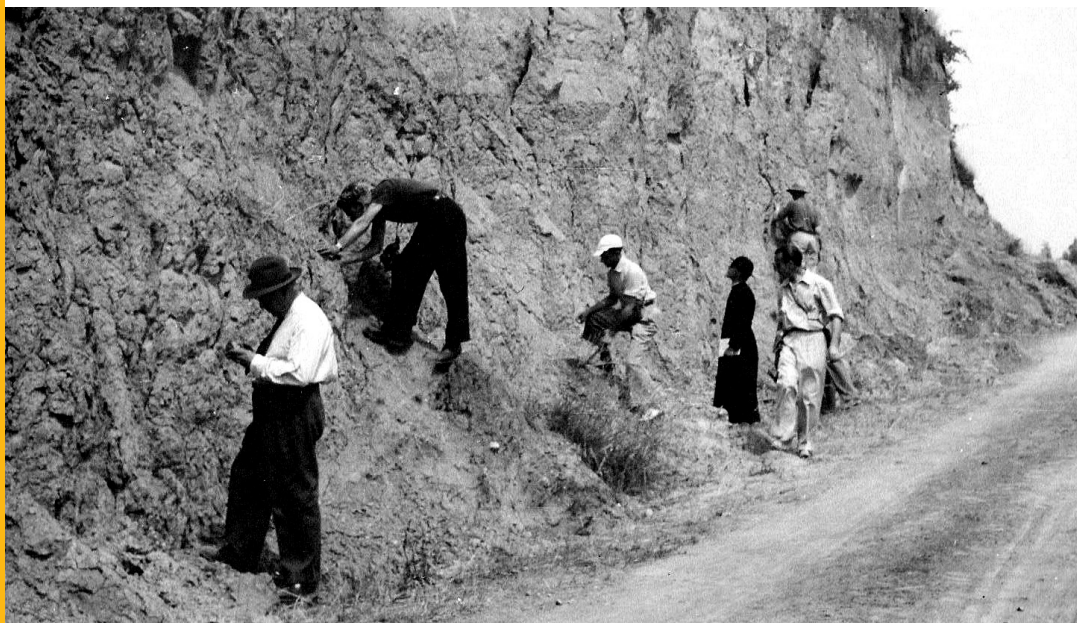


# **XXVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología**

## **Simposios de los proyectos PICG 587 y 596**

Sabadell, 5 - 8 de Octubre de 2011



**ICP**<sup>R</sup>

Institut Català de Paleontologia  
Miquel Crusafont

**PALEONTOLOGIA I EVOLUCIÓ, MEMÒRIA ESPECIAL 5**

**XXVII JORNADAS DE LA SOCIEDAD ESPAÑOLA DE PALEONTOLOGÍA  
Y SIMPOSIOS DE LOS PROYECTOS PICG 587 Y 596**

**Sabadell, 5-8 de Octubre de 2011**



**EDITORES**

Judit Marigó  
Miriam Pérez de los Ríos  
Raef Minwer-Barakat  
Daniel DeMiguel  
Arnau Bolet

© dels textos i les imatges, els respectius autors, 2011

### **Edita**

Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont. Sabadell.

### **Disseny i maquetació**

R. Maria Pérez i Pereira

Marta Palmero

### **Il·lustració de portada**

*Miquel Crusafont i altres paleontòlegs durant una visita a l'aflorament de Can Llobateres, pels volts de 1954. Fotografia cortesia de l'Arxiu Miquel Crusafont (Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont).*

ISBN: 978-84-615-3001-4

Dipòsit Legal: B-31706-2011

Impressió: Gràfica Masana

# XXVII JORNADAS DE LA SOCIEDAD ESPAÑOLA DE PALEONTOLOGÍA Y SIMPOSIOS DE LOS PROYECTOS PICG 587 Y 596

Sabadell, 5-8 de Octubre de 2011

## Institución organizadora



Institut Català de Paleontologia  
Miquel Crusafont

## Entidades colaboradoras

Sociedad Española de Paleontología (SEP)  
Programa Internacional de Geociencias (IUGS, UNESCO)  
Universitat de Barcelona (UB)  
Universitat Autònoma de Barcelona (UAB)  
Ajuntament de Sabadell

## **Comité Organizador**

**Presidente:** Salvador Moyà-Solà (ICP)

**Vicepresidente:** Jordi Martinell (UB)

Judit Marigó (ICP)

Miriam Pérez de los Ríos (ICP)

Arnau Bolet (ICP)

Daniel DeMiguel (ICP)

Raef Minwer-Barakat (ICP)

Àngel Galobart (ICP)

Rubén García-Martínez (ICP)

Nekane Marín-Moratalla (ICP)

R. Maria Pérez i Pereira (ICP)

Imma Roig (ICP)

Bernat Vila (ICP)

Oriol Oms (UAB)

Enric Vicens (UAB)

Rosa Domènech (UB)

Jordi Maria de Gibert (UB)

## **Coordinación de Simposios PICG**

Coordinador del Simposios PICG: José Ignacio Valenzuela Ríos (Universidad de Valencia)

Coordinador de Proyecto PICG 587: José Antonio Gámez Vintaned (Universidad de Valencia)

Coordinador de Proyecto PICG 596: José Ignacio Valenzuela Ríos (Universidad de Valencia)

## Comité científico

Salvador Moyà-Solà (ICP)  
Jordi Martinell (UB)  
Judith Marigó (ICP)  
Miriam Pérez de los Ríos (ICP)  
Arnau Bolet (ICP)  
Daniel DeMiguel (ICP)  
Raef Minwer-Barakat (ICP)  
Julio Aguirre (Universidad de Granada)  
Juan Carlos Braga (Universidad de Granada)  
Esmeralda Caus (UAB)  
Laura Domingo (Universidad Complutense de Madrid)  
Soledad De Esteban-Trivigno (ICP)  
Josep Fortuny (ICP)  
Marc Furió (ICP)  
Jordi Galindo (ICP)  
Jaume Gallemí (Museo de Ciencias Naturales de Barcelona)  
Jordi Maria de Gibert (UB)  
Concha Herrero (Universidad Complutense de Madrid)  
Manuel J. Salesa (Museo Nacional de Ciencias Naturales)  
José Ignacio Valenzuela Ríos (Universidad de Valencia)  
Bernat Vila (ICP)

## Patrocinadores





## Prefacio

Hace veinticinco años, en noviembre de 1986, tuvieron lugar las Segundas Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología (SEP) en el antiguo “*Institut de Paleontologia Miquel Crusafont*” de Sabadell (Barcelona). En aquel momento, uno de los motivos que nos animó a organizarlas fue el hecho de que pocos años antes (1983) fallecía su fundador Miquel Crusafont (1911-1983), una figura de referencia de la paleontología catalana y española. Dedicarle a él las Segundas Jornadas de la SEP era, además de merecido, muy sentido por la comunidad paleontológica de nuestro país.

Este 2011 nuestro centro vuelve a celebrar por segunda vez las Vigésimo Séptimas Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, coincidiendo además con otra efeméride importante: el “*Any Miquel Crusafont*”, que desde octubre de 2010 hasta octubre de 2011 conmemora el centenario del nacimiento del paleontólogo sabadellense. Con este motivo y durante este intervalo, tienen lugar diversas actividades, como ciclos de cine paleontológico, exposiciones, conferencias y cursos con el objetivo de recordar la figura de Crusafont. Así pues, las Vigésimo Séptimas Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología constituyen el episodio que clausura este Año, por lo que la figura del ilustre paleontólogo tendrá una especial presencia en el congreso. Concretamente, nuestro colega Miquel De Renzi, del “*Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva*” de Valencia, nos hablará de la figura de Miquel Crusafont como paleobiólogo en la conferencia inaugural de las jornadas.

Fundado en 1969 por Miquel Crusafont, el anterior “*Institut de Paleontologia Miquel Crusafont*” dependía de la Diputación de Barcelona hasta el año 2006. En los últimos cinco años el centro ha experimentado un profundo cambio en su adscripción administrativa, su fórmula de gestión, sus equipamientos y en sus dimensiones. Actualmente, el nuevo “*Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont*” (ICP) forma parte de los centros de investigación adheridos al Programa CERCA de la Generalitat de Catalunya, con la fórmula administrativa de fundación cuyos dos patronos son la Generalitat de Catalunya y la Universidad Autónoma de Barcelona. El ICP tiene como objetivo la investigación en paleontología de vertebrados y humana y dispone de dos espacios físicos: el antiguo Instituto en Sabadell y espacios de investigación y preparación en el campus de la Universidad Autónoma de Barcelona. El equipo de nuestro centro ha crecido exponencialmente en relación a la etapa anterior, y en la actualidad ha alcanzado ya la cincuentena de personas entre investigadores, técnicos y personal de administración.

Una de las razones que justifica la existencia del ICP es el extraordinario registro fósil catalán, en el que se basa especialmente la investigación de las áreas de Faunas del Mesozoico, Neógeno y Cuaternario de nuestro centro. De forma particular, el registro fósil de los hominoideos del Mioceno —substantialmente abundante entre 14 y 8 Ma—, nos ha permitido hacer contribuciones decisivas al conocimiento del origen de la familia Hominidae, grupo compuesto por los orangutanes, chimpancés, gorilas y humanos. De hecho, los esqueletos de homínidos más completos del Mioceno medio y superior del mundo se han localizado en la cuenca del Vallès-Penedès. La investigación del ICP incluye además proyectos innovadores, como es la reconstrucción de la “*life-history*” de vertebrados extinguidos a partir de estudios paleohistológicos. La paleohistología permite realizar inferencias de parámetros biológicos básicos, como son la fisiología termorreguladora, tasas de crecimiento, la edad de maduración sexual y la longevidad, entre otras, de vertebrados extintos. Fruto de esta perspectiva, el departamento de Paleobiología de nuestro centro ha organizado recientemente el primer simposio internacional de paleohistología (julio de 2011, Sabadell). Por otro lado, la aplicación de nuevas tecnologías a la investigación paleontológica es otra de las especialidades de la investigación que hacemos en el ICP. La tomografía computerizada de alta resolución y escáner de superficie, en conjunción con métodos basados en morfometría tridimensional, permiten la observación de morfologías hasta ahora difícilmente visibles al ojo



del paleontólogo y posibilitan cuantificar con más rigor la forma. Por todo esto, nuestro instituto está implementando en la actualidad un laboratorio de micro-tomografía de alta resolución con el objetivo de disponer en el propio centro de esta técnica aplicada a la investigación paleontológica.

Otro de los pilares fundamentales en el ICP es el departamento de Preparación-Conservación. Integrado por personal muy profesional y bien equipado, esta área hace que la investigación paleontológica del centro sea posible. Con vocación y espíritu innovadores en el campo de la conservación y preparación en paleontología, el departamento ha organizado ya dos *Workshops* internacionales sobre esta temática (2010 y 2011), los cuales han tenido como sede nuestro centro.

Del mismo modo, cabe destacar que la recién reformada sede del ICP en Sabadell dispone de espacios específicos para la conservación de las colecciones paleontológicas. Habilitados con las últimas innovaciones, estos espacios aseguran una correcta conservación del legado del fundador del centro y de las colecciones que se van generando a partir de los proyectos de investigación del centro. Asimismo, también contamos con áreas diseñadas para hacer difusión de la paleontología al gran público, ya que una de nuestras permanentes preocupaciones es crear cultura científica y difundir la investigación realizada en el instituto. Por todo ello, y tras haber realizado cambios tan importantes en nuestro centro, creemos que unas jornadas de paleontología son el mejor escenario para presentar en sociedad el nuevo ICP. Nos sentimos, pues, particularmente orgullosos de poder dar a conocer el renovado ICP a la comunidad paleontológica española.

Finalmente queda mencionar que la temática específica de estas jornadas no ha sido escogida al azar. “Paleobiología: nuevos conceptos y nuevos métodos”, pretende reivindicar la paleobiología como estrategia de futuro para la paleontología. En el ICP estamos convencidos que la paleobiología es una de las aportaciones más genuinas que puede hacer la paleontología, particularmente para que esta disciplina tenga presencia en los estudios y debates sobre uno de los fenómenos más integradores de la biología: la evolución. Asimismo, la temática paleobiológica coincide en algunos puntos con la del simposio internacional “Concepto y método en Paleontología”, celebrado en Barcelona en el año 1981 y organizado por el Departamento de Paleontología de la Universidad de Barcelona, el Instituto Jaume Almera (CSIC) y el Museo de la Ciencia de Barcelona (*Caixa de Pensions*). Siendo el 2011 su treinta aniversario, otra efeméride significativa coincide con estas Vigésimo Séptimas Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología.

En total, veinte comunicaciones han sido presentadas sobre esta materia específica. Por este motivo, hemos querido que la conferencia de clausura estuviera relacionada profundamente con la paleobiología. Jorge Cubo —de la Universidad Pierre & Marie Curie (Paris VI)— abordará una temática paleobiológica en su estado más puro: inferir el metabolismo térmico de los tetrápodos a partir de nuevas técnicas paleohistológicas. En total, más de noventa comunicaciones y pósters configuran el programa de estas Vigésimo Séptimas Jornadas de la SEP, lo cual muestra la buena salud que esta disciplina tiene en nuestro país.

**Dr. Salvador Moyà-Solà**

**Director del Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP)**





# ÍNDICE

## CONFERENCIA INAUGURAL

MIQUEL CRUSAFONT COMO PALEOBIÓLOGO TEÓRICO: UNA PERSPECTIVA NO CONVENCIONAL PARA LA EVOLUCIÓN ORGÁNICA

De Renzi, M. .... 3

## COMUNICACIONES

LA ASOCIACIÓN DE CARNÍVOROS DE BATALLONES 3, MIOCENO SUPERIOR DEL CERRO DE LOS BATALLONES, CUENCA DE MADRID

Abella, J., Domingo, M.S., Valenciano, A., Montoya, P. & Morales, J. .... 21

HALLAZGO DE HIRACOIDEOS EN EL ÁREA DE TERUEL. NUEVOS DATOS SOBRE EL VALLESIENSE DE LA ROMA 2 (ALFAMBRA)

Alcalá, L., Pesquero, M.D. & Salesa, M.J. .... 25

PROLIFERACIÓN DE FORAMINÍFEROS PLANCTÓNICOS ABERRANTES TRAS EL EVENTO DE EXTINCIÓN DEL LÍMITE CRETÁCICO/PALEÓGENO

Arenillas, I., Arz, J.A. & Pérez-Rodríguez, I. .... 29

EXTINCIÓN Y RECUPERACIÓN DE LOS MACROFORAMINÍFEROS DURANTE EL INTERVALO CENOMANIENSE-TURONIENSE (PLATAFORMA APENÍNICA, TETHYS CENTRAL)

Arriaga, M.E., Frijja, G., Vicedo, V., Parente, M. & Caus, E. .... 35

DIMORFISMO SEXUAL, CRECIMIENTO Y CICLO DE LOS APÉNDICES CRANEALES EN EL CIERVO MIOCENO *DICROCERUS ELEGANS* (ARTIODACTYLA, CERVIDAE)

Azanza, B., DeMiguel, D. & Andrés, M. .... 39

CLYPEASTEROID TAPHONOMY IN EL CAMP DE TARRAGONA BASIN (NE SPAIN)

Belaústegui, Z., Nebelsick, J.H. & Gibert, J.M. de .... 43

ESTUDIO TAFONÓMICO Y PALEOECOLÓGICO DE LA TAFOCENOSIS DE MOLUSCOS DEL CUATERNARIO DE LA BAHÍA DE SAN ANDRÉS (TENERIFE, ISLAS CANARIAS)

Bernardos Concepción, L.B., Álvarez Herrera, J., Martín-González, E. & Castillo, C. .... 47

*TUPINAMBIS* SP. FROM THE QUATERNARY OF ARGENTINA: UNDESCRIBED SPECIMENS FROM OLD COLLECTIONS

Bolet, A. & Evans, S.E. .... 51

GEO-SCHOOLS: BUSCANDO NUEVAS MANERAS DE ENSEÑAR GEOLOGÍA EN LA ENSEÑANZA SECUNDARIA EUROPEA

Calonge, A., Meléndez, G. & Fermeli, G. .... 55

PRELIMINARY REPORT ON THE VERTEBRATE ASSEMBLAGE OF THE ODÈN OUTCROPS (CARNIAN, LATE TRIASSIC) OF THE PYRENEAN BASIN, CATALONIA Cartanyà, J., Fortuny, J., Sellés, A.G., Bolet, A., Petruzzelli, M., Solà, E., Sagarra, A. & Galobart, À. ....	59
LA POLÉMICA EN TORNO A LA MASTEROMETRÍA Casinos, A. ....	63
EL SIGNIFICADO PALEOBIOGEOGRÁFICO DE QUEBRADA FIERA (MENDOZA) EN EL OLIGOCENO TARDÍO Cerdeño, E., Vera, B., Combina, A.M. & Pujos, F. ....	67
ESTUDIO PRELIMINAR DE LOS BRAQUIÓPODOS DE LAS ARENISCAS DE GLAUZY DEL ORDOVÍCICO SUPERIOR DE LA MONTAÑA NEGRA, FRANCIA Colmenar, J., Villas, E. & Vizcaíno, D. ....	71
LA SECCIÓN DE RÍO ARGOS (CARAVACA, MURCIA), CANDIDATA A GSSP DEL LÍMITE HAUTERIVIENSE-BARREMIENSE (CRETÁCICO INFERIOR) Company, M., Aguado, R., Baudin, F., Coccioni, R., Deconinck, J.F., Frontalini, F., Giusberti, L., Martínez, M., Moiroud, M., O'Dogherty, L., Pellenard, P., Rawson, P.F., Riquier, L., Romero, G., Sandoval, J., Tavera, J.M. & Weissert, H. ....	75
ESTUDIO A MULTIESCALA DE LA MICROESTRUCTURA DE <i>MULTITHECOPORA</i> , PLAYA DE LA HUELGA (CARBONÍFERO, ASTURIAS) Coronado, I. & Rodríguez, S. ....	79
DEPREDADORES MARINOS (OSTEÍCTIOS, SELACIOS Y MOSASAURIOS) EN EL CAMPANIENSE DE LA CUENCA VASCO-CANTÁBRICA Corral, J.C., Bardet, N., Pereda-Suberbiola, X. & Arz, J.A. ....	83
NUEVO MAMÍFERO DRIOLÉSTIDO DEL CRETÁCICO INFERIOR DE LA PENÍNSULA IBÉRICA Cuenca-Bescós, G., Badiola, A., Gasca, J.M., Moreno-Azanza, M. & Canudo, J.I. ....	89
THE SHAPE OF BOVID JAW AND ITS RELATIONSHIP WITH PHYLOGENY AND BIOMECHANICAL FACTORS De Esteban-Trivigno, S., DeMiguel, D., Fortuny, J. & Marcé-Nogué, J. ....	93
DEVELOPMENT OF PRIMARY OLFACTIVE NEOCORTICAL AREA IN THE SMALL-BRAINED FOSSIL INSULAR BOVID <i>MYOTRAGUS BALEARICUS</i> De Esteban-Trivigno, S., Fortuny, J. & Köhler, M. ....	97
EL TEJIDO ESPONJOSO, SU CARÁCTER FRACTAL Y SU POSIBLE RELACIÓN CON EL SOPORTE DE LA MASA CORPORAL EN MAMÍFEROS De Renzi, M., Pérez-Ramos, A. & Belinchón, M. ....	101
LA TAFONOMÍA COMO RECURSO DIDÁCTICO: FOSILIZACIÓN DE BIVALVOS DE AGUA DULCE Delvene, G., Menéndez, S., Laguarda Ortas, S. & Araujo, R. ....	107
THE MOLLUSC FAUNA OF LA HUÉRGUINA FORMATION (LOWER CRETACEOUS, SPAIN) Delvene, G. & Munt, M.C. ....	113

HUMID EPISODE AND CHANGE IN THE VEGETATION IN THE CALATAYUD-DAROCA BASIN. HIGHER SIMILARITY IN THE MIDDLE MIOCENE WITH AREAS FROM THE VALLÈS-PENEDÈS DeMiguel, D., Azanza, B. & Morales, J. ....	117
EVENTOS CLIMÁTICOS DE CALENTAMIENTO GLOBAL: EFECTOS EN LOS ECOSISTEMAS Y RESPUESTA DE LAS ESPECIES DeMiguel, D., Azanza, B. & Morales, J. ....	121
EL ANÁLISIS DE ELEMENTOS FINITOS COMO MÉTODO DE INFERENCIA DIETÉTICA EN BÓVIDOS DeMiguel, D., De Esteban-Trivigno, S., Fortuny, J. & Marcé-Nogué, J. ....	125
THE PURUJOSA TRILOBITE ASSEMBLAGE AND STRATIGRAPHIC TRENDS IN TRILOBITE ENROLLMENT Esteve, J., Hughes, N.C. & Zamora, S. ....	129
THORACIC STRUCTURE AND ENROLMENT OF <i>ECCAPARADOXIDES PRADOANUS</i> (MIDDLE CAMBRIAN, SPAIN) AND ITS IMPLICATION FOR TRILOBITE EVOLUTION Esteve, J., Hughes, N.C. & Zamora, S. ....	131
IDENTIFICATION OF A NEW SNAKE FOSSIL FROM THE CANARY ISLANDS USING MICRO-CT TECHNIQUES Evans, S.E., Martín-González, E., Jones, M.E.H., Sánchez-Pinto, L. & García-Talavera, F. ....	133
RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL Y PALEOCLIMÁTICA DEL EOCENO - OLIGOCENO EN LA SECCIÓN DE NOROÑA (CUBA) BASADA EN FORAMINÍFEROS BENTÓNICOS Fenero, R. & Molina, E. ....	137
THE ACTION OF CARNIVORES IN THE EARLY PLEISTOCENE VERTEBRATE SITE OF CUEVA VICTORIA (CARTAGENA, MURCIA, SPAIN) Ferràndez-Cañadell, C., Gibert, L. & Vilà-Vinyet, J. ....	143
EL USO DE ESCAMAS AISLADAS DE TIBURÓN PARA INFERENCIAS PALEOECOLÓGICAS: EL TRIÁSICO MEDIO DE LA CORDILLERA IBÉRICA COMO CASO DE ESTUDIO Ferrón, H.G., Pla, C., Manzanares, E., Márquez-Aliaga, A. & Botella, H. ....	147
PATROCINIO Y MECENAZGO EN PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS: CRUSAFONT, HÜRZELER Y CAN LLOBATERES, DIEZ AÑOS DE UNA COLABORACIÓN INACABADA Galobart, À., Acosta, C.A. & Vila, B. ....	151
DIEZ AÑOS DE INTERVENCIONES GEOLÓGICAS Y PALEONTOLÓGICAS EN LOS YACIMIENTOS MAASTRICHTIENSES DEL PIRINEO CATALÁN Galobart, À., Oms, O., Gaete, R., Vila, B., Marmi, J., Riera, V. & Sellés, A.G. ....	157
PRIMEROS DATOS ISOTÓPICOS DEL MAMUT LANUDO ( <i>MAMMUTHUS PRIMIGENIUS</i> ) DE LA TURBERA DEL PADUL (SUR DE LA PENÍNSULA IBÉRICA) García-Alix, A., Delgado-Huertas, A. & Martín Suárez, E. ....	163
EVOLUCIÓN PALEOAMBIENTAL DEL MARGEN SUR DE LA CUENCA DE COPE (MURCIA) DURANTE EL PLIOCENO INFERIOR García-Ramos, D.A. & Corbí, H. ....	167

PALEOPATOLOGÍAS Y SU EFECTO EN LOS ISÓTOPOS ESTABLES EN EL OSO PARDO ( <i>URSUS ARCTOS</i> L.) García-Vázquez, A., González Fortes, G.M. & Grandal-D'Anglade, A. ....	173
DESCRIPCIÓN DE UNA TIBIA DE DINOSAURIO ORNITÓPODO DE LA FORMACIÓN EL CASTELLAR (CRETÁCICO INFERIOR, TERUEL) Gasca, J.M. ....	179
EL MUSEO DE GEOLOGÍA DE LA UNIVERSITAT DE VALÈNCIA, IMPLEMENTACIÓN DE UN SISTEMA AUTOMATIZADO DE GESTIÓN EDITORIAL Y RED CIENTÍFICA EN LA WIKI: MODELIZACIÓN DE LA “COLECCIÓN DEL TRIÁSICO” González-Pardos, M., García-Forner, A. & Márquez-Aliaga, A. ....	185
HIPSODONCIA EN MAMÍFEROS INSULARES Y LONGEVIDAD. TESTANDO LA HIPÓTESIS A PARTIR DE LA PALEOHISTOLOGÍA DENTAL Jordana, X., Marín-Moratalla, N. & Köhler, M. ....	189
COMPARATIVE LONG BONE HISTOLOGY OF INSULAR AND CONTINENTAL LEPORIDS: RECONSTRUCTING LIFE HISTORY TRAITS OF <i>NURALAGUS REX</i> Köhler, M., Riyahi, S., Marín-Moratalla, N., Jordana, X. & Quintana, J. ....	193
LA GROTTÉ DE VIDA TRIPA: A NEW MIDDLE PLEISTOCENE LOCALITY IN SOUTH-EASTERN FRANCE Llenas, M., Madurell-Malapeira, J., Nebot, M., González-Mateos, J., Susanna, I., Hernández-Ruiz, T., Pladevall, C., Ferrandiz-Rovira, M. & Hernández-Martínez, R. ....	197
THE SMALL VERTEBRATE ASSEMBLAGE FROM THE LATE PLEISTOCENE OF THE COVA DELS XARAGALLS (VIMBODÍ, PARATGE NATURAL DE POBLET, TARRAGONA) López-García, J.M., Blain, H.-A. & Bennàssar, M. ....	201
EARLY STEPS TOWARDS THE CAVE BEAR LINEAGE: LATE EARLY PLEISTOCENE REMAINS OF <i>URSUS</i> <i>DENINGERI</i> FROM THE VALLPARADÍS SECTION (TERRASSA, VALLÈS-PENEDÈS BASIN, NE IBERIAN PENINSULA) Madurell-Malapeira, J., Alba, D.M., Aurell-Garrido, J. & Moyà-Solà, S. ....	207
DOMUS: UN RETO HACIA LA ADAPTACIÓN DE COLECCIONES PALEONTOLÓGICAS Mampel, L., Espílez, E., Lorente, M., Fabre, J. & Alcalá, L. ....	211
CONTRIBUTION OF COMPUTATIONAL MECHANICS IN VERTEBRATE PALAEOLOGY USING REVERSE ENGINEERING Marcé-Nogué, J., Fortuny, J., Gil, L. & Galobart, À. ....	215
ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO SOBRE LOS PRIMATES DEL PALEÓGENO DE LA PENÍNSULA IBÉRICA Marigó, J., Minwer-Barakat, R. & Moyà-Solà, S. ....	219
BONE HISTOLOGY IN EXTANT AND FOSSIL BOVIDS AND CERVIDS Marín-Moratalla, N., Jordana, X. & Köhler, M. ....	223
APORTACIONES DE LA BIOEROSIÓN A LA INTERPRETACIÓN PALEOAMBIENTAL DEL PLIOCENO TEMPRANO DEL ÁREA DE VILACOLUM (ALT EMPORDÀ) Martinell, J., Molinu, A.R. & Domènech, R. ....	227

INTERNAL WAVES AS GENERATING MECHANISM FOR NUMMULITE ACCUMULATIONS: UPPER LUTETIAN OF AINSA BASIN, SOUTH CENTRAL PYRENEES Mateu-Vicens, G., Pomar, L. & Ferrández-Cañadell, C. ....	233
AMMONOID EVOLUTION TRIGGERED BY PALAEOGEOGRAPHIC CHANGES: ORIGIN OF OXFORDIAN SUBFAMILY PASSENDORFERIINAE (SOUTHERN TETHYS) Meléndez, G., Cusumano, A., D'Arpa, C. & Di Stefano, P. ....	239
NUEVOS DATOS SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE MICROMAMÍFEROS EN EL MIOCENO SUPERIOR-PLEISTOCENO INFERIOR DE LA CUENCA DE GUADIX (SURESTE DE ESPAÑA) Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Martín Suárez, E. & Freudenthal, M. ....	243
DATACIÓN DE LOS NIVELES DE LA SECCIÓN DE TORRENT DE VALLPARADÍS (PLEISTOCENO INFERIOR-MEDIO, TERRASSA, BARCELONA) MEDIANTE EL ESTUDIO DE ROEDORES Minwer-Barakat, R., Madurell-Malapeira, J., Alba, D.M., Aurell-Garrido, J., De Esteban-Trivigno, S. & Moyà-Solà, S. ....	249
EL EXCEPCIONAL REGISTRO DE PRIMATES DEL EOCENO MEDIO DE SANT JAUME DE FRONTANYÀ (PIRINEOS ORIENTALES, NORESTE DE ESPAÑA) Minwer-Barakat, R., Marigó, J. & Moyà-Solà, S. ....	255
LA TRANSGRESIÓN TETISIANA DEL APTIENSE INFERIOR TERMINAL: COMPARACIÓN ENTRE SU REGISTRO EN MÉXICO Y ESPAÑA Y RELACIÓN CON EL CICLO GLOBAL DE TERCER ORDEN AP4 Moreno-Bedmar, J.A., Bover-Arnal, T., Barragán, R. & Salas, R. ....	259
LA ICNOESPECIE <i>GYROLITHES VIDALI</i> MAYORAL 1986 EN EL MIOCENO SUPERIOR DE LA FORMACIÓN PISCO (ICA, PERÚ): IMPLICACIONES PALEOAMBIENTALES Muñiz, F., Esperante, R. & Poma, O. ....	263
ESTUDIO PRELIMINAR DE LOS GASTERÓPODOS CONTINENTALES DE URTIAGA, —DEBA, GIPUZKOA— (PLEISTOCENO SUPERIOR-HOLOCENO BASAL) Murelaga, X., Larraz, M., Mugica, J.A., Suarez-Hernando, O., Rofes, J. & Alonso-Olazabal, A. ....	269
REGISTRO ISOTÓPICO DEL EVENTO ANÓXICO OCEÁNICO DEL APTIENSE INFERIOR (OAE 1A) EN RADIOLARITAS DEL SUBBÉTICO O'Dogherty, L., Aguado, R., De Gea, G. & Sandoval, J. ....	273
AVISPAS (INSECTA: HYMENOPTERA) DEL ÁMBAR DEL CRETÁCICO INFERIOR (ALBIENSE) DE ESPAÑA Ortega-Blanco, J., Delclòs, X. & Soriano, C. ....	277
ANÁLISIS DE LA CICLICIDAD EN SEDIMENTOS DEL MESSINIENSE DEL TESTIGO MONTEMAYOR-1 (CUENCA DEL GUADALQUIVIR, S.O. DE ESPAÑA) Pérez-Asensio, J.N., Aguirre, J., Civis, J. & Schmiedl, G. ....	283
NUEVOS ESTUDIOS SOBRE LAS ARAÑAS DEL ÁMBAR DEL CRETÁCICO INFERIOR DE ESPAÑA Pérez-de la Fuente, R., Saupe, E.E., Selden, P.A., Soriano, C. & Delclòs, X. ....	289



VENTAJAS DEL USO DE TOMOGRAFÍA COMPUTARIZADA EN EL ESTUDIO DE LA ANATOMÍA CRANEAL INTERNA EN HOMINOIDEOS Pérez de los Ríos, M., Alba, D.M. & Moyà-Solà, S. ....	295
CONTEXTUALIZACIÓN ECOLÓGICA DE LOS OSOS DE LAS CAVERNAS MEDIANTE EL ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES Pérez-Rama, M., Grandal-D'Anglade, A., Baryshnikov, G.F. & Fábregas Valcarce, R. ....	299
RESULTADOS PRELIMINARES DEL ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES ( $\delta^{18}\text{O}$ Y $\delta^{13}\text{C}$ ) Y DE FORAMINÍFEROS PLANCTÓNICOS DEL SONDEO DE SHUQULAK (MISSISSIPPI) Pérez-Rodríguez, I., Arz, J.A., Lees, J.A., Robinson, S., Arenillas, I. & Bown, P. ....	305
CORRELACIÓN BIOMAGNETOESTRATIGRÁFICA DEL CAMPANIENSE SUPERIOR-MAASTRICHTIENSE DE ZUMAIA (GIPUZKOA) E INTERÉS CRONOESTRATIGRÁFICO Pérez-Rodríguez, I., Lees, J.A., Larrasoña, J.C., Arz, J.A., & Arenillas, I. ....	309
IS THE CORTICAL THICKNESS OF THE FEMORAL NECK A DIAGNOSTIC TRAIT FOR INFERRING BIPEDALISM? Pina, M., Alba, D.M., Almécija, S. & Moyà-Solà, S. ....	313
MORFOESTRUCTURA DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO <i>SIDEROLITES</i> LAMARCK, 1801 S. <i>CALCITRAPOIDES</i> LAMARCK, 1801 Y S. <i>CATALUNIENSIS</i> WANNIER, 1980 Robles, R., Vicedo, V., Villalonga, R. & Caus, E. ....	319
PRIMER REGISTRO DE <i>AVETOICHNUS LUISAE</i> UCHMAN & RATTAZZI, 2011 EN LA PENÍNSULA IBÉRICA: IMPLICACIONES PALEOAMBIENTALES Rodríguez-Tovar, F.J., Uchman, A. & Molina, E. ....	323
EL REPRESENTANTE MÁS ANTIGUO DEL GÉNERO <i>NESIOTITES</i> (MAMMALIA, SORICIDAE) EN LAS ISLAS BALEARES, MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL Rofes, J., Bover, P., Cuenca-Bescós, G. & Alcover, J.A. ....	327
INTERPRETACIONES PRELIMINARES SOBRE LA LOCOMOCIÓN DE <i>ANCHOMOMYS FRONTANYENSIS</i> (ADAPOIDEA, PRIMATES) A PARTIR DEL ESTUDIO MORFOLÓGICO DEL PRIMER METATARSO Roig, I. & Moyà-Solà, S. ....	333
REPTILES MARINOS (ICHTHYOPTERYGIA, PLESIOSAURIA, THALATTOSUCHIA) DEL JURÁSICO DE ASTURIAS Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L. & García-Ramos, J.I. ....	339
SOLVING AN OLD DISPUTE: ANATOMICAL DIFFERENCES BETWEEN THE EUROPEAN MIOCENE CHEVROTAINS <i>DORCATHERIUM CRASSUM</i> LARTET, 1839 AND <i>DORCATHERIUM NAUI</i> KAUP & SCHOLL, 1834 (MAMMALIA, RUMINANTIA, TRAGULIDAE) Sánchez, I.M., Quiralte, V. & Morales, J. ....	343
ESTRATIGRAFÍA ISOTÓPICA DEL BAJOCIENSE SUPERIOR-CALLOVIENSE (JURÁSICO) EN SIERRAS DE LÚGAR Y CORQUE: SUBBÉTICO EXTERNO, REGIÓN DE MURCIA Sandoval, J., O'Dogherty, L., Bill, M. & Aguado, R. ....	349

REVISIÓN DE LA BIOSTRATIGRAFÍA DE CARÓFITAS DEL LÍMITE EOCENO-OLIGOCENO DE LA CUENCA DEL EBRO Sanjuan, J. & Martín-Closas, C. ....	355
NUEVAS APORTACIONES DE LOS MICROVERTEBRADOS DEL COMPLEJO CÁRSTICO DE ALMENARA-CASABLANCA (CASTELLÓN, ESPAÑA) Santos-Cubedo, A., Furió, M., Blain, H.-A., Agustí, J., Sevilla, P. & De Marfà, R. ....	361
VOLUMEN ENDOCRANEAL EN <i>HOMO</i> : IMPLICACIONES TAXONÓMICAS Serrano Ramos, A., Jiménez-Arenas, J.M. & Esquivel Guerrero, J.A. ....	367
EL ÁMBAR DEL CRETÁCICO INFERIOR DE ESPAÑA: SU ESTUDIO MEDIANTE LUZ SINCROTRÓN Soriano, C., Delclòs, X., Ortega-Blanco, J., Pérez-de la Fuente, R., Saupe, E.E. & Tafforeau, P. ....	371
TOMOGRFÍA POR CONTRASTE DE FASE MEDIANTE RADIACIÓN SINCROTRÓN: UNA REVOLUCIÓN PARA LA PALEONTOLOGÍA Soriano, C., Delclòs, X. & Tafforeau, P. ....	377
¿SOBRE ANIMALES VIVOS O MUERTOS? EDRIOASTEROIDEOS COMO EPIBIONTES Sumrall, C.D. & Zamora, S. ....	381
VERTEBRAL REMAINS OF <i>HISPANOPITHECUS LAIETANUS</i> (PRIMATES: HOMINIDAE) FROM THE LATE MIOCENE OF CAN LLOBATERES 2 (CATALONIA, NE IBERIAN PENINSULA) Susanna, I., Alba, D.M., Almécija, S. & Moyà-Solà, S. ....	383
NUEVOS DATOS SOBRE LOS FORAMINÍFEROS HOLOCENOS DE LA ALBUFERA DE VALENCIA Usera, J. & Alberola, C. ....	387
PALEOBIOGEOGRAFÍA ECOLÓGICA DE LAS CAROFITAS EN EL LÍMITE CAMPANIENSE-MAASTRICHTIENSE DE LAS CUENCAS SURPIRENAICAS Villalba-Breva, S. & Martín-Closas, C. ....	391
BUILDING ARMS IN CAMBRIAN PELMATOZOANS Zamora, S. & Smith, A.B. ....	395
 <b>CONFERENCIA DE CLAUSURA</b>	
ESTIMACIÓN PALEOHISTOLÓGICA DEL METABOLISMO TÉRMICO EN LOS VERTEBRADOS TETRÁPODOS. PATRONES DE EVOLUCIÓN Cubo, J. ....	401
 <b>SIMPOSIOS PICG</b>	
MUREROPODIA: AN EARLY CAMBRIAN XENUSIAN FROM THE MURERO BIOTA (NE SPAIN) Gómez Vintaned, J.A., Liñán, E. & Zhuravlev, A.Yu. ....	407

LA DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA DE <i>ANCYRODELLOIDES CARLSI</i> (CONODONTA, DEVÓNICO INFERIOR) EN EL PIRINEO CENTRAL ESPAÑOL Y SUS IMPLICACIONES GLOBALES Valenzuela-Ríos, J.I. & Calvo, H. ....	413
¿ES LA SECUENCIA DE CONODONTOS LOCHKOVIENSES (DEVÓNICO INFERIOR) DEL PIRINEO CENTRAL ESPAÑOL LA MEJOR DEL MUNDO? Valenzuela-Ríos, J.I. ....	417
THE MAÏDER BASIN CARBONATE BUILDUPS – SHELTER FOR THE LAST <i>IVDELINIA</i> COMMUNITY (LOWER GIVETIAN, MIDDLE DEVONIAN, MOROCCO) Franchi, F., Schemm-Gregory, M. & Klug, C. ....	421
THE BRACHIOPOD FAUNA OF THE LOWER DEVONIAN MEATFOOD GROUP (SOUTHERN DEVON, UNITED KINGDOM) Schemm-Gregory, M., Page, K. & Border, M. ....	423
PRIMEROS DATOS SOBRE LA PRESENCIA DE CONODONTOS DEL EMSIENSE (DEVÓNICO INFERIOR) EN EL COMPLEJO MALÁGUIDE DE LA PROVINCIA DE GRANADA Navas-Parejo, P., Martín-Algarra, A. & Martínez-Pérez, C. ....	425
SUCESIÓN DE POLYGNÁTIDOS (CONODONTOS) DE LA ZONA <i>NOTHOPERBONUS</i> (EMSIENSE, DEVÓNICO INFERIOR) EN LOS PIRINEOS CENTRALES ESPAÑOLES Martínez-Pérez, C. & Valenzuela-Ríos, J.I. ....	431
EVALUACIÓN DE LA SUCESIÓN DE CONODONTOS GIVETIENSES (DEVÓNICO MEDIO) DEL PIRINEO CENTRAL ESPAÑOL EN EL CONTEXTO INTERNACIONAL Liao, J.-C., Valenzuela-Ríos, J.I. & Gouwy, S. ....	435
CONSIDERACIONES ACERCA DE <i>LOCHRIEA GLABER</i> (WIRTH, 1967), CONODONTO DEL CARBÓNIFERO, A PARTIR DE MATERIAL DE NAVARRA Blanco-Ferrera, S. & Sanz-López, J. ....	439







# **CONFERENCIA INAUGURAL**



## MIQUEL CRUSAFONT COMO PALEOBIÓLOGO TEÓRICO: UNA PERSPECTIVA NO CONVENCIONAL PARA LA EVOLUCIÓN ORGÁNICA

De Renzi, M.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva, Universitat de València. c/Catedrático José Beltrán 2, 46980, Paterna, Valencia; miquel.de.renzi@uv.es

### Resumen

A Miquel Crusafont hay que considerarlo un teórico de la biología evolutiva. Representa el retorno de ésta en España después de 1939. Estableció un cuerpo de pensamiento evolutivo coherente en un momento en que había posturas teóricas enfrentadas en la comunidad científica. Esto permitió que los paleontólogos españoles tuvieran un marco conceptual en el que ya se podía argumentar sobre evolución. Fue defensor de posiciones finalistas compartidas con el evolucionista cristiano Pierre Teilhard de Chardin. Sin embargo, separaba tales presupuestos de las afirmaciones científicas. Crusafont aplicó a la evolución conceptos de la cibernética y la teoría de la información. Anticipó aspectos que luego tendrían resonancia tales como el emergentismo y lo que pudiera denominarse regulación; también la distinción entre patrón y proceso. Sus estudios biométricos sobre los carnívoros fósiles, pudieron haber podido anticipar lo que serían las tendencias dependientes de varianza a partir de un extremo mínimo (*left wall*).

**Palabras clave:** criptoevolución, fenoevolución, operador, sistema libre, sistema comprometido, sistema indiferente

### Abstract

Miquel Crusafont must be considered as a theorist of evolutionary biology. He was its first exponent in Spain after 1939. He established a coherent body of evolutionary thought in a time in which there were confronted theoretical positions in the scientific community. This allowed Spanish paleontologists to have a conceptual scenery in order to discuss about evolution. He advocated the finalist positions shared with the Christian evolutionist Pierre Teilhard de Chardin. However, he detached such points of view from scientific statements. Crusafont applied concepts from cybernetics and information theory in evolution. He anticipated topics that would become relevant later. Some examples of them were emergentism and regulation as well as the distinction between pattern and process. His biometric studies of fossil carnivores could anticipate trends depending on variance from a *left wall*.

**Keywords:** cryptoevolution, pheno-evolution, operator, free system, engaged system, indifferent system



## Introducción

Miquel Crusafont Pairó, de acuerdo con su biógrafo Jaume Truyols (2000-2005), nació el 3 de octubre de 1910. De acuerdo con la misma fuente, su formación fue de farmacéutico, pero desplegó una gran afición por la paleontología desde su adolescencia, en especial por los restos óseos de mamíferos que recogía en el Mioceno continental de los alrededores de Sabadell. Al mismo tiempo, frecuentó las sesiones científicas de la Institució Catalana d'Història Natural, donde conoció a otro naturalista de su misma edad, José Fernández de Villalta, también interesado en los restos fósiles de mamíferos, con el cual emprendió una colaboración que se inició en 1933 y que duró un largo número de años. Sus aportaciones en este campo son indiscutibles, ya que no sólo estuvo interesado en los mamíferos del Mioceno, sino también en los del resto del Cenozoico, y ello quedó reflejado en sus exploraciones sistemáticas del Eoceno pirenaico y en las publicaciones de los hallazgos paleomastológicos en dicho terreno, tanto en Catalunya como en Aragón; también exploró otras cuencas españolas importantes, como las cuencas del Duero y del Tajo (para una descripción más detallada de su actividad en el campo de la sistemática y la necesidad de establecer escalas biocronológicas continentales en los terrenos terciarios, ver la mencionada biografía de Truyols).

Sin embargo, mi interés aquí no se refiere tanto a estos campos, de una paleontología más aplicada a la geología, como a que Miquel Crusafont podría ser considerado un avanzado para su época al poner su acento en los aspectos paleobiológicos, así como también en la introducción de la cuantificación para abordarlos de la mejor manera (ver también Agustí, 1986); otro aspecto a destacar es que introdujo enfoques novedosos al ser, quizá, uno de los primeros en hablar de la aplicación de la teoría de sistemas. Hay que decir, ya de entrada, que su interés máximo fue la evolución orgánica.

Hasta cierto punto, defender como algo esencial la primacía del punto de vista paleobiológico era ir a contracorriente en cierta manera. Precisamente, Kutschera (2007) destacó que la paleobiología, con tal nombre y propósitos similares a los que cubre el término actualmente, surgió de la mano del paleontólogo austriaco Othenio Abel en 1911. Sin embargo, diversas circunstancias –cf. De Renzi, 2005– hicieron que dicho enfoque –que habría que retrotraer a Cuvier, en lo referente a la

insistencia de éste en la funcionalidad reflejada por los restos de mamíferos fósiles– no fuera aceptado por la comunidad de paleontólogos hasta muchos años después, con la fecha de 1944 como punto de partida, cuando se publicó el célebre *Tempo and Mode in Evolution* de Simpson (Simpson, 1944), sobre todo con la insistencia puesta en las relaciones entre paleontología y evolución. Y Crusafont desplegó una gran actividad desde un punto de vista teórico en lo referente a la evolución, ya desde 1948, como destaca su biógrafo Jaume Truyols.

