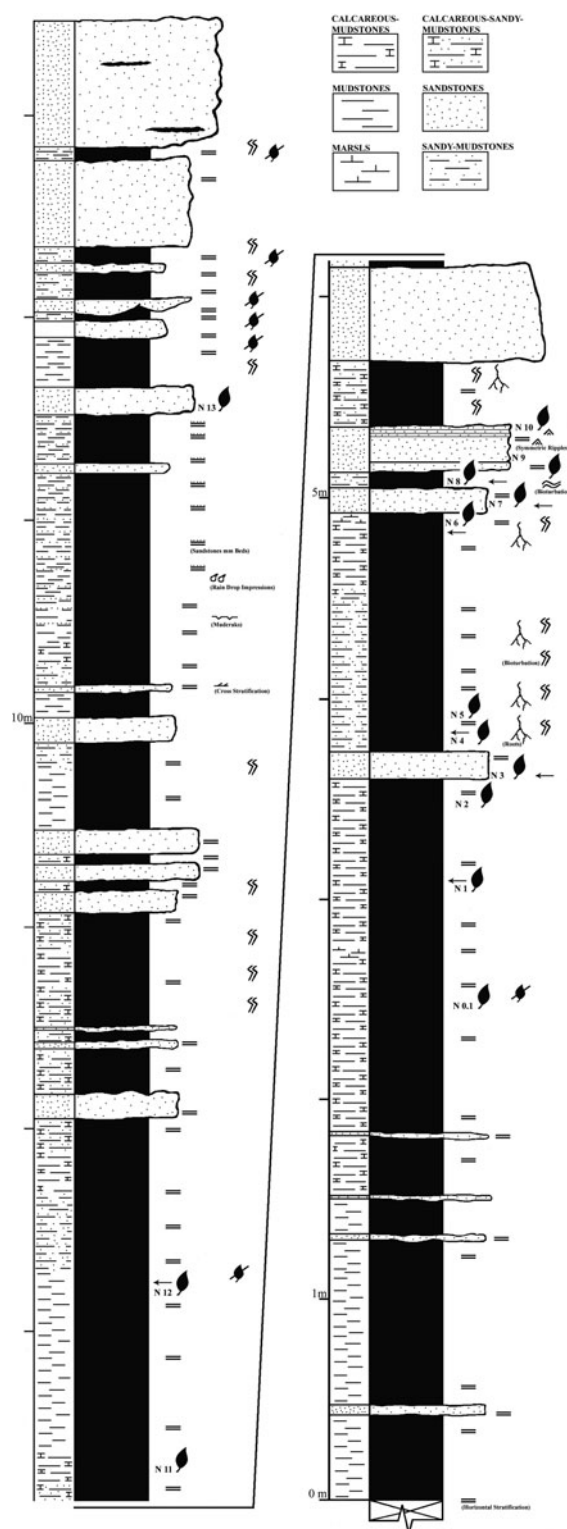


Figure 2. Synthesised lithostratigraphic profile of the La Val site showing the location of collected macroflora samples.

Remarks. The fragments of tubers and rhizomes of *Equisetum* from the Cenozoic of Europe are generally classified as *Equisetum parlatorii* (Heer) Schimper, 1869 (e.g. Łańcucka-Środniowa 1969; Krenn 1998). Several

features are useful for their identification, including shape and disposition of the tubers, and the characteristic structure of the nodal part of the rhizome, as indicated by Zastawniak (1972). According to Worobiec (1994), other

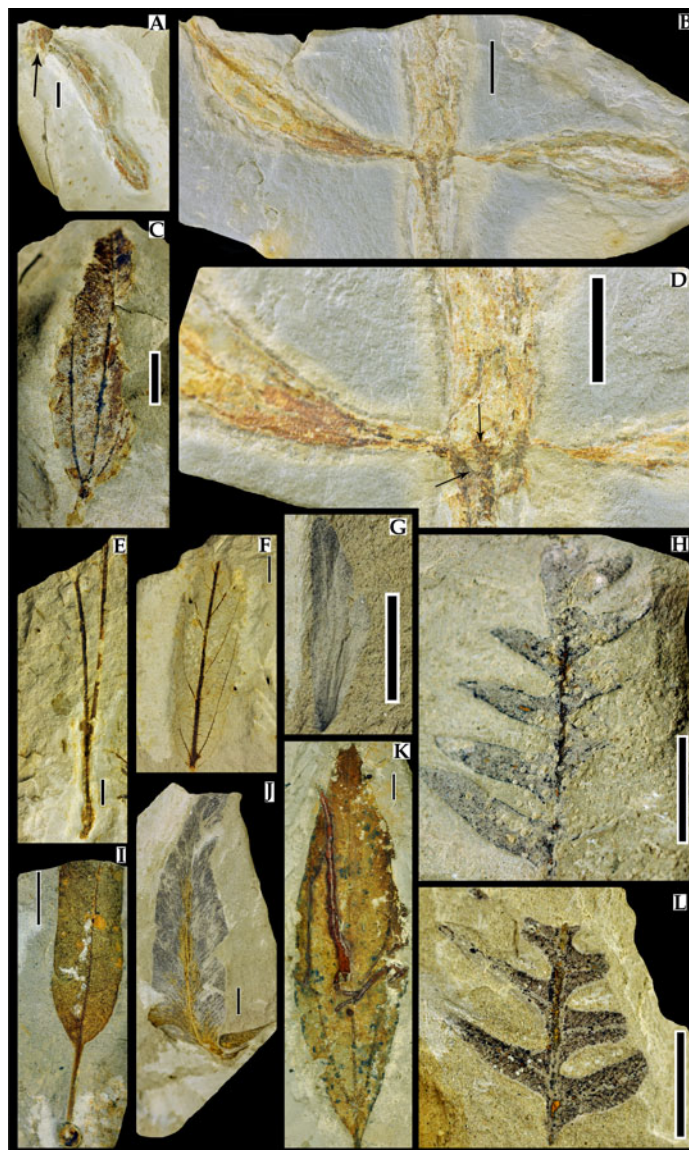


Plate I. (Colour online) Scale bar is 1 cm. A, B and D. *Equisetum parlatorii* (Heer) Schimper, 1869. LVR-40-1: impression of tuber and a fragment of rhizome. Arrow shows some parallel grooves on the rhizome. LV6-21-1: impressions of two tubers and a fragment of rhizome. Arrows show one base of tuber, and under it, two traces of thin roots. C and K. *Daphnogene* sp. LV6-64-1, LV6-67-1B. E and G. aff. *Pinus* sp. LV6-38-1: leaf. LV6-102-1B: seed. F. cf. *Parrotia* sp. LV6-20-1. H and L. *Pteridium* sp. Gleditsch ex Scopoli, 1760. LV6-85-1A and LV6-85-1B. I. cf. *Laurophyllum* sp. LV6-63-1A. J. *Acrostichum lanzaeanum* (Visiani) Reid & Chandler, 1926. LV6-84-1A.

features, such as parallel grooves on the rhizome, presence of the internode and characteristically arranged root-tuber points are also important. The characteristics of the La Val fossil samples indicate membership of the genus *Equisetum* and species *parlatorii*: the fossil remains LVR-40-1 show a fragment of rhizome with longitudinal parallel grooves; shape and disposition of the tubers; and structure of the nodal part of the rhizome. In the structure of the nodal part from fossil sample LV6-21-1, similar to the one shown by Zastawniak (1972), appears a point of insertion of a tuber, and under it, a hole which corresponds to the point of union of the root with the rhizome. All of these are similar to the

fossils described by Łańcucka-Środniowa (1969) as *Equisetum maximum* Lamarck, 1795.

Class **Polypodiopsida** Cronquist, Takhtajan & Zimmermann, 1966

Order **Polypodiales** Link, 1833

Family **Pteridaceae** Kirchner, 1831

Genus ***Acrostichum*** Linnaeus, 1753

Acrostichum lanzaeanum (Visiani) Reid & Chandler, 1926

(Plate I, J)

Material studied. LV6-84-1A/1B.

Occurrence. *Acrostichum* is found in Eocene deposits in Sant Vicenç de Castellet (Barcelona) (Vicente-Castells 1965), and at the quarries of Balsamuller and Can Font Els Condals (Manresa) (Álvarez-Ramis 1982); it is also found in Oligocene deposits in Tàrraga (Lérida Province) (Fliche 1908; Depape and Bataller 1931), Peguera (island of Mallorca) and Son Ferragut (Late Oligocene, island of Mallorca) (Álvarez-Ramis and Ramos-Guerrero 1986; Álvarez-Ramis et al. 1987), Son Fé Mine (Early Oligocene, island of Mallorca) (Bauzá-Rullán 1961) and Cervera (Early Oligocene, Lérida Province) (Bataller & Depape 1950). Sanz de Siria (1992) quotes the presence of *Acrostichum* in the Burdigalian of Mallorca.

Description. Pinna with linear-lanceolate shape; 9.9 cm in length and 3.1 cm in width; apex acuminate and acute angle; base not visible. Midvein courses through the length of the pinna, from which closely spaced secondary veins arise at an acute angle; the secondary veins anastomose repeatedly, forming numerous rectangular areoles (four to five sides); veinlets absent; margin entire.

Remarks. According to Arnold and Dauguerty (1963), *Acrostichum* can be differentiated by its fine reticulate venation pattern. *Neurocallis* Fée, 1845, and *Stenochlaena* Smith, 1842, are two genera macromorphologically similar to *Acrostichum*, but they differ in the lack of definite sori, in the sporangia spread over the whole lower pinna surface, and in a characteristic venation pattern (Arnold and Dauguerty 1963). The fossil remains of *Acrostichum* found in the Cenozoic of Europe and Africa (Seward 1924), and included in different species, have been grouped historically under the species *Acrostichum lanzaeanum* which was created for that purpose, owing to their similar shape and pinnule venation which only varies in size (Álvarez-Ramis and Fernández-Marrón 1995). Later, Barthel (1976) integrated all the known fossil species of *Acrostichum* into a single species named *Acrostichum aureum* Linnaeus, 1753 fossilis, but this grouping is based on different organs (e.g. rhizomes, petioles and pinnae) and ages, and, therefore, such inclusion has been rejected by some authors. We follow Awasthi et al. (1996), and reject Barthel's view. Arnold and Dauguerty (1963), who studied fossil samples with an exceptionally well-preserved *Acrostichum*, defined *Acrostichum preaureum* Arnold & Daughtery 1963, owing to its anatomic resemblance to the recent species *Acrostichum aureum*. For this reason, Álvarez-Ramis and Fernández-Marrón (1995) suggested that all remains classified as *Acrostichum lanzaeanum* in Spain be included in the species *Acrostichum preaureum*. Our fossil samples are included in *Acrostichum lanzaeanum* as they have pinnules macromorphologically similar to those of fossil remains found in Spain and Europe, and have no anatomic data

which could be used to include them in *Acrostichum preaureum* Arnold & Daughtery 1963. *Acrostichum lanzaeanum* shares many similarities with the recent species *Acrostichum aureum*, *Acrostichum speciosum* Willdenow, 1810 and *Acrostichum danaeifolium* Langsdorff & Fischer, 1810, such as morphology and venation.

Family **Dennstaedtiaceae** Lotsy, 1909Genus ***Pteridium*** Gleditsch ex Scopoli, 1760***Pteridium*** sp.

(Plate I, H, L)

Material studied. LV6-85-1A/1B.

Occurrence. The genus *Pteridium* is found in the Early Miocene (Ramblian/Early Aragonian) of Rubielos de Mora (Barrón and Diéguez 2001) and the Late Miocene (Late-Middle Vallesian) of the La Cerdanya Basin (Barrón 1997).

Description. Fragment of pinna with triangular shape, 3.27 cm in length and 1.9 cm in width; midvein is straight and thick. Pinnules are slightly falcate with acute apices, or rounded in the distal part; pinnules all sessile, alternate and small with entire margin; preserved up to 0.65–1.42 cm long and 0.20–0.38 cm wide. Midvein of pinnules is present, wide and straight with secondary veins branching up dichotomously twice, ending in the margin.

Remarks. The fossil remains are macromorphologically similar to the extant *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, 1879, showing the same venation and shape of pinnules. However, they differ in two aspects: in the fossil under study, the distal end of the pinna ends in a convex pinnule, and the lobes are absent at the base of the pinnules, while the shape of the extant species is lanceolate, and there are usually lobes at the base of the pinnules. *Pteridium aquilinum* is similar to the fossil species *Pteridium oeningense* (Unger) Hantke, 1954. Macromorphologically, the closest fossil ferns to the studied specimen are described from the Cenozoic flora of the Iberian Peninsula (e.g. Barrón 1997; Barrón and Diéguez 2001). Some of the fossil ferns from the Iberian Peninsula that could give rise to confusion are *Osmunda* sp. (e.g. Barrón and Postigo-Mijarra 2011), *Osmunda parschlugiana* (Unger) Andreanszky, 1959 (e.g. Ferrer et al. 1993; Barrón 1999) and *Pteris* sp. (e.g. Bauzá-Rullán 1956; Sanz de Siria 1996). In *Osmunda* sp., the differences are pinnules present a short petiole, and are opposite. In *Pteris* sp., the pinnules have a serrate margin to the apex, and are opposite, and between the pinnules is a sheet of tissue connecting them at the base; this tissue is parallel to the rachis.

Gymnosperms

Subclass **Pinidae** Cronquist, Takhtajan & Zimmermann, 1966

Order **Pinales** Gorozhankin, 1904

Family **Pinaceae** Sprengel ex Rudolphi, 1830

Genus **Pinus** Linnaeus, 1753

aff. **Pinus** sp. (leaf)

(Plate I, E)

Material studied. LV6-22-1; LV6-38-1.

Description. Acicular leaf. Two-needled bundle; needles preserved up to 11.2 cm long and 0.2 cm wide, straight and slightly curved. Entire margin. Venation not visible.

Remarks. We have used the following criteria (Łańcucka-Środoniowa 1966) for including leaves in the genus *Pinus*: needles, in cross section, are crescent-shaped or triangular in shape, and are occasionally strongly flattened; margins are uneven, sometimes serrated; sides are covered with parallel running rows of stomata; conspicuous central vein on one side; two or more needles in every fascicle. These criteria implicate a well-preserved fossil sample and the cuticle. However, the external appearance of the leaf is typical of that of *Pinus* in the existing literature on the Cenozoic flora of the Iberian Peninsula (e.g. Hernández-Sampelayo and Cincúnegui 1926; Roiron et al. 1999; Barrón and Diéguez 2001; Postigo-Mijarra and Barrón 2013). Mai (1998) proposes the use of a species aggregate – *Pinus hepios* (Unger) Heer, 1855 – for two-needled pines with a short sheath, Oligocene/Early Pliocene in age. In this way, we were able to compare the material studied and many pine species. However, several characteristic features of the leaves are required for assignment to this species, such as lower surface with stomatal rows, epidermal teeth present between the stomatal rows, and the regular arrangement of the peripheral resin ducts (Mai 1998). The fossil samples have needles twinned and are of the same age as those proposed by Mai (1998). However, they do not preserve some of the aforementioned characteristics, and it is therefore not possible to include them in this species.

aff. **Pinus** sp. (seed)

(Plate I, G)

Material studied. LV6-102-1A/1B.

Description. An isolated winged seed, elliptical in outline, 22 mm long and 3 mm broad, seed not visible; wing apex rounded, striation parallel.

Remarks. We can quote the following characteristics as identification of the seeds of *Pinus*: smooth interior wall of the seed, exterior walls displaying regular minute pitting, presence of lateral longitudinal ridges and pitted sculpture

of the surface, absence of a longitudinal chalazal depression at the apex (Łańcucka-Środoniowa 1966); small seed, not stretching out of the wing outline, wing with the straight dorsal side, proximally rounded, regularly convex on the ventral side (Kvaček et al. 1993); seed broadly oval to rounded, located basipetally and asymmetrically or symmetrically to wing, apex obtuse, striation indistinct and parallel (Teodoridis and Sakala 2008). Although in the fossil sample only some external features are present, such as lateral longitudinal ridges and wing with the straight dorsal side and convex on the ventral side, these are the usual features found in the seeds of *Pinus* in the Cenozoic flora of the Iberian Peninsula (e.g. Hernández-Sampelayo and Cincúnegui 1926; Roiron et al. 1999; Barrón and Diéguez 2001; Postigo-Mijarra and Barrón 2013).

Angiosperms

Class **Magnoliopsida** Brongniart, 1843

Subclass **Magnoliidae** Novák ex Takhtajan, 1967

Order **Laurales** Jussieu ex Berchtold & Presl, 1820

Family **Lauraceae** Jussieu, 1789

Genus **Daphnogene** Unger, 1845

Daphnogene sp.

(Plate I, C, K)

Material studied. LV3-13-1A/1B; LV6-7-1A/1B; LV6-10-1A/1B; LV6-30-2; LV6-41-1; LV6-64-1; LV6-67-1A/1B; LV6-90-1; LV8-1-1; LVR-1-1; LVR-12-1; LVR-39-2A/2B; LVR-43-1; LVR-52-2A/2B.

Description. Marginal blade attachment. Laminar size microphyll to notophyll, with L:W ratio 2:1 to 3.5:1. Laminar shape elliptic–lanceolate, preserved up to 13.8 cm long and 1.6–4.0 cm wide, medial symmetry with basal symmetry. Margin entire. Acute apex straight shape. Acute base with cuneate or decurrent shape. Primary venation suprabasal acrodromous, and three basal veins. Major secondaries present, excurrent attachment to midvein, forming an angle with it in the middle of the leaf blade of about 45°–50° leaf blade; minor secondaries semicraspedodromous. Areolation shows moderate to good development, with veinlets absent or sometimes with branches.

Remarks. All leaves of Lauraceae reported in this paper are preserved as impressions, and their taxonomical position could not be examined using cuticular analysis (Kvaček 1971; Worobiec 2007). However, on the basis of macromorphology, only artificial morphogenus *Daphnogene* without specific determinations can be reliably distinguished and can be considered as representative of Lauraceae (Worobiec 2007). Macromorphologically, the fossil samples are very similar to the genus *Daphnogene*: margin entire, basal veins suprabasal acrodromous,

secondaries brochidodromous and tertiaries forked percurrent (e.g. Hably 1990, 1993; Kovar-Eder and Hably 2006; Bozukov et al. 2008). The preservation of the fossil remains does not allow for assignment to a particular species. Nevertheless, we can observe that the fossil specimens LV6-7-1A/1B, LV6-30-2, LV6-67-1A/1B and LVR-643-1 are similar to *Daphnogene lanceolata* Unger, 1850: small size with lanceolate, lanceolate-ovate to ovate shape (Hably 1990, 1994; Barrón 1995–1996; Bozukov et al. 2008). This fossil genus is comparable to the recent genus *Cinnamomum* Schaeffer, 1760 (Barrón 1995–1996).

Genus *Laurophyllum* Göppert, 1857

cf. *Laurophyllum* sp.

(Plate I, I)

Material studied. LV6-54-1; LV6-63-1A/1B; LV6-93-2; LVR-16-1A/1B.

Description. Blade attachment marginal. Laminar size microphyll, with L:W ratio 4.7–4.6:1. Laminar shape elliptic–lanceolate, preserved up to 9.1 cm long and 1.34–1.94 cm wide, medial symmetry with basal symmetry. Margin entire. Acute apex with straight shape. Acute base with convex-percurrent shape. Primary venation pinnate and one basal vein. Major secondaries brochidodromous with irregular spacing, inconsistent angle and excurrent attachment to midvein; they form an angle of about 30°–60° with it in the middle of the leaf blade. Marginal secondary visible or absent. Intersecondary veins perpendicular to the midvein, their length being less than 50% of subjacent secondary, distal course not visible. Intercostal tertiary veins probably opposite percurrent, with straight course or reticulate and obtuse–acute angle to midvein. Epimedial tertiaries not visible, or probably opposite percurrent, with perpendicular to the midvein course, and exmedial course parallel to intercostal tertiary. Areolation not visible, or shows moderate to good development, with veinlets sometimes with one branch and simple terminals or absent.

Remarks. The studied fossil remains morphologically resemble *Laurophyllum*, particularly the fossil remains LV6-63-1A/1B. Their common features are as follows: margin entire, wide midvein near the basis getting narrower towards the apex, brochidodromous venation with irregular spacing, a large distance between the major secondary veins, perpendicular tertiary veins with straight course and well-developed areolation, but free-ending veinlets absent (e.g. Hably 1990, 1993; Kvaček et al. 1993; Worobiec 2007; Bozukov et al. 2008; Holý et al. 2012). However, in the absence of cuticle, we cannot make a more specific taxonomic assignment (Kvaček 1971; Worobiec 2007).

Subclass **Rosidae** Takhtajan, 1967

Order **Saxifragales** Berchtold & Presl, 1820

Family **Hamamelidaceae** Brown, 1818

Genus *Parrotia* Meyer, 1831

cf. *Parrotia* sp.

(Plate I, F)

Material studied. LV6-20-1.

Description. Blade attachment marginal. Laminar size microphyll, with L:W ratio 3.5:1. Laminar shape elliptic, preserved up to 7.8 cm long and 2.23 cm wide, medial symmetry with basal symmetry. Margin entire. Apex not visible. Obtuse base with convex shape. Primary venation pinnate and five basal veins. Major secondaries probably eucamptodromous or brochidodromous with gradually increasing proximally spacing, one pair of acute basal secondaries and decurrent attachment to midvein; up to three pairs of secondary veins have been preserved running off the primary vein, forming an angle of about 25°–30° with it in the middle of the leaf blade; minor secondaries probably brochidodromous; intramarginal secondary present. Intersecondaries span less than 50% of the length of the subjacent secondary; proximal course is parallel to major secondary, and distal course is perpendicular to a subjacent major secondary; occur at usually one per intercostal area frequency. Intercostal tertiary veins opposite percurrent with straight or sinuous course, sometimes alternate; obtuse angle to midvein (95°–110°); tertiary angle decreases exmedially; five preserved tertiary veins occur per 1 cm of the secondary-vein length. Epimedial tertiaries opposite percurrent, sometimes alternate percurrent, with perpendicular to the midvein course and parallel to the intersecondary, and exmedial course parallel to intercostal tertiary or basiflexed. Areolation shows probably moderate development, and veinlets are not visible.

Remarks. For the identification of *Parrotia*, Krajewska (1998) proposes the following as identifying features: the shape of the leaves (obovate, or narrowly ovate or oblong, leaf-base rounded or weakly cordate, or rounded-cuneate, and somewhat asymmetrical, leaf apex rounded), the configuration of the leaf margin (margin entire all along the leaf base, but in the apical part of the blade coarsely crenate) and the characteristic arrangement of the lowest pair of secondary veins. The fossil sample does not retain the cuticle, but is similar to *Parrotia* because of its convex base, smooth margin only in its base and one pair of acute basal secondaries arranged in the same way as those described by Krajewska (1998). The other characteristics mentioned by this author have not been identified owing to the sample's poor state of preservation.

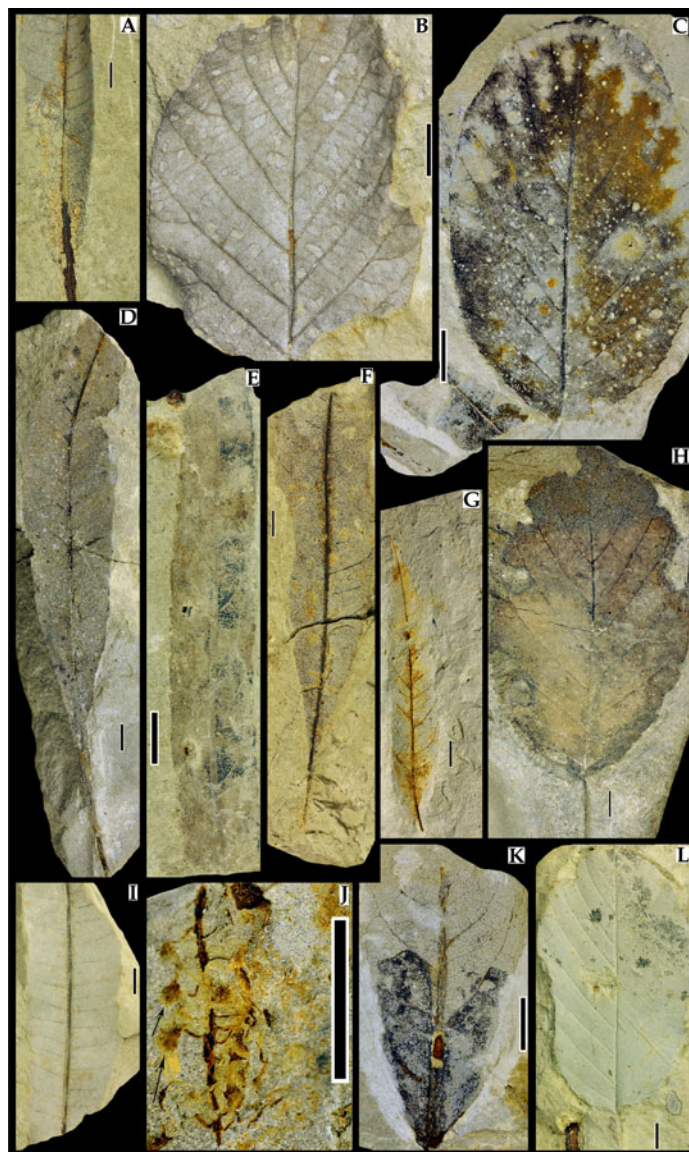


Plate II. (Colour online) Scale bar is 1 cm. A, D, E, F and I. *Myrica* sp. LV6-8-1A, LV6-9-1B, LV6-25-1A, LV6-46-1B and LV6-96-1. B. *Alnus* cf. *gaudinii* (Heer) Knobloch & Kvaček, 1976. LV1-1-1A. C. *Alnus* cf. *julianiformis* (Stenberg) Kvaček & Holý, 1998. LV6-3-1B. G. cf. *Salix* sp. LVR-38-1B. H. *Alnus* sp. LVR-60-1A. J. Dicotyledones *sensu lato*. LV6-75-2: arrows point at two flowers. K. *Salix* cf. *variens* Göppert *sensu lato*, 1855. LV6-87-1A. L. Betulaceae gen. et sp. Indet. LV6-26-1A.

Order **Fagales** Engler, 1892

Family **Betulaceae** Gray, 1822

Genus *Alnus* Miller, 1754

Alnus cf. *gaudinii* (Heer) Knobloch & Kvaček, 1976
(Plate II, B)

Material studied. LV1-1-1A/1B; LV6-85-2A/2B.

Occurrence. This species is found in the Early Miocene (Ramblian/Early Aragonian) of Rubielos de Mora (Barrón and Diéguez 2001). In Europe, it is known from the Early Oligocene to Late Miocene (Kvaček and Walther 1998).

Description. Blade attachment marginal. Laminar size notophyll to mesophyll with L:W ratio 1.4–1.5:1. Laminar shape elliptic, preserved up to 9.8 cm long and 5.1–6.3 cm wide, medial symmetry with basal symmetry. Margin unlobed with serrate teeth. Obtuse base with convex or cordate shape. Primary venation pinnate and one basal vein. Major secondaries semicraspedodromous with regular spacing, uniform angle and excurrent attachment to midvein; up to 7–12 pairs of secondary veins preserved, running off the primary vein, forming an angle of about 40°–60° with it in the middle of the leaf blade; minor secondaries semicraspedodromous. Intercostal tertiary veins opposite percurrent with straight or convex course,

sometimes sinuous, obtuse angle to midvein (115° – 140°) with consistent vein angle; four to seven preserved tertiary veins occur per 1 cm of the secondary-vein length. Epimedial tertiaries opposite percurrent, with perpendicular to the midvein course, and exmedial course parallel to intercostal tertiary. Areolation badly preserved. Single order of teeth. Sinus rounded in shape, with tooth shape concave/straight.

Remarks. The leaves of *Alnus gaudinii* are macromorphologically characterised by a semicraspedodromous venation, a simple serrate leaf margin with small and acute teeth, and a slightly asymmetric base (Zastawniak and Walther 1998). Additional characteristics used for its identification (Worobiec and Szykiewicz 2007) are as follows: leaf-base predominantly cordate, sometimes rounded, secondary-vein loops present and ending mostly in sinuses of teeth, areoles imperfectly developed with irregular shape, large size of areoles and veinlets mostly multiple branched. However, a cuticular analysis should be used for a more accurate taxonomic differentiation between the various genera of Betulaceae (Worobiec and Szykiewicz 2007). The studied fossil samples have some of these macromorphologic characteristics; however, the poor state of preservation and absence of cuticle do not permit precise taxonomic classification. Nevertheless, the following characteristics could be observed: semicraspedodromous venation, simple, serrate margin with acute teeth, short apical sides and long basal sides, and generally areoles with irregular shape. With regard to fossil species of alder cited from the Miocene of the Iberian Peninsula, our studied specimens can be differentiated by three characteristics: secondary venation, serrate margin and morphology of the areoles. They differ from *Alnus adscendens* (Goepfert) Zastawniak & Walther, 1996 (Barrón and Postigo-Mijarra 2011) and *Alnus* cf. *sporadum* Unger, 1867 (Barrón and Postigo-Mijarra 2011) in the doubly serrate margin of these two fossil species, from *Alnus julianiformis* (Sternberg) Kvaček & Holý, 1998 (Roiron et al. 1999) in the craspedodromous venation of the latter and from *Alnus occidentalis* Rérolle, 1885 (Rérolle 1884–85) in its well-developed polygonal areoles. The fossil leaf of *Alnus gaudinii* is most similar to the extant species *Alnus nitida* (Spach) Endlicher, 1847, as both present a semicraspedodromous venation, and similar morphology of leaves (elliptic shape, cuneate base and straight apex). However, it should be pointed out that *Alnus nitida* also exhibits – although less frequently – many leaves with rounded, cordate or asymmetric bases, and convex apex with obtuse angles.

Alnus cf. *julianiformis* (Stenberg) Kvaček & Holý, 1998
(Plate II, C)

Material studied. LV4-1-1A/1B; LV6-3-1A/1B; LV6-30-1A/1B.

Occurrence. This species is found from the Early Miocene (Ramblian/Early Aragonian) of Rubielos de Mora (Roiron et al. 1999) to the Middle Miocene (Middle to Late Aragonian) of the Madrid Basin (Fernández-Marrón et al. 2002, 2004). In Europe, it has also been described from the Early Miocene to Early Pliocene (Worobiec and Szykiewicz 2007).

Description. Blade attachment marginal. Laminar size notophyll with L:W ratio 1.6–1.5:1. Laminar shape elliptic, up to 10 cm long and 6.33 cm wide. Medial symmetry with basal symmetry. Margin unlobed with serrate teeth. Obtuse apex with convex shape. Obtuse base with convex shape. Primary venation pinnate with one basal vein. Simple agrophic veins present. Major secondaries craspedodromous with regular spacing, uniform angle and excurrent attachment to midvein; up to eight pairs of secondary veins run off the primary vein, forming an angle of about 30° – 50° with it in the middle of the leaf blade; minor secondaries craspedodromous. Intercostal tertiary veins opposite percurrent, with mostly straight course, obtuse to perpendicular angle to midvein (90° – 140°) with consistent vein angle; up to five tertiary veins occur per 1 cm of the secondary-vein length. Epimedial tertiaries opposite percurrent, with perpendicular to midvein course, and exmedial course parallel to intercostal tertiary. Areolation shows good development. Preserved and branched veinlets. Tooth spacing regular, with a single order of teeth, and up to 4 teeth/cm. Sinus rounded in shape, with tooth shape straight/concave, concave/convex or concave/concave.

Remarks. *Alnus julianiformis* is very similar to *Alnus gaudinii*. It is distinguishable by its cuticle (Worobiec and Szykiewicz 2007). The main macromorphologic criteria for its differentiation are (Zastawniak and Walther 1998) the major secondary venation (*Alnus julianiformis* has craspedodromous venation, while *Alnus gaudinii* is semicraspedodromous), and the base shape, as *Alnus gaudinii* usually has asymmetric bases. Worobiec and Szykiewicz (2007) add the following macromorphological distinctive characteristics for *Alnus julianiformis*, 1998: obtuse leaf base, craspedodromous venation, the absence of secondary-vein loops, areolation well developed, with areoles polygonal in shape and small in size, veinlets simple or branched, and secondary veins terminating inside the teeth. The fossil samples in our study display some characteristics of *Alnus julianiformis*: in the specimen LV6-3-1A/1B, a craspedodromous venation can be observed with well-developed areoles, veinlets simple or with one branch, and leaf base convex with obtuse angle. The following differences can be observed in the species found in the Miocene of the Iberian Peninsula: *Alnus adscendens* (Barrón and Postigo-Mijarra 2011) and *Alnus* cf. *sporadum* (Barrón and Postigo-

Mijarra 2011) have double-serrate margin; *Alnus gaudinii* (Barrón and Diéguez 2001) and *Alnus occidentalis* (Rérolle 1884–85) have a semicraspedodromous venation. *Alnus julianiformis* is similar to extant *Alnus japonica* (Thunberg) Steudel, 1840 and *Alnus trabeculosa* Handel-Mazzetti, 1922. Macromorphologically, *Alnus julianiformis* has many resemblances to *Alnus japonica*, but its epidermal structure is different (Worobiec and Szykiewicz 2007). Usually, *Alnus japonica* has elliptic leaves with straight apex and cuneate base, but some of its leaves can present convex, acuminate or emarginate apex; in addition, it has asymmetric bases, or, less frequently, decurrent bases. *Alnus trabeculosa* has a very similar cuticular structure to that of *Alnus julianiformis* (Worobiec and Szykiewicz 2007), but macromorphologically is somewhat different from *Alnus julianiformis* owing to the rounded or cordate base of its leaves and a greater number of major secondary veins. In *Alnus trabeculosa*, the elliptical leaves with acuminate or straight apex and convex or cordate bases are more common, but, sometimes, convex apex or emarginated apex with cuneate bases can be present.

Alnus sp.

(Plate II, H)

Material studied. LV6-2-1A/1B; LV6-4-1A/1B; LV6-20-2; LV6-31-1A/1B; LVR-18-1; LVR-56-1; LVR-60-1A/1B.

Description. Leaf attachment petiolate. Blade attachment marginal. Laminar size notophyll–macrophyll with L:W ratio 1.5–2.0:1. Laminar shape elliptic, up to 18.5 cm long and 4.06–12.5 cm wide, medial symmetry with basal symmetry, sometimes leaf medially asymmetrical with basal insertion asymmetrical. Margin unlobed with some badly preserved serrate teeth. Apex acute to obtuse, with convex or straight shape. Obtuse–acute base with convex-rounded or decurrent shape. Primary venation pinnate with one basal vein, and sometimes simple agrophic veins. Major secondary veins with regular spacing, uniform angle, and excurrent or proximal secondaries decurrent attachment to midvein; up to 11 pairs of secondary veins preserved, running off the primary vein, forming an angle of about 40°–60° with it in the middle of the leaf blade. Intercostal tertiary veins opposite percurrent, with straight, convex or sinuous course, obtuse angle to midvein (90°–130°), with consistent vein angle; up to four preserved tertiary veins occur per 1 cm of the secondary-vein length. Epimedial tertiaries opposite percurrent, with perpendicular to midvein course, and exmedial course parallel to intercostal tertiary. Areolation shows moderate to good development, and preserved veinlets not visible or mostly branched.

Remarks. In the absence of a cuticular study, the allocation of a genus within the family Betulaceae has

been made, taking into account the morphology of the areoles and veinlets, and the type of margin (Worobiec and Szykiewicz 2007). *Carpinus* Linnaeus, 1753, may have no, or, occasionally, simple veinlets, and its areoles tend to be tetragonal. *Betula* Linnaeus, 1753, has well-developed areoles and multiple branched veinlets. Finally, *Alnus* can present areoles with polygonal, tetragonal or irregular shapes, but veinlets are simple or with one or two branches. In general, *Alnus* has a simple serrate margin with acute and small teeth, and apical short side and long basal side; the other genera have doubly serrate margin. As *Corylus* Linnaeus, 1753, and *Ostrya* Scopoli, 1760, are less abundant taxa, using them for the taxonomic determination of fossil remains is frequently dubious (Worobiec and Szykiewicz 2007).