Ahora bien, las actividades paleontológicas de Crusafont pueden fecharse de una manera oficial, después de una etapa que cubrió su adolescencia, en un momento que se situaría en el año 1933, como ya se ha dicho antes, a la edad de 23 años. La evolución no era todavía aquel marco conceptual fuera del cual nada tendría sentido en biología, como algunos años después afirmaría Theodosius Dobzhanski (*Nothing in Biology makes sense except in light of evolution*).

Podríamos preguntarnos qué aires corrían en España sobre dicha temática en aquella época. De una parte, tendríamos la recién proclamada Segunda República en 1931. La nueva etapa política significó una fuerte liberalización con respecto al pensamiento filosófico y científico. Es sabido que las ideas evolucionistas chocaron con la creencia cristiana general que regía en Europa o en Norteamérica y Sudamérica durante el siglo XIX, tanto fuera católica como derivada del movimiento que significó la Reforma protestante iniciado en Alemania e Inglaterra. En España hubo un endurecimiento de posturas en la última década del reinado de Isabel II, lo cual vetó, o intentó vetar, la divulgación de las enseñanzas despreñadas de la obra de Charles Darwin, sobre todo con la muy conservadora ley de Orovio, en 1866, con una gran disminución del número de asignaturas científicas en la propia enseñanza media (López Piñero, 2008). La revolución de 1868 (*La Gloriosa*) dio origen al llamado Sexenio democrático (1868-1874); durante dicho período surgen las tendencias que impulsan la modernización de España. A esta época le sigue lo que ha venido en llamarse alta restauración, con el retorno de la monarquía, encarnada en Alfonso XII. En 1876, el marqués de Orovio recomienda a los rectores de las universidades que ejerzan un control ideológico de la educación superior, que debería adaptarse “al dogma católico y al ideario político del nuevo régimen” (Puelles Benítez & Hernández Laille, 2009). Según los mismos autores,

un grupo de profesores, encabezados por Giner de los Ríos, fueron expulsados de la universidad española al ejercer una desobediencia civil a la circular de Orovio, lo cual dio origen a la Institución Libre de Enseñanza. Fueron esta Institución y sus presupuestos intelectuales –el krausismo– los que facilitaron la introducción del darwinismo en España. Luego vino el paréntesis de la guerra civil y la instauración de un régimen dictatorial de naturaleza nacional-católica. Es en este último marco en el que se desarrolla el pensamiento evolucionista de Miquel Crusafont (Catalá Gorgues, 2009).

Su primer trabajo sobre evolución data del año 1948 (fide Truyols, 2000-2005). También, según Truyols, se adhirió al neolamarckismo como hicieron una gran mayoría de paleontólogos en aquella época. La década de los años 50 aparece como muy esencial. En ese tiempo, el Museo de Sabadell, al cual Crusafont contribuyó a dar entidad e importancia al almacenar en él los importantes materiales de los que hizo acopio en sus campañas paleontológicas, jugó un papel clave. En dicha institución Crusafont organizó, junto con Jaume Truyols, los Cursos Internacionales de Paleontología de Sabadell, en los cuales intervinieron importantes personalidades, como el francés Jean Piveteau o el finlandés Björn Kurtén, por citar sólo dos de las mismas. Fue en estas sesiones cuando el tema de la evolución empezó realmente a tomar impulso en España. Parece que también las convicciones religiosas de muchos de los participantes, así como el pensamiento de Teilhard de Chardin, del cual Miquel Crusafont fue uno de los defensores en el ámbito europeo (cf. también Catalá Gorgues, 2009), hicieron que se allanara progresivamente el camino hacia la aceptación del pensamiento evolucionista por parte de las autoridades eclesásticas que, no lo olvidemos, tenían y ejercían un enorme poder sobre las enseñanzas que las instituciones, sobre todo las universitarias, debían impartir.

No obstante lo dicho, esta época coincide con el desarrollo de la síntesis moderna de la evolución, cuyos antecedentes habría que rastrearlos hasta los años 30. Aquí cabe mencionar la estrecha amistad que le unió con uno de los pilares de la síntesis moderna, como fue el gran paleontólogo George Gaylord Simpson, que, además, fue quien hizo por devolver al registro fósil el papel importantísimo que tenía a la hora de hablar de evolución. ¿Hasta qué punto fue Crusafont un fiel seguidor de la síntesis? ¿Y hasta qué punto lo

fue Simpson, por lo menos al principio? Prueba de esto último es la famosa frase que hallamos en *Tempo and Mode* (Simpson, 1944; p. XXIX): *Experimental biology in general and genetics in particular [...]* They may reveal what happens to a hundred rats in the course of ten years under fixed and simple conditions, but not what happened to a billion rats in the course of ten million years under the fluctuating conditions of earth history, de la cual se hizo eco Gould (1995), más de 50 años después. En ningún caso veían claro que la genética, con toda su importancia, tuviera la clave de toda la evolución.

Aquí me voy a centrar, sobre todo, en un trabajo de Miquel Crusafont que representa, por una parte, la madurez de muchas de las ideas que, en trabajos previos, había ido expresando y, por otra, una síntesis de su propio pensamiento evolutivo (Crusafont, 1966a). Se trata del trabajo que abre el libro de diversos autores *La Evolución*, en el cual él figura como uno de los tres editores (Crusafont, Meléndez & Aguirre, 1966), aunque también se comentará algo de lo que dice en otros tres trabajos del mismo libro (Crusafont, 1966b, c, d). Existe todavía otro motivo: que este libro representa un punto de partida mayor para lo que son las disciplinas evolutivas en España en dicha época. La síntesis de Crusafont pretendía ver mucho más, y de ahí su punto de vista no convencional. Aunque hoy día no la aceptaríamos en su totalidad, él nos hizo ver que había muchos más caminos –y en algunos aspectos se anticipó a ideas que no vendrían hasta mucho más tarde– que los que ofrecía un paradigma científico que, a aquellas alturas, ya se había hecho rígido en exceso (Gould, 1980).

### Miquel Crusafont, teórico de la evolución

Crusafont (a partir de aquí, si no se dice lo contrario, se referirá siempre a Crusafont, 1966a; si no, se citará específicamente el trabajo de Crusafont al cual se haga referencia) percibe que lo dado es la evolución, ya que como paleontólogo se enfrenta a la historia de la vida, de la cual ya hace tiempo que los datos del registro fósil sugieren una interpretación evolutiva. Todo lo que está inmerso en la duración es susceptible de cambio y, en definitiva, “*Todo proceso histórico es evolutivo*” (p. 5; cursiva en el original); de aquí pasa a concluir, después de mostrar un conjunto de pruebas muy sólidas, que enseña a comentaré, que “la evolu-

ción es un hecho” (p. 16) y que “como tal hecho, no es ya ni una teoría, ni una hipótesis” (p. 17), y que además, “la evolución tiende a realizar sus estructuras de una manera incoercible, valiéndose del material ‘a mano’ en cada momento.” (p. 14). Al mismo tiempo pedía la creación de una rama de las ciencias naturales que se denominara *proteognosia* (de *proteos*, cambio), consagrada al estudio de la evolución.

Todo esto pide cuál fue su posicionamiento epistemológico y cuál era su visión de la evolución orgánica, dentro del marco de los conocimientos de su época. Su manifiesto se divide en diversas partes, de las que cabe destacar dicho apartado de pruebas, que subdivide en observables y experimentables, y que concluye con la mencionada afirmación por la cual la evolución es un hecho, que comentaré en la discusión; a esto sucede un breve apartado acerca de los mecanismos evolutivos y, a continuación, encuadra la vida en su marco cósmico; finalmente, explica cómo sería el recorrido de la vida en la evolución. En estos dos últimos apartados afirma su posición, entre otras cosas, sobre la necesidad de ver una causa final. Luego, el artículo pasa revista a diversas posturas como el neodarwinismo o el ortogeneticismo e intenta hacer una prospectiva de las direcciones que tomarán los estudios sobre la evolución orgánica. Trataré, pues, de sintetizar sus puntos de vista.

#### (a) Consideraciones epistemológicas

Desde el punto de vista epistemológico defiende el positivismo, “lo único valedero en ciencia” (p. 18), y su postura la denomina de síntesis (no en el sentido específico de la *síntesis moderna*, sino filosófico), que nunca estará libre de toda clase de interpretaciones de las observaciones o de los experimentos, ya que “Cualquier observación o cualquier experimentación, trae consigo aferrada a su cuerpo, una interpretación” (p. 1). En definitiva, Crusafont parece querer partir de unos datos lo más limpios posible de interpretaciones basadas en nuestras convicciones, para llegar a esa síntesis que los integrará en una gran red (usa diversas veces la metáfora de las operaciones de diferenciación e integración propias del análisis matemático; los datos serían las diferenciales que, sometidas a la operación de integración, darían la síntesis; ver también Crusafont, 1966d). Cabe suponer que esa síntesis constituiría la nueva teoría buscada.

#### (b) Las pruebas de la evolución

Las pruebas sobre la evolución constituyen, en lo referente a las observables, una revisión de las aportadas en *El origen de las especies* (Darwin, 1859), pero con la novedad del hincapié en los argumentos paleontológicos, justamente contra la famosa imperfección del registro fósil (secuencias de fósiles interpretables evolutivamente ya se habían descrito inmediatamente después de la publicación de *El origen*; Rudwick, 1972), de los que da diversos ejemplos; en este apartado desarrolla poco las pruebas biogeográficas, remitiendo al lector a *El Origen de las Especies*. Otro aspecto que desarrolla poco en este apartado, aunque lo ve como esencial, es el de la genética, en el caso de las mutaciones, tal como las refirió por primera vez Hugo de Vries en su espontaneidad; esa espontaneidad le hace hablar de una genética natural, a “invocar como punto de partida para el mecanismo de la evolución” (p. 11). Para Crusafont, la embriología estaría a la par de la paleontología en el orden de las pruebas observables, con von Baer y, sobre todo, con Haeckel y su ley de recapitulación, ante la cual, aunque en principio parece adoptar una postura neutra, parece inclinarse más que ante las posturas de von Baer (cf. sobre morfología, embriología y evolución en Darwin y posteriormente, De Renzi, 2009). Para él, el “gran discípulo de Darwin [Haeckel], ha dejado establecida la existencia de filogenias” (p. 7; cursivas originales). Por otra parte, Crusafont asocia el campo de la morfología con el de la paleontología y se remite a Cuvier y su correlación orgánica, que permite construir las series evolutivas.

¿Qué entiende Crusafont por pruebas experimentables de la evolución? Porque se refiere a la paleontología y la biometría, y no tanto a lo que estudiaban los genéticos de poblaciones en sus laboratorios, que no obtenían ni tan sólo especies nuevas. En este contexto, las pruebas observables serían aspectos fenomenológicos puros (v. g. constatar la necesidad de pensar en un ancestro común por la semejanza embrionaria o por las homologías) mientras que en las pruebas experimentables habría mucho de la noción de experimento natural (la naturaleza “experimental” y el científico debe averiguar bajo qué condiciones lo ha hecho), que toma directamente de Simpson, en su análisis de la evolución de los mamíferos sudamericanos, con un grupo de control (tal como se hace en los experimentos de otros campos de la biología) que

sería la evolución de los mamíferos en el continente norteamericano. El uso de la biometría permitiría detectar, por ejemplo, cómo han surgido mutaciones, con referencia a trabajos de Kurtén que son comentados con más detalle en el mismo volumen por Truyols (1966).

(c) El cómo de la evolución: mecanismos evolutivos

Crusafont describe dos posturas frente a lo que él denomina complejidad del universo; una de ellas pretende que unos fenómenos son reducibles (*reducción*) a otros y con ello se llega a un idealismo monista, el cual conduciría a una teoría unitaria del universo, algo que está presente en Haldane; sin embargo, Crusafont opina que, aunque no exenta de valor y loable en su intento, la adopción de una posición reduccionista es una conclusión algo precipitada a partir del análisis fenomenológico. La otra postura sería la *emergentista*. Emergentismo y emergencia (en el glosario que contiene el libro de Crusafont et al., 1966) remiten al surgimiento de formas de organización sucesivamente más complejas y que representan una novedad cualitativa respecto a sus elementos inferiores; “en cada una de dichas formas existen propiedades nuevas, de modo que no pueden ser comprendidas de un modo puramente aditivo y reduccionista.” (p. 974). Ahora bien, Crusafont asocia emergentismo con finalismo.

En función de todo esto, ¿cómo ve las dos posiciones de su tiempo frente al cambio orgánico? Para él, se dan dos posturas que aparecen como irreducibles la una a la otra y que, de acuerdo con Pierre Grassé, cada una de ellas deja de lado aspectos de la problemática de la evolución que serían relevantes y que se resolverían si los defensores de cada una de las posturas participaran en un diálogo cordial. ¿Cuáles son esas dos posiciones? De una parte, las que derivan de una continuidad con Darwin y *El origen de las especies*, que cristalizan en una teoría sintética de la evolución, con los tres exponentes que serían Haldane, Huxley y Simpson. De otra, las derivaciones surgidas de las ideas de Lamarck y su *Filosofía zoológica*, y cuyos adalides serían, en aquel momento, Schindewolf, Cuenot y, finalmente, Pierre Teilhard de Chardin.

La síntesis moderna vendría caracterizada por un indeterminismo de fondo, sin finalidad. En cambio, el grupo oponente abogaría por una finalidad en la evolución, derivada de algunos conceptos posteriores a Lamarck, como son el de tipogé-

sis (a partir de un tipo se derivan otros por segregación de los caracteres del primero) y ortogénesis (intensificación de un determinado carácter, en más o en menos, a través de las líneas evolutivas; ambas definiciones proceden del glosario del final del libro de Crusafont et al., 1966). Los tipos segregados en el proceso de tipogénesis darían lugar a formas cada vez más especializadas por la acentuación de determinadas características en las distintas líneas; es decir, por ortogénesis. De esta manera se partiría, al revés de los sinteticistas, de un determinismo de base.

(d) La vida y su marco cósmico: ¿qué dice la física cuántica?

Hasta aquí, la fenomenología de la evolución, pero Crusafont hace un interludio para tratar de entender la vida como una singularidad, que distingue de cualquier materia inerte a aquellos seres caracterizados por poseerla. La vida goza de características de orden, de heterogeneidad. Sin embargo, definir orden es algo que él mismo ve muy difícil, lo cual le hace estar de acuerdo con un físico, Schafroth, que cita el clásico ejemplo del científico que localiza cualquier libro o manuscrito en una mesa aparentemente desordenada y, en cambio, una vez que se ha puesto un supuesto orden, es incapaz de encontrar lo que busca. La obra de Schafroth que refiere es bastante actual en aquel momento (1960) y apela a la noción de información, algo que también hace otro de sus referentes, como es Olivier Costa de Beauregard, en 1963, que caracterizaba la deriva entrópica de los sistemas inertes como algo equivalente a ausencia de información (Costa de Beauregard, 1963).

Sin embargo, Crusafont desea ir a la fuente, que estaría en la microfísica. Para ello acude a las ideas de un físico teórico y matemático italiano, Luigi Fantappiè, que había estudiado las posibles soluciones de las ecuaciones de onda que son la base de la mecánica ondulatoria; este científico había visto que solamente existían dos clases posibles de soluciones matemáticas para un sistema de corpúsculos: una de ellas daría la expresión de una *onda divergente* o de *potencial retardado*, mientras que la otra sería una *onda convergente* o de *potencial avanzado*. La primera implicaría la dispersión progresiva de los corpúsculos en espacios cada vez más amplios, lo cual, en última instancia conduce al cumplimiento del segundo principio de la termodinámica, por el cual se alcanzaría la máxi-

ma entropía, a consecuencia de la homogeneidad y del desorden crecientes. La otra vía, la de la onda convergente, sería la expresión por la cual cada elemento del sistema va a encontrar su situación y localización, que logra a base de tomar la energía disponible en el medio, de tal manera que el sistema se hará cada vez más ectrópico o neguentrópico. Cualquier ser vivo, de acuerdo con esto, sería el fruto de haber seguido esa onda convergente, lo cual haría que tales sistemas escaparan al segundo principio de la termodinámica. Sin embargo, la vía entrópica es la más probable, mientras que la vía ectrópica, propia de la vida, consistiría en ir ascendiendo en una sucesión histórica de improbabilidad creciente, con contenidos cada vez más altos de información. En esto consistiría la vida: en “una tendencia de los sistemas materiales a encaminarse hacia la improbabilidad, el orden y la capacidad de recibir información”, lo cual permite “comprender las mismas empresas de esta vida y hallar con ello su auténtica significación por la vía de una convergencia, que ya se nos anuncia desde la misma base de la microfísica en su expresión matemática.” (p. 21).

A partir de este momento, Crusafont da un salto, que el mismo ya afirma que quedaría fuera de la ciencia positiva, puesto que se trataría de una posición metafísica. En principio afirma que la onda positiva conduce “a los sistemas hacia un fin (un telos), al que hemos de desprover en este momento de toda significación metafísica” (p. 21). El salto consiste en que, aunque del lado de la ciencia no podamos hablar de finalismo, nadie nos puede prohibir interpretar así las cosas “si partimos de las bases materiales del proceso” (p. 22).

Este proceder hacia un telos es consecuencia de una *cualidad* inherente a la vida que, aunque él no lo afirma explícitamente, sobreentiende que es propia de ella y no de otros sistemas. Esta cualidad tiene su origen en algo –operador– que toma de otro autor (Heuts), y que Crusafont opta por denominarlo *integrador*. La definición de operador se da en el glosario (Crusafont et al., 1966; p. 982): “dícese del parámetro de corrección que interviene en una sucesión de hechos en los cuales no se cumple rígidamente la relación de causa a efecto.” Él cree que, incluso los que se basan en una filosofía mecanicista han hecho uso de conceptos que se asimilan al de operador; v. g. las cooptaciones de Dobzhanski.

Estos operadores –o integradores– permitirían efectuar el paso en “continuidad de una organiza-

ción inferior a otra superior.” (p. 22). Es evidente, como se desprende del texto de Crusafont, que esos pasos promovidos por los integradores se darían en un sentido neguentrópico. El primero de ellos sería la constitución de masas estelares a escala cósmica –una primera integración neguentrópica–, con una posterior caída en la materia inerte, seguida de una integración posterior, que daría origen a la vida por heterogeneización, a partir de una fase prebiótica, en el contexto de una Tierra joven en donde surgieron los primeros eobiontes.

A partir de aquí, comenzaría el fenómeno vital y el nuevo problema que plantea Crusafont es el de causalidad *versus* acausalidad. Veamos cuál es la solución que da, aunque ya adelanto que se trata “en el fondo, pues, [de] una sabia combinación [...] entre determinismo e indeterminismo” (p. 25). Para él, los sinteticistas sólo contemplan una fenomenología acausal en tanto que el punto de partida de la evolución es la mutación al azar. Sin embargo, la acepción de azar que toma Crusafont es aquélla de la ignorancia de las causas –aunque esto ya está presente en Darwin (1859; p. 131)– y que esa ignorancia no significa que no haya causas, sino que son desconocidas o inobservables. Para ello acude a Heisenberg, que afirmaba que el haberse centrado en una de las cuatro categorías aristotélicas de causalidad –la causa eficiente– era algo que procedía de hacía relativamente poco, con Newton y Kant en su origen.

En este sentido, Crusafont evita hablar de causa y efecto y utilizar, en cambio, los términos *determinantes* y *determinados*. En ambos casos, estarían velados por las leyes estadísticas. De un azar de base –como se da en la microfísica– se pasa a una situación determinista –como lo que ocurre en la mecánica clásica o macrofenómenos en general. Esta imagen la traspasa a lo que ocurriría con los genes: la modificación en sus unidades sería aleatoria –en un universo microscópico, en el cual las causas que operan permanecen veladas u ocultas–. Al pasar al plano macrofenomenológico, igual que en la macrofísica, surgiría claramente el determinismo al desvelarse las causas más claramente, con la necesidad de progresivos operadores en las relaciones de causa a efecto. En definitiva, y como ya se adelantó, una sabia combinación de determinismo e indeterminismo (cabría hacer una apostilla, en tanto que ideas tan actuales como la sinérgica –Haken, 1983– en dinámica de sistemas van por el mismo camino). Las mutaciones aleatorias darán a la vida “un

equipaje enorme de probabilidades que le servirán para prever desde la base [...] todas las contingencias cambiantes de los medios siempre inestables y asegurar así la adaptación.” (p. 24; cursivas en el original).

(e) La posibilidad de una nueva síntesis

El resto de su largo artículo está dedicado a analizar las posiciones teóricas del momento y a intentar sugerir una nueva manera de ver las cosas que integrara los aspectos más importantes de cada una de ellas y, sobre todo, aquellos que dejan de lado las mismas. La síntesis moderna es, para Crusafont, una pieza clave, con su acento sobre mutación y selección (pp. 31 y 32), pero también sobre la importancia de la deriva genética (p. 38). Cabe hacer un inciso acerca de lo que piensa sobre el tema de la mutación, que es la fuente de la variabilidad hereditaria. Para él, existen esas mutaciones espontáneas, que deberían ser consideradas al azar: *random-mutations*, como propone su amigo Hürzeler de Basilea, pero también se inclina a aceptar la sugerencia de este último, de unas mutaciones dirigidas o *trend-mutations* (p. 24). Ahora bien, me interesa insistir en que era consciente de la falacia un gen, un carácter. Según dejó muy claro, “cada gene [sic] produce alguna novedad o altera algo, una enzima, o aun una porción de la cadena de un enzima, y que actúa en común con los productos de actividad de otros genes con la consecuencia de efectos múltiples (*pleiotropía*).” (p. 31; cursiva en el original). El otro marco de referencia sería básicamente el proporcionado por la teoría tipostrófica de Schindewolf. Recordemos que Schindewolf fue uno de los paleontólogos influyentes de su tiempo y que su manera de concebir la evolución se basaba en cómo ésta se manifestaba a través del registro fósil en muchas de las líneas evolutivas conocidas entonces; a su vez, este paleontólogo alemán había construido otras muchas con el grupo de su especialidad, los ammonoideos. Crusafont, como veremos al final de este apartado, afirmaba que la evolución se manifestaba de acuerdo con las ideas de Schindewolf.

¿Qué solución sintética propone Crusafont para conciliar lo que, para él, se ha hecho inconciliable sólo en apariencia? Aquí trae a colación una propuesta suya anterior. Habría que distinguir *criptoevolución* de *fenoevolución*, dos términos que guardan analogía con genotipo y fenotipo. La analogía la podemos ver en que el genotipo estaría en

la base de los caracteres, mientras que el fenotipo sería el resultado que nosotros veríamos; en definitiva, proceso y pauta. Pues bien, *criptoevolución* consistiría en los mecanismos que obrarían, tal como los recoge la síntesis moderna, mientras que *fenoevolución* serviría para designar la apariencia externa o el espectáculo ofrecido (dicho en términos modernos, las pautas evolutivas generales). Dicho espectáculo sí que habría que verlo desde el punto de vista de Schindewolf, que será detallado en este mismo apartado, puesto que Crusafont habla del mismo sólo de una manera general. Aquí se vuelve una vez más a la dicotomía indeterminismo versus determinismo. El azar quedaría dominado basalmente por la selección natural, pero además, el paso de una organización inferior a otra superior vendría dado por la acción de los operadores –o integradores– que se mencionaron anteriormente; estos se corresponderían con una relación de causalidad más compleja, ya que las causas serían, a la vez, efectos y éstos, causas –ver, en ese sentido, De Renzi (2009), pp. 31 a 33, acerca de Kant–.

En orden a poder entender de una manera más sencilla estos conceptos, Crusafont hizo una metáfora muy ingeniosa: la producción de una película y el resultado de proyectarla en una pantalla. El proceso de producción, que consistiría en todos los aspectos operativos, desde la filmación, los encuadres, el montaje, etc. estaría representado por la *criptoevolución*, mientras que el espectáculo, tal como se visiona en la pantalla, correspondería a la *fenoevolución*. Aquí hace una sugerencia: “si la imagen es realmente válida –y aquí nos encontramos con una cuestión [...] al margen de la *ciencia positiva*– se sugiere la absoluta necesidad de la intervención de un ‘principio’ ” (p. 33; las cursivas son mías). Dicho principio lo identifica con el director de la película. Si no fuera así, continúa, tendríamos una imagen caótica y desordenada del proceso. En este sentido, Crusafont piensa que algunas de sus investigaciones desarrolladas en colaboración con Jaume Truyols (cf. Truyols, 1966) confirmarían cómo la evolución puede ser vista como una convergencia –es decir, que la evolución convergería hacia un punto– manifestada por curvas exponenciales convergentes a un resultado (el sentido que le daba Teilhard de Chardin al término convergencia), a pesar de sus múltiples divergencias o ramificaciones. Sin embargo, afirma simultáneamente que Simpson creía que los datos de los cuales derivaban los análisis eran aleatorios y no procedían de un proceso determinista.

¿En qué quedaría pues la síntesis que esbozaba Crusafont? En primer lugar, cabe decir que había una corriente importante contemporánea de biología teórica que hacía uso de la teoría de la información y la cibernética. Margalef las había aplicado con éxito a la ecología unos años antes y Crusafont presentó como discurso de ingreso a la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona una posible aplicación de dichas teorías a la evolución. En definitiva, unos puntos de vista sistemistas y no reduccionistas. Además, pensemos que es en estos momentos que la biología molecular del gen ha iniciado su camino y que Crusafont muestra estar al día sobre el tema. Los últimos resultados en ese campo ponen de manifiesto que existe un código genético; es decir, que existe información. Según Crusafont, las especies ya establecidas almacenarían, gracias a las mutaciones (FIG. 1), “nueva información que se sumaría a la estructura ya adquirida anteriormente. De esta manera, se comprende el porqué de la aditividad y la irreversibilidad del proceso evolutivo y cómo lo complejo puede salir de lo simple.” (p. 35). Además, aquí toma una perspectiva neolamarckista, tal como le proporciona la lectura del francés Paul Wintrebert (quien, por cierto, creó el término citoesqueleto), quien creía que el protoplasma sería el creador de las adaptaciones que los genes transmitirían a la descendencia, que a su vez asegurarían la recapitulación ordenada de las mutaciones pasadas a la especie viviente (ver también Fischer, 1990), lo cual fundamenta la aditividad postulada por Crusafont.

Aquí, pues, vuelve a haber un vector de lo que llamará ascensión en la evolución, con un componente importante de recapitulación. Al considerar los organismos como sistemas cibernéticos, contempla su evolución en el sentido de una mejora de sus mecanismos de auto-regulación, que tenderá a minimizar el esfuerzo y a aumentar la libertad al independizarse progresivamente del medio. La adquisición de estas mejoras cibernéticas la concibe como gradual.

Otro punto relevante para Crusafont se refiere a cómo se adquiere la información y qué tipos de sistemas vitales, que habría que entender como organismos, están capacitados para hacerlo. Aquí, por tanto, se vuelve a un planteamiento sistemista, que él desarrolló en el siguiente sentido: habría tres tipos de sistemas vitales en relación con el modo de integrar la información. Serían los sistemas libres, los sistemas comprome-

tidos y los sistemas indiferentes. Los primeros serían accesibles a toda información, mientras que los segundos serían sordos a determinados tipos de información. En cambio, los sistemas indiferentes no asimilarían ningún tipo de información. Los primeros no se verían coaccionados por el medio, pero los comprometidos, derivados cladogenéticamente de los primeros en su origen, sí lo estarían. Estos sistemas comprometidos se irían adaptando progresivamente a sus respectivos nichos ecológicos y devendrían más y más especializados, para caer, finalmente, en lo que él llama la trampa mortal de la especialización, ya que frecuentemente los lleva a la extinción. Los sistemas indiferentes los describe tomando el concepto de estasisénesis de Huxley (no cambio), que es propio de los fósiles vivientes, muy ligados a “sus nichos incambiantes y sin competencias, sordos a la información y, por lo tanto, incapaces ya de realizar innovación” (p. 37).

Ahora bien, Crusafont se pregunta cómo surgen unos y otros. Si seguimos con su metáfora del film, el espectáculo que visionaríamos a tra-

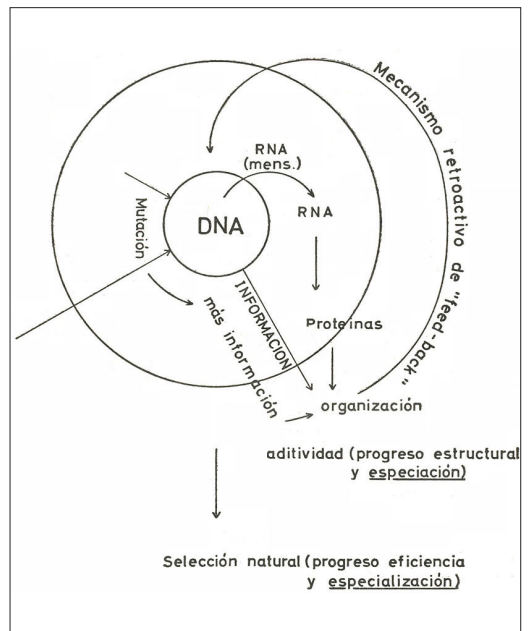


FIG. 1. *Feedbacks* entre material hereditario, organización e integración de nueva información. Según Crusafont (1966a).

vés del registro fósil sería del siguiente cariz: en primer lugar, se daría un proceso anagenético general, la línea de los sistemas libres. Esta línea anagenética se produciría ascensionalmente y de una manera radical, de grado en grado –el concepto de grado, o *grade* en inglés, fue acuñado por Huxley en un sentido no filogenético, sino de organización; v. g. homeostasis–, en coincidencia con lo que Teilhard de Chardin había denominado ortogénesis de fondo. Los sistemas comprometidos se derivarían cladogenéticamente de esta línea principal, mientras que los sistemas indiferentes lo harían a partir de los comprometidos, aunque también cladogenéticamente. Unos esquemas parecidos –ascensión y convergencia– los aplica (Crusafont, 1966b, 1966c) tanto a los vertebrados como a la evolución humana.

Atendamos ahora a su sugerencia de integrar el sinteticismo (sic) con el tipostrofismo de Schindewolf, que a su vez comprende las fases de tipogénesis, tipostasis y tipolisis –me voy a ceñir a la descripción de los conceptos de Schindewolf dada de una manera muy clara, con atención a las fuentes originales, por Korn (2003), ya que Crusafont las da por conocidas–. Tipogénesis consistiría en el origen saltacional de los nuevos tipos; la tipostasis se refiere a la transformación lenta y gradual de los caracteres, mientras que tipolisis consiste en la degeneración y la extinción preprogramada de los taxones superiores. Si atendemos a la figura dada por Crusafont (FIG. 2a), veremos que la línea anagenética A –que se correspondería con la de ortogénesis de fondo– queda cortada por arcos de circunferencia de línea discontinua que marcarían los distintos grados y cada cuadrado inscrito en un círculo representaría un nivel ascensional mayor, reflejado por su tamaño. De cada una de estas figuras partiría radialmente multitud de ramas todavía inespecializadas (sistemas libres). Esto se correspondería con la fase denominada de tipogénesis en Schindewolf (FIG. 2b). Si volvemos al esquema de Crusafont, algunas de estas ramas, por cladogénesis, darían sistemas comprometidos en que dominaría solamente la actuación de determinados caracteres a fin de adecuarlos más y más a sus respectivos nichos, pero sin innovaciones. Esto se reflejaría en la fase tipostática en el esquema de Schindewolf. Sin embargo, la fase final de este último esquema (tipolisis) no parece tener correspondencia en el de Crusafont, en tanto que él no habla en

ningún momento de degeneración o extinción preprogramada de los taxones superiores, sino únicamente de estasisgénesis, que conduce a dar linajes de fósiles vivientes.

Hasta aquí, pues, se ha dado un breve resumen de las principales ideas evolucionistas de Crusafont, que no agota en absoluto las posibilidades, pero que la limitación de espacio impone detenerlo.

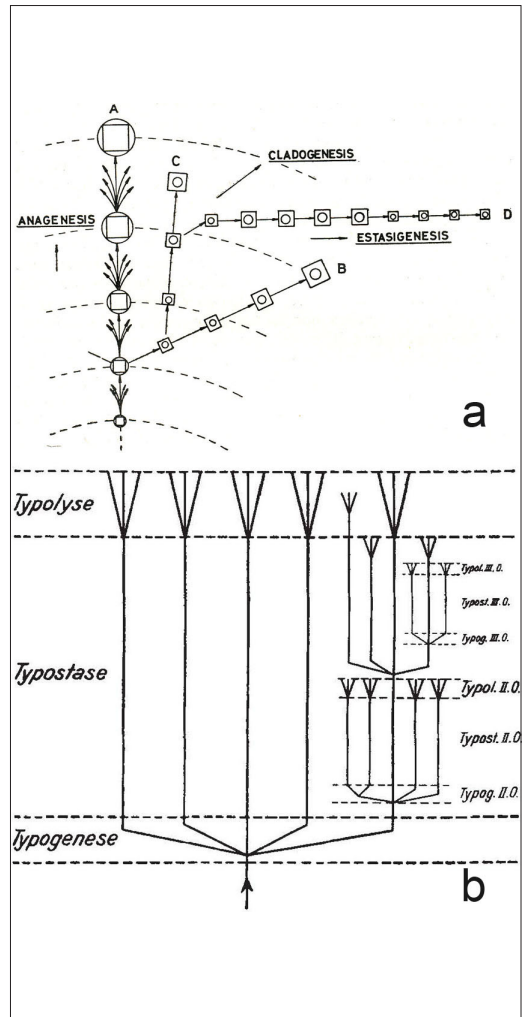


FIG. 2. a: La manera de ver el espectáculo de la evolución por Crusafont (1966a). b: El punto de vista de Schindewolf, reproducido en Korn, (2003). Ver explicación en el texto.



## Discusión

Estamos ante una síntesis nada convencional para su época, el año 1966. Si he elegido este trabajo (Crusafont, 1966a) es porque en él se recogen ideas importantes en el desarrollo de su pensamiento y que procedían de trabajos anteriores; así, conceptos tales como criptoevolución y fenoevolución, o sistemas libres, comprometidos e indiferentes o, finalmente, todo el cuerpo reunido bajo el enunciado de *evolución y ascensión*. También nos hallamos ante una declaración de principios que proclama una postura neolamarckista. Podríamos decir que diversos presupuestos lamarckistas han regresado, bien sea por la negación de la separación soma-germen en muchos filos (Buss, 1987) o por una revisión a fondo del tema (Jablonka & Lamb, 2006). La cuestión es si todo esto quedaría de alguna manera arrinconado con el paso del tiempo, o bien, si hay anticipaciones importantes y es un paso adelante para la época de la cual hablamos.

La época siempre es un factor relevante en historia de la ciencia, como lo es en cualquier historia. A nosotros, paleontólogos evolucionistas, esto debería sernos más que familiar. El libro *La Evolución*, del cual Crusafont es no sólo editor sino también autor de los capítulos relevantes que aquí se citan, surge, como ya se dijo en la introducción, en un momento en que la temática evolutiva era suspecta y un libro publicado por una editorial católica como es la Biblioteca de Autores Cristianos (en la que los autores científicos podían publicar con seguridad siempre que se ciñeran a unos cánones) requería de un *nihil obstat* eclesiástico dado por un sacerdote censor, seguido de una orden de impresión (*imprimatur*) dictada por el vicario general, tal como puede leerse al pie de la cuarta página, sobre el número de depósito legal. Entonces, ante el estado de los conocimientos de la época y la situación restrictiva ante la libre manifestación de ideas científicas de las que se pudiera pensar que podían entrar en conflicto con los dogmas establecidos, me inclino a afirmar que las posiciones de Crusafont en cuanto a evolución presentan dos aspectos positivos: en primer lugar, su espíritu de conciliación de puntos de vista antagónicos sostenidos libremente por científicos de otros países –neolamarckismo, síntesis moderna, tipostrofismo, etc.–; en segundo lugar, un paso pedagógico muy impor-

tante para aquéllos que nos formábamos en aquel entonces, ya que nos inducía a tener una visión mucho más amplia que la de la síntesis moderna. Ahora bien, al mismo tiempo significó, tras una relectura, la anticipación de algunos temas candentes que en poco tiempo empezarían a plantearse en el seno de la comunidad científica. Deseo mostrar, en resumen, cómo Crusafont se encuadra sobre la problemática evolucionista al pasar revista a los problemas del cambio orgánico desde un punto de vista teórico.

Antes de entrar en el meollo de esta discusión desearía efectuar algunos comentarios acerca de sus posiciones epistemológicas, al menos en el artículo que se comenta. Como ya se ha dicho, Crusafont fue un defensor del pensamiento de Teilhard de Chardin, el cual jugó un importante papel para los científicos católicos del siglo XX en lo referente a tranquilizarlos sobre el tema de la evolución orgánica en relación con sus convicciones religiosas. En el artículo (Crusafont, 1966a) cuyo comentario nos ha ocupado toda la sección anterior, constantemente tiene la preocupación por separar lo que es ciencia positiva de todo lo que serían supuestos no científicos, como puede ser el finalismo. En tales casos siempre advierte que aquello se sale del marco científico, aunque pueda parecer que los hechos apoyan ciertas conclusiones. Por otra parte, piensa en una búsqueda de observaciones sin interpretación, aunque reconoce que es imposible. Hay una reflexión parecida de Popper (1967; p. 45) acerca de la imposibilidad de formular enunciados científicos completamente objetivos.

Su aproximación fenomenológica a la evolución creo que sería debida a todos los problemas que se ventilaban en la época, y ya no me estoy refiriendo a la cuestión del finalismo, sino a las propias disputas teóricas entre sinteticistas, de una parte, y tipostrofistas, partidarios de la ortogénesis, etc., de otra que, como hemos visto, se presentaban como irreductibles. Dos años antes, Rudwick (1964) ya había puesto de manifiesto esta irreductibilidad, a causa del problema central de la adaptación, entre ambas posiciones, que se presentaban como verdaderos sistemas cerrados: los sinteticistas con la selección natural como argumento supremo, que conducía ineluctablemente a la adaptación, y las restantes teorías, que postulaban aspectos inadaptativos o no adaptativos, sobre todo las formas iniciales de un taxón mayor.

Estas últimas teorías eran acusadas de acientíficas, místicas, etc., aunque el propio Rudwick afirma que esto pudo ser injusto en muchos casos. Ahora bien, la contrapartida era que se daba por válido circularmente que las tendencias evolutivas eran debidas a mejora adaptativa (sinteticismo), y lo mismo para el carácter no adaptativo de los taxones basales (tipostrofismo y otros). El nudo se había de romper mediante argumentos que fueran contrastables. Entonces, esa aproximación fenomenológica sería la propia de una ausencia de teorías causales que dieran razón de los hechos observados, por lo menos teorías firmes sin enunciados circulares. Esto ya se había dado en la ciencia del siglo XIX, tanto en lo referente al estudio del desarrollo embrionario como a las sucesiones bióticas ordenadas en el tiempo que presentaba el análisis del registro fósil. Los ejemplos son von Baer, en el campo de la embriología, o Bronn, en el campo de la paleontología; este último seguía el lema *Natura doceri* (literalmente “ser enseñado por la Naturaleza”; Rudwick, 1972). Ser enseñado por la naturaleza es lo que parece decirnos Crusafont con su metodología fenomenológica.

Otro problema lo suscita el enunciado “la evolución es un hecho”. Se entiende que el entusiasmo causado por las cada vez más frecuentes pruebas paleontológicas de nexos entre taxones, a todos los niveles de la jerarquía taxonómica, pudiera estimular a hacer esta afirmación. Por diferentes caminos, hoy se sigue escuchando. En el momento en que Darwin publica *El Origen de las Especies*, había toda clase de pruebas sobre la evolución, todas menos las más explícitas: las pruebas acerca de los momentos del tiempo geológico en que se produjeron las transiciones, que eran las dadas por los fósiles. Las pruebas paleontológicas eran más bien escasas (la famosa imperfección del registro fósil) y sólo a partir de entonces los paleontólogos empezaron a hacer aportaciones en dicho sentido.

Sin embargo, la evolución sería más bien el mejor modelo para dar razón de todo el conjunto de hechos (morfológicos, embriológicos, ecológicos, biogeográficos y paleontológicos) y sobre ese modelo habría que edificar las distintas teorías rivales que implicaran mecanismos cuyos efectos deberían permitir su contrastación. De la misma manera que aceptamos como mejor modelo para los gases el que estén constituidos por conjuntos de moléculas, sobre el cual se llegan a edificar las distintas teorías de la física estadística. Hay que de-

cir que en esa época todavía no había saltado a la palestra de nuestros saberes la temática básica de la filosofía de la ciencia y que términos como teoría quedaban todavía en su acepción de conjetura no probada y no como el *súmmum* al que puede llegar un cuerpo de conocimientos científicos. Dichas preocupaciones no llegarían sino al final de la década siguiente. De esta manera, la afirmación de Crusafont “La evolución, como tal hecho, no es ya ni una teoría, ni una hipótesis, ni tan siquiera una doctrina” (p. 17) hay que tomarla en el marco de su época y de nuestro país.

Puntualizadas estas cuestiones, me gustaría analizar las posiciones teóricas de Crusafont a la luz de la línea marcada por Simpson (1944) y por Gould (1977a) en términos de dirección, modo y tiempo. Se puede afirmar el profundo direccionalismo de Crusafont, que en parte sigue la idea de Teilhard de Chardin e identifica la ortogénesis de fondo de éste con la línea anagenética principal de los sistemas libres; en ese sentido, no sólo hay dirección, sino también progreso. Posteriormente, se han desacreditado las ideas que defienden la direccionalidad de la evolución. Hay que decir que aunque se ha intentado hacer una lectura tendenciosa de Darwin (1859) que niega que éste viera dirección y mejora en el proceso evolutivo, basta con leer los últimos capítulos de *El Origen* para hacerse cargo de que ello no es así, sino todo lo contrario (para un comentario documentado, ver De Renzi, 2009; p. 39). Si ahora atendemos a Knoll & Bambach (2000), que recogen ideas anteriores, veremos que el tema de la direccionalidad vuelve a surgir con los nuevos conocimientos.

En lo referente al modo, parece haber una mezcla de ambientalismo e internalismo. Que los sistemas libres y comprometidos respondan a las modificaciones espontáneas de la información inducidas *desde dentro* (mutaciones espontáneas) va a depender, a su vez, de su estructura interna; la selección será el componente ambiental necesario para hacer avanzar las novedades en una dirección u otra. Por último, hay que decir que Crusafont se nos manifiesta básicamente como gradualista. No parece hacer mención de los aspectos saltistas internalistas inherentes al tipostrofismo de Schindewolf, aunque acepta que los tanteos de los sistemas libres estarían regidos por deriva genética, que implica saltos. Ahora bien, si seguimos los planteamientos históricos de Gould (1977a), la teorización de Crusafont se encuadraría dentro de la

gran problemática acerca del cambio orgánico que se plantea desde el siglo XIX, dentro de un marco de eternas metáforas, por seguir con la imagen de este último autor, que continúan y continuarán debatiéndose mientras se estudie la evolución.

Crusafont, en su intento de síntesis, trata de poner la vida y su evolución en un marco cósmico, y este espíritu no es solamente el suyo particular, sino que penetra todo el libro (Crusafont et al., 1966), en tanto que hay un capítulo en que se habla del origen y evolución del universo. Llama la atención cómo esto vuelve a entroncarse con el siglo XIX, concretamente con la hipótesis cosmológica de Laplace, tal como la utilizó un autor muy discutido en su época como fue Robert Chambers, con su libro todavía transformista *Vestiges of the Natural History of Creation*, a fin de justificar que la materia animada y los seres vivos funcionarían de acuerdo con unas leyes inmutables, por extensión de cómo lo haría cosmológicamente la materia inerte, tal como lo formulaba Laplace en su mencionada hipótesis (Ruse, 1983).

Esto trae a colación cómo Crusafont toma de Luigi Fantappiè algo que se entroncaría con esa manera de pensar de Robert Chambers, pero que se anclaría de una manera más radical en el origen del universo: los dos caminos posibles a seguir por la materia, de acuerdo con las dos soluciones que daba este matemático y físico teórico para la ecuación de ondas de la mecánica cuántica, la de onda divergente (materia inerte) y la de onda convergente (materia animada). La primera, la más probable; la segunda, por la vía de la improbabilidad creciente. Esto último representaría el escapar al segundo principio de la termodinámica (ver más arriba). Materia vitalizada, así la denominará Crusafont, que parece pretender basar de esta manera un vitalismo de corte material, ya que implica la materia con dos potencialidades distintas desde su mismo origen. Volvemos a no estar tan alejados de las cuestiones que se plantearon durante el siglo XIX, ya que el paleontólogo alemán Bronn pretendía, anteriormente a Darwin, un origen de las especies por vía natural, mediante la acción de lo que él denominaba fuerzas creadoras (*Schöpfung-Krafts*), cuya naturaleza sería física pero no vital (Rudwick, 1972).

Aquí también podemos ver su preocupación por integrar la termodinámica con la vida y su evolución. Llamaba la atención ver que los sistemas biológicos parecían escapar al segundo prin-

cipio de la termodinámica. Esto es aparentemente un verdadero problema que hoy día aparece resuelto en términos de termodinámica no lineal y sistemas abiertos, pero estas ideas todavía no se habían abierto paso en la época considerada. El libro *Teoría General de los Sistemas* de von Bertalanffy, donde se plantean estos temas de una manera amplia, data del año 1968. Sin embargo, Crusafont, al perseguir una concepción unitaria para la vida y su evolución, había echado mano a las ideas de Fantappiè.

Quedan abiertos muchos temas, pero dadas las limitaciones, me ceñiré a unas pocas cosas. En primer lugar, llama la atención lo poco que relaciona el proceso del desarrollo embrionario con la evolución. Lo muestra como una simple prueba, aunque esencial, de la misma, bien sea con las observaciones de von Baer o con la ley de Haeckel. Sin embargo, no parece darle ningún papel activo. Quizá estaba influido por la misma postura de Haeckel, que no buscaba ningún mecanismo para el desarrollo fuera de la filogenia, como simple adición de caracteres adquiridos (Gould, 1977b). Ahora bien, muy atinadamente nos dice que ya nadie ve una correspondencia uno a uno entre los genes y los caracteres (p. 31). Por otra parte, ha citado el libro de Waddington (1957; él cita una edición americana posterior, de 1958) que, aunque anterior a la biología molecular del gen, hace unas reflexiones muy interesantes acerca del papel del desarrollo en lo que podría ser la acción de los genes. Es decir, habla del carácter *canalizado* del desarrollo, difícilmente perturbable tanto desde dentro (cambios genéticos) como desde fuera (acciones del medio). La idea de canalización podría entroncarse con sus sistemas libres, comprometidos e indiferentes, que serían fácilmente interpretables, en parte, como sistemas de menor a mayor grado de canalización, pero esto nos llevaría a una discusión demasiado amplia. Baste decir que una canalización laxa permitiría expresar mucha información mientras que una canalización fuerte permitiría expresar muy poca (la sordera a la información de la que hablaba Crusafont). También en el texto de Waddington podríamos hallar argumentos a favor de los operadores. El desarrollo tendría dicho papel por su carácter canalizado. Pero las ideas al respecto no surgirían hasta mucho más tarde. Fue Pere Alberch, a partir de los años 80, el que hizo patente el carácter regulador del desarrollo sobre la expresión de los genes implícito en

Waddington y el que mostró que habrían cambios orientados forzados internamente por la naturaleza del desarrollo (transformaciones inequiproables del sistema), lo cual fundamentaría de algún modo los procesos ortogenéticos (ver, por ejemplo, Alberch, 1991).

Finalmente, Truyols (1966) resume un célebre trabajo masterométrico (Crusafont & Truyols, 1956) sobre la carnivoridad de los mamíferos carnívoros. El estudio se basa en la medida de los ángulos  $\alpha$  y  $\beta$  en los dientes M1 inferior y P4 superior en especies que van de más antiguas a más modernas. Tales valores parecían revertir a los de las formas basales, sobre todo *Cynodictis*. Es lo que llamaron reversión al valor medio del sintetotipo, que agruparía el mencionado *Cynodictis* y formas vecinas. El campo de variación de dichas medidas angulares aumentaba desde el Eoceno hasta el Cuaternario. La media, en cambio, no parecía mostrar tendencia alguna en el tiempo. Muchos años después, se publicó

un importante trabajo (Gould, 1988) que trataba de las tendencias como cambios en la varianza con desplazamiento de la media. Es cierto que un clado puede mostrar simples oscilaciones alrededor de un valor medio o cambios sistemáticos de dicho valor en una dirección determinada. Podríamos hablar de tendencia cero o tendencia positiva respectivamente. Aunque no lo dicen, la varianza aumenta positivamente tal como se muestra cualitativamente (el caso al que Gould da importancia) pero la media se mantiene (tendencia cero). Pero hay más: se observa (FIG. 3) que para el ángulo  $\alpha$  el valor mínimo, que actuaría de *left wall* en Gould (1988), oscila solamente un máximo de  $15^\circ$ , mientras que el máximo oscila hasta  $37^\circ$  entre el Plioceno y el Plioceno. El problema planteado por Gould (1988) del aumento de varianza y de extremo mínimo (*left wall*) ya podría haber surgido treinta y dos años antes a partir de este estudio de Crusafont y Truyols, que habría que verlo como anticipatorio.

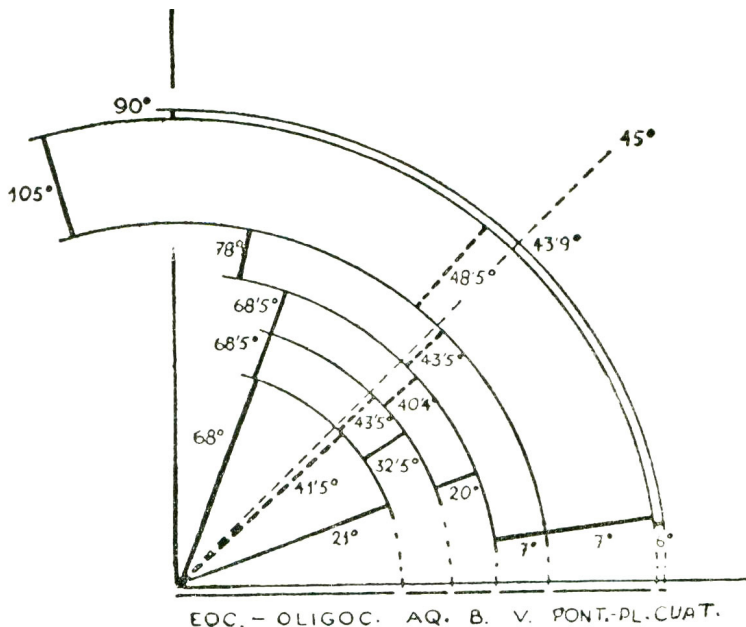


FIG. 3. Amplitud de valores del ángulo  $\alpha$  de los carnívoros en función del tiempo geológico. La media es siempre próxima a  $45^\circ$ , que es el valor del sintetotipo. Sin embargo, oscila con el tiempo. Tomado de Truyols (1966) que, a su vez, lo reproduce de Crusafont & Truyols (1956).

## Conclusión

El pensamiento evolucionista de Miquel Crusafont se construye en una época caracterizada, en España, por una situación un tanto anómala en cuanto a lo que se refiere a la libre expresión de ideas, sobre todo aquéllas que pudieran entrar en conflicto con los dogmas religiosos. También se ha de decir que, aunque la síntesis moderna de la evolución se presentaba como el paradigma más aceptado, presentaba muchos problemas que no todos veían que hubiera resuelto; v. g. el papel regulador del desarrollo embrionario había sido dejado de lado cuando era esencial. En este contexto, Crusafont intenta una síntesis de pensamiento evolutivo que trata de responder a las grandes preguntas acerca de la dirección, el modo y el tempo de la evolución que ya se plantearon desde los inicios del siglo XIX. Deseo destacar que Crusafont nos presenta un pensamiento evolutivo coherente, sobre el cual se puede argumentar, aunque esto no quiere decir que la discusión deba llegar inexorablemente a su aceptación o a su rechazo como un todo. Era, ni más ni menos, un marco que se necesitaba en España para tratar sobre los problemas de la evolución.

Si el tema de la dirección –anagénesis, ortogénesis de fondo– y el tempo –gradual en gran medida– ya aparecen claros en Crusafont, en cuanto a modo parece perfilarse implícitamente un internalismo matizado por el ambiente en términos de selección natural. Ahora bien, el progreso marcado por su línea anagenética, acompañado de ramificaciones cladogenéticas con especialización y ortogénesis, aunque lo tome de Schindewolf, conduce muy directamente a las ideas de progreso y adaptación a las condiciones locales de un Lamarck en parte.

En este cuadro complejo llaman la atención algunos puntos. Uno de ellos es la distinción entre cripto- y feno-evolución. Esta distinción remite a una discusión que luego sería candente, la de no confundir proceso con patrón. Un mismo patrón puede ser generado por diversos procesos, pero el patrón no es indicativo del proceso seguido. La película, en la metáfora de Crusafont, se produce –criptoevolución, proceso– mientras que luego se contempla el espectáculo –feno-evolución, patrón o pauta–.

El tema del emergentismo es también importante en tanto que significa propiedades nuevas del conjunto, o sistema, que no poseen sus partes. Crusafont no ve claro el reduccionismo propio de la síntesis moderna y, de alguna manera, opta por

una postura emergentista. Esto anticipa, de algún modo, el interés que tendrá esta cuestión cerca de veinte años después, no sólo para la evolución sino también para otras partes de la biología. Cuando se habla de una “síntesis inacabada” (Eldredge, 1985), se definen nuevas unidades de selección por sus propiedades emergentes y, por eso mismo, se ve la necesidad de afirmar que micro- y macroevolución están desacopladas en parte.

Se ha objetado que Crusafont defiende la postura finalista. Sin embargo, si en la síntesis moderna todo el peso cae sobre la adaptación, la cual surge de la acción de la selección natural –ver el artículo de Rudwick (1964) antes citado– se está diciendo en el fondo que se ha de ajustar a los organismos *para* sus funciones internas y externas; en ese *para* reside la finalidad; con ello se llega a hablar de teleonomía en vez de teleología, el término tradicional. Y por otra parte, un punto de vista semejante se manifiesta en Darwin asociado a dirección de progreso, en tanto que afirma que la selección actúa sobre cualquier carácter que pueda *mejorar* (Darwin, 1859; p. 489). Sólo en la línea de Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (cf. De Renzi, 2009) se prescindirá de esa finalidad como algo esencial y dará origen a pensar que no es necesaria, al menos en las primeras fases de la evolución, tal como pensaba Schindewolf (ver otra vez Rudwick, 1964).

Creo que la noción de operador, tal como la plantea Crusafont, es muy interesante. Los genes solos, sin operador, darían una cacofonía. En la época en que Crusafont elaboraba el trabajo aquí comentado, ya había algunos genéticos que postulaban algo al respecto tal como él refiere. Sin embargo, lo que se puso de manifiesto después fue que el desarrollo jugaba un papel integrador –por usar la otra expresión de Crusafont– esencial en la expresión de los genes. Eso sí, sin finalidad aparente. El mismo conocimiento del desarrollo también mostrará –aunque también sin finalidad– que cabía pensar en una base *interna* para las direcciones de cambio evolutivo y dar una razón para concebir la ortogénesis, aunque no de un modo radical (Alberch, 1991).

Finalmente, se ha de hablar de una hermosa anticipación contenida en los estudios cuantitativos abordados por Crusafont & Truysols (1956), por tanto en una fecha muy temprana. Si los evolucionistas hubieran prestado atención, habrían podido concluir que las tendencias podían surgir del aumento de la varianza y que existía un efecto *left wall*, algo que sólo se vio treinta y dos años más tarde.

## Agradecimientos

Doy las gracias al Dr. Jesús Ignacio Catalá (Universidad CEU Cardenal Herrera) por sus orientaciones bibliográficas acerca de la historia del evolucionismo en España. Este trabajo forma parte del proyecto CGL2010-15326.

## Referencias

- Agustí, J. (1986). Miquel Crusafont y la paleontología española. *Paleontologia i evolució* 20: 3-5.
- Alberch, P. (1991). From genes to phenotype: dynamical systems and evolvability. *Genetica* 84: 5-11.
- Buss, L.W. (1987). The origin of individuality. Princeton: Princeton University Press. 203 pp.
- Catalá Gorgues, J.I. (2009). Cuatro décadas de historiografía del evolucionismo en España. *Asclepio. Revista de Historia de la Medicina y de la Ciencia* 61(2): 9-66.
- Costa de Beauregard, O. (1963). Le second principe de la science du temps. Entropie, information, irréversibilité. Paris: Éditions du Seuil. 157 pp.
- Crusafont, M. (1966a). Problemática de la evolución en las ciencias positivas. In *La evolución* (eds. M. Crusafont, B. Meléndez & E. Aguirre), pp. 1-51. Madrid: Biblioteca de Autores Cristianos.
- Crusafont, M. (1966b). Diferenciación histórica de los vertebrados. In *La evolución* (eds. M. Crusafont, B. Meléndez & E. Aguirre), pp. 273-312. Madrid: Biblioteca de Autores Cristianos.
- Crusafont, M. (1966c). Dinámica biológica de la antropogénesis. In *La evolución* (eds. M. Crusafont, B. Meléndez & E. Aguirre), pp. 475-521. Madrid: Biblioteca de Autores Cristianos.
- Crusafont, M. (1966d). Ciencia y síntesis. In *La evolución* (eds. M. Crusafont, B. Meléndez & E. Aguirre), pp. 953-968. Madrid: Biblioteca de Autores Cristianos.
- Crusafont, M., Meléndez, B. & Aguirre, E. (1966). La evolución. Madrid: Biblioteca de Autores Cristianos. 1014 pp.
- Crusafont, M. & Truyols, J. (1956). A biometric study of the evolution of Fissiped carnivores. *Evolution* 10: 314-332.
- Darwin, C.R. (1859). On the origin of species by means of natural selection (edición facsímil). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 513 pp.
- De Renzi, M. (2005). Si la paleontología es una ciencia, debe ir más allá de las rutinas mecánicas y de las búsquedas de tesoros. In *Miscelánea Paleontológica* (eds. G. Meléndez, C. Martínez-Pérez, S. Ros, H. Botella & P. Plasencia), pp. 3-45. Zaragoza: SEPAZ, 6.
- De Renzi, M. (2009). Cuestiones de forma: desde el pensamiento de Darwin hasta a la actualidad. In *Comunicaciones de las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología* (eds. P. Palmqvist & J.A. Pérez-Claros), pp. 26-50. Málaga: Universidad de Málaga.
- Eldredge, N. (1985). Unfinished synthesis: Biological hierarchies and modern evolutionary thought. Oxford: Oxford University Press. 237 pp.
- Fischer, J.L. (1990). Experimental embryology in France (1887-1936). *International Journal of Developmental Biology* 34: 11-23.
- Gould, S.J. (1977a). Eternal metaphors of palaeontology. In *Patterns of evolution, as illustrated by the fossil record* (ed. A. Hallam), pp. 1-26. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company.
- Gould, S.J. (1977b). Ontogeny and phylogeny. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press. 501 pp.
- Gould, S.J. (1980). G.G. Simpson, paleontology, and the modern síntesis. In *The evolutionary synthesis: Perspectives on the unification of biology* (eds. E. Mayr & W.B. Provine), pp. 153-172. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Gould, S.J. (1988). Trends as changes in variance: a new slant on progress and directionality in evolution. *Journal of Paleontology* 62: 319-329.
- Gould, S.J. (1995). A task for Paleobiology at the threshold of majority. *Paleobiology* 21: 1-14.
- Jablonka, E. & Lamb, M.J. (2006). Evolution in four dimensions: Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press. 462 pp.
- Knoll, A.H. & Bambach, R.K. (2000). Directionality in the history of life: diffusion from the left wall or repeated scaling of the right? *Paleobiology* 26 (4) supplement: 1-14.
- Korn, D. (2003). Typostrophism in Palaeozoic ammonoids? *Paläontologische Zeitschrift* 77: 445-470.
- Kutschera, U. (2007). Palaeobiology: the origin and evolution of a scientific discipline. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 172-173.
- Haken, H. (1983). Synergetics: An introduction. Berlin: Springer Verlag. 371 pp.
- López Piñero, J.M. (2008). El darwinismo valenciano del siglo XIX y su fundamento histórico. Valencia: Consell Valencià de Cultura. 214 pp.
- Popper, K.R. (1962, reimpresión de 1967). La lógica de la investigación científica. Madrid: Editorial Tecnos, S.A. 451 pp.

- Puelles Benítez, M. & Hernández Laille, M. (2009). El darwinismo en los manuales escolares de ciencias naturales de segunda enseñanza desde la publicación del *Origen de las especies* en España hasta finales del siglo XIX. *Anuario de Historia de la Iglesia* 18: 69-83.
- Rudwick, M.J.S. (1964). The inference of function from structure in fossils. *British Journal of Philosophy of Science* 15: 27-40.
- Rudwick, M.J.S. (1972). The meaning of fossils. Episodes in the history of Palaeontology. Londres, Macdonald & Nueva York: American Elsevier Inc. 287 pp.
- Ruse, M. (1983). La revolución darwinista (la ciencia al rojo vivo). (traducido de la edición americana de 1979). Madrid: Alianza Editorial, S.A. 355 pp.
- Simpson, G.G. (1944). Tempo and mode in evolution (reimpresión de 1984,). Nueva York: Columbia University Press. 237 pp.
- Truyols, J. (1966). Parámetros numéricos en la evolución orgánica. In *La evolución* (eds. M. Crusafont, B. Meléndez & E. Aguirre), pp. 385-415. Madrid: Biblioteca de Autores Cristianos.
- Truyols, J. (2000-2005). Miguel Crusafont Pairó. 3 de octubre, 1910–15 de agosto, 1983. In *Galería de Paleontólogos* (ed. M.A. Lamolda). En línea en: <http://www.ugr.es/~mlamolda/galeria/biografia/crusafont.html>
- Waddington, C.H. (1957). The strategy of the genes: a discussion of some aspects of theoretical biology. Londres: George Allen and Unwin Ltd. 262 pp.



# COMUNICACIONES





## LA ASOCIACIÓN DE CARNÍVOROS DE BATALLONES 3, MIOCENO SUPERIOR DEL CERRO DE LOS BATALLONES, CUENCA DE MADRID

Abella, J.<sup>1</sup>, Domingo, M.S.<sup>2</sup>, Valenciano, A.<sup>1</sup>, Montoya, P.<sup>3</sup> & Morales, J.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, C/ José Gutiérrez Abascal, 2, 28006, Madrid; juan.abella@mncn.csic.es, alb3rtovv@gmail.com, jorge.morales@mncn.csic.es

<sup>2</sup>Museum of Paleontology, University of Michigan, 1109 Geddes Avenue, Ann Arbor, MI 48109, USA; soledm@umich.edu

<sup>3</sup>Universitat de València, Departament de Geologia, Àrea de Paleontologia, Doctor Moliner 50, E-46100, Burjassot (Spain); pmontoya@uv.es

### Resumen

Batallones 1 y 3 son los dos únicos yacimientos del Cerro de los Batallones (Cuenca de Madrid, centro de España) en los que existe una representación inusual de carnívoros (compuesta respectivamente por el 98,39% y 99,71% de los restos determinados taxonómicamente). Tanto la diversidad de las asociaciones de carnívoros, como la composición anatómica, es comparable en ambos. Sin embargo, existen diferencias significativas en la composición cualitativa y cuantitativa de las asociaciones. En Batallones 3 están ausentes *Simocyon batalleri* y Felinae indet.; mientras que se registran *Indarctos arctoides*, *Eomellivora* sp. y *Thaumastocyon* sp., especies ausentes en Batallones 1. El estudio del roedor *Hispanomys* en Batallones 1 y 3 prueba la existencia de diferencias temporales entre los yacimientos, que podrían explicar la existencia de diferencias ambientales entre ellos. Una representación elevada de hipocarnívoros de talla grande en Batallones 3 habría requerido un ambiente más cubierto que el de una asociación como la de Batallones 1, dominada casi totalmente por hipercarnívoros.

**Palabras clave:** Batallones, Vallesiense, Carnívora, diversidad, asociación

### Abstract

Batallones 1 and 3 are the only Cerro de los Batallones (Madrid basin, Central Spain) fossil sites represented by unusually large carnivoran assemblages (98.39% and 99.71% of the remains, respectively). Both the carnivoran diversity and the anatomical composition can be considered as similar in the two localities. However, significant differences arise when comparing the qualitative and quantitative faunal composition of the two assemblages. Remains of *Simocyon batalleri* and Felinae indet. are absent in Batallones 3 whereas it contains remains of *Indarctos arctoides*, *Eomellivora* sp. and *Thaumastocyon* sp., which are absent in Batallones 1. The systematic study of the rodent *Hispanomys* revealed the existence of temporal differences between Batallones 1 and Batallones 3 which, in turn, could be associated with environmental dissimilarities between them. A high representation of large-sized hipocarnivorans in Batallones 3 could indicate the existence of a closer environment compared to that of Batallones 1 where the assemblage is mainly dominated by hipercarnivorans.

**Keywords:** Batallones, Vallesian, Carnívora, diversity, assemblage

### Introducción

El Cerro de los Batallones constituye uno de los cerros testigos cuyos sedimentos se correlacionan con el techo de la Unidad Intermedia del Mioceno continental de la Cuenca de Madrid. Se localiza al Sur de la provincia de Madrid entre el Valle del Jarama y la Depresión Prados-Guatén. Nueve yacimientos con vertebrados fósiles de edad Vallesiense superior han sido encontrados hasta la fecha, todos ellos formados en cavidades originadas por procesos pseudocársticos (piping). Desde un punto de vista paleontológico, existen diferencias significativas en la composición faunística, e indicios fundados de la existencia de diferentes niveles fosilíferos en cada yacimiento, que indicarían una historia compleja de los propios rellenos (Morales et al., 2004, 2008; Pozo et al., 2004; Domingo, 2009; Domingo et al. 2011). Las diferencias en la composición entre los diferentes niveles fosilíferos y entre los distintos yacimientos se atribuyen a pequeñas diferencias temporales, como recientemente han demostrado López-Antoñanzas et al. (2010). Los yacimientos paleontológicos del Cerro de los Batallones son un archivo excepcional para el conocimiento de la fauna continental vallesiense de la Península Ibérica, debido a 1) la excepcional abundancia de fósiles; 2) los restos óseos están completos y bien conservados; 3) pertenecen a grupos de vertebrados generalmente muy raros en yacimientos estratificados (mamíferos carnívoros y aves rapaces); 4) la acumulación se produjo en un contexto geológico poco común. Tanto Batallones 3 como Batallones 1 son, por el momento, los dos únicos yacimientos del cerro en los que se ha documentado la existencia de acumulaciones anormales de carnívoros. Sin embargo, existen diferencias importantes en la composición cualitativa en las asociaciones de carnívoros. En el presente trabajo analizamos estas diferencias e interpretamos, de forma preliminar, su significado.

### La fauna de Batallones 3

La diversidad de la asociación de mamíferos de Batallones 3 es comparable a la previamente conocida en Batallones 1, así como también lo es la composición anatómica de los restos extraídos (TABLA 1). En ambos yacimientos la proporción de fósiles pertenecientes a carnívoros es abrumadoramente mayoritaria: 99,71% en Batallones 3 y

98,39% en Batallones 1 (TABLA 2). Sin duda este predominio de carnívoros es el principal argumento en el que se fundamenta el origen de estos yacimientos como trampa de carnívoros; no obstante la información geológica y geofísica refuerza esta propuesta (Morales et al., 2008). A pesar de las semejanzas mencionadas en las asociaciones de Batallones 1 y Batallones 3 existen importantes diferencias tanto en la composición de la asociación de carnívoros, tema que discutimos a continuación, como en otros aspectos relevantes, en particular en Batallones 3 hay una buena representación de tortugas gigantes terrestres, desconocidas en Batallones 1. Estas tortugas son notablemente frecuentes en las facies continentales

	Batallones 1 (NI)	Batallones 3
Cráneo	1,08	1,01
Mandíbula	1,08	1,19
Diente	5,79	7,05
Vértebra	11,70	13,13
Costilla	4,94	5,25
Cinturas	1,26	1,09
Huesos largos	7,37	9,26
Rótula	0,83	0,82
Carpal-Tarsal	14,08	11,19
Metápodo	11,84	9,61
Falange	25,80	22,16
Sesamoideo	10,38	8,44
Otros	0,71	1,29
Indeterminado	3,14	8,52

TABLA 1. Composición anatómica (en porcentaje de número de restos) de los yacimientos de Batallones 1 (NI = nivel inferior) y Batallones 3. Cinturas = clavícula + escápula + pelvis; Huesos largos = húmero + radio + ulna + fémur + tibia + fibula; Otros = báculo + esternón + hioides + petrosa.

	Batallones 1 (NI)	Batallones 3
<i>Promegantereon ogygia</i>	41,98	28,52
<i>Machairodus aphanistus</i>	30,11	34,90
Amphicyonidae	7,43	5,51
<i>Indarctos arctoides</i>		20,58
<i>Protictitherium crassum</i>	11,95	3,32
<i>Simocyon batalleri</i>	1,90	
Felinae	2,35	1,42
Mustelidae	2,39	5,46
<i>Hipparion</i> sp.	0,19	0,11
Rhinocerotidae	1,00	0,11
Moschidae	0,45	0,05
Suidae	0,24	0,02

TABLA 2. Composición taxonómica (en porcentaje de número de restos) de los yacimientos de Batallones 1 (NI = nivel inferior) y Batallones 3.

les de Madrid desde el Mioceno inferior hasta el Plioceno, por lo que su presencia en el yacimiento no constituye, en principio, un hecho excepcional. Sin embargo, el que aparezcan los grandes caparazones en un yacimiento en el que quedaban atrapados numerosos animales carnívoros sí puede representar un hecho singular. Ya que pese a sus robustos caparazones, las tortugas gigantes evitarían la cercanía de posibles depredadores. Parece plausible que estas tortugas se acercaran a las cavidades en busca de agua para beber o bien para darse baños de barro; este último comportamiento es relativamente frecuente en tortugas actuales para reducir la temperatura corporal en climas áridos y también para eliminar parásitos.

#### (a) Material estudiado

Durante las excavaciones de los yacimientos se realiza la toma de los datos espaciales de cada hueso extraído, que van acompañados por una sigla de campo. Los datos son los siguientes: determinación anatómica y taxonómica orientativa de cada uno de los elementos. Coordenadas “x”, “y” y “z” respecto a un origen fijado. Orientación e inclinación de los elementos que mostraron una de sus dimensiones claramente mayor respecto a las otras dos. Longitud de los restos. Observaciones realizadas en campo como la asociación o articulación de los restos.

La muestra analizada en el trabajo es de 6597 ejemplares en el nivel inferior de Batallones 1, correspondientes a las excavaciones de 1991 a 1993. En Batallones 3 es de 8003 ejemplares, correspondientes a las excavaciones realizadas durante los años 2001, y el periodo comprendido entre 2005 y 2010.

#### (b) Composición faunística de Batallones 3

Insectívora: *Parasorex ibericus*; *Postpalerinaceus vireti*; cf. *Miosorex* sp.

Lagomorpha: *Prolagus* sp. cf. *P. crusafonti*

Rodentia: *Atlantoxerus* sp.; *Spermophilinus* sp.; *Hispanomys moralesi*; *Rotundomys* sp.; *Progonomys* sp.; *Eliomys* sp.; *Chalicomys* sp.

Carnívora: *Eomellivora* sp.; *Martes* sp.; *Proputorius* sp.; *Mephitinae* indet.; *Mustelidae* indet.; *Magericyon* sp.; *Thaumastocyon* sp.; *Indarctos arctoides*; *Protictitherium crassum*; *Styriofelis vallesiensis*; *Promegantereon ogygia*; *Machairodus aphanistus*.

*Perissodactyla: Hipparion* sp.; *Rhinocerotidae* indet.

*Artiodactyla: Microstonyx* sp.; *Hispanomeryx* sp. cf. *H. duriensis*; *Micromeryx soriae*; *Cervidae* indet.; *Bovidae* indet.

#### (c) Comparación de las asociaciones de carnívoros de Batallones 1 y 3

La diversidad de la asociación de carnívoros es comparable en ambos yacimientos: 12 especies en Batallones 3 y 10 especies en Batallones 1. La composición anatómica es también comparable en ambos yacimientos (TABLA 1). Sin embargo, existen diferencias significativas en la composición faunística cualitativa y cuantitativa entre ambas asociaciones. En Batallones 3 están ausentes *Simocyon batalleri* y *Felinae* indet.; mientras que se registra la presencia de *Indarctos arctoides*, *Eomellivora* sp., *Thaumastocyon* sp. y un *Mustelidae* indet., especies que están ausentes en Batallones 1 (TABLA 2). La composición cuantitativa, excluidos restos indeterminados y vertebrados no mamíferos, evidencia que en Batallones 3, *Machairodus aphanistus* fue el mamífero más abundante con una representación del 34,9% del total, seguido por *Promegantereon ogygia* e *Indarctos arctoides* con un 28,52 % y un 20,58% respectivamente. Estas tres especies representan el 84,1% de los restos determinados. El 16% restante, se compone de un 5,51% de anficiónidos, 5,46% de mustélidos, 3,32% de *Protictitherium* y un 1,42% de félicos de pequeña talla. Los mamíferos herbívoros están representados en total por menos del 1% del total de los restos determinados. Debido a la gran cantidad de restos encontrados en esta excavación, se podría decir que las proporciones de composición faunística se acercan a los valores reales de mortalidad en la trampa, y que al menos aquellas especies mayoritarias durante la época de formación del yacimiento están representadas. Un hecho importante, relativamente común en yacimientos del Neógeno de España, es la sobre-representación en las asociaciones de carnívoros de las formas de talla grande. Esto se evidencia también en Batallones 1 y 3, a pesar del peculiar origenseudocárstico. Así en Batallones 1 los carnívoros de talla grande representan el 81,42% y en Batallones 3 el 89,51%, porcentajes ciertamente similares. Sin embargo, cualitativamente llama la atención el hecho de que en Batallones 3 más del 20% de estos grandes carnívoros están representados por una especie hipocarnívora como es

*Indarctos arctoides*. Batallones 3 podría ser algo más moderno que Batallones 1 (López-Antoñanzas et al., 2010), y esta diferencia de tiempo podría explicar las diferencias en las asociaciones de carnívoros en clave de cambios ambientales. Una representación elevada de hipocarnívoros de talla grande habría requerido un ambiente más cubierto que el de una asociación como la de Batallones 1 dominada casi totalmente por hipercarnívoros.

### Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado en el marco del proyecto CGL2008-05813-CO2-01, MICINN y del Grupo de Investigación BSCH-UCM 910607. MSD posee un contrato postdoctoral concedido por el Ministerio de Educación a través de la Fundación Española para la Ciencia y la Tecnología (FECYT). Nuestro agradecimiento a la Comunidad de Madrid, Dirección General de Patrimonio Histórico por la financiación de las excavaciones de los yacimientos, a la empresa TOLSA por su apoyo incondicional y a Daniel DeMiguel por la revisión del manuscrito.

### Referencias

- Domingo, M.S. (2009). Estudio tafonómico del yacimiento de vertebrados vallesienses (Mioceno Superior) de Batallones 1, Torrejón de Velasco, Madrid. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, Madrid, 507 pp.
- Domingo, M.S., Domingo, L., Sánchez, I.M., Alberdi, M.T., Azanza, B. & Morales, J. (2011). New insights on the taphonomy of the exceptional mammalian fossil sites of Cerro de los Batallones (Late Miocene, Spain) based on Rare Earth Element geochemistry. *Palaïos* 26: 55-65.
- López-Antoñanzas, R., Peláez-Campomanes, P., Álvarez-Sierra, M.A. & García-Paredes, I. (2010). New species of *Hispanomys* (Rodentia, Cricetodontinae) from the Upper Miocene of Batallones (Madrid, Spain). *Zoological Journal of the Linnean Society* 160: 725-747.
- Morales, J., Alcalá, L., Álvarez Sierra, M.A., Antón, M., Azanza, B., Calvo, J.P., Carrasco, P., Fraile, S., García Paredes, I., Gómez, E., Hernández Fernández, M., Merino, L., Meulen, A. van der, Martín Escorza, C., Montoya, P., Nieto, M., Peigné, S., Pérez, B., Peláez-Campomanes, P., Pozo, M., Quiralte, V., Salesa, M.J., Sánchez, I.M., Sánchez Marco, A., Silva, P.G., Soria, M.D. & Turner, A. (2004) Paleontología del sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid. *Geogaceta* 35: 139-142.
- Morales, J., Pozo, M., Silva, P.G., Domingo, M.S., López-Antoñanzas, R., Álvarez Sierra, M.A., Antón, M., Martín Escorza, C., Quiralte, V., Salesa, M.J., Sánchez, I.M., Azanza, B., Calvo, J.P., Carrasco, P., García-Paredes, I., Knoll, F., Hernández Fernández, M., Hoek Ostende, L. van der, Merino, L., Meulen, A.J. van der, Montoya, P., Peigné, S., Peláez-Campomanes, P., Sánchez-Marco, A., Turner, A., Abella, J., Alcalde, G.M., Andrés, M., DeMiguel, D., Cantalapiedra, J.L., Fraile, S., García Yelo, B.A., Gómez Cano, A.R., López Guerrero, P., Oliver Pérez, A. & Siliceo, G. (2008). El sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid: estado actual y perspectivas. *Paleontologica Nova SEPAZ* 8: 41-117.
- Pozo, M., Calvo, J.P., Silva, P.G., Morales, J., Peláez-Campomanes, P. & Nieto, M. (2004). Geología del sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid. *Geogaceta* 35: 143-146.

## HALLAZGO DE HIRACOIDEOS EN EL ÁREA DE TERUEL. NUEVOS DATOS SOBRE EL VALLESIENSE DE LA ROMA 2 (ALFAMBRA)

Alcalá, L.<sup>1</sup>, Pesquero, M.D.<sup>1</sup> & Salesa, M.J.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis, Avda. Sagunto s/n, 44002, Teruel; [alcala@fundaciondinopolis.org](mailto:alcala@fundaciondinopolis.org), [pesquero@fundaciondinopolis.org](mailto:pesquero@fundaciondinopolis.org)

<sup>2</sup> Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, José Gutiérrez Abascal 2, 28006, Madrid; [msalesa@mncn.csic.es](mailto:msalesa@mncn.csic.es)

### Resumen

Los representantes del Orden Hyracoidea son muy poco frecuentes en el registro fósil español. Su primera cita documentada corresponde a un incisivo inferior y a un astrágalo procedentes del área tipo del Vallesiense, publicados en 1981 por Miguel Crusafont y Juana María Golpe. Hace 25 años se publicó la descripción de un maxilar de hiracoideo bastante completo, procedente del Vallesiense de los alrededores de Teruel (yacimiento de La Cantera), sólo acompañado en el registro turolense por un incisivo superior identificado años después en el yacimiento de Las Casiones (Villalba Baja, Turolense superior). En los últimos años, el yacimiento vallesiense de La Roma 2 (Alfambra, Teruel) ha proporcionado magníficos restos de maxilares y mandíbulas con la dentición de hiracoideos, atribuidos al género *Pliohyrax*.

**Palabras clave:** *Pliohyrax*, Hyracoidea, Vallesiense, Cuenca de Teruel

### Abstract

Fossils of the Order Hyracoidea are very scarce in the Spanish fossil record. The first hyracoid remains described in Spain were a lower incisor and an astragalus from the type area of the Vallesian, published in 1981 by Miguel Crusafont and Juana María Golpe. 25 years ago a quite complete hyracoid maxilla from the Vallesian of Teruel (La Cantera site) was published, and since then only an upper incisor from Las Casiones (Upper Turolian) has been identified in Teruel Basin. Recently, the Vallesian site of La Roma 2 (Alfambra, Teruel) has provided excellent maxilla and mandible hyracoid remains, including teeth, attributed to the genus *Pliohyrax*.

**Keywords:** *Pliohyrax*, Hyracoidea, Vallesian, Teruel Basin

## Introducción

El registro de hiracoideos en el ámbito del Neógeno mediterráneo, y particularmente del género *Pliohyrax*, es poco frecuente. Sin embargo, dicho género presenta una amplia distribución en Eurasia, desde las localidades españolas del Vallesiense de Can Llobateres (y, ahora, La Roma 2) y del Turolense de Las Casiones y Casablanca M, hasta Afganistán y China, si bien está concentrado en el Mediterráneo oriental, principalmente en Grecia y Turquía (Koufos, 2009). El género se ha citado, asimismo, en un amplio rango temporal, desde el Mioceno medio de Paçalar hasta el Villafranquense de Kvabebi.

## El yacimiento de La Roma 2

El yacimiento de La Roma 2 se encuentra en Alfambra (Teruel) y se conoce desde 1982, cuando se publicó una nota preliminar acerca del mismo y de otro situado entre Teruel y Valdecebro (Adrover et al., 1982); en dicho trabajo se atribuyó la asociación fósil al Vallesiense superior, debido a la presencia del múrido *Progonomys cf. catalai*. Dicha edad ha sido confirmada por trabajos posteriores acerca de la bioestratigrafía o de la paleoclimatología de la Cuenca de Teruel (p.ej., van Dam et al., 2001; van Dam & Reichart, 2009) que lo incluyen en la unidad de mamíferos MN 10 y en la zonal local J3 y le atribuyen una antigüedad de 9,2-9,3 Ma. Entre el material de mamíferos obtenido destaca la presencia de tres especies de rinocerótido, una de las cuales fue definida en este yacimiento: *Alicornops alfambrensis* (Cerdeño & Alcalá, 1989). Asimismo, La Roma 2 es la localidad tipo de otros tres macromamíferos: el género de bóvido *Aragoral*, con su especie tipo *Aragoral mudejar* (Alcalá & Morales, 1997) y las especies de mósquido *Micromeryx soriae* (Sánchez, 2005; Sánchez et al., 2009) y de équido *Hipparion laromae* (Pesquero et al., 2006). La asociación de mamíferos en conjunto fue estudiada por Alcalá (1994) en su revisión de los macromamíferos de Alfambra-Teruel. Por otra parte, hay que destacar el gran interés tafonómico del yacimiento, ya que es uno de los pocos de Teruel que permite recuperar huesos largos completos o cráneos de grandes vertebrados. De hecho, en la campaña de 2007 se recuperó uno de los escasos cráneos de *Hipparion* conocidos en

el registro neógeno turoloense. Otra singularidad de La Roma 2 consiste en la reducida proporción de elementos de la dentición registrados con respecto al número de elementos del esqueleto postcraneal o la gran abundancia de coprolitos. El interés por definir mejor los aspectos tafonómicos característicos de esta asociación fósil motivó la realización de nuevas campañas de excavación en este yacimiento desde 2006 (cuyos resultados quedan reflejados en Pesquero & Alcalá, 2008 o Pesquero et al., 2010, 2011, en prensa). Estas campañas recientes dieron lugar al hallazgo de restos de hiracoideos, el primero de los cuales (la mandíbula RO-3539) se encontró en el año 2007.

## Los fósiles de hiracoideos de La Roma 2

### (a) Antecedentes

Miguel Crusafont se refirió a hiracoideos españoles, por primera vez, en su tesis doctoral, al señalar la existencia de unos restos enigmáticos de mamíferos procedentes del yacimiento de Nombrevilla (Vallesiense, Zaragoza) que estimaba podrían pertenecer a un representante de dicho orden (Crusafont, 1952). Si bien nunca más se han tenido noticias acerca de tal hipótesis, el propio Crusafont anunció -mediante comunicación verbal recogida en Alberdi (1974)- la presencia de restos indeterminados procedentes del Vallesiense de Can Llobateres, y publicó, junto con Juana María Golpe, la descripción de esos primeros restos españoles, un  $I_1$  y un astrágalo (Golpe & Crusafont, 1981) que atribuyeron al género *Pliohyrax* (y cuya especie Pickford et al. (1997) precisaron como *Pliohyrax rossignoli*). Posteriormente, se encontraron restos de hiracoideos en el Vallesiense superior de La Cantera (Teruel) y en el Turolense superior de Las Casiones (Villalba Baja, Teruel) y de Casablanca M (Almenara, Castellón). Fueron clasificados, respectivamente, como *Pliohyrax cf. graecus* (Alcalá et al., 1986), *Pliohyrax cf. P. graecus* (Alcalá, 1994) y *Pliohyrax graecus* (Pickford et al., 1997). Ahora, se añaden a los datos anteriores los proporcionados por el nuevo material de La Roma 2.

### (b) Descripción

Los fósiles de hiracoideos de La Roma 2 consisten en un fragmento de cráneo (RO-4166) que

conserva fundamentalmente el maxilar, con la serie dentaria derecha completa ( $I^1$ - $M^3$ , si bien falta parte de la corona del primer incisivo) y la serie izquierda  $I^2$ - $M^3$ ; dos series de dientes deciduales superiores (RO-4274 y RO-4395), probablemente de un mismo individuo dado que presentan similar grado de desgaste; una mandíbula con dos series  $I^2$ - $M^3$  (RO-3876) y una mandíbula de un individuo juvenil que incluye parte de la dentición decidua (RO-3539); asimismo se han recuperado algunos dientes aislados. El material está depositado en el Museo Aragonés de Paleontología (Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis, Gobierno de Aragón).

El paladar es largo y se prolonga tras los molares, que muestran una dentición lobo-selenodonta. Hay diastema entre el primer y el segundo incisivo superiores, pero no entre éste y el resto de la serie dentaria, que es completa, con canino premolariforme y premolares molariformes, de complejidad y tamaño crecientes en sentido antero-posterior. Los molares superiores presentan más prominentes el paracono y el metacono que las cúspides linguales y los parastilos y mesostilos son muy robustos. El tercer molar superior se caracteriza por la presencia de un tercer lóbulo adicional muy desarrollado, constituido por una expansión posterior del ectolofa. Los incisivos inferiores se caracterizan por tener más desarrollado el segundo que el primero, siendo ambos espatulados y con tres lóbulos claramente diferenciados en el  $I^2$ . Como en el caso de la dentición superior, el tercer incisivo y el canino son premolariformes y los premolares son molariformes; asimismo, aumentan progresivamente de tamaño en sentido antero-posterior. El  $M^3$  tiene un hipoconúlido muy desarrollado. Las dimensiones de la dentición corresponden a las de un hiracoideo de gran tamaño.

### (c) Discusión

Los rasgos de la dentición del hiracoideo de La Roma 2 concuerdan con los establecidos para el género *Pliohyrax*, citado comúnmente en el Mioceno y Plioceno europeos. Sus dimensiones son menores que las del material de La Cantera que, a su vez, eran menores que las del material griego: holotipo de *P. graecus* de Pikermi (Gaudry, 1862), *P. graecus* de Samos (Forsyth Major, 1899) o *P. graecus* de Kemiklitepe (Baudry, 1994) y se aproximan más a las del hiracoideo de Casablanca M (Pickford et al., 1997). Sin embargo, la com-

paración de las dimensiones del material de La Roma 2 con las presentadas en la recopilación de *Pliohyracidae* realizada por Pickford et al. (1997) muestra, en algunos casos, afinidades con las de *Pliohyrax graecus* ( $P^3$  y  $M^2$ ), mientras que para el caso del  $P^4$  las afinidades lo aproximan a *Pliohyrax kruppi*. Por ello, se determina el material de La Roma 2 como *Pliohyrax* sp.

### Conclusión

En este trabajo se presentan, por primera vez, nuevos restos de hiracoideos del Vallesense superior (Mioceno superior) de La Roma 2 (Alfambra, Cuenca de Teruel) que incluyen tanto dentición decidua como definitiva. Los fósiles se atribuyen al género *Pliohyrax* e incrementan sustancialmente el registro español de representantes del Orden Hyracoidea, dado que constituyen el conjunto de restos más completo encontrado hasta el momento en España. Dado que se prevé el desarrollo de nuevas campañas de excavación en el yacimiento, cabe esperar que todavía se puedan producir nuevos hallazgos.

### Agradecimientos

Los trabajos en La Roma 2 han sido posibles gracias a la Dirección General de Patrimonio Cultural, Gobierno de Aragón (proyectos 02/92, 332/2006, 184/2007, 230/2008, 230/08/2009 y 230/08/09/2010). Los autores agradecen su colaboración a Amador Villamón y a Carlos Bugada (Alcalde de Alfambra y propietario del terreno durante las últimas excavaciones, respectivamente) y a todos los participantes en las excavaciones y en la preparación de los fósiles. Esta presentación forma parte de los trabajos subvencionados por el Departamento de Educación, Cultura y Deporte y la Dirección General de Investigación, Innovación y Desarrollo (Grupo de Investigación Consolidado E-62, FOCONTUR) del Gobierno de Aragón. MDP ha sido investigadora contratada del programa "Juan de la Cierva" (Ministerio de Ciencia e Innovación, ref. JCI-2007-132-565) en la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis. MJS es investigador contratado del programa "Ramón y Cajal" (Ministerio de Ciencia e Innovación, ref. RYC-2008-00128) en el Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC.