Betulaceae gen. et sp. Indet

(Plate II, L)

Material studied. LV3-1-1A/1B; LV3-2-1; LV3-3-1; LV3-4-1; LV3-5-1A/1B; LV3-7-1/7-2/7-3; LV3-8-1; LV3-9-1; LV3-10-1; LV3-12-1; LV3-14-1A/1B; LV3-15-1A/1B; LV3-16-1A/1B; LV3-17-1A/1B; LV3-18-1; LV3-19-1A/1B; LV3-20-1A/1B; LV6-1-2; LV6-6-1A/1B; LV6-11-1; LV6-12-1/12-2; LV6-14-1A/1B; LV6-17-1A/1B; LV6-23-1; LV6-26-1A/1B; LV6-27-1; LV6-28-1A/1B; LV6-32-1; LV6-33-1; LV6-35-1A/1B; LV6-36-1A/1B; LV6-39-1; LV6-39-2; LV6-40-1A/1B; LV6-47-1; LV6-48-1A/1B; LV6-48-2A/2B; LV6-49-1; LV6-49-2; LV6-51-1; LV6-52-1; LV6-53-1; LV6-57-1A/1B; LV6-59-1A/1B; LV6-66-1A/1B; LV6-68-1; LV6-70-1A/1B; LV6-71-1A/1B; LV6-74-2A/2B; LV6-78-1A/1B; LV6-78-2; LV6-79-1A/1B; LV6-86-1A/1B; LV6-86-2; LV6-86-3A/3B; LV6-86-4A/4B; LV6-88-1; LV6-92-1A/1B; LV6-93-1A/1B; LV6-95-1; LV6-97-1; LV6-98-1; LV7-1-1A/1B; LV7-2-1; LVR-2-1A/1B; LVR-4-1-1A/1B; LVR-7-1; LVR-8-1; LVR-19-1A/1B; LVR-21-1A/1B; LVR-23-1A/1B; LVR-25-1; LVR-27-1A/1B; LVR-28-1; LVR-29-1A/1B; LVR-29-2A/2B; LVR-30-1A/1B; LVR-31-1; LVR-32-1A/1B; LVR-34-1; LVR-36-1A/1B; LVR-39-1A/1B; LVR-41-1A/1B; LVR-42-1; LVR-46-1; LVR-47-1A/1B; LVR-48-1A/1B; LVR-48-2; LVR-50-1; LVR-51-1A/1B; LVR-53-1; LVR-54-1; LVR-61-1; LVR-63-1.

Description. Leaf attachment petiolate. Blade attachment marginal. Laminar size microphyll–mesophyll, with L:W ratio 1.5–2.1:1. Laminar shape elliptic, preserved up to 11.4 cm long and 3.6–5.6 cm wide, medial symmetry with basal symmetry. Margin unlobed. Obtuse or acute apex angle, with convex or straight shape. Obtuse base angle with convex shape. Primary venation pinnate with one basal vein. Major secondary venations with regular spacing, uniform angle and excurrent attachment to midvein; up to 10 pairs of preserved secondary veins run off the primary vein, forming an angle of about 35°–55°.

Intercostal tertiary veins opposite percurrent, sometimes alternate, with straight, sinuous or convex course, obtuse angle to midvein (100° – 145°) with consistent vein angle; up to five preserved tertiary veins occur per 1 cm of the secondary-vein length. Epimedial tertiaries opposite percurrent, with perpendicular or acute to midvein course, and exmedial course parallel to intercostal tertiary.

Remarks. The preservation of the fossil remains and the characteristics observed do permit the identification of the family Betulaceae.

Family **Myricaceae** Richard ex Kunth, 1817

Genus **Myrica** Linnaeus, 1753

Myrica sp.

(Plate II, A, D, E, F, I)

Material studied. LV6-8-1A/1B; LV6-9-1A/1B; LV6-18-1A/1B; LV6-25-1A/1B; LV6-37-1A/1B; LV6-46-1A/1B; LV6-60-1; LV6-76-1A/1B; LV6-94-1A/1B; LV6-96-1.

Description. Leaf attachment petiolate. Blade attachment marginal. Laminar size microphyll–mesophyll, with L:W ratio 4.5:1. Laminar shape linear-oblongate, preserved up to 16.3 cm long and 1.6–3.6 cm wide, medial symmetry with basal symmetry. Margin entire or unlobed, with margin type not visible, or with some badly preserved serrate–crenate teeth. Acute base with cuneate to decurrent shape. Primary venation pinnate with one basal vein. Major secondaries probably brochidodromous, with irregular spacing, uniform angle and excurrent attachment to midvein; pairs of secondary veins run off the primary vein, forming an angle of about 50° – 90° with it in the middle of the leaf blade. Intersecondaries span less than 50% of the subjacent secondary; their frequency is less than one per intercostal area; proximal course is parallel to major secondaries. Areolation shows moderate to good development.

Remarks. The preservation of the samples and the absence of cuticle do not allow their attribution to any particular species. However, the following observations can be made. From a macromorphological point of view, three sets can be distinguished: (1) samples such as LV6-8-1A/B and LV6-9-1A/B, very similar to those found in Rubielos de Mora by Barrón and Diéguez (2001), which those authors identified as *Myrica banksiaefolia* Unger, 1850. However, Barrón and Diéguez revealed a high degree of polymorphism, establishing a synonymy with *Myrica arenasi* Arenes & Depape, 1956, and *Myrica longifolia* Unger, 1850 (Barrón 1999); (2) samples such as LV6-25-1, similar to those described by Roiron et al. (1999) in Rubielos de Mora, and identified as *Myrica lignitum* (Unger) Saporta, 1865 *sensu* Ettingshausen & Standfest, 1888; and (3) samples such as LV6-96-1, similar to those described by Barrón (1999) as *Myrica longifolia*. The genus *Myrica* can sometimes be confused with genera

Comptonia L'Héritier de Brutelle ex Aiton, 1789, by its venation and the shape of its leaves, and also with *Engelhardia* Leschenault de la Tour ex Blume, 1825. *Myrica* has symmetrical leaves and cuneate-decurrent bases, which is a diagnostic feature, while *Comptonia* also has cuneate and symmetrical bases, but presents a lobed irregular margin whose sinuses are very close to the midvein. In *Engelhardia*, the leaves are always symmetric, and smaller than in *Myrica*.

Order **Malpighiales** Jussieu ex Berchtold & Presl, 1820

Family **Salicaceae** Mirbel, 1815

Genus **Salix** Linnaeus, 1753

Salix cf. *varians* Göppert *sensu lato*, 1855

(Plate II, K)

Material studied. LV6-87-1A/1B.

Description. Blade attachment marginal. Laminar size microphyll. Preserved laminar shape obovate, preserved up to 5.2 cm long and 3.2 cm wide, medial symmetry with slight basal asymmetry. Acute base with cuneate shape or probably decurrent. Primary venation pinnate, and one basal vein. Major secondaries, probably brochidodromous or semicraspedodromous, and decurrent attachment to midvein; up to four pairs of preserved secondary veins running off the primary vein, forming an angle of about 50° – 60° with it in the middle of the leaf blade. Intercostal tertiary veins opposite percurrent with straight course; obtuse angle to midvein (110° – 115°); tertiary angle probably decreases exmedially. Epimedial tertiaries alternate percurrent, with acute to the proximal midvein course, and exmedial course parallel to intercostal tertiary. Areolation shows moderate development, and veinlets mostly have two or more branches (usually dichotomous), their terminals being tracheoid idioblasts.

Remarks. The studied sample shares many features with the species *Salix varians*, such as (Worobiec et al. 2008, 2012) venation pinnate, primary vein straight of stout thickness, leaf base obtuse or decurrent, major secondary venation semicraspedodromous–brochidodromous, secondaries curving upwards, running almost parallel to the leaf margin, tertiary veins percurrent. However, owing to the poorly preserved sample and the absence of cuticle, other characteristics of the species, such as the morphology of its leaf margin, are not distinguishable, meaning a more accurate taxonomic attribution cannot be made. Another species similar to the studied fossil sample is *Salix angusta* Braun, 1851 (Zastawniak 1972); however, this differs in that it has a linear-lanceolate shape. *Salix varians* is morphologically similar to the extant species *Salix fragilis* Linnaeus, 1753 and *Salix triandra* Linnaeus, 1753; however, it presents a different cuticular structure. *Salix bonplandiana* Kunth,

1817 is the species with the most similar cuticular structure (Worobiec et al. 2008).

Occurrence. This species is not attested in the Cenozoic of the Iberian Peninsula.

cf. *Salix* sp.

(Plate II, G)

Material studied. LV6-5-1; LV6-15-1; LV6-42-1; LV6-45-1; LVR-3-1; LVR-15-1A/1B; LVR-38-1A/1B; LVR-44-1A/1B; LVR-66-1.

Description. Leaf attachment petiolate. Blade attachment marginal. Laminar size microphyll, with L:W ratio 6:1. Laminar shape lanceolate, preserved up to 11 cm long and 1.7 cm wide, medial asymmetry. Acute apex with straight shape. Primary venation pinnate with one basal vein. Major secondaries mixed: semicraspedodromous at the base, and distally brochidodromous, with irregular spacing and inconsistent angle, and excurrent attachment to midvein; pairs of secondary veins run off the primary vein, forming an angle of about 40°–60° with it in the middle of the leaf blade. Intersecondaries span less than 50% of the subjacent secondary (frequency: usually one per intercostal area), proximal course is generally parallel to major secondaries, sometimes perpendicular to midvein, and distal course is parallel to major secondary vein. Intercostal tertiary veins opposite percurrent, with straight or sinuous course, obtuse angle to midvein (115°–145°), with vein angle decreasing exmedially; up to eight preserved tertiary veins occur per 1 cm of the secondary-vein length. Epimedial tertiaries opposite percurrent, with perpendicular to midvein course, and exmedial course parallel to intercostal tertiary.

Remarks. In the identification of the genus *Salix*, important features are as follows (Worobiec et al. 2008, 2012): leaf margin simple serrate with small teeth, intersecondary veins, venation semicraspedodromous or brochidodromous, and tertiary venation weakly percurrent or composite intersecondary. The degree of preservation only allows the partial observation of venation described for this genus.

Dicotyledones *sensu lato*

(Plate II, J)

Material studied. LV6-75-2; LV12-1-1.

Description. Raceme inflorescence; up to 1.64 cm long and 0.53 cm wide; apical and basal zones absent, stem not visible.

Remarks. It has not been possible to determine the taxonomy.

Discussion

Sedimentary setting

The deposits exposed where fossil remains were collected are very similar to lithofacies associations SM–MS (Sandstone/Mudstone–Mudstone/Sandstone) (Luzón 2005), and are interpreted as mid-distal sectors of alluvial fans. These lithofacies associations are generally characterised by stable floodplains crossed by incised, straight or, occasionally, sinuous channels with sandy bedload. The deposits from distal-fan areas are characterised by unconfined flows with suspended load which show pedogenetic features and organic activity. These areas are suitable for the growth of vegetation. Overbank processes are common, and sandy levees and crevasse splays developed in the channel-adjacent overbank areas. Shallow pond deposits existed in interchannel areas, with soils developing occasionally during periods of low sedimentation rate and, sometimes, gypsum forming during periods of intense evaporation (Luzón 2005). Vegetation could grow on the shores of these ponds.

The site deposits at La Val consist of mudstone and sandstone (Figure 2). The sandstone is described as the result of the slowdown of water flows no longer confined to the fluvial channels through which they circulated owing to lateral overflow. The mudstone is interpreted as overflow or flood deposits in the areas between the channels (Macías et al. 1986–1987). Sedimentation will be coarse-grained in the areas closest to the entry point of the water, and fine-grained in more distant areas. The site presents a lateral variation in the sandstone/mudstone ratio, increasing towards the West and decreasing towards the East. This variation may be related to a fluvial channel that emerges partially, to the West, and which may have been the source of the water contributions. The layers contain bioturbation and the fossil remains of roots, as well as concretions and nodules that would indicate soil processes, more frequently in the mudstone beds. There are very small (millimetre-thick) layers of gypsum in the site, which are interpreted as periods of intense evaporation as the result of extremely dry conditions (Luzón 2005). The fossil remains of plants in the La Val site are situated especially in the mudstone beds, and most of them correspond to leaves. Fragments of wood and some inflorescences and seeds have also been collected.

Taphonomy

In accordance with Martín-Closas and Gomez (2004), the following taphonomical processes were identified in this study:

- (1) *Necrological processes: herbivory:* Most leaves present damage by insects. This damage is consistent with feeding traces, probably owing to caterpillars (e.g. LVR-60-1A/1B).

- (2) *Biostratinomical processes: transport by wind* – Although their presence is scarce, examples of small sized, young leaves, were identified, as well as of some coniferous leaves (e.g. LV6-38-1) and of winged seeds (e.g. LV6-102-1A-1B). These small, young leaves usually have long petioles. *Transport by water* – There are leaves with ruptures (e.g. LV1-1-1A/1B), leaves curled into themselves and fragments of leaves. The debris contains a diversity of remains (leaves, some seeds and inflorescences, pieces of wood and rhizomes) but leaves and pieces of wood are predominant. The size of the leaves varies, from microphyll to macrophyll, but notophyll dominates. The remains are often isolated, occasionally appearing in groups of few elements with an observable preferential orientation. In larger leaves, abaxial surfaces are generally found facing upwards. *Absence of transport* – In some layers, roots are found in life position. *Biological–Biochemical degradation* – Skeletonisation is apparent in some leaves (e.g. LV6-3-1A/1B). *Plant remains deposited under dysaerobic or aerobic conditions* – impressions are dominant in sandstone or sandy levels with predominance of oxygenated environment, while carbonaceous compressions predominate in mudstone, indicating a high rate of sedimentation (Martín-Closas 1995).
- (3) Fossil-diagenetic processes: dissolution of cuticles – the cuticles have not been preserved.

Three taphoflorae were identified in the La Val site: autochthonous, para-autochthonous and allochthonous taphoflorae.

Autochthonous taphoflora

There are the fossil remains of small roots in life position, and the mould of the root of a tree has been identified in one of the levels (LV6). However, these remains have not preserved any features to facilitate their ascription to a particular taxon.

Para-autochthonous taphoflora

In general, the fossil remains do not present any preferential orientation; they appear isolated without forming concentrations, and usually show biological–biochemical degradation. There is an over-representation of leaves of the Betulaceae family (*Alnus* cf. *julianiformis*, *Alnus* cf. *gaudinii* and *Alnus* sp.): these account for up to 70% of all collected samples. The remainder of the plant macro-remains are under-represented compared to the Betulaceae remains. This may indicate the deciduous character (Martín-Closas and Gomez 2004) of the

Betulaceae species compared with other taxa. The size varies from microphyll to macrophyll; however, notophyll is more common. There could be a variety of reasons for this preferential distribution of intermediate sizes (notophyll) (Gastaldo et al. 1996): first, a high probability that mainly leaves from the canopy top and forest margins will be introduced into the depositional environment; secondly, the probability that only the relatively small leaves with intact apices and bases are liable to be collected and uncovered complete and, therefore, able to be measured; and thirdly, the possibility that anomalously large leaves may be introduced into the assemblage from regenerative juveniles, following the death of the aerial stems of certain flood-plain taxa. However, the wind's capacity to select sizes could have contributed to the arrival of this type of remains (Ferguson 1985). Of the samples identified as Betulaceae, most correspond to entire leaves and leaves with some small breakages. This implies that the remains fell by gravitational force and/or were seldom transported by water. It must also be added that the degree of transport by water of these remains must necessarily have been short, because the leaves of *Alnus* rapidly degrade during transport by water (Ferguson 1985; Spicer 1991). In general, wider and bigger leaves were deposited with the abaxial side facing upwards, suggesting a gravitational fall from the tree without subsequent transport (Gastaldo et al. 1996), and indicating the original proximity to the deposit area. One set of plant remains corresponds to leaves curled into themselves; we interpret these as having been dragged along the bottom for a short period of time. Among the remains of the Lauraceae family, there is a small group with elliptic-shaped leaves (*Daphnogene* sp.) of medium size (notophyll) which often have small breakages, suggesting that they were transported for a short time by water. There are different plant organs of the family Equisetaceae (*Equisetum parlatorii*) – rhizomes and stems – and in the rhizomes, the tubers can be observed in anatomical connection. The type and size of the preserved plant organs would indicate transport by water (Martín-Closas 1995), although this would have been of short duration, given that some plant organs are anatomically connected. There are some small remains of ferns corresponding to the pinnules and broken pinnae of *Pteridium* and *Acrostichum lanzaeanum*. Generally, the ferns are preserved with their fronds degraded after death while still attached to the living plant, and this complicates their fossil record (Martín-Closas and Gomez 2004). When such remains appear, they are usually associated with catastrophic events, such as floods, strong winds and storms, which produce, and drag the plant remains to, sedimentation areas. The presence of complete and well-preserved remains is possible only in very specific conditions corresponding to a flooding event that included riverbank collapse (Martín-Closas 1995). The existence of fragmented remains would indicate both transport by

water – although not over a long distance, as this type of leaf degrades quickly – and a catastrophic origin.

Allochthonous taphoflora

There are leaves from the Betulaceae family with many tears, some of them following leaf venation, indicating longer transportation by water than in the case of the parautochthonous remains. In this set, there is a small group of very small leaves (microphyll) and juvenile leaves, also of small size, which were transported by wind (Spicer 1981, 1989). According to Spicer (1981), the small leaves were able to endure considerable transportation in streams without breaking. Some of them present small tears, which would imply further transport by water. The Lauraceae family (*Daphnogene* sp. and cf. *Laurophyllum* sp.) constitutes 11% of all the collected fossil samples. Two types of morphologies are identified within the *Daphnogene* genus: lanceolate–ovate and elliptic shape. The more widespread morphology consists of leaves of a lanceolate–ovate shape which are usually small in size (microphyll). These lanceolate leaves seem to correspond to light leaves (Hably 1990, 1994), and as they are more exposed to atmospheric agents, they could have been transported by wind (Spicer 1981, 1989). Our interpretation is that lanceolate leaves were transported by wind: the preserved long petioles in some of them would have

facilitated this kind of transport. Some of them have small tears, indicating that they would have subsequently suffered a short transport by water. In the case of cf. *Laurophyllum* sp., the leaves do not present breaks, and are small in size (microphyll), pointing to wind as the main transport mechanism (Ferguson 1985). The family Salicaceae (cf. *Salix* sp. and *Salix* cf. *varians*) represents 6% of the samples. The leaves are microphyll and present tears owing to their having been transported by water. These small leaves would have been transported by wind (Ferguson 1985) before being transported by water. Myricaceae (*Myrica* sp.) has the same proportion of remains as Salicaceae, and their size varies from microphyll to mesophyll, the latter being dominant. In general, the larger samples (mesophyll) present breaks by transport by water, while the small (microphyll) leaves do not have them, indicating that they were transported by wind. The family Hamamelidaceae (cf. *Parrotia* sp.) is only represented by a single sample. This is small in size (microphyll) and has small tears owing to transport by water. We propose mixed transport by wind and water to the place of sedimentation. The leaves and seeds of cf. *Pinus* sp. are scarcely represented, making up a mere 2% of the set. They have no tears, and the pine needles are linked by a short pine shoot. The mechanism of transport was wind. These fossil remains are more allochthonous than the first-described remains. According to Spicer

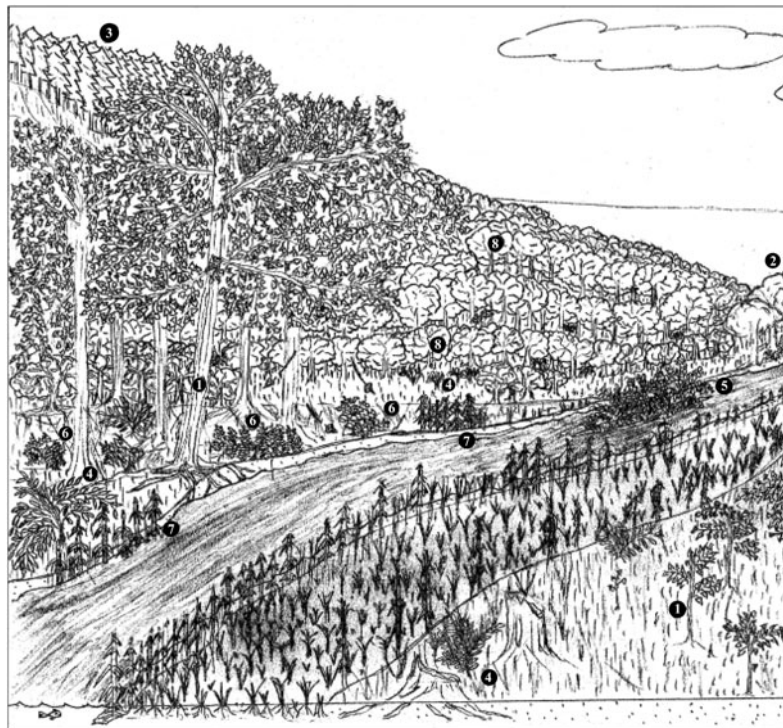


Figure 3. A possible reconstruction of the La Val site during the Late Oligocene/Early Miocene. (1) *Alnus* sp.; (2) Betulaceae; (3) cf. *Pinus* sp.; (4) *Myrica* sp.; (5) cf. *Salix* sp./*Salix* cf. *varians*; (6) ferns; (7) *Equisetum* sp.; (8) Lauraceae (*Daphnogene* sp., cf. *Laurophyllum* sp.) and cf. *Parrotia* sp.

(1981), only coniferous leaves are transported far from their origin by wind. However, Ferguson (1985) states that most winged diaspores will tend to be found within a radius of 100 m: only plumed diaspores, spores and wind-dispersed pollen are likely to be found beyond these limits.

There is one set of plant remains that comprises fragments of leaves, wood remains and other non-identifiable fragments. All of them would have suffered prolonged transport by water. They are not taxonomically identifiable, and in some cases, it is not possible to determine the kind of plant organ to which they belonged.

Palaeoecology

We have used sedimentological and taphonomic data to define the taphofacies of the floodable areas located between fluvial channels. These taphofacies represent mainly flat areas, subject to periodic flooding by channel overflow. Different situations may arise at certain times and locations: first, areas where the water surface is low (waterlogged areas) or disappears, where the vegetation colonises the area, and the soil is developed; secondly, isolated flooded areas that form small lakes or ponds with vegetation growing around them; and thirdly, flooded areas with a connection to the main river course and which function as streams, where the vegetation grows on their banks.

The autochthonous taphoflora indicates that there were, on the one hand, shallow flooded areas colonised by plants partly submerged in water (helophyte vegetation) – *Equisetum* (helophyte/hydrophyte) could live in this area, for instance (Figure 3), and, on the other hand, areas where the water had disappeared, resulting in the formation of soils, and which were colonised by low vegetation (and, perhaps, arboreal forms). The para-autochthonous taphoflora indicates mainly the presence of arboreal vegetation growing on the shores and even on the edges of flooded areas. This vegetation was formed by Betulaceae trees, especially *Alnus*, different ferns (*Pteridium* and *Acrostichum*) and *Equisetum*. *Alnus* (phanerophyte) would have dominated the canopy; *Equisetum* (hemicryptophyte/geophyte/chamaephyte) as well as ferns would have lived on the shores near water (Figure 3), although ferns could also live further from the shores. Some species of *Daphnogene* of the Lauraceae family could have lived in areas closer to the shore.

The allochthonous taphoflora is dominated by Lauraceae (*Daphnogene* and cf. *Laurophyllum*, phanerophytes). Lauraceae would not have lived next to the shores: it thus may have formed the forests located behind the areas dominated by Betulaceae (Figure 3) or the shrubby substrate of the forests of Betulaceae. Hamamelidaceae (cf. *Parrotia*, phanerophyte) would have been part of these forests, or would have been located in even more

remote areas. Myricaceae (*Myrica*, phanerophyte) would have grown generally in areas closer to the flooded areas, forming part of the forests of Lauraceae and Betulaceae, while Salicaceae (cf. *Salix* and *Salix* cf. *varians*, chamaephyte/phanerophyte) would have been found in more remote areas (Figure 3). For this family (Salicaceae), Kvaček (1998) suggests that this element might have formed pure stands along river banks: *Salix* species are often found as pioneers on point bars. The presence in the clays of a number of pioneering plants (such as *Salix*) which colonise point bars in active channels is indirect proof of the existence of such channels (Ferguson et al. 1998). The presence of *Salix* could indicate the existence of a different sedimentation environment, near the studied zone. Pinaceae (cf. *Pinus*, phanerophyte) would have originated in remote areas; according to Łańcucka-Środoniowa (1966), they would have come from mountain slopes (Figure 3).

In general, the sedimentological features and the characteristics of the taphoflora reflect a similar environment to that of the current riparian forests. According to Naiman et al. (2001), the term *riparian* refers to the biotic communities and the environment on the shores of streams, rivers, ponds, lakes and some wetlands, and the term *riparian forest* refers to vegetation directly adjacent to rivers and streams. The riparian forest extends laterally from the active channel to the uplands, thereby including active floodplains and the immediately adjacent terraces (Naiman et al. 2001). The vegetation of these zones grows on soils with groundwater level near the surface and is adapted to periodic flooding. This vegetation has a strong dependency on environmental factors, principally the climate, substrate and hydrological regime. In the Iberian Peninsula, these forests are currently made up of different species of trees and shrubs, mainly conditioned by climate and substrate. *Alnus glutinosa* (the alder) dominates under conditions of high humidity and with few oscillations in temperature, being the most characteristic species in these forests, and growing on the banks of the rivers. In more temperate climates, this species is associated with *Corylus avellana*, *Betula pendula*, *Betula alba* and *Salix atrocinera*. When the conditions are drier and there are stronger variations in temperature, the alders are replaced by ash trees (*Fraxinus excelsior* and *Fraxinus angustifolia*) and poplars (*Populus alba*), in addition to different species of willows (mainly *Salix alba*), with the latter being the pioneer species in these environments. An uncommon but interesting species that appears in temperate climates without strong temperature or hydric variations is *Prunus lusitanica*. This species is a remnant of the evergreen forests of the tropical and warm-temperate–wet climate that existed in the past in the Iberian Peninsula. Among the species of bushes that form part of these forests are *Tamarix* sp., *Nerium oleander* (oleander), *Rubus ulmifo-*

		SARINENA FORMATION										MIOCENE																			
		OLIGOCENE										MIOCENE																			
		EARLY					LATE					EARLY				MIDDLE			LATE												
MARINE STAGE		RUPELIAN					CHATTIAN					AQUITANIAN		BURDIGALIAN		LANGHIAN		SERRAVALLIAN		TORTONIAN			MESSINIAN								
CONTINENTAL STAGE		STAMPIAN										AGENIAN		RAMBLIAN		ARAGONIAN				VALLESIAN		TUROLIAN									
												Early		Late		Early		Middle		Late		Early		Late		Early		M.		Late	
LOCAL ZONES (Cuenca et al. 1992; Daams et al. 1998, 1999)		<i>Therapsomys aff. quadrifidus</i>	<i>Th. calafensis</i>	<i>Th. major</i>	<i>Th. aff. major</i>	<i>Eomys zitelii</i>	<i>E. major</i>	<i>E. aff. major</i>		<i>Rhodanomyss transiens</i>			X	Y	Z	A	B	C		D	E	F	G		H	I	J	K	L	M	
MP/MN ZONES (Cuenca et al. 1992; Daams et al. 1998, 1999)		MP 21	MP 22	MP 23	MP 24-25	MP 26	MP-27			MP 28-29	MP-30	MN 1	MN 2	MN 3	MN 4		MN 5			MN 6		MN 7/8	MN 9	MN 10		MN 11	MN 12	MN 13			
MAIN MAMMAL BEARING FOSSILIFEROUS LOCALITIES IN THE EBRO BASIN IN HUESCA PROVINCE (Cuenca et al. 1992; Sesé 2006) PERALTILLA (21) TORRENTE DE CINCA 4-18 (43-45) FRAGA 2 (42) SAN JAIME 1-2 (40-41) FRAGA 4 (32) VENTAS 3 (35) FRAGA 6-7 (33-34) VELILLA DE CINCA 5 (53) VALCARRETA 5-8 (48-51) FRAGA 11 (31), VENTAS 4 (36) LA GALOCHA 5 (75) PARADERA DEL CURA (85) LA GALOCHA 1-2-3 (72-73-74) SAN JUAN (76) VALCARRETA 12 (96), SANTA CLARA 1 (83), ONTISENA 1 (84) TORRENTE DEL CINCA 68 (92) SANTA CLILIA (91)																															
PALAEOBOTANIC TAXON FROM LA VAL SITE																															
<i>Equisetum parlatorii</i> (e.g. Sanz de Siria 1974, 1981; Worobiec 1994; Palamarev et al. 2005)																															
<i>Acrostichum lanzacum</i> (e.g. Álvarez-Ramis and Fernández-Marrón 1995; Palamarev et al. 2005; Postigo-Mijarra et al. 2009)																															
<i>Alnus cf. gaudinii</i> (e.g. Kvacek and Walther 1998; Barrón and Diéguez 2001; Worobiec and Szykiewicz 2007)																															
<i>Alnus cf. julianiformis</i> (e.g. Hummel 1991; Rubio et al. 1999; Fernández-Marrón et al. 2002, 2004; Worobiec and Szykiewicz 2007)																															
<i>Salix cf. varians</i> (e.g. Krajewska 1998; Palamarev et al. 2005)																															

FOSSIL RECORD IN EUROPE —

FOSSIL RECORD IN THE IBERIAN PENINSULA —

The taphoflora contains elements that are not typical of a riparian forest, such as *Parrotia*, *Pinus* and Lauraceae. However, the laurel forests can be confined to riparian environments, or form the shrubby substrate of these riparian forests (Barrón et al. 2010), but are always placed above the maximum level of periodical flood inundation (Worobiec et al. 2012). *Pinus* would have come from forests situated in elevated and drier areas in surroundings of these riparian forests (Worobiec et al. 2012).

Various lines of evidence can be used to estimate the climatic conditions under which the flora was growing –

The over-representation of leaves of Betulaceae (*Alnus*, Arctotertiary) could indicate the deciduous nature of these trees (Martín-Closas and Gomez 2004), and could be the constituent of the canopy. These forests in which the canopy consists of deciduous species (e.g. Betulaceae, *Alnus*) and the understorey of evergreen shrubs (e.g. *Myrica*, *Daphnogene*, cf. *Laurophyllum*) are to be found in the transitional zone between warm temperate and subtropical climatic regimes (Ferguson et al. 1998).

Table 2. Taxa shared between the La Val plant assemblage and the floristic complex from Tethys Province (Mai 1995).

FLORENKOMPLEX		FLORENKOMPLEX		FLORENKOMPLEX		FLORENKOMPLEX	
VICENZA	LA VAL	CADIBONA	LA VAL	ARMISSAN	LA VAL	KIMI-ARJUZAN	LA VAL
MIDDLE OLIGOCENE		LATE OLIGOCENE		EARLY MIOCENE (AQUITANIAN)		EARLY MIOCENE (BURDIGALIAN)	
<i>Acer</i>		<i>Acer</i>		<i>Acer angustilobum</i>		<i>Acer</i>	
<i>Ailanthus</i>		<i>Acer angustilobum</i>		<i>Acer pseudocampestre</i>		<i>Actinidia</i>	
<i>Alnus</i>	<i>Alnus</i> sp.	<i>Acer decipens</i>		<i>Alnus gaudinii</i>	<i>A. gaudinii</i>	<i>Alnus</i>	<i>Alnus</i> sp.
<i>Aralia</i>		<i>Acrostichum lanzaeanum</i>	<i>A. lanzaeanum</i>	<i>Alnus julianaeformis</i>	<i>A. julianiformis</i>	<i>Betula</i>	<i>Betulaceae</i>
<i>Arbutus</i>		<i>Alnus</i>	<i>Alnus</i> sp.	<i>Alnus phocaensis</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Calamus</i>	
<i>Athrotaxis couttsiae</i>		<i>Athrotaxis</i>		<i>Betula brongniartii</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Betulaceae</i>
<i>Betula</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Betula</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Betula subpubescens</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Carya</i>	
<i>Carpinus</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Castanea atavia</i>		<i>Cinnamomum</i>	
<i>Carya</i>		<i>Carya</i>		<i>Daphnogene</i>	<i>Daphno.</i> sp.	<i>Cyclea</i>	
<i>Ceratonia</i>		<i>Cercidiphyllum</i>		<i>Populus massilensis</i>		<i>Cornus</i>	
<i>Cornus</i>		<i>Cercidiphyllum crenatum</i>		<i>Populus tremulaefolia</i>		<i>Engelhardia</i>	
<i>Corylus</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Cornus</i>		<i>PinusSect. Sula</i>	<i>cf. Pinus</i> sp.	<i>Eomastixia</i>	
<i>Crataegus</i>		<i>Daphnogene</i>	<i>Daphno.</i> sp.	<i>Taxodium</i>		<i>Eurya</i>	
<i>Doliosirobus taxiformis</i>		<i>Doliosirobus</i>		<i>Tetraclinis</i>		<i>Fagaropsis</i>	
<i>Dracaena</i>		<i>Diospyros</i>		<i>Sabal major</i>		<i>Fraxinus</i>	
<i>Fagus</i>		<i>Eotrigonobalanus dewalquei</i>		<i>QuercusSect. Cerris</i>		<i>Ficus</i>	
<i>Gleditsia</i>		<i>Eotrigonobalanus furcinervis</i>				<i>Gleditsia</i>	
<i>Hydrangea</i>		<i>Equisetum parlatorii</i>	<i>E. parlatorii</i>			<i>Glyptostrobus</i>	
<i>Juglans</i>		<i>Fraxinus</i>				<i>Juglans</i>	
<i>Nyssa</i>		<i>Glyptostrobus</i>				<i>Laurophyllum</i>	<i>cf. Lauroph. sp.</i>
<i>Ostrya</i>	<i>Betulaceae</i>	<i>Juglans</i>				<i>Magnolia</i>	
<i>Phellodendron</i>		<i>Laurophyllum</i>	<i>cf. Lauroph. sp.</i>			<i>Manglietia</i>	
<i>Pistacia</i>		<i>Liriodendron</i>				<i>Mastixicarpum</i>	
<i>Platanus</i>		<i>Lepidobalanus</i>				<i>Mastixicarpum</i>	
<i>Platycarya</i>		<i>Ostrya</i>	<i>Betulaceae</i>			<i>Meliosma</i>	
<i>Populus</i>		<i>Paliurus</i>				<i>Myrica</i>	<i>Myrica</i> sp.
<i>Pterocarya</i>		<i>Phoebe</i>				<i>Ocotea</i>	
<i>Prunus</i>		<i>Platanus</i>				<i>Parabaena</i>	
<i>Salix</i>	<i>cf. Salix</i> sp.	<i>Populus</i>				<i>Populus</i>	
<i>Sassafras</i>		<i>Pterocarya</i>				<i>Rutoxylon</i>	
<i>Smilax</i>		<i>Quercus kubinyi</i>				<i>Salix</i>	<i>cf. Salix</i> sp.
<i>Quercus</i> Sect. <i>Ilex</i>		<i>Quercus</i> subgen. <i>Lepidobalanus</i>				<i>Sapindus</i>	
<i>Ulmus</i>		<i>Salix</i>	<i>cf. Salix</i> sp.			<i>Sapium</i>	
<i>Zamites</i>		<i>Salvinia formosa</i>				<i>Sequoia</i>	
<i>Zelkova</i>		<i>Sequoia</i>				<i>Styrax</i>	
Dominant species		<i>Stratiotes kaltennordheimensis</i>				<i>Symplocos</i>	
<i>Myrica lignitum</i>	<i>Myrica</i> sp.	<i>Taxodium</i>				<i>Tetrastigma</i>	
<i>Tetraclinis brongniartii</i>		<i>Trigonobalanopsis rhamnoides</i>				<i>Toddalia</i>	
<i>Zizyphus zizyphoides</i>		<i>Ulmus</i>				<i>Trigonobalanopsis</i>	
		<i>Zelkova</i>				<i>Visnea</i>	
						<i>Ulmus</i>	
						<i>Zanthoxylum</i>	
						<i>Zelkova</i>	

Comparisons with living plants and leaf physiognomy

The more ancient the palaeoflora, the more difficult it is to apply the principle of the nearest living relative. However, the presence of Lauraceae (*Daphnogene*, cf. *Laurophyllum*) indicates a subtropical climate, rainy and wet (Hably 1993). Species with acrodromous venation, obovate and entire-margined leaves are confined to the subtropics and tropics, while species with actinodromous venation, ovate and toothed leaves are more common in the temperate zones (Greenwood 1992). In the preserved taphoflora from La Val, there is a greater presence of species with actinodromous venation, ovate and toothed leaves, which would indicate a temperate climate. The presence of taxa (*Daphnogene*, cf. *Laurophyllum*, *Myrica*) with drip-tips is characteristic of seasonal rainforests with a short but manifest dry season of 1–2 months duration (Vareschi

1980). Based on these data, the taphoflora from La Val developed under a subtropical-to-warm temperate climate, rainy and wet with a short dry season, consistent with the prevailing climatic conditions during the Oligocene/Early Miocene in Europe (Calvo et al. 1993; Mosbrugger et al. 2005).