## Referencias

- Adrover R., Alcalá, L., Paricio, J., Mein, P. & Moissenet, E. (1982). Dos nuevos yacimientos de vertebrados terciarios continentales: La Roma II (Alfambra, Teruel) y Búnker de Valdecebro (Teruel). *Teruel* 67: 7-21.
- Alberdi, M.T. (1974). El género *Hipparion* en España. Nuevas formas de Castilla y Andalucía, revisión e historia evolutiva. *Trabajos sobre Neógeno Cuaternario* 1: 1-146.
- Alcalá, L. (1994). Macromamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel. *Inst. Estudios Turolenses-Museo Nacional Ciencias Naturales*. 554 pp.
- Alcalá, L. & Morales, J. (1997). A primitive caprine from the Upper Vallesian of La Roma 2 (Alfambra, Teruel, Aragón, Spain). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris* 324, IIa: 947-953.
- Alcalá, L., Sesé, C. & Morales, J. (1986). Hallazgo de hiracoideos en el área de Teruel. Nuevos datos sobre el tránsito Vallesiense Turolense. *Paleontología i Evolució* 20: 69-78.
- Baudry, M. (1994). Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie: 6. Hyracoidea. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4<sup>e</sup> ser., C, 1: 113-141.
- Cerdeño, E. & Alcalá, L. (1989). *Aceratherium alfambrense* n. sp., nuevo rinocerótido del Vallesiense superior de Teruel (España). *Revista Española de Paleontología* 4: 39-51.
- Crusafont, M. (1952). Los jiráfidos fósiles de España. *Memorias y Comunicaciones del Instituto Geológico de la Diputación Provincial de Barcelona* 8: 1-239.
- Forsyth Major, C.I. (1899). The Hyracoid *Pliohyrax graecus* (Gaudry) from the Upper Miocene of Samos and Pikermi. *Geological Magazine* 6: 547-553.
- Gaudry, A. (1862). *Animaux fossiles et géologie de l'Attique*. F. Savy ed., Paris, 474 pp., Atlas (1862-1867): 75 lám., 1 mapa.
- Golpe, J.M. & Crusafont, M. (1981). Presencia de um Hirácido en el Vallesiense de Can Llobateres (Sabadell, cuenca del Vallés; depresión catalana, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)* 79: 265-276.
- Koufos, G.D. (2009). The Late Miocene Mammal Faunas of the Mytilinii Basin, Samos Island, Greece: New Collection. 7. Hyracoidea. *Beiträge zur Paläontologie* 31: 127-137.
- Pesquero, M.D., Alberdi, M.T. & Alcalá, L. (2006). New species of *Hipparion* from La Roma 2 (Late Vallesian; Teruel, Spain): a study of the morphological and biometric variability of *Hipparion primigenium*. *Journal of Paleontology* 80: 342-356.
- Pesquero, M.D. & Alcalá, L. (2008). Taphonomy of the mammal site of La Roma 2 (Teruel, Spain) revisited. *TAPHOS 2008, 3<sup>rd</sup> Meeting on Taphonomy and Fossilization*, Granada, pp. 88-89.
- Pesquero, M.D., Alcalá, L., Espílez, E., Luque, L., Mampel, L., Salesa, M.J. & Siliceo, G. (2010). Preservation and interpretation of hyaena coprolites from the Miocene mammalian site of La Roma 2 (Teruel, Spain). *8<sup>th</sup> EAVP Meeting*, Aix-en-Provence, p. 69.
- Pesquero, M.D., Souza, V., Alcalá, L., Ascaso, C. & Fernández-Jalvo, Y. (2011). Calcium phosphate preservation of fecal bacteria pseudomorphs in hyaena coprolites from the Upper Miocene mammal fossil site of La Roma 2 (Teruel, Spain). *TAPHOS 2011, 6<sup>th</sup> International Meeting on Taphonomy and Fossilization*, Tübingen, p. 63.
- Pesquero, M.D., Salesa, M.J., Espílez, E., Mampel, L., Siliceo, G. & Alcalá, L. (en prensa). An exceptionally rich hyaena coprolites concentration in the Late Miocene mammal fossil site of La Roma 2 (Teruel, Spain): taphonomical and palaeoenvironmental inferences. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. DOI 10.1016/j.palaeo.2011.07.013
- Pickford, M., Moyà Solà, S. & Mein, P. (1997). A revised phylogeny of Hyracoidea (Mammalia) based on new specimens of Pliohyracidae from Africa and Europe. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 205: 265-288.
- Sánchez, I.M. (2005). Evolución y Sistemática de los Moschidae (Mammalia; Artiodactyla) del Mioceno Medio y Superior de España. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid. 513 pp.
- Sánchez, I.M., Domingo, M.S. & Morales, J. (2009). New data on the Moschidae (Mammalia, Ruminantia) from the Upper Miocene of Spain (MN10- MN11). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 567-575.
- van Dam, J.A., Alcalá, L., Alonso Zarza, A., Calvo, J.P., Garcés, M. & Krijgsman, W. (2001). The Upper Miocene mammal record from the Teruel-Alfambra region (Spain). The MN system and continental stage/age concepts discussed. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 367-385.
- van Dam, J.A. & Reichart, G.J. (2009). Oxygen and carbon isotope signatures in late Neogene horse teeth from Spain and application as temperature and seasonality proxies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 274: 64-81.

## PROLIFERACIÓN DE FORAMINÍFEROS PLANCTÓNICOS ABERRANTES TRAS EL EVENTO DE EXTINCIÓN DEL LÍMITE CRETÁCICO/PALEÓGENO

Arenillas, I.<sup>1</sup>, Arz, J.A.<sup>1</sup> & Pérez-Rodríguez, I.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ciencias de la Tierra (Paleontología) e Instituto Universitario de Investigación en Ciencias Ambientales de Aragón (IUCA), Universidad de Zaragoza, C/ Pedro Cerbuna 12, E-50009, Zaragoza; ias@unizar.es, irenepr@unizar.es, josearz@unizar.es

### Resumen

En el Daniense más temprano se produjo un incremento de formas teratológicas, fundamentalmente entre los guembelítridos. Estas formas aberrantes están relacionadas a condiciones de gran estrés medioambiental. Algunas de ellas son semejantes a las especies intermedias entre *Guembelitra* y sus descendientes.

**Palabras clave:** *Guembelitra*, Daniense, teratología, estrés medioambiental, paleoecología.

### Abstract

An increase of teratological forms, mainly in guembelitrids, occurred in the earliest Danian. These aberrant forms are related to high environmental stressful conditions. Some of them are similar to intermediate species between *Guembelitra* and its descendants.

**Keywords:** *Guembelitra*, Danian, teratology, environmental stress, paleoecology

## Introducción

Tras la extinción en masa del límite Cretácico/Paleógeno (K/Pg) se produjo una rápida radiación evolutiva de foraminíferos planctónicos derivados probablemente desde *Guembelitra*, uno de los pocos taxones en sobrevivir al evento de extinción (Smit, 1982). *Guembelitra* se caracteriza por su disposición triseriada de las cámaras y pared papilada con poros en túbulo. Las especies de este género proliferaron al inicio del Daniense, quedando registrado como un estadio-acmé (PFAS 1, *planktic foraminiferal acme-stages 1*) justo sobre el límite K/Pg (ver Arenillas et al., 2010).

El episodio de apogeo PFAS 1 es clave para entender el origen de los foraminíferos planctónicos del Cenozoico. Hacia el final de este episodio surgieron las primeras especies de *Palaeoglobigerina* y *Parvularugoglobigerina* (*parvularugoglobigerinidos*), que presentaban enrollamiento trocoespiralado y textura de pared lisa, y de *Woodringina*, primer representante del linaje de los chiloguembelínidos cuya disposición de las cámaras fue mixta triseriada-biseriada (Arenillas et al., 2007). La evolución de estas formas implicó no sólo cambios morfológicos en sus conchas, sino también importantes cambios texturales en su pared (Arenillas et al., 2010). Además, un aumento de morfologías aberrantes ha sido identificado durante este episodio (Gerstel et al., 1986; Coccioni & Luciani, 2006).

En este trabajo analizamos las formas teratológicas identificadas en PFAS 1, principalmente del género *Guembelitra* por ser las más habituales en este intervalo. Los ejemplares aberrantes provienen principalmente de las secciones de El Kef y Ain Settara (Túnez), dos de las secciones más continuas y expandidas del tránsito K-Pg.

## Morfologías teratológicas

Los primeros ejemplares mostrados en la FIG. 1. son las formas normales de algunas de las especies más abundantes en PFAS 1: *Guembelitra cretacea* (FIG. 1.1), *Palaeoglobigerina alticonusa* (FIG. 1.2), *Parvularugoglobigerina longiapertura* (FIG. 1.3), *Guembelitra? irregularis* (FIGS. 1.4-1.5) y *Woodringina claytonensis* (FIG. 1.6).

El resto de ejemplares son formas teratológicas de *Guembelitra* (FIGS. 1.7-1.18), *Woodringina* (FIGS. 1.19-1.21), *Palaeoglobigerina* (FIGS. 1.23-1.24) y *Parvularugoglobigerina* (FIGS. 1.25-1.26). Estas formas pueden incluirse en alguno de estos tipos de aberraciones:

a) Crecimiento anormal, generando ejemplares “monstruo”: morfotipos en los que las cámaras se van posicionando irregularmente en diferentes direcciones, incluso en sentido contrario a la dirección de crecimiento (FIGS. 1.7-1.10); en el Cretácico Superior, ejemplares de *Guembelitra* con este tipo de formas fueron agrupadas en *Guembelitriella postcretacea* por Pandey (1981).

b) Cámaras gerónicas (cámaras enanas o gigantes): las últimas cámaras de muchos foraminíferos son realmente cámaras abortivas de la fase senil; muchas de ellas son cámaras comparativamente diminutas (*kummerform*) (FIG. 1.12), mientras que otras se inflan en exceso (FIGS. 1.20, 1.26); en general presenta un textura diferente, más alisada. El ejemplar aberrante de *W. claytonensis* de la FIG. 1.20 adquiere una inusual disposición uniseriada por este motivo. En ocasiones, se generan cámaras gemelas (FIG. 1.22).

c) Cámaras múltiples (tetraseriados y multiseriados): morfotipos probablemente gerónicos, típicos de *Guembelitra*, que desarrollan múltiples cámaras en 4 (ejemplares tetraseriados; FIGS. 1.11-1.14) o en más de 4 direcciones (multiseriados; FIGS. 1.15-1.19); Pandey (1981) incluyó los guembelítridos multiseriados del Cretácico Superior, con aspecto de racimo, en *Gblla. postcretacea* (FIG. 1.16).

d) Aberturas secundarias múltiples (suplementarias o accesorias): la presencia de estas aberturas está generalmente relacionada con cámaras simples o múltiples gerónicas (FIGS. 1.14-1.15, 1.17-1.19, 1.23-1.24, 1.26).

f) Pseudobullas o cámaras inusuales en posición umbilical: muchas cámaras gerónicas cubren total o parcialmente la abertura principal (FIGS. 1.17-1.19, 1.26), generando habitualmente aberturas secundarias; aparentemente, estas cámaras hacen la función de bulla; cámaras gigantes posicionándose en posición umbilical son frecuentes en *Parvularugoglobigerina*, sobre todo en *Pv. cf. hemisphaerica* (FIG. 1.26).

g) Conchas plegadas: conchas dobladas o torcidas en un ángulo que reflejan un cambio en la dirección de crecimiento (FIGS. 1.21, 1.25).

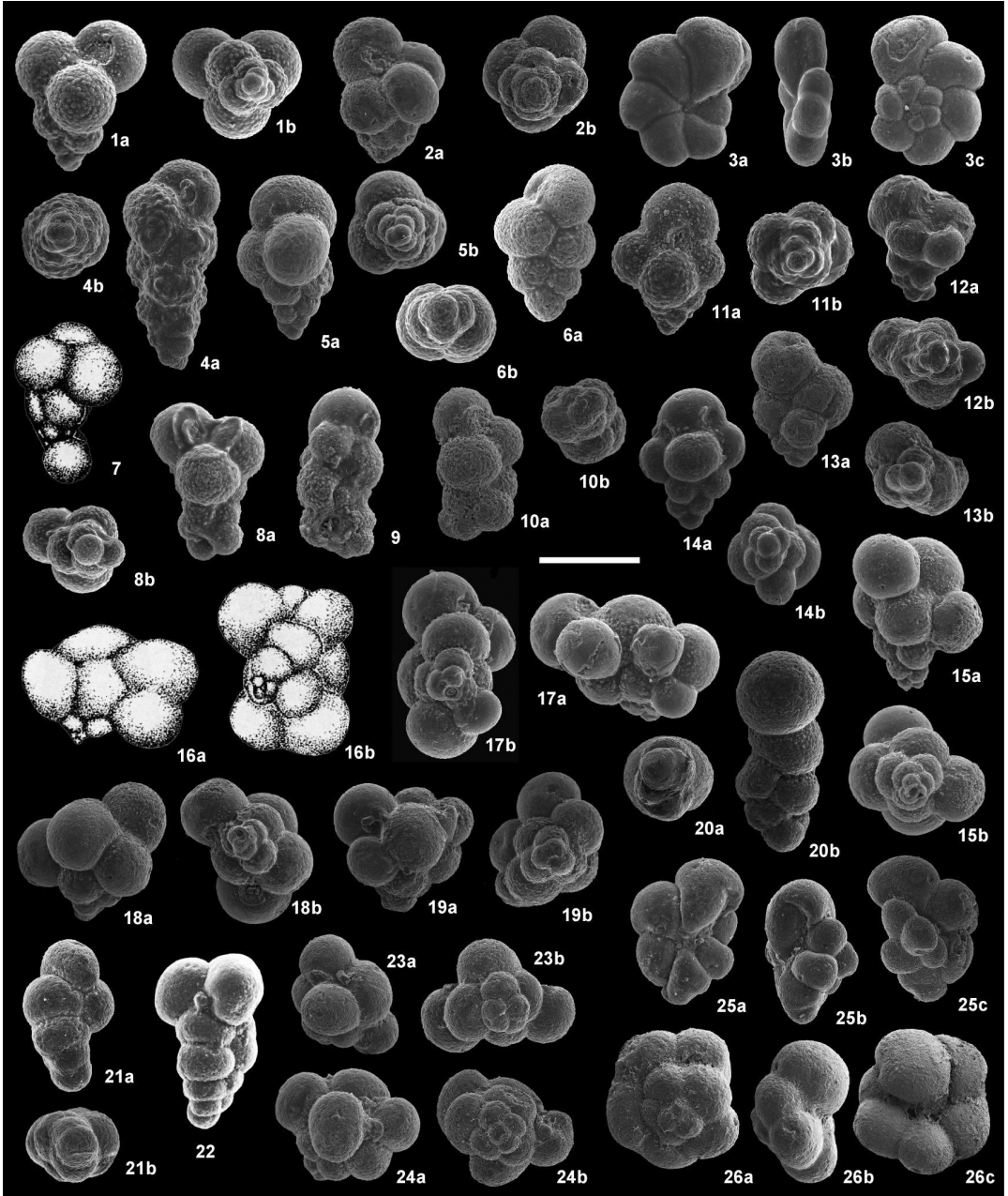


FIG. 1. Formas normales de *Guembeltria cretacea* (1), *Palaeoglobigerina alticonusa* (2), *Parvularugoglobigerina longiapertura* (3), *Guembeltria? irregularis* (4-5) y *Woodringina claytonensis* (6). Formas aberrantes de guembeltridos (7-18), chilo-guembelínidos (19-21) y parvularugoglobigerínidos (22-26). Holotipo (7) y paratipo (16) de *Guembeltriella postcretacea*. Barra de escala = 100 micras.

## Discusión y conclusiones

El episodio PFAS 1, donde proliferan los guembelítridos y las formas aberrantes, estuvo caracterizado por bruscos cambios de temperatura, de la cantidad de nutrientes, de la concentración de oxígeno y de la acidez en la zona superficial de los océanos. Los apogeos de *Guembelitra* en el Cretácico Superior fueron de hecho habituales en medios someros con alto estrés medioambiental (Keller & Pardo, 2004). Las formas aberrantes están también relacionadas con condiciones ecológicas de alto estrés y con medios contaminados (Montgomery, 1990), por lo que su proliferación en PFAS 1 pudo ser consecuencia de los bruscos cambios medioambientales a los que fueron sometidos los foraminíferos tras el evento K/Pg (Coccioni & Luciani, 2006).

Coccioni y Luciani (2006) agruparon los guembelítridos aberrantes del Daniense inferior en *Guembelitra irregularis*. No obstante, esta especie puede haber sido utilizada como “cajón de sastre” para incluir tanto a las formas aberrantes como a las formas normales con enrollamiento irregular. Loeblich y Tappan (1987) y Arenillas et al. (2007) incluyeron en *G.?* *irregularis* ejemplares triseriados con eje de enrollamiento irregular, abertura similar a *Woodringina*, y textura de pared papilada o rugosa. A diferencia de *G. cretacea*, en *G.?* *irregularis* las cámaras se adicionan siguiendo un patrón de enrollamiento irregular (en ángulos no constantes entre 120° y 180°). Sin embargo, la adición de sus cámaras se produce siempre en la dirección de crecimiento, lo que la aleja de las formas aberrantes tipo monstruo. Además, esta morfología se mantuvo durante el Daniense temprano, incluso en momentos de mayor estabilidad ambiental, por lo que *G.?* *irregularis* ha sido considerada como una especie y no como una forma aberrante, y podría ser de hecho una especie intermedia entre *Guembelitra* y *Woodringina* (Arenillas et al., 2010).

Arenillas et al. (2010) sugirieron también que algunas formas tetraseriadas (es decir, inicialmente triseriadas pero con 4 cámaras en la última vuelta de espira; ej., FIG. 1.11) son formas normales de una nueva especie, asignándolas provisionalmente a *G.?* cf. *alabamensis*. Estas tienden a adquirir una textura de pared progresivamente más lisa, acercándolas a *Palaeoglobigerina*, y por tanto podrían pertenecer a una especie intermedia entre *G. cretacea* (FIG. 1.1) y *Pg. alticonusa* (FIG. 1.2).

La existencia de formas intermedias entre taxones con una morfología semejante a algunos aberrantes podría indicar que, durante el PFAS 1, surgieron numerosos planes corporales entre los guembelítridos, debido tanto a factores ecofenotípicos como genéticos, pero sólo algunos de ellos persistieron. Las formas triseriadas irregulares (*G.?* *irregularis*) y tetraseriadas (*G.?* cf. *alabamensis*) pudieron evolucionar respectivamente hacia el linaje biseriado de los chiloguembelínidos y hacia el linaje trocoespiralado de los parvularugoglobigerínidos. Sin embargo, otras formas aberrantes de guembelítridos, como las multiseriadas o las uniseriadas, nunca llegaron a desarrollar linajes evolutivos independientes.

## Agradecimientos

Este trabajo está financiado por el proyecto CGL2007-63724/BTE del Ministerio de Educación y Ciencia y por el Departamento de Educación y Ciencia Aragón (DGA grupo EO5). Irene Pérez Rodríguez disfruta de una beca FPI (BES-2008-006773) financiada por el Ministerio de Educación y Ciencia.

## Referencias

- Arenillas, I., Arz, J.A. & Nájuez, C. (2007). Morfología, Biometría y Taxonomía de foraminíferos planctónicos del Daniense basal: *Palaeoglobigerina* n. gen. *Revista Española de Paleontología* 22: 21-62.
- Arenillas, I., Arz, J.A. & Nájuez, C. (2010). Diversidad y evolución de la textura de la pared en guembelítridos (foraminíferos planctónicos) en el tránsito Cretácico-Paleógeno. *Revista Española de Paleontología* 25: 87-105.
- Coccioni, R. & Luciani, V. (2006). *Guembelitra irregularis* bloom at the K-T boundary: morphological abnormalities induced by impact-related extreme environmental stress? In *Biological Processes Associated with Impact Events* (eds. C. Cockell and others), pp. 179-196. Berlin: Springer.
- Gerstel, J., Thunell, R., Zachos, R.C. & Arthur, M.A. (1986). The Cretaceous-Tertiary boundary event in the North Pacific; planktonic foraminiferal results from the Deep Sea Drilling Project 577, Shatsky Rise. *Paleoceanography* 1(2): 97-117.

- Keller, G. & Pardo, A. (2004). Disaster opportunists Guembelitrinidae: index for environmental catastrophes. *Marine Micropaleontology* 53: 83-116.
- Loeblich, A.R.Jr & Tappan, H. (1987). *Foraminiferal genera and their classification*. New York: Van Nostrand Reinhold Company, 2 vol. 970 pp.
- Montgomery, H. (1990). Abnormal terminal Cretaceous foraminifera of east-central Texas. *Texas Journal of Science* 42: 37-44.
- Pandey, J. (1981). Cretaceous foraminifera of Um Sohryngkew River section, Meghalaya. *Journal of Paleontological Society of India* 25: 53-74.
- Smit, J. (1982). Extinction and evolution of planktonic foraminifera after a major impact at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Geological Society of America Special Paper* 190: 329-352.



# EXTINCIÓN Y RECUPERACIÓN DE LOS MACROFORAMINÍFEROS DURANTE EL INTERVALO CENOMANIENSE-TURONIENSE (PLATAFORMA APENÍNICA, TETHYS CENTRAL)

Arriaga, M.E.<sup>1</sup>, Frijia, G.<sup>2</sup>, Vicedo, V.<sup>1</sup>, Parente, M.<sup>3</sup> & Caus, E.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departament de Geologia (Paleontologia), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallés, Barcelona; mariaeugenia.arriaga@campus.uab.es, vicent.vicedo@campus.uab.es, esmeralda.caus@uab.es

<sup>2</sup> Institut für Geowissenschaften, Universität Potsdam, Karl Liebknecht Strasse 24, 14476, Golm-Potsdam, Alemania; frijia@geo.uni-potsdam.de

<sup>3</sup> Dipartimento di Scienze della Terra, Università di Napoli "Federico II", Largo San Marcellino 10, 80138, Napoli (Italia); mariano.parente@libero.it

## Resumen

En los sedimentos carbonatados depositados en áreas poco profundas de la Plataforma Apenínica, la extinción de los macroforaminíferos cenomanienses se produjo en dos fases sucesivas, separadas aproximadamente por un intervalo de unos 150.000 años. En la primera fase desaparecieron principalmente los estrategas-k, mientras en la segunda desapareció la totalidad de las formas complejas.

La recuperación después de la extinción del límite Cenomaniense-Turonense se inició durante el Turonense inferior, pero en esta primera fase no se han encontrado macroforaminíferos. Los primeros foraminíferos con estructura compleja no aparecen en la Plataforma Apenínica hasta 2,5 m.a. después del límite Cenomaniense-Turonense, en el Turonense medio.

**Palabras clave:** macroforaminíferos, límite Cenomaniense-Turonense, Plataforma Apenínica, Tethys central

## Abstract

In the shallow-water carbonates of the Apennine Platform the extinction of Cenomanian larger Foraminifera took place in two successive steps separated by 150 k.y. In the first step disappeared mainly the k-strategist, while the second step eliminated all the complex Foraminifera.

The recovering phase after the Cenomanian-Turonian extinction started during the Lower Turonian, but no larger Foraminifera are found. The first Foraminifera with complex structures arose in the Apennine Platform about 2.5 m.y. after the Cenomanian-Turonian boundary during Middle Turonian.

**Keywords:** larger Foraminifera, Cenomanian-Turonian boundary, Apennine Platform, Central Tethys



## Introducción

Los macroforaminíferos, organismos con una estrategia de vida k y extraordinariamente abundantes en los medios de plataforma poco profunda, constituyen uno de los grupos más sensibles a las perturbaciones ambientales. Cambios en los modelos de circulación oceánica, que gobiernan la distribución de nutrientes, la temperatura del agua y los cinturones climáticos, son probablemente los responsables de la mayoría de extinciones en masa de macroforaminíferos ocurridas en el pasado. Cuando las condiciones ambientales se estabilizan de nuevo, la recuperación de las comunidades de macroforaminíferos es progresiva, pasando por varias fases sucesivas (Hottinger, 2001): a. Preparación para conseguir una estrategia k (en esta fase hay ausencia de macroforaminíferos); b. Experimentación (aparición de nuevos géneros de macroforaminíferos de pequeño tamaño, dimorfismo poco manifiesto y frecuentemente cosmopolitas); c. Éxito y diversificación (algunos géneros tienen éxito y comienza la diversificación específica); d) Adaptación a la estrategia k (se establece el dominio de ciertos géneros establecidos ya anteriormente, los cuales aumentan de tamaño y se adaptan a una estrategia k extrema, que continuará a lo largo del tiempo si las condiciones ambientales son estables).

El intervalo de tiempo Cenomaniense-Turonense se caracterizó por una importante perturbación en el ciclo global del carbono, que se tradujo en el depósito de sedimentos ricos en carbono orgánico en diferentes áreas del planeta (evento Bonarelli, OAE2, Jenkins, 1980) y en una de las ocho mayores extinciones de organismos marinos de los últimos 250 m.a. (Raup & Sepkoski, 1986), que incluyen los macroforaminíferos.

En este trabajo se analiza la extinción en masa de macroforaminíferos que marcó el final del ciclo del Cretácico medio y cómo tuvo lugar, durante el ciclo del Cretácico superior, el inicio de la recuperación de las morfologías más especializadas. El estudio se ha realizado en la Plataforma Apenínica (Apeninos meridionales, sur de Italia), donde la sedimentación es continua a través del límite Cenomaniense-Turonense.

## Material y método

El estudio se ha basado en la identificación de los foraminíferos del Cenomaniense superior y Turonense —con especial atención a los macroforaminíferos— de 120 láminas delgadas, procedentes de varias secciones estratigráficas medidas en el sur de los Apeninos (regiones de Campania y Basilicata, sur de Italia). El anclaje cronoestratigráfico de los sedimentos que contienen los foraminíferos ha sido realizado mediante estratigrafía isotópica (isótopos del carbono y del estroncio).

## Resultados

Durante el Cenomaniense superior la extinción de los macroforaminíferos de la Plataforma Apenínica tuvo lugar en dos etapas sucesivas. En la primera desapareció el género alveolínido *Cisalveolina* —estratega k extremo— acompañado por los nezzazátidos (géneros: *Nezzazata*, *Coxites*, *Biconcava*, *Biplanata* y *Trochospira*) y algunos aglutinados, tales como *Dicyclina* y *Cuneolina*. Datos geoquímicos (Parente et al., 2008) indican que esta primera etapa de extinción de macroforaminíferos en la plataforma coincide en el tiempo con extinción de foraminíferos planctónicos de la zona de *Rotalipora cushmani* (parte media de la zona de ammonites *Metoicoceras geslinianum*). Mientras, los géneros de macroforaminíferos, *Pseudorhapydionina*, *Pseudolituonella* y *Chrysalidina*, adaptados probablemente a condiciones ambientales mesotróficas habrían sobrevivido aún durante un corto período de tiempo adicional, correlacionándose su extinción con la parte inferior de la zona de ammonites *Neocardioceras juddii*.

Después de la extinción de la totalidad de los macroforaminíferos, las asociaciones de foraminíferos estuvieron formadas únicamente por estrategias-r (miliólidos, textuláridos, ataxofragmínidos y discorbidos), lo que indicaría la persistencia de las condiciones que causaron la extinción.

El inicio de la recuperación tuvo lugar durante el Turoniense inferior. En esta primera fase no se han observado foraminíferos con estructura compleja y dos son las especies dominantes: *Nezzazatinella* cf. *aegyptiaca* (Said & Kenawi) y *Pseudonummoloculina* cf. *irregularis* (Decrouez & Radoičić). Durante el Turoniense medio (zona de ammonites de *Romanice-ras deverianum*) tuvo lugar la aparición de los primeros géneros con estructura compleja, aunque estos son de tamaño muy reducido, el dimorfismo no se manifiesta en la concha adulta y son monoespecíficos. Destacan: *Reticulinella kaeveri* Cherchi, Radoičić & Schroeder y *Scandonea sammitica* De Castro.

### Conclusiones

La extinción de los macroforaminíferos del ciclo del Cretácico medio tuvo lugar en dos etapas sucesivas, separadas por 150.000 años. Los primeros macroforaminíferos del ciclo del Cretácico superior aparecieron 2,5 m.a después del límite Cenomaniense-Turoniense.

### Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación, proyecto CGL2009-08371.

### Referencias

- Hottinger, L. (2001). Learning from the past. In *Frontiers of life, Vol.4, part 2: Discovery and spoliation of the Biosphere* (ed. R. Levi-Montalcini ), pp. 477-499. London & San Diego: Academic Press.
- Jenkins, H.C. (1980). Cretaceous anoxic events: From continents to oceans. *Geological Society of London Journal* 137: 171-188.
- Parente, M., Frijia, G., Di Lucia, M., Jenking, H.C., Woodfine, R. G. & Baroncini, F. (2008). Stepwise extinction of larger foraminifers at the Cenomanian-Turonian boundary: A shallow-water perspective of nutrient fluctuations during Oceanic Anoxic Event 2 (Bonarelli Event). *Geology* 36(9): 715-718.
- Raup, D.M. & Sepkoski, J.J. (1986). Periodic extinctions of families and genera. *Science* 231: 833-836. (9) 715-718.

Raup, D.M. & Sepkoski, J.J. (1986). Periodic extinctions of families and genera. *Science* 231: 833-836.



# DIMORFISMO SEXUAL, CRECIMIENTO Y CICLO DE LOS APÉNDICES CRANEALES EN EL CIERVO MIOCENO *DICRO CERUS ELEGANS* (ARTIODACTYLA, CERVIDAE)

Azanza, B.<sup>1</sup>, DeMiguel, D.<sup>2</sup> & Andrés, M.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Dept. de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, Instituto Universitario de investigación en Ciencias Ambientales de Aragón (IUCA), Pedro Cerbuna 12, 50009, Zaragoza; azanza@unizar.es, mandresr@unizar.es

<sup>2</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona; daniel.demiguel@icp.cat

## Resumen

Tanto los machos como muchas hembras del ciervo mioceno *Dicrocerus elegans* de Sansan (Francia) poseían apéndices craneales de tipo asta que consisten en una protoasta bifurcada sustentada por un pedículo moderadamente largo. Los análisis morfométricos muestran una clara separación entre los morfotipos atribuidos a machos y hembras. La capacidad de la protoasta de ser expulsada y regenerada, es evidente por los ejemplares de desmogue y por diferencias histológicas entre protoasta y pedículo. No obstante, características histológicas sugieren que el desmogue podría no ser anual. A diferencia de otras protoastas, en *Dicrocerus* el ciclo era completo, dado que están documentadas tanto la fase de muda del terciopelo como la de exposición del hueso desnudo antes del desmogue. Dadas las similitudes en el ciclo de crecimiento, y dado que la base de la protoasta presenta parcialmente una estructura similar a la roseta, las protoastas y las astas de *Dicrocerus* parecen ser apéndices homólogos. Las diferencias histológicas podrían estar relacionadas con diferencias en el ciclo hormonal que regulaba su crecimiento.

**Palabras clave:** Ruminantia, astas, ciclo de crecimiento, ontogenia, dimorfismo sexual

## Abstract

Males and many females of the Miocene deer *Dicrocerus elegans* from Sansan (France) bore antler-like appendages consisting of a moderate long pedicle supporting a simple-branched protoantler. Male and female morphotypes appear clearly separated morphometrically. The protoantler capacity to be rejected and to re-grow is clearly evidenced by the presence of cast specimens and by the histological differences between the protoantler and the pedicle. Histological features suggest important differences in growth pattern with true antlers, and indicate that casting could not occur annually. Contrary to other protoantlers, the protoantler cycle in *Dicrocerus* is complete since both the phase of velvet cleaning and that of hard antler before casting can be evidenced. Given the complete growth cycle and the presence of a partial coronet-like structure, *Dicrocerus* protoantlers and antlers seem to be homologous appendages. Histological differences could be related to differences in hormonal cycle regulation.

**Keywords:** Ruminantia, antlers, growth cycle, ontogeny, sexual dimorphism

## Introducción

*Dicrocerus elegans* Lartet, 1837 es uno de los rumiantes provistos de apéndices craneales de tipo asta más antiguos y que mejor se conocen. Las astas son los apéndices craneales típicamente ramificados que presentan los ciervos (Artiodactyla, Ruminantia, Cervidae) y que se desarrollan a partir de los tejidos osteogénicos del hueso frontal (origen apofisiario). Se componen de dos partes: el asta propiamente dicha y el pedículo a partir del cual es producida. La peculiaridad más llamativa del asta es su capacidad de ser expulsada y regenerada completamente en un ciclo anual controlado por diferentes hormonas, mientras que el pedículo es permanente. El asta regenerada es fácilmente reconocible por el desarrollo de un anillo aperlado que rodea su base y que recibe el nombre de roseta. En las “protoastas” (Bubenik, 1990) de los cérvidos del Mioceno inferior y medio, entre ellos *D. elegans*, esta estructura está ausente o no está claramente formada. Por ello, la naturaleza caduca de las protoastas, y por ende la homología con las verdaderas astas, ha sido ampliamente discutida.

Pese a la ausencia de una verdadera roseta, Stehlin (1939) propuso para *Dicrocerus* una secuencia ontogenética que implicaba el reemplazamiento del asta, propuesta ampliamente admitida por autores posteriores. Sin embargo, Bubenik (1990) señaló importantes diferencias histológicas entre protoastas y astas, concluyendo una naturaleza facultativamente perenne para las primeras. Punto de vista que fue discutido por Azanza (1993) para el caso de *D. elegans*. Por otra parte, Ginsburg y Azanza (1991) evidenciaron la existencia de dos morfotipos en las protoastas de esta especie que atribuyeron a un dimorfismo sexual. Sin embargo, Gentry et al. (1999) consideraron que estas variantes morfológicas entran dentro de la variabilidad ontogenética. En los cérvidos las astas están presentes mayoritariamente en los machos, dado que su ciclo está regulado por andrógenos generalmente testiculares. Entre los ciervos actuales, la presencia de astas en las hembras de reno (*Rangifer tarandus*) es una excepción. En el registro fósil, *Dicrocerus* es el único caso propuesto.

Proponemos aquí el estudio morfológico, morfométrico e histológico de las protoastas de *Dicrocerus elegans* encaminado a determinar el dimorfismo, su crecimiento y ciclo, así como su de-

sarrollo ontogenético, con objeto de determinar sus afinidades, si existen, con las verdaderas astas caducas.

## Material y métodos

Este estudio ha sido realizado a partir de la extraordinaria colección de apéndices craneales (más de cuatrocientos ejemplares) de *Dicrocerus elegans* recuperada del yacimiento francés de Sansan (Mioceno Medio, MN6) que se encuentra depositada en el Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris (MNHN) y en el Muséum d’Histoire Naturelle, Toulouse (MHNT). Algunos de los ejemplares depositados en el MNHN fueron descritos y figurados en Filhol (1891), Stehlin (1939), Bubenik (1990) y Ginsburg & Azanza (1991). Los ejemplares de la colección del MHNT no han sido publicados hasta la fecha.

Los estudios paleohistológicos se han realizado a través de láminas delgadas y radiografías de algunos especímenes procedentes de la colección del MNHN. Las láminas delgadas y las fotografías al microscopio se han realizado respectivamente en los laboratorios de Rocas duras y Fotografía microscópica de la Universidad de Zaragoza, mientras que las radiografías se realizaron en el MNHN. Como material de comparación también se prepararon y estudiaron las astas de desmogue de *Cervus elaphus hispanicus* y *Capreolus capreolus*, recolectadas en España, así como un asta de *Muntiacus* sp. recolectada en Tailandia por el Prof. Léonard Ginsburg.

Para el análisis morfométrico, se han tomado 16 variables métricas mediante un calibre digital sobre los ejemplares depositados en el MNHN. La atribución a los morfotipos “macho” y “hembra” se realizó siguiendo los criterios establecidos por Ginsburg y Azanza (1991). La separación entre los grupos sexuales se contrastó mediante Análisis de Componentes Principales (PCA) y Análisis Discriminantes (AD) utilizando el paquete informático SPSS v. 11.5.

## Resultados y discusión

Los análisis morfométricos realizados muestran una clara separación entre los dos morfoti-

pos atribuidos a machos y hembras. Los resultados de los análisis discriminantes muestran un elevado porcentaje de acierto en la clasificación (>90% de los casos clasificados correctamente), tanto en aquellos análisis en donde se utilizaron todas las variables como en aquellos en los que se analizaron por separado la protoasta y el pedículo. Dos hipótesis alternativas permiten explicar la existencia de dos grupos de especímenes tan claramente separados: dimorfismo sexual o coexistencia de dos especies simpátricas de *Dicrocerus*. Esta última hipótesis no parece factible en un estadio tan temprano de la evolución de Cervidae, sobre todo teniendo en cuenta que en el yacimiento se registra otra especie de ciervo, *Heteroprox larteti*, de talla próxima (Ginsburg & Azanza, 1991). Son muy escasos los yacimientos miocenos en los que se registran más de dos especies de ciervos, y en estos casos la diferencia de talla entre las especies es muy grande.

La capacidad de la protoasta de ser expulsada y regenerada después, es evidente por la existencia de ejemplares de desmogue tanto de protoastas como de pedículos. También hay ejemplares de pedículos con su correspondiente protoasta que se encontraron juntos en el yacimiento pero fracturados en la zona donde se produce el desmogue, indicando que la fracturación se produjo durante la fosilización al ser esta zona muy frágil si la disolución osteoclastica se encuentra en un estadio avanzado. Se preserva incluso un ejemplar en el que uno de los pedículos muestra que la protoasta se ha desprendido, mientras que el otro sustenta aún la protoasta. Tanto en este caso como en los anteriores, los individuos murieron durante el periodo en el que se estaba produciendo el desmogue. Además, se observan diferencias histológicas entre la protoasta y el pedículo de un mismo individuo, que evidencian que el tejido óseo haversiano de la protoasta es más inmaduro que el del pedículo.

El asta regenerada muestra una base de sección cada vez más amplia con relación a la del pedículo. Pese a la ausencia de una verdadera roseta, su base muestra en el lado medial un reborde aperlado que recuerda a las verdaderas rosetas.

No obstante, ciertas características histológicas sugieren que el desmogue podría no ser anual. Nuestras investigaciones sobre las protoastas de *Dicrocerus elegans* confirman que la mineralización

de las astas progresa centrifugamente, como señaló Bubenik (1990), pero los ejemplares de desmogue están completamente mineralizados. Ello evidencia que el desmogue de la protoasta se produjo cuando los tejidos estaban muertos, contrariamente a lo supuesto por este autor y evidenciado para *Ligeromeryx praestans* por Azanza y Ginsburg (1997). Algunas protoastas muestran las puntas pulidas, en ocasiones alguna de las puntas está rota y con la superficie de rotura igualmente pulida, y en otros casos las puntas están desgastadas con una importante pérdida de material. Ello indica que estos ejemplares estuvieron desprovistos de piel mientras fueron utilizados por el animal. En nuestra opinión, estos ejemplares documentan tanto la fase de muda del terciopelo y como la de exposición del hueso desnudo antes del desmogue. Es decir, el ciclo de la protoasta en *Dicrocerus* sería similar al de las astas los ciervos actuales.

### Conclusión

Dadas las similitudes en el ciclo de crecimiento y dado que la base de la protoasta presenta parcialmente una estructura similar a la roseta, las protoastas de *Dicrocerus* y las astas parecen ser apéndices homólogos. En los ciervos actuales problemas hormonales resultantes de la castración conllevan modificaciones de la microestructura y de los procesos fisiológicos de las astas que recuerdan, precisamente, a los de las protoastas (Bubenik, 1990; Bubenik et al., 1990). Así, las diferencias histológicas podrían estar relacionadas con diferencias en el ciclo hormonal que regula su crecimiento. Dado que las hembras poseían también protoastas, dichas hormonas no serían andrógenos testiculares, como ocurre en los renos (Lincoln & Tyler, 1994; Bubenik, et al., 1997), y la sensibilidad de los receptores hormonales también podría ser distinta. Sin embargo, no hay que infravalorar el hecho de que *Dicrocerus* apareció durante el calentamiento global de Mioceno medio y vivió bajo condiciones tropicales o subtropicales. En los ciervos tropicales, los niveles hormonales varían menos a lo largo del año y consecuentemente la mineralización pudo no ser bloqueada en cada ciclo. La evolución de las verdaderas astas estuvo probablemente influenciada por los cambios climáticos globales que se

produjeron en esta época. Los cérvidos con verdaderas astas aparecieron precisamente al final del Mioceno medio. Un aumento de la estacionalidad durante el Mioceno medio coincidiendo con un enfriamiento global (la Transición Climática del Mioceno medio), pudo haber inducido los cambios hormonales que conllevaron la evolución de las astas (Azanza, 1993).

### Agradecimientos

Esta investigación ha sido financiada por los proyectos CGL2008-05813-C02-01/BTE, CGL2010-21672/BTE y CGL2010-19116 (Ministerio de Ciencia e Innovación); y el Grupo Consolidado EO5 (Gobierno de Aragón).

### Referencias

- Azanza, B. (1993). Sur la nature des appendices frontaux des cervidés (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur et moyen. Remarques sur leur systematique et leur phylogenie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, s. II 316: 1163-1169.
- Azanza, B. & Ginsburg, L. (1997). A revision of the large lagomerycid artiodactyls of Europe. *Palaeontology* 40: 461-485.
- Bubenik, A.B. (1990). Epigenetical, morphological, physiological, and behavioral aspects of evolution of horns, pronghorns, and antlers. In *Horns, pronghorns and antlers* (eds. G. A. Bubenik & A. B. Bubenik ), pp. 3-113. New York: Springer-Verlag.
- Bubenik, A.B., Bubenik, G.A. & Larsen, D.G. (1990). Velericorn antlers on a mature male moose (*Alces a. gigas*). *Alces* 26: 115-128.
- Bubenik, G.A. (1990). Neuroendocrine regulation of the antler cycle. In *Horns, Pronghorns and Antlers* (eds. G. A. Bubenik & A. B. Bubenik) pp. 265-297. New York: Springer-Verlag.
- Bubenik, G.A., Schams, D., White, R.J., Rowell, J., Blake, J., & Bartos, L. (1997). Seasonal levels of reproductive hormones and their relationship to the antler cycle of male and female reindeer (*Rangifer tarandus*). *Comparative Physiology and Biochemistry* 116B (2): 269-277.
- Filhol, H. (1891). Études sur les mammifères fossiles de Sansan. Paris: G. Masson Ed. 319 pp.
- Gentry A.W., Rössner G.E. & Heizmann E.P.J. (1999). Suborder Ruminantia. In *The Miocene Land Mammals of Europe* (eds. G. E. Rössner & K. Heissig), pp. 225-253. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Ginsburg, L. & Azanza, B. (1991). Présence de bois chez les femelles du cervidé miocène *Dicrocerus elegans* et remarques sur le problème de l'origine du dimorfisme sexuel sur les appendices frontaux des cervidés. *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences de Paris*, s. II 313: 121-126.
- Lartet, E. (1837). Sur les débris fossiles trouvés à Sansan, et sur les animaux antédiluviens en général. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 5: 158-159.
- Lincoln, G.A. & Tyler, N.J.C. (1994). Role of gonadal hormones in theregulation of the seasonal antler cycle in female reindeer, *Rangifer tarandus*. *Journal of Reproduction and Fertility* 101: 129-138.
- Stehlin, H.G. (1939). *Dicroceros elegans* LARTET und sein Geweihwechsel. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 32: 162-179.

## CLYPEASTEROID TAPHONOMY IN EL CAMP DE TARRAGONA BASIN (NE SPAIN)

Belaústegui, Z.<sup>1</sup>, Nebelsick, J.H.<sup>2</sup> & Gibert, J.M. de<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departament d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Universitat de Barcelona, Martí i Franquès s/n, 08028, Barcelona, España; zbelautegui@ub.edu, jmdegibert@ub.edu

<sup>2</sup>Institut für Geowissenschaften, Universität Tübingen, Sigwartstraße 10, D-72076, Tübingen, Germany; nebelsick@uni-tuebingen.de

### Resumen

Se estudian cuatro niveles con presencia de concentraciones de clypeasteroideos en el Mioceno medio de la cuenca de El Camp de Tarragona. La combinación del análisis tafonómico de las tecas, con la información paleoecológica y tafonómica obtenida a partir de los fósiles asociados, y el estudio estratigráfico y sedimentológico de los diferentes niveles de acumulación permite proponer una interpretación deposicional.

**Palabras clave:** clypeasteroideos, equínidos, tafonomía, Mioceno, Tarragona

### Abstract

Four clypeasteroid concentrations from the Middle Miocene of El Camp de Tarragona Basin are studied. The combination of the taphonomic analysis of the tests, the paleoecological and taphonomic information provided by the associated fossils, and the stratigraphic and sedimentological context of each level allow for a depositional interpretation to be proposed.

**Keywords:** clypeasteroids, echinoids, taphonomy, Miocene, Tarragona



## Introduction

Clypeasteroid beds are a common feature in Cenozoic, particularly Neogene, shallow marine sedimentary rocks, both in tropical and temperate settings. They are also common in analogous modern environments. Studies concerning the taphonomy of this characteristic group of irregular echinoids have revealed that such an abundance in the fossil record is the consequence of a range of unique features of clypeasteroids that promote their conservation: gregarious mode of life, robustness of their skeleton, high transportability, and occupation of the shoreface habitat, which is particularly favorable to their reworking and accumulation (Seilacher, 1979; Nebelsick, 1999; Nebelsick & Kroh, 2002).