Age of the plant assemblage

From the geological point of view, the palaeobotanical assemblage is located in the Sariñena Formation, within the northern margin of the eastern zone of the central sector of the Ebro Basin (Figure 1). The age of this formation has been established as Late Oligocene/Early Miocene (Chattian–Burdigalian) (Luzón 2005). In this zone, the Sariñena Formation only contains the assem-

blage of microvertebrates of Santa Cilia (MN 1) (Álvarez-Sierra et al. 1990; Cuenca et al. 1992; Sesé 2006) (Table 1), which indicates the transition from Late Oligocene to Early Miocene. The lower limit of the Sariñena Formation is marked by an unconformity separating it from the previous formation (the Peraltila Formation: Early-Late Oligocene, Crusafont et al. 1966) and which marks the transition from Rupelian to Chattian (Luzón 2005). The upper limit is marked by the nearest site, but outside the zone, of La Galocha 5 (MN3 Zone) (Álvarez-Sierra et al. 1990; Cuenca et al. 1992; Sesé 2006) (Table 1). At present, there are no available geological data to determine the relative position of the palaeobotanical assemblage within the Sariñena Formation. The Peraltila Formation does not outcrop in the studied zone, and consequently, it is not possible to locate the lower limit of the Sariñena Formation with certainty. Nor is it possible to establish the relative stratigraphic position of the palaeobotanical assemblage in relation to the Santa Cilia or La Galocha 5 sites (located 40 and 70 km, respectively, from the La Val site), owing to the short lateral extension of the beds.

From the palaeobotanical point of view, the age of the identified species (Table 1) along with the presence of members of the Lauraceae family (e.g. Hably 1990; Worobiec et al. 2012) is consistent with the age provided by the geological data for the Sariñena Formation. The presence of *Acrostichum lanzaeanum* could be a factor for situating the palaeobotanical assemblage in the Late Oligocene (Table 1), according to Álvarez-Ramis and Fernández-Marrón (1995), and Postigo-Mijarra et al. (2009) with regard to the temporal distribution of the fossil record of this species in the Iberian Peninsula. However, Sanz de Siria (1992) observes the presence of *Acrostichum* in the Burdigalian of the island of Mallorca, but provides no further information; this would extend the fossil record of *Acrostichum lanzaeanum* in the Iberian Peninsula into the Early Miocene. However, these data are not reflected by previous authors. Taking into account the lack of conclusive data, and given that we have yet to find remains of microvertebrates, pollen or carophytes in the La Val site to enable a more accurate dating of the palaeobotanical assemblage, we have opted to assign an age to it of Late Oligocene/Early Miocene.

Comparison of the plant assemblage from La Val with other coeval floras of the Iberian Peninsula and Europe

The plant assemblage is somewhat similar to other leaf floras of Spain with respect to taxonomic constitution. Izarra (Barrón 1999; Barrón et al. 2006) and As Pontes (López-Martínez et al. 1993) share similar proportions of ferns, Lauraceae and Myricaceae leaves with La Val. Son Ferragut (Álvarez-Ramis et al. 1987) and Peguera

(Álvarez-Ramis and Ramos-Guerrero 1986) share *Acrostichum lanzaeanum* and contain a lot of taxa of Lauraceae. However, none of these sites contains Betulaceae leaves. Mai (1995) divides Europe into three bioprovinces: Atlantic-Boreal, Paratethys and Mediterranean-Tethys. The plant assemblage of La Val is geographically located in the Mediterranean-Tethys Bioprovince, and this is divided into three areas: the Apennine Peninsula (Italy, the island of Corsica and the Croatian coast), the Iberian (Spain, Portugal and the southern area of the Bordeaux Basin) and Balkan Peninsula, and Asia Minor (Greece, Turkey, Bulgaria, the South of Romania, Albania and Serbia). The La Val site is situated in the North of the Iberian Peninsula area. This area belongs to the Westeuropäische Florenregion (Mai 1995). In the Tethys Province, Mai (1995) includes and describes up to 13 floristic complexes: Eocene: Montebolca and Célás; Oligocene: Marseille, Vicenza and Cadibona; Miocene: Armissan, Kimi-Arjuzanx, Póvoa, Azambuja and Likudi-Vegora; and Pliocene: Lugagnano, Stura and Mugello. The fossil flora from La Val has the greatest number of species (Table 2) for the Florenkomplex Cadibona (Mai 1995), whose age is Late Oligocene (MP 27-30); consequently, we include the La Val site in this floristic complex. Mai (1995) interprets this assemblage as evergreen forests with Fagaceae, Lauraceae, Myricaceae and Ericaceae, developed under a subtropical-warm-temperate climate with mean annual temperatures of between 13 and 16.5°C and mean annual precipitation of 1000–3000 mm, with 0–4 dry months. These forests may have been comparable to contemporary forests in the area of China (evergreen, broad-leaved, sclerophyllous forests), Burma (wet, temperate, high-mountain hardwood forests), or the Canary Islands and the island of Madeira (laurel forests) (Mai 1995).

Conclusion

This study shows data obtained from the newly discovered outcrop of La Val. This is so far an unknown site in the Iberian Peninsula, and is situated in a geographic area (the Ebro Basin) where there are no publications to date dealing either with outcrops for the time period (Late Oligocene/Early Miocene) or with the area's macroflora remains which highlight the presence of *Acrostichum* and its relevance from the point of view of palaeoecology, phytogeography and depositional environment. The following genera have been identified: *Acrostichum*, *Pteridium*, *Equisetum*, aff. *Pinus*, *Daphnogene*, cf. *Laurophyllum*, cf. *Parrotia*, *Alnus*, *Myrica* and cf. *Salix*. This fossil plant assemblage belongs to the Cadibona floristic complex (Mai 1995) and corresponds mainly to a riparian forest developed in a subtropical-to-warm temperate climate, rainy and wet, with a short dry season.

The fossil remains of Betulaceae and Lauraceae are the most abundant. The temporal distribution of the taxa coincides with the age assigned to these deposits (Late Oligocene/Early Miocene).

Acknowledgements

The authors acknowledge the invaluable assistance of Jose Francisco Lisa, resident of the town of Estadilla, discoverer and promoter of the diffusion of this palaeontological outcrop. We also express our gratitude to his family, and to Luis Miguel Sender, Gabriela Horno, Russell Jones and the editor for their assistance. Finally, we thank the Dirección General de Patrimonio del Gobierno de Aragón for granting the fieldwork permits (expedients: 047/2012 and 047/12-2013), and the unknown reviewer for the invaluable comments about this paper.

References

- Agustí J, Barberá X, Cabrera L, Paré JM, Llenas M. 1994. Magnetostratigraphy of the Oligocene-Miocene transition in the Ebro Basin (Eastern Spain): state of the art. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen. Reihe A, Geologie und Paläontologie*. 26:161–172.
- Álvarez-Ramis C. 1982. Sobre la presencia de una flora de Paleomanglar en el Paleógeno de la depresión central catalana (curso medio del Llobregat) [On the presence of a Palaeomangrove Flora in the Paleogene from the Depresión Central Catalana]. *Acta Geológica Hispánica*. 17(1–2):5–9.
- Álvarez-Ramis C, Fernández-Marrón MT. 1995. Consideraciones en torno a la distribución y denominación específica de los restos fósiles del género *Acrostichum* hallados en España [On the distribution, habitats and morphological-anatomical features of fossil rests of *Acrostichum* genus]. *Coloquios de Paleontología*. 47:193–198.
- Álvarez-Ramis C, Ramos-Guerrero E. 1986. Estudio Paleobotánico del Paleógeno de Peguera: extremo occidental de La Serra de Tramuntana (Mallorca) [Palaeobotanical study of the Paleogene from Peguera: Western end of the Serra de Tramuntana (Mallorca)]. *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears*. 30:83–93.
- Álvarez-Ramis C, Ramos-Guerrero E, Fernández-Marrón MT. 1987. Estudio paleobotánico del Cenoico de la zona central de Mallorca: Yacimiento de Son Ferragut [Palaeobotanical study of the Cenozoic from central zone of Mallorca: Son Ferragut site]. *Boletín Geológico y Minero*. 98(3):349–356.
- Álvarez-Sierra MA. 1987. Estudio sistemático y bioestratigráfico de los Eomyidae (Rodentia) del Oligoceno y Mioceno español [Systematical and Biostratigraphical study of the Eomyidae (Rodentia) from Spanish Oligocene and Miocene]. *Scr Geol*. 86:1–207.
- Álvarez-Sierra MA, Daams R, Lacomba JL, López-Martínez N, Sacristán-Martín MA. 1987. Succession of micromammal faunas in the Oligocene of Spain. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen. Reihe A, Geologie und Paläontologie*. 10:43–48.
- Álvarez-Sierra MA, Daams R, Lacomba JL, López-Martínez N, van der Meulen AJ, Sesé C, De Visser J. 1990. Paleontology and Biostratigraphy (micromammals) of the continental Oligocene-Miocene deposits of the North-Central Ebro Basin (Huesca, Spain). *Scr Geol*. 94:1–77.
- Arnold CH, Daugerty L. 1963. The fern genus *Acrostichum* in the Eocene Clarno Formation of Oregon: contributions from the Museum of Paleontology, Vol. 18(13). Ann Arbor: The University of Michigan; p. 205–227.
- Awasthi N, Guleria JS, Prasad M, Srivastava S. 1996. Occurrence of *Acrostichum* Linn., a coastal fern in the Tertiary sediments of Kasauli, Himachal Pradesh, north-west Himalaya. *Palaeobotanist*. 43:83–87.
- Barrón E. 1995–1996. 1995-El paragénero *Daphnogene* Unger (Lauraceae) en el Oligoceno de Izarra (Álava) [The paragenus *Daphnogene* from the Oligocene of Izarra, Álava]. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*. 10–11:45–52.
- Barrón E. 1997. Estudio paleobotánico, reconstrucción paleoambiental y aspectos tafonómicos del afloramiento vallesiano de Coll de Saig (La Cerdaña, Lérida, España) [Palaeobotanical study, Palaeoenvironmental reconstruction and taphonomical aspects of the Vallesian outcrop of Coll de Saig (La Cerdaña, Lérida, Spain)]. *Revista española de paleontología*. N° extr Homenaje al Prof J Truyols. 9:77–88.
- Barrón E. 1999. Estudio macroflorístico del afloramiento Mioceno de concreciones carbonáticas de Izarra (Álava, España). Aspectos tafonómicos, paleoecológicos y bioestratigráficos [Megafloral study of a Miocene outcrop of calcareous concretions in Izarra (Álava, Spain). Taphonomic, Palaeoecological and Biostratigraphic aspects]. *Revista española de paleontología*. 14(1):123–145.
- Barrón E, Diéguez C. 2001. Estudio macroflorístico del Mioceno inferior lacustre de la cuenca de Rubielos de Mora (Teruel, España) [Megaflora from Lower Miocene Lacustrine sediments of Rubielos de Mora Basin (Teruel, Spain)]. *Boletín Geológico y Minero de España*. 112(2):13–56.
- Barrón E, Hernández JM, López-Horgue MA, Alcalde C. 2006. Palaeoecology, Biostratigraphy and Palaeoclimatology of the lacustrine fossiliferous beds of the Izarra Formation (Lower Miocene, Basque-Cantabrian basin, Álava province, Spain) based on Palynological analysis. *Revista Española de Micropaleontología*. 38(2–3):321–338.
- Barrón E, Postigo-Mijarra JM. 2011. Early Miocene fluvial-lacustrine and swamp vegetation of La Rinconada mine (Ribesalbes-Alcora basin, Eastern Spain). *Rev Palaeobot Palynol*. 165(1–2):11–26.
- Barrón E, Rivas-Carballo R, Postigo-Mijarra JM, Alcalde C, Vieira M, Castro L, Pais J, Valle-Hernández M. 2010. The Cenozoic vegetation of the Iberian Peninsula: a synthesis. *Rev Palaeobot Palynol*. 162(3):382–402.
- Barrón E, Santos L. 1998. Síntesis paleobotánica crítica de las cuencas Terciarias de Galicia (España) [Critical Palaeobotanical synthesis of Galicia Tertiary Basins (Spain)]. *Coloquios de Paleontología*. 49:41–53.
- Barthel M. 1976. Eozäne Floren des Geiseltales [The Eocene flora of the Geiseltal]. *Farne und Cycadeen. Abhandlungen des Zentralen Geologischen Instituts*. 26:439–498.
- Bataller JR, Depape G. 1950. Flore oligocène de Cervera (Catalogne) [The Oligocene Flora from Cervera (Cataluña)]. *Géologie*, par J.R. Bataller. *Etude paléobotanique*, par G. Depape. *Annales de la Escuela de Peritos Agrícolas y Especialidades y de los Servicios Técnicos de Agricultura*. 9:1–60.
- Bauzá-Rullán J. 1956. Flora oligocénica de Son Fé (Alcudia) [The Oligocene Flora from Son Fé (Alcudia)]. *Boletín de la Sociedad de Historia Natural de Baleares*. 2:89–90.
- Bauzá-Rullán J. 1961. Nueva contribución al estudio de la flora fósil de Mallorca [A new contribution to the study of fossil Flora from Mallorca]. *Boletín de la Sociedad de Historia Natural de Baleares*. 7:49–54.
- Bozukov V, Palamarev E, Petkova A. 2008. The fossil macroflora of the Vulche Pole Molasse formation (SE Bulgaria). *Phytol Balcanica*. 14(2):173–184.
- Calvo JP, Daams R, Morales J, López N, Agustín J, Anadón P, Armenteros I, Cabrera L, Civis J, Corrochano A, et al. 1993. Up-to-date Spanish continental Neogene synthesis and paleoclimatic interpretation. *Revista de la Sociedad Geológica de España*. 6:29–40.
- Christenhusz MJM, Reveal JL, Farjon A, Gardner MF, Mill RR, Chase MW. 2011. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa*. 19:55–70.
- Colombo F. 1992. Abanicos aluviales [Alluvial fans]. In: Arche A, editor. *Sedimentología*, vol. I. Madrid: Colección Nuevas Tendencias, CSIC; p. 143–218.
- Crusafont M, Riba O, Villena J. 1966. Nota preliminar sobre un nuevo yacimiento de vertebrados aquitanenses en Santa Cilia (Río Formiga; Provincia de Huesca) y sus consecuencias geológicas [Preliminary notice about a new site of Aquitanian vertebrates from Santa Cilia (Río Formiga; Huesca province)]. *Notas y Comunicaciones. IGME*. 83:7–14.

- Cuenca G, Canudo JI, Laplana C, Andrés JA. 1992. Bio y cronostratigrafía con mamíferos en la Cuenca Terciaria del Ebro: ensayo de síntesis. *Acta Geológica Hispánica* [Bio and Cronostratigraphy with mammals from Tertiary Ebro Basin: Essay of synthesis]. 27(2):127–143.
- Daams R, Alcalá L, Álvarez-Sierra MA, Azanza B, van Dam JA, van der Meulen AJ, Morales J, Nieto M, Peláez-Campomanes P, Soria D. 1998. A stratigraphical framework for Miocene (MN4-MN13) continental sediments of Central Spain. *Comptes Rendus Académie des Sciences de Paris*. 327:625–631.
- Daams R, van der Meulen AJ, Álvarez-Sierra MA, Peláez-Campomanes P, Calvo JP, Alonso-Zarza MA, Krijgsman K. 1999. Stratigraphy and sedimentology of the Aragonian (Early to Middle Miocene) in its type area (North-Central Spain). *Newsletter Stratigr.* 37(3):103–139.
- Depape G, Bataller JR. 1931. Note sur quelques plantes fossiles de la Catalogne [Notice about some fossil plants from Cataluña]. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*. 31:194–208.
- Ellis B, Daly DC, Hickey LJ, Johnson KR, Mitchell JD, Wilf P, Wing SL. 2009. *Manual of leaf architecture*. New York, NY: The New York Botanical Garden Press.
- Ferguson DK. 1985. The origin of leaf-assemblages: new light on an old problem. *Rev Palaeobot Palynol.* 46(12):117–188.
- Ferguson DK, Pingen ML, Zetter R, Hofmann CC. 1998. Advances in our knowledge of the Miocene plant assemblage from Kreuzau, Germany. *Rev Palaeobot Palynol.* 101:147–177.
- Fernández-Marrón MT, Fonollá JF, Jiménez JC. 2002. Primeros datos paleobotánicos y palinológicos de una flora miocénica procedente de la unidad intermedia en el sector central de la Cuenca de Madrid [First Palaeobotanical and Palynological data of a flora from the middle Miocene deposits of Madrid Basin]. *Geogaceta*. 31:177–180.
- Fernández-Marrón MT, Fonollá JF, Sesé C, Jiménez JC. 2004. Estudio paleoambiental de nuevos yacimientos de plantas y vertebrados de la “Unidad Intermedia” del Mioceno Medio de la cuenca de Madrid [Palaeoenvironmental study of new plants and vertebrate sites of the “Unidad Intermedia” from Middle Miocene of Madrid Basin]. *Revista Española de Paleontología*. 19(2):199–213.
- Fernández-Marrón MT, Olivé A, Del Olmo P, Portero JM. 1979. La flora terciaria del yacimiento de Izarra (Álava) y sus implicaciones cronostratigráficas [The Tertiary Flora from Izarra (Álava) site and its cronostratigraphical implications]. *Boletín Geológico y Minero*. 90(1):6–12.
- Ferrer J, Fernández-Marrón MT, Liñán E. 1993. Nota sobre las plantas fósiles del Mioceno de Épila (Zaragoza) [Notice on the Miocene fossil plants from Épila (Zaragoza)]. *Geogaceta*. 14:94–97.
- Fliche P. 1908. Nouvelle note sur quelques végétaux fossiles de la Catalogne [Newness about some fossil vegetables from Cataluña]. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*. 8:77–87.
- Gastaldo RA, Ferguson DK, Walther H, Rabold JM. 1996. Criteria to distinguish parautochthonous leaves in Tertiary alluvial channel-fills. *Rev Palaeobot Palynol.* 91:1–21.
- Greenwood DR. 1992. Taphonomic constraints on foliar physiognomic interpretations of Late Cretaceous and Tertiary palaeoclimates. *Rev Palaeobot Palynol.* 71(1–4):149–190.
- Hably L. 1990. Egerian plant fossils from Vértesszőlős, NW Hungary. *Studia Botanica Hungarica* (Antea: Fragmenta Botanica). 22:3–78.
- Hably L. 1993. Egerian Macroflora from the Andornaktálya sandpit (Hungary). *Studia Botanica Hungarica* (Antea: Fragmenta Botanica). 24:5–22.
- Hably L. 1994. Egerian plant fossils from Pomáz, Hungary. *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica*. 17:5–70.
- Hernández-Sampelayo P, Cincúnegui M. 1926. Cuenca de esquistos bituminosos de Ribesalbes (Castellón) [Ribesalbes (Castellón) Oil-shale Basin]. *Boletín del Instituto Geológico de España*. 46:59–70.
- Hirst JPP. 1983. *Oligo-Miocene alluvial systems in the northern Ebro Basin, Huesca province, Spain*. PhD thesis, Cambridge University, UK, 247 pp.
- Hirst JPP, Nichols GJ. 1986. Thrust tectonic controls on Miocene alluvial distribution patterns, southern Pyrenees. In: PH Allen, P Homewood, editors. *Foreland basins*. International Association Sedimentologist Special Publications 8. Oxford: Blackwell; p. 247–258.
- Holý F, Kvaček Z, Teodoridis V. 2012. A review of the Early Miocene Mastixioid flora of the Kristina Mine at Hrádek nad Nisou in North Bohemia (The Czech Republic). *Acta Musei Nationalis Pragae. Series B. Historia Naturalis*. 68(3–4):53–118.
- Huerta A, Parés JM, Cabrera L, Ferrús B, Sáez A. 1999. Magnetocronología de las sucesiones cenozoicas de la cuenca de As Pontes (La Coruña, Noroeste de España) [Magnetochronology of Cenozoic successions of the As Pontes basin (La Coruña, Northwestern Spain)]. *Acta Geológica Hispánica*. 32(3–4):127–145.
- Hummel A. 1991. The Pliocene leaf flora from Ruszów near Żary in lower Silesia, South-West Poland. Part II (Betulaceae). *Acta Palaeobot Polonica*. 31(1–2):73–151.
- Kovar-Eder J, Hably L. 2006. The flora of Mataschen: a unique plant assemblage from the late Miocene of eastern Styria (Austria). *Acta Palaeobot*. 46(2):157–233.
- Krajewska K. 1998. Neogene leaf flora from Gnojna (Opole prov., SW Poland). *Acta Palaeobot*. 38(1):25–85.
- Krenn H. 1998. Die obermiozäne (pannone) Flora von Paldau, Steiermark, Österreich [The Late Miocene (Pannonian) Flora from Paldau, Steiermark (Austria)]. *Mitteilungen Geologie und Paläontologie am Landesmuseum Joanneum*. 56:165–271.
- Kvaček Z. 1971. Fossil Lauraceae in the stratigraphy of the North-Bohemian Tertiary. *Sborník Geologických věd, Paleontologie*. 13:47–86.
- Kvaček Z. 1998. Bilina: a window on Early Miocene marshland environments. *Rev Palaeobot Palynol.* 101(1–4):111–123.
- Kvaček Z, Mihajlovic D, Vrabac S. 1993. Early Miocene flora of Miljevina (eastern Bosnia). *Acta Palaeobot*. 33(1):53–89.
- Kvaček Z, Walther H. 1998. The Oligocene volcanic flora of Kundratice near Litomerice, České Stredohoří Volcanic Complex (Czech Republic): a review. (*Acta Musei Nationalis Pragae*) – Series B – *Historia Naturalis: Sborník Národního muzea v Praze, řada B - Přírodní vědy*. 54(1–2):1–42.
- Łańcucka-Środoniowa M. 1966. Tortonian Flora from the ‘Gdów Bay’ in the South of Poland. *Acta Palaeobot*. 7(1):3–135.
- Łańcucka-Środoniowa M. 1969. Bulwy podziemne *Equisetum maximum* Lam. z miocenu w Czernicy koło Rybnika na Górnym Śląsku [Tubers of *Equisetum maximum* Lam. from the Miocene at Czernica near Rybnik (Upper Silesia)] (in Polish, English summary). *Acta Palaeobot*. 10(2):11–18.
- López-Horgue MA, Hernández JM. 2003. La cuenca terciaria continental del Diapiro de Murgia: La Formación Izarra (Oligoceno superior-Mioceno inferior, Cuenca Vasco-Cantábrica) [The Tertiary continental basin of the Murgia Diapir: The Izarra Formation (late Oligocene-early Miocene, Basque-Cantabrian Basin)]. *Geogaceta*. 33:123–126.
- López-Martínez N, Fernández-Marrón MT, Peláez P, de La Peña A. 1993. Estudio paleontológico en las cuencas terciarias de Galicia [Palaeontological study in the Tertiary basins from Galicia]. *Revista de la Sociedad Geológica de España*. 6(3–4):19–28.
- Luzón A. 1998. Evolución megasecuencial de los materiales oligo-miocenos del sector septentrional de la Cuenca del Ebro (provincia de Huesca) [Megasequential evolution of Oligocene-Miocene materials of the northern sector of the Ebro Basin (Huesca province)]. *Geogaceta*. 24:195–198.
- Luzón A. 2001. *Análisis Tectosedimentario de los materiales Terciarios continentales del sector central de la Cuenca del Ebro (provincias de Huesca y Zaragoza)* [Tecto-sedimentary analysis of Tertiary continental materials from central sector of Ebro Basin (Huesca and Zaragoza provinces)]. Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza. España.
- Luzón A. 2005. Oligocene-Miocene alluvial sedimentation in the northern Ebro Basin, NE Spain: tectonic control and palaeogeographical evolution. *Sedim Geol.* 177:19–39.
- Luzón A, González A. 2003. Los sistemas aluviales Oligo-Miocenos del margen norte de la Cuenca del Ebro: caracterización sedimentaria y síntesis paleogeográfica [Oligo-Miocene Alluvial systems from northern Ebro Basin]. *Revista de la Sociedad Geológica de España*. 16(3–4):239–256.
- Macías I, Díaz-Molina M, Estrada R, Rampone G. 1986–1987. Facies de abanico fluvial en los afloramientos orientales de la Formación Peraltila [Fluvial Fan Facies from eastern sites of the Peraltila Formation]. *Acta Geológica Hispánica*. 21–22:19–26.

- Mai DH. 1995. Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse [History of the Tertiary vegetation in Europe. Methods and Results]. Jena: Gustav Fischer. 691 pp.
- Mai DH. 1998. Contribution to the flora of the middle Oligocene Calau Beds in Brandenburg, Germany. *Rev Palaeobot Palynol.* 101(1–4):43–70.
- Martín-Closas C. 1995. Plant taphonomy of the Cerdanya basin (Vallesian, eastern Pyrenees). *Geobios.* 18:287–298.
- Martín-Closas C, Gómez B. 2004. Taphonomie des plantes et interprétations paléocécologiques. Une synthèse. Plant taphonomy and palaeoecological interpretations. A synthesis. *Geobios.* 37:65–88.
- Martínez MB, Pocoví A. 1988. El amortiguamiento frontal de la estructura de la cobertera surpirenaica y su relación con el anticlinal de Barbastro-Balaguer [The frontal part of the South Central Pyrenees and its relationship with the Barbastro-Balaguer anticline]. *Acta Geológica Hispánica.* 23(2):81–94.
- Millán H, Pueyo E, Aurell M, Luzón A, Oliva B, Martínez B, Pocoví A. 2000. Actividad tectónica registrada en los depósitos terciarios del frente meridional del Pirineo central [Tectonical activity in the Tertiary deposits from East of the South Pyrenean Central Unit]. *Revista de la Sociedad Geológica de España.* 13(2):279–300.
- Mosbrugger V, Utescher T, Dilcher D. 2005. Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. *Proc Nat Acad Sci.* 102:14964–14969.
- Naiman RJ, Fetherston KL, McKay SJ, Chen J. 2001. Riparian Forest. In: Naiman Robert J, Bilby Robert E, editors. River ecology and management: lessons from the Pacific Coastal Ecoregion. New York, NY: Springer; p. 289–323.
- Nichols G, Hirst JPP. 1998. Alluvial fans and fluvial fans distributary systems oligo-miocene northern Spain: contrasting processes and products. *J Sedim Res.* 68:879–889.
- Palamarev E, Bozukov V, Uzunova K, Petkova A, Kitanov G. 2005. Catalogue of the Cenozoic plants of Bulgaria (Eocene to Pliocene). *Phytol Balcanica.* 11(3):215–364.
- Pardo G, Arenas C, González A, Luzón A, Muñoz A, Pérez A, et al. 2004. Cuencas Cenozoicas: La Cuenca del Ebro [The Ebro Basin]. In: Vera JA, editor. *Geología de España*. Madrid: Sociedad Geológica de España e Instituto Geológico y Minero de España; p. 343–353.
- Pardo G, Villena J. 1979. Aportación a la geología de la región de Barbastro [Contribution to the Geology from Barbastro Region]. *Acta Geológica Hispánica.* 14:289–292.
- Postigo-Mijarra JM, Barrón E. 2013. Zonal plant communities of the Ribesalbes-Alcora Basin (La Rinconada mine, eastern Spain) during the early Miocene. *Bot J Linn Soc.* 172:153–174.
- Postigo-Mijarra JM, Barrón E, Manzanique F, Morla C. 2009. Floristic changes in the Iberian Peninsula and Balearic Islands during the Cenozoic. *J Biogeogr.* 36(11):2025–2043.
- Quirantes J. 1978. Estudio sedimentológico y estratigráfico del Terciario continental de los Monegros [Sedimentological and Stratigraphical Study of the continental Tertiary from Los Monegros]. Instituto Fernando el Católico, (C.S.I.C.). Diputación Provincial de Zaragoza. Tesis doctorales, 27, 207 pp.
- Rérolle L. 1884–1885. Étude sur les végétaux fossiles de Cerdagne [Study about fossil vegetables from La Cerdagne]. *Revue des sciences naturelles de Montpellier. Série 3*, tomo 4:167–192, 252–298, 368–386.
- Roiron P, Ferrer J, Liñán E, Rubio C, Díez JB, Popescu S, Suc JP. 1999. Les flores du bassin lacustre de Rubielos de Mora: nouvelles données sur les conditions climatiques au Miocène inférieur dans la région de Teruel (Espagne) [The Flora of the Rubielos de Mora lacustrine basin: climatic conditions during the lower Miocene in the Teruel region (Spain)]. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Série II. Fascicule a: sciences de la terre et des planètes.* 329(12):897–904.
- Rubio C, Roiron P, Ferrer J, Linan E, Díez JB, Popescu S, Suc JP. 1999. Nouvelles données sur la stratigraphie et les flores du bassin miocene de Rubielos de Mora (Teruel, Espagne) [New features about the stratigraphic and Miocene Megaflora from Rubielos de Mora Basin (Teruel, Spain)]. *Monogr Acad, Cien Exactas, Fis Quim Nat Zaragoza.* 16:36–44.
- Sanz de Siria A. 1974. Estudio de la flora terciaria de Ballestar (Lérida) [Study about the Tertiary flora from Ballestar (Lérida, Spain)]. *Boletín Informativo-Instituto Provincial de Paleontología de Sabadell.* 6(2):35–37.
- Sanz de Siria A. 1981. Flora del Mioceno Superior de La Bisbal (Baix Empordà) [Late Miocene Flora from La Bisbal (Baix Empordà, Spain)]. *Butlletí Informatiu – Institut de Paleontologia de Sabadell.* 13(1–2):57–68.
- Sanz de Siria A. 1992. Estudio de la macroflora oligocena de las cercanías de Cervera (colección Martí Madern del Museo de Geología de Barcelona) [Study about Oligocene Megaflora from Cervera (Spain)]. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona.* 2:269–379.
- Sanz de Siria A. 1996. La macroflora oligocena de la cuenca de Cervera, Lérida, España (Colección del Museo Comarcal de Cervera) [Oligocene Megaflora from Cervera Basin, Lérida, Spain]. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona.* 5:97–141.
- Sesé C. 2006. Los roedores y lagomorfos del Neógeno de España [Rodents and Lagomorphs from the Spanish Neogene]. *Estudios Geológicos.* 62(1):429–480.
- Seward AC. 1924. A collection of fossil plants from south-east Nigeria. *Bull Geol Surv Niger.* 6:66–81.
- Sitte P, Weiler EW, Kadereit JW, Bresinsky A, Körner. 2004. Strasburger: Tratado de Botánica [Treatise of Botany]. 35^a ed. Barcelona: Omega.
- Smith AR, Pryer KM, Schuettpelz E, Korall P, Schneider H, Wolf PG. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon.* 55(3):705–731.
- Spicer RA. 1981. The sorting and deposition of allochthonous plant material in a modern environment at Silwood Lake, Silwood Park, Berkshire, England. Washington, DC: U.S. Geological Survey. United States Geological Survey Professional Paper 1143 p. 1–77.
- Spicer RA. 1989. The formation and interpretation of fossil plant assemblages. *Adv Bot Res.* 16:95–191.
- Spicer RA. 1991. Plant taphonomic processes. In: Allison PA, Briggs DEG, editors. *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*. New York, NY: Plenum Press; p. 71–113.
- Teodoridis V, Sakala J. 2008. Early Miocene conifer macrofossils from the Most Basin (Czech Republic). *Neue Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen.* 250:287–312.
- Vareschi V. 1980. Vegetationsökologie der Tropen [Vegetation ecology of the tropics]. Stuttgart: Ulmer; p. 294.
- Vicente-Castells J. 1965. A la recerca d'una flora eocénica de Catalunya [Searching for an Eocene Flora in Cataluña]. Centro Excursionista «Puig Castellar». :3–4.
- Worobiec G. 1994. Upper Miocene fossil plants from the outcrop of Stare Bystre (Western Carpathians, Poland). *Acta Palaeobot.* 34(1):83–105.
- Worobiec G. 2007. *Laurus abchasica* (Kolakovsky & Shakryl) Ferguson from the Neogene of the Belchatów Lignite Mine (Central Poland). *Acta Palaeobot.* 47(1):203–215.
- Worobiec G, Szyrkiewicz A. 2007. Betulaceae leaves in Miocene deposits of the Belchatów Lignite Mine (Central Poland). *Rev Palaeobot Palynol.* 147(1–4):28–59.
- Worobiec G, Worobiec E, Kasiński J. 2008. Plant assemblages of the drill cores from the Neogene Ruja lignite deposit near Legnica (Lower Silesia, Poland). *Acta Palaeobot.* 48(2):191–275.
- Worobiec G, Worobiec E, Szyrkiewicz A. 2012. Plant assemblage from the Upper Miocene deposits of the Belchatów Lignite Mine (Central Poland). *Acta Palaeobot.* 52(2):369–413.
- Zastawniak E. 1972. Pliocene leaf flora from Domański Wierch near Czarny Dunajec (Western Carpathians, Poland). *Acta Palaeobot.* 13(1):3–73.
- Zastawniak E, Walther H. 1998. Betulaceae from Sosnica near Wrocław (Poland): a revision of Goeppert's original materials and study of more recent collections. *Acta Palaeobot.* 38(1):87–145.

RESEARCH ARTICLE

Acrostichum, a Pioneering Fern of Floodplain Areas from the Late Oligocene Sariñena Formation of the Iberian Peninsula

Rafael Moreno-Domínguez^{1☯*}, Borja Cascales-Miñana^{2☯*}, Javier Ferrer¹, José B. Diez³

1 Área de Paleontología, Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, 50009 Zaragoza, España, **2** PPP, Department of Geology, University of Liege, Allée du 6 Août, B18 Sart Tilman, B4000 Liege, Belgium, **3** Dpto. Geociencias Marinas y Ordenación del Territorio, Universidad de Vigo, Campus Lagoas-Marcosende, 36200 Vigo Pontevedra, España

☯ These authors contributed equally to this work.

* noctubre7@gmail.com (RMD); bcascales@ulg.ac.be (BCM)



OPEN ACCESS

Citation: Moreno-Domínguez R, Cascales-Miñana B, Ferrer J, Diez JB (2016) *Acrostichum*, a Pioneering Fern of Floodplain Areas from the Late Oligocene Sariñena Formation of the Iberian Peninsula. PLoS ONE 11(9): e0162334. doi:10.1371/journal.pone.0162334

Editor: William Oki Wong, Institute of Botany, CHINA

Received: April 20, 2016

Accepted: August 22, 2016

Published: September 15, 2016

Copyright: © 2016 Moreno-Domínguez et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: All data underlying the findings described in the manuscript are freely available to other researchers both in the body of the manuscript as in the supporting information. Moreover, we would like also highlight that the fossil collection is freely available to any public at the Museum of Natural Sciences of the University of Zaragoza (Spain).

Funding: This work has been funded by a Marie Curie COFUND Project - University of Liege (grant number: 600405). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Abstract

Acrostichum is considered today an opportunistic fern in disturbed areas, which indicates the first stages of colonisation of such zones. However, in the fossil record, *Acrostichum* appears related to fluvio-lacustrine environments, freshwater marshes and mangrove deposits. We report here for first time fossil evidence of *Acrostichum* that reveals a pioneering behaviour of this fern in the colonisation of perturbed communities in Europe, which corroborates previous assumptions about the paleobiology of *Acrostichum*. Plant remains were collected from the Chattian (late Oligocene) La Val fossil site (Estadilla, Huesca, northeastern Spain) belonging to the Sariñena Formation, which mainly embraces crevasse splays, levees and floodplain deposits. Evidence shows that *Acrostichum* grew within the levee's vegetal community or close to/on the river banks as well as on floodplain areas and closer to/on the shores of ephemeral ponds. But most importantly, the observed co-existence of *Equisetum* and *Acrostichum* remains in the same beds indicates that such strata represent short-lived inundated terrains, e.g., floodplains where the water table was temporarily stagnant. Evidence shows wetland environments dominated by pioneering taxa, implying a pioneering role for *Acrostichum* during the late Oligocene in the Iberian Peninsula.

Introduction

Acrostichum Linnaeus is a rhizomatous fern of the Pteridaceae Kirchner family [1]. This plant is a common part of the understory of mangrove backwaters and is the only fern that can grow in brackish water [2]. In particular, the most characteristic habitat for *Acrostichum* is inshore marsh areas that receive some saline water from high tides and some fresh water from inflowing streams [3]. It grows in groups, sometimes gregariously colonising an area, and it is characterised by a pantropical distribution [2,4]. It usually develops in organic and clay-rich soils of high salinity, with pH acidic to neutral [5,6]. *Acrostichum* is one of the few ferns characteristic of mangrove areas and is often described as “mangrove fern” [2]. *Acrostichum* can however also live along river margins inland at great distance from the coastline [7–9], in shallow soil

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

on rock ledges, in inland freshwater swamps [3,10,11], and in inland springs, which may act as a substitute source of minerals and salt. *Acrostichum* can also grow at quite high altitudes (e.g., at 1158 m at Wau, Morobe, New Guinea [4]).

Acrostichum colonises different habitats of current vegetation due to its ability for adaptation to disturbed areas devoid of local vegetation [2,11–13]. *Acrostichum* survives in a wide range of soil salinity and requires full sun exposure for a fast and maximum development [14]. This full sun exposure allows *Acrostichum* to rapidly exploit disturbed areas where the trees are gone or non-existent. *Acrostichum* is also considered as an opportunistic fern in altered estuarine environments or cleared areas of the mangrove [2,5]. Indeed, the fern is known in some countries as a “vegetable pest” because its profuse growth can impede the regeneration of mangrove trees [14,15]. Moreover, the fossil record shows *Acrostichum* as a pioneering plant occurring in coastal and freshwater lakes, marsh, [16–18], and fluvio-lacustrine environments [6,11,13,16,18–20]. Other authors [5,21–24] have inferred their existence in paleomangrove swamps and brackish water areas with tidal influence.

The pioneering nature of fossil *Acrostichum* has barely been addressed in the literature. This genus typically receives little attention in the study of fossil floras due to its rare occurrence rate, as well as the poorly preserved state of collected evidence [6,11,13]. However, *Acrostichum* is an excellent indicator of changing environmental conditions [5,11,15,23] and therefore a key element in understanding the Cenozoic floras with regard to depositional environment and paleoecology. We present herein new fossil remains of *Acrostichum* collected from the La Val fossil site (Huesca Province, Spain). This study aims to: (1) describe the sedimentological setting and paleoecological conditions of the fossil assemblage; (2) compare these findings to similar current and ancient environmental conditions where this fern occurs; and (3) provide new insights into the paleoecological role played by *Acrostichum* during the late Oligocene in Europe.

Location and Geological Settings

The fossil site of La Val (42°3′47.62″N, 0°15′3.34″E) is located in the La Val ravine, one kilometre north of Estadilla (Huesca Province, Spain, Fig 1A). The outcrop is located in the Marginal Sierras at the tip of the South Pyrenean Central Unit (Pyrenean Range), very close to the eastern part of the northern flank of the Barbastro anticline in the northeast zone of the central sector of the Ebro Basin (Fig 1B). The Pyrenean Range is an orogen that resulted from a collision between the Eurasian and Iberian plates, and the Ebro Basin is the southern foreland basin of the Pyrenean Range [25–27]. This basin was endorheic and isolated from marine influence from the late Eocene to the late Miocene [27]. The La Val fossil site occurs in the Sariñena Formation, which is mainly situated in the central area of the northern Ebro Basin [25], and consists of a series of continental conglomerates, sandstone and mudstone beds. These terrigenous rocks are interpreted as fluvial and alluvial-fan deposits (e.g., [27]). The Sariñena deposits are subdivided into two tectosedimentary units (TSUs, [28]); corresponding to the units T4 and T5 defined for the Ebro Basin (see [25] for references). Their boundaries are dated using microvertebrate fossil evidence (see [26,27] for references). Unit T4 (Chattian-Aquitania) includes the lower and middle part of the Sariñena Formation, whereas Unit T5 (Aquitania-Burdigalian) only includes its upper part. From a stratigraphical viewpoint, La Val is situated in the lower part of this formation. The La Val fossil site is late Oligocene (Chattian) in age.

Materials and Methods

The fossil collection consists of 58 specimens. This collection is housed at the Museum of Natural Sciences of the University of Zaragoza (Zaragoza, Spain). All necessary permits were

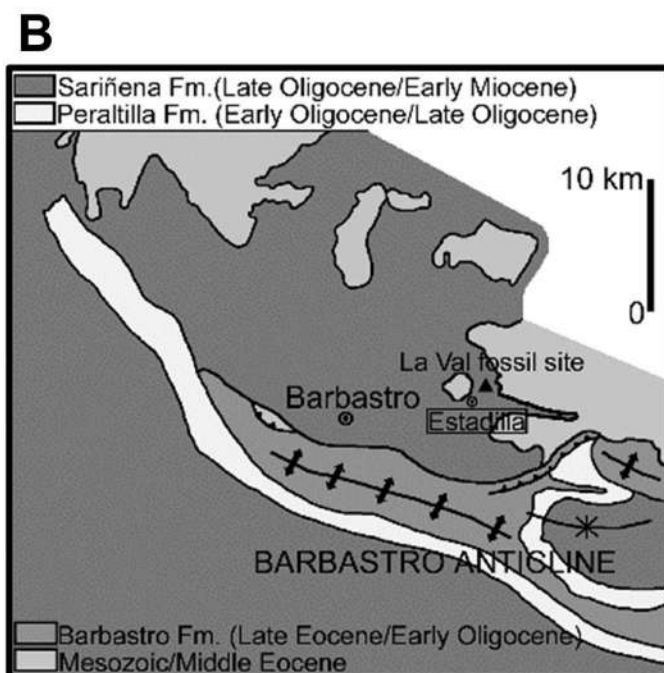
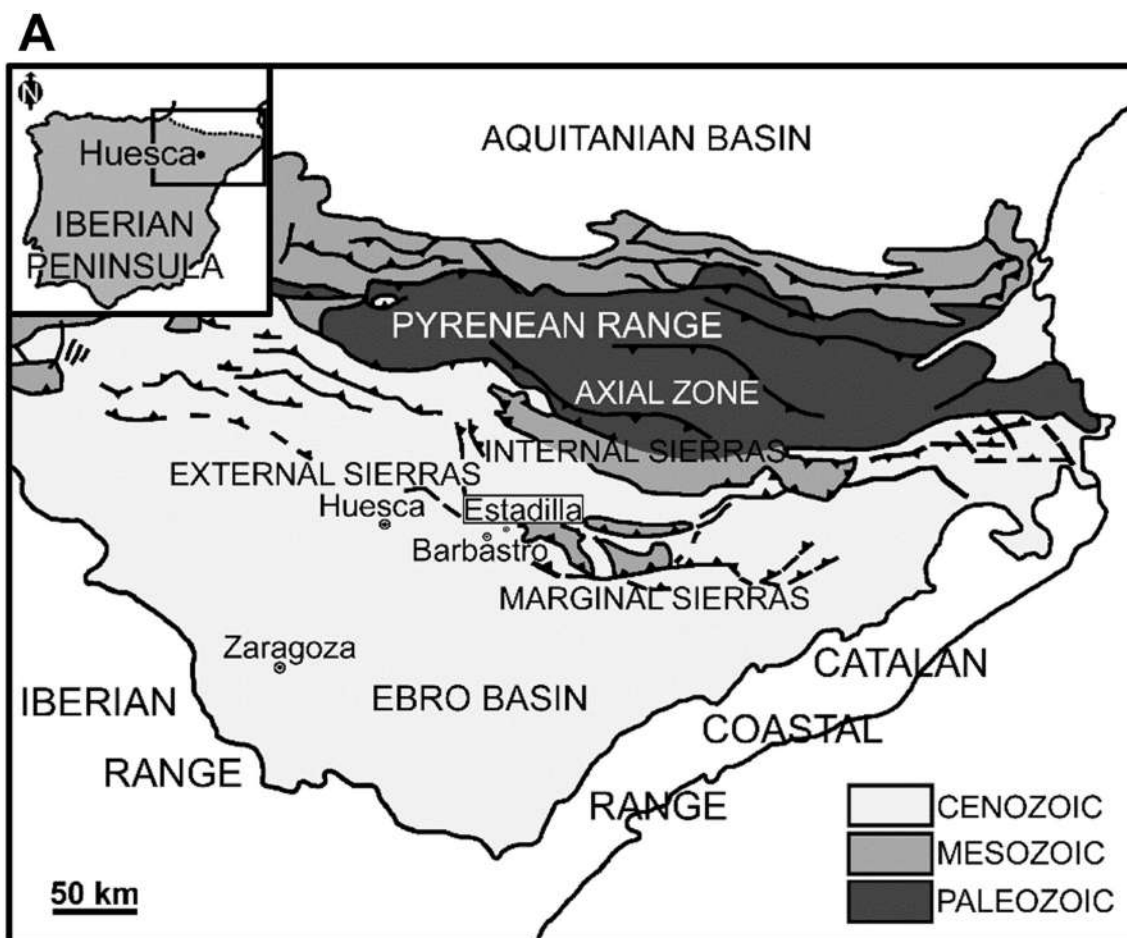


Fig 1. Localization and geological/geographical setting context of the La Val fossil site (Huesca Province, northeastern Spain). (A) General map showing the localization of the fossil assemblage in the Iberian Peninsula. Modified from [26] for illustrative purposes only. Common elements reprinted with permission from Elsevier, original copyright 2005. (B) High resolution map showing the fossil assemblage. Modified from [27] for illustrative purposes only. Common elements reprinted with permission from Geological Society of Spain, original copyright 1998.

doi:10.1371/journal.pone.0162334.g001

obtained from the General Direction of Cultural Patrimony of Aragon, Spain (permit numbers: 047/2012, 047/12-2013, 047/12-13-2014 and 047/12/13/14/2015). The complete list of repository numbers is the following: EMPZ 2016/11-LV3-118-1A/1B, EMPZ 2016/11-LV3-119-1, EMPZ 2016/11-LV5-33-1A/1B, EMPZ 2016/11-LV5-34-1, EMPZ 2016/11-LV5-35-1, EMPZ 2016/11-LV5-36-1, EMPZ 2016/11-LV5-37-1, EMPZ 2016/11-LV5-38-1, EMPZ 2016/11-LV5-39-1, EMPZ 2016/11-LV5-40-1, EMPZ 2016/11-LV6-84-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH-9-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH-12-1, EMPZ 2016/11-LVNH-12-2, EMPZ 2016/11-LVNH-21-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH-21-2A/2B, EMPZ 2016/11-LVNH-62-1, EMPZ 2016/11-LVNH-66-1, EMPZ 2016/11-LVNH-73-1, EMPZ 2016/11-LVNH-74-1, EMPZ 2016/11-LVNH-76-3, EMPZ 2016/11-LVNH-78-1, EMPZ 2016/11-LVNH-79-1, EMPZ 2016/11-LVNH-80-1, EMPZ 2016/11-LVNH-81-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH-82-2, EMPZ 2016/11-LVNH-84-1, EMPZ 2016/11-LVNH-86-1, EMPZ 2016/11-LVNH-86-2A/2B, EMPZ 2016/11-LVNH-87-1, EMPZ 2016/11-LVNH-88-1, EMPZ 2016/11-LVNH-89-1, EMPZ 2016/11-LVNH-89-2, EMPZ 2016/11-LVNH-91-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH-91-2, EMPZ 2016/11-LVNH-93-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH-93-2A/2B, EMPZ 2016/11-LVNH-95-1, EMPZ 2016/11-LVNH-96-1, EMPZ 2016/11-LVNH-98-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-3-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH2-4-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-5-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH2-5-2, EMPZ 2016/11-LVNH2-8-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-9-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-12-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-13-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-14-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-14-3, EMPZ 2016/11-LVNH2-15-2, EMPZ 2016/11-LVNH2-16-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-17-1, EMPZ 2016/11-LVNH2-17-2, EMPZ 2016/11-LVNH2-18-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH2-19-1A/1B, EMPZ 2016/11-LVNH2-19-2, EMPZ 2016/11-LVNH2-20-1A/1B.

Plant remains are preserved as impressions and/or compressions. Each specimen was examined with a Nikon SMZ-2 stereo microscope and all photographs were taken with a Nikon D-90 camera fitted with an AF-S Micro Nikon 60 mm macro lens. A calliper and a ruler were used to measure the dimensions of the fossils; reported measurements of the length and width of specimens are based on the mean of measurements taken from 29 of the 58 (S1 Table). Regarding their taxonomy, the classification used is the one proposed for ferns by Smith et al. [1]. The distribution of specimens per sampled level is as follows: 2 from LV3, 8 from LV5, 1 from LV6, 29 from LVNH and 18 from LVNH2 (Fig 2). Inventory nomenclature: the initials “LV” indicates the fossil locality “La Val”, “NH” refers to *Nivel Helechos* or fern level in English, and the number indicates the stratigraphic level. For instance: LV3 indicates La Val at level 3 (stratigraphic level); LVNH2 indicates La Val at NH2 (fern level two).

Results

Depositional environment

Three different lithofacies associations were identified in the study area (Figs 3 and 4). These facies were originally defined by Luzón [26,27] in the northern margin of the Ebro Basin using as criteria the percentage of each represented lithology, bed shapes, texture and sedimentary structures. Overall, all the facies and sediments are mainly associated with meandering river deposits.

Firstly, the CS (Conglomerates and Sandstones *sensu* Luzón [26]) facies are formed by grey conglomerates and brown sandstones. The thick-bedded tabular conglomerates (up to 70 cm

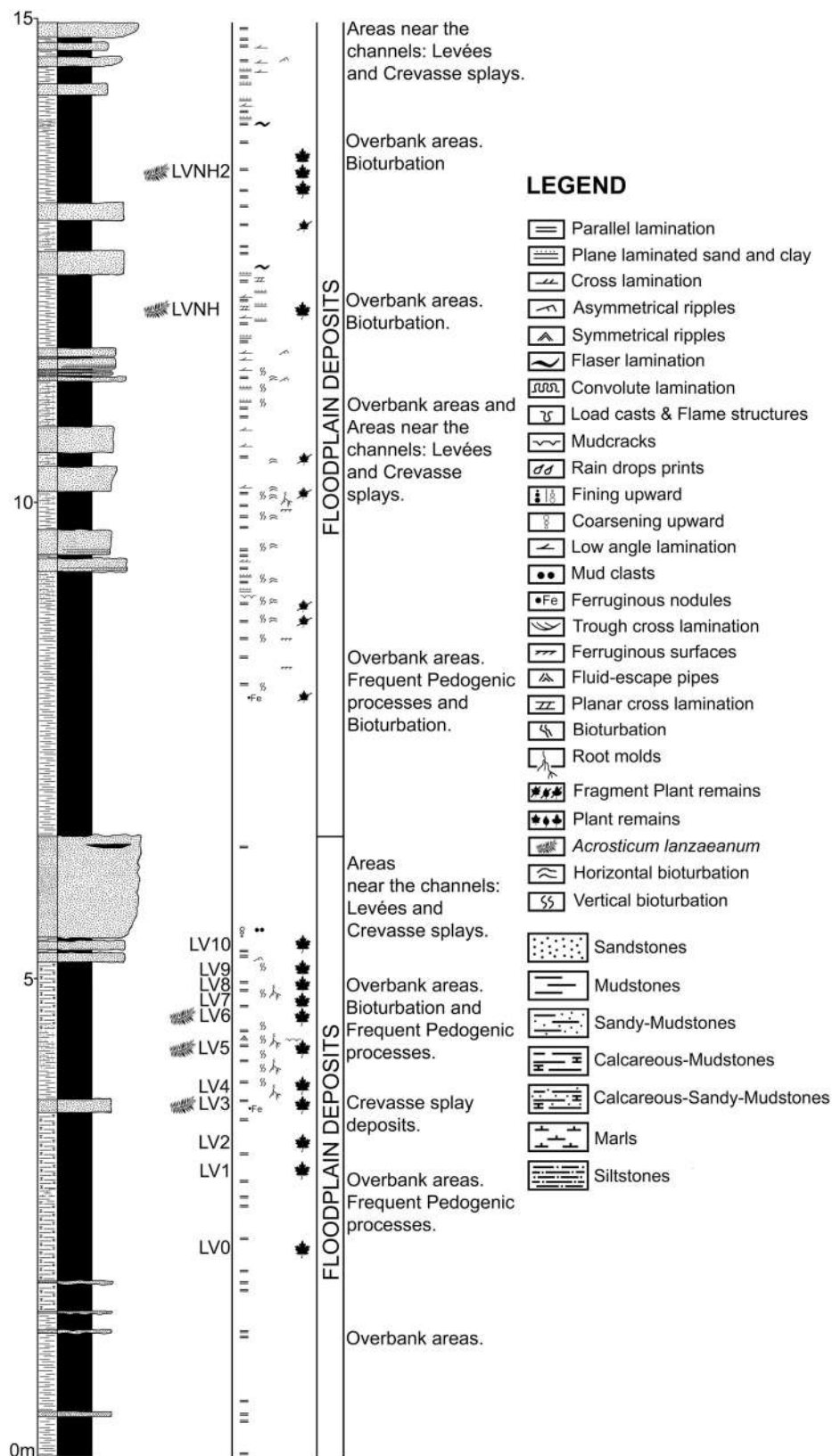


Fig 2. Stratigraphic profile of the La Val fossil site. Figure shows the location of collected samples, and the levels with plant megafossil remains of *Acrostichum*. A short description about the sedimentary environment is also supplied.

doi:10.1371/journal.pone.0162334.g002

in thickness) have clast-supported textures with a matrix of coarse to medium-fine sand, and rounded and well-sorted calcareous and quarzitic pebbles. Tabular beds (4–74 cm in thickness) of medium to fine, sometimes coarse-grained sandstones are present. These beds exhibit horizontal lamination, trough cross-stratification and current ripples. These facies are interpreted as braided streams with longitudinal and transverse bars, with overbank areas, which become more stable downstream.

Secondly, the tSM facies (tabular Sandstones and Mudstones *sensu* Luzón [26]) comprise grey, orange or yellow sandstones and grey or brown mudstones. Coarse to fine-grained sandstones also appear, sometimes with lags of mudstones. These deposits appear to be disposed in tabular bodies (up to 72 cm in thickness) often with channelled bases. They exhibit horizontal lamination, trough and planar cross-stratification and asymmetric ripples. Mudstones are laminated, sometimes massive, and they are disposed in tabular beds (up to one meter in thickness). These mudstones exhibit horizontal and heterolithic lamination, bioturbation, roots and numerous vegetable remains. Also, beds of conglomerates up to 3 cm in thickness sometimes exit.

Finally, the chSM facies (channelled Sandstones and Mudstones *sensu* Luzón [26]) are formed of grey or orange sandstones and brown mudstones. Medium-grained sandstones appear to be disposed in tabular beds with channelled bases (up to 40 cm in thickness). They show horizontal lamination, trough and planar cross-stratification and ripples. Mudstones are laminated or massive, and disposed in tabular beds (10–50 cm in thickness) with horizontal lamination. Both tSM and chSM facies are characteristic of stable floodplains crossed by rectilinear and winding watercourses; levees and crevasses have developed in the channels adjacent to overbank areas. These deposits were affected by pedogenic processes (e.g., mottling, fossilised roots, precipitating calcium carbonate as small soil nodules), which also occurred in many ponds with carbonate deposits in interchannel areas.

La Val fossil site. The stratigraphic profile of the La Val fossil site (Fig 2) displays both sandstone and mudstone beds. Medium to fine, sometimes coarse-grained sandstones are present, generally disposed in tabular beds (up to 110 cm in thickness) and exhibit horizontal lamination, ripples, trough and planar cross-stratification, and bioturbation. Interestingly, the fossil leaves and small woody fragments mainly recovered in these sediments. Mudstones are laminated to massive; they are disposed in tabular beds (1–87 cm in thickness) and show numerous sedimentary structures (e.g., roots or bioturbation, see S1 and S2 Figs for details) and frequent fossil plant remains (Fig 2). The La Val fossil site belongs to the tSM lithofacies. Sandstones correspond to levees and crevasse splay deposits and were deposited in areas very close to watercourses. The levees were sediment banks at the channel edge, whereas the crevasse splays were low cones of sediment. Moreover, mudstone beds are interpreted as floodplain or overbank deposits and were deposited not only in interchannel areas, but also in areas beyond the river channels that received water only when the river was in flood [29]. Most of these deposits contain little organic matter; indicative of a well oxygenated and drained environment where the efficient removal of organic matter was enabled by alkaline ground waters [30]. These deposits only show small rooting systems and the density of these rooting systems indicates that vegetation was not very abundant (e.g. S2G Fig). These root traces also vary from shallowly to deeply penetrating, suggesting a fluctuating water table [30].

Systematic Paleobotany. Class Polypodiopsida Cronquist, Takhtajan and Zimmermann
Order Polypodiales Link

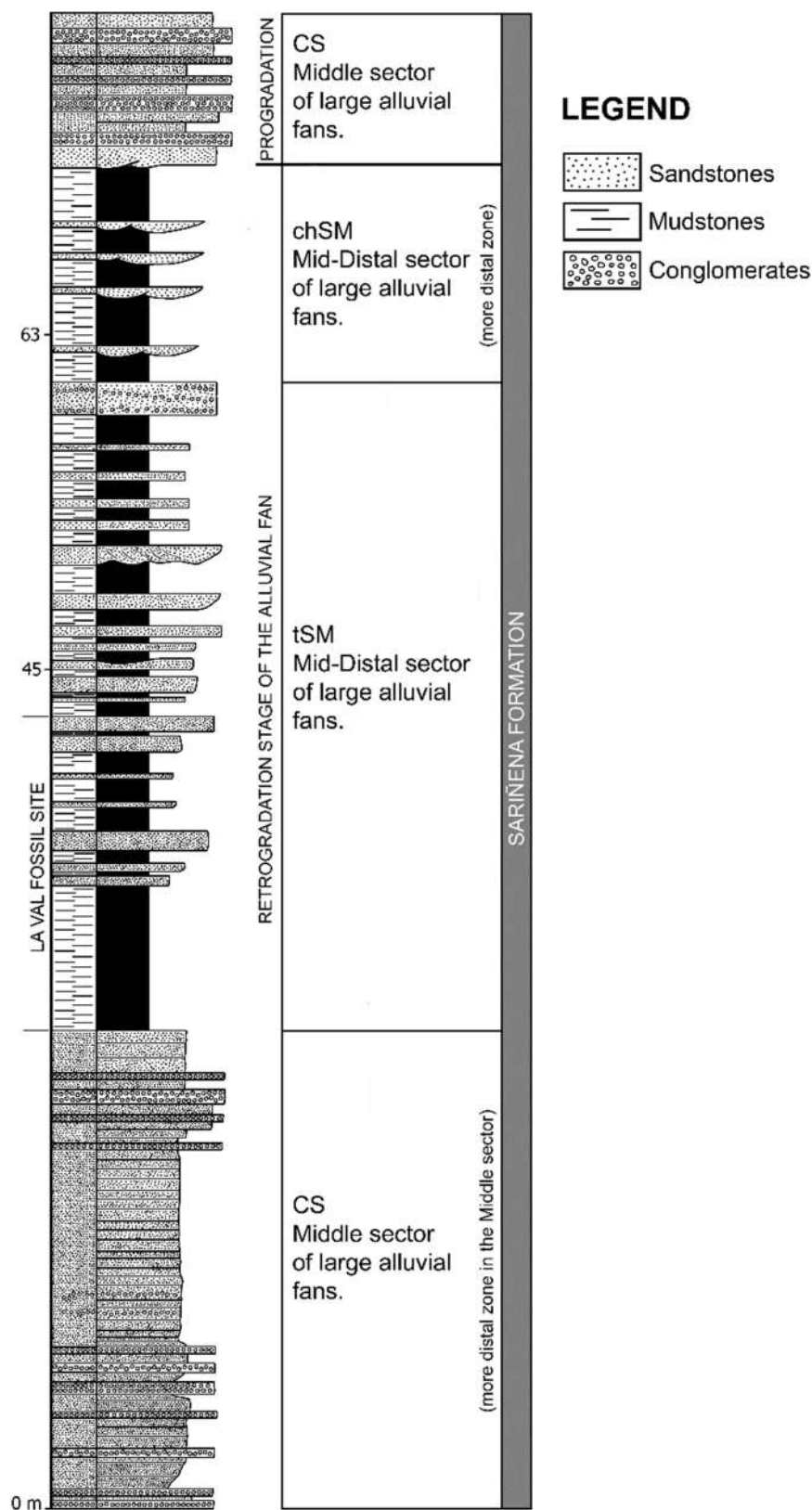


Fig 3. General lithostratigraphical profile of the fan where the La Val site is located. The profile shows the different lithofacies associations.

doi:10.1371/journal.pone.0162334.g003



Fig 4. General view of the lithofacies associations present in the La Val ravine. Abbreviations: CS, Conglomerates and Sandstones; chSM, channelled Sandstones and Mudstones; tSM, tabular Sandstones and Mudstones. See Ref. 26 for details.

doi:10.1371/journal.pone.0162334.g004

Family Pteridaceae Kirchner

Genus *Acrostichum* Linnaeus

Acrostichum lanzaeanum (Visiani) Reid and Chandler

(Figs 5 and 6)

Synonymy

1908	<i>Chrysodium subhaidingerianum</i> nov. sp.—Fliche, p. 77–81, pl 1, Figs 1–4.
1931	<i>Acrostichum</i> (<i>Chrysodium</i>) <i>lanzaeanum</i> (Vis.) Reid et Chandler—Depape and Bataller, p. 203–204, pl XI, Figs 1–6.
1950	<i>Acrostichum</i> (<i>Chrysodium</i>) <i>lanzaeanum</i> (Vis.) Reid et Chandler—Bataller and Depape, p. 10–12, Fig 1A and 1B.
1961	<i>Acrostichum</i> (<i>Chrysodium</i>) <i>lanzaeanum</i> Reid et Chandler—Bauzá-Rullán, p. 162–163, Figs 6 and 7.
1965	<i>Acrostichum</i> (<i>Chrysodium</i>) <i>lanzaeanum</i> (Vis.) Reid y Chandler—Vicente-Castells, p. 4.
1971	<i>Acrostichum lanzaeanum</i> (V.) Reid et Chandler—Fernández-Marrón, p. 11–13, pl 1, Fig 1.
1982	<i>Acrostichum lanzaeanum</i> (Visiani) Reid y Chandler—Álvarez-Ramis, pl 1, Figs 4 and 5.
1986	<i>Acrostichum</i> (<i>Chrysodium</i>) <i>lanzaeanum</i> (Vis.) Chandl.—Álvarez-Ramis and Ramos-Guerrero, p. 86, Fig 3.
1987	<i>Acrostichum lanzaeanum</i> (Reid) Chandler—Álvarez-Ramis et al., p. 350, pl I, Fig 1.
1992	<i>Acrostichum lanzaeanum</i> (Visiani) Reid et Chandler—Sanz de Siria, p. 278–279, pl 1, Fig 1.

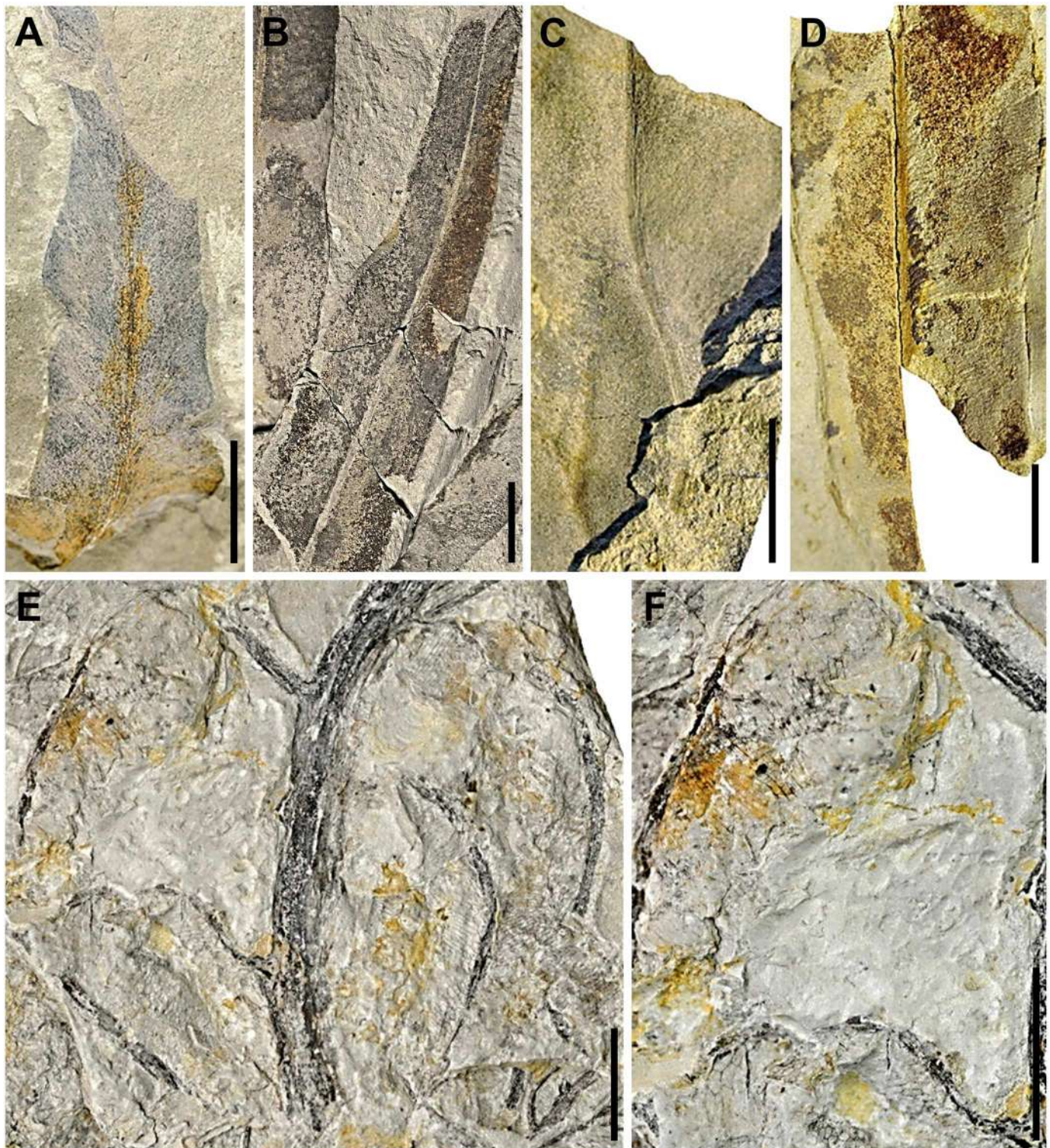


Fig 5. Plant megafossil remains of *Acrostichum lanzaeanum* discovered at the La Val fossil site (I). (A) EMPZ 2016/11-LV6-84-1B, pinna fragment from level LV6. (B) EMPZ 2016/11-LV5-40-1, pinnae from level LV5. (C) EMPZ 2016/11-LV3-118-1A, pinna fragment from level LV3. (D) EMPZ 2016/11-LV5-36-1, pinna fragment from level LV5. (E, F) EMPZ 2016/11-LVNH-12-2, frond fragments from level LVNH. Scale bars = 1 cm.

doi:10.1371/journal.pone.0162334.g005

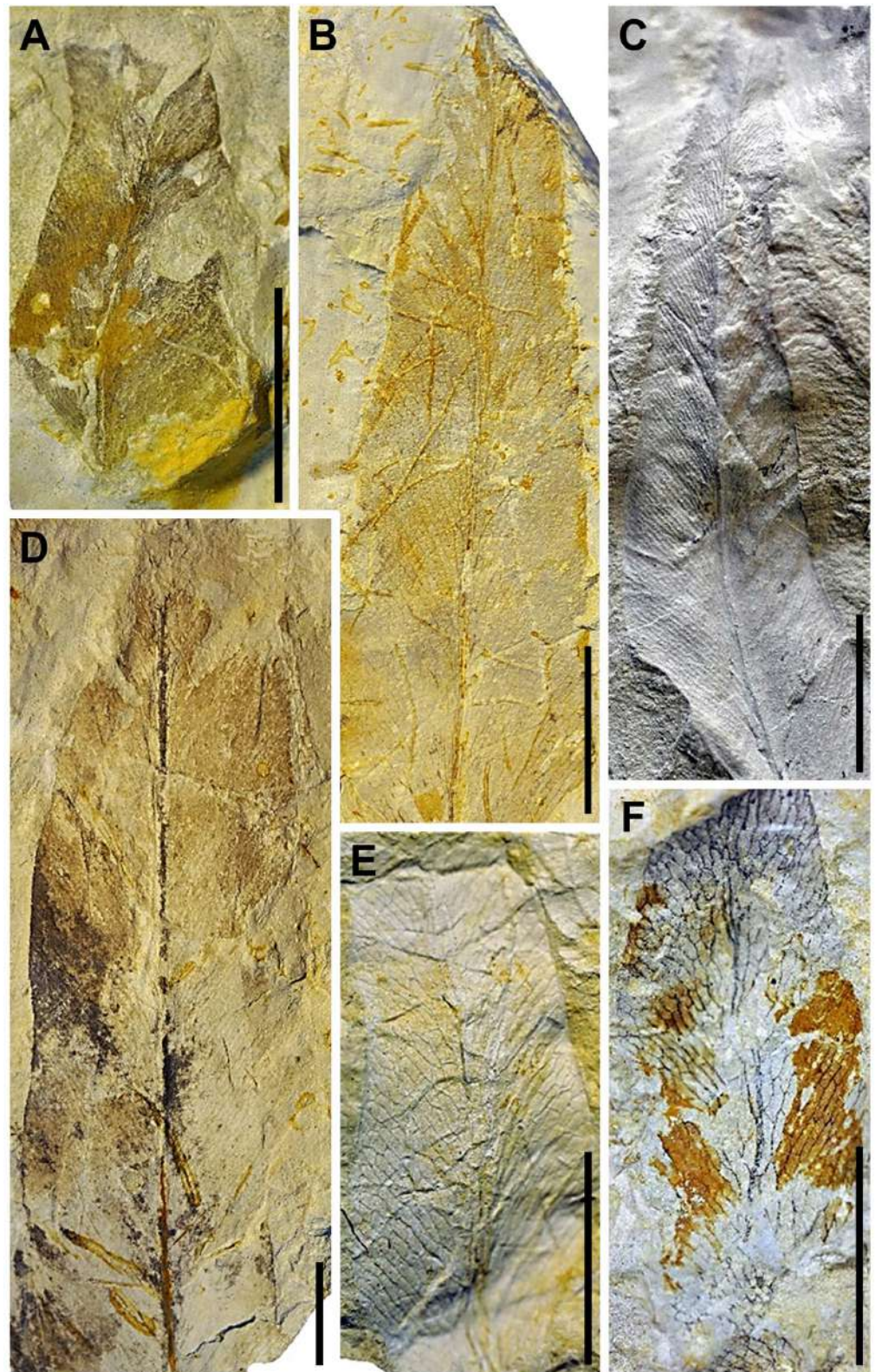


Fig 6. Plant megafossil remains of *Acrostichum lanzaeanum* discovered at the La Val fossil site (II). (A) EMPZ 2016/11-LVNH2-4-1, pinna fragment from level LVNH2. (B) EMPZ 2016/11-LVNH2-9-1, pinna from level LVNH2. (C) EMPZ 2016/11-LVNH2-5-1B, pinna from level LVNH2. (D) EMPZ 2016/11-LVNH2-20-1A,

pinna from level LVNH2. (E) EMPZ 2016/11-LVNH-93-1A, pinna from level LVNH. (F) EMPZ 2016/11-LVNH-21-2A, pinna from level LVNH. Scale bars = 1 cm.

doi:10.1371/journal.pone.0162334.g006

Description. Pinnae with linear-lanceolate to elliptical shape; maximum preserved length 10–95 mm and width 9–40 mm; the apex is acuminate and acute-angled; the base is not visible; from the thick midvein closely spaced secondary veins arise, initially at an acute angle and then curving at a right angle; the secondary veins anastomose repeatedly, forming numerous rectangular to polygonal areoles (four to five sides); veinlets absent; margin entire.