This contribution includes four clypeasteroid concentrations (El Miracle, L'Arrabassada, Punta de la Móra and Torredembarra outcrops) from the Middle Miocene of El Camp de Tarragona Basin. The sedimentary infill of this extensional basin includes Serravallian shallow-marine facies deposited in a mixed siliciclastic-carbonate platform. The carbonates, typical of deposition in temperate water conditions, consist principally of fossil mollusks, accompanied by common echinoderms, bryozoans and coralline red algae. Clypeasteroids from the Miocene of Tarragona have been known since the beginning of the 20<sup>th</sup> century, when several species were described by Lambert (1927). Most of them belong to the genera *Clypeaster*, *Parascutella* and *Amphiope*, although their taxonomic validity is in need of revision.

### El Miracle outcrop

This clypeasteroid accumulation has a very limited outcrop with a maximum lateral extension of 4.5 m, and a thickness no more than 60 cm. The clypeasteroid tests occur as part of a calcarenite and constitute most of the larger sized bioclasts. They are accompanied by highly-fragmented pectinid shells, bioeroded oysters, gastropods and isolated rhodolites. This bed overlies a medium-grained, coralline red algal biocalcarenite whose top appears to be affected by biological activity as shown by horizontal and vertical burrows excavated into a firmground and filled by the overlying

material (de Gibert et al., 1996). In El Miracle outcrop, most clypeasteroids belong to the Family Scutellidae, probably to the genus *Parascutella*. Nevertheless, some *Clypeaster* and *Amphiope* have also been recognized. Most of the tests appear fragmented, are mostly horizontal and sometimes imbricated, and in a convex-up position. The clypeasteroid skeletons of this outcrop present the highest encrustation rates recorded in El Camp Basin; around 20% of the tests appear encrusted mainly by oysters and barnacles. The greatest diversity of echinoids in the basin, the high density of specimens, the very good preservation of the tests and the presence of imbricated specimens suggest that this echinoid bed could be a reworked, *in situ* accumulation in an energetic shoreface environment.

### L' Arrabassada outcrop

In this section, clypeasteroids do not appear forming beds as in the other studied outcrops. Here, they appear more or less isolated in a 2 m thick unit. This unit shows the lowest density of tests of the studied sections. In L'Arrabassada section, the clypeasteroids occur in a medium to coarse-grained biocalcarenite with a highly fragmented pectinid matrix, and large isolated bioeroded oysters, gastropods (conids) and bivalves (glycymerids). In this unit, the clypeasteroids are restricted to the genus *Clypeaster*. Most of the tests show a very good surface preservation and lie in a horizontal, convex-up position. This unit contains mostly complete specimens. Almost half of the specimens, however, are bioeroded, mainly by bivalves (ichnogenus *Gastrochaenolites*). These borings often occur in high densities on the top of the tests within the aboral (dorsal) surface. More than 30 clavate borings may appear in a single specimen. The high rate of bioerosion thus indicate a long exposure time of the tests on the seabed, where they probably constituted hard-substrate "benthic islands" in a sandy environment. A relatively low sedimentation rate allowed for the colonization of boring bivalves. Moreover, the good preservation of the test surface and the predominantly horizontal, convex-up position of the tests indicate a depositional setting with low to medium energy conditions.

### Torredembarra outcrop

Clypeasteroids from Torredembarra are included in a fine to medium-grained biocalcarenite with isolated rhodolites and celleporiform bryozoan colonies, uncommon oysters, highly-fragmented pectinids and coralline red algae, and abundant clusters of fragments of branching bryozoans. A certain amount of terrigenous sediment is also present. The clypeasteroid accumulation does not exceed 1 m in thickness and it is deposited on the top of a large-scale-cross-bedded biocalcarenite. As in L'Arrabassada section, all the clypeasteroids belong to the genus *Clypeaster*. Tests show low encrustation/bioerosion rates, suggesting a short residence time on the seabed, while the presence of large, clustered fragments of delicate bryozoans points to low to moderate energy conditions. Nevertheless, this seems to contradict the fact that this locality has the highest percentage of fragmented echinoid tests. These mixed taphonomic signatures make difficult a simple interpretation, and suggest a complex biostratinomic story for this bed.

### Punta de La Móra outcrop

This sand dollar concentration level does not exceed 20 cm in thickness. The studied outcrop shows a maximum lateral extension of ca. 75 m. Further outcrops at the same stratigraphic level (up to 650 m apart) allow for a much larger lateral extension to be inferred. At Punta de La Móra outcrop, the clypeasteroids belong almost exclusively to the Scutellidae, although some fragments belonging to the genus *Clypeaster* are also present. The number of specimens is very high, reaching around 150 specimens/m<sup>2</sup> in well exposed horizontal surfaces. Along with the scutellids, isolated oyster valves as well as internal and external moulds of turritellid gastropods are also common. This scutellid bed occurs below a pectinid and barnacle coquina, and overlies a fine-grained, coralline red algal biocalcarenite whose top corresponds to a sequence boundary. This surface shows a very irregular topography with grooves and crevices up to 1.5 m deep, which is interpreted as being related to an episode of subaerial karstification which preceded the transgression and the accumulation of

the clypeasteroid tests. Scutellid skeletons occur directly upon the irregular karst surface also filling deep and narrow crevices. Scutellids show low encrustation/bioerosion rates, suggesting a short surface residence time of these tests. This sand dollar accumulation thus does not represent a long-term, hiatal concentration related with the transgression event as could be expected from its stratigraphical position. Most of the sand dollars are fragmented but surface characters are relatively well preserved. All these features would be expected in shoreface accumulations where individuals would be fragmented by continuous wave activity. A number of features, however, including: 1) the chaotic orientations of the specimens, 2) the close packing, together with the stacked, vertical position of the tests, 3) their variable degree of fragmentation and abrasion and 4) their lateral persistence, suggest that the formation of this scutellid bed is related to one or several energetic storm episodes in a shallow-water, shoreface environment.

### Conclusions

The four studied clypeasteroid concentrations can be interpreted as autochthonous or parautochthonous accumulations in sandy shoreface environments. This general setting coincides with that of other previously described Neogene clypeasteroid beds and supports the idea that this setting is favourable for their formation. Nevertheless, detailed analysis reveals variations in some taphonomic attributes (degree of fragmentation, bioerosion, and encrustation, attitude, surface preservation, etc.) allowing for a more precise interpretation of the depositional conditions under which these clypeasteroid concentrations were formed.

### Acknowledgments

The authors wish to express their gratitude to Jordi Martinell and Rosa Domènech (University of Barcelona) for showing them the outcrops and fruitful field discussions, and Isabel González for her help during fieldwork. This contribution is part of the activities of the research project CGL 2 010-15047 of the Spanish Science and Innovation Ministry.

## References

- Gibert, J.M. de, Martinell, J. & Domènech, R. (1996). El Mioceno marino entre las playas de L'Arrabassada y El Miracle (Tarragona): aspectos paleontológicos e implicaciones sedimentológicas. *Acta Geologica Hispanica* 29: 133-148.
- Lambert, J. (1927). Revision des echinides fossiles de la Catalogne. *Memorias del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona. Serie Geológica* 1(1): 72 pp.
- Nebelsick, J.H. (1999). Taphonomic comparison between recent and fossil sand dollars. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 149: 349-358.
- Nebelsick, J.H. & Kroh, A. (2002). The stormy path from life to death assemblages: the formation and preservation of mass accumulations of fossil sand dollars. *Palaaios* 17: 378-393.
- Seilacher, A. (1979). Constructional morphology of sand dollars. *Paleobiology* 5: 191-221.

# ESTUDIO TAFONÓMICO Y PALEOECOLÓGICO DE LA TAFOCENOSIS DE MOLUSCOS DEL CUATERNARIO DE LA BAHÍA DE SAN ANDRÉS (TENERIFE, ISLAS CANARIAS)

Bernardos Concepción, L.B.<sup>1</sup>, Álvarez Herrera, J.<sup>1</sup>, Martín-González, E.<sup>2</sup> & Castillo, C.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Dpto. de Biología Animal (Área de Paleontología), Facultad de Biología, Universidad de La Laguna, Avda. Fco. Sánchez, s/n. 38206, La Laguna, Tenerife; ccruiz@ull.es

<sup>2</sup> Museo de Ciencias Naturales de Tenerife, C/ Fte. Morales, s/n, 38003, Santa Cruz de Tenerife; mmartin@museosdetenerife.org

## Resumen

Se estudia la asociación de moluscos que conforma la tafocenosis del Cuaternario de San Andrés (Tenerife), y se analizan los procesos tafonómicos que han podido afectarla. La importante abundancia de restos de moluscos bivalvos parece indicar condiciones de mayor intensidad de los vientos alisios, con un reforzamiento del afloramiento de aguas profundas, que aumentarían la productividad de la zona, y que podría estar relacionada con el último periodo glacial. Los atributos tafonómicos indican unas condiciones de depósito de baja energía en un medio submareal somero.

**Palabras clave:** tafocenosis, alisios, productividad, tafonomía, Tenerife

## Abstract

We have studied the mollusc taphocenoses of Quaternary in San Andrés (Tenerife), and discussed the taphonomic processes affecting it. The significant abundance of remains of bivalves molluscs conditions suggests greater intensity of trade winds, with a strengthening of the upwelling, which would increase the productivity of the area, and could be related to the last glacial period. The taphonomic attributes indicate low energy deposition in a shallow subtidal environment.

**Keywords:** taphocenoses, trade wind, upwelling, taphonomy, Tenerife

## Introducción

En las islas occidentales del Archipiélago Canario, los afloramientos litorales cuaternarios son poco conocidos. Tenerife presenta varios depósitos de este tipo, todos pertenecientes al Pleistoceno superior y Holoceno (Zazo et al., 2003), localizándose dos de los más importantes en la península de Anaga: Tachero y las Teresitas, +1 y +2 m respectivamente. Ambos niveles contienen una fauna característica de ambientes de aguas tropicales, en su mayoría asociada a ambientes rocosos (García-Talavera et al., 1978; García-Talavera, 1990).

Sin embargo, la variabilidad climática que ha caracterizado al Cuaternario no sólo ha sido hacia condiciones más cálidas sino que también se han producido intervalos de descenso de las temperaturas. Durante los periodos glaciales se produce una intensificación de la circulación atmosférica debido a la mayor extensión de la célula polar y a la aparición de un gradiente térmico más acusado. En el caso de Canarias, esta intensificación se traduce en un reforzamiento del régimen de vientos alisios, que desplaza las aguas superficiales costeras hacia el océano, aflorando aguas profundas ricas en nutrientes (Moreno et al., 2001).

El presente estudio se realiza sobre una tafocenosis de moluscos que se encuentra sumergida; con el objeto de conocer los procesos y condiciones ambientales que dieron lugar a esta acumulación, se ha realizado un análisis tafonómico y paleoecológico de la misma.

## Área de estudio

El depósito estudiado se encuentra en la Bahía de San Andrés, situada en la vertiente este de la isla de Tenerife, en una zona muy acantilada. Se trata de un fondo detrítico con arenas y parches de fango, en los que se localizan pequeñas extensiones de seabedales de *Cymodocea nodosa*, aunque lo predominante son arenas sin cobertura vegetal. A una profundidad aproximada de 10 m se encuentra un bloque de hormigón, de 10x10 m, procedente de las obras de la cercana dársena pesquera. Este bloque ha actuado como barrera para las corrientes marinas, generando un microambiente donde la dinámica litoral ha socavado el fondo que se encuentra bajo el mismo. Ello ha provocado que quede al

descubierto una trinchera de unos 2 m de potencia, en la que se puede observar una gran acumulación de conchas de moluscos marinos (FIG. 1), englobadas en una matriz arenosa, en una proporción que en ocasiones llega al 80 % de bioclastos.



FIG. 1. Detalle de la asociación faunística estudiada.

## Metodología

El afloramiento fue muestreado en febrero de 2009. Las muestras de la zona superficial del depósito se tomaron al azar recogiendo todo el material incluido en un cuadrado de 20x20 cm realizándose 3 réplicas, con pesos de 1250, 1530 y 2300 g. Además se realizaron dos pequeños sondeos de sedimento de 20 cm, obteniendo 2 réplicas de 162 y 197 g. Las muestras fueron tamizadas (diámetro 0,5 cm) para separar los bioclastos del sedimento arenoso. El número de restos analizados fue aproximadamente 10.000, muestra significativa del total colectado.

Dada la gran riqueza de bioclastos de las muestras superficiales, para la identificación sistemática de la fauna y estudios complementarios, se separó una muestra representativa de unos 200 g en cada una de las réplicas para equipararlas con el volumen obtenido en los sondeos. A continuación se cuantificaron diferentes atributos tafonómicos como la fragmentación, bioturbación, pérdida de ornamentación y color, y en el caso de los bivalvos, presencia de articulación y número de valvas derechas e izquierdas. También se realizó una revisión de los requerimientos paleoecológicos de las especies identificadas.

## Resultados

La composición taxonómica de la asociación, así como los datos paleobiogeográficos y paleoecológicos se resumen en la TABLA 1. Se identificaron un total de 37 especies de moluscos, 29 gasterópodos y 8 bivalvos, si bien las conchas de

bivalvos representan la mayor abundancia. Entre los gasterópodos dominan los ejemplares de *Bittium reticulatum*, *Nassarius reticulatus* y *Turritella turbona*, mientras que entre los bivalvos destacan *Acanthocardia echinata* y *Loripes lacteus*. Todas las especies halladas en este depósito se encuentran hoy en día en Canarias, con elementos provenientes

	Distribución geográfica					Batimetría				Sustrato		Modo de vida		
	M	W Áf.	Med	At. N	Car	Sup.	Mes.	Inf.	Bat.	B	D	Inf.	Epif.	Rocas
<b>Gasterópodos</b>														
<i>Tricolia tenuis</i>			X											
<i>Jujubinus striatus</i>	X		X	X				X			X			
<i>Smaragdia viridis</i>		X	X		X			X		X			X	
<i>Littorina striata</i>	X										X			X
<i>Manzonina castanea</i>														
<i>Turritella turbona</i>			X											
<i>Bittium reticulatum</i>	X		X	X			X	X			X		X	X
<i>Polinices lacteus</i>	X	X			X			X						
<i>Erosaria spurca</i>	X		X					X			X			
<i>Phalium undulatum</i>	X		X					X		X		X		
<i>Cymatium sp.</i>														
<i>Ranella olearia</i>	X		X	X				X		X		X		
<i>Hexaplex duplex</i>		X						X						
<i>Thais haemastoma</i>	X		X	X				X		X	X	X		X
<i>Columbella rustica</i>	X		X	X			X				X		X	X
<i>Mitrella sp.</i>														
<i>Nitidella ocellata</i>	X	X			X									
<i>Nassarius reticulatus</i>	X	X	X	X				X		X		X		
<i>Nassarius sp.</i>														
<i>Latirus sp.</i>														
<i>Gibberula miliaria</i>	X		X	X										
<i>Mitra fusca</i>	X	X	X					X						
<i>Bela laevigata</i>			X	X										
<i>Epitonium pulchellum</i>	X		X	X				X						
<i>Epitonium sp.</i>														
<i>Basisulcata lepida</i>			X	X										
<i>Retusa umbilicata</i>		X	X	X					X					
<i>Bula cf. striata</i>	X		X					X					X	
<i>Pseudotorinia architae</i>														
<b>Bivalvos</b>														
<i>Chlamys flexuosa</i>	X		X					X	X	X			X	
<i>Pecten sp.</i>														
<i>Linga adansoni</i>	X	X						X		X		X		
<i>Loripes lacteus</i>	X	X	X	X			X	X		X		X		
<i>Megaxinus appendiculata</i>	X			X				X	X	X		X		
<i>Acanthocardia echinata</i>	X	X	X					X		X		X		
<i>Callista chione</i>	X	X	X	X				X		X		X		
<i>Venus verrucosa</i>	X	X	X	X			X	X		X	X	X		

TABLA 1. Síntesis de los datos de distribución y paleoecológicos de las especies estudiadas. M.: Macaronesia; W Áf.: África occidental; Mted: Mediterráneo; Atl. N: Atlántico Norte; Car: Caribe; Sup.: supralitoral; Mes.: mesolitoral; Inf.: infralitoral; Bat.: batial; B: blando; D: duro; Inf.: infáunico; Epif.: epifitos; Rocas: sustrato rocoso.

tes de las regiones biogeográficas próximas. En cuanto a los datos ecológicos, dominan las especies de ambientes arenoso-fangosos, siendo la mayoría especies típicamente inframareales y de hábitos infáunicos (TABLA 1).

En cuanto a los atributos tafonómicos estudiados (FIG. 2), la fauna representa prácticamente el 80 % del volumen de la muestra, y la totalidad de los restos conserva concha aragonítica, con porcentajes moderados de fragmentación y altos de pérdida de color, y un 20% de indicios de bioturbación (depredación). La pérdida de ornamentación y la articulación de las conchas de bivalvos presentan un porcentaje muy bajo, con proporción muy similar de valvas izquierdas y derechas.

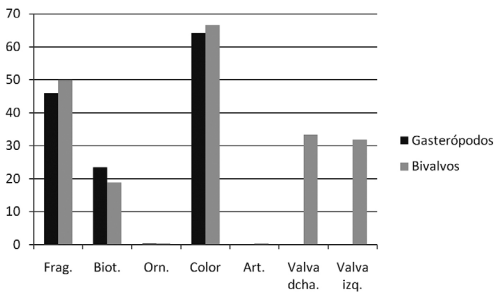


FIG. 2. Resultados de los atributos tafonómicos presentes en la tafocenosis de San Andrés.

## Discusión

El análisis de la asociación faunística que conforma la tafocenosis de San Andrés nos indica que es muy similar a la asociación faunística que puebla actualmente los fondos de Canarias. Las poblaciones de bivalvos en las islas occidentales son actualmente poco importantes, al tratarse de islas con plataformas insulares de reducidas dimensiones y escasas zonas de fondos móviles, y aguas oligotróficas. Por ello, es posible que la alta abundancia de moluscos bivalvos en el depósito estudiado esté relacionada con un periodo de alta productividad, provocado por una intensificación del régimen de vientos alisios y, consecuentemente, del afloramiento de aguas

profundas. Este refuerzo de los alisios se ha asociado a la terminación del último periodo glacial (Moreno et al., 2002).

El estudio tafonómico de los materiales colectados indica que fueron depositados en un ambiente de baja energía y con una tasa de sedimentación baja a intermedia, dados los altos valores de desarticulación y la ausencia de selección por tamaños de las conchas. Esto concuerda también con una fragmentación moderada y un bajo índice de abrasión. Estos atributos tafonómicos son característicos de ambientes submareales de entre 4 y 10 m de profundidad (Meldahl & Flessa, 1990).

## Agradecimientos

Al profesor Alberto Brito por sus comentarios acerca de los datos bionómicos de la zona de estudio.

## Referencias

- García-Talavera, F. (1990). Sobre la presencia de *Strombus latus* Gmel. (Mollusca, Mesogastropoda) en el Cuaternario marino de Tenerife. *Home-naje al Profesor Dr. Telesforo Bravo* 1: 375-382.
- García-Talavera, F., Kardas, S.J. & Richards, H.G. (1978). Quaternary marine mollusks from Tenerife, Canary Islands. *The Nautilus* 92: 97-102.
- Meldahl, K.H. & Flessa, K.W. (1990). Taphonomic pathways and comparative biofacies and taphofacies in a recent intertidal/shallow shelf environment. *Lethaia* 23(1): 43-60.
- Moreno, A., Targarona, J., Henderiks, J., Canals, M., Freudenthal, T. & Meggers, H. (2001). Orbital forcing of dust supply to the North Canary Basin over the last 250 kyrs. *Quaternary Science Reviews* 20: 1327-1339.
- Moreno, A., Nave, S., Kuhlmann, H., Canals, M., Targarona, J., Freudenthal, T. & Abrantes, F. (2002). Productivity response in the North Canary Basin to climate changes during the last 250,000 yr: a multi-proxy approach. *Earth and Planetary Science Letters* 196: 147-159
- Zazo, C., Goy, J.L., Hillaire-Marcel, C., González Delgado, J.A., Soler, V., Ghaleb, B. & Dabrio, C.J. (2003). Registro de los cambios de nivel del mar durante el Cuaternario en las Islas Canarias occidentales (Tenerife y La Palma). *Estudios Geológicos* 59: 133-144.

## **TUPINAMBIS SP. FROM THE QUATERNARY OF ARGENTINA: UNDESCRIBED SPECIMENS FROM OLD COLLECTIONS**

Bolet, A.<sup>1</sup> & Evans, S.E.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont/Universitat Autònoma de Barcelona, Carrer Escola Industrial 23, 08201, Sabadell, Catalunya, Spain; arnau.bolet@icp.cat

<sup>2</sup> Department of Cell and Developmental Biology, University College London, Gower Street, London WC1E6BT, UK; ucgasue@ucl.ac.uk

### **Resumen**

En este trabajo se describen tres especímenes inéditos de lagarto tupinambino procedentes del Cuaternario de Argentina depositados en la colección del American Museum of Natural History de Nueva York. Los restos son fragmentarios pero claramente referibles al género *Tupinambis* (Mioceno-Actualidad), y contribuyen al todavía incompleto conocimiento sobre la historia evolutiva de los teiidos tupinambinos, un grupo de lagartos endémicos de Sudamérica importante en reconstrucciones paleoambientales.

**Palabras clave:** Squamata, lagartos, Teiidae, Tupinambinae, *Tupinambis*, Argentina

### **Abstract**

Here we describe three previously unreported tupinambine lizard specimens from the Quaternary of Argentina held in the collections of the American Museum of Natural History, New York. The remains are fragmentary but are clearly referable to the Miocene-Recent genus *Tupinambis*. As such, they contribute to our limited knowledge of the evolutionary history of tupinambine teiids, an endemic South American lizard group that is important in palaeoenvironmental reconstructions.

**Keywords:** Squamata, lizards, Teiidae, Tupinambinae, *Tupinambis*, Argentina



## Introduction

Tupinambines are a small clade of large extant South-American teiid lizards incorporating *Tupinambis*, *Dracaena*, *Callopostes* and *Crocodylurus*. Fossils referable to the clade have been recovered from several Miocene to Holocene localities in Argentina (e.g. Ameghino, 1893; Albino et al., 2006, 2009; Brizuela & Albino, 2004, 2008a, b), Colombia (Estes, 1961), Bolivia (Hoffstetter, 1963, 1968), Brazil (Hsiou, 2007; Hsiou et al., 2009), Uruguay (Ubilla & Perea, 1999) and Peru (Pujos et al., 2009). Miocene tupinambines from Patagonia show the southernmost distribution of the group, indicating warmer conditions for the region than those that exist today (Albino, 2011). The uplift of the Patagonian Andes, and the resulting decrease in temperature and increase in aridity led to a northwards contraction in tupinambine distribution (Albino, 2011). This process is reflected in the poorer quality of the Quaternary record. We present here previously undescribed tupinambine material from Argentina housed in the American Museum of Natural History (AMNH). Two dentary fragments (FR 2380 and FR 2381) were recovered in the 19<sup>th</sup> century. They formed part of a collection that Edward Drinker Cope purchased from Florentino Ameghino when

they met at Paris in 1878. After the death of Cope, the specimens became part of the AMNH collections. Unfortunately, the localities were not recorded, and the only information on their provenance is that they are from the Pleistocene (Pampean) of Argentina. The two specimens were first labelled as *Podinema* cf. *tequixis* and then as *Tejus* cf. *tequixis* but, as far as we know, they have never been described. A third dentary (AMNH FR 3763) was found in 1949 and purchased by the AMNH from C.J. Risso Dominguez in 1957. It comes from Punta Chapadketral (Argentina), with a Chapadmalalan (Pliocene) age, and was labelled as an indeterminated lizard.

## Description

### SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

SQUAMATA Oppel, 1811  
 SCINCOMORPHA Camp, 1923  
 TEIIDAE Gray, 1827  
 TUPINAMBINAE Presch, 1974  
*Tupinambis* Daudin, 1803

*Tupinambis* sp.

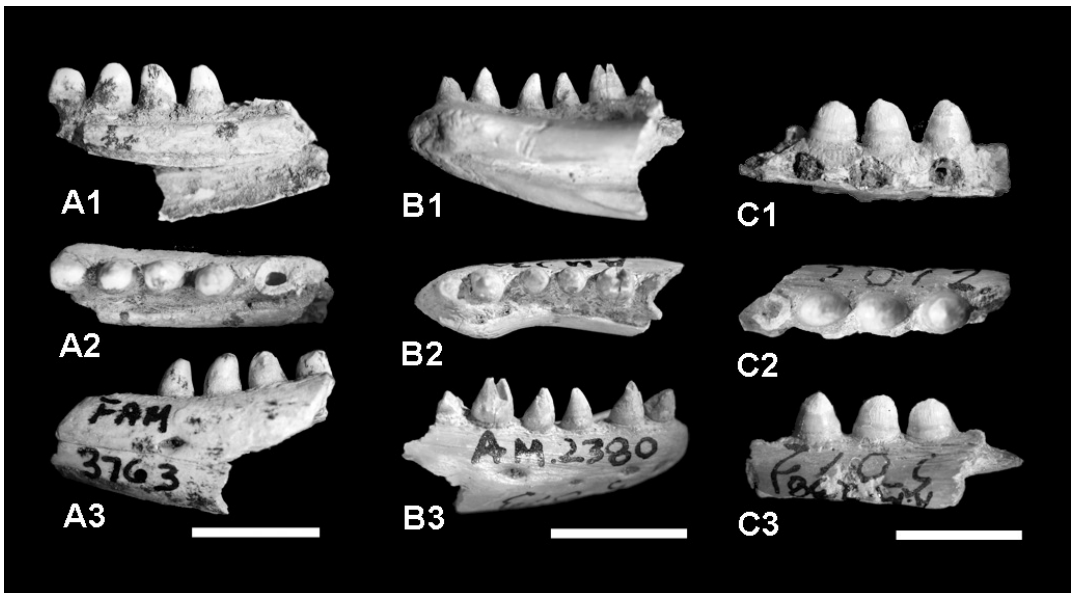


FIG 1. *Tupinambis* sp. remains from the AMNH collection. **A:** AMNH FR 3763, fragment of left dentary in lingual (A1), occlusal (A2) and labial (A3) views. **B:** AMNH FR 2380, anterior fragment of right dentary in lingual (B1), occlusal (B2) and labial (B3) views. **C:** AMNH FR 2381, posterior fragment of ?left dentary in lingual (C1), occlusal (C2) and labial (C3) views. Scale bars are 10 mm.

Referred material: AMNH FR 3763, Punta Chapadketral, Chapadmalalan (Pliocene). AMNH FR 2380 and 2381, locality unknown, Pampean (Pleistocene).

Remarks: The lack of locality data for the three specimens hampers discussion of paleobiogeography, but also casts doubt on the age reported on their labels. The reported ages need therefore to be taken with caution.

AMNH FR 3763 (FIG. 1A) is a fragment of left dentary with four complete teeth. The crowns are conical, robust, unicuspid and slightly recurved. The bases of the teeth are close to one another, but do not touch and are surrounded by a build up of cementum which does not cover the sulcus dentalis. Resorption pits are present although these are almost entirely covered by sediment. The subdental shelf is well developed, and the sulcus dentalis is well defined, although partially filled with matrix. The meckelian canal is wide and ventrolaterally open, and the presence of a large deep splenial can be inferred. A large labial foramen is preserved at the level of the fourth tooth.

AMNH FR 2380 (FIG. 1B) is the anterior part of a right dentary preserving five complete teeth and one broken one. The implantation is subpleurodont, with a large amount of cementum around the tooth bases. There are two large resorption pits at the bases of the first two teeth and one under the fifth. The subdental shelf is well developed, and the sulcus dentalis is well-defined. The meckelian canal is open ventrolaterally along the preserved portion of the bone. The bone and dentition are robust, and reduction of anterior teeth is not marked. The anterior four teeth are unicuspid, conical and slightly recurved. The second tooth is almost as large as the fifth. The latter is damaged, but seems unicuspid and straight, and it is larger than those in front of it. The sixth tooth is broken and all but the base has been lost. The interdental spaces are small, but the tooth bases do not touch each other. There are several labial foramina, of which the last (at the level of the fourth tooth) is largest.

AMNH FR 2381 (FIG. 1C) is interpreted as a fragment of left dentary because the resorption pits are larger and more numerous than those typically found on the maxilla. The specimen bears three teeth corresponding to a more posterior region of the tooth row than that in AMNH FR 2380. The interdental spaces are smaller and the teeth are blunter (molariform) but still conical and unicus-

pid. The last preserved tooth has a crest on both sides of the cusp and all teeth have well marked lingual and labial striae. The implantation is subpleurodont and each tooth has a large resorption pit situated in a basal or anterobasal position. The last contains part of a replacement tooth.

## Results and discussion

The characters described above allow attribution of the three specimens to the Tupinambinae. Among tupinambine teiids, blunt posterior teeth and large size differentiate *Tupinambis*, *Dracaena* and *Paradracaena* from the remaining taxa, but both *Dracaena* and *Paradracaena* have dome-shaped crushing posterior teeth that form low, labiolingually widened plates (Albino et al., 2009). The teeth preserved in AMNH FR 3763 and 2381 are also from a posterior position in the tooth row but lack this specialised morphology. AMNH FR 2380 preserves only anterior teeth, but even in this specimen the enlarged pointed fifth and presumably sixth teeth resemble those of *Tupinambis* more closely than either *Dracaena* or *Paradracaena*. In *Paradracaena* the medium-sized first tooth is followed by five small teeth. The sixth tooth is conical, but is much smaller than the seventh. In *Dracaena*, unlike AMNH FR 2380, the anterior teeth are relatively small, and there is an abrupt change to the enlarged dome-shaped teeth at, or before, the sixth position. Presch (1974) reported that tooth positions 5 to 10 or 11 in *Dracaena* contain enlarged crushing plates, while Dalrymple (1979) stated that 8 of the 12 teeth are molariform, this is from the fifth tooth position backwards. Moreover, a large amount of cementum surrounds the bases of the teeth in *Dracaena* and *Paradracaena*, completely covering the sulcus dentalis (subpleurodont condition of Presch, 1974). This covering is less extensive in AMNH FR 3763 and 2380 (not covering the sulcus dentalis). Furthermore, in contrast to AMNH 2380, the tupinambines *Crocodylus* and *Callopiestes* lack blunt posterior teeth, and the latter has an anteriorly restricted meckelian canal (Brizuela & Albino, 2004). Moreover, *Crocodylus* has more bicuspid teeth in the middle of the row than *Tupinambis* (Presch, 1974), and none of the preserved teeth of the AMNH material are bicuspid (note that the last but one tooth in AMNH FR 2380, FIG. 1B, is broken, not bicuspid). The large size of the AMNH specimen also militates against referral to *Crocodylus* and *Callopiestes*.

No consistent osteological differences have been reported between the jaws and dentitions of extant species of *Tupinambis*, so the fossil specimens described here cannot be referred to species (Brizuela & Albino, 2004). Furthermore, their fragmentary nature and the lack of locality data preclude discussion of paleobiogeography.

### Conclusions

This previously undescribed material is clearly referable to *Tupinambis* sp. Although neither the age nor locality are known, the specimens contribute information on intrageneric variation in fossil *Tupinambis*. This will gain relevance as our understanding of species level systematics improves as, for example, with the study of intraspecific dental variation (Brizuela & Albino, 2010) and the description of new fossil species (Hsiou, 2008).

### Acknowledgements

AB wants to thank Carl Mehling and Mark Norrell for the facilities offered when visiting the AMNH and for access to the specimens described herein. AB was funded by FPI grant (BES-2009-026731) associated with the project CGL2008-06533-C03-01/BTE (Ministerio de Ciencia e Innovación, Spain). Funding for a two months stay at the AMNH in 2011 came from the EEBB program of the same grant.

### References

- Albino, A.M. (2011). Evolution of Squamata Reptiles in Patagonia based on the fossil record. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 441-457.
- Albino, A.M., Brizuela, S. & Montalvo, C.I. (2006). New *Tupinambis* remains from the Late Miocene of Argentina and a review of the South American Miocene teiids. *Journal of Herpetology* 40(2): 206-213.
- Albino, A.M., Tomassini, R., & Brizuela, S. (2009). Presencia del lagarto teiido *Tupinambis* en la Formación Monte Hermoso de Farola Monte Hermoso, sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 46(1): 177-187.
- Ameghino, F. (1893). Sobre la presencia de vertebrados de aspecto mesozoico en la Formación Santacruceña de Patagonia austral. *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires* 1: 75-84.
- Brizuela, S. & Albino, A.M. (2004). The earliest *Tupinambis* teiid from South America and its palaeoenvironmental significance. *Journal of Herpetology* 38: 113-119.
- Brizuela, S. & Albino, A.M. (2008a). Re-evaluation of type material of “*Diasemosaurus occidentalis*” Ameghino and “*Dibolosodon typicus*” Ameghino (Squamata: Teiidae) from the Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 253-257.
- Brizuela, S. & Albino, A.M. (2008b). *Tupinambis* teiids from the middle Miocene of north-western Patagonia (Argentina). *Amphibia-Reptilia* 29: 425-431.
- Brizuela, S. & Albino, A.M. (2010). Variaciones dentarias en *Tupinambis merianae* (Squamata: Teiidae). *Cuadernos de herpetología* 24(1): 5-16.
- Dalrymple, G.H. (1979). On the jaw mechanism of the snail-crushing lizards, *Dracaena* Daudin 1802 (Reptilia, Lacertilia, Teiidae). *Journal of Herpetology* 13(3): 303-311.
- Estes, R. (1961). Miocene lizards from Colombia, South America. *Breviora* 143: 1-11.
- Hoffstetter, R. (1963). La faune pléistocène de Tarija (Bolivie). Note préliminaire. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (Série 2)* 35 (2): 195-203.
- Hoffstetter, R. (1968). Ñuapua, un gisement de vertébrés pleistocènes dans de chaco Bolivien. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (Série 2)* 40(4): 823-836.
- Hsiou, A.S. (2007). A new Teiidae species (Squamata, Scincomorpha) from the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista brasileira de Paleontologia* 10(3): 181-194.
- Hsiou, A.S., Albino, A. & Ferigolo, J. (2009). First lizard remains (Teiidae) from the Miocene of Brazil (Solimões Formation). *Revista brasileira de Paleontologia* 12(3): 225-230.
- Presch, W. (1974). A survey of the dentition of the macroteiid lizards (Teiidae: Lacertilia). *Herpetologica* 30: 344-349.
- Pujos, F., Albino, A.M., Baby, P. & Guyot, J.L. (2009). Presence of the extinct lizard *Paradracaena* (Teiidae) in the Middle Miocene of the Peruvian Amazon. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29(2): 594-598.
- Ubilla, M. & Perea, D. (1999). Quaternary vertebrates of Uruguay: A biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. In *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* (eds. Rabassa, J., Salemme, M.), pp. 75-90. Rotterdam: A.A. Blakema Publishers.

## GEO-SCHOOLS: BUSCANDO NUEVAS MANERAS DE ENSEÑAR GEOLOGÍA EN LA ENSEÑANZA SECUNDARIA EUROPEA

Calonge, A.<sup>1</sup>, Meléndez, G.<sup>2</sup> & Fermeli, G.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Dpto. Geología, Univ. Alcalá, N.II Km 33,6. E-28871, Alcalá de Henares, Madrid, Spain; a.calonge@uah.es

<sup>2</sup> Dpto. C. Tierra, Univ. Zaragoza, c./ P. Cerbuna 12, 50009, Zaragoza, Spain; gmelende@unizar.es

<sup>3</sup> Dpt. of Hist. Geology and Palaeontology, Faculty of Geology and Geoenvironment, National and Kapodistrian University of Athens, Panepistimiopolis, 15784, Zographou, Athens, Greece; gfermeli@geol.uoa.gr

### Resumen

GEO-schools es un proyecto de la Unión Europea subvencionado por el Programa de Aprendizaje Permanente. El principal objetivo del proyecto es definir el “Marco de referencia de principios de alfabetización Geocientífica”, que debería impartirse en los centros de Enseñanza Secundaria de los países europeos participantes. El proyecto se ha estructurado en: a) reducir el bache entre los conocimientos científicos y los conocimientos geocientíficos adquiridos en la escuela; b) reforzar los conocimientos de los maestros y la capacidad de los estudiantes a la hora de valorar y apreciar las geociencias; c) mejorar las aptitudes pedagógicas de Geociencias en la enseñanza europea; d) establecer y mantener un consorcio de investigación en el marco de la didáctica Geocientífica; y e) apoyar la educación para la sostenibilidad. Las áreas clave para el desarrollo de este proyecto son: investigación en la comparación de los currículos, una investigación sobre los intereses, un glosario de términos geológicos y una variedad de módulos de materias de enseñanza.

**Palabras clave:** Geología, Enseñanza Secundaria, nuevas metodologías, geoconservación

### Abstract

GEO-schools is an European Union project supported by the Lifelong Learning Programme. The main target of the project is defining a “Framework on geosciences literacy principles” for the general European citizens, to serve as a general guideline for the revision of obligatory school curricula in secondary schools of the participant countries. The main aims of the project are: a) bridging the gap between scientific knowledge and school knowledge in geosciences; b) increasing the knowledge of teachers and the ability of students in valuing and appreciating geosciences; c) improving educational skills of Geosciences in the European school environment; d) establishing and sustaining a consortium on research and initiatives on Geosciences didactics; and e) supporting Education for sustainability. The key areas of the development of the project are a curriculum comparison research, an interest research, a geosciences dictionary and a variety of subject teaching modules.

**Keywords** Geology, Secondary Education, new methodologies, geoheritage

## Introducción

Durante los últimos años, los cambios llevados a cabo en materia de educación no han favorecido a los contenidos geológicos, que han ido reduciendo su presencia en los currícula oficiales europeos. Este hecho producirá inevitablemente la caída de estudiantes que se matriculen en estudios universitarios vinculados con la Geología y esto repercutirá en la falta de geólogos en la sociedad (Meléndez et al., 2006, 2007). La Comisión de Educación Europea es consciente de esta circunstancia, ya que faltan ciudadanos europeos mínimamente formados en Geología. Además, se ha incrementado entre los jóvenes el escepticismo respecto a la Geología en particular y las Ciencias en general.

En este marco surge el Proyecto Geo-schools, cuyo principal objetivo es formar e informar geológicamente a los ciudadanos del futuro (Fermeli et al., 2011). Asimismo se pretende encontrar una manera eficaz de hacer participar a los estudiantes y profesores de geociencias mediante nuevas fórmulas para llevar a cabo el proceso enseñanza-aprendizaje.

## Proyecto Geo-schools

El primer propósito de Geo-schools es definir el “Marco de referencia de principios de alfabetización Geocientífica” que debería impartirse en los centros europeos para la enseñanza obligatoria. Para ello el proyecto se estructura en cuatro temas principales:

(a) Investigación en la comparación de los currículos: examinar la situación de la enseñanza de la Geología en países europeos (España, Portugal, Italia, Austria y Grecia) durante la Enseñanza Secundaria, en términos de qué se enseña y cómo se enseña. Además, la investigación pretende analizar el contenido geológico de los libros de texto para las escuelas de Enseñanza Secundaria.

(b) Glosario de términos geológicos: relación de los principales conceptos geológicos y su definición. Este apartado contempla la confección y edición de un “diccionario” sencillo (léxico geológico) en el que los alumnos de Enseñanza Primaria y Secundaria puedan encontrar significados claros y accesibles de los términos especializados. El Glosario será multilingüe, editado en todas las lenguas de los países participantes en el proyecto, y su difusión se realizará a través de la página web del

proyecto y en soporte digital (CD-DVD). Se prevé además que esté convenientemente ilustrado para incrementar su comprensión.

(c) Propuestas alternativas a la enseñanza tradicional resultado de la investigación sobre los intereses: proponer metodologías de enseñanza que fomenten el interés de los estudiantes de Ciencias de la Tierra, tales como Geo-recorridos (*Geo-trails*) que incluyan geotopos con valor educacional, científico y didáctico. La investigación se basará en el análisis cuantitativo de los cuestionarios que se distribuirán al menos a 20 profesores de Enseñanza Secundaria, y a más de 600 alumnos.

(d) Variedad de módulos de materias de enseñanza: el objetivo final de esta parte del proyecto es encontrar formas efectivas de participación de los estudiantes y profesores de Ciencias de la Tierra en un nuevo enfoque del proceso enseñanza-aprendizaje que considere a la Geología en el mismo nivel que otras ciencias como Biología, Química o Física en la Enseñanza Secundaria. La Geología proporciona respuestas a algunas cuestiones fundamentales desde el punto de vista científico. El planeta Tierra, y los cambios que en él se han producido a lo largo de los tiempos no constituyen solamente el objetivo específico de una determinada ciencia, sino que son un bien cultural cuyo conocimiento debe extenderse a toda la sociedad. Por otro lado, la Geología es una ciencia cuyo laboratorio se encuentra en el entorno. Por esta razón, el trabajo de campo es el punto de partida de cualquier estudio geológico. Geo-schools propone un cambio didáctico profundo, es decir, combinar metodologías de enseñanzas tradicionales y actividades de campo que favorezcan formas de enseñar Geología más activas y participativas. Una propuesta consistiría en proponer Georecorridos (*geotrails*) que incluyeran geotopos con valores educativos, así como Geoparques, centros de interpretación, museos, etc.

Además el proyecto contará con: (1) una página web dinámica multilingüe (al menos en portugués, español, italiano, griego y alemán) diseñada por la compañía ChannelDoubler para facilitar las necesidades de los profesores de Enseñanza Secundaria con respecto a algunas herramientas especialmente diseñadas en el proyecto; (2) un Boletín Informativo electrónico (e-Newsletter) cuyos objetivos son difundir a la sociedad en general la importancia de una formación geológica sólida e informar sobre el avance del proyecto de forma cuatrimestral. El desarrollo del proyecto se articu-

lará en torno a una serie de conferencias o encuentros periódicos (Geoschools periodical Meetings) que incluirán la participación de profesores y alumnos. El primero de estos encuentros será organizado por el Geopark Naturtejo en Portugal en noviembre de 2011.

### Conclusión

El proyecto Geo-schools pretende mejorar los conocimientos geológicos de los estudiantes de Enseñanza Secundaria y apuesta por una alfabetización geológica elemental en toda Europa. Asimismo tratará de proporcionar herramientas para ayudar a superar el rechazo que ciertos profesores de Ciencias sienten hacia la Geología, haciéndolos capaces de comprender y transmitir al alumnado los conceptos fundamentales que controlan la dinámica de la Tierra y de tomar decisiones responsables sobre la Tierra como un sistema global. La enseñanza no universitaria debe ofrecer a todo ciudadano europeo una formación básica que le permita conocer, valorar y participar en aquellas cuestiones que le afectan. Es preciso transmitir la idea de que la Geología debe ocupar una posición significativa, no sólo como conocimiento cultural, sino como necesidad para crear vocaciones y poder atender al relevo generacional. Resultaría paradójico que los programas educativos europeos no situaran a la Geología en el lugar que demanda la sociedad actual para su desarrollo.

### Agradecimientos

Este trabajo forma parte del Proyecto internacional, EU Project: Geo-Schools, subvencionado por Lifelong Learning Programme (EACEA-LLP).

### Referencias

Fermeli, G., Meléndez, G., Calonge, A., Dermitzakis, M., Steininger, F., Koutsouveli, A., Neto de Carvalho, C., Rodrigues, J., D'Arpa, C. & Di Patti, C. (2011). GEOschools: La enseñanza innovadora de las ciencias de la Tierra en la Escuela Secundaria y la concienciación sobre el patrimonio geológico de la sociedad. In *Avances y retos en la conservación del Patrimonio Geológico en España. Actas de la IX Reunión*

*Nacional de la Comisión de Patrimonio Geológico (Sociedad Geológica de España)* (eds. E. Fernández-Martínez y R. Castaño de Luis), pp. 120-124. León: Universidad de León.

Meléndez, G., Fermeli, G. & Koutsouveli, A. (2006). Teaching Geology and geological heritage in secondary schools: similar approaches in spanish and greek schools. ProGeo symposium: «Safeguarding our Geological Heritage». Sept 2006, Kiev and Kamianets-Podil'sky, Ukraine. Abstracts vol.: 11-12.

Meléndez, G., Fermeli, G. & Koutsouveli, A. (2007). Analyzing Geology textbooks for secondary school curricula in Greece and Spain: Educational use of geological heritage. Proceedings 11<sup>th</sup> International Congress 2007. Athens, Greece. *Bull. Geol. Soc. Greece* vol. XXXVII: 1819-1832.