Remarks. The fossil remains of *A. lanzaeanum* appear in levels LV3, LV5, LV6, LVNH and LVNH2 (Fig 2). All of these plant megafossils are preserved as compressions and impressions. Level LV3 corresponds to a fine-grained sandstone bed with scarce root traces. These sediments are interpreted as a crevasse splay deposit. In this bed, the scarce recovered fossil remains of *Acrostichum* correspond to broken pinnae fragments (Fig 5C and 5D). The levels LV5, LV6, LVNH and LVNH2 consist of laminated mudstone beds and exhibit bioturbation and fossil root traces, indicating floodplain areas with pedogenic processes (see S1 and S2 Figs for details). The fossil remains of *Acrostichum* are scarce in levels LV5 and LV6. These remains are however common in the levels LVNH and LVNH2. Interestingly, other associated plant macrofossils also occur in such levels. Stems and rhizome fragments of *Equisetum* are common and usually anatomically-connected in the levels LVNH2 and LVNH pinnae (Fig 7A). Some fragments of pinnae and fronds of fern *Cyclosorus stiriacus* (= *Pronephrium stiriicum*, [17]) from the level LVNH can be also observed (Fig 7B).

Occurrences. In Spain, the oldest macroremains of *Acrostichum lanzaeanum* occur in Bartonian deposits (41.2–37.8 Ma) in Sant Vicenç de Castellet (Barcelona) [21] and at the quarries of Balsamuller and Can Font Els Condals (Manresa) [22]. It is found in early Oligocene deposits (Rupelian, 33.9–28.1 Ma) in Tàrraga (Lérida) (e.g., [31–33]), Cervera (Lérida) [33–35], Son Fé Mine (isle of Mallorca) [36] and Peguera (Mallorca) [19]. It also exists in sediments from the late Oligocene (Chattian, 28.1–23.01 Ma) in Son Ferragut (Mallorca) [16]. Some authors (e.g., [33,35]) infer the presence of *Acrostichum* in Mallorca (Burdigalian, 22.44–16.97 Ma) during the Miocene; however, we have strong reservations about this and feel it is not well supported by the evidence (e.g., see [37–38]).

Discussion

Paleoenvironment and Paleogeography

The Sariñena Formation is composed of terrigenous rocks, which are considered to have been deposited in a large fluvial system, including alluvial fans (e.g., [26]). Indeed, the identified lithofacies associations (Figs 3 and 4) CS, tSM and chSM correspond to middle (CS) and middle-distal (tSM and chSM) sectors of one of these alluvial fans, called herein the Estadilla fan. These facies represent large polygenic-conglomerate fans where fluvial processes dominated [26]. This type of fan has a large radius and shows a gradual transition in sedimentological processes from proximal to distal areas. In particular, La Val belongs to a distal facies (tSM) which corresponds to the middle-distal portion of the alluvial fan (Figs 3 and 4). The La Val site also corresponds to a retrogradation stage of the alluvial fan (Fig 3), when the decrease in tectonic activity in the area resulted in the retreat of the facies more proximal and allowed the development of the floodplains. These overbank areas were affected during their existence by repeated flooding and drying events, due to the overflow of the surrounding channels when water flowed over the banks and out on to the overbank areas. The presence of numerous crevasse splays and levee deposits in the floodplain indicates the proximity of overbank areas near the

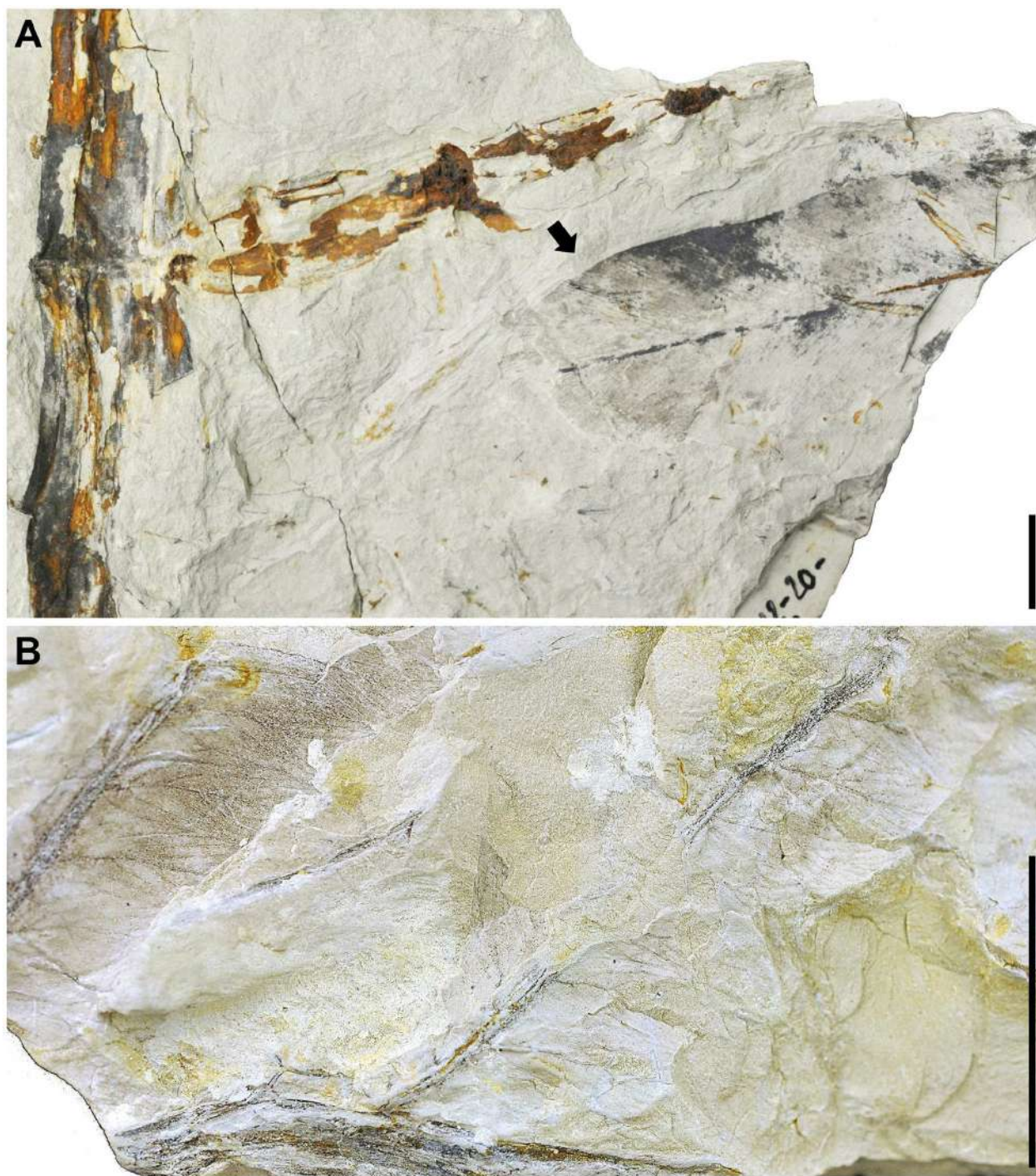


Fig 7. Evidence of associated plant megafossil remains discovered at the La Val fossil site. (A) *Equisetum* stems from level LVNH2 with a fragment of *Acrostichum* pinna at the same level (indicated by arrow). (B) Pinna fragment of *Cyclosorus* from level LVNH. Scale bars = 1 cm.

doi:10.1371/journal.pone.0162334.g007

active channels. In certain areas, very shallow ponds developed when the water table was close to the surface, with vegetation growing on their shores. These floodplains were affected by numerous pedogenic processes and bioturbation.

During the late Oligocene (Chattian), the paleogeographical reconstruction of the area shows that the alluvial fans retrograded and their characteristic sedimentation included distal alluvial plains and mudflats [26]. The eastern sector was covered by a large alluvial fan (Huesca fan), which entered the basin from the northeast; another large fan developed simultaneously (Balces fan), which entered the basin through a palaeovalley located in the west. This fan was much smaller than the Huesca fan, which collected its waters [26]. The coalescence of both large fans led to the creation of a large fluvial system (Huesca fluvial system, [39]).

Taphonomy

The presence of anatomically-connected pinnae of ferns suggests a flooding event that likely included river bank collapse [40]. Fern fronds do not abscise naturally but are usually degraded after death, when still attached to the living plant [41]. The existence of entire well-preserved fronds in the water would have only been made possible by river bank collapse, carrying whole plants towards the deposition area (e.g., overbank areas) [40]. So, the presence of fronds of *Acrostichum* and *Cyclosorus* in LVNH implies flooding events with river bank collapse (Figs 5–7). This scenario is also supported by the occurrence in the same bed, of *Cyclosorus*, a fern well known for its ability to colonise disturbed sites such as landslides and roadside banks [6] (Fig 7B). These *Acrostichum* and *Cyclosorus* fronds seem to indicate that they were transported only a minimum distance and, therefore, they are considered as para-autochthonous plant remains [40]. This observation is also supported by the presence of numerous rooting structures in the sampled levels (S1C and S1D, S1F, S2A and S2G Figs). Likewise, despite that the preservational status of *Acrostichum* plant remains is usually as isolated pinnae, i.e., without base and without connection with rachis, the presence also of well-connected pinnae (Fig 5E and 5F) would be also in agreement with a para-autochthonous assemblage.

Then again, the presence of near-complete or entire *Acrostichum* pinnae (e.g., LVNH and LVNH2) indicates only a short transportation by water, and they are also considered as para-autochthonous plant remains (e.g. Figs 6B–6D and 7A). All these para-autochthonous remains suggest that they originally grew close to the deposition areas. On the other hand, the existence of broken pinnae (e.g. Fig 6A) can be explained by a longer water transport, from areas where ferns grew to the deposition areas (e.g., LV3, LV5, LV6, LVNH and LVNH2). Thus, these megafossil remains are considered as allochthonous remains. In the case of anatomically-connected *Equisetum* megafossil remains (e.g. LV6, LVNH2), these are interpreted as having been transported for a very short time by water and, therefore, are also considered as para-autochthonous remains (Fig 7A).

Acrostichum: a pioneering plant of floodplain areas

Floodplains are harsh environments for the colonisation and establishment of plants. In these areas, water directly affects the growing conditions of floodplain vegetation. These plants must resist the sheer stress of flowing water and live with a greater probability of being physically disturbed. Likewise, they are exposed to abrasion and burial from bedload and to physical removal by erosion [42]. Frequent erosional and depositional disturbances from flooding favour pioneering over competitive species and decrease competition for resources. These disturbances tend to decrease the competitive ability of species and thus modify the dominance hierarchy within the community [42,43]. Plants in this community have numerous specific adaptations, e.g., those related to flooding, sediment deposition, physical abrasion and stem breakage [42].

In the La Val fossil site, the watercourses created a mosaic of meandering stream channels and floodplains within the alluvial fan. Overbank areas of La Val were zones affected by numerous and recurrent floods. Flooding mechanically disturbed the vegetation of these areas

through erosion of the soil surface and abrasion by transported sediment. These disturbances favoured pioneering species such as *Acrostichum*, *Equisetum* or *Cyclosorus* and the recurrent floods prevented the development of trees and of an overstory. Moreover, the crevasse splay deposits (e.g., LV3) were affected by regular floods, and they were subaerially exposed; these areas were very close to active channels and very well drained. According to Hamer et al. [30], these types of sediments were colonised by herbaceous vegetation.

Typically, crevasse sediments inundate standing vegetation of the back levee, lateral swamps or ponds and floodplains [44]. In these deposits, forest litter can be preserved and mixed with river-transported riparian debris and detritus from the levee community [44]. In LV3 (Fig 2), fossil remains show that *Acrostichum* grew within the levee's vegetation and/or close to, or on, the river banks. Similarly, some remains were transported by the river from other areas. *Acrostichum* colonises the current levees and is common in wet banks [45–46]. It is also a member of the riparian vegetation, and it grows along and/or next to stream or river margins, especially from the middle to the upper regions of the river [7,9]. In these areas, this fern is an understorey plant, and it grows in the shelter of big plants and/or among small vegetation [45].

The overbank areas of the La Val fossil site (LV5, LV6, LVNH, LVNH2) were affected by regular floods and covered by herbaceous vegetation and/or low stature plants whose rooting systems demonstrate a fluctuating water table [30]. All these areas were near the active channels, well-oxygenated and drained by ground waters that removed the organic matter [30]. However, ephemeral ponds also existed in these floodplain areas (e.g., LVNH and LVNH2). Overall, remains of the interfluvial predominate over large areas in the floodplain deposits [44]. While *Acrostichum* remains were transported from nearby areas, it also lived on these floodplain areas, as well as on, or close to, the shores of ephemeral ponds.

Garcia-Massini et al. [6,13] suggest that the abundance of ferns in the same stratum is attributed to their capacity to grow in poorly oxygenated, waterlogged settings, as well as to their ability to be early ecological pioneers, showing a preference for ponded or waterlogged areas. This situation occurs in levels LVNH and LVNH2, among others. The co-existence and abundance of *Equisetum* and *Acrostichum* in the same beds indicates that levels LV5, LV6, LVNH and LVNH2 all have the characteristic of a short-lived inundated terrain (e.g., floodplain area), where the water table was temporarily high, or an ephemeral pond (e.g., LVNH and LVNH2). This suggests the presence of poorly-vegetated wetland environments dominated by pioneering taxa. Moreover, *Acrostichum* is associated with early colonisation events of disturbed environments [6]. The presence of *Equisetum* and *Cyclosorus* also supports this interpretation. Both *Equisetum* and *Cyclosorus* are rapid colonisers of disturbed habitats, and have been found in swampy to marshy, floodplain, and volcanic paleoenvironments in association with other ferns [6]. Current *Equisetum* mainly grows in areas of a high water table (e.g., rivers, streams) not deeper than 0.5 m. Stem bases are immersed in the water in areas where groundwater reaches the surface whereas, in areas of slowly flowing surface water (e.g., flooded areas), rhizomes and roots grow submerged [47].

Jarzen and Dilcher [46] highlight that *Acrostichum* is an aggressive fern, and it tends to become weedy in disturbed sites. Sometimes, this fern is also associated with weedy plants in riparian environments. For instance, Rahman et al. [9] investigated the distribution of riparian corridor plants along the Perai River Estuary (Penang, Malaysia). The upper regions of this corridor were disturbed by human activities (e.g., paddy fields). These regions were occupied by a majority of weed species of angiosperms such as *Cassia tora* Linnaeus (woody shrub), *Eleusine indica* (L.) Gaertner (grass), *Scirpus grossus* Linnaeus (sedge), and *Euphorbia hirta* Linnaeus (broad leaf weed), or ferns such as *Blechnum orientale* Linnaeus and *Lygodium flexuosum* (L.) Swartz. In this community, *Acrostichum* grew associated with these weedy plants in these river regions.

Interestingly, García-Massini et al. [6] describe transient environments colonised by pioneer vegetation in a late Oligocene succession of volcanoclastic deposits from the northwestern Ethiopian Plateau (Chilga strata unit). This Chilga plant diversity was dominated by ferns; amongst which, being especially relevant here, were *Acrostichum*, *Equisetum* and *Cyclosorus*. A few angiosperm taxa typical of disturbed environments (e.g., *Typha*, *Pandanites* and *Hyphaene*) were also documented. The Chilga strata corresponded to overbank areas with ephemeral ponds and small channels with crevasse deposits. Physiographic changes of the Chilga paleoenvironment were interpreted to have resulted directly from the influence of volcanism on the surface environment [6]. So, despite the fact that the sedimentological environment of the La Val site and Chilga strata are similar, their physiographic history is different. While in Chilga strata, the environment changed mainly by airfall ash and ephemeral discharge of sediments by braided streams [6], the environmental changes in the La Val floodplains were produced by several floods that affected the vegetation. Both paleoenvironments were colonised by similar plant communities.

Conclusions

The late Oligocene La Val fossil site (northeastern Iberian Peninsula) represents a continental fluvial paleoenvironment that was fully isolated from marine influence. The streams and/or rivers created a mosaic of meandering stream or river channels and floodplains within an alluvial fan. From this outcrop, reported fossil evidence of *Acrostichum lanzaeanum* reveals that this fern grew within the levee's vegetation or close to the river banks next to the shores of ephemeral ponds. The co-existence of *Equisetum* and *Acrostichum* in assemblages suggests the presence of short-lived inundated terrain, such as either a floodplain, where the water table was temporarily high, or an ephemeral pond. This scenario indicates, in addition, poorly-vegetated wetland environments dominated by pioneering taxa. The La Val plant community is similar to that of Chilga strata during the late Oligocene. However, the environmental changes registered in the La Val floodplains suggest the presence of recurrent floods. In both cases, evidence shows that *Acrostichum* grew and developed as a coloniser plant in disturbed areas.

Supporting Information

S1 Fig. Sedimentary structures observed in the La Val fossil site (I). (A) Floodplain deposits close to level LV2: Horizontal lamination (black arrow) and mottling (white arrow). (B) Floodplain deposits close to level LV2: Ripple-marks (black arrows). (C) Floodplain deposits at level LV6: Horizontal lamination (black arrows) and small roots (white arrows). (D) Floodplain deposits at level LV5: A fossilized root (black arrow). (E) Floodplain deposits between the levels LV4-5: Mud-cracks (black arrows). (F) Floodplain deposits at level LV4: Horizontal lamination (black arrow), mottling (white arrow) and root (grey arrow). (G) Crevasse deposits at level LV7: Ripple-marks (black arrows) and horizontal lamination (white arrow). Scale bars = 2 cm. (TIF)

S2 Fig. Sedimentary structures observed in the La Val fossil site (II). (A) Floodplain deposits at level LV5: small root (black arrow), scale bar = 2 cm; (B) Floodplain deposits: Heterolithic lamination, sand beds (black arrow), mud beds (white arrow), scale bar = 2 cm. (C, D) Floodplain deposits at level LV6: Bioturbation (black arrows), scale bar = 2 cm. (E) Crevasse deposits: Cross lamination (black arrow), scale bar = 10 cm. (F) Crevasse/levee deposits: scour fill deposits (black arrow), scale bar = 2 cm. (G) Floodplain deposits at level LVNH2: a perpendicular section of small roots (black arrows), and mottling (white arrow), scale bar = 2 cm. (TIF)

S1 Table. Measurements data of fossil specimens of *Acrostichum* collected from the La Val fossil site.

(PDF)

Acknowledgments

We thank Jose Francisco Lisa Blanco for his assistance during fieldworks. We also thank Arsenio Muñoz (University of Zaragoza) for his helpful comments about the sedimentary structures. The constructive comments provided by the two anonymous referees are also acknowledged. This work has been funded by a Marie Curie COFUND Postdoctoral Fellowship from the University of Liege (BCM, grant number: 600405).

Author Contributions

Conceptualization: RMD BCM.

Funding acquisition: BCM.

Investigation: RMD BCM.

Methodology: RMD BCM.

Project administration: BCM JBD.

Resources: RMD.

Supervision: BCM JBD.

Validation: RMD BCM.

Visualization: BCM.

Writing - original draft: RMD BCM.

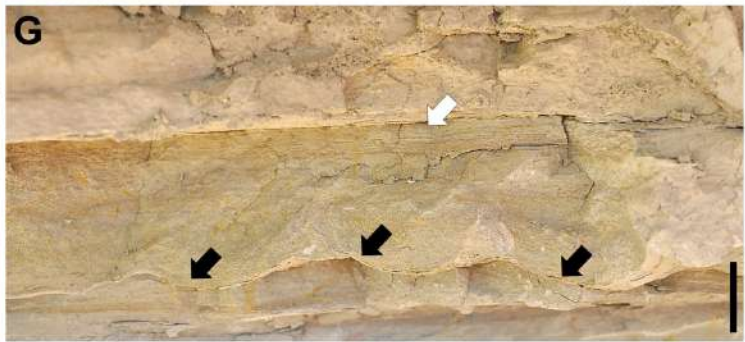
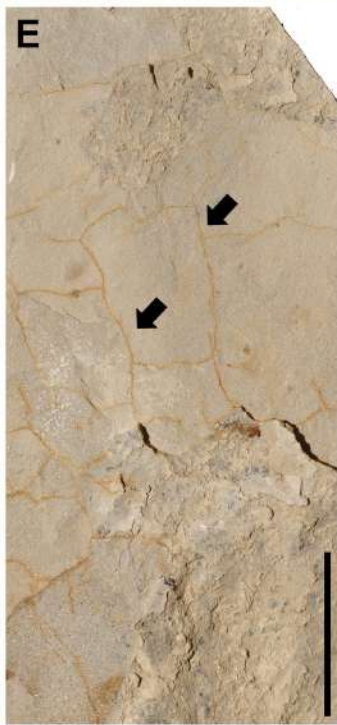
Writing - review & editing: BCM JF JBD.

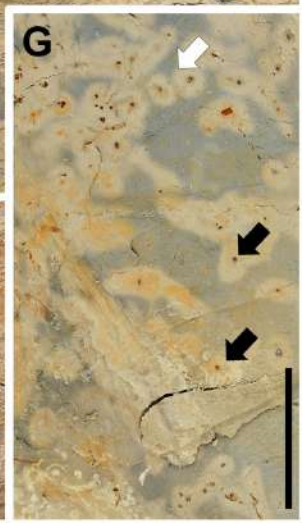
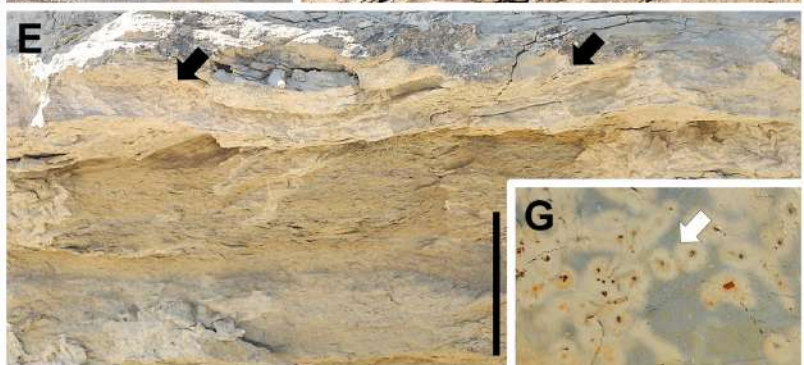
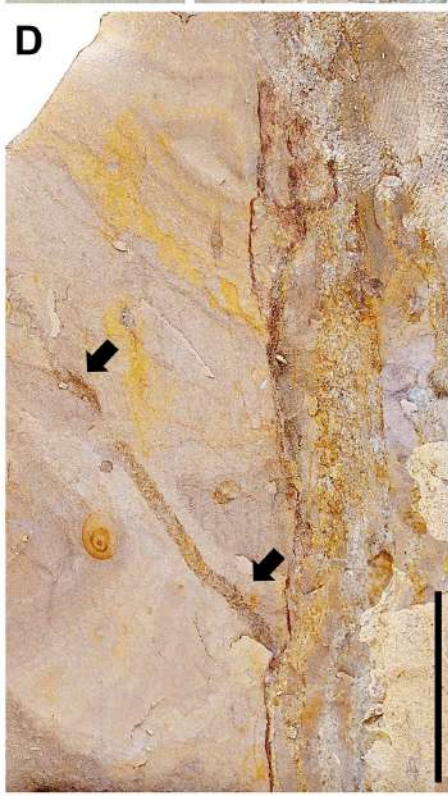
References

1. Smith AR, Pryer KM, Schuettpelz E, Korall P, Schneider H, Wolf PG. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon*. 2006; 55: 705–731. doi: [10.2307/25065646](https://doi.org/10.2307/25065646)
2. Tomlinson PB. *The Botany of Mangroves*. Cambridge: Cambridge University Press. 1986.
3. Arnold CA, Daugherty LH. The fern genus *Acrostichum* in the Eocene Clarno Formation of Oregon. *Contrib Mus Paleontol Univ Mich*. 1963; 18: 205–227.
4. Nootboom HP, Kramer KU, Chambers TC, Hennipman E. Pteridaceae subfam. Parkerioideae. In: Nootboom HP, editors. *Flora Malesiana-Series II, Pteridophyta*. Vol. 4. Leiden: The National Herbarium of the Netherlands-Leiden branch; 2012. pp. 137–144.
5. Bonde SD, Kumaran KPN. A permineralized species of mangrove fern *Acrostichum* L. from Deccan intertrappean beds of India. *Rev Palaeobot Palynol*. 2002; 120: 285–299. doi: [10.1016/S0034-6667\(02\)00081-7](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(02)00081-7)
6. García-Massini JL, Jacobs BF, Tabor NJ. Paleobotany and Sedimentology of Late Oligocene Terrestrial Strata from the Northwestern Ethiopian Plateau. *Palaeontol Electronica*. 2010; 13: 1. 6A. 51p. Available: http://palaeo-electronica.org/2010_1/184/index.html
7. Bunt JS, Williams WT, Clay HJ. River water salinity and the distribution of mangrove species along several rivers in North Queensland. *Aust J Bot*. 1982; 30: 401–412. doi: [10.1071/BT9820401](https://doi.org/10.1071/BT9820401)
8. Taylor FJ. *Mangroves in freshwater*. Blumea. 1986; 31: 271–272.
9. Rahman ASN, Ismail J, Mansor M. The distribution of riparian corridor plants and the relations to river water salinity along Perai river, Penang, Malaysia. *Wetland Science*. 2010; 8: 48–56.
10. Collenette IS. *Acrostichum aureum*: an inland record from Saudi Arabia. *Fern Gaz*. 1991; 14: 57–58.

11. García-Massini JL, Jacobs BF, Pan A, Tabor N, Kappelmann J. The occurrence of the fern *Acrostichum* in Oligocene volcanic strata of the northwestern Ethiopian Plateau. *Int J Plant Sci*. 2006; 167: 909–918. doi: [10.1086/504390](https://doi.org/10.1086/504390)
12. Zhang R, Liu T, Wu W, Li Y, Chao L, Huang L, et al. Molecular evidence for natural hybridization in the mangrove fern genus *Acrostichum*. *BMC Plant Biol*. 2013; 13: 74. doi: [10.1186/1471-2229-13-74](https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-74) PMID: [23634934](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23634934/)
13. García-Massini JL, Jacobs BF. The effects of volcanism on Oligocene-age plant communities from the Ethiopian Plateau, and implications for vegetational resilience in a heterogeneous landscape. *Rev Palaeobot Palynol*. 2011; 164: 211–222. doi: [10.1016/j.revpalbo.2010.12.003](https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.12.003)
14. Medina E, Cuevas E, Popp M, Lugo AE. Soil salinity, sun exposure, and growth of *Acrostichum aureum*, the mangrove fern. *Bot Gaz*. 1990; 151: 41–49. doi: [10.1086/337803](https://doi.org/10.1086/337803)
15. Sharpe JM. Responses of mangrove fern *Acrostichum danaeifolium* Landsd. & Fisch. (Pteridaceae, Pteridophyta) to disturbances resulting from increased soil salinity and Hurricane Georges at the Jobos Bay National Estuarine Research Reserve, Puerto Rico. *Wetl Ecol Manag*. 2010; 18: 57–68. doi: [10.1007/s11273-009-9148-4](https://doi.org/10.1007/s11273-009-9148-4)
16. Álvarez-Ramis C, Ramos-Guerrero E, Fernández-Marrón MT. Estudio paleobotánico del Cenoico de la zona central de Mallorca: Yacimiento de Son Ferragut. *Bol Geol Min*. 1987; 98:349–356.
17. Collinson ME. Cainozoic ferns and their distribution. *Brittonia*. 2001; 53:173–235. doi: [10.1007/BF02812700](https://doi.org/10.1007/BF02812700)
18. Collinson ME. The ecology of Cainozoic ferns. *Rev Palaeobot Palynol*. 2002; 119:51–68. doi: [10.1016/S0034-6667\(01\)00129-4](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(01)00129-4)
19. Álvarez-Ramis C, Ramos-Guerrero E. Estudio Paleobotánico del Paleógeno de Peguera: extremo occidental de La Serra de Tramuntana (Mallorca). *Boll Soc Hist Nat Balears*. 1986; 30:83–93.
20. Srivastava G, Mehrotra RC, Shukla A, Tiwari RP. Miocene vegetation and climate in extra peninsular India: Megafossil evidences. *J Palaeontol Soc Ind*. 2014; 5:283–290.
21. Vicente-Castells JV. A la recerca d'una flora eocénica de Catalunya. *Centro excursionista Puig Castellar*. 1965; 3–4.
22. Álvarez-Ramis C. Sobre la presencia de una flora de Paleomanglar en el Paleógeno de la depresión central catalana (curso medio del Llobregat). *Acta Geol Hisp*. 1982; 17: 5–9.
23. Awasthi N, Guleria JS, Prasad M, Srivastava R. Occurrence of *Acrostichum* Linn., a coastal fern in the Tertiary sediments of Kasauli, Himachal Pradesh, north-west Himalaya. *Palaeobotanist*. 1996; 43: 83–87.
24. Álvarez-Ramis C, Fernández-Marrón MT. Consideraciones en torno a la distribución y denominación específica de los restos fósiles del género *Acrostichum* hallados en España. *COLPA*. 1995; 47:193–198.
25. Pardo G, Arenas C, González A, Luzón A, Muñoz A, Pérez A, et al. Cuenas Cenoicas: La Cuenca del Ebro. In: Vera JA, editor. *Geología de España*. Madrid: Sociedad Geológica de España e Instituto Geológico y Minero de España; 2004. pp. 343–353.
26. Luzón A. Oligocene-Miocene alluvial sedimentation in the northern Ebro Basin, NE Spain: tectonic control and palaeogeographical evolution. *Sediment Geol*. 2005; 177:19–39. doi: [10.1016/j.sedgeo.2005.01.013](https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2005.01.013)
27. Luzón A. Evolución megasecuencial de los materiales oligo-miocenos del sector septentrional de la Cuenca del Ebro (provincia de Huesca). *Geogaceta*. 1998; 24:195–198.
28. Pardo G, Villena J, González A. Contribución a los conceptos y a la aplicación del análisis tectosedimentario. Rupturas y unidades tectosedimentarias como fundamento de correlaciones estratigráficas. *Rev Soc Geol Esp*. 1989; 2: 199–219.
29. Nichols G. *Sedimentology and Stratigraphy*. 2nd ed. Oxford: Wiley-Blackwell; 2009.
30. Hamer JMM, Sheldon ND, Nichols GJ, Collinson ME. Late Oligocene–Early Miocene paleosols of distal fluvial systems, Ebro Basin, Spain. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*. 2007; 247: 220–235. doi: [10.1016/j.palaeo.2006.10.016](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.10.016)
31. Fliche P. Nouvelle note sur quelques végétaux fossiles de la Catalogne. *Bull Inst Catalana Hist Nat*. 1908; 7: 77–87.
32. Depape G, Bataller JR. Note sur quelques plantes fossiles de la Catalogne. *Bull Inst Catalana Hist Nat*. 1931; 31: 194–208.
33. Fernández-Marrón MT. Estudio paleoecológico y revision sistemática de la flora fósil del Oligoceno español. Thesis, Publicaciones de la Facultad de Ciencias de la Universidad Complutense. 1971.
34. Bataller JR, Depape G. Flore oligocène de Cervera (Catalogne). *Anales Esc Peritos Agric Super Agric*. 1950; 9: 3–60.

35. Sanz de Siria A. Estudio de la Macroflora oligocena de las cercanías de Cervera (Colección Martí Madern del Museo de Geología de Barcelona). *Treb Mus Geol Barcelona*. 1992; 2: 269–379.
36. Bauzá-Rullán J. Contribución al conocimiento de la flora fósil de Mallorca. *Est Geol*. 1961; 17: 161–174.
37. Arenes J. Contribution a l'étude de la flore fossile burdigalienne des Baléares. *Bol R Soc Española Hist Nat (Geol)*. 1951; 49: 73–86.
38. Arenes J, Depape G. La flore burdigalienne des îles Baleáres (Majorque). *Rev Gen Bot*. 1956; 63: 347–390.
39. Hirst JPP. Oligo-Miocene alluvial systems in the northern Ebro Basin, Huesca province, Spain. Thesis, Cambridge University, United Kingdom. 1983.
40. Martín-Closas C. Plant taphonomy of the Cerdanya basin (Vallesian, eastern Pyrenees). *Geobios*. 1995; 18:287–298. doi: [10.1016/S0016-6995\(95\)80175-8](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(95)80175-8)
41. Martín-Closas C, Gómez B. Taphonomie des plantes et interprétations paléoécologiques. Une synthèse. *Geobios*. 2004; 37:65–88. doi: [10.1016/j.geobios.2003.01.006](https://doi.org/10.1016/j.geobios.2003.01.006)
42. Naiman RJ, Fetherston KL, McKay SJ, Chen J. Riparian Forest. In: Naiman Robert J, Bilby Robert E, editors. *River ecology and management: lessons from the Pacific Coastal Ecoregion*. New York: Springer; 2001. pp. 289–323. doi: [10.1007/978-1-4612-1652-0_12](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1652-0_12)
43. Dufour S, Piégay H. Channel vertical mobility, hydrogeomorphic disturbances and understory vegetation in floodplain forests of the Ain River (France). *Geomorphologie*. 2010; 4: 371–386. doi: [10.4000/geomorphologie.8101](https://doi.org/10.4000/geomorphologie.8101)
44. Spicer RA. The formation and interpretation of fossil plant assemblages. *Adv Bot Res*. 1989; 16:95–191. doi: [10.1016/S0065-2296\(08\)60240-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(08)60240-2)
45. Ukpong IE. Vegetation and its relation to soil nutrient and salinity in the Calabar mangrove swamp, Nigeria. *Mangroves and Salt Marshes*. 1997; 1: 211–218. doi: [10.1023/A:1009952700317](https://doi.org/10.1023/A:1009952700317)
46. Jarzen DM, Dilcher DL. Palynological assessment of Holocene mangrove vegetation at the American Memorial Park, Saipan, Northern Mariana Islands. *Grana*. 2009; 48: 136–146. doi: [10.1080/00173130902797188](https://doi.org/10.1080/00173130902797188)
47. Husby CE, Delatorre J, Oreste V, Oberbauer SF, Palow DT, Novara L, et al. Salinity tolerance ecophysiology of *Equisetum giganteum* in South America: a study of 11 sites providing a natural gradient of salinity stress. *AoB Plants*. 2011; plr 022. doi: [10.1093/aobpla/plr022](https://doi.org/10.1093/aobpla/plr022)





S1 Table. Measurements data of fossil specimens of *Acrostichum* collected from the La Val fossil site.