## PRELIMINARY REPORT ON THE VERTEBRATE ASSEMBLAGE OF THE ODÈN OUTCROPS (CARNIAN, LATE TRIASSIC) OF THE PYRENEAN BASIN, CATALONIA

Cartanya, J.<sup>1,2</sup>, Fortuny, J.<sup>1</sup>, Sellés, A.G.<sup>1</sup>, Bolet, A.<sup>1</sup>, Petruzzelli, M.<sup>1</sup>, Solà, E.<sup>3</sup>, Sagarra, A.<sup>1</sup> & Galobart, À.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona; joan.cartanya@icp.cat, josep.fortuny@icp.cat, albert.garcia@icp.cat, arnau.bolet@icp.cat, angel.galobart@icp.cat

<sup>2</sup> Centre d'Història Natural de la Conca de Barberà, C/ Pedrera nº 2, E-43400, Montblanc, Tarragona, Spain

<sup>3</sup> Departament de Genètica, Universitat de Barcelona, Avinguda Diagonal, 645, 08028, Barcelona, Spain

### Resumen

Se presentan los resultados preliminares obtenidos del trabajo de campo realizado durante el año 2010 en los afloramientos de Odèn (Carniense, Triásico tardío) en la cuenca Pirenaica. La mayoría de los restos se atribuyen a actinopterygios. Como previamente denotado, estos afloramientos preservan miembros de la familia Saurichthyidae, pero aquí presentamos los primeros restos asignados a Peltopleuridae y Halecomorpha. Escasos restos de reptiles marinos fueron también recuperados y asignados al grupo de los sauropterygios, siendo la segunda cita de este grupo para esta cuenca.

**Palabras clave:** Triásico, actinopterygios, Cuenca Pirenaica, Carniense, sauropterygios

### Abstract

We report the preliminary results obtained from the fieldwork accomplished during 2010 at the Odèn outcrops (Carnian, Late Triassic) of the Pyrenean Basin. Most of the remains are referred to actinopterygians. As previously noted, the outcrops yielded members of Saurichthyidae, but herein we present the first remains assigned to Peltopleuridae and Halecomorpha. Scarce remains of marine reptiles were also recovered and assigned to sauropterygians, representing the second occurrence for this basin.

**Keywords:** Triassic, actinopterygians, Pyrenean basin, Carnian, sauropterygians



## Introduction

Triassic localities bearing vertebrate remains are scarce in the Iberian Peninsula (Sanz et al., 1993; Fortuny et al., 2011). This lack of fossil record is especially relevant in the Carnian (Late Triassic), with just four vertebrate localities known. For the last years, new fieldwork in the Triassic is providing new localities and specimens. We report the preliminary results of the Odèn outcrops (Solsonès, Lleida Province, Pyrenean Basin). These outcrops are placed in the upper part of the Muschelkalk facies and are represented by laminated limestones and rare mudstones. A chronostratigraphical work dated the outcrops as Carnian (Calvet et al., 1993). Odèn is known as a vertebrate-bearing locality since 1964, when Lehman reported the presence of postcranial material assigned to *Saurichthys* (Actinopterygii), as well as invertebrate remains (echinoderms and bivalves). Herein we briefly describe new vertebrate remains recovered during the paleontological campaign of 2010 at Can Xivill locality, including ichthyofauna (actinopterygians) and marine reptiles (sauropterygians).

## Material and methods

During the paleontological campaign 203 remains were recovered. Most of the material (189 remains) belongs to actinopterygians; many of them preserved as a part and a counterpart. However, only a small fraction of the actinopterygian specimens could be assessed with confidence due to the fragmentary nature of the material. Thus, 32 specimens can be assigned to three different actinopterygian groups: Saurichthyidae, Peltopleuridae and Halecomorpha. Marine reptile bones, although scarce, were also recovered. Just six remains could be tentatively referred to sauropterygia. Finally, it should be pointed out that invertebrate remains (mostly bivalves) were also recovered.

## Results and discussion

Ichthyofauna represents 93% of the total remains recovered. Regarding the Saurichthyidae, this family was widely distributed and abundant in most Triassic localities with actinopterygians.

In Can Xivill locality, it represents the 2,5% of the recovered remains; all the specimens are poorly preserved, without any trace of organic tissues, but presenting a clear impression of the jaws. The morphology of the jaws in this family is unique with long, slender and acuminate snouts. Previously, Lehman (1964) referred to the genus *Saurichthys* some postcranial material recovered in these outcrops and more recently Fortuny et al. (2011) assigned to this same genus two additional saurichthyid jaws with teeth from the same outcrops. Regarding the Halecomorpha group, several specimens are assigned to it. These specimens show an approximate length of 45 mm, being the length of the skull around 23% of the total. They have large orbits, representing approximately the 30% of the length of the skull. The body is covered with ganoid scales with a denticulated posterior margin. The characters that allow us to refer these specimens to Halecomorpha are the presence of a long simplectic that forms part of the double articulation with the lower jaw, a notch or concavity on the posterior margin of the maxilla, and a supramandibular notch. Of these three characters, the third is clear, while the other two are only tentatively identified and further preparation of the specimens is required to assess with confidence these characters (Arratia & Herzog, 2009). Finally, 80% of the actinopterygians recovered are tentatively referred to the family Peltopleuridae. They are not well preserved, but their relatively high abundance allows us to observe several important characters. The diagnostic characters for *Peltopleurus* (after Lombardo, 1999) are: fusiform body with one horizontal row of very high scales on the lateral side of the trunk, covering up to two thirds of the height of the body; maxilla with a narrow anterior suborbital region and a postorbital expansion; wide and semicircular opercular region; caudal fin externally symmetrical, vertical preopercular, axial lobe of the body short and with at least six epaxial radii. All these characters have been confirmed for the Odèn material with the exception of the maxilla morphology and the epaxial radii of the caudal fin, for which some doubts still remain. Further research should allow us to assign these specimens to *Peltopleurus* or to a different taxon of this family.

Marine reptiles were present in this site. Most of the remains recovered were found in close association (although not articulated). However, the similar size of bones could indicate that all of them belong to a single specimen. The general morphology of the bones clearly shows affinities with sauropterygians (e.g. pachypleurosaur), and represents the second occurrence of sauropterygians in the Late Triassic of the Pyrenean Basin (Fortuny et al., 2011).

### Conclusions

The preliminary analysis of the vertebrate remains recovered in the 2010 paleontological campaign confirmed the presence of the actinopterygian family Saurichthyidae. Other actinopterygian groups such as Peltopleuridae and Halecomorpha are reported for the first time for the outcrops of Odèn. Marine reptile bones are referred to Sauropterygia. More detailed works still in progress and the recovering of additional material will probably provide additional information on this interesting Late Triassic vertebrate assemblage.

### Acknowledgements

We want to thank the field crew that helped to recover the Odèn material, and Jaume Gallemlí (Museu de Geologia de Barcelona) for support and sharing information about the locality and access to the material under his care. Special thanks to Ajuntament d'Odèn and Centre de Natura d'Odèn for their logistic support. Fieldwork was undertaken with grants from Direcció General del Patrimoni Cultural (Departament de Cultura, Generalitat de Catalunya).

### References

- Arratia, G. & Herzog, A. (2009). A new Halecomorph fish from the middle Triassic of Switzerland and its systematic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(4): 838-849.
- Calvet, F., Solé de Porta, N. & Salvany, J.M. (1993): Cronoestratigrafía (Palinología) del Triásico Sudpirenaico y del Pirineo Vasco-Cantábrico. *Acta Geologica Hispanica* 28(4): 33-48.
- Fortuny, J., Bolet, A., Sellés, A.G., Cartanyà, J. & Galobart, À. (2011). New insights on the Permian and Triassic vertebrates from the Iberian Peninsula with emphasis on the Pyrenean and Catalanian basins. *Journal of Iberian Geology* 37(1): 65-86.
- Lehman, J.P. (1964). Étude d'un saurichthyidé de la région d'Oden (Espagne). *Annales de Paleontologie (Vertébrés)* 50(1): 23-30.
- Lombardo, C. (1999). Sexual dimorphism in a new species of the actinopterygian *Peltopleurus* from the Triassic of the northern Italy. *Palaentology* 42(4): 741-760.
- Sanz, J. L., Alafont, L. S. & Moratalla, J. J. (1993). Triassic reptile faunas from Spain. *Paleontologia Lombarda della Società di Scienze Naturali del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 2: 153-164.



## LA POLÉMICA EN TORNO A LA MASTEROMETRÍA

Casinos, A.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Biología Animal, Universidad de Barcelona, Diagonal, 645, 08028, Barcelona; [acasinos@ub.edu](mailto:acasinos@ub.edu)

### Resumen

Se lleva a cabo una revisión de la polémica generada en torno al significado, desde el punto de vista de la teoría evolutiva, de los trabajos de Crusafont y Truyols sobre la biometría de la mandíbula inferior de los carnívoros. La polémica se analiza en el contexto del neodarwinismo y de las supuestas implicaciones ortogénicas.

**Palabras clave:** teoría evolutiva, neodarwinismo, ortogénesis

### Abstract

The work of Crusafont and Truyols on the biometry of the carnivore mandible is reviewed, focusing on the polemics about its supposed orthogenetic sense, and its implications for the evolutionary theory, especially from a Neo-Darwinian point of view.

**Keywords:** evolutionary theory, Neo-Darwinism, orthogenesis

En la década de 1950 vieron la luz diversos trabajos referentes a la evolución de la mandíbula inferior de los carnívoros (Crusafont & Truyols, 1953, 1956, 1957, 1958a, b). La metodología fue establecida por Crusafont y Truyols (1953, 1956). Se desarrolló sobre dos cuestiones complementarias, tal y como revisa Simpson (1965). Por una parte, un estudio sobre la mandíbula inferior de los fisípedos basándose en la utilización de dos ángulos ( $\alpha$  y  $\beta$ ). El valor relativo de ambos ángulos debiera caracterizar la capacidad “carnívoros” de los diferentes grupos estudiados. Por ejemplo, los úrsidos se considerarían como “hipocarnívoros”, condición que implicaría un bajo valor de  $\alpha$  y un valor alto de  $\beta$ . Los mismos ejemplares eran también analizados en términos de dimensiones horizontales, tomadas sobre la dentición de la mandíbula inferior, denominadas P, C y T, que sumadas supondrían la longitud total de la serie dentaria. Dos de esas variables (C y T) serían recíprocas. C se incrementaría y T decrecería con el aumento de la especialización “carnívoros” de las especies, mientras que P sería menos variable y menos regular.

La posible capacidad de predicción evolutiva de esas propuestas biométricas (“masterométricas”, según la nomenclatura utilizada por los autores) fue revisada críticamente por Simpson (1965). El propósito del presente estudio es analizar el debate que generaron las propuestas de Crusafont y Truyols desde el punto de vista de las implicaciones para la teoría evolutiva.

Puede considerarse que la polémica fue originada por Lehman (1962), quien en un artículo que casi se podría calificar de ajuste de cuentas con el neodarwinismo (no demasiado apreciado en algunos círculos científicos franceses, en aquel momento histórico) consideró que los estudios masterométricos de Crusafont y Truyols eran un argumento a favor de la tipología y de la ortogénesis. Además, en el citado trabajo, Lehman se permitía ironizar sobre el hecho que el trabajo de Crusafont y Truyols (1956) hubiera sido publicado en *Evolution* como una concesión (*fair play*) respecto a la supuesta ortodoxia neodarwinista de la revista. Simpson (1965) acusó el golpe como un ataque a la teoría de la síntesis y rechazando, un tanto airadamente, lo que él entendía, por parte de Lehman, como acusación de censura hacia los trabajos que no estaban de acuerdo con el neodarwinismo. La revisión de Simpson, anteriormente aludida, al trabajo de Crusafont y Truyols fue ex-

tremadamente escrupulosa, difícil de interpretar en algunos aspectos, dada la transformación en su significado que han experimentado determinados términos, tales como anagénesis. En cualquier caso destacaba el esfuerzo desarrollado para cuantificar aspectos de la evolución de los carnívoros que, hasta el momento, tan sólo se había abordado desde el punto de vista cualitativo. Acababa afirmando que aunque algunas de las conclusiones teóricas de la investigación de Crusafont y Truyols podían ser objetadas, en ningún caso incidían sobre las discusiones en torno a las diferentes teorías evolutivas, empezando por la sintética.

La respuesta de Crusafont y Truyols (1966) se publicó también en *Evolution*. Iba principalmente dirigida a responder a las objeciones que había hecho Simpson (1965) desde el punto de vista estrictamente operativo. De todas maneras, Crusafont y Truyols no eludieron el debate teórico. Citaban al comienzo de su artículo a Simpson y el descargo que les hacía de cualquier contradicción con la teoría de la síntesis, para pasar inmediatamente a citar otros autores, como queriendo desmarcarse de la defensa que el paleontólogo americano había hecho de ellos y de su trabajo. Mencionaban el ya citado trabajo de Lehman (1962), y a Heuts (1960) y Blanc (1958), para precisamente reforzar la idea de que sus investigaciones constituían una evidencia a favor de la tipogénesis y la ortogénesis. Puede decirse en consecuencia que de manera más o menos explícita rechazaban la “protección” que les había ofrecido Simpson para “cobijarlos” dentro de la ortodoxia de la síntesis. Al final del artículo, la decantación a favor de la ortogénesis era clara: el papel de la selección natural no sería otro que forzar o favorecer las tendencias inherentes en un determinado proceso evolutivo.

Las diferencias entre Crusafont y Truyols (1956) y Crusafont y Truyols (1966) son más que evidentes. La argumentación empírica ha quedado notablemente reducida, en beneficio de la especulativa. La afirmación “possibly exists another type of reason than that of rationality” es más que transparente, sobre todo cuando se apunta la posibilidad de que esa otra razón eluda la ciencia para entrar (“to pass over into”) en la metafísica o en la metabiología (sic). Aparecen ya citas a Teilhard de Chardin.

La polémica tuvo sin duda una muy amplia audiencia. Tan sólo así se entiende que en un libro de texto de morfología comparada de

los cordados, aquella quedara recogida (Pirlot, 1969), y en forma de la crítica más dura a que fueron sometidas las mencionadas interpretaciones ortogenéticas.

Pirlot criticaba en gran parte la terminología empleada, que no consideraba adecuada. Por ejemplo, el término *sintetotipo*, que implicaba desde el origen la capacidad de definir preespecializaciones contenidas en el tipo primitivo. Con menor razón, a mi entender, expresaba su desacuerdo con que la curva de regresión entre los dos ángulos recibiera el calificativo de *canónica*. En síntesis, criticaba globalmente la ambigüedad terminológica conceptual.

Resumiendo, respecto al debate en su conjunto, se podrían resaltar las siguientes cuestiones: 1. Utilización muy temprana de la investigación de Crusafont y Truyols por ciertos adversarios de la teoría de la síntesis para poner en duda alguno de sus principios, como la variación al azar; 2. Intento de Simpson para integrar el pensamiento de Crusafont y Truyols dentro de lo que podría calificarse de "ortodoxia neodarwinista". 3. Deriva clara entre los trabajos de Crusafont y Truyols publicados en 1956 y 1966, respectivamente, que convirtió lo que podía interpretarse como una vaga posibilidad de ortogénesis, en una asunción total de esa opinión, con un rechazo más que explícito de la posibilidad de integración que Simpson ofrecía. En ese contexto, recordar que es precisamente en esos diez años que transcurren entre 1956 y 1966, cuando Crusafont inicia su orientación no estrictamente empírica (véase, por ejemplo, Crusafont, 1964, 1965), utilizando una terminología que puede sintetizarse en la frase con la que Pirlot (1969) acaba su crítica: "Son palabras que yo apruebo enteramente pero en otro lugar" (cursiva en el original).

### Agradecimientos

Este trabajo está incluido en el programa CGL2008-00832/BOS (Ministerio de Ciencia e Innovación).

### Referencias

- Blanc, A.C. (1958). Una confirma cuantitativa della Cosmolisi. *Bolletino de la Società Geologica Italiana* 1-3: 100-108.
- Crusafont, M. (1964). La ley recurrente de complejidad consciencia, al día. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona* 702: 66 pp.
- Crusafont, M. (1965). Neo-darwinismo y ortogenetismo: un intento de conciliación. *Atlántida* 16: 394-401.
- Crusafont, M. & Truyols, J. (1953). Un ensayo goniométrico sobre la carnífera inferior de los fisípedos. *Estudios Geológicos, Instituto de Investigaciones Geológicas "Lucas Mallada"* 18: 225-256.
- Crusafont, M. & Truyols, J. (1956). A biometric study of the evolution of the fissiped carnivores. *Evolution* 10: 314-332.
- Crusafont, M. & Truyols, J. (1957). Estudios masterométricos en la evolución de los fisípedos. *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España* 68: 83-224.
- Crusafont, M. & Truyols, J. (1958a). A quantitative study of stasigenesis in fissipede carnivores. *Nature* 181: 289-290.
- Crusafont, M. & Truyols, J. (1958b). Masterometría, sintetotipo y evolución. *Boletín de la real Sociedad Española de Historia Natural* 56: 73-84.
- Crusafont, M. & Truyols, J. (1966). Masterometry and evolution, again. *Evolution* 20: 204-210.
- Heuts, M.J. (1960). Discussion sur les bases du Neodarwinisme. Dyalogue autour d'une asymptote. *Archives de Philosophie, Paris* 23: 59-78.
- Lehman, J.-P. (1962). Paléontologie et théories modernes de l'évolution. *L'Année Biologique* 1: 407-419.
- Pirlot, P. (1969). *Morphologie évolutive des Chordés*. Montréal: Presses de l'Université de Montréal. Traducción castellana: *Morfología evolutiva de los cordados*, 1976. Barcelona: Ediciones Omega, 966 pp.
- Simpson, G.G. (1965). A review of masterometry. *Evolution* 19: 249-255.



# EL SIGNIFICADO PALEOBIOGEOGRÁFICO DE QUEBRADA FIERA (MENDOZA) EN EL OLIGOCENO TARDÍO SUDAMERICANO

Cerdeño, E.<sup>1</sup>, Vera, B.<sup>1</sup>, Combina, A.M.<sup>2</sup> & Pujos, F.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Paleontología, IANIGLA, Centro Científico Tecnológico CONICET Mendoza, Avda. Ruiz Leal s/n, 5500, Mendoza, Argentina; espe@mendoza-conicet.gob.ar, bvera@mendoza-conicet.gob.ar, fpujos@mendoza-conicet.gob.ar

<sup>2</sup> Departamento de Ciencias Aplicadas, Universidad Nacional de La Rioja, Dr. Luis M. De La Fuente s/n, 5300, La Rioja, Argentina; ana.maria.combina@gmail.com

## Resumen

El yacimiento de Quebrada Fiera (Mendoza, Argentina) está aportando nuevos datos sobre la distribución y la evolución de los mamíferos sudamericanos de la edad de mamíferos Deseadense. Recientemente se han publicado los restos de notoungulados de las familias Notohippidae y Archaeohyracidae. Los estudios en curso sobre otras familias de ungulados nativos, metaterios, xenartros y roedores, recuperados en Quebrada Fiera, incrementará el conocimiento de esta fauna. De forma preliminar, el conjunto faunístico aparece como una mezcla de taxones: por un lado, con afinidades patagónicas y, por otro, relacionados con especies conocidas en latitudes bajas (Bolivia), al mismo tiempo que cuenta con representantes exclusivos como *Mendozahippus* (Notohippidae). El avance de las investigaciones permitirá comprender mejor el papel del área de Mendoza en las distribuciones paleobiogeográfica y bioestratigráfica de los mamíferos sudamericanos del Oligoceno tardío.

**Palabras clave:** mamíferos, Deseadense, Oligoceno tardío, Mendoza, Argentina

## Abstract

The late Oligocene fauna from Quebrada Fiera (Mendoza, Argentina) is providing new data on the distribution and evolution of South American Deseadan mammals. Descriptions of notoungulate of the families Notohippidae and Archaeohyracidae have been recently published. Studies in progress on other native ungulates, metatheria, xenarthra, and rodents from Quebrada Fiera will increase the knowledge of this fauna. Preliminarily, the faunal association appears as a mix of taxa. On the one hand, with Patagonian affinities; on the other hand, related to species known from lower latitudes (Bolivia), together with exclusive taxa such as *Mendozahippus* (Notohippidae). The ongoing research will allow a better understanding of the role of Mendoza area in the paleobiogeographic and biostratigraphic context of the South American Oligocene mammals.

**Keywords:** mammals, Deseadan, late Oligocene, Mendoza, Argentina



## Introducción

El conocimiento de los mamíferos fósiles extra-patagónicos en Argentina y otras áreas sudamericanas tiene una historia relativamente corta en la Paleontología de América del Sur. En este contexto, la fauna de Mendoza ha sido estudiada escasamente, aun cuando sirvió de base para la definición de las edades de mamíferos Divisaderense y Huayqueriense (Pascual et al., 1965). El yacimiento de Quebrada Fiera se localiza en el extremo sur de la provincia de Mendoza (36° 33' 13,3" S, 69° 42' 3,5" W; 1406 m de altitud; FIG. 1). Descubierta durante una prospección geológica en los años setenta, Gorroño et al. (1979) detallaron sus características estratigráficas y proporcionaron una lista faunística preliminar atribuible a la edad Deseadense (Oligoceno tardío) por la presencia de un taxón típico, *Pyrotherium*, al que se sumó *Proborhyaena gigantea* (Bond & Pascual, 1983). El nivel fosilífero de Quebrada Fiera es reconocido actualmente como la base de la Formación Agua de la Piedra (Combina & Nullo, 2008). Hasta el momento, no se han obtenido dataciones absolutas de estos niveles, pero se asume una edad >19 Ma, que es la datación correspondiente a las coladas basálticas del Basalto Palaoco que suprayace discordante a los niveles con fósiles (Combina & Nullo, 2011). Los nuevos proyectos de investigación desarrollados desde 2006 han permitido retomar los estudios en este área. El nuevo material encontrado incluye restos de aves, nuevos marsupiales carnívoros, xenartros, un roedor y numerosos ungulados nativos.

## Los mamíferos de Quebrada Fiera

Los Notohippidae (Toxodontia) son notoungulados de talla media-grande, con dentición completa braquiodonta. Se registran desde el Eoceno hasta el Mioceno temprano. En Quebrada Fiera se recuperaron un cráneo completo con dos metatarsos asociados, fragmentos de maxilares y dientes aislados que permitieron reconocer un nuevo taxón, *Mendozahippus fierensis*, afín a *Rhynchippus* de Patagonia y Bolivia, pero con rasgos particulares que lo separan de otros notohípidos (Cerdeño & Vera, 2010).

Los Archaeohyracidae son notoungulados pequeños e hipsodontos, cuyos últimos registros corresponden al Deseadense de Bolivia, Argentina

y Uruguay. En Quebrada Fiera se ha reconocido mayormente *Archaeohyrax suniensis* (Cerdeño et al., 2010), una especie abundante en Salla, Bolivia (Billet et al., 2009). Junto a ella, se reconoció un segundo taxón similar a *Archaeotypotherium propheticus* de Chile, especie característica de la edad Tinguiririquense (Oligoceno temprano) en Chile y Argentina, y quizá presente en el Deseadense de Uruguay (Croft et al., 2003).

Hay otras cinco familias de notoungulados en Quebrada Fiera. De Leontinidae se encontraron un cráneo casi completo con las vértebras cervicales en conexión, fragmentos maxilares y mandibulares y huesos postcraneales. Preliminarmente, se atribuyen al género *Scarritia* y probablemente constituyan una especie nueva. Los Homalodotheriidae se han reconocido a partir de métopodos y falanges, cuya morfología típica muestra convergencias con los perisodáctilos calicoterios del Hemisferio Norte. Los Toxodontidae están pobremente representados, pero hay varios fragmentos dentarios atribuibles a *Proadinotherium*, género conocido en el Deseadense de Patagonia. Entre los Hegetotheriidae hay un hegetoterino similar a *Prohegetotherium schiaffinoi* de Salla y varios ejemplares de paquiruquinos asignables a *Prosotherium*. Entre los Interatheriidae, se ha identificado preliminarmente el género patagónico *Plagiarthrus* y un posible taxón nuevo. La ausencia de Mesotheriidae en Quebrada Fiera contrasta con la abundancia registrada en otras localidades deseadenses.

Los Pyrotheria están representados por un cráneo y una mandíbula de *Pyrotherium*, así como algunos huesos postcraneales de gran talla asignables a este taxón. Su estudio permitirá establecer sus afinidades respecto a las especies patagónicas (*Pyrotherium romeroi*) y boliviana (*P. macfaddeni*) de este género. Los litopternos están mal representados y por ahora no permiten una determinación taxonómica más precisa.

Los Xenarthra incluyen restos de tardígrados (Mylodontidae y Megalonychidae) y de cingulados (Dasypodidae y Glyptodontidae). Los milodontes corresponderían al género patagónico *Octodontotherium*, con semejanzas también con ejemplares de Lacayani, Bolivia (Pujos et al., 2008). Un resto mandibular pertenece a un Megalonychidae de tamaño similar a *Deseadognathus* de Patagonia. Se reconocen varias especies de armadillos y placas de al menos dos gliptodontes, *Glyptatelus* y *?Clypeotherium*, ambos conocidos en Patagonia.

Se encontró una única mandíbula de roedor, probablemente de un *Acaremyidae*, muy similar al presente en Salla (M.E. Pérez & A. Candela, com. pers.). Los metaterios carnívoros (*Borhyaenidae*) tienen dos representantes patagónicos: *Proborhyaena gigantea* (Bond & Pascual, 1983) y *Pharsophorus* (A.M. Forasiepi, com. pers.), pero también se ha encontrado un ejemplar diminuto (maxilar y mandíbula asociados) con caracteres únicos que representa, sin duda, un taxón nuevo (Forasiepi et al., 2010).

### Consideraciones paleobiogeográficas

Las asociaciones faunísticas de edad Deseadense se conocieron principalmente en localidades de Patagonia como Cabeza Blanca y Scarrit Pocket (Chubut) o La Flecha (Santa Cruz). Posteriormente, la fauna boliviana de Salla (Kay et al., 1998) mostró diferencias significativas con las faunas deseadenses patagónicas. Más tarde se han dado a conocer otras localidades extrapatagónicas, pero los datos publicados son generales, con pocas descripciones detalladas. Entre ellas: Formación Fray Bentos (Argentina y Uruguay), Lacayani (Bolivia), Formación Moquegua (Perú), Formación Tremembé (Brasil), Río Maipo-Formación Abanico (Chile) y, con dudas sobre la edad, Santa Rosa (Perú) (ver referencias en Cerdeño et al., 2010).

La información que proporciona Quebrada Fiera está ampliando notablemente el conocimiento sobre las faunas del Oligoceno tardío sudamericano. En este sentido, los arqueohirácidos permiten una correlación clara con Salla, por la presencia de *A. suniensis* (Billet et al., 2009; Cerdeño et al., 2010), mientras que la presencia de hegetoterios paquiruquinos establece semejanzas con la fauna deseadense de Patagonia, donde se registra una diversidad alta de este grupo (Reguero et al., 2007), al contrario que en Bolivia y Uruguay. Por su parte, *Mendozahippus* es un notohípido basal no tan cercano a otros taxones deseadenses como podría esperarse (Cerdeño & Vera, 2010). Los xenartros muestran mayor similitud con las formas de Patagonia que con Salla. La ausencia de *Mesotheriidae* contrasta tanto con localidades de Patagonia como de latitudes bajas. Finalmente, los metaterios y el roedor de Quebrada Fiera también muestran similitudes y diferencias respecto a los taxones bolivianos y patagónicos.

En conjunto, los mamíferos de Quebrada Fiera apoyan la idea de una asociación faunística mezclada que incluye taxones conocidos del norte y del sur del subcontinente, junto a formas autóctonas. Esto podría explicarse por la posición latitudinal intermedia de Mendoza y, en general, del centro-oeste argentino en el contexto paleogeográfico del Oligoceno

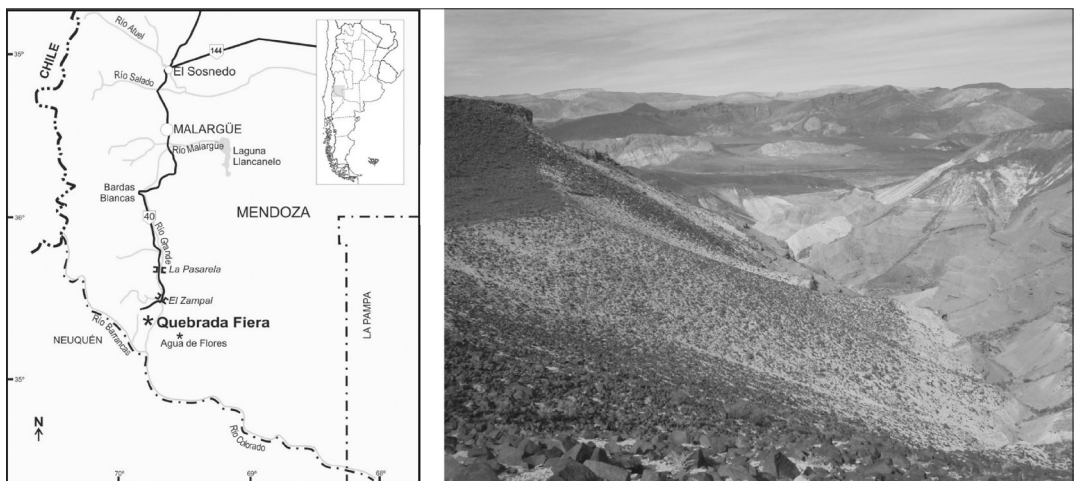


FIG. 1. Localización geográfica del yacimiento de Quebrada Fiera (Mendoza) y vista general de los niveles fosilíferos. Foto B. Vera.

de América del Sur. Los estudios en curso de esta fauna mendocina aportarán nuevos datos que permitirán ampliar el conocimiento de la diversidad, la evolución y la distribución geográfica de los mamíferos oligocenos sudamericanos.

### Agradecimientos

A todos los participantes en los trabajos de campo y de gabinete sobre Quebrada Fiera. Al CONICET (Argentina), por el apoyo económico de las investigaciones en Mendoza a través de los proyectos PIP 5132 y PIP 1723.

### Referencias

- Billet, G., Patterson, B. & De Muizon, C. (2009). Craniodental anatomy of late Oligocene archaehyracids (Notoungulata, Mammalia) from Bolivia and Argentina and new phylogenetic hypotheses. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 458-509.
- Bond, M. & Pascual, R. (1983). Nuevos y elocuentes restos craneanos de *Proborhyaena gigantea* Ameghino, 1897 (Marsupialia, Borhyaenidae, Proborhyaeninae) de la Edad Deseadense. Un ejemplo de coevolución. *Ameghiniana* 20: 47-60.
- Cerdeño, E. & Vera, B. (2010). *Mendozahippus fierensis* gen. et sp. nov., new Notohippidae (Notoungulata) from the late Oligocene of Mendoza (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1805-1817.
- Cerdeño, E., Reguero, M.A. & Vera, B. (2010). Deseadan Archaeohyracidae (Notoungulata) from Quebrada Fiera (Mendoza, Argentina) in the paleobiogeographic context of the South American late Oligocene. *Journal of Paleontology* 84: 1177-1187.
- Combina, A.M. & Nullo, F. (2008). El "diacronismo" de la Formación Agua de la Piedra (Terciario, Mendoza). *Actas XVII Congreso Geológico Argentino (Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires)* 1: 85-86.
- Combina, A.M. & Nullo, F. (2011). Ciclos tectónicos, volcánicos y sedimentarios del Cenozoico del sur de Mendoza- Argentina (35°-37° S y 69°30' W). *Andean Geology* 38: 198-218.
- Croft, D.A., Bond, M., Flynn, J.J., Reguero, M. & Wyss, A.R. (2003). Large archaehyracids (Typotheria, Notoungulata) from Central Chile and Patagonia, including a revision of *Archaeotypotherium*. *Fieldiana, Geology* 49: 1-38.
- Forasiepi, A.M., Goin, F.J., Sigé, B. & Cerdeño, E. (2010). A new, insectivoran-like metatherian from western Argentina (Quebrada Fiera, Mendoza Province, Deseadan Age, late Oligocene). *X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología (La Plata, Argentina)*: 82.
- Gorroño, R., Pascual, R. & Pombo, R. (1979). Hallazgo de mamíferos eógenos en el sur de Mendoza. Su implicancia en las dataciones de los "rodados lustrosos" y del primer episodio orogénico del Terciario en esa región. *VII Congreso Geológico Argentino, Neuquén (1978), Actas*: 475-487.
- Kay, R.F., MacFadden, B.J., Madden, R.H., Sandeman, H. & Anaya, F. (1998). Revised age of the Salla Beds, Bolivia, and its bearing on the age of the Deseadan South American land mammal "Age". *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 189-199.
- Pascual, R., Ortega, E.J., Gondar, D. & Tonni, E.P. (1965). Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellos del territorio bonaerense. *Anales Comisión de Investigaciones Científicas de Buenos Aires* 6: 165-193.
- Pujos, F., Carlini, A.A., Cerdeño, E. & Prámparo, M. (2008). Preliminary report of Deseadan sloths from Quebrada Fiera (Mendoza Province, Argentina). *III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Resúmenes*: 206.
- Reguero, M.A., Dozo, M.T. & Cerdeño, E. (2007). A poorly known rodent-like mammal (Pachyrhukhinae, Hegetotheriidae, Notoungulata) from the Deseadan (Late Oligocene) of Argentina. Paleoeology, biogeography and radiation of the rodent-like ungulates in South America. *Journal of Paleontology* 81: 1298-1304.

# ESTUDIO PRELIMINAR DE LOS BRAQUIÓPODOS DE LAS ARENISCAS DE GLAUZY DEL ORDOVÍCICO SUPERIOR DE LA MONTAÑA NEGRA, FRANCIA

Colmenar, J.<sup>1</sup>, Villas, E.<sup>1</sup> & Vizcaïno, D.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Área de Paleontología, Dpto. CC. de la Tierra, Universidad de Zaragoza, Pedro Cerbuna 12, E-50009, Zaragoza; colmenar@unizar.es, villas@unizar.es

<sup>2</sup> 7 rue Jean-Baptiste Chardin, Maquens, F-11090, Carcassonne (Francia); daniel.vizcaino@wanadoo.fr

## Resumen

En el presente trabajo se aborda el estudio taxonómico de la fauna de braquiópodos presente en las Areniscas de Glauzy, una Formación del Ordovícico Superior de la Montaña Negra (Francia). En ausencia de fósiles de esqueleto orgánico que permitan precisar la edad de la formación, el estudio de esta fauna debe permitir datar de manera aproximada la formación, y correlacionarla con otras equivalentes del Ordovícico Superior del suroeste de Europa, además de permitir realizar inferencias paleoecológicas. En el material estudiado encontramos una asociación de baja diversidad, como es típico en otras formaciones de edad equivalente en el margen norte de Gondwana, con un total de 5 taxones entre los que destaca un nuevo género y especie de la familia Platyorthidae, además de taxones de otras cuatro familias diferentes, algunos típicos de la Provincia Mediterránea, como los géneros *Svobodaina* y *Triplesia*, y otros con afinidad avalónica, como *Hedstroemina* y *Longvillia*.

**Palabras clave:** braquiópodos, Ordovícico Superior, Montaña Negra, Provincia Mediterránea

## Abstract

In this work the taxonomical study of the brachiopod fauna present in the Glauzy Sandstones from France is carried out. In the absence of organic skeleton fossils that allow precisising the age of the formation, the study of this fauna can permit to date approximately the formation and correlate it with other equivalent Upper Ordovician formations from southwestern Europe, as well as to make palaeological inferences. In the studied material we find an association with low diversity, as is typical in other formations equivalent in age in the North margin of Gondwana, with a total of 5 taxa among which a new genus and species of the family Platyorthidae stands out, together with taxa of four different families, some typical from the Mediterranean Province, as the genera *Svobodaina* and *Triplesia*, and others with avalonian affinity as *Hedstroemina* and *Longvillia*.

**Keywords:** brachiopods, Upper Ordovician, Montagne Noire, Mediterranean Province

## Antecedentes

El primer trabajo en el que se citan las Areniscas de Glauzy corresponde a Fournet y Graff (1849), quienes mencionan la presencia de unas areniscas en el Petit Glauzy, un monte situado a unos 2 km al sur de la localidad de Vailhan, Hérault (Francia). Estos autores datan erróneamente las areniscas como Devónico y no será hasta el trabajo llevado a cabo por de Rouville (1869) cuando se atribuye una edad Caradoc a ésta Formación por su posición estratigráfica, inmediatamente infrayacente a los “Schistes noirs à Cardioles”, una Formación del Silúrico. Poco después Graff (1874) describe en detalle las Areniscas de Glauzy y menciona un primer listado a nivel genérico de los taxones que contiene, principalmente equinodermos y braquiópodos. En años posteriores otros autores como von Koenen (1886), Frech (1887), Bergeron (1889, 1890), y de Rouville y Delage (1892) completan el listado faunístico de Graff hasta citar un total de 20 taxones entre los que destacan braquiópodos y trilobites y, en menor medida, equinodermos y gasterópodos. El primer trabajo específico sobre la fauna del Ordovícico Superior de la Montaña Negra es el que lleva a cabo Dreyfuss (1948) en el que cita un total de 70 taxones, algunos de ellos nuevos, entre los que se encuentran cistoideos, briozoos, braquiópodos, gasterópodos, tentaculídeos y trilobites. Por último, años después, Havlíček (1981) realiza una revisión de los braquiópodos descritos y citados en el Ordovícico Superior de la Montaña Negra.

## Objetivos

Los objetivos que nos hemos marcado para este trabajo son mejorar el conocimiento actual de la Fauna de *Svobodaina*, partiendo del estudio de la Arenisca de Glauzy, de manera que podamos datar la formación, correlacionarla con otras equivalentes del Ordovícico Superior en España, Portugal, Francia, Cerdeña, Alpes Cárnicos, República Checa y Marruecos, y en un futuro conocer de forma precisa cuándo se produce la entrada de la Fauna de *Nicolella* en cada una de las regiones del margen norte de Gondwana.

## Problemática

Havlíček (1981) realiza un detallado trabajo taxonómico en el que describe un nuevo género y 12 especies nuevas además de citar numerosos taxones típicos de la Provincia Mediterránea (Fauna de *Svobodaina*) y otros inmigrantes procedentes de regiones más cálidas (Fauna de *Nicolella*) que colonizan la región mediterránea durante el evento de calentamiento global previo a la glaciación Hirnantense, conocido como evento Boda (Fortey & Cocks, 2005), sustituyendo en las asociaciones del Katiense de la Provincia Mediterránea a la Fauna de *Svobodaina* típica de aguas frías. En la Montaña Negra, Havlíček (1981) encuentra que la Fauna de *Nicolella* totalmente desarrollada coexiste con la de *Svobodaina*, a diferencia de en otras regiones próximas paleogeográficamente como España, donde Villas (1995) encuentra bien diferenciadas las faunas, del mismo modo que Leone et al. (1991) en Cerdeña. El problema es que el material que estudió Dreyfuss (1948), y que revisa Havlíček en dicho trabajo, procede de décadas de muestreo en la zona. Havlíček indica que los braquiópodos estudiados proceden de dos tipos diferentes de rocas y tres yacimientos principales: de la secuencia clástica o Arenisca de Glauzy (=Grès à Trinucleus, Dreyfuss, 1948) que aflora en una trinchera de ferrocarril situada a 2 km al este de la localidad de Gabian, y de la secuencia carbonatada suprayacente (=Calcaires et marnes schisteuses, Dreyfuss, 1948) que aflora en unos campos de vides al suroeste de la granja llamada “La Grange du Pin” y al sur del “Petit Glauzy”, situado unos 2 km al sur de la localidad de Vailhan.

## Resultados y discusión

Para resolver esta problemática hemos visitado los tres yacimientos de los que procedía el material estudiado por Havlíček (1981) y un cuarto en el “Grand Glauzy” donde nos hemos podido hacer una idea de la estratigrafía de ambas secuencias y los taxones presentes en cada uno de los yacimientos. Hemos observado que en la trinchera de ferrocarril, donde Havlíček citaba la mezcla de faunas y un total de 15 taxones, así como en el “Petit Glauzy”, se encuentra toda la sucesión del Ordovícico Superior, las Areniscas de Glauzy y las calizas y margas suprayacentes, lo

que pudo llevar a Havlíček a cometer un error a la hora de determinar la posición estratigráfica de los ejemplares recogidos en dichas localidades. En el muestreo realizado en la Arenisca de Glauzy en estas localidades hemos encontrado un total de 5 taxones (a diferencia de los 15 citados por Havlíček) entre los que destaca un nuevo género y especie de la familia Platyorthidae, además de taxones de otras cuatro familias diferentes, algunos típicos de la Provincia Mediterránea, como los géneros *Svobodaina* y *Triplesia*, y otros con afinidad avalónica, como *Hedstroemina* y *Longvillia*. Esta baja diversidad concuerda con la esperada para la Fauna de *Svobodaina*, una asociación típica de aguas frías, lo que estaría acorde con los datos conocidos para España y Cerdeña. La Fauna de *Nicolella* y el taxón que le da nombre, *Nicolella actoniae*, sólo se encuentran en las calizas y margas suprayacentes a la Arenisca de Glauzy. Todo esto refuerza la idea de que en la Arenisca de Glauzy no existe la mezcla de faunas sugerida por Havlíček, sino que la Fauna de *Nicolella* plenamente desarrollada entra más tarde en la región mediterránea, coincidiendo con el desarrollo de carbonatos en latitudes altas como consecuencia del evento Boda.

### Agradecimientos

Este estudio es una contribución al proyecto E-17 Patrimonio y Museo Paleontológico del Departamento de Ciencia, Tecnología y Universidad del Gobierno de Aragón.

### Referencias

- Bergeron, J. (1889). Étude géologique du Massif ancien situé au S du Plateau central. These. *Annales des Sciences Géologiques* 22: 1-632.
- Bergeron, J. (1890). Sur une nouvelle forme de Trilobite de la famille des *Calymenidae* (genre *Calymenella*). *Bulletin de la Société géologique de France* (3<sup>a</sup> serie) 18: 365-371.
- Dreyfuss, M. (1948). Contribution a l'étude géologique et paleontologique de l'Ordovicien Supérieur de la Montagne Noire. *Memorials de la Société Géologique de France* 58: 1-63.
- Fortey, R. A. & Cocks, L. R. M. (2005). Late Ordovician global warming - The Boda event. *Geology* 33: 405-408.
- Fournet, J. & Graff, M. (1849). Note sur les terrains des environs de Neffiez et de Roujan (département de l'Hérault). *Bulletin de la Société Géologique de France* (2<sup>a</sup> série) 6: 625-629.
- Frech, F. (1887). Die Paläozoischen bildungen von Cabrières (Languedoc). *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 39: 360-488.
- Graff, M. (1874). Notice sur les Terrains Paléozoïques du Département de l'Hérault. Lyon: Société Scientifique et Industrielle. 68 pp.
- Havlíček, V. (1981). Upper Ordovician brachiopods from the Montagne Noire. *Paleontographica* Abt. A. 176: 1-34.
- Koenen, A. von (1886). Ueber neue cystideen aus den Caradoc-schichten der gegend von Montpellier. *Neues Jahrbuch für Mineralogie* 2: 246-254.
- Leone, F., Hamman, W., Serpagli, E. & Villas, E. (1991): *Bolletino della Societa Paleontologica Italiana* 30: 201-235.
- Rouville, P. G. de (1869). Session de la Société Géologique de France à Montpellier (octobre 1868). Montpellier: Imprimerie de Boehm et fils 154 pp.
- Rouville, P. G. de & Delage, A. (1892). Géologie de la région de Cabrières (Hérault), in-4°, 89 p. Carte géologique 1/40000. Montpellier: Imprimerie Firmin & Montane.
- Villas, E. (1995). Caradoc through early Ashgill brachiopods from the Central-Iberian Zone (Central Spain). *Geobios* 28: 49-84.



## LA SECCIÓN DE RÍO ARGOS (CARAVACA, MURCIA), CANDIDATA A GSSP DEL LÍMITE HAUTERIVIENSE-BARREMIENSE (CRETÁCICO INFERIOR)

Company, M.<sup>1</sup>, Aguado, R.<sup>2</sup>, Baudin, F.<sup>3</sup>, Coccioni, R.<sup>4</sup>, Deconinck, J.F.<sup>5</sup>, Frontalini, F.<sup>4</sup>, Giusberti, L.<sup>6</sup>, Martínez, M.<sup>5</sup>, Moiroud, M.<sup>5</sup>, O'Dogherty, L.<sup>7</sup>, Pellenard, P.<sup>5</sup>, Rawson, P.F.<sup>8</sup>, Riquier, L.<sup>5</sup>, Romero, G.<sup>9</sup>, Sandoval, J.<sup>1</sup>, Tavera, J.M.<sup>1</sup> & Weissert, H.<sup>10</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Universidad de Granada, Granada, España; mcompany@ugr.es

<sup>2</sup> Departamento de Geología, Universidad de Jaén, Linares, España; raguado@ujaen.es

<sup>3</sup> UMR 7193 iSTeP, CNRS/Université Paris 06, Paris Cedex 05, Francia; francois.baudin@upmc.fr

<sup>4</sup> Dipartimento di Scienze della Terra, della Vita e dell'Ambiente, Università di Urbino, Italia; rodolfo.coccioni@uniurb.it

<sup>5</sup> UMR 5561 Biogéosciences, CNRS/Université de Bourgogne, Dijon, Francia; jean-francois.deconinck@u-bourgogne.fr

<sup>6</sup> Dipartimento di Geoscienze, Università di Padova, Padova, Italia; luca.giusberti@unipd.it

<sup>7</sup> Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Cádiz, Puerto Real, España; luis.odogherty@uca.es

<sup>8</sup> Centre for Marine and Environmental Sciences, University of Hull, Reino Unido; peter.rawson1@btinternet.com

<sup>9</sup> Departamento de Química Agrícola, Geología y Edafología, Universidad de Murcia, Murcia, España; gromero@um.es

<sup>10</sup> Department of Earth Sciences, ETH Zentrum, Zurich, Suiza; helmi@erdw.ethz.ch

### Resumen

Esta comunicación constituye un avance de la propuesta formal de la sección de río Argos (Caravaca, Murcia) como estratotipo global (GSSP) del límite Hauteriviense-Barremiense (Cretácico inferior). Con ese objetivo se ha llevado a cabo un estudio estratigráfico integrado de la sección que incluye análisis bioestratigráficos para diversos grupos de organismos (ammonoideos, foraminíferos y nanofósiles calcáreos), estratigrafía de isótopos estables, variación en el contenido en materia orgánica y un análisis cicloestratigráfico basado en diferentes metodologías. También es posible establecer una correlación indirecta bastante precisa con la escala magnetoestratigráfica. Finalmente se indican las medidas de protección existentes y previstas para la sección.

**Palabras clave:** Cretácico, Barremiense, GSSP, bioestratigrafía, quimioestratigrafía, cicloestratigrafía

### Abstract

This communication is a preliminary presentation of the formal proposal of the Río Argos section (Caravaca, SE Spain) as global stratotype (GSSP) for the Hauterivian-Barremian boundary (Lower Cretaceous). To this aim, we have performed an integrated stratigraphic study including biostratigraphic analyses for different fossil groups (ammonites, foraminifers and calcareous nannofossils), stable isotope stratigraphy, variation in the organic matter content, and a multi-proxy cyclostratigraphic analysis. An indirect correlation with the magnetostratigraphic scale is also possible. Finally, the current and foreseen protection measures for the section are also indicated.

**Keywords:** Cretaceous, Barremian, GSSP, biostratigraphy, chemostratigraphy, cyclostratigraphy



## Introducción

Durante el 2º Simposio Internacional sobre los límites de los pisos del Cretácico, celebrado en Bruselas en 1995, los miembros del grupo de trabajo del Barremiense, tras analizar las diversas propuestas presentadas, aprobaron por amplia mayoría proponer la primera aparición de la especie de ammonites *Taveraidiscus hugii*, como evento marcador del límite Hauteriviense-Barremiense. Al mismo tiempo, se recomendaba la sección del río Argos (Caravaca, SE de España) como la más adecuada para convertirse en estratotipo global (GSSP) de dicho límite. Durante los últimos años, hemos llevado a cabo un estudio estratigráfico integrado de dicha sección con objeto de elaborar la propuesta formal de la misma como GSSP de la base del Barremiense. Ese estudio ha incluido análisis bioestratigráficos para diversos grupos de organismos (ammonoideos, foraminíferos y nanofósiles calcáreos), estratigrafía de isótopos estables, variación en el contenido en materia orgánica y un análisis cicloestratigráfico basado en diferentes metodologías. En esta comunicación presentamos un avance de los resultados obtenidos en ese estudio. La propuesta definitiva deberá ser aprobada por la Subcomisión Internacional de Estratigrafía del Cretácico y ratificada por la Comisión Internacional de Estratigrafía.

## Localización geográfica y encuadre geológico

La sección candidata (sección Ag1) está situada en el margen derecho del río Argos, unos 8 km al oeste de Caravaca (Murcia, SE España). Desde un punto de vista geológico, se localiza en la Zona Subbética, que corresponde al dominio pelágico del margen pasivo meridional de la placa ibérica durante el ciclo alpino (Triásico-Mioceno). El intervalo analizado de la sección tiene un espesor cercano a los 40 metros (estratos 144 a 193) y abarca exclusivamente el Hauteriviense terminal (Zona de *Pseudothurmannia ohmi*, con las Subzonas de *Ps. ohmi*, *Ps. mortilleti* y *Ps. picteti*) y el Barremiense basal (Zona de *Taveraidiscus hugii*, con la Subzonas de *T. hugii* y *Psilotissotia colombiana*). La sucesión litológica está constituida por una monótona alternancia de margas y margocalizas pertenecientes a la Formación Miravetes, sólo interrumpida, cerca de la base, por un pequeño tramo de margas oscuras laminadas

(banco 148), que corresponden al inicio del equivalente local del Nivel Faraoni, un horizonte rico en materia orgánica que ha sido reconocido en el Hauteriviense terminal en varias áreas del Tethys mediterráneo.

Los aspectos texturales (mudstones compuestos básicamente por restos de nanofósiles calcáreos), macropaleontológicos (asociaciones constituidas en más de un 97% por ammonoideos), tafonómicos (ausencia de evidencias de reelaboración) y paleoicnológicos (bioturbación intensa dominada por *Zoophycos*, *Chondrites* y *Planolites*) indican que la sucesión del río Argos fue depositada en un ambiente estable, distal, de baja energía y relativamente profundo. La sedimentación fue continua a lo largo del intervalo estudiado, no existiendo indicios de interrupción o condensación.

## Registro paleontológico

### (a) Ammonites

La sección del río Argos muestra una abundante y variada fauna de ammonoideos que ha sido objeto de diversos estudios anteriores (Hoedemaeker, 1995; Company et al., 2003). En el intervalo analizado hemos recolectado más de mil ejemplares y, aunque muchos de ellos muestran las vueltas internas limonitizadas y una fuerte compresión por compactación diagenética, su estado de preservación es más que aceptable y permite su identificación sin mayores dificultades. La fauna está compuesta en su totalidad por taxones típicamente mediterráneos.

El bioevento marcador de la base del Barremiense (primera aparición de *Taveraidiscus hugii*) tiene lugar en el banco 171 (23 m por encima de la base del intervalo estudiado). Otros eventos significativos registrados en ese intervalo son las primeras apariciones de *Pseudothurmannia ohmi* (banco 144), *Pseudothurmannia mortilleti* y *Pseudothurmannia sarasini* (148), *Discoidellia favrei* (149), *Ps. picteti* (156), *Barremites* spp. (160), *Taveraidiscus intermedius* (170), *Psilotissotia chalmasi* (174), *Psilotissotia colombiana* (183) y *Kotetishvilia nicklesi* (193).

### (b) Foraminíferos

Aunque todas las muestras contienen foraminíferos, su abundancia y grado de preservación varía

a lo largo de la sección. La diversidad de los foraminíferos planctónicos es, en general, relativamente baja, mientras que los bentónicos suelen ser más abundantes y diversificados.

Son pocos los bioeventos registrados en la sección de río Argos. En cuanto a los foraminíferos planctónicos, sólo cabe señalar la aparición de *Hedbergella roblesae* y *Hedbergella semielongata* en el banco 138 y la de *Hedbergella similis* en el 195. Entre los bentónicos se registran las primeras apariciones de *Dorothia praeoxycona* (banco 130), *Gavelinella barremiana* (175) y *Conorotalites aptiensis* (195).

### (c) Nanofósiles calcáreos

Las asociaciones de nanofósiles calcáreos están compuestas fundamentalmente por taxones cosmopolitas y tetísicos, siendo dominantes los géneros *Watznaueria*, *Nannoconus* y *Micrantholitus*. Todo el intervalo estudiado corresponde a la Zona NC5 de Bralower et al. (1995). Los principales eventos reconocidos en la sección de río Argos son: la última aparición de *Lithraphidites bollii* (que define el límite inferior de la Subzona NC5C, en el banco 148), la primera aparición de formas típicas de *Nannoconus circularis* (154) y la última aparición de *Micrantholitus* sp. 1 (194). La última aparición de *Calcicalathina oblongata*, que marca el límite superior de la Subzona NC5C, se registra algo por encima del intervalo estudiado.

### Isótopos estables y materia orgánica

Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  varían entre 0 y 1,75‰ a lo largo de la sección, alcanzando su máximo en una pequeña anomalía positiva, precedida de un pico negativo, que se registra en la base de la Subzona de *Ps. mortilleti*, coincidiendo con el Nivel Faraoni antes mencionado. Los valores permanecen más o menos estables, alrededor del 1‰, en la Subzona de *Ps. picteti* y muestran una tendencia negativa a lo largo de la Zona de *T. hugii*. Los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  parecen alterados por procesos diagenéticos, por lo que no han sido tenidos en cuenta.

El contenido en materia orgánica es, en general, muy bajo (0,13% de media). Sin embargo, los sedimentos laminados correspondientes al Nivel Faraoni muestran valores significativamente más altos, llegando al 3,8%.

### Cicloestratigrafía

Se han efectuado análisis cicloestratigráficos mediante susceptibilidad magnética, minerales de la arcilla, espectrometría de rayos gamma y calimetrías. Los resultados obtenidos permiten inferir una duración de 0,68 M.A. para la Zona de *Ps. ohmi* y de 0,55 M.A. para la Zona de *T. hugii*. La duración del evento Faraoni se estima en 0.09 M.A. y la base del Barremiense se situaría 0,61 M.A. después del inicio de dicho evento.

### Magnetoestratigrafía

Los sedimentos cretácicos del río Argos están afectados por una reimpantación neógena que impide la aplicación de métodos magnetoestratigráficos. No obstante, la correlación mediante ammonites y estratigrafía isotópica con la sección de Gorgo a Cerbara (Italia) (Channell et al., 1995; Sprovieri et al., 2006) permite situar el límite Hauteriviense-Barremiense en la parte superior del cron CM5n.

### Medidas de protección

La propuesta formal de un estratotipo global debe incluir ciertas garantías de protección por parte de las autoridades correspondientes. A ese respecto, los afloramientos cretácicos del río Argos se encuentran catalogados como Lugar de Interés Geológico en el vigente Plan General de Caravaca. En breve se espera su declaración como Zona Paleontológica, con categoría de Bien de Interés Cultural, de acuerdo con la Ley de Patrimonio Cultural de la Región de Murcia.

### Conclusión

La sección de río Argos presenta una muy buena exposición del intervalo Hauteriviense terminal-Barremiense basal. Se han podido situar con precisión el marcador primario del límite entre los dos pisos (la aparición de *T. hugii*, en el banco 171) y otros marcadores secundarios. Ese límite cae dentro de la Subzona NC5C de nanofósiles calcáreos, de la Zona de *Hedbergella semielongata* de foraminíferos planctónicos y de la Zona de *Dorothia ouachensis* de foraminíferos bentónicos. La correlación indirecta con la escala magnetoestratigráfica per-

mite situar el límite en la parte alta del cron CM5n. De acuerdo con el análisis cicloestratigráfico, se establece la duración de las Zonas de *Ps. ohmi* (Hauteriviense terminal) y *T. hugii* (Barremiense basal) en 0,68 y 0,55 m.a. respectivamente. El límite Hauteriviense-Barremiense se localiza 0,61 m.a. después del inicio del evento Faraoni.

### Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el Proyecto CGL 2008-00533 (Ministerio de Educación y Ciencia) y el Grupo de Investigación RNM-178 (Junta de Andalucía).

### Referencias

- Bralower, T.J., Leckie, R.M., Sliter, W.V. & Thierstein, H.R. (1995). An integrated Cretaceous microfossil Biostratigraphy. *SEPM Special Publication* 54: 65-79.
- Channell, J.E.T., Cecca, F. & Erba, E. (1995). Correlations of Hauterivian and Barremian (Early Cretaceous) stage boundaries to polarity chrons. *Earth and Planetary Science Letters* 134: 125-140.
- Company, M., Sandoval, J. & Tavera J.M. (2003). Ammonite biostratigraphy of the uppermost Hauterivian in the Betic Cordillera (SE Spain). *Geobios* 36: 685-694.
- Hoedemaeker, P.J. (1995). Ammonite distribution around the Hauterivian-Barremian boundary along the Río Argos (Caravaca, SE Spain). *Géologie Alpine, Mémoire Hors Série* 20 (1994): 219-277.
- Sprovieri, M., Coccioni, R., Lirer, F., Pelosi, N. & Lozar F. (2006). Orbital tuning of a lower Cretaceous composite record (Maiolica Formation, central Italy). *Paleoceanography* 21: PA-4212.

# ESTUDIO A MULTIESCALA DE LA MICROESTRUCTURA DE *MULTITHECOPORA*, PLAYA DE LA HUELGA (CARBÓNIFERO, ASTURIAS)

Coronado, I.<sup>1</sup> & Rodríguez, S.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas e Instituto de Geociencias (IGEO. CSIC-UCM), C/ José Antonio Nováis 2, Ciudad Universitaria, E-28040, Madrid, España; ismael.coronado@geo.ucm.es, sergrodr@geo.ucm.es

## Resumen

A partir de diversas técnicas de microscopía, se ha realizado un estudio multiescala de los distintos elementos que forman el esqueleto de *Multithecopora*. Éste presenta distintos dominios de cristales de calcita que integran su bioestructura (lamelares y fibrosos). Cada uno de ellos, a su vez, está formado por diferentes elementos microestructurales (microlamelas y fibras) que presentan diversas morfologías y tamaños. Dichos elementos están subdivididos en pequeñas unidades inferiores a 1  $\mu\text{m}$  en las cuales a nanoescala se observan pequeños cristales granulosos subredondeados con morfologías de vaina y varillas. Estos datos arrojan luz a la controversia existente sobre el origen biogénico de la microestructura de los corales paleozoicos.

**Palabras clave:** Auloporida, biogénico, microestructura, nanoestructura, Carbonífero

## Abstract

A multiscale study of the diverse morphological elements that form the *Multithecopora* skeleton has been carried out by means of different microscope techniques. The elements present different calcite crystals domains integrating its biostructure (lamellar and fibrous). Each one of them is constituted by distinct microstructural elements (microlamellae and fibres) that present varied morphologies and sizes. These elements are subdivided in units smaller than 1  $\mu\text{m}$  in which granular subrounded crystals with sheath and stick morphologies have been observed at nanoscale. These data shed light to the controversy about the biogenic origin of Paleozoic coral microstructure.

**Keywords:** Auloporida, biogenic, microstructure, nanostructure, Carboniferous

## Introducción

El estudio de restos completos o parciales del exoesqueleto permite realizar investigaciones taxonómicas, evolutivas y filogenéticas de corales fósiles. Kato (1963), entre otros, comienza a hablar de “estructuras finas” y a describir aquellas que son visibles bajo microscopía de luz transmitida, convirtiendo la estructura de los esqueletos de los corales fósiles en un importante carácter taxonómico.

Con el fin de clasificar y entender los patrones evolutivos de este grupo, muchos autores han empleado los estudios microestructurales, los cuales se desarrollaron de manera importante a partir de los trabajos con láminas ultrafinas de Lafuste (1970). Pero el problema de esta herramienta radica en los estudios realizados sobre corales paleozoicos, ya que algunos autores consideran que algunas de sus microestructuras son de origen secundario, es decir, un subproducto de la modificación diagenética (Sorauf, 1971; Kato, 1963). Así mismo, algunos autores consideran que todas las estructuras de los corales paleozoicos son un producto diagenético, y que en origen su mineralogía sería aragonito, al igual que la de los corales escleractinios, en lugar de calcita LMC (Oekentorp, 1984).

En el caso de los corales tabulados, y principalmente aquellos cuyos caracteres morfológicos son muy simples, como los Auloporida, se hacen necesarios estudios microestructurales para desarrollar una correcta taxonomía. Pero la controversia sobre el origen de las microestructuras hace difícil encontrar cierta unanimidad a la hora de escoger los criterios taxonómicos adecuados.

Desde finales de los 70 hasta la actualidad diversos autores han utilizado así mismo otras técnicas con el fin de comprobar el origen diagenético o biogénico de estas estructuras. De esta manera se han empleado microscopía de catodoluminiscencia (Mas & Rodríguez, 1990) y estudios de “ultraestructura” con microscopio electrónico de barrido.

El presente trabajo tiene como objetivo avanzar en el estudio microestructural de los corales paleozoicos, a partir de un estudio a multiescala de los distintos componentes que forman la estructura esquelética de *Multithecopora* y establecer su origen.

## Material y métodos

Se han empleado coralitos y láminas delgadas de *Multithecopora hontoriense* (Rodríguez & Ramírez, 1987) procedentes de la sección de la Playa de la Huelga (Hontoria, Asturias), de edad Podoslkienense inferior - Myachkoviense superior (Moscoviense superior), Pensilvánico.

Con el fin de comprobar el origen (biogénico o diagenético) de estas estructuras se han empleado diversas técnicas; microscopía óptica de luz transmitida, catodoluminiscencia fría (CL), microsonda de electrones (EMPA) y microscopio electrónico de barrido (SEM). Por último, cabe destacar el empleo del microscopio de fuerza atómica (AFM), por primera vez con este fin en corales paleozoicos.

Las imágenes de SEM han sido realizadas con un microscopio electrónico de barrido JEOL JSM-6400 operado a 20KV, equipado con un sistema EDRX, ubicado en el Centro de Microscopía Electrónica Luis Brú de la Universidad Complutense de Madrid. El estudio de CL fue llevado a cabo en el Departamento de Petrología, de la Universidad de Zaragoza, con una sonda de catodoluminiscencia fría Technosyn 8200 MK II trabajando acoplado a un microscopio de polarización con cámara incorporada. La microsonda de electrones empleada es una Jeol JZA-8900 M dotada de 4 detectores, ubicada en el Centro de Microscopía Electrónica Luis Brú de la Universidad Complutense de Madrid.

Para la correcta visualización en SEM y facilitar la caracterización de cada una de las estructuras, se han preparado muestras de secciones pulidas que posteriormente han sido atacadas con una solución de ácido fórmico al 1% durante 5 segundos y otras con una solución de ácido acético al 2% durante 15 segundos. A su vez, se han preparado fragmentos de muestra, obtenidos por rotura natural de los coralitos, con el fin de observar los elementos cristalinos en las tres direcciones del espacio. Se han preparado diversas secciones de coralitos embutidos en EPOXI y que han sido atacadas con una disolución de agua Milli-Q durante 3 horas. Estas secciones han sido observadas con un microscopio de fuerza atómica (AFM), modelo Digital Instruments Nanoscope IIIA (Veeco), ubicado en el Centro de Microscopía Electrónica Luis Brú de la Universidad Complutense de Madrid. Se han tomado las imágenes a temperatura ambiente y en aire, usando el modo *Tapping*, con una punta de Si.

## Resultados

Los datos obtenidos tanto de microscopía óptica como de SEM revelan una estructura formada por dominios alternantes de cristales de calcita que desde el lumen al exterior de la muralla son: a) dominio fibroso interno, b) dominio lamelar, c) dominio “fibroso” intermedio con poco desarrollo, d) dominio lamelar con menor desarrollo de los cristales y e) dominio fibroso externo.

Las imágenes de SEM revelan cinco estructuras cristalinas reconocibles. Por un lado se identifican cristales planos (escamas o escudos, “scutellate” *sensu* Lafuste & Plusquellec 1985), ligeramente curvos, que en sección presentan indentaciones en su bordes y formas de copo (microlamelas *sensu* Rodríguez, 1989). Estas estructuras presentan un buen desarrollo lateral en dos de las direcciones del espacio y su longitud oscila entre 5 y 35  $\mu\text{m}$ , dependiendo del corte. Se ubican en el primer dominio lamelar, que limita con el borde fibroso interno y se distribuyen de manera alternante, imbricándose de manera vertical y longitudinal. En las imágenes de rotura natural se observan estructuras planas, ligeramente onduladas, que internamente están compuestas por finas láminas de tamaños inferiores a 1  $\mu\text{m}$ .

Así mismo, se reconocen microlamelas cupulares (*sensu* Lafuste, 1981), que en ocasiones se encuentran ligeramente geniculadas en el dominio lamelar externo. En la zona de transición entre el dominio fibroso medio y los lamelares aparecen microlamelas “lunulares” (*sensu* Lafuste, 1983), que dan paso de manera gradual al dominio fibroso medio. En ocasiones es imposible reconocer si se trata de una microlamela “lunular” o una fibra curvada, ya que éstas se imbrican con las microlamelas formando un armazón.

Las morfologías fibrosas se componen de cristales alargados en dos direcciones principales, que muestran los lados paralelos y en ocasiones convergentes en su ápice, formando acúculas. En el dominio fibroso interno se observa que los cristales de esparita que rellenan el lumen comienzan a crecer a partir de los ápices de los cristales de las fibras, ya que éstos presentan un eje de elongación paralelo al de la fibra. En microscopio óptico se reconoce que la extinción ondulante característica de la microestructura de *Mul-*

*tithecopora* es sincrónica con la extinción de los cristales de esparita que rellenan el lumen.

El comportamiento de los carbonatos marinos bajo CL es normalmente un buen indicador de alteración diagenética por enterramiento (es utilizado para identificar procesos de recristalización), ya que muchas calcitas secundarias exhiben luminiscencia. Como resultado de esto, los restos (conchas o esqueletos) no luminiscentes (NL) son generalmente considerados inalterados. Sin embargo esta premisa es cuestionable, porque algunos productos diagenéticos pueden ser NL, y porque la luminiscencia está presente a veces en carbonatos biogénicos actuales, como en algunos bivalvos y braquiópodos. Por esta razón, es una técnica que habitualmente se complementa con datos y criterios geoquímicos.

Los datos de CL han revelado la baja o nula luminiscencia que presentan los restos estudiados, principalmente aquellos escogidos por su buena preservación. Siendo ligeramente luminiscentes (SL), color anaranjado pálido, en el dominio fibroso interno del lumen, y en el externo, que rodea la muralla de la microestructura de *Multithecopora*. La luminiscencia observada es muy leve en yuxtaposición a la que muestran ciertos rellenos calcíticos tanto en fracturas como en el lumen del coral, así como en la matriz. Las imágenes de SEM de las muestras de corales con rotura natural muestran que las fibras del dominio externo presentan morfologías irregulares, con bordes poco definidos que enturbian su apariencia fibrosa, lo que indica una recristalización diagenética.

Con el fin de comprobar que no hubiese alteración diagenética y que las zonas NL fueran de origen biogénico, se realizó una cuantificación de algunos elementos menores y traza (MTE) de los esqueletos de *Multithecopora*. Se analizaron un total de 8 elementos (Ca, Mg, Sr, S, Ba, Na, Mn y Fe) por cada punto de medida, realizándose una sección transversal a la muralla del coral. Se analizó cada 100  $\mu\text{m}$ , con un spot de 5  $\mu\text{m}$  y se compararon los gráficos de composición elemental con las bandas de luz obtenidas en CL (bandas NL, y SL).

El Mn y el Fe son los principales activador e inhibidor de la catodoluminiscencia, respectivamente. Para el dominio fibroso se han obtenido valores de Mn y de Fe concordantes con carbonatos diagenéticos, mientras que en las zonas NL sus valores están por debajo de los límites de carbonatos alterados.

Con el empleo del AFM se han obtenido dos tipos de imágenes, “amplitud y fase”. Las imágenes de “amplitud” permiten obtener reconstrucciones topográficas de la superficie de los cristales, mientras que las imágenes de “fase” ofrecen información sobre algunas variaciones en las propiedades del material, como viscoelasticidad, composición, adhesión, fricción (Dauphin, 2008).

Las imágenes obtenidas revelan que los cristales que conforman la microestructura de *Multithecopora* están formados por subunidades nanométricas agregadas que presentan dos tipos de morfologías. Estas formas no superan los centenares de nanómetros de longitud y las decenas de anchura y presentan morfologías alargadas, subredondeadas (denominadas aquí como vainas y varillas).

### Conclusiones

Tanto los datos de catodoluminiscencia, como los datos de microsonda de electrones, indican que los cristales que forman las muestras estudiadas no presentan cambios estructurales, composicionales, ni diagenéticos significativos, salvo en el dominio fibroso externo e interno. Las imágenes de SEM indican que las estructuras principales que conforman la estructura de *Multithecopora* están formadas por microlamelas con diversas morfologías (escutelada, cupular, lunular y geniculada) que no muestran recristalizaciones visibles. En cambio, las estructuras fibrosas sí presentan pequeñas modificaciones en su estado de preservación, como se observa en CL y EMPA.

Por otro lado, los datos obtenidos en este estudio a partir de la observación a diferentes escalas, muestran que el esqueleto de *Multithecopora* presenta una estructura jerárquica, formada por cristales laminares ondulados de decenas de micras de longitud, formados a su vez por sublaminas micrométricas que presentan una nanoestructura independiente, constituidos por cristales con morfologías subredondeadas y alargadas en agregados compuestos. Todos estos datos indican un claro origen biogénico de las micro y nanoestructuras que forman el esqueleto de *Multithecopora*.

### Agradecimientos

Esta investigación ha sido financiada por el proyecto CGL-2009-10340/BTE (MCI) y al gru-

po de investigación UCM 910231. Ismael Coronado agradece la beca disfrutada (FPI-UCM) y la ayuda prestada por el personal del Centro de Microscopía Electrónica Luis Brú, de la Universidad Complutense de Madrid. Así mismo, nuestro sincero agradecimiento a Lurdes Fernández Díaz y Juncal Cruz Martínez (UCM), por el interés y apoyo demostrado.

### Referencias

- Dauphin, Y. (2008). The nanostructural unity of Mollusc shells. *Mineralogical Magazine* 72: 243-246.
- Kato, M. (1963). Fine skeletal structures in Rugosa. *Journal of the Faculty of Science, Geology and mineralogy* 11(4): 571-630.
- Lafuste, J. G. (1970). Lames ultraminces à faces polies. Procédé et application à la microstructure des madréporaires fossiles. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* 270: 679-681.
- Lafuste, J.G. (1981). Microstructure des Héterocoellariaries (Cnidaria, Carbonifère). *Annales de Paléontologie (Invertébrés)* 67: 1-12.
- Lafuste, J.G. (1983). Passage des microlamelles aux fibres dans le squelette d'un Tabul "Michelinomorphe" du Viséen du Sahara Algrien. *Géobios* 16: 755-758.
- Lafuste, J. G. & Plusquellec, Y. (1985). Structure et microstructure de quelques Michelinidae et Michelinomorphes (Tabulata palozoiques). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* secti. C 7: 13-63.
- Mas, R. & Rodríguez, S. (1990). Cathodoluminiscence as a tool in fosildiagenetic analyses of Late Paleozoic Corals. In: *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización* (ed. Sixto Fernández López). Madrid.
- Oekentorp, K. (1984). Aragonite and diagenesis in Permian corals. *Palaeontographica Americana* 54: 282-292.
- Rodríguez, S. (1989). Lamellar microstructure in Palaeozoic corals: origin and use in taxonomy. *Memoirs of the Australasian Palaeontologists* 8: 157-168.
- Rodríguez, S. & Ramírez, C. (1987). Los siringopóridos de la sección de la Playa de la Huelga (Carbonífero, Asturias, Noroeste de España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Geológica* 83 (1-4): 57-82.
- Sorauf, J. E. (1971). Microstructure in the Exoskeleton of some Rugosa (Coelenterata): *Journal of Paleontology* 45: 23-32.

## DEPREDADORES MARINOS (OSTEÍCTIOS, SELACIOS Y MOSASAURIOS) EN EL CAMPANIENSE DE LA CUENCA VASCO-CANTÁBRICA

Corral, J.C.<sup>1</sup>, Bardet, N.<sup>2</sup>, Pereda-Suberbiola, X.<sup>3</sup> & Arz, J.A.<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Arabako Natur Zientzien Museoa/Museo de Ciencias Naturales de Álava, Siervas de Jesús 24, E-01001, Vitoria-Gasteiz; corral.arroyo@gmail.com

<sup>2</sup> CNRS UMR 7207, Département Histoire de la Terre, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8 rue Buffon, CP 38, F-75005 Paris, France; bardet@mnhn.fr

<sup>3</sup> Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Apartado 644, E-48080, Bilbao; xabier.pereda@ehu.es

<sup>4</sup> Departamento de Ciencias de la Tierra e Instituto Universitario de Investigación en Ciencias Ambientales de Aragón (IUCA), Universidad de Zaragoza, Pedro Cerbuna 12, E-50009, Zaragoza; josearz@unizar.es

### Resumen

Los restos de vertebrados marinos campanienses recolectados en Álava indican un hábitat nerítico. Su análisis sugiere una estructura trófica compuesta por invertebrados pelágicos, peces osteíctios (enchodontidos) y finalmente superpredadores (selacios y mosasaurios). La relación trófica entre los dos últimos grupos quedó registrada en una vértebra de mosasaurio en forma de marcas de predación o carroñeo de un selacio.

**Palabras clave:** ecomorfotipos, Lamniformes, Mosasauridae, Campaniense, Cuenca Vasco-Cantábrica

### Abstract

The Campanian marine vertebrate fossils collected from Álava indicate neritic habitat. Their analysis suggest a trophic structure composed of pelagic invertebrates, bony fishes (enchodontids) and finally apex predators (selachians and mosasaurs). The trophic relationship between the latter two was recorded as bite or scavenging shark teeth marks in a mosasaur vertebra.

**Keywords:** ecomorphotypes, Lamniformes, Mosasauridae, Campanian, Basque-Cantabrian Basin



## Introducción

A lo largo del Campaniense, las condiciones paleoambientales favorecieron el depósito de series carbonatadas de rampa externa (calizas arcillosas y margas con abundantes restos de invertebrados) en la parte intermedia de la Cuenca Vasco-Cantábrica (Surco Navarro-Cántabro o “Bloque Alavés”), especialmente en las estribaciones de los Montes de Vitoria (Fm. Vitoria; Amiot, 1982). Un proceso gradual de somerización desde el Campaniense más alto hasta el Maastrichtiense inferior, provocó la aparición de facies de margas arcillosas con terrígenos y alto contenido en glauconita autígenica (Fm. Montes de Vitoria; Engeser, 1985), enriqueci-

das en fósiles de invertebrados y vertebrados marinos (Bardet et al., 1993).

En las Fms. Vitoria y Montes de Vitoria se han descrito restos fósiles de depredadores carnívoros de la biota pelágica superficial, principalmente cefalópodos (Santamaría Zabala, 1996) y numerosos dientes aislados de peces óseos, selacios y mosasaurios, además de una vértebra de mosasaurio (Bardet et al., 1993, 1997, 2006; Corral et al., 2004). A partir de la morfología dental, se describen los principales ecomorfotipos de selacios presentes y se interpreta la estructura trófica de estos paleoecosistemas marinos. El material fósil está depositado en el Museo de Ciencias Naturales de Álava (MCNA).

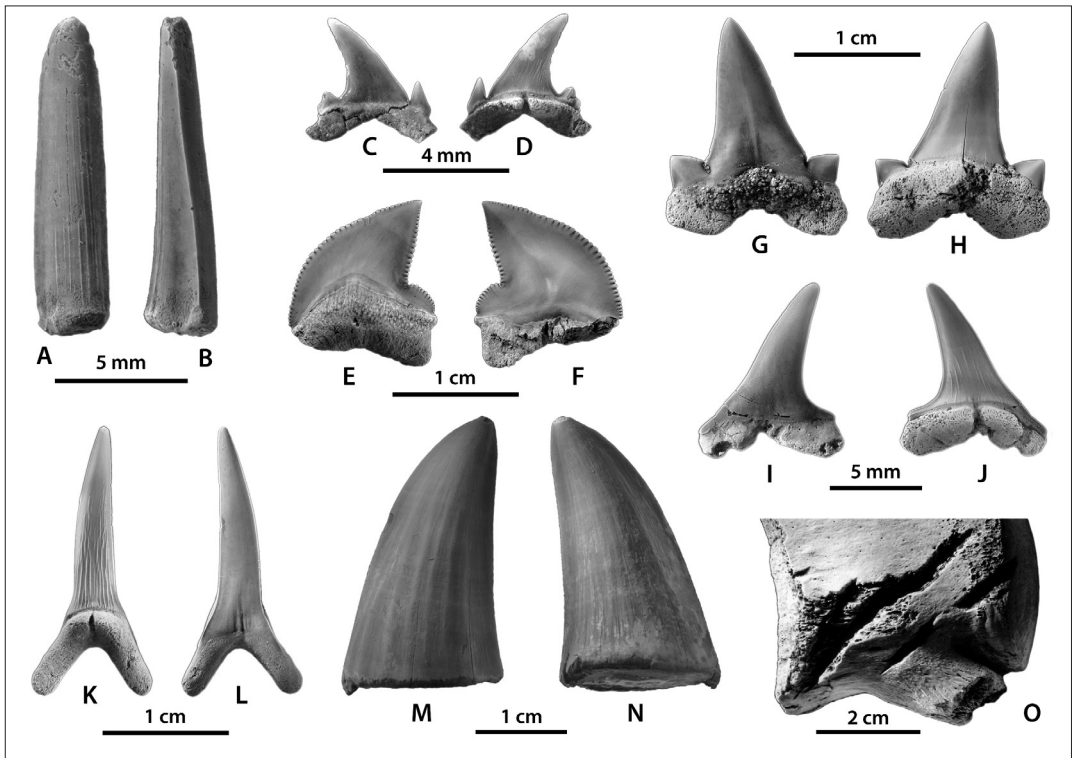


FIG. 1. A–B, *Enchodus* sp., diente caniniforme, Campaniense superior, Puerto de Vitoria, Lasarte, Álava, (A) vista labial, (B) vista lateral, MCNA 14240; C–D, *Carcharias* sp., diente antero-lateral, Puerto de Vitoria, Lasarte, Álava, (C) vista labial, (D) vista lingual, MCNA 14241; E–F, *Squalicorax kaupi*, diente antero-lateral, Gometxa, Álava, (E) vista lingual, (F) vista labial, MCNA 10500; G–H, *Cretolamna appendiculata*, diente anterior superior, Puerto de Vitoria, Lasarte, Álava, (G) vista labial, (H) vista lingual, MCNA 8519; I–J, *Anomotodon* aff. *plicatus*, diente antero-lateral, Gometxa, Álava, (I) vista labial, (J) vista lingual, MCNA 10508; K–L, *Scapanorhynchus raphiodon*, diente anterior, Gometxa, Álava, (K) vista lingual, (L) vista labial, MCNA 3685; M–N, *Mosasaurus lemnionieri*, diente, Campaniense inferior, Bóveda, Álava, (M) vista labial, (N) vista lingual, MCNA 5360; O, *Mosasaurinae* indet., Campaniense superior, Jauregui, Álava, Vertebra caudal, MCNA 5359.

## Peces óseos

*Enchodus* sp. (FIG. 1 A–B) es el principal teleósteo encontrado. La forma de sus dientes indica que se alimentaba principalmente por cefalópodos y pequeños osteíctios.

## Selacios

Los selacios, con una dentición polifiodonta, son el grupo de vertebrados más frecuente y diverso. Se han identificado 10 taxones que pertenecen al orden Lamniformes (TABLA 1, FIG. 1 C–L), algunos de los cuales suponen la primera cita para la Península Ibérica.

### (a) Ecomorfotipos de selacios

Los neoselacios forman un grupo muy conservador en forma y función. Son depredadores muy especializados que compiten por el alimento con otros grupos de vertebrados marinos (Compagno, 1990). A pesar de su condición heterodonta, los selacios postpaleozoicos exhiben solamente unos pocos tipos dentarios generales (Cappetta, 1986). Compagno (1990) ha remarcado también la fuerte relación existente en los neoselacios entre dieta y hábitat, estableciendo distintos ecomorfotipos o grupos de taxones que comparten similar forma, hábitat y comportamiento, independientemente del grado de su parentesco filogenético.

Los selacios hallados en el Campaniense de Álava pertenecen a cinco ecomorfotipos con tipos de dentición cortante y desgarrante (TABLA 1, FIG. 2). Los selacios taquipelágicos actuales son activos nadadores con cuerpos fusiformes y temperatura corporal

elevada respecto a la del agua. De hábitats costeros y oceánicos, estos superpredadores realizan grandes migraciones estacionales y sus presas son peces óseos y otros elasmobranquios. Mientras *Cretolamna appendiculata* fue una exitosa especie cosmopolita, presente en distintos puntos de la provincia de Álava, el superpredador del Cretácico Superior (de unos 6 m de longitud) *Cretoxyrhina mantelli* se encontraría en recesión durante el Campaniense superior y las últimas poblaciones se limitarían a Europa occidental. Los selacios euritróficos litorales actuales son depredadores oportunistas e incluso carroñeros, capaces atacar presas mayores que ellos, con una dentición tipo cortante (en algunas especies el filo de los dientes es aserrado). *Squalicorax pristodontus* y *S. kaupi* son especies cretácicas cosmopolitas que están bien representadas en el registro fósil de Álava. Se encontrarían en un nivel inferior de la pirámide trófica, con prácticas documentadas de carroñeo (Schwimmer et al., 1997). Los selacios mesotróficos litorales actuales son depredadores generalistas demersales de natación lenta. *Carcharias* sp. y *Serratolamna* sp., cuyos dientes poseen cúspides principales flanqueadas por dentículos laterales (dentición desgarrante), están representados en menor medida en Álava. Los selacios macrocéánicos actuales son activos nadadores con una amplia distribución geográfica. Viven en aguas oceánicas, aunque pueden acercarse a la costa y adentrarse en la zona mesopelágica. Son formas muy estilizadas que se alimentan de cardúmenes de peces y de cefalópodos. *Protolamna borodini* y *Anomotodon* aff. *plicatus*, corresponderían a este ecomorfotipo. Los selacios rincobatiales actuales son demersales y pobres nadadores. Habitan en aguas de profundidad media (borde de la plataforma o talud superior), realizando migraciones diarias verticales en busca de alimento. Su dieta principal son peces y cefalópodos de cuerpo blando. En Álava,

Taxones	Dentición	Ecomorfotipo
<b>Selacios</b>	<b>(Cappetta, 1986)</b>	<b>(Compagno, 1990)</b>
<i>Carcharias</i> sp.	desgarrante	Mesotrónico litoral
<i>Serratolamna</i> sp.	desgarrante	Mesotrónico litoral
<i>Squalicorax kaupi</i>	cortante	Euritrónico litoral
<i>Squalicorax pristodontus</i>	cortante	Euritrónico litoral
<i>Pseudocorax laevis</i>	cortante	Euritrónico litoral
<i>Cretoxyrhina mantelli</i>	cortante	Taquipelágico
<i>Cretolamna appendiculata</i>	desgarrante a cortante	Taquipelágico
<i>Protolamna borodini</i>	desgarrante	Macrocéánico
<i>Anomotodon</i> aff. <i>plicatus</i>	desgarrante	Macrocéánico
<i>Scapanorhynchus raphiodon</i>	desgarrante	Rhynchobatial
<b>Mosasauros</b>	<b>(Massare, 1987)</b>	
<i>Mosasaurus lemonnieri</i>	cortante	
<i>Tylosaurus</i> sp.	cortante	
<i>Prognathodon</i> sp.	cortante	

TABLA 1. Selacios y mosasauros en el Campaniense de la Cuenca Vasco-Cantábrica

*Scapanorhynchus raphiodon*, con dentición tipo desgarrante, aparece asociado con otros selacios característicos de zonas epibatiales.

### Mosasaurios

Al menos tres especies están representadas en el Campaniense de Álava (Tabla 1): *Mosasaurus lemonnieri* (FIG. 1 M–N), *Tylosaurus* sp. y *Prognathodon* sp. (Bardet et al., 1993, 1997, 2006). Además, se ha asignado a un mosasaurino indeterminado una vértebra caudal aislada con marcas de bioerosión (FIG. 1 O), uno de los pocos ejemplos conocidos en el registro fósil europeo (Corral et al., 2004).

Se trata de megapredadores (de más de 8 metros de longitud) que ocuparon nichos ecológicos en la cima de la pirámide trófica. Sus dientes muestran adaptaciones ecológicas de tipo cortante (Massare, 1987; N.B., obs. pers.). *Mosasaurus* y *Prognathodon* son géneros cosmopolitas durante el Campaniense-Maastrichtiense y sus restos fósiles se han encontrado a menudo asociados. La distribución de Tylosaurinae es más restringida, ya que se conoce únicamente en paleolatitudes por encima de los 30°N o por debajo de los 30°S, siendo el registro del País Vasco (35°N) el más meridional del Hemisferio Norte (Bardet et al., 2006). *Mosasaurus lemonnieri* también se ha identificado en el Maastrichtiense de Bélgica (Dollo, 1889),

República Democrática del Congo (Lingham-Soliar, 1994) y Siria (Bardet et al., 2000).

### Conclusión

En el Campaniense de Álava se han identificado 10 taxones de selacios, tres taxones de mosasaurios y un encodóntido propios de un hábitat epipelágico. La coincidencia del rincobatial *Scapanorhynchus*, ecomorfotipo característico de la zona mesopelágica, con otros selacios epipelágicos sería consecuencia de la migración vertical diurna, proceso observado en análogos actuales. Las marcas de bioerosión observadas en la vértebra caudal de mosasaurio son un ejemplo de depredación o actividad carroñera de un superpredador lamniforme, poniendo de manifiesto el importante papel ecológico desempeñado por estos depredadores en las redes tróficas de los mares finicretácicos.

### Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el Museo de Ciencias Naturales de Álava, el proyecto de investigación CGL2010-18851/BTE del Ministerio de Ciencia e Innovación y la ayuda IT-320-10 del Gobierno Vasco/E.J. Es una contribución al Convenio específico de colaboración entre la UPV/EHU, el CNRS y el MNHN de París (Francia).

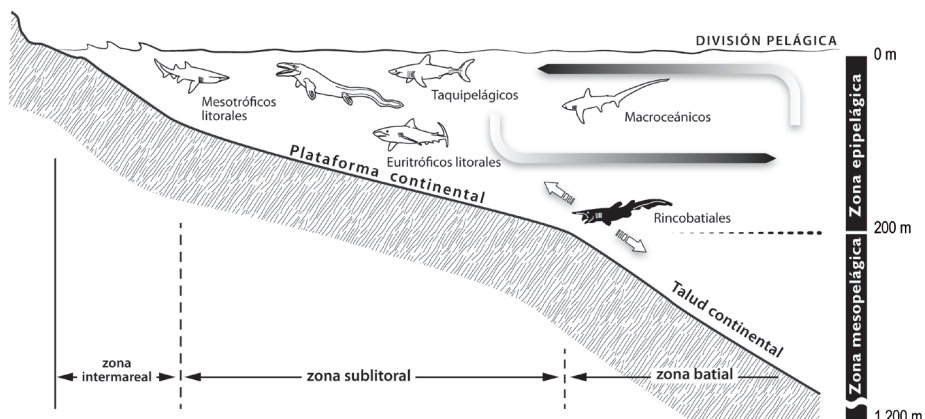


FIG. 2. Ambientes marinos con los principales ecomorfotipos de selacios presentes en el Campaniense de Álava.

## Referencias

- Amiot, M. (1982). El Cretácico Superior de la Región Navarro-Cántabra. In *El Cretácico de España*, pp. 88–111. Universidad Complutense, Madrid.
- Bardet, N., Cappetta, H., Pereda Suberbiola, X., Mouty, M., Al Maleh, A.K., Ahmad, A.M., Khrata, O. & Gannoum, N. (2000). The marine vertebrate faunas from the Late Cretaceous phosphates of Syria. *Geological Magazine* 137(3): 269-290.
- Bardet, N., Corral, J.C. & Pereda Suberbiola, J. (1993). Primeros restos de reptiles marinos en el Cretácico superior de la Cuenca Vasco-Cantábrica. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 8: 27-33.
- Bardet, N., Corral, J.C. & Pereda Suberbiola, X. (1997). Les mosasaures (Squamata) du Crétacé supérieur du Bassin basco-cantabrique. *Geobios Mémoire Spécial* 20: 19-26.
- Bardet, N., Pereda Suberbiola X. & Corral, J.C. (2006). A tylosaurine Mosasauridae (Squamata) from the Late Cretaceous of the Basque-Cantabrian Region. *Estudios Geológicos* 62(1): 213-218.
- Compagno, L.J.V. (1990). Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environmental Biology of Fishes* 28: 33-75.
- Cappetta, H. (1986). Types dentaires adaptatifs chez les sélaciens actuels et postpaléozoïques. *Palaeovertebrata* 16: 57-76.
- Corral, J.C., Pereda Suberbiola, X. & Bardet, N. (2004). Marcas de ataque atribuidas a un selacio en una vértebra de mosasaurio del Cretácico Superior de Álava (Región Vasco-Cantábrica). *Revista Española de Paleontología* 19(1): 23-32.
- Dollo, L. (1889). Première note sur les mosasauriens de Mesvin. *Bulletin de la Société belge de Géologie de Paléontologie et d'Hydrogéologie, Mémoires* 3: 271-304.
- Engeser, T. (1985). Sedimentologische, fazielle und tektonogenetische Untersuchungen in der Oberkreide des Basko-Kantabrischen Beckens (Nordspanien). Tesis Doctoral, Universidad de Tübingen. 232 pp.
- Lingham-Soliar, T. (1994). First record of mosasaurs from the Maastrichtian (Upper Cretaceous) of Zaire. *Paläontologische Zeitschrift* 68(1/2): 259-65.
- Massare, J.A. (1987). Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 7: 121-137.
- Santamaría Zabala, R. (1996). Los ammonites del Campaniense de la Provincia de Álava. Sistemática y Bioestratigrafía. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 10-11: 5-25.
- Schwimmer, D.R., Stewart, J.D. & Williams, G.D. (1997). Scavenging by sharks of the genus *Squalicorax* in the Late Cretaceous of North America. *Palaios* 12: 71-83.