SPECIMEN	Width (mm)	Lenght (mm)
EMPZ 2016/11-LV5-33-1A/1B	18	67
EMPZ 2016/11-LV5-36-1	25	60
EMPZ 2016/11-LV5-37-1	20	56
EMPZ 2016/11-LV5-38-1	17	70
EMPZ 2016/11-LV5-39-1	20	93
EMPZ 2016/11-LV5-40-1	20	95
EMPZ 2016/11-LV6-84-1A/1B	15	55
EMPZ 2016/11-LVNH-21-2A/2B	9	18
EMPZ 2016/11-LVNH-80-1	15	32
EMPZ 2016/11-LVNH-81-1A/1B	16	56
EMPZ 2016/11-LVNH-86-1A/1B	18	30
EMPZ 2016/11-LVNH-89-1	13	30
EMPZ 2016/11-LVNH-91-1A/1B	14	36
EMPZ 2016/11-LVNH-93-1A/1B	19	10
EMPZ 2016/11-LVNH-93-2A/2B	17	18
EMPZ 2016/11-LVNH2-3-1A/1B	20	40
EMPZ 2016/11-LVNH2-5-1A/1B	14	53
EMPZ 2016/11-LVNH2-5-2	25	54
EMPZ 2016/11-LVNH2-8-1	12	72
EMPZ 2016/11-LVNH2-9-1	27	52
EMPZ 2016/11-LVNH2-12-1	40	51
EMPZ 2016/11-LVNH2-13-1	26	60
EMPZ 2016/11-LVNH2-14-1	24	80
EMPZ 2016/11-LVNH2-16-1	30	80
EMPZ 2016/11-LVNH2-17-1	36	50
EMPZ 2016/11-LVNH2-17-2	18	50
EMPZ 2016/11-LVNH2-18-1A/1B	27	78
EMPZ 2016/11-LVNH2-19-2	33	75
EMPZ 2016/11-LVNH2-20-1A/1B	25	75

First record of the mangrove palm *Nypa* from the northeastern Ebro Basin, Spain: with taphonomic criteria to evaluate the drifting duration

R. MORENO-DOMINGUEZ¹ B. CASCALES-MIÑANA² J. FERRER¹ J.B. DIEZ³

¹Área de Paleontología, Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza

C/Cerbuna, 12, 50009 Zaragoza, Spain. Ferrer E-mail: joferrer@unizar.es Moreno-Domínguez E-mail: noctubre7@gmail.com

²PPP, Département de Géologie, Université de Liège

Allée du 6 Août, B18 Sart Tilman, B4000 Liège, Belgium. Cascales-Miñana E-mail: bcascales@ulg.ac.be

³Dpto. Geociencias Marinas y Ordenación del Territorio, Universidad de Vigo

Campus Lagoas-Marcosende, 36200 Vigo, Pontevedra, Spain. Diez E-mail: jbdiez@uvigo.es

ABSTRACT

Fossil fruits pertaining to the mangrove palm genus *Nypa* STECK, (Arecaceae, Arecales) were collected from a new plant-bearing assemblage in the Arguis Formation (Fm.), northeastern Ebro Basin (Arguis, Huesca Province, Spain). This formation is Bartonian to early Priabonian in age and comprises pro-delta and carbonate platform deposits. The new assemblage consists of nine specimens of fossil *Nypa* fruits and one monocotyledon leaf fragment. Over half of these fossil fruits are nearly-complete (*i.e.* with preserved mesocarps) while the other represent endocarps. From the point of view of morphology and size they resemble other European records of this genus. The type of remain preserved (fruits or endocarps), presence of abrasion, *Teredo* borings and sedimentary facies provide criteria to infer contrasting lengths of transport (drifting). However, they indicate in all cases that these fossil fruits were afloat in seawater for a considerable time. The discovery of *Nypa* fruits suggests a tropical-subtropical climate in the area, as well as the presence of a coastal environment and littoral forests during deposition. This interpretation corroborates previous findings from the nearby Eocene outcrops of the Catalan Central Depression (Eastern Pyrenees range).

KEYWORDS | Mangrove. South-Pyrenees External Sierras. Palm. Iberian Peninsula. Arecaceae.

INTRODUCTION

Fossil occurrences of the mangrove palm genus *Nypa* STECK (Harley, 2006) have deep significance for paleoecological, paleoclimatic and paleogeographical reconstructions, and play an important role in regional correlations (*e.g.*, Gee, 1990). The fossil remains of *Nypa* have been well documented at many localities worldwide, in Europe (Tralau, 1964; Biosca and Via, 1988); in Asian-

Pacific regions (Tralau, 1964; Pole and Macphail, 1996; Mehrotra *et al.*, 2007); in Africa (Tralau, 1964; El-Soughier *et al.*, 2011); and on the American continents (Tralau, 1964; Westgate and Gee, 1990; Gee, 2001; Gómez-Navarro *et al.*, 2009). The oldest fossil evidence of *Nypa* genus consists of pollen, originating from the Campanian (Late Cretaceous), discovered in what is presently Egypt (Gee, 2001). This genus diversified at the global level during the early-middle Eocene (Krutzsch,

1989). However, at present, this genus is represented by just a single species: *Nypa fruticans* Wurmberg. The living species exists across a range of environments in the tropical Indo-West Pacific region; from India, through Asia to northern Australia and the western Pacific Islands (Teo *et al.*, 2010).

In Spain, the fossil record of *Nypa* is only well documented in the Eocene. The first specimens attributed to *Nypa* fruits were described by Álvarez-Ramis (1982). These fossil remains appeared in the Bartonian of Catalonia (Catalan Central Depression, northeastern Spain) and were described as *Nipadites burtini* (Álvarez-Ramis, 1982). Five years later, Biosca and Via (1988) carried out an additional study on *Nypa* plant remains from the same area and age. In both cases, the authors argued for the past presence of paleomangroves based mainly on this fossil evidence. Later Cavagnetto and Anadón (1995) provided evidence of *Nypa* pollen along with pollen from other mangrove plants from these localities. However, the oldest Spanish records of *Nypa* pollen come from the Maastrichtian in the Eastern Pyrenees (Villalba-Breva *et al.*, 2012).

Here, we describe new material identifiable as the fossil fruits of the genus *Nypa*, family Arecaceae, from the Arguis Fm. (Mangin, 1959-60), Prepyrenean External Sierras. This paper aims to extend the present knowledge on the fossil remains of *Nypa* from the Iberian Peninsula. It also contributes to a more comprehensive understanding of the taphonomic processes that affected them, helping in the reconstruction of the coastal plant communities in the Pyrenees during the mid-Paleogene.

LOCATION AND STRATIGRAPHICAL SETTING

The fossil plant-bearing locality is near the town of Arguis, in the northern part of the Huesca Province (Figs. 1; 2). This mountainous area forms a natural boundary between the Jaca Basin and the Ebro Basin (Fig. 1). The stratigraphic record of the External Sierras consists of a Mesozoic sequence covered by a thick Paleogene/Neogene sequence (Vidal-Royo *et al.*, 2013); the outcrop is located within the thick Paleogene sequence (Fig. 3). The Paleogene/Neogene sequence is composed of continental sandstones, siltstones, and lacustrine limestones of the Cretaceous-Paleocene transition (Tresp Fm.), shallow marine platform limestones (Guara Fm. of Lutetian age), shallow marine and transitional marls, limestones, and deltaic sandstones of the Arguis and Belsué-Atarés fms. (Bartonian to middle Priabonian), as well as the fluvial clays, sandstones, and conglomerates of the Campodarbe Fm. (middle Priabonian to middle

Oligocene) (see Vidal-Royo *et al.*, 2013, and references therein; Cohen *et al.*, 2013).

The Arguis Fm. consists mainly of bluish-grey marls and interbedded limestones. Thickness is variable (100-1200m), around 1000m in the Arguis syncline (Arguis area) and represents the Bartonian-early Priabonian time interval based on biostratigraphic and magnetostratigraphic data (Millán *et al.*, 1994; Canudo *et al.*, 1991; Pueyo *et al.*, 2002; Cohen *et al.*, 2013). This formation has been described as a shallow-marine, mixed siliciclastic-carbonate setting; nevertheless, a deltaic component can also be detected and the facies also show significant fluvial influence, including the effects of storms and tides (Castelltort *et al.*, 2003).

Millán *et al.* (1994) distinguished three depositional sequences (DS I to DS III) in the Arguis Fm. (Figs. 2; 3). Each depositional sequence, as a whole, consists of two stacked units: the lower unit is formed by marls, whereas the upper unit mainly comprises shallow siliciclastic and carbonate deposits. According to Millán *et al.* (1994), in the Arguis syncline, the DS II in its lower part, consists mainly of marls bearing rare fossils and bioturbation. Interlayers of bioclastic and siliciclastic graded beds occur in the upper part of the sequence which form thick carbonate successions associated with wackestones with burrows. The depositional setting of this sequence is interpreted as a low-angle carbonate ramp. The marls were deposited in a relatively deep marine environment, in the outer part of the ramp below storm wave base level. The carbonate units are interpreted as storm deposits which were deposited in the middle and inner parts of the ramp (Millán *et al.*, 1994). The DS II defined by Millán *et al.* (1994) corresponds to the Facies Association 2 (FA2) of Castelltort *et al.* (2003). The paleoenvironment of FA2 is interpreted by the latter authors as prodelta to distal delta front-lower to distal/median upper offshore, and its paleobathymetry has been estimated at 30-80m.

The fossil plant remains were found in the middle part of DS II, within the shallow-marine siliciclastic and carbonate-marly deposits, very close to a unit that was dated as 39.30Myr (*i.e.* Bartonian) based on paleomagnetic data by Pueyo *et al.* (2002).

MATERIAL AND METHODS

The fossil remains of nine fruits and one leaf fragment are studied and described below. Observations are based on the external morphological characteristics of the fossils. Each item was cleaned with the help of a fine chisel and hammer and then examined with a Nikon SMZ-2 stereomicroscope. A calliper and a ruler

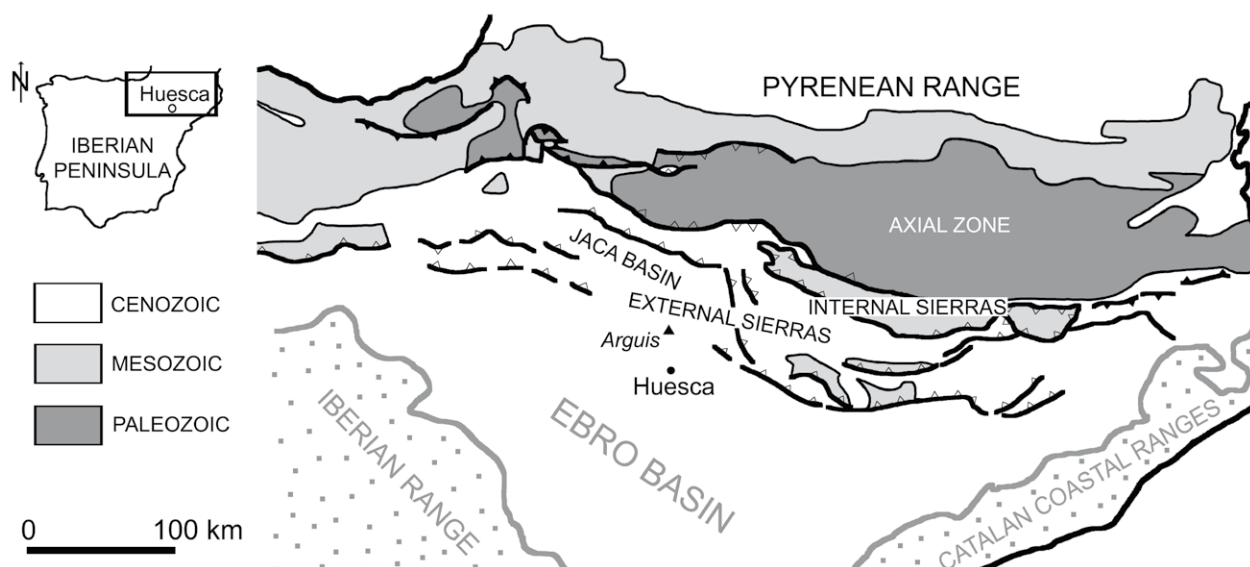


FIGURE 1. Map of the general geological setting of the Arguis Casa Migalón site (arrow) in the Huesca Province in northeastern Spain. Modified from Luzón (2005).

were used to measure the dimensions of the fossils. All specimens are housed in the Museo Aragonés de Paleontología (Teruel, Spain). Photographs were taken with a Nikon D-90 camera and an AF-S Micro Nikon 60mm macro lens.

RESULTS

Systematic paleobotany

Angiosperms

Order Arecales BROMHEAD

Family Arecaceae BERCHTOLD & J. PRESL

Subfamily Nypoideae GRIFFITH

GENUS *Nypa* STECK

Nypa burtinii (BRONGNIART, 1828) Ettingshausen, 1879 (Fig. 4A–G, I)

Synonymy

1982 *Nipadites burtini* Brongniart - Álvarez-Ramis, p.7, figs.1–3.

1988 *Nypa burtini* (BRONGNIART, 1828) - Biosca and Via, p.17, pl. I, figs.1–6, p. 19, pl. II, figs.1–3, p. 21, pl. III, figs.1–3.

Material studied. ARCM-1-1; ARCM-2-1; ARCM-3-1; ARCM-4-1; ARCM-5-1; ARCM-6-1; ARCM-7-1; ARCM-8-1A; ARCM-8-1B; ARCM-8-1C; ARCM-8-2; ARCM-9-1.

Description. Fruits partly preserved, laterally compressed; ovoid to planoconvex in shape; maximum preserved length 90–140mm, width 45–90mm, and

thickness 20–45mm; exocarp and mesocarp poorly visible or not preserved; the upper part of the fruit is convex, or ends in an umbo of triangular shape, which is somewhat truncated and compressed, with a hollow centre (Fig. 4I); ridges up to three or not visible (Fig. 4I). Endocarps-entirely or partly preserved, compressed, generally with a truncated base; ovoid, globular, oblong, planoconvex or flattened in shape; maximum preserved length 86–112mm, width 76–100mm, and thickness 30–65mm; basal aperture preserved or not visible, elliptical in cross section, maximum diameter 22–40mm (Fig. 4A, B, C); sulcus not visible; the surfaces of the endocarps are smooth or with deep longitudinal furrows running from the base to the apex (Fig. 4C, D); some of the endocarps display very fine longitudinal parallel striations (Fig. 4A).

Remarks. Five of the *Nypa* megafossil remains from the Casa Migalón site are endocarps, and four are near-complete fruits (*i.e.* with husks partly preserved): ARCM-3-1 (Fig. 4F), ARCM-7-1 (Fig. 4I), ARCM-8-1 (Fig. 4D) and ARCM-9-1 (Fig. 4G). The smallest fruit (ARCM-9-1) is plano-convex in shape, 90mm long and 45mm wide, and its cross section is roughly triangular. Based on its size and shape, it could correspond to an immature, abortive or young fruit (Reid and Chandler, 1933; Tralau, 1964). We observe a small variance in size between samples, and there is a dominance of endocarps over complete fruits (Fig. 5). The structure and morphological characteristics of all fruits and endocarps are similar to those described by Biosca and Via (1988): p.17, pl. I, fig. 2 (ARCM-9-1); p.17, pl. I, fig. 3 (ARCM-2-1); p.17, pl. I, fig. 4 (ARCM-

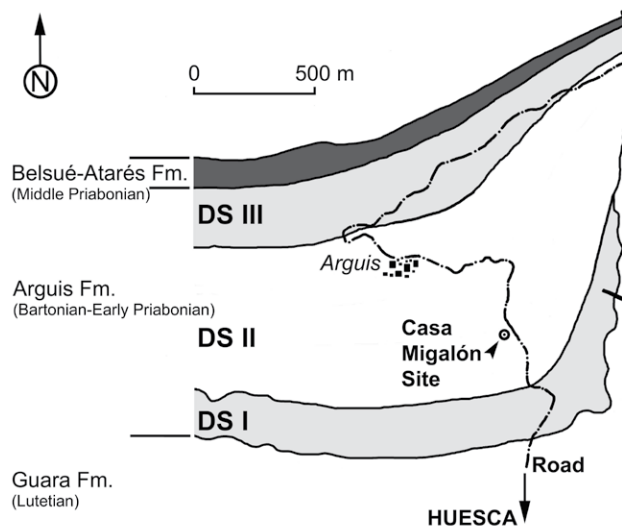


FIGURE 2. Detail of the geological formations surrounding the Casa Migalón site (arrowhead). Modified from Pueyo *et al.* (2002).

3-1; ARCM-4-1; ARCM-6-1); p.19, pl. II, fig. 3 (ARCM-3-1; ARCM-6-1). Evidence suggests one type of animal borings. Such damage is distributed over the surface of the remains: the presence of borings on the endocarps is very scarce or absent, but in the case of the fruits practically the entire specimens are affected. The damage to the fruits consists predominantly of elongate borings nearly-straight or subparallel (*e.g.*, ARCM-8-1, ARCM-3-1); while, on the endocarps these borings are sinuous and contorted, and much shorter than in the fruits (*e.g.*, ARCM-2-1). These endocarps almost always show small-sized borings (*e.g.*, ARCM-2-1; 0.4-0.65mm in diameter) while in the case of the fruits the borings are mainly large-sized (*e.g.*, ARCM-3-1; 0.67-3.8mm in diameter). The damages are consistent with *Teredo* borings which are formed by marine bivalves of family Teredinidae (Kumar *et al.*, 2011) (*e.g.*, ARCM-3-1, ARCM-7-1, ARCM-9-1). When compared to the specimens of Biosca and Via (1988), the remains of the Casa Migalón site are slightly larger and bear numerous *Teredo* borings on their surface. Álvarez-Ramis (1982) and Biosca and Via (1988) commented on the similarity of their specimens with those from other Eocene sites in Europe. In the best known *Nypa* fossil sites in Europe, the remains of *Nypa* have the same structure though they may vary in size and shape (Collinson, 1993). Tralau (1964) stated that, in general, it should be remembered that the size and form may vary significantly depending on the degree of development, former position in the fruiting head and the state of preservation; however, the structure of the fruit remains unchanged.

Occurrence. *Nypa burtinii* is found in Eocene deposits from the Catalan Central Depression (Comarca del Bages), and at the quarry of Balçamuller (Castellgalí) and Can Font Els Comtals (Mal Balç trackway, Manresa) (Álvarez-Ramis, 1982). It also occurs in the Monistrol and Vacarisses area (upper Lutetian/lower Bartonian), North of the Manresa area and near the town of Sant Fruitós de Bages (upper Bartonian/lower Priabonian), the area of Castellterçol and Monistrol de Calders area (Bartonian), and at the Vallbona quarry (lower Bartonian), which are all located in the Catalan Central Depression (Biosca and Via, 1988).

MONOCOTYLEDON LEAF (Fig. 4H)

Material studied. ARCM-12-1.

Description. Laminar size microphyll. Laminar shape linear and symmetrical, 90mm in length and 15mm in preserved width. Margin entire. Apex and base not preserved. Primary venation parallelodromous or campylodromous, other orders of veins and areolation not visible.

Remarks. According to Mehrotra *et al.* (2003) the occurrence of a leaf fragment within the endocarps of *Nypa*, suggests that it might correspond to a fragment of a *Nypa* palm frond; however, the same authors also stated that the fossil records of *Nypa* leaves are very sparse because they cannot be easily differentiated from other palm foliage. This study follows Read and Hickey (1972) who state that the partial preservation of a parallel venation in a leaf formed by just one order of parallel veins will allow us only to assign this fragment as coming from a monocotyledon leaf.

DISCUSSION

Taphonomic considerations

Through the presence of abrasion, *Teredo* borings and sedimentary facies, the specimens from the Casa Migalón site are considered as an allochthonous fossil assemblage. Their sedimentological setting reflects a significant distance between the origin and deposition places of the fossil fruits.

Currently, several authors agree that those disseminules (fruits and seeds) which show signs of erosion are clearly of drift origin (*e.g.*, Nakanishi, 1987; Smith, 1992; Quigley *et al.*, 2014). The angles of living fruits which have drifted in the sea become worn, or may even be obliterated (Reid and Chandler, 1933). In this regard, Nakanishi (1987)

observed that most of the disseminules washed ashore on beaches of the Japanese mainland typically have their exocarp decomposed and the fibrous mesocarp exposed. Occasionally endocarps have been found on the beach, however, they are very rare. On the one hand, this fact implies that endocarps sink soon after becoming separated from the fruit during prolonged drift (Smith, 1992). On the other hand, the intact and uneroded disseminules may have fallen on to the beach directly from overhanging plants (Smith, 1990), or they may have drifted in seawater only for a short time (*e.g.*, Nelson, 1978; Nakanishi, 1987; Brochard and Cadée, 2003). Thus, the absence of facets in many of the fossil *Nypa* fruits suggests a common cause (Reid and Chandler, 1933). Many authors have cited the presence of abrasion in the *Nypa* fossils: for instance, Reid and Chandler (1933), Tralau (1964), Gregor and Hagn (1982), Collinson (1993), Mehrotra *et al.* (2003). According to these authors, the abrasion would point to some drifting of the fossil *Nypa* fruits in seawater.

Over half of the specimens in the fossil assemblage described herein are endocarps, while the rest of the *Nypa* fossils are fruits which show evidence of abrasion that has worn off the exocarp and its ribs on the fossil fruits but preserved the mesocarp. This evidence suggests that the specimens have been drifting in the sea, with floating times that were shorter for near-complete fruits than for endocarps, but the exact relative durations cannot be known. For example, Nakanishi (1987) suggests that most living fruits or seeds have been drifting in the ocean for many months, and sometimes for years (Gunn and Dennis, 1976), while endocarps can come from fruits which have been drifting for even more time (Smith, 1992).

Cocos nucifera (coconut) is a well-known drift palm fruit. This fruit can be used as a model to explain the main floatation processes and causes of sinking which may have affected the fossil *Nypa* fruits studied. Thus, for instance, according to Bobrov *et al.* (2012), the structure of the peripheral zone of the mesocarp of *Cocos nucifera* is generally similar to *Nypa fruticans* (nipa), and this zone secures the buoyancy in the seawater of *Cocos* and *Nypa*.

A whole coconut mainly consists of a husk (exocarp-mesocarp), a nut (endocarp-endosperm), and an aqueous milky sap inside the cavity of this nut (Armstrong, 2007). The husk is fibrous, and the endosperm has the same specific gravity as seawater (Hewitt, 2005a). Essentially, when a husk is in prolonged contact with seawater it becomes saturated with seawater and heavy (Harries and Baker, 2005). Then, seawater slowly begins to penetrate the area of the coconut “eyes” (the three pores of the endocarp), causing microorganisms to start the rotting process (Cadée, 2008). According to Hewitt (2005a), the endosperm is gradually consumed by microorganisms and

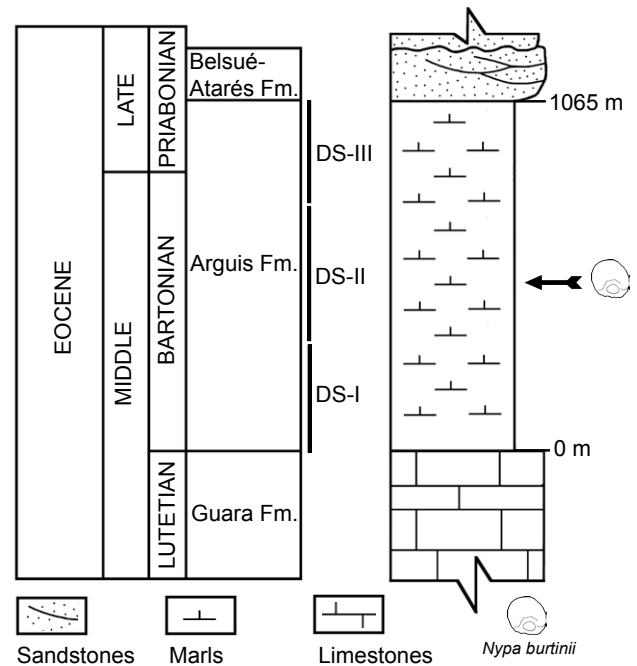


FIGURE 3. A schematic stratigraphic section in the Arguis syncline (central part of the External Sierras), showing the horizon from which the fossil *Nypa* specimens were collected. Modified from Vidal-Royo *et al.* (2013), and with data from Pueyo *et al.* (2002) and Cohen *et al.* (2013).

replaced by air or an obnoxious decomposition gas. In a rough sea the coconut would soon be sunk by effusive loss of this air pocket. When no such decay takes place the specific gravity stays more or less unchanged, although it will subsequently, then, start increasing as seawater reaches beyond the initially soaked endocarp. In this case the coconut becomes negatively buoyant and sinks.

Because both nipa and coconut fruits have a similar structure, it is logical to expect that the extant nipa fruits may have suffered the same processes as coconuts when floating at sea. In contact with seawater, the fibrous mesocarp of nipa or coconut becomes saturated and heavy, and in the case that the mesocarp breaks, the exposed fibres of husk saturate quickly (Hewitt, 2009). The mesocarp cannot remain intact due to the effect of the different mechanisms in action: the buffeting by waves, the exposure to light, the temperature variations, the penetration by water and the action of marine borers (Thiel and Gutow, 2005a). All these processes could erode and break the mesocarp, and separate the mesocarp from the endocarp. Thus, the abrasion of the exocarp and mesocarp down to the endocarp would be enough to start the sinking of the endocarp to the seafloor (Gee, personal communication). Also, when a whole *Nypa* fruit is completely saturated with seawater, it may have a specific gravity greater than the seawater

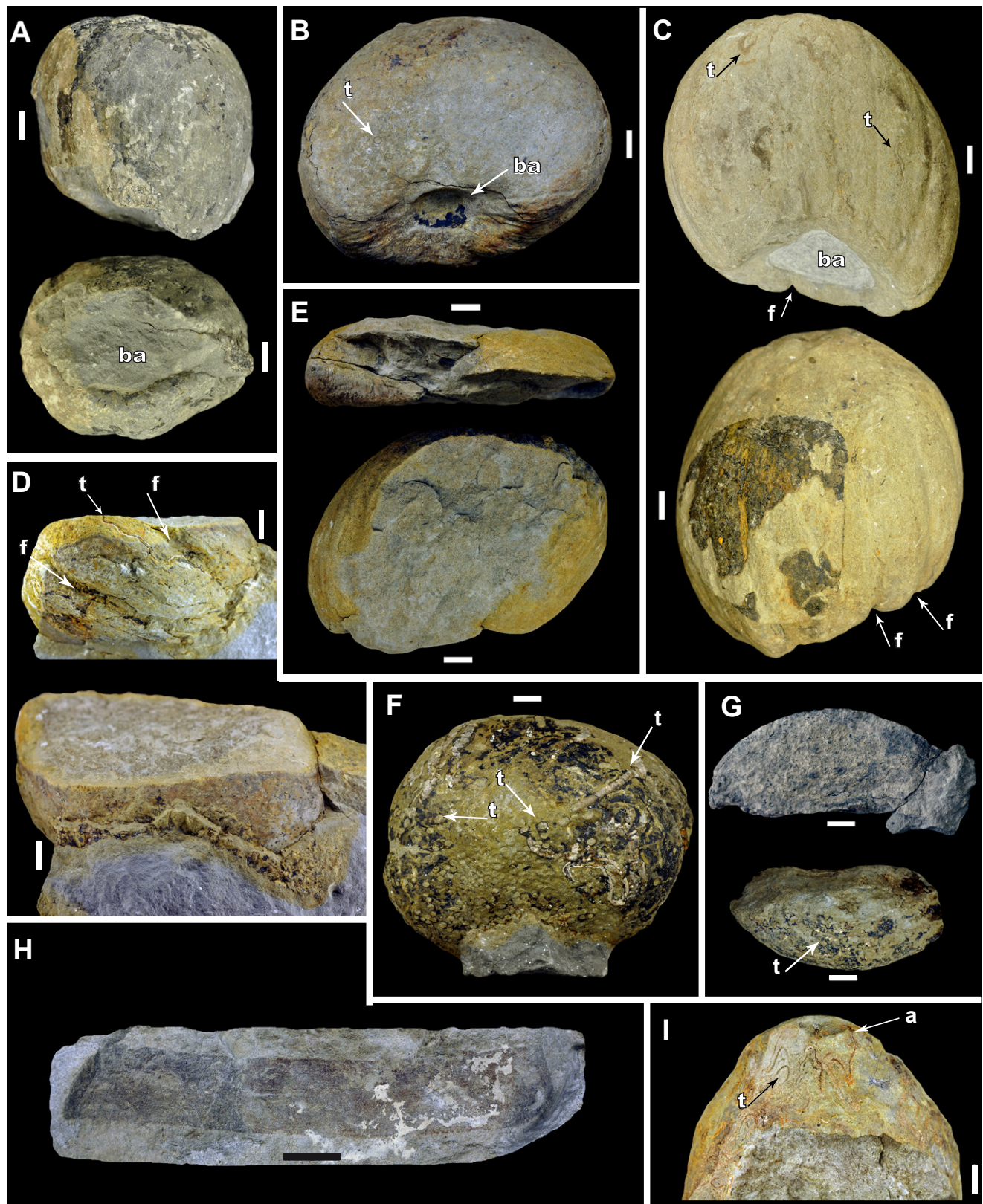


FIGURE 4. *Nypa burtinii* (BRONGNIART, 1828) Ettingshausen, 1879. Fruits. A) ARCM-1-1, lateral and basal vision; B) ARCM-6-1, basal vision; C) ARCM-2-1, lateral vision; D) ARCM-8-1, lateral vision; E) ARCM-4-1, basal and lateral vision; F) ARCM-3-1, lateral vision; G) ARCM-9-1, lateral vision; I. ARCM-7-1, apical vision; H: ARCM-12-1, fragment of a monocotyledon leaf with badly preserved parallel venation. t: *Teredo*-borings; ba: basal aperture; f: furrows; a: apex. All scale bars equal 1cm.

and therefore, may sink. However, the increase in growth of the fouling community (*e.g.*, *Teredo*) also can augment the specific gravity of the fruit, which results in sinking (Thiel and Gutow, 2005a).

How long does it take for such a drifting fruit to sink? On one hand, Nakanishi (1987) and Smith (1999) have suggested that current *Nypa* fruits may drift in seawater for a few months before they sink. On the other hand, in the case of *C. nucifera* the maximum known floatation time is 34 years (Hewitt, 2005b). Such a long time difference is probably due to the dynamic balance between the decay of endosperm just under the pores of the endocarp tending to sink coconuts by admitting water, and general internal decay in which the endosperm is changed into gas which cannot escape (Hewitt, 2005b). The fossil *Nypa* fruits studied may have suffered the same processes and similar time periods of floatation as extant nipa and coconut fruits.

While the presence of *Teredo* borings is very common in many fossil *Nypa* fruits, their presence is unknown in recent *Nypa* (*e.g.*, Gregor and Hagn, 1982). Nevertheless, the bathyal crustacean *Onesmoides chelatus* and the mytilid bivalve *Adipicola longissima* are reported in association with living *Nypa*; from deep sea dredge samples from the Caribbean Sea, the Gulf of Guinea and Celebes Sea (Barnard, 1961; Cadée, 1996).

It is well-known that *Teredo* and other marine epizoa are scarce in living disseminules. This fact can suggest some antifouling activity of the seed or fruit coat (Cadée, 1996). For example, Quigley *et al.* (2014) stated that the presence of specified chemical compounds demonstrating anti-fouling properties that have been isolated from a number of *Barringtonia* species, may naturally inhibit the settlement of marine bio-fouling organisms on drifting *Barringtonia* fruits. This implies the existence of chemical differences between fossil and living seed and fruit coats that would explain the absence of *Teredo* in living fruits.

Teredo excavates burrows in floating and submerged wood and wooden materials and lives in them, feeding on wood and nutrients scraped of water (Kumar *et al.*, 2011). Harries and Baker (2005) found one specimen of *Teredo navalis* in a coconut fruit (*C. nucifera*) from a beach on one of the Western Isles in Scotland. This shipworm had penetrated and damaged the husk (exocarp-mesocarp) but once within it only damaged the kernel (endocarp-endosperm), not causing the endosperm to rot. These authors suggested that the high oil content of the endosperm was probably not to the “shipworm’s taste”; in other words, in edible for these shipworms. Nelson (1978) also reported the presence of a number of marine bivalve *Psiloteredo megotera* in a husk of

Cocos nucifera from Irish beaches, and that they had bored into the fruit as far as the bony endocarp. Thus, it seems that *Teredo* only perforates and lives in the exocarp-mesocarp. We believe that it is for this reason that, in the fossil fruits studied show many *Teredo* borings while their presence in the endocarps is very scarce or non-existent.

Recent drift disseminules may have marine algae, bryozoa, small borers, barnacles or echinoderms attached to them (Nelson, 1978; Nakanishi, 1987; Thiel and Gutow, 2005a). The absence of these rafting organisms suggests a short time at sea (Ebbesmeyer, 2012), while their presence implies a long time in the ocean (Nelson, 1987; Nakanishi, 1987; Harries and Baker, 2005; Ebbesmeyer, 2012). The evidence of *Teredo* borings in fossil *Nypa* also suggests a long floating time (Gregor and Hagn, 1982; Collinson, 1993). Thus, the presence of *Teredo* borings in the studied fossils indicates a long floating time, being however shorter than when only endocarps without *Teredo* are preserved.

Overall, it is difficult to do a precise calculation of the longevity of floating objects on the sea surface, but an approximate idea can be done via some indirect measures (Thiel and Gutow, 2005a). Each shipworm eliminates a column of wood or wooden material of the same dimension as its largest size (Balakrishnan and Saraswathy, 1971). From this, the approximate floating time can be estimated by measuring the length of these burrows and comparing it to their growth rates. Several authors (*e.g.*, Balakrishnan and Saraswathy, 1971; Thiel and Gutow, 2005b and references therein for details) have reported mean growth rates between 0.24mm and 4.06mm per day for current teredinid bivalves. Balakrishnan and Saraswathy (1971) and Thiel and Gutow (2005b) highlighted that such variations in the growth rates may be explained mainly by changes of temperature, substratum characteristics and by the effect of crowding. Interestingly, it has been documented a growth rate of 0.59mm per day in average for teredinid molluscs (Thiel and Gutow, 2005b), which it makes possible an indirect estimation of floating longevity.

In the fossil assemblage from the Casa Migalón site, it seems that the nearly-complete borings in the endocarps are 13-18mm in length (Fig. 4C). So, considering an average growth rate of 0.59mm per day, this length may represent between 22 and 30 days-old specimens. Moreover, it also appears that the fruits (Figs. 4D, F) show incomplete burrows with maximum preserved length between 28-51mm. These lengths would represent growth periods between 47-87 days according to the same principle.

Then again, following principles of Kumar *et al.* (2011), we interpret that the long and large borings belong to adult specimens (Figs. 4D, F), while short, sinuous or contorted and smaller borings belong to

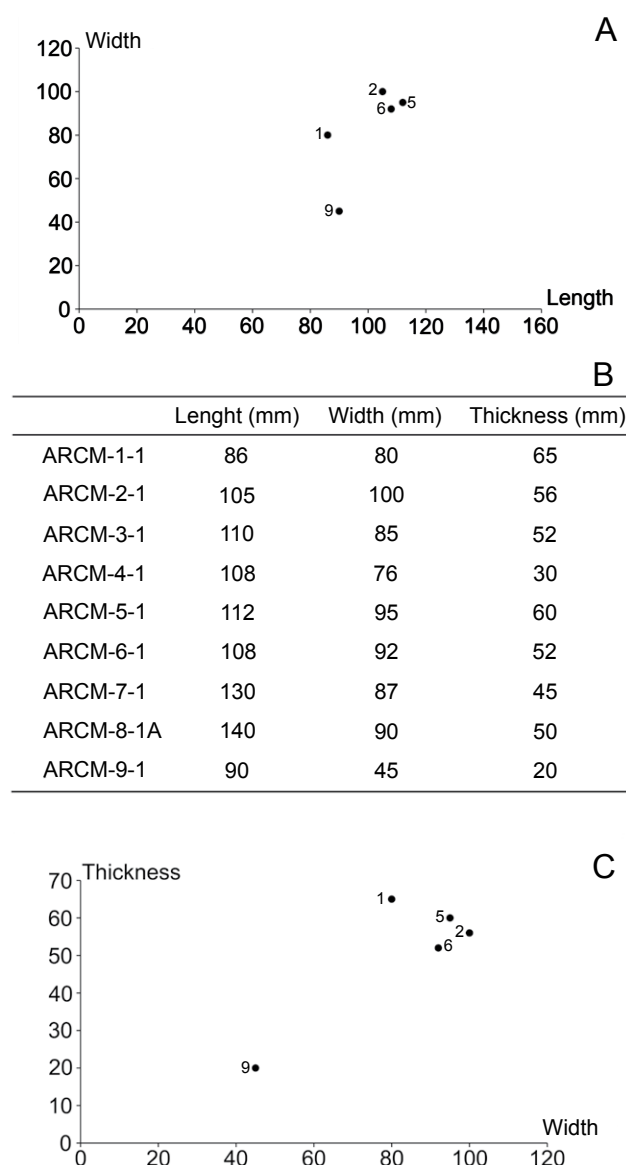


FIGURE 5. A) Scatter diagram of the measurements of width and length of the *Nypa* fossil remains from the Casa Migalón site. B) Measurements of the samples from the Casa Migalón site. Endocarps: 1,2,5,6; Immature Fruits: 9. C) Scatter diagram of the measurements of thickness and width of the *Nypa* fossil remains from the Casa Migalón site. Only specimens with well-preserved dimensions are represented. Measurements expressed in mm.

juvenile specimens (Figs. 4C, D). Furthermore, according to Balakrishnan and Saraswathy (1971), shipworms attain sexual maturity between 20-60 days after settling upon a piece of wood or wooden material. Thus, evidence suggests that the specimens are very young and not mature in the endocarps, while the specimens are mainly mature and adults in the fruits.

Data reveal that the endocarps had a floating time much shorter than the fruits. The sinking of the endocarps

to the seafloor started after upon separation of mesocarp from the endocarp. The evidence suggests that the total floatation time of the endocarps after separation could have lasted between 20-30 days. Conversely, evidence suggests that the fruits were floating three times more than endocarps (*i.e.*, three months approx.). This time interval is similar to the Nakanishi's (1987) proposal for the current nipa. If accepted, this scenario would imply that the buoyancy of the fossil endocarps would be much less that of fruits.

Paleoecology and Paleoclimate

Currently, the mangrove palm *Nypa* is confined within the Indo-West-Pacific region (Teo *et al.*, 2010). In this region the climate is tropical, with mean temperatures above 18°C all year round (Kottek *et al.*, 2006) and seasonal variations of precipitation. This palm grows in quiet estuaries or shallow lagoons collecting fresh water steams (Tomlinson, 1986), and it often develops forming vast natural stands. It seems to favour brackish waters, often forming a wide border beyond the fringe of adjacent mangroves or swamp forest. However, it does not appear on shores exposed to too much wave action or in hypersaline conditions (Tomlinson, 1986).

Current climatic preferences and the characteristic morphology of the *Nypa* palm may be good indicators of past vegetation and climate when found in the fossil record (El-Soughier *et al.*, 2011). Assuming that the genus grew under similar conditions in the past as it does now, information about the paleoenvironment in the areas where its fossils are found can be extracted for paleoecological reconstructions (*e.g.*, Tralau, 1964; Collinson, 1993; Gee, 2001; Plaziat *et al.*, 2001; El-Soughier *et al.*, 2011).

The first published record of fossil *Nypa* was provided by Parsons (1757-58). From the middle of the eighteenth century, these fossils were referred to as species of “*eastern mango*”, “*almond*” or as some species of “*coconut*” or even as belonging to the genus *Cocos* Linnaeus (Brongniart, 1828). However, it was not until 1840 that Bowerbank (1840) identified the close affinity of these fossils with *Nypa* (Reid and Chandler, 1933). From that time onwards, all authors have accepted the close similarity between the fossil and living populations of *Nypa* (Tralau, 1964).

Using this premise, many authors have reconstructed the paleoecological conditions of the fossil *Nypa* during the Eocene (*e.g.*, Reid and Chandler, 1933; Arnold, 1952; Tralau, 1964; Collinson, 1983; Plaziat, 1970, 1975; Plaziat *et al.*, 1983, 2001; Bhattacharyya, 1983; Biosca and Via, 1988; Krutzsch, 1989; Westgate and Gee, 1990; Pole and Macphail, 1996). For instance, Westgate and Gee (1990) described pure dense stands of *Nypa* flourishing along

low-energy coastlines and in estuaries and shallow lagoons in the middle Eocene of Texas, and they speculate that *Nypa* probably dominated the intertidal area, in tropical to subtropical conditions.

Thus, the presence of *Nypa* in the fossil assemblage studied suggests the existence of mangroves, in surrounding areas during the Eocene. The climatic conditions that have been interpreted for occurrences of fossil *Nypa* remains have been tropical-subtropical and characterized by low seasonal variation. We conclude that the climatic conditions of fossil *Nypa* in the Eocene Arguis Fm. (northeastern Spain) were identical to those of *Nypa* occurrences at other Eocene sites.

CONCLUSIONS

We report herein new fossil evidence of fruits of the mangrove palm *Nypa*, which increases its fossil record in Spain. Near-complete fruits (including part of the husk) and endocarps were collected from a new plant-bearing assemblage in the Arguis Fm. (Bartonian to lower Priabonian) sited at the Prepyrenean External Sierras (Arguis, Huesca Province, northeastern Spain). The new occurrence consists of nine specimens of *Nypa* fossil fruits and one monocotyledon leaf fragment. This fossil assemblage is interpreted as allochthonous, considering its sedimentary setting, *Teredo* borings and presence of abrasion. Evidence suggests that different transport lengths can be inferred from the preservation of mixed assemblages of endocarps and fruits with husks partly preserved, the latter indicating shorter drifting times. Also, fruits with different extent of boring by *Teredo* provide additional biostratigraphic criteria. The taphonomic analysis suggests the existence of mangroves, in the northeastern Ebro Basin during the Bartonian. The climatic and paleoecological conditions were determined by the “nearest living relatives” method, and we conclude that the climatic conditions were tropical-subtropical and characterized by low seasonality contrasts.

ACKNOWLEDGMENTS

We wish to thank Aurelio Bail Ciprés, a resident of Arguis, who discovered the fossil remains and offered us his invaluable help. We also thank José María Abab, Luis Miguel Sender and Gabriela Horno for their collaboration and help, as well as the Dirección General de Patrimonio Cultural del Gobierno de Aragón for fieldwork permissions (expedient: 015/2014). We also extend our gratitude to Carles Martín-Closas for his constructive comments and both reviewers of this paper, Josep Marmi for his critical comments and with special thanks to Carole T. Gee for her helpful and insightful advice. Borja Cascales-Miñana is supported

by a Marie Curie COFUND Postdoctoral Fellowship (University of Liege; grant number: 600405). This paper is a contribution to the project CGL2015-69805-P of the Ministerio de Economía y Competitividad of Spain.

REFERENCES

- Arnold, C.A., 1952. Tertiary plants from North America. 1. A *Nypa* fruit from the Eocene of Texas. *The Palaeobotanist*, 1, 73-74.
- Álvarez-Ramis, C., 1982. Sobre la presencia de una flora de Paleomanglar en el Paleógeno de la depresión central catalana (curso medio del Llobregat). *Acta Geologica Hispanica*, 17(1-2), 5-9.
- Armstrong, W., 2007. Do Pearls Come From Coconuts? The Drifting Seed, 13(1), 13-17.
- Balakrishnan, N., Saraswathy, M., 1971. The biology of Wood-boring teredinid molluscs. *Advances in Marine Biology*, 9, 335-509.
- Barnard, J.L., 1961. Gammaridean Amphipoda from depths of 400 to 6000 meters. *Galathea Reports*, 5, 23-128.
- Bhattacharyya, B., 1983. Fossil plants from the Tura Formation (Eocene) in the Garo hills, Meghalaya. *Indian Journal of Earth Sciences*, 10(1), 1-10.
- Biosca, J., Via, L., 1988. El género *Nypa* (Palmae) en el Eoceno de la Depresión Central Catalana. *Batalleria*, 1, 7-23.
- Bobrov, A.V.F.Ch., Lorence, D.H., Romanov, M.S., Romanova, E.S., 2012. Fruit development and pericarp structure in *Nypa fruticans* Wurm (Arecaceae): A comparison with other palms. *International Journal of Plant Sciences*, 173(7), 751-766.
- Bowerbank, J.S., 1840. A History of the fossil fruit and seeds of the London Clay. London, John Van Voorst, 144pp.
- Brochard, C.J.E., Cadée, G.C., 2003. Tropical drift-seeds from the French coast: an overview. *Cahiers de Biologie Marine*, 44, 61-65.
- Brongniart, A.T., 1828. *Prodrome d'une histoire des végétaux fossils*. Paris, F.G. Levrault, 121pp.
- Cadée, G.C., 1996. Tropical drift seeds from the Dutch coast in a wider perspective, palaeontological implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 202(2), 183-190.
- Cadée, G.C., 2008. Gulf Stream Coconuts. The Harries-Baker Test for Discrimination between Flotsam/Jetsam and Natural Dissemination. *Palms*, 52(1), 19-21.
- Canudo, I., Malagón, J., Meléndez, A., Millán, H., Molina, E., Navarro, J., 1991. Las secuencias deposicionales del Eoceno medio y superior de las Sierras Exteriores (Prepirineo meridional aragonés). *Geogaceta*, 9, 81-84.
- Castelltort, S., Guillocheau, F., Robin, C., Rouby, D., Nalpas, T., Lafont, F., Eschard, R., 2003. Fold control on the stratigraphic record: a quantified sequence stratigraphic study of the Pico del Águila anticline in the south-western Pyrenees (Spain). *Basin Research*, 15, 527-551.
- Cavagnetto, C., Anadón, P., 1995. Une mangrove complexe dans le Bartonien du Bassin de l'Ebre (NE de l'Espagne). *Palaeontographica, Abteilung B*, 236, 147-165.

- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., Fan, J.X., 2013. The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, 36, 199-204.
- Collinson, M.E., 1983. Fossil plants of the London Clay. London, Palaeontological Association, Field Guides to Fossils, 1, 121pp.
- Collinson, M.E., 1993. Taphonomy and fruiting biology of recent and fossil *Nypa*. *Special Papers Palaeontology*, 49, 165-180.
- Ebbesmeyer, C.C., 2012. Perplexing Peregrinations: On the Trail of Drifting Coconuts. *The Drifting Seed*, 18(3), 5-16.
- El-Soughier, M.I., Mehrotra, R.C., Zhi-Yan Zhou, Gong-Le Shi., 2011. *Nypa* fruits and seeds from the Maastrichtian–Danian sediments of Bir Abu Minqar, South Western Desert, Egypt. *Palaeoworld*, 20(1), 75-83.
- Ettingshausen, C., 1879. Report on phyto-palaeontological investigations of the fossil flora of Sheppey. *Proceedings of the Royal Society of London*, 29, 388-396.
- Gee, C.T., 1990. On the fossil occurrences of the mangrove palm *Nypa*. In: Knobloch, E., Kvacek, Z. (eds.). *Proceedings of the Symposium Paleofloristic and Paleoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary*. Prague 1989, Geological Survey, 315-319.
- Gee, C.T., 2001. The mangrove palm *Nypa* in the geologic past of the New World. *Wetlands Ecology and Management*, 9, 181-194.
- Gee, C.T., 2015. Review of Moreno-Dominguez, Cascales-Miñana, Ferrer, and Diez: First record of *Nypa* genus from the Eocene (Bartonian) Arguis Formation: Palaeoenvironmental implications. Personal communication.
- Gómez-Navarro, C., Jaramillo, C., Herrera, F., Wing, S.L., Callejas, R., 2009. Palms (Arecaceae) from a Paleocene rainforest of northern Colombia. *American Journal of Botany*, 96(7), 1300-1312.
- Gregor, H.J., Hagn, H., 1982. Fossil fructifications from the Cretaceous-Palaeocene boundary of SW-Egypt (Danian, Bir Abu Munqar). *Tertiary Research*, 4, 121-147.
- Gunn, R.R., Dennis, J.V., 1976. *World Guide to Tropical Drift Seeds and Fruits*. New York, Quadrangle/New York Times Book Co., 240pp.
- Harley, M.M., 2006. A summary of fossil records for Arecaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151, 39-67.
- Harries, H.C., Baker, W.J., 2005. The Gulf Stream coconut: flotsam and jetsam or natural dissimination? *Palms*, 49, 195-198.
- Hewitt, R.A., 2005a. Drift Coconuts. *The Drifting Seed*, 11(2), 6-8.
- Hewitt, R.A., 2005b. Update to "Drift Coconuts". *The Drifting Seed*, 11(3), 7.
- Hewitt, R.A., 2009. Changes in Mass and Damage to Coconuts Floated in English Hindu Festivals. *The Drifting Seed*, 15(2), 4-8.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F., 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15(3), 259-263.
- Kumar, K., Singh, H., Rana, R.S., 2011. Ichnospecies *Teredolites longissimus* and Teredinid body fossils from the early Eocene of India-taphonomic and palaeoenvironmental implications. *Ichnos*, 18(2), 57-71.
- Krutzsch, W., 1989. Paleogeography and historical phytogeography (Paleochoorology) in the Neophyticum. *Plant Systematics and Evolution*, 162, 5-61.
- Luzón, A., 2005. Oligocene-Miocene alluvial sedimentation in the northern Ebro Basin, NE Spain: tectonic control and palaeogeographical evolution. *Sedimentary Geology*, 177, 19-39.
- Mangin, J.P.H., 1959-60. Le Nummulitique sud-pyrénéen à l'Ouest de l'Aragon. *Pirineos*, 51-58, 1-619.
- Mehrotra, R.C., Tiwari, R.P., Mazumder, B.I., 2003. *Nypa* megafossils from the Tertiary sediments of Northeast India. *Geobios*, 36, 83-92.
- Mehrotra, R.C., Paul, A.K., Verma, S.K., 2007. Plant remains from the Disang Group of Wokha District, Nagaland, India. *Current Science*, 92(5), 597-598.
- Millán, H., Aurell, M., Meléndez, A., 1994. Synchronous detachment folds and coeval sedimentation in the Pre-Pyrenean External Sierras (Spain); a case of study for a tectonic origin of sequences and system tracts. *Sedimentology*, 41, 1001-1024.
- Nakanishi, H., 1987. Stranded tropical seeds and fruits on the coast of the Japanese mainland. *Micronesica*, 20(1-2), 201-213.
- Nelson, E.C., 1978. Tropical drift fruits and seeds on coasts in the British Isles and western Europe. I. Irish beaches. *Watsonia*, 12, 103-112.
- Parsons, J., 1757-58. An account of some fossile fruits, and other bodies, found in the island of Sheppey. *Philosophical Transactions*, 50, 396-407.
- Plaziat, J.C., 1970. Huitres de mangrove et peuplements littoraux de l'Éocène inférieur des Corbières: Les mangroves fossiles comme élément déterminant de paléoécologie littorale et de paléoclimatologie. *Geobios*, 3(1), 7-27.
- Plaziat, J.C., 1975. Les mangroves anciennes. Discussion de leurs critères de reconnaissance et de leurs significations paléoclimatologiques. IXe Congrès International de Sédimentologie, Nice, 1, 153-159.
- Plaziat, J.C., Koeniguer, J.C., Baltzer, F., 1983. Des mangroves actuelles aux mangroves anciennes. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 25(4), 499-504.
- Plaziat, J.C., Cavagnetto, C., Koeniguer, J.C., Baltzer, F., 2001. History and biogeography of the mangrove ecosystem, based on a critical reassessment of the paleontological record. *Wetlands Ecology and Management*, 9, 161-179.
- Pole, M.S., Macphail, M.K., 1996. Eocene *Nypa* from Regatta Point, Tasmania. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 92(1-2), 55-67.
- Pueyo, E.L., Millán, H., Pocoví, A., 2002. Rotation velocity of a thrust: a paleomagnetic study in the External Sierras (Southern Pyrenees). *Sedimentary Geology*, 146(1), 191-208.
- Quigley, D.T.G., Gainey, P.A., Dinsdale, A., 2014. First records of *Barringtonia asiatica* (Lecythidaceae) from UK waters and a review of north-western European records. *New Journal of Botany*, 4(2), 107-109.

- Read, R.W., Hickey, L.J., 1972. A revised classification of fossil palm and palm like leaves. *Taxon*, 21, 129-137.
- Reid, E.M., Chandler, M.E.J., 1933. The London Clay flora. London, British Museum (Natural History), 561pp.
- Smith, J.M.B., 1990. Drift disseminules on Fijian beaches. *New Zealand Journal of Botany*, 28(1), 13-20.
- Smith, J.M.B., 1992. Patterns of disseminule dispersal by drift in the southern Coral Sea. *New Zealand Journal of Botany*, 30, 57-67.
- Smith, J.M.B., 1999. Australian Driftseeds. Armidale NSW (Australia), University of New England, 123pp.
- Thiel, M., Gutow, L., 2005a. The ecology of rafting in the marine environment. I. The floating substrata. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 42, 181-264.
- Thiel, M., Gutow, L., 2005b. The ecology of rafting in the marine environment. II. The rafting organisms and community. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 43, 279-418.
- Teo, S., Ang, W.F., Lok, A.F.S.L., Kurukulasuriya, B.R., Tan, H.T.W., 2010. The status and distribution of the Nipah palm, *Nypa fruticans* Wurm. (Arecaceae), in Singapore. *Nature in Singapore*, 3, 45-52.
- Tomlinson, P.S., 1986. The Botany of Mangroves. New York, Cambridge University Press, 413pp.
- Tralau, H., 1964. The genus *Nypa* van Wurm. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademien Handlingar*, 10(1), 1-29.
- Vidal-Royo, O., Muñoz, A., Hardy, S., Koyi, H., Cardozo, N., 2013. Structural evolution of Pico del Águila anticline (External Sierras, southern Pyrenees) derived from sandbox, numerical and 3D structural modelling techniques. *Geologica Acta*, 11(1), 1-26.
- Villalba-Breva, S., Martín-Closas, C., Marmí, J., Gómez, B., Fernández-Marrón, M.T., 2012. Peat-forming plants in the Maastrichtian coals of the Eastern Pyrenees. *Geologica Acta*, 10(2), 189-207.
- Westgate, J.W., Gee, C.T., 1990. Palaeoecology of a middle Eocene mangrove biota (vertebrates, plants, and invertebrates) from southwest Texas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 78, 163-177.

Manuscript received March 2015;
revision accepted November 2015;
published Online April 2016.



PRIMERAS INTERACCIONES PLANTA-INSECTO DEL OLIGOCENO DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

First plant-insect interactions from the Oligocene of the Iberian Peninsula

Rafael Moreno Domínguez

*Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, C/Cerbuna 12, 50009-Zaragoza.
noctubre7@gmail.com*

Abstract: Studies about Cenozoic plant-insect interactions in the Iberian Peninsula are scarce and they are also mainly focused on the Miocene. A new Chattian (Late Oligocene) palaeoflora has been recently discovered on the Pre-Pyrenean Marginal Sierras (Huesca Province) near to the northern area of the Ebro Basin. The studied La Val fossil site belongs to the Sariñena Formation and mostly corresponds to riparian vegetation. Indeed, its sedimentary setting indicates flood plain deposits of a meandering fluvial system developed in the middle-distal sections of a large alluvial fan. The analysis of plant-insect interactions on leaves of level LV3 show up to 14 different types of plant-insect interactions with a clear dominance of galls and hole feeding, which suggests the existence of a seasonal climate with a dry season. Reported evidence herein illustrates first evidence of plant-insect interactions from the Iberian Oligocene and encourages further studies on the plant-bearing assemblage.

Keywords: plant-insect interactions, Late Oligocene, Pre-Pyrenean, Marginal Sierras, Spain.

Resumen: Hasta la fecha, han sido muy pocos los trabajos realizados sobre las interacciones planta-insecto en el Cenozoico de la Península Ibérica. Aunque los primeros estudios se realizaron a mediados de los años cuarenta, desde entonces han sido escasas las publicaciones realizadas, las cuales se centraban en el Mioceno. La Val es un nuevo yacimiento paleobotánico del Oligoceno Superior que viene a completar el escaso registro que se tiene de esta época en la península y en el cual se han podido reconocer diversas interacciones planta-insecto. El yacimiento pertenece a la Formación Sariñena y se encuentra situado en la parte más occidental de las Sierras Marginales prepirenaicas (provincia de Huesca). El medio sedimentario corresponde a cursos fluviales, en cuyos márgenes se desarrollaron principalmente bosques de ribera. Las interacciones estudiadas proceden del nivel LV3. Del total de muestras de hojas recogidas de ese nivel se observa que casi el 40% de las mismas muestran algún tipo de interacción. Se han podido reconocer 14 tipos distintos de interacciones, habiendo un predominio de las agallas y de las perforaciones. Según diversos autores, la mayor presencia de las agallas en las hojas podría guardar relación con climas que presentasen una marcada estación seca.

Palabras clave: interacciones planta-insecto, Oligoceno Superior, Prepireneo, Sierras Marginales, España.

Moreno-Domínguez, R., 2018. Primeras interacciones planta-insecto del Oligoceno de la Península Ibérica. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 31(1): 19-28.

Introducción

El estudio de las interacciones planta-insecto en el registro fósil juega un papel crucial para entender la estructura de los

ecosistemas del pasado y reconstruir la dinámica del clima a lo largo del tiempo (e.g., Wilf *et al.*, 2001; Labandeira y Currano, 2013; Pinheiro *et al.*, 2016). Está bien documentado que las interacciones observadas en un yacimiento de plantas fósiles



reflejan cambios de diversidad y abundancia en relación con el clima (e.g., Wappler, 2010; Wappler *et al.*, 2012). Así pues, a partir de su estudio se obtienen datos muy útiles para las reconstrucciones paleoecológicas y paleoclimáticas (e.g., Labandeira, 2006; Peñalver *et al.*, 2012, 2015; Pérez-de la Fuente *et al.*, 2012; Peris *et al.*, 2017). En general, los registros sobre interacciones planta-insecto están relativamente bien documentados en todo el mundo (Labandeira y Currano, 2013). Los datos más importantes proceden de Norteamérica y Europa, pero la representatividad de los estudios a lo largo del tiempo es bastante heterogénea (Pinheiro *et al.*, 2016). Así por ejemplo, mientras que las interacciones planta-insecto del Eoceno o del Cretácico están muy bien documentadas, la literatura para el Oligoceno refleja pocos datos en comparación.

En lo que respecta a la Península Ibérica, aunque las primeras publicaciones sobre interacciones planta-insecto datan ya de mediados de los años cuarenta (Villalta y Crusafont, 1945), en general se ha prestado poca atención a este tipo de icnofósiles. Estos trabajos han estado centrados en yacimientos del Mioceno y Cuaternario del Este de la península (Villalta y Crusafont, 1945; Villalta, 1957; Montoya *et al.*, 1996; Peñalver, 1997; Peñalver y Martínez-Delclòs, 1997, 2004; Peñalver *et al.*, 2002, 2016) y del Carbonífero del norte de España (Van Amerom, 1966; Van Amerom y Boersma 1971; Castro, 1994, 1997). En los yacimientos del Mioceno y Cuaternario se han descrito agallas, galerías/minas, ovoposiciones y marcas por mordeduras (e.g., Villalta y Crusafont, 1945; Diéguez *et al.*, 1996; Peñalver y Martínez-Delclòs, 1997, 2004; Peñalver *et al.*, 2002, 2016), mientras que en el Carbonífero se han citado agallas, minas, orificios de alimentación y mordeduras de insectos (e.g., Castro, 1997).

El presente trabajo documenta, por primera vez, numerosas interacciones planta-insecto procedentes del Oligoceno Superior del Prepirineo, en concreto del yacimiento de la Val (Formación Sariñena). El Oligoceno es una época que coincidió con un enfriamiento paulatino y con la aparición de la estacionalidad en el clima. Estos hechos afectaron a las comunidades vegetales y por ende a las comunidades de insectos, por lo que quedaron reflejados en la abundancia y diversidad de las evidencias de su actividad. En este estudio, se propone además una primera aproximación al contexto climático en el que se desarrolló la paleoflora de La Val a partir de la abundancia y tipos de estas interacciones.

Situación geográfica y geológica

El yacimiento de La Val se encuentra en el barranco de La Val, que está situado aproximadamente a 1 km en dirección noreste de la pequeña localidad de Estadilla. Esta población se encuentra a 10 km de la ciudad de Barbastro (provincia de Huesca, España), principal núcleo urbano de la comarca del Somontano. El yacimiento está enclavado al pie de la Sierra de la Carrodilla, importante relieve montañoso que corresponde con las primeras sierras que constituyen el Prepirineo (Fig. 1A).

El yacimiento se encuentra ubicado en la terminación occidental de las Sierras Marginales, en el sector más occidental de la estructura tectónica conocida como cabalgamiento de la Carrodilla (Fig. 1B). Esta estructura está formada principalmente por materiales del Cretácico Superior y del Paleoceno-

Eoceno Superior, además de por depósitos del Oligoceno-Mioceno. Es en estos últimos donde se ubica el yacimiento de La Val.

El yacimiento de La Val se sitúa en depósitos pertenecientes a la Formación Sariñena (Chatiense–Burdigaliense). Esta formación consiste de una sucesión de conglomerados, areniscas y lutitas continentales cuyo ambiente de depósito corresponde con abanicos aluviales en los cuales también se desarrollaron ambientes fluviales (Luzón, 2005 y referencias incluidas). La edad del yacimiento de La Val se establecería en Oligoceno Superior (Chatiense) de acuerdo con la edad asignada para la formación en esa zona por Pardo *et al.* (2004). Esta observación viene apoyada además por la presencia del helecho *Acrostichum lanzaeanum* cuyo último registro en la Península Ibérica corresponde al Oligoceno Superior (Postigo-Mijarra *et al.*, 2009). Desde el punto de vista sedimentológico, el yacimiento se ubica en depósitos de un ambiente fluvial meandriforme instalado en la parte medio-distal de un abanico aluvial (ver detalles en Moreno-Domínguez *et al.*, 2016: figs. 3 y 4).

Materiales y métodos

El yacimiento de la Val incluye 13 niveles o capas con restos de plantas, todos ellos incluidos en depósitos de llanura de inundación (Fig. 2; Moreno-Domínguez *et al.*, 2016). El presente estudio se basa en el nivel LV3, que es el nivel más abundante en restos de plantas y del que se han recuperado un mayor número de muestras, estando los otros niveles pendientes de estudio y de un mayor muestreo. El nivel LV3 corresponde desde el punto de vista sedimentológico a depósitos de lóbulos de derrame (*crevasse deposits*) (Moreno-Domínguez *et al.*, 2016). Se han recuperado un total de 454 ejemplares de plantas, siendo en general muestras para-autóctonas (Moreno-Domínguez *et al.*, 2015, 2016).

Cada uno de los ejemplares considerados en este estudio ha sido examinado mediante un estereomicroscopio Nikon SMZ-2 y fotografiado con una cámara Nikon-D 90 con un objetivo AF-S Micro Nikon 60 mm. Posteriormente, todas las fotografías fueron optimizadas usando Adobe Photoshop versión CS5. Las muestras se encuentran depositadas en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (Zaragoza, España) con el código de entrada EMPZ 2018/17. Las determinaciones taxonómicas de los ejemplares de hojas están basadas en el trabajo de Moreno-Domínguez *et al.* (2015), mientras que las interacciones han sido clasificadas en grupos y tipos de daño según la nomenclatura propuesta, y en uso hoy en día, de Labandeira *et al.* (2007).

Resultados

Del total de 454 ejemplares de plantas recuperados en el nivel LV3, 178 (39,21%) presentan algún tipo de interacción planta-insecto con un grado de conservación variable al estar preservadas en una matriz arenosa de grano fino a medio. Las hojas afectadas pertenecen en su gran mayoría a la familia Betulaceae (87,64%), seguida por la familia Lauraceae (2,25%); en mucha menor proporción, aparecen las familias Altingiaceae (0,56%), Rosaceae (0,56%) y Myricaceae (0,56%), exis-

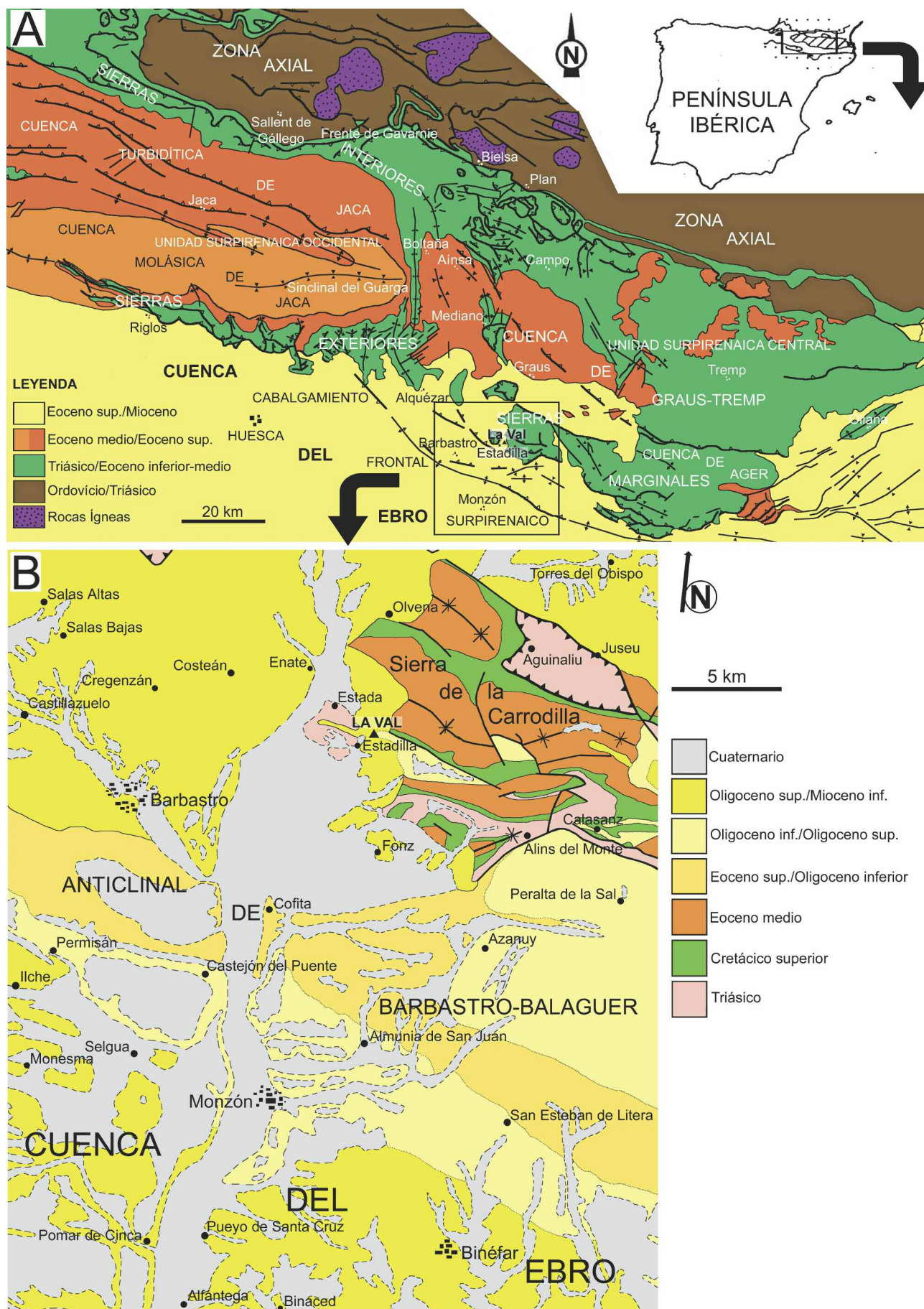


Fig. 1.- Situación geográfica y geológica del yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca, España). El triángulo en ambos mapas muestra la posición del yacimiento de La Val. A modificado de Millán *et al.* (1995) y B modificado de Riba *et al.* (1972).

tiendo un 8,42% de ejemplares de plantas sin asignación taxonómica debida a su deficiente conservación y/o falta de caracteres taxonómicos. Todos estos restos fósiles corresponden a una comunidad vegetal de bosque de ribera (Moreno-Domínguez *et al.*, 2015, 2016).

Tipo y abundancia de las interacciones

Se han reconocido 14 tipos de interacciones planta-insecto, que pertenecen a 5 grupos de marcas. En concreto, las interacciones identificadas han sido: DT32, DT33, DT34, DT80 y DT84 que pertenecen al grupo de las agallas (G, *galling*); DT01, DT02, DT03 y DT07 que corresponden a orificios por mordeduras en las hojas (HF, *hole feeding*); DT12, DT14 y DT15 grupo de marcas de mordeduras en el borde de la hoja (MF, *margin feeding*); DT30 marcas de mordeduras sobre la superficie de la hoja (SF, *surface feeding*) y DT16 que suponen la desaparición del tejido intervenal, o esqueletización (SK, *skeletonization*). Del total de ejemplares con interacciones se observa por este orden de importancia que el 50% son *hole feeding*, el 43,38% *galling*, el 5,51% *margin feeding*, el 0,74% *skeletonization* y el 0,37% *surface feeding* (Tabla 1).

Tipos de Interacciones (%)	La Val	Enspel	Rott
Orificios por mordeduras en las hojas (<i>Hole feeding</i>)	50 %	55,75 %	6,5 %
Agallas (<i>Galling</i>)	43,38 %	7,28 %	1,9 %
Marcas por mordedura en el borde de la hoja (<i>Margin feeding</i>)	5,51 %	20,02 %	10 %
Esqueletización (<i>Skeletonization</i>)	0,74 %	15,76 %	1,75 %
Marcas de mordeduras sobre la superficie de la hoja (<i>Surface feeding</i>)	0,37 %	0,26 %	1,5 %
Minas (<i>Mining</i>)	-	0,26 %	1,2 %
Perforaciones/ Succiones sobre la hoja (<i>Piercing/Sucking</i>)	-	0,93 %	-
Totales (%)	39,21 %	40,8 %	19,7 %

Tabla 1.- Porcentajes de los tipos de interacciones planta-insecto y porcentajes totales que aparecen en el yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca, España) y en los yacimientos de Enspel (lower Rhin Basin, Alemania; Gunkel y Wappler, 2015) y Rott (lower Rhin Basin, Alemania; Wappler, 2010) con los que se compara.

Descripción de los ejemplares

Se han seleccionado 13 ejemplares de hojas del total de 178 ejemplares recuperados, con objeto de describir los rasgos más significativos de los diferentes tipos de interacción planta-insecto observados. Dichos ejemplares son los siguientes (Figs. 3 y 4):

LV3-273-1 (Fig. 3A): fragmento de hoja de *Alnus* sp., con dimensiones máximas conservadas de 11 cm de longitud por 2,2 cm de anchura. Presenta una agalla del tipo DT80 hacia la parte media de la hoja. La agalla es de morfología semiesférica con un diámetro aproximado de 0,5 mm, evitando venas de primer y segundo orden.

LV3-14-1A (Fig. 3B): fragmento de hoja de *Alnus* sp., con dimensiones máximas preservadas de 2,5 cm de longitud por 3,2 cm de anchura. Este fragmento de hoja muestra tres agallas de los tipos DT32, DT33 y DT34. La agalla de tipo DT32 pre-

senta una morfología circular con un diámetro máximo de 1,2 mm y se encuentra situada próxima al margen derecho inferior de la hoja, evitando venas de primer y segundo orden. La agalla de tipo DT33 tiene una morfología lobulada con una anchura máxima de 2,2 mm, y se dispone sobre una vena de primer orden hacia la parte más alta del fragmento de hoja. La agalla de tipo DT34 muestra una morfología elíptica con una anchura máxima de 2,4 mm y se sitúa sobre una vena de segundo orden en la parte inferior del fragmento de hoja casi a la misma altura que la agalla del tipo DT32.

LV3-8-1 (Fig. 3C): hoja casi completa de la familia Betulaceae, con dimensiones máximas conservadas de 6,8 cm de longitud por 2,72 cm de anchura. Presenta dos tipos de interacciones: una agalla (DT34) y una marca de mordedura sobre la superficie de la hoja (DT30). La agalla presenta una morfología circular a ligeramente elíptica con un diámetro máximo de 1 mm, y está situada hacia la parte media de la hoja sobre una vena de segundo orden, pero muy próxima al nervio central. En el margen inferior derecho de la hoja se sitúa la marca de mordedura (DT30), la cual presenta un borde de reacción y una morfología poli-lobulada con unas dimensiones máximas conservadas de 10,4 mm de longitud por 4,4 mm de anchura.

LV3-5-1A (Fig. 3D): fragmento de hoja de Betulaceae, con dimensiones máximas preservadas de 6,9 cm de longitud por 3,9 cm de anchura. El ejemplar está afectado por cinco interacciones distintas: tres correspondientes a orificios por mordeduras (DT01, DT02 y DT03) y dos pertenecientes a mordeduras en el margen de la hoja (DT12, DT15), todos ellas con borde de reacción más o menos conservado. Las interacciones DT01, DT02 y DT03 se encuentran distribuidas aleatoriamente por todo el fragmento de hoja. La DT01 y DT02 muestran una morfología circular de 0,6 a 0,8 mm y 1,4 a 2,1 mm de diámetro máximo respectivamente, mientras que la DT03 tiene una morfología poli-lobulada de entre 2 a 4,5 mm de diámetro máximo. Respecto de las otras interacciones, en el margen izquierdo de la zona media del fragmento de hoja aparece la interacción DT12 que se muestra como una única incisión poco profunda en el borde; por el contrario, en el margen basal izquierdo se sitúa la interacción DT15 que aparece como una única incisión pero mucho más profunda que se expande hacia el nervio primario, mostrando unas dimensiones máximas conservadas de 5,3 mm de profundidad y 6,5 mm de anchura.

LV3-222-1 (Fig. 3E): fragmento de hoja de Betulaceae, con dimensiones máximas preservadas de 2,6 cm de longitud por 2,4 cm de anchura. En este fragmento aparecen las interacciones DT01, DT02, DT03 y DT14. Las tres primeras corresponden a orificios por mordeduras y la última a mordeduras en el margen de la hoja. DT01 y DT02 se distribuyen aleatoriamente sobre la parte inferior-media del fragmento de hoja mostrando una morfología circular de 0,2 mm y de entre 1,2 a 1,8 mm de diámetro máximo respectivamente. En cambio, la DT03 se localiza sobre todo en la parte superior, mostrando una morfología poli-lobulada con un diámetro máximo de 1,8 a 4 mm. Hacia la parte superior derecha aparece la DT14 de la cual se presentan varias incisiones profundas dirigidas hacia el nervio central o primario, llegando incluso a alcanzar, presentando una anchura máxima de entre 3,5 a 4 mm.

LV3-252-1 (Fig. 3F): fragmento de hoja de *Alnus* cf. *gaudinii*, con unas dimensiones máximas conservadas de

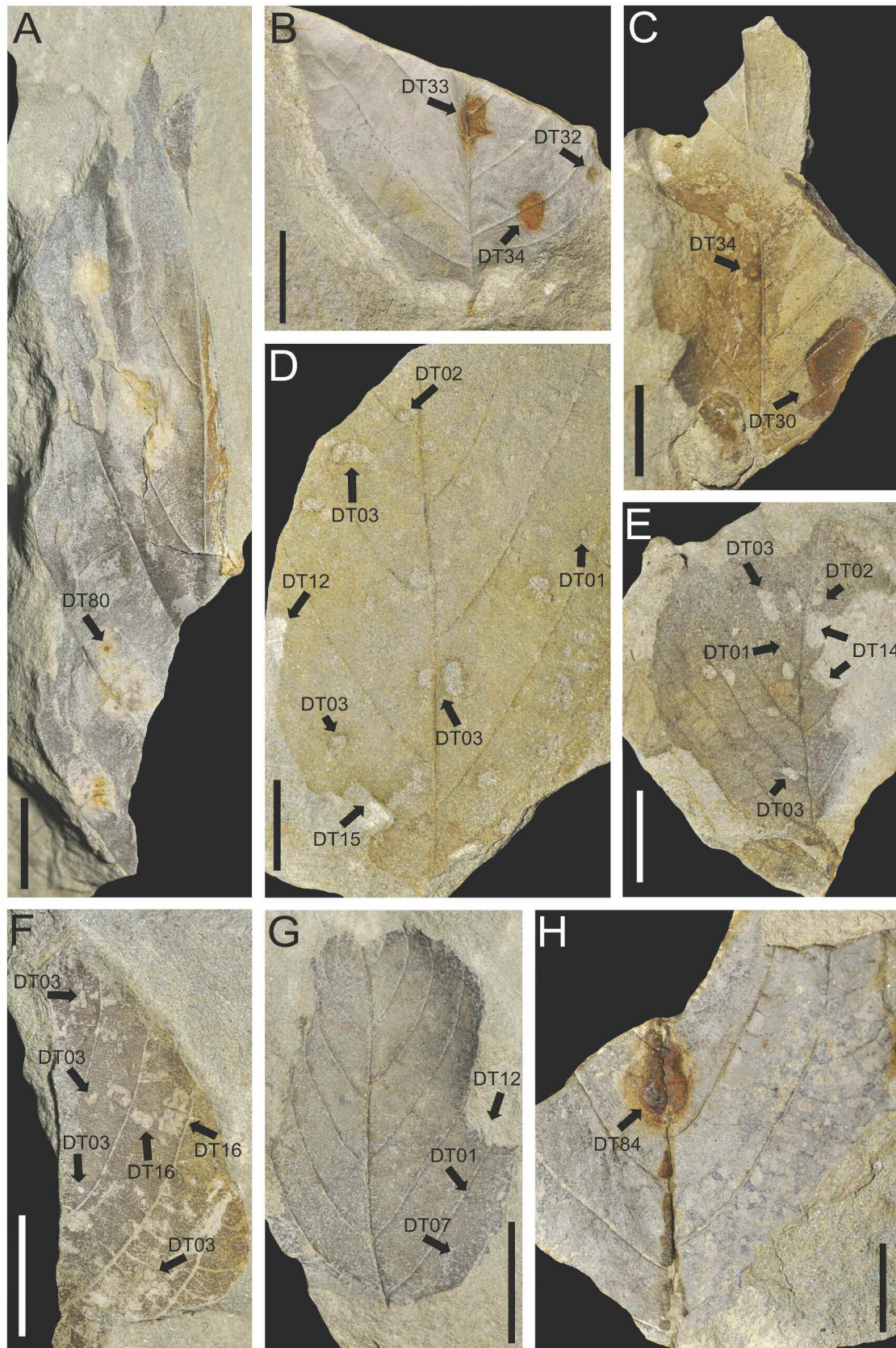


Fig. 3.- Interacciones planta-insecto observadas en el nivel LV3 del yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca, España). A. Muestra LV3-273-1 *Alnus* sp.; agalla tipo DT80. B. Muestra LV3-14-1A *Alnus* sp.; agallas tipos DT32, DT33, DT34. C. Muestra LV3-8-1 Betulaceae; mordedura sobre la superficie de la hoja tipo DT30 y agalla tipo DT34. D. Muestra LV3-5-1A Betulaceae; orificios por mordeduras tipos DT01, DT02 y DT03 y sobre el margen de la hoja tipos DT12 y DT15. E. Muestra LV3-222-1 Betulaceae; orificios por mordeduras tipos DT01, DT02, DT03 y mordeduras en el margen de la hoja tipo DT14. F. Muestra LV3-252-1 *Alnus* cf. *gaudinii*; orificios por mordeduras tipo DT03 y esquelitización DT16. G. Muestra LV3-167-1 *Alnus* sp.; orificios por mordeduras tipos DT01 y DT07 y mordeduras en el margen de la hoja tipo DT12. H. Muestra LV3-158-1 *Alnus* sp.; agalla tipo DT84. La barra negra vertical representa 1 cm.

5,6 cm de longitud por 1,56 cm de anchura. El fragmento muestra dos tipos de interacciones: DT03 (orificios por mordeduras) y DT16, esta última corresponde con la desaparición del tejido intervenal (esqueletización). La primera (DT03) se distribuye por todo el fragmento de hoja, mostrando una morfología poli-lobulada con un diámetro máximo de entre 1 a 2,2 mm, mientras que la segunda (DT16) se sitúa hacia el borde superior derecho con una dimensión máxima de 1 a 1,8 mm.

LV3-167-1 (Fig. 3G): hoja casi completa de *Alnus* sp., con unas dimensiones máximas conservadas de 3 cm de longitud por 2 cm de anchura. Esta hoja presenta tres tipos de interacciones: DT01, DT07 y DT12. En todas ellas se observa un borde de reacción. Las dos primeras (DT01, DT07), que corresponden con orificios por mordeduras, se sitúan hacia la parte basal de la hoja, mientras que la DT12, relativa a mordeduras en el margen de la hoja, se localiza sobre el margen derecho extendiéndose a lo largo de la parte media-superior de la hoja. La DT01 presenta una morfología circular con un diámetro máximo de 0,6 mm; en cambio la DT07, tiene una morfología curvilínea con una longitud máxima conservada de 2 mm. La interacción DT12 aparece como una incisión profunda pero manteniendo un arco menor de 180°.

LV3-158-1 (Fig. 3H): fragmento de hoja de *Alnus* sp., con dimensiones máximas conservadas de 5 cm de longitud por 4,2 cm de anchura. Este fragmento de hoja presenta una agalla de tipo DT84. Esta agalla se sitúa sobre la vena central, presentando una morfología elíptica-elongada cuya longitud (7,6 mm) es aproximadamente el doble que su anchura (4 mm).

LV3-344-1A (Fig. 4A): fragmento de hoja de *Crataegus* sp., donde se ha conservado el largo peciolo, y con dimensiones máximas conservadas de 5 cm de longitud por 3 cm de anchura. Sobre el lóbulo conservado de la hoja se observa una interacción de morfología circular con un diámetro máximo de 1 mm con un borde de reacción, que podría corresponder con una agalla del tipo DT11 o con un orificio de mordedura; sin embargo, el grado de preservación no permite una correcta identificación.

LV3-23-1A (Fig. 4B): fragmento de foliolo de cf. *Liquidambar* sp., con dimensiones máximas preservadas de 5,6 cm de longitud por 1,02 cm de anchura. En el punto de inserción del peciolo con la hoja aparece una posible agalla de morfología elíptica con un diámetro máximo conservado de 4 mm.

LV3-321-1 (Fig. 4C): fragmento de hoja de cf. *Myrica* sp., con dimensiones máximas preservadas de 5,7 cm de longitud por 2,5 cm de anchura. En la parte superior del fragmento de hoja se dispone una agalla de morfología circular con un diámetro máximo de 5 mm que corresponde a una agalla de tipo DT33. Hacia la parte media y basal aparecen dos agallas alargadas dispuestas sobre el nervio central y cuya longitud varía entre 9 y 10,5 mm y su anchura entre 2,5 y 5 mm.

LV3-334-1 (Fig. 4D): fragmento de hoja *incertae sedis*, con dimensiones máximas preservadas de 1,8 mm de longitud por 5 mm de anchura. El fragmento de hoja muestra dos agallas de morfología circular, una dispuesta sobre el nervio central (DT33) con un diámetro máximo de 1,5 mm y otra de tipo DT32 con un diámetro máximo de 1,8 mm.

LV3-42-1 (Fig. 4E): fragmento de hoja de *Daphnogene* sp., con dimensiones máximas conservadas de 2,6 cm de longitud

y 1,4 mm de anchura. En la base del fragmento de hoja aparece una agalla de morfología circular con un diámetro máximo de 5 mm.

Discusión

El Oligoceno es una época destacable por profundos cambios paleoclimáticos (Gunkel y Wappler, 2015). Es en esta época cuando empezaron a aparecer los primeros casquetes polares y una clara estacionalidad en el clima (Mosbrugger *et al.*, 2005). Estos cambios afectaron de forma importante a las comunidades vegetales y por lo tanto a las asociaciones de insectos.

Rott (Wappler, 2010) y Enspel (Gunkel y Wappler, 2015) son dos yacimientos del Oligoceno Superior (Chatiense) situados en Europa central (Alemania), los cuales proporcionan suficientes datos sobre sus interacciones planta-insecto y que pueden ser comparados con el nivel LV3 del yacimiento de La Val (Tabla 1). De acuerdo con Gunkel y Wappler (2015), Enspel muestra un porcentaje del 40,8% de las hojas con al menos un tipo de daño, con un total de 39 tipos distintos de interacciones, distribuidos en 7 grupos: *hole feeding* (55,75%), *margin feeding* (20,02%), *skeletonization* (15,76%), *galling* (7,28%), *piercing/sucking* (0,39%), *mining* (0,26%) y *surface feeding* (0,26%). Respecto al yacimiento de Rott, Wappler (2010) indica un porcentaje del 19,7% de las hojas con al menos un tipo de interacción, identificándose hasta 55 tipos diferentes de daños agrupados en 6 grupos: *margin feeding* (10%), *hole feeding* (6,5%), *galling* (1,9%), *skeletonization* (1,75%), *surface feeding* (1,5%) y *mining* (1,2%).

Porcentaje de interacciones

En general, cuando comparamos los primeros porcentajes de hojas que muestran algún tipo de interacción obtenidos para el nivel LV3 del yacimiento de La Val, parece observarse que son similares a los obtenidos en Enspel. La Val y Enspel muestran porcentajes similares (Tabla 1): 39,21% y 40,8% respectivamente; por el contrario Rott solo muestra un 19,7%. Esta diferencia pudo estar causada por el medio sedimentario en el que se desarrolló la comunidad vegetal, así como por el medio sedimentario donde se depositaron los restos y que afectan tanto a la diversidad de la flora como a las condiciones tafonómicas y asociación fósil registrada (Wappler, 2010). Los yacimientos de Enspel y Rott corresponden a comunidades vegetales que se desarrollaron en las inmediaciones de un lago cuyos restos se depositaron en el fondo del mismo (Kvacek y Walther, 2001; Gunkel y Wappler, 2015), mientras que en La Val, la vegetación se desarrolló en las orillas de cursos fluviales y charcas, depositándose la mayoría de los restos en las áreas aledañas de llanura de inundación (Moreno-Domínguez *et al.*, 2016).

Tipos de interacción

Variedad de tipos de interacción. En cuanto al número de tipos de interacción, los datos de Enspel y los datos preliminares de La Val tienen valores bajos (39 y 14 respectivamente), mientras que Rott tiene los valores más altos (55). De acuerdo con Wappler (2010) los resultados altos son esperables cuando

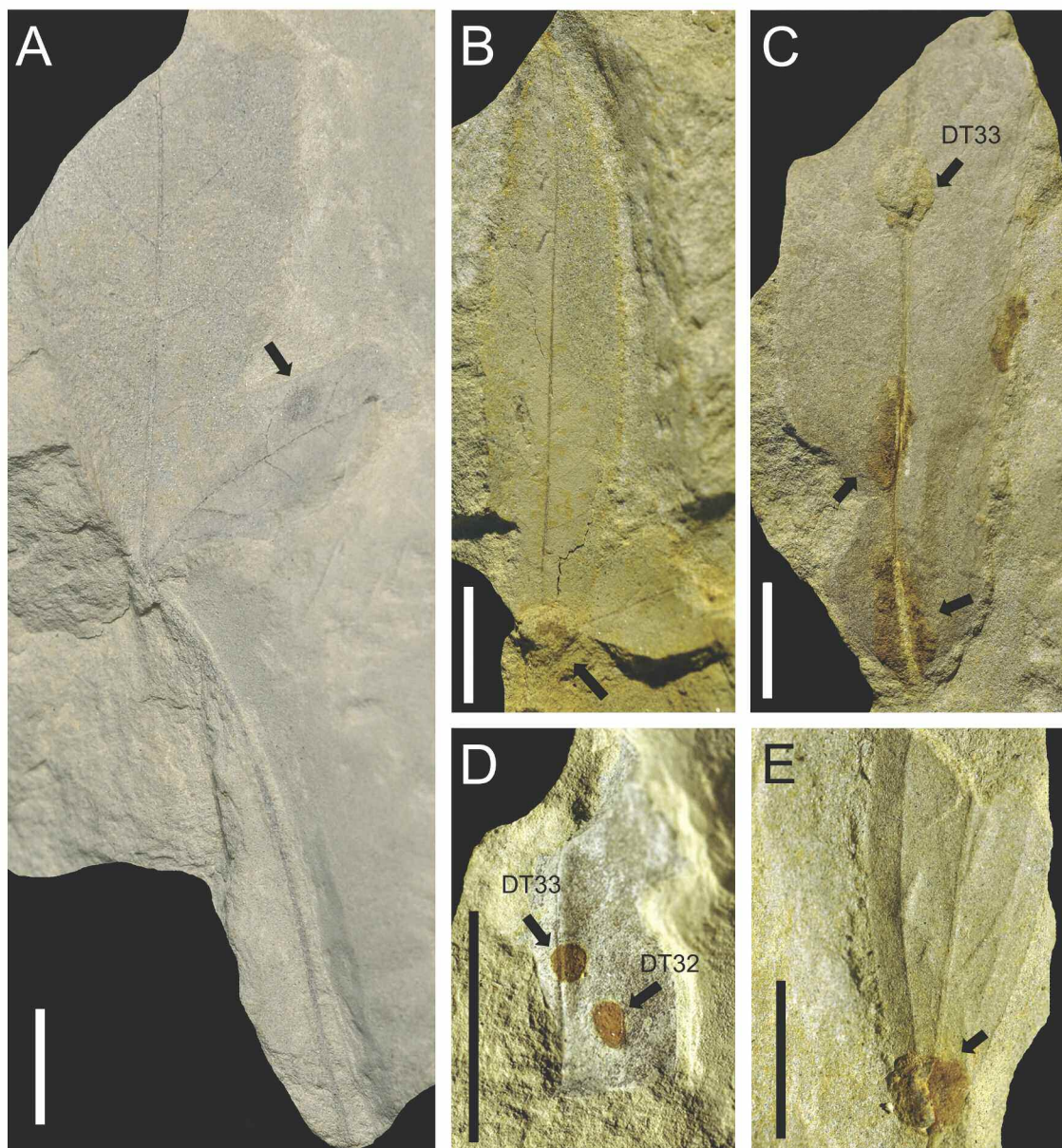


Fig. 4.- Interacciones planta-insecto observadas en el nivel LV3 del yacimiento de La Val (Estadilla, Huesca, España). A. Muestra LV3-344-1A *Crataegus* sp. (Rosaceae); posible agalla DT11. B. Muestra LV3-23-1A cf. *Liquidambar* sp. (Altingiaceae); posible agalla DT55. C. Muestra LV3-321-1 cf. *Myrica* sp. (Myricaceae); agalla tipo DT33 y agallas alrededor del nervio central. D. Muestra LV3-334-1, *incertae sedis*; agallas tipos DT32, DT33. E. Muestra LV3-42-1 *Daphnogene* sp. (Lauraceae); agalla. La barra negra vertical representa 1 cm.

la flora crece bajo un clima cálido el cual produce un incremento de la concentración de CO_2 en la atmósfera, lo que hace disminuir la concentración de nitrógeno en las plantas, elevando la relación carbono/nitrógeno, forzando así a los insectos fitófagos a comer más cantidad de tejido vegetal. Probablemente, el calentamiento global que se produjo a finales del Oligoceno Superior (Chatiense) que vino acompañado de un incremento en la concentración del CO_2 fue un factor importante en el incremento del herbivorismo (Wappler, 2010). De estos datos se puede asumir que las condiciones climáticas que existieron durante el periodo en el que se desarrolló la vegetación de Rott fueron mucho más cálidas que en La Val y Enspel.

Minas. Gunkel y Wappler (2015) indican que existe una proporción directa entre la presencia de minas (*mining*) y la diversidad de especies de plantas. La existencia de minas, que

son muy escasas o ausentes en Enspel y La Val, pero muy abundantes en Rott, en donde se reconocen hasta 12 tipos distintos, sugiere una mayor riqueza vegetal de Rott frente a los otros dos yacimientos. Una alta diversidad vegetal puede favorecer una mayor diversidad de especies dentro de las comunidades de insectos y por lo tanto producir una mayor variedad en el tipo de interacciones (Cueva-Reyes *et al.*, 2004). De acuerdo con Cuevas-Reyes *et al.* (2004, 2006), las comunidades de ribera, que es el caso de La Val, donde la mayoría de hojas afectadas pertenecen a la familia Betulaceae, muestran siempre una baja diversidad de especies vegetales lo que puede condicionar la diversidad en el tipo de interacciones planta-insecto.

Agallas. En relación con la presencia de agallas (*galling*), su mayor variedad y frecuencia está asociada a hábitats relacionados con climas subtropicales estacionales áridos que se caracterizan por una estación seca y otra húmeda con un do-

minio de la vegetación caducifolia (Fernandes y Price, 1992; Cuevas-Reyes *et al.*, 2004; Wappler, 2010). De acuerdo con Cuevas-Reyes *et al.* (2004, 2006), los hábitats en relación con bosques tropicales secos caducifolios se caracterizan por presentar un alto porcentaje de daño por agallas en sus hojas. Estos hábitats estacionales presentan un pico de producción de hojas juveniles al inicio de la estación húmeda que termina a comienzos de la estación seca, en la cual cesa el crecimiento y la vegetación caducifolia pierde todas sus hojas. En esta estación húmeda se produce además la aparición y desarrollo de numerosas plantas jóvenes que muestran un crecimiento mucho más rápido y vigoroso que las adultas, produciendo una gran cantidad de hojas y, por lo tanto, una mayor disponibilidad de recursos alimenticios, atrayendo con ello a una gran cantidad de insectos fitófagos y favoreciendo la distribución y expansión de los mismos.

Se ha observado que los insectos productores de agallas prefieren las hojas juveniles para su alimentación, ya que presentan una mayor calidad nutricional y cantidad de metabolitos secundarios. Por otro lado, la estructura inicial que presenta la hoja juvenil, al ser estimulada por la acción del insecto, favorece la morfogénesis de la agalla, lo que hace que se vean más afectadas por agallas que las hojas adultas, lo que hace que sean seleccionadas por este tipo de insectos (Cuevas-Reyes *et al.*, 2004, 2006). Por el contrario, en los hábitats estacionales donde la humedad se mantiene a lo largo de todo el año, se presentan dos picos de producción de hojas: uno al comienzo de la estación húmeda y otro al comienzo de la estación seca; sin embargo, la producción de hojas juveniles es mucho menor debido al mantenimiento de una humedad mínima que permite a las plantas mantener parte de sus hojas durante todo el año, lo que hace que no sea necesario que la planta produzca todas sus hojas en la siguiente estación húmeda. Estas condiciones hacen que la vegetación esté menos afectada por insectos inductores de agallas al haber una menor cantidad de hojas juveniles disponibles (Cuevas-Reyes *et al.*, 2004, 2006).

A partir de los datos de las paleofloras de Enspel y Rott, se observa que estas antiguas floras fueron poco afectadas por este tipo de interacción, con una frecuencia muy baja. Por el contrario, en La Val la frecuencia de agallas es muy alta comparativamente. Este último hecho implicaría una estacionalidad del clima y unas condiciones climáticas generales secas para La Val. En Enspel, el lago pudo proporcionar la humedad mínima a lo largo de todo el año, haciendo que la producción de hojas juveniles fuera mucho menor que en La Val. Esto se tradujo en una menor afección de las hojas por parte de los insectos productores de agallas, cuya población y diversidad habría sido mucho menor en comparación con La Val. En Rott, las condiciones de humedad habrían permanecido a lo largo de todo el año debido al clima lluvioso existente, lo que habría mantenido reducida a la comunidad de insectos inductores de agallas. Aunque en La Val la vegetación creció al borde de los cursos fluviales, no habría habido humedad suficiente durante la estación seca, haciendo que la vegetación perdiera todas sus hojas, recuperándolas en la siguiente estación húmeda que daría lugar a un pico de producción de hojas juveniles, lo cual atraería a una gran cantidad de insectos fitófagos productores de agallas, dando lugar a una importante afección de las hojas por parte de estos insectos. La pérdida estacional de las hojas muestra el ca-

rácter caducifolio de la vegetación, tal y como reconocieron Moreno-Domínguez *et al.* (2015) en la vegetación de La Val.

Desde el punto de vista actual de la clasificación de los tipos de clima (ver Kotteck *et al.*, 2006), Utescher *et al.* (2009) infirió los tipos climáticos Cfa-Csa para la paleoflora de Rott. El tipo Cfa muestra un clima templado cálido con veranos muy calurosos, pero con humedad durante todo el año, mientras que el tipo Csa corresponde a un clima templado cálido con veranos secos y muy calurosos. A partir de los datos preliminares del presente estudio, La Val quedaría incluida en el tipo Csa, que en parte está de acuerdo pero matiza los datos aportados por Moreno-Domínguez *et al.* (2015) inferidos de la asociación vegetal que sugirieron un clima subtropical templado cálido, húmedo con una corta estación seca.

Conclusiones

Los primeros resultados sobre el estudio de las interacciones planta-insecto del nivel LV3 del yacimiento de La Val (Fm. Sariñena) muestran la existencia de 14 tipos distintos de interacciones planta-insecto, pertenecientes a 5 grupos de marcas: agallas, orificios por mordeduras, marcas de mordeduras en el borde, marcas por herviborismo sobre la superficie de la hoja y esqueletización, siendo los primeros datos aportados para el Oligoceno de la Península Ibérica. Estos grupos son similares a los encontrados en el Mioceno y Cuaternario de la península.

En general, el número de tipos de interacciones que muestra el nuevo yacimiento estudiado es más bajo que el indicado para yacimientos centroeuropeos de la misma edad (Enspel, Rott), aunque no así el porcentaje de hojas dañadas, habiendo un predominio claro de agallas (*galling*) como de perforaciones en las hojas (*hole feeding*). A partir de la diversidad y proporciones de las agallas se ha podido inferir un clima más estacional y seco para La Val que en los otros yacimientos centroeuropeos considerados en este estudio.

Agradecimientos

El autor quiere agradecer la inestimable ayuda de campo prestada por D. José Francisco Blanco Lisa, vecino de Estadilla, así como a la Dirección General de Patrimonio del Gobierno de Aragón por la facilidad y ayuda prestada en la obtención de los permisos de campo (047/12/13/14/2015). Igualmente, se quiere agradecer a los revisores, Dr. Enrique Peñalver Mollá y Dr. Borja Cascales Miñana, las inestimables sugerencias y comentarios realizados que han mejorado este trabajo.

Referencias

- Castro, M.P., 1994. Evidencia de actividad biológica en plantas del Estefaniense Superior de la Cordillera Cantábrica. *X Jornadas de Paleontología*, Comunicaciones, 42-43.
- Castro, M.P., 1997. Huellas de actividad biológica sobre plantas del Estefaniense superior de La Magdalena (León, España). *Revista Española de Paleontología*, 12(1): 52-66.
- Cuevas Reyes, P., Quesada, M., Hanson, P., Dirzo, R., Oyama, K., 2004. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology*, 92: 707-716.

- Cuevas Reyes, P., Quesada, M., Oyama, K., 2006. Abundance and leaf damage caused by gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica*, 38(1): 107-115.
- Diéguez, C., Nieves Aldrey, J.L., Barrón, E., 1996. Fossil galls (zoocécids) from the Upper Miocene of La Cerdaña (Lérida, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 94: 329-343.
- Fernandes, G.W., Price, P.W., 1992. The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia*, 90: 14-20.
- Gunkel, S., Wappler, T., 2015. Plant-insect interactions in the upper Oligocene of Enspel (Westerwald, Germany), including an extended mathematical framework for rarefaction. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 95: 55-75.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F., 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15: 259-263.
- Kvacek, Z., Walther, H., 2001. The Oligocene of Central Europe and the development of forest vegetation in space and time based on megafossils. *Palaeontographica Abteilung B*, 259: 125-148.
- Labandeira, C.C., 2006. The Four Phases of Plant-Arthropod Associations in Deep Time. *Geologica Acta*, 4(4): 409-438.
- Labandeira, C.C., Currano, E.D., 2013. The Fossil Record of Plant-Insect Dynamics. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41: 287-311.
- Labandeira, C.C., Wilf, P., Johnson, K.R., Marsh, F., 2007. Guide to Insects (and Other) Damage Types on Compressed Plant Fossils. Version 3.0. Smithsonian Institution, Washington, D.C., 25 p.
- Luzón, A., 2005. Oligocene-Miocene alluvial sedimentation in the northern Ebro Basin, NE Spain: tectonic control and palaeogeographical evolution. *Sedimentary Geology*, 177: 19-39.
- Millán, H., Pocoví, A., Casas, A., 1995. El frente de cabalgamiento surpirenaico en el extremo occidental de las Sierras Exteriores: sistemas imbricados y pliegues de despegue. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 8(1-2): 73-90.
- Montoya, P., Peñalver, E., Ruíz Sánchez, F.J., Santiesteban, C. de, Alcalá, L., Belinchón, M., Lacombe, J.L., 1996. Los yacimientos paleontológicos de la cuenca terciaria continental de Rubielos de Mora (Aragón). *Revista Española de Paleontología*, nº extraordinario, 215-224.
- Moreno Domínguez, R., Diez, J.B., Jacques, F.M.B., Ferrer, J., 2015. First macroflora data from La Val (Late Oligocene/Early Miocene), Estadilla (Huesca, Spain). *Historical Biology*, 27(3-4): 469-489.
- Moreno Domínguez, R., Cascales Miñana, B., Ferrer, J., Diez, J.B., 2016. *Acrostichum*, a Pioneering Fern of Floodplain Areas from the Late Oligocene Sariñena Formation of the Iberian Peninsula. *PLoS ONE*, 11(9).
- Mosbrugger, V., Utescher, T., Dilcher, D., 2005. Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(42): 14964-14969.
- Pardo, G., Arenas, C., González, A., Luzón, A., Muñoz, A., Pérez, A., Pérez Rivarés, F.J., Vázquez Úrbez, M., Villena, J., 2004. Cuencas Cenoicas: La Cuenca del Ebro. En: *Geología de España*, (J.A. Vera, Ed). Sociedad Geológica de España e Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 343-353.
- Peñalver, E., 1997. Hojas fósiles del Terciario de Teruel con marcas de herbivorismo debidas a orugas. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 19: 29-33.
- Peñalver, E., Martínez Delclòs, X., 1997. Evidencias de interacción entre insectos y plantas durante el Mioceno (cuencas lacustres de Rubielos de Mora, Teruel y Ribesalbes-Alcora, Castellón). En: *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico* (J.P. Calvo y J. Morales, Eds), Madrid, 149-152.
- Peñalver, E., Martínez Delclòs, X., 2004. Insectos del Mioceno inferior de Ribesalbes (Castellón, España). Interacciones planta-insecto. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 12: 69-95.
- Peñalver, E., Badía, S.J., Muñoz Bertomeu, J., Ruiz González, M.X., 2002. Interés patrimonial de los travertinos del Río Matarraña, Beceite; un yacimiento paleobotánico a proteger. En: *El Patrimonio Paleontológico de Teruel* (G. Meléndez y Peñalver, E., Coords). Instituto de Estudios Turolenses, Teruel, 305-324.
- Peñalver, E., Labandeira, C.C., Barrón, E., Delclòs, X., Nel, P., Nel, A., Tafforeau, P., Soriano, C., 2012. Thrips Pollination of Mesozoic Gymnosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109 (22): 8623-8628.
- Peñalver, E., Arillo, A., Riccio, M.L., Pérez de la Fuente, R., Delclòs, X., Barrón, E., Grimaldi, D.A., 2015. Long-proboscid Flies as Pollinators of Cretaceous Gymnosperms. *Current Biology*, 25(14): 1917-1923.
- Peñalver, E., Barrón, E., Postigo Mijarra, J.M., García Vives, J.A., Saura Vilar, M., 2016. El paleolago de Ribesalbes. Un ecosistema de hace 19 millones de años. Diputación de Castellón e IGME, Castellón, 201 p.
- Pérez de la Fuente, R., Delclòs, X., Peñalver, E., Speranza, M., Wierzbos, J., Ascaso, C., Engel, M.S., 2012. Early evolution and ecology of camouflage in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(52): 21414-21419.
- Peris, D., Peñalver, E., Delclòs, X., Barrón, E., Pérez de la Fuente, R., Labandeira, C.C., 2017. False Blister Beetles and the Expansion of Gymnosperm-Insect Pollination Modes before Angiosperm Dominance. *Current Biology*, 27(6): 897-904.
- Pinheiro, E.R.S., Iannuzzi, R., Duarte, L.D.S., 2016. Insect herbivory fluctuations through geological time. *Ecology*, 97: 2501-2510.
- Postigo Mijarra, J.M., Barrón, E., Manzanque, F., Morla, C., 2009. Floristic changes in the Iberian Peninsula and Balearic Islands during the Cenozoic. *Journal of Biogeography*, 36 (11): 2025-2043.
- Riba, O., Puigdefábregas, C., Soler, M., Maldonado, A., Martí, C., Garrido, A., 1972. *Mapa geológico y memoria de la Hoja nº 23, Huesca, del Mapa Geológico de España a escala 1:200.000 (síntesis de la cartografía existente)*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- Utescher, T., Mosbrugger, V., Ivanov, D., Dilcher, D.L., 2009. Present day climatic equivalents of European Cenozoic climates. *Earth and Planetary Sciences Letters*, 284: 544-552.
- Van Amerom, H.W.J., 1966. *Phagophytichus ekowskii* nov. Ichnogen. & nov. Ichnosp., eine Missbildung infolge von Insektenfrass, aus dem spanischen Stephanien (Provinz León). *Leidse Geologische Mededelingen*, 38: 181-184.
- Van Amerom, H.W.J., Boersma, M., 1971. A new find of the ichnofossil *Phagophytichus ekowskii* Van Amerom. *Geologie en Mijnbouw*, 50: 667-670.
- Villalta, J.F., 1957. Dos zoocécidas fósiles del Mioceno de Cerdaña (prov. de Lérida). *I Reunión del Terciario*, Cursos y Conferencias del Instituto Lucas Mallada, 4: 63-64.
- Villalta, J.F., Crusafont, M., 1945. La flora miocénica de la depresión de Bellver. *Ilerda*, 3: 339-353.
- Wappler, T., 2010. Insect herbivory close to the Oligocene-Miocene transition – a quantitative analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292: 540-555.
- Wappler, T., Labandeira, C.C., Rust, J., Frankenhäuser, H., Wilde, V., 2012. Testing for the Effects and Consequences of Mid Paleogene Climate Change on Insect Herbivory. *PLoS ONE*, 7.
- Wilf, P., Labandeira, C.C., Coley, P.D., Cutter, A.D., 2001. Insect herbivory, plant defense, and early Cenozoic climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98: 6221-6226.

MANUSCRITO RECIBIDO EL 20-8-2017

RECIBIDA LA REVISIÓN EL 8-11-2017

ACEPTADO EL MANUSCRITO REVISADO EL 21-11-2017