## NUEVO MAMÍFERO DRIOLÉSTIDO DEL CRETÁCICO INFERIOR DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

Cuenca-Bescós, G.<sup>1</sup>, Badiola, A.<sup>1,2</sup>, Gasca, J.M.<sup>1</sup>, Moreno-Azanza, M.<sup>1</sup>, & Canudo, J.I.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Grupo Aragosaurus-IUCA, Área de Paleontología, Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, 50009, Zaragoza, España; cuencag@unizar.es, gascajm@unizar.es, mmazanza@unizar.es, jicanudo@unizar.es

<sup>2</sup> Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias de la Tierra, Universidad del País Vasco, Calle Sarrienea s/n, 48940, Leioa, Bilbao, España; abadiola@unizar.es

### Resumen

*Crusafontia amoae* es un nuevo mamífero (Dryolestida, Cladotheria Basal) del Barremiense inferior (Cretácico Inferior) de la Formación Castellar (Galve, España). Está representado por dos molares superiores aislados (M4 o M5 y M6 o M7). Se diferencia de *Crusafontia cuencana*, la otra especie del género, por presentar un mayor tamaño, un gran parastilo, por la forma ahusada del paracono, una apariencia más simétrica, con un ectoflexo profundo en vista oclusal y un metacono bien desarrollado.

**Palabras clave:** mamífero mesozoico, Cladotheria, *Crusafontia*, Cretácico Inferior, Galve

### Abstract

The recently described *Crusafontia amoae* (Dryolestida, Basal Cladotheria) is represented by two isolated upper molars (M4 or M5 and M6 or M7) from the Early Barremian (Early Cretaceous) of the El Castellar Formation (Galve, Spain). They differ from the molars of the other species of the genus, *Crusafontia cuencana*, by their larger size, by their outsized parastyle, by the pointed lingual slope of the paracone, their more symmetrical appearance with a deep ectoflexus in occlusal view, and the well-developed metacone.

**Keywords:** mesozoic mammal, Cladotheria, *Crusafontia*, Early Cretaceous, Galve

## Introducción

Diminutos y conocidos casi exclusivamente por sus dientes aislados, los únicos que suelen resistir el proceso de la fosilización, los mamíferos del Mesozoico vivieron a la sombra de los dinosaurios. En efecto, cuando abrimos el capítulo sobre el origen de los mamíferos nos encontramos con criaturas pequeñas y mal representadas en el registro fósil. Además, su descubrimiento está ligado no a una gloriosa campaña de campo sino a la paciente labor de lavado de toneladas de sedimento, triado en el campo primero y en el laboratorio posteriormente, lo que hace que muchas veces los descubrimientos tengan lugar meses y hasta años después de que los grandes vertebrados hayan salido a la luz.

Las tres cuartas partes de la historia de los mamíferos han transcurrido durante el Mesozoico. La mayoría de los llamados mamíferos mesozoicos (MM) se extinguieron hace 65 millones de años. Los únicos mamíferos que pasaron el límite Cretácico/Terciario, fueron por una parte los multituberculados, que se extinguieron en el Terciario y por otra, los representantes de los mamíferos que viven en la actualidad: monotremas, marsupiales y placentados. Los MM del Cretácico Inferior de Teruel tienen relaciones con los encontrados en el resto de Laurasia, incluyendo Europa, Norteamérica y Asia, lo que nos da la idea del mundo Global del Mesozoico para los vertebrados continentales, con una fácil dispersión entre las diferentes masas de tierra.

Los primeros mamíferos del Mesozoico de España se encontraron en la Cordillera Ibérica aragonesa, donde más hallazgos y estudios hay sobre los mamíferos del Mesozoico español (Canudo & Cuenca-Bescós, 1996, Badiola et al., 2008, 2011; Cuenca-Bescós et al., 2011). Las primeras pistas sobre la existencia de MM en España se deben al trabajo de dos grandes paleontólogos de vertebrados de la historia de España, Miguel Crusafont y Rafael Adrover, en un ya clásico artículo titulado: El primer representante de la clase mamíferos hallado en el Mesozoico de España (Crusafont & Adrover, 1966). En este trabajo queremos sumarnos al homenaje a Miguel Crusafont, al que se han dedicado las XXVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, con la presentación de *Crusafontia amoae*, un drioléstido (Cladotheria Basal, Mammalia) recientemente descrito en Teruel.

## El nuevo mamífero drioléstido de Galve

Los cladoterios son mamíferos mesozoicos que comprenden a varios grupos de mamíferos pre-tribosfénicos: los driolestoides, los amfiteridos, *Vincelestes*, y los Zatheria + “peramurans”. Representan el grado intermedio entre los plesiomórficos “simmetrodontos” como *Spalacotherium*, con el molar triangular invertido y los apomórficos mamíferos tribosfénicos con el molar triangular de metaterios y euterios (Kielan-Jaworowska et al., 2004). Los cladoterios tienen también el patrón triangular de los simmetrodontos, pero se diferencian en sus anchos molares superiores (cerca del doble de la anchura de los inferiores), una tercera raíz en la cara lingual y mayor complejidad en la región del estilo labial. Los premolares posteriores son molariformes en algunos grupos, aunque se diferencian porque tienen sólo dos raíces.

Los cladoterios aparecen en el Jurásico Medio y se extinguen en el Cretácico Superior. En la Península Ibérica se encuentran representados únicamente en el Cretácico Inferior de Galve, en Teruel y Uña, en Cuenca (Henkel & Krebs 1969; Canudo & Cuenca-Bescós 1996, Martín 1998; Cuenca-Bescós et al., 2011). Los cladoterios españoles del Cretácico Inferior son los drioléstidos *Crusafontia cuencana* Henkel y Krebs, 1969, del Barremiense superior de la Formación La Huérguina, en Cuenca (ver Buscalioni et al., 2008) y *Crusafontia amoae* Cuenca-Bescós, Badiola, Canudo, Gasca y Moreno-Azanza, 2011, del Barremiense inferior de Galve, Formación Castellar y Camarillas; y *Pocamus pepelui* Canudo y Cuenca-Bescós, 1996, del Barremiense inferior de la Formación Camarillas en Galve. Entre el Barremiense inferior y el Barremiense superior hay un intervalo de cerca de 2 Ma.

La recientemente descrita *Crusafontia amoae* está representada por dos molares superiores. Se caracteriza porque los molares presentan el ectoflexo profundo, el metacono diferenciado, la metacresta continua y el paracono situado anterolingualmente. Se distingue de *C. cuencana* por su mayor tamaño, el gran parastilo, el paracono ahusado, el mayor metacono y el ectoflexo profundo. Cabe destacar que *Crusafontia* es el primer género de mamífero español representado por dos especies. Hemos reinterpretado el material atribuido anteriormente

a *C. cuencana* en Galve por otros autores (Martin, 1998). Así, esta especie no está representada en el Barremiense inferior de Galve, ya que los supuestos premolares superiores de *C. cuencana* corresponden en realidad a premolares de *Pocamus pepelui*, un posible peramúrido, aunque su posición sistemática es incierta (Canudo & Cuenca-Bescós, 1996, Cuenca-Bescós et al., 2011). Basándonos en la morfología oclusal de los molares de *Crusafontia*, podemos pensar que la dieta de estos mamíferos primitivos no sería muy diferente de la de mamíferos insectívoros actuales.

El género dedicado a Miguel Crusafont en el Cretácico Inferior de la Península Ibérica está representado por dos especies: *Crusafontia cuencana* (Barremiense superior) y *C. amoae* (Barremiense inferior). Esto da una idea de, a pesar de los casi 60 años que han pasado desde el descubrimiento del primer mamífero del Mesozoico Español, lo mucho que nos falta aún por conocer sobre los mamíferos del Mesozoico en general. La presencia de tres taxones de Cladotheria en el Barremiense de Teruel y Cuenca, nos indica la alta diversidad de este grupo de mamíferos mesozoicos en la Península Ibérica. Sus caracteres pre-tribosfénicos lo sitúan como grupo hermano de los mamíferos marsupiales y placentados modernos.

### Agradecimientos

Este trabajo forma parte del proyecto CGL2010-16447 (Ministerio de Ciencia e Innovación) financiado por los fondos FEDER y Gobierno de Aragón (Grupos Consolidados y Dirección General de Patrimonio Cultural).

### Referencias

- Badiola, A., Canudo, J.I. & Cuenca-Bescós, G. (2008). New Multituberculata Mammals from the Hauterivian/Barremian transition of Europe (Iberian Peninsula). *Palaeontology* 51: 1455-1469.
- Badiola, A., Canudo, J.I. & Cuenca-Bescós, G. (2011). A systematic reassessment of Early Cretaceous multituberculates from Galve (Teruel, Spain). *Cretaceous Research* 32: 45-57.
- Buscalioni, A.D., Fregenal, M.A., Bravo, A., Poyato-Ariza, F.J., Sanchíz, B., Báez, A.M., Cambra Moo, O., Martín-Closas, C., Evans, S.E., & Marugan Lobón, J. (2008). The vertebrate assemblage of Buenache de la Sierra (Upper Barremian of Serranía de Cuenca, Spain) with insights into its taphonomy and palaeology. *Cretaceous Research* 29: 687-710.
- Canudo, J.I. & Cuenca-Bescós, G. (1996). Two new mammalian teeth (Multituberculata and Peramuria) from the Lower Cretaceous (Barremian) of Spain. *Cretaceous Research* 17: 215-228.
- Crusafont, M. & Adrover, R. (1966). El primer representante de la clase mamíferos hallado en el Mesozoico de España. *Teruel* 35: 139-143.
- Cuenca-Bescós, G., Badiola, A., Canudo, J.I., Gasca, J.M., & Moreno-Azanza, M. (2011). New dryolestidan mammal from the Hauterivian-Barremian transition of the Iberian Peninsula. *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 257-267.
- Henkel, S. & Krebs, B. (1969). Zwei Säugetier-Unterkiefer aus der Unteren Kreide von Uña (Cuenca, Spanien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 8: 449-463.
- Kielan-Jaworowska, Z., Cifelli, R.L., & Luo, Z.-X. (2004). *Mammals from the Age of Dinosaurs. Origins, Evolution and Structure*. 630 pp. New York: Columbia University Press.
- Martin, T. (1998). The premolars of *Crusafontia cuencana* (Dryolestidae, Mammalia) from the Early Cretaceous of Spain. *Berliner geowissenschaftliche, Abhandlungen E* 28: 119-126.





# THE SHAPE OF BOVID JAW AND ITS RELATIONSHIP WITH PHYLOGENY AND BIOMECHANICAL FACTORS

De Esteban-Trivigno, S.<sup>1</sup>, DeMiguel, D.<sup>1</sup>, Fortuny, J.<sup>1</sup> & Marcé-Nogué, J.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Edifici ICP, Campus de la UAB, Cerdanyola del Vallès, 08193, Barcelona, Spain; soledad.esteban@icp.cat, daniel.demiguel@icp.ca, josep.fortuny@icp.cat

<sup>2</sup> Department of Strength of Materials and Structural Engineering, Universitat Politècnica de Catalunya, 08222, Terrassa, Spain; jordi.marce@upc.edu

## Resumen

La relación entre la forma de la mandíbula y la estrategia alimenticia en los ungulados ha sido ampliamente estudiada, y la forma de la mandíbula se ha utilizado para inferir hábitos alimenticios en especies extintas. Sin embargo, pocos estudios lo han hecho con métodos de morfometría geométrica, y ninguno ha intentado explorar esta relación en un contexto filogenético utilizando la morfología completa de la mandíbula. En este trabajo pretendemos analizar en un contexto filogenético la relación entre la forma de la mandíbula de la familia Bovidae, los factores biomecánicos y la dieta.

**Palabras clave:** morfometría geométrica, contrastes filogenéticamente independientes, señal filogenética, biomecánica, índice de hipsodontia

## Abstract

The relationship between the shape of the lower jaw and the feeding strategy in ungulates has been thoroughly explored and mandible shape has been used to infer dietary habits in extinct species. However, few studies have used geometric morphometric methods, and no one has attempted to explore it in a phylogenetic context by using the whole shape of the jaw. In this work, we aim to analyze in a phylogenetic context the relationship between the shape of the jaw of the family Bovidae, the biomechanical factors and the type of diet.

**Keywords:** geometric morphometrics, phylogenetic independent contrasts, phylogenetic signal, biomechanics, hypsodonty index

## Introduction

The relationship between the shape of the lower jaw and the feeding strategy in ungulates has been thoroughly explored and as a matter of fact, mandible shape has been used to derive feeding habits in extinct species (e.g. Solounias & Dawson-Saunders, 1988; Spencer, 1997; MacFadden & Cerling, 1999; Mendoza et al., 2002). Most of these works have been accomplished using traditional morphometrics, and just a few studies have used geometric morphometrics (e.g. De Esteban-Trivigno et al., 2007; Mennecart et al., 2011).

Because species are phylogenetically related cannot be regarded for statistical purposes as if drawn from the same distribution (one of the basic assumptions of traditional statistics). Specific methodologies have been developed to correct the effect of the phylogeny in comparative data (Felsenstein, 1985; Garland et al., 1999; Rohlf, 2001). On the other hand, those data drawn from different species (which are related hierarchically) may reflect this phylogeny and this can be quantified as a phylogenetic signal (Blomberg et al., 2003; Klingenberg & Gidaszewski, 2010). Raia et al. (2010) developed the only study to now relating shape and ecomorphology in ungulates, which take phylogeny into account using geometric morphometrics. They conclude that Hypsodonty Index is related with mandible shape in ungulates, independently of the phylogeny. However, in order to include as many fossils as possible, they do not include in their analysis the mandibular angle, anterior part of the jaw and coronoid process. Previous studies (De Esteban-Trivigno, in press) have shown that these parts are much important in relating shape, diet and phylogeny in mammals. The goal of this work will be to analyze in a phylogenetic context the relationship between shape, diet and biomechanical factors of the jaw in the family Bovidae.

## Methods

Landmarks were defined in lateral views of lower jaw of the bovid taxa analyzed. They were digitized with TpsDig 2.05. A Generalized Procrustes Analysis (GPA, Rohlf, 1990; Rohlf & Slice, 1990) was performed on the configurations. The rest of analyses were developed with MorphoJ.

The presence of a phylogenetic structure in the data was evaluated with a permutation test (Klingenberg & Gidaszewski, 2010). The test operates by randomly reassigning the variables to the tips of the phylogenetic tree in each permutation (10 000 in this case) and reconstructing ancestral states by squared-change parsimony (Maddison, 1991). The test provides a P-value under the null hypothesis of no phylogenetic signal, which is the proportion of permuted datasets in which the sum of squared changes is shorter or equal to the value obtained for the original data (Klingenberg & Gidaszewski, 2010). If a phylogenetic signal was detected, Phylogenetically Independent Contrasts (PIC) (Felsenstein, 1985) was performed on the data under analysis. The “contrasts” are differences between the character values of pair of sister species and nodes, as indicated by the phylogenetic topology, working down the tree from its tips. Each of these contrasts is independent of the others in terms of the evolutionary changes that have occurred to produce differences between the two members of a single contrast.

Main changes in shape of the sample were quantified by means of a Principal Component Analysis (PCA). The PCs were explored to analyze the relation between the shape variation, the biomechanical capabilities and the distribution of the different taxa. In order to describe the main evolutionary changes in extant bovids, an Evolutionary PCA (EPCA) was developed using the branches differences as input data. While PCA rotates the data points to maximize among-group variation, EPCA rotates the data to maximize evolutionary change based on a phylogenetic tree mapped into a morphological space (Schlick-Steiner et al., 2006). Finally, a Two Block Partial Least Square (PLS) analysis was performed. This method can be used to explore patterns of covariation between two sets of variables (see Rohlf & Corti, 2000 for a detailed explanation). The aim of this procedure was to evaluate how biomechanical variables (DeMiguel et al., this volume) were covarying with changes in shape, thus identifying changes in shape associated to biomechanical constraints.

## Conclusions

Differences in shape due to the size account for a small part of the shape variance in bovids. *Litocranius walleri* is much different from the rest

of bovids studied. Frugivorous are quite different from the rest of species. The shape of the lower jaw has not phylogenetic signal, thus the jaw of the species being phylogenetically more related are not more similar between them than would be expected by chance.

### Acknowledgements

Authors would like to thank Dr. Klinbenger his useful suggestions, comments and discussion on geometric morphometrics and phylogeny topics. This investigation has been partially financed by Synthesys project, DE-TAF 17792 to S. d E.

### References

- Blomberg, S.P., Garland, T.J. & Ives, A.R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717-745.
- De Esteban-Trivigno, S. (In press). Buscando patrones ecomorfológicos comunes entre ungulados actuales y xenartros extintos. *Ameghiniana*.
- De Esteban-Trivigno, S., Marugán-Lobón, J. & Renzi, M. (2007). The association between mandibular shape and habitat in ungulates analysed through geometric morphometrics methods. *Journal of Morphology* 268: 1064-1065.
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125: 1-15.
- Garland, T., Midford, P.E. & Ives, A.R. (1999). An introduction to phylogenetically based statistical methods, with a new method for confidence intervals on ancestral values. *American Zoologist* 39: 374-388.
- Klingenberg, C.P. & Gidaszewski, N.A. (2010). Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology* 59: 245-261.
- MacFadden, B.J.S. & Cerling, T. E. (1999). Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida. *Science* 283: 824-827.
- Maddison, W.P. (1991). Squared-change parsimony reconstructions of ancestral states for continuous-valued characters on a phylogenetic tree. *Systematic Zoology* 40: 304-314.
- Mendoza, M., Janis, C.J. & Palmqvist, P. (2002). Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behavior in ungulates: a multivariate approach. *Journal of Zoology* 258: 223-246.
- Mennecart, B., Becker, D. & Berger, J-P. (2011). *Iberomeryx minor* (Mammalia, Artiodactyla) from the early Oligocene of souce (Canton Jura, NW Switzerland): systematics and paleodiet. *Swiss Journal of Geosciences*, online.
- Raia, P., Carotenuto, F., Meloro, C., Piras, P. & Pushkina, D. (2010) The shape of contention: adaptation, history, and contingency in ungulate mandibles. *Evolution* 64: 1489-1503.
- Rohlf, F.J. (1990). Rotational fit (Procrustes) methods. In *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop* (eds. F.J. Rohlf & F.L. Bookstein), pp. 227-236. University of Michigan Museum of Zoology.
- Rohlf, F.J. (2001). Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. *Evolution* 55: 2143-2160.
- Rohlf, F.J. & Slice, D. (1990). Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology* 39: 40-59.
- Rohlf, F.J. & Corti, M. (2000). Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic Biology* 49: 740-753.
- Schlick-Steiner, B.C., Steiner, F.M., Moder, K., Seifert, B., Sanetra, M. Dyreson, E., Stauffer, C. & Christian, E. (2006). A multidisciplinary approach reveals cryptic diversity in Western palearctic *Tetramorium* ants (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 259-273.
- Solounias, N. & Dawson-Saunders, B. (1988). Dietary adaptations and paleoecology of the late Miocene ruminants from Pikermi and Samos in Greece. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 65: 149-172.
- Spencer, L.M. (1997). Dietary adaptations of Plio-Pleistocene Bovidae: implications for hominid habitat use. *Journal of Human Evolution* 32: 201-228.



## DEVELOPMENT OF PRIMARY OLFACTIVE NEOCORTICAL AREA IN THE SMALL-BRAINED FOSSIL INSULAR BOVID *MYOTRAGUS BALEARICUS*

De Esteban-Trivigno, S.<sup>1</sup>, Fortuny, J.<sup>1</sup> & Köhler, M.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Edifici ICP, Campus de la UAB, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain; soledad.esteban@icp.cat, josep.fortuny@icp.cat

<sup>2</sup> ICREA Catalan Institute of Research and Advanced Studies; meike.kohler@icp.cat

### Resumen

*Myotragus balearicus* fue un bóvido fósil insular de cerebro pequeño del que se han descrito muchas adaptaciones diferentes debidas a su condición insular. Aún no se ha estudiado en qué grado la ontogenia del cerebro de *Myotragus* era similar a la de las especies de bóvidos continentales. Las áreas de los lóbulos piriformes se estimaron a partir de modelos en 3D de dos series ontogenéticas representando a *M. balearicus* y a *Rupicapra rupicapra*, su homólogo en el continente. En ambas especies el desarrollo del cortex olfativo primario (los lóbulos piriformes) no se correlacionaron con el tamaño, y *M. balearicus* tenía lóbulos piriformes más pequeños.

**Palabras clave:** insularidad, olfato, áreas corticales reducidas

### Abstract

*Myotragus balearicus* was a small-brained fossil insular bovid that showed many different adaptations to its insular conditions. It remains unexplored to what extent the ontogeny of the *Myotragus*'s brain was similar to that of continental species. Piriform lobes areas were estimated on 3D models for two ontogenetic series representing *M. balearicus* and *Rupicapra rupicapra*, its mainland counterpart. In both species the development of the primary olfactory cortex (piriform lobes) was not correlated with growth, and *M. balearicus* had smaller piriform lobes.

**Keywords:** insularity, olfaction, reduced cortical areas

## Introduction

The genus *Myotragus* Bate, 1909 (Bovidae) comprises a group of 6 fossil endemic chronospecies from Pliocene and Pleistocene karstic deposits of the Balearic islands of Mallorca and Menorca, in the Mediterranean sea. The youngest species, *M. balearicus*, is an extreme example of the evolutionary changes associated to insular conditions (Köhler & Moyà-Solà, 2001, 2009).

On islands, the evolution of herbivorous mammals is constrained by two main factors, resource limitation and absence of predation. Insular mammals cope with this resource limitation reducing its energetic demands as much as possible (McNabb, 2002; Palombo et al., 2008) including reduction in brain size.

Paleontology relies on neurocranial endocasts to study the brain and associated sensory systems in extinct animals (Holloway, 1983; Simons, 1993; Mödden & Wolsan, 2000; Kurochin et al., 2007; Dong, 2008). Although endocasts do not provide any direct information about the internal structure of the brain, the size of the brain, or its parts, can be considered as a criterion of its functional ability. In a comprehensive study, Köhler & Moyà-Solà (2004) analyzed the brain reduction of the fossil bovid *M. balearicus*. They described the endocasts of adult *Myotragus balearicus* comparing with that of *R. rupicapra*, which is the closest living wild relative of similar body mass, showing that the brain mass of *M. balearicus* was up to 50% smaller than the brain of *R. rupicapra*.

In this work, we aim to contrast whether the reduction of the neocortex in *M. balearicus* affected the neocortical structures associated with olfaction, both in adult specimens as well through ontogeny. We estimated the size of the olfactory (piriform lobes) and total neocortical area throughout ontogeny of both *M. balearicus* and *R. rupicapra* using the surface area on the endocasts as a proxy of real neocortical area.

## Materials and methods

We analyzed two ontogenetic series of brain endocasts of *M. balearicus* and of *R. rupicapra*. *M. balearicus* material was housed at the 'Museu de l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont'. All *Rupicapra* endocasts were

obtained from skulls housed at the 'Instituto Pirenaico de Ecología' (IPE-CSIC) located at Jaca (Huesca). Age data were associated to this material. Endocasts were obtained following Radinsky's methodology (Radinsky, 1968).

The piriform lobe (primary olfactory cortex, following Hoffman, 1989), as well as the total neocortical area, were measured using 3D analysis. Each endocast was scanned with a medical CT scanner. The CT software Mimics (Materialise, Belgium) was used to obtain the 3D mesh of each endocast and imported into Rhinoceros 4.0 software. Using a reverse engineering plugin, we created surfaces from the mesh data. Finally, the areas were calculated from each surface with Rhinoceros 4.0 software.

The growth of the different neocortical areas in relation to the total neocortex area was analyzed using Least Squares regressions (LS). Statistical analyses were developed with SPSS 15.

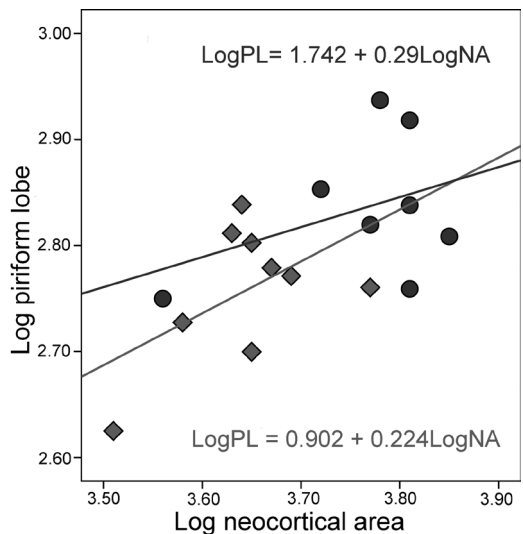


FIG. 1. Dispersion plot of the regression between log neocortex and log piriform lobe. Diamonds: *Myotragus balearicus*, circles: *Rupicapra rupicapra*. Measurements in mm<sup>2</sup>. Equation in the superior part of the plot: regression function adjusted with *R. rupicapra* data. Equation in the inferior part of the plot: regression function adjusted with *M. balearicus* data.

## Results and Discussion

Piriform lobes are smaller in *Myotragus* than in *Rupicapra* at all ages. The correlation between the estimated area of the piriform lobe and the estimated neocortex size is almost zero in both *M. balearicus* and *R. rupicapra*. Nevertheless, because both regressions were not significant, it is difficult to ascertain if this is due to a real lack of a relationship (TABLA 1). There was only one neonate in each regression for each species, and both show smaller values than the rest of specimens of their respective species (FIG. 1). Therefore, although the lack of correlation may imply that the cortical part of the olfaction is almost fully developed in the neonate, the absence of relationship could also result from the few number of neonate specimens and the high dispersion of adults.

The smaller piriform lobe of *M. balearicus* in comparison with that of *R. rupicapra* is in concordance with the small olfactory bulbs and cribiform plate of the adult insular bovid, confirming that the olfactory sense was less developed than in mainland bovids. This is in agreement with preliminary results from studies of the cribiform plate (Bover & Tolosa, 2003)

In both *M. balearicus* and *R. rupicapra*, the piriform lobe is almost fully-grown at birth. This

is not unexpected as the olfactory system is developed prior to the visual system (Brunjes & Frazier, 1986). Therefore, the developmental timing of the olfactory neocortical area in the insular bovid seems to match that of its mainland counterpart, although it remains smaller throughout all ontogenetic stages.

## Conclusion

The piriform lobes are almost fully developed at birth in both *M. balearicus* and *R. rupicapra*. However, they are smaller at birth in the insular bovid and remain smaller than in the insular *R. rupicapra* throughout all ontogenetic stages. This suggests that olfaction was less developed in *Myotragus balearicus* than in mainland bovids.

## Acknowledgments

We are grateful to R. García González for the loan of the *Rupicapra* material. We thank the Hospital Mútua de Terrassa for scanning the endocasts. We want to thank Sandra Val and the rest of the team of the “Àrea de Conservació-Preparació” of the ICP.

	Parameter	SE	p para	Beta ( $\beta$ )	SE $\beta$	R <sup>2</sup>	p model
<b><i>M. balearicus</i></b>						0.014	0.745
<b>Intercept</b>	1.902 (-3.707-7.512)	2.432	0.457				
<b>log Neocortex</b>	0.225 (-1.314-1.736)	0.667	0.745	0.118	0.351		
<b><i>R. rupicapra</i></b>						0.154	0.337
<b>Intercept</b>	1.742 (0.821-4.305)	1.047	0.147				
<b>log Neocortex</b>	0.29 (0.39-0.971)	0.278	0.337	0.392	0.375		

TABLA. 1. Piriform lobe regression model and associated statistics. Confidence interval (95%) in brackets.



## References

- Bate, D.M.A. (1909). A new artiodactyl from Majorca. *Geological Magazine* 543: 385-388.
- Bover, P. & Tolosa, F. (2003). The olfactory ability of *Myotragus balearicus*: preliminary notes. Palma de Mallorca. Societat d'Història Natural de les Balears. pp. 21-22.
- Brunjes, P.C. & Frazier, L.L. (1986). Maturation and plasticity of the olfactory system of vertebrates. *Brain Research Reviews* 11: 1-45.
- Dong, W. (2008). Virtual cranial endocast of the oldest giant panda (*Ailuropoda microta*) reveals great similarity to that of its extant relative. *Naturwissenschaften* 95: 1079-1083.
- Hofman, M.A. (1989). On the evolution and geometry of the brain in mammals. *Progress in Neurobiology* 32: 137-158.
- Holloway, R.L. (1983). Cerebral brain endocast pattern of *Australopithecus afarensis* hominid. *Nature* 303: 420-422.
- Köhler M. & Moyà-Solà, S. (2001). Phalangeal adaptations in the fossil insular goat *Myotragus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 621-624.
- Köhler, M. & Moyà-Solà, S. (2004). Reduction of brain and sense organs in the fossil insular bovid *Myotragus*. *Brain Behaviour and Evolution* 63: 125-139.
- Köhler, M. & Moyà-Solà, S. (2009). Physiological and life history strategies of a fossil large mammal in a resource-limited environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 20354-20358.
- Kurochkin, E.N., Dyke, G.J., Saveliev, S.V., Pervushov, E.M. & Popov, E.V. (2007). A fossil brain from the Cretaceous of European Russia and avian sensory evolution. *Biology Letters* 3: 309-313.
- McNab, B.K. (2002). Minimizing energy expenditure facilitates vertebrate persistence on oceanic islands. *Ecology Letters* 5: 693-704.
- Mödden, C. & Wolsan, M. (2000). External brain morphology of the late Oligocene musteloid carnivoran *Bavarictis gaimersheimensis*. *Acta Palaeontologica Polonica* 45: 301-310.
- Palombo, M.R., Köhler, M., Moyà-Solà, S. & Giovinazzo, C. (2008). Brain versus body mass in endemic ruminant artiodactyls: a case studied of *Myotragus balearicus* and smallest *Candiacervus* species from Mediterranean islands. *Quaternary International* 182: 160-183.
- Radinsky, L.B. (1968). A new approach to mammalian cranial analysis, illustrated by examples of prosimian primates. *Journal of Morphology* 124: 167-179.
- Simons, E.L. (1993). New endocasts of *Aegyptopithecus*: oldest well-preserved record of the brain in Anthropoidea. *American Journal of Science* 293-A: 383-390.

## EL TEJIDO ESPONJOSO, SU CARÁCTER FRACTAL Y SU POSIBLE RELACIÓN CON EL SOPORTE DE LA MASA CORPORAL EN MAMÍFEROS

De Renzi, M.<sup>1</sup>, Pérez-Ramos, A.<sup>1</sup> & Belinchón, M.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva, Universitat de València, 46980, Paterna, València; miquel.de.renzi@uv.es, pera@alumni.uv.es

<sup>2</sup> Museo de Ciencias Naturales del Ayuntamiento de Valencia, 46010, Valencia; museociencias@valencia.es

### Resumen

Los mamíferos y el resto de los tetrápodos terrestres se enfrentan con el problema de sostener la masa corporal sobre sus cuatro extremidades; es una cuestión básica de resistencia de materiales que depende, entre otros rasgos, de la sección de los fémures y húmeros (alometría, semejanza elástica). Al mismo tiempo, los materiales mineralizados más densos resisten mejor; esto es así para el hueso cortical, pero no para el trabecular. Hacer más denso este último sería una solución posible. Al ser su estructura de naturaleza fractal, se ha considerado como medida de densidad la dimensión fractal. Hemos hallado que, a grandes rasgos, la dimensión fractal aumenta con la masa corporal conforme se esperaba, pero existen problemas acerca de su posible valor crítico, en tanto que el hueso trabecular está relacionado con la función hematopoyética.

**Palabras clave:** masa corporal, dimensión fractal, conteo por cajas, lagunaridad, hematopoyesis

### Abstract

Mammals and terrestrial tetrapods are faced to the problem of supporting their body mass upon their four legs, a problem related to resistance of materials which depends, among other features, on the section of femora and humeri (allometry, elastic similarity). At the same time, a more dense material, like the cortical bone, will be more resistant, but trabecular bone will be weaker. Thus, a possible solution would be concerned with denser trabecular bones. Since trabecular bone has fractal structure, we consider fractal dimension as a measurement of density. We found that, in general, fractal dimension increases with body mass as we expected from our hypothesis. However, there are some problems around a possible critical value of fractal dimension, since trabecular bone is related with the hematopoietic function.

**Keywords:** body mass, fractal dimension, box counting, lacunarity, hematopoiesis

## Introducción

Los huesos de las extremidades de los mamíferos y vertebrados tetrápodos en general están implicados en la función de sostén de la masa corporal, salvo en aquellas adaptaciones vinculadas al medio acuático. El húmero y/o el fémur son los huesos sobre los cuales se apoya directamente la carga representada por la masa corporal, al estar directamente conectados con el resto del cuerpo a través de las cinturas pélvica o escapular y, en ese sentido, actúan como verdaderas columnas. La resistencia de una columna a la carga es proporcional a su sección. El primero en identificar que este problema arquitectónico era el mismo que el que podía tener un animal en relación con el sostén de su masa fue Galileo Galilei, tal como refieren, por ejemplo, Raup & Stanley (1971). Sobre el mismo hay toda una teoría desarrollada de la semejanza elástica (McMahon & Bonner, 1986). Por tanto, es relevante la sección del hueso, con un área tanto mayor cuanto más carga soporta, independientemente de la longitud. En consecuencia, el hueso constituye uno de los ejemplos clásicos de alometría. De acuerdo con Gould (1966), la alometría es la consecuencia del aumento de tamaño de un organismo y se da siempre que una superficie preste un servicio (como en el caso que nos ocupa) al volumen total del organismo, cuya relación debe mantenerse. En general, el problema se resuelve mediante la introducción de material inerte, complicación estructural o cambio de forma; este último es el caso más conocido y en él se incluye la semejanza elástica.

En relación con nuestro problema, debemos preguntarnos, en primer lugar, por el material óseo. Se trata de una verdadera cerámica biológica integrada por hidroxiapatito y colágeno. Este último se ordena por autoorganización y crea los espacios adecuados para la nucleación y el posterior crecimiento de los cristales de hidroxiapatito. Los procesos de biomineralización guardan mucha semejanza entre sí y se producen en el organismo, en un espacio aislado del medio externo (Addadi et al. 2006, acerca de la temática general de la biomineralización). En el esquema de la biomorfodinámica de Seilacher (ver su aplicación al esqueleto de los vertebrados en De Renzi, 2006), correspondería a lo que él denomina factor de fabricación. Ahora bien, el material de los huesos suele presentar dos tipos de organización: el hueso compacto o cortical y el hueso esponjoso o trabecular. La carga se

distribuye en una sección que consta de una capa externa de hueso compacto y una trama interna de hueso trabecular, que no ocupa todo el interior de la diáfisis. El primer tipo de hueso es más resistente a la carga que el segundo, que es mucho más frágil. La respuesta alométrica puede tomar dos vías no excluyentes: aumentar la proporción de un tipo de hueso con respecto al otro en la sección y densificar el trabecular (introducción de material inerte) y/o aumentar el área de la sección (cambio de forma). Sin embargo, los espacios vacíos del hueso esponjoso cumplen con otra misión, la hematopoyesis, que impondrá una restricción a una optimización por densificación.

Los procesos morfogenéticos (Huiskes et al., 2000) que rigen la formación del hueso trabecular originan una estructura que, desde el punto de vista geométrico, goza de todas las características de un objeto fractal, algo que ya ha sido tratado desde el punto de vista médico (Majumdar et al., 1993; Chung et al., 1994). Si nos atenemos a la geometría fractal pura, el fractal surgiría a causa de eliminar de una porción de espacio lleno, conjuntos de puntos de su interior, con la consiguiente aparición de regiones vacías o *tremas* irregularmente distribuidas. El concepto de dimensión fractal nos ilustra sobre cómo un objeto geométrico tiende a llenar un espacio de dimensión topológica mayor que la que le corresponde (estos conceptos se detallan en Mandelbrot, 1983). Si pasamos de la geometría en abstracto a la materia, esto último equivaldría a la densificación de la misma. Ahora bien, otra cuestión, independientemente de la dimensión fractal, son los espacios vacíos o *tremas*; su medida es la lagunaridad. La hipótesis que vamos a tratar, y a dar algunas confirmaciones provisionales, es la siguiente: el tejido esponjoso tendrá mayor dimensión fractal cuanto mayor sea la masa corporal; es decir, será más denso y, por tanto, se adecuará a soportar la masa, dentro de los límites impuestos por la hematopoyesis, que obligaría posiblemente a un valor crítico de lagunaridad. Los resultados son provisionales, dado lo preliminar de este estudio.

## Materiales y procedimientos

Se han escogido animales salvajes –para evitar anomalías debidas a selección artificial; fueron proporcionados por asociaciones de cazadores– de diferentes masas corporales para estudiar la di-

mensión fractal en función del aumento de aquélla. Para estandarizar los datos, siempre elegimos el fémur izquierdo; los cortes se realizaron transversalmente y a la misma altura de la epífisis proximal. A causa del carácter preliminar del trabajo, se ha estudiado un fémur de cada especie, conocida la masa corporal del organismo al cual pertenecía; la dimensión fractal se midió *a posteriori*, a fin de no sesgar los resultados con ideas preconcebidas.

#### (a) Material

El material usado pertenece, en orden creciente de masa corporal, a rata (*Rattus norvegicus*), conejo (*Oryctolagus cuniculus*), cabra (*Capra aegagrus*), jabalí (*Sus scrofa*) y puma (*Felis concolor*).

#### (b) Procedimientos

El primer paso, antes de aplicar los tratamientos, consiste en pesar cada individuo. Acto seguido, se procede a la extracción de los órganos, piel y musculatura, para dejar el esqueleto al descubierto mediante un protocolo estándar (cocción con NaOH a baja concentración). Luego se seccionan los fémures limpios mediante una sierra de cinta 6" (corte grueso); así se obtienen bloques del fémur no más gruesos de 2,5 cm. Una vez efectuados estos cortes, los más proximales se introducen en una cubeta de ultrasonidos, con 100 ml de acetona, 100 ml de agua, 10 ml de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> al 33%, y NaOH. Llegados aquí, se procede al uso de la sierra de baja velocidad (50 rpm iniciales a

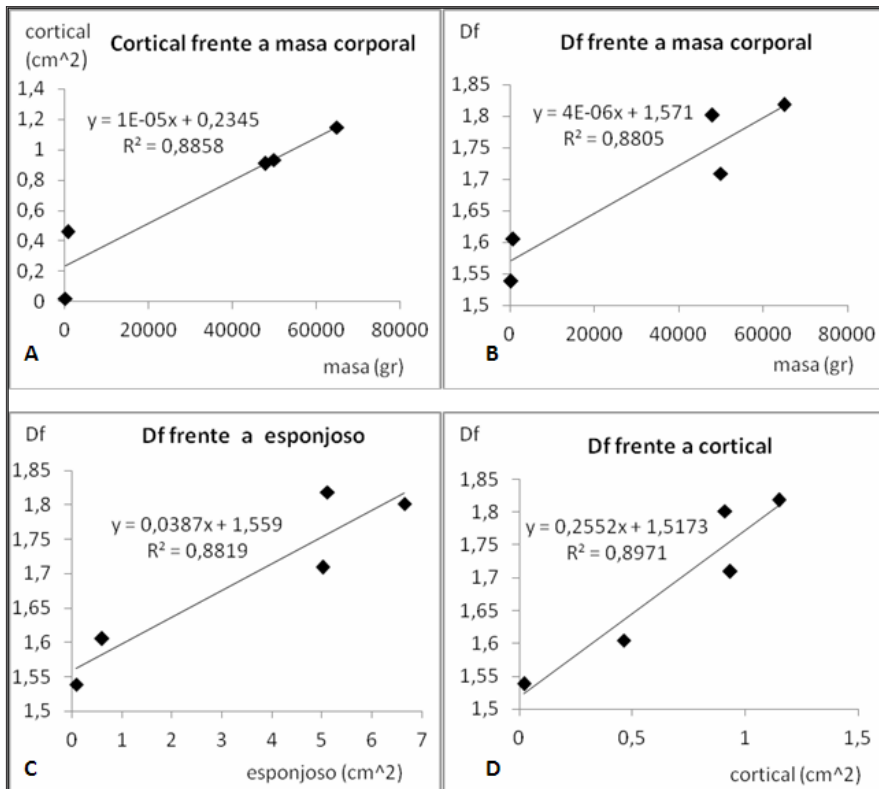


FIG. 1. Gráficas A, B, C, D. Representación de los datos obtenidos de las diferentes muestras de fémures izquierdos de diferentes animales (rata, conejo, cabra, jabalí y puma) ordenados en orden creciente respecto a sus dimensiones fractales ( $D_f$ ). Rata  $D_f=1,53$ ; Conejo  $D_f=1,61$ ; cabra  $D_f=1,71$ ; Jabalí  $D_f=1,80$ ; puma  $D_f=1,82$ .

5 rpm) para obtener los cortes finos (0,3 mm de grosor), que se secan usando la lámpara de infrarrojos (150W) durante 5 minutos; luego se montan sobre un porta, se desgastan hasta unas pocas decenas de micras y se les aplican los análisis de imagen pertinentes.

### (c) Análisis de imagen

Los diferentes cortes se captan, en una primera fase, como imágenes de alta resolución mediante el uso de una cámara Leica. Después, se procede al análisis de imagen mediante el uso del programa de libre acceso "ImageJ". El proceso a seguir es el siguiente: se elige la imagen, se pasa a 8 bits y se binariza mediante la aplicación *threshold*. Una vez obtenida la imagen binaria, se usarán las herramientas de corte del programa para separar el tejido cortical del esponjoso, y así obtener imágenes binarias de cada uno mediante una exclusión de imágenes respecto a la imagen binaria original. La dimensión fractal del tejido esponjoso se estima por *box-counting* sobre su imagen binaria. Al aplicarlo, hay que tener en cuenta el tamaño de caja que estemos usando, ya que la secuencia de cajas se hace según potencias de base dos (2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256, etc.). Se empieza por un tamaño de caja estándar (2, 4, 8, 16, 32, 64). La aplicación genera una recta logarítmica. Si los puntos están bien ajustados sobre ésta, la sucesión de cajas será la correcta y su pendiente será la dimensión fractal buscada. Si no, se eliminan los tamaños de caja extremos (puntos más desviados). Además, hemos calculado el área de los tejidos cortical y esponjoso (a partir de sus imágenes binarias separadas) y el área total de la imagen binaria original (todas en  $\text{cm}^2$ ).

## Resultados y discusión

A partir de los análisis de las imágenes de los diferentes individuos, se observa que la dimensión fractal ( $D_f$ ) aumenta en relación con la masa corporal (TABLA 1). Si partimos de las especies más pequeñas, como las ratas, obtenemos una  $D_f$  del orden de 1,53; en cambio, el jabalí o el puma, las de mayor masa, poseen una  $D_f$  de 1,80 y 1,82 respectivamente. La figura 1 muestra las diversas relaciones entre las magnitudes medidas. Las gráficas B, C y D muestran, respectivamente, los valores de  $D_f$  en función de la masa corporal, del área de tejido esponjoso y del área de tejido cortical (ambos con respecto al área total). Las correlaciones son en todos los casos positivas y significativas. No obstante, la ausencia de animales de masa intermedia da lugar a correlaciones espurias (gráficas B y C), aunque no ocurre así para la correlación representada en la gráfica D ( $D_f$  en función del área de tejido cortical), que es válida. En cambio, la correlación del área del tejido cortical en función de la masa corporal, aunque es positiva y significativa, no es válida (gráfica A).

## Conclusión

La hipótesis básica planteada queda confirmada en sus grandes líneas: las dimensiones fractales bajas se corresponden con masas corporales pequeñas, mientras que las más altas lo hacen con las grandes. Sin embargo, hay una laguna a causa de la ausencia de masas intermedias. De esta manera, tres de las cuatro correlaciones observadas son espurias. Además, el rango tratado

Especie	n° fémures	Mc	$D_f$	$A_t \text{ cm}^2$	$A_{tr} \text{ cm}^2$	$A_{ct} \text{ cm}^2$
Rata	1	156	1,54	0,118	0,096	0,022
Conejo	1	674	1,61	1,072	0,611	0,461
Cabra	1	50000	1,71	5,955	5,021	0,934
Jabalí	1	48000	1,8	7,56	6,651	0,909
Puma	1	65000	1,82	6,266	5,118	1,148

TABLA 1. Relaciones entre masa corporal  $M_c$ , dimensión fractal  $D_f$ , área total de tejido osificado en la sección del fémur  $A_t$ , área del tejido trabecular  $A_{tr}$  y área del tejido cortical  $A_{ct}$  para las diferentes especies.

no contiene ni animales mayores ni tampoco animales mucho más pequeños. No obstante, existe una buena correlación lineal entre la superficie del tejido cortical y la dimensión fractal. Esto indica algo esperado: el aumento de masa requiere más tejido cortical y mayor densidad del esponjoso. Quedan diversas cuestiones abiertas, que estarían relacionadas con la actividad metabólica y hematopoyética. Este hecho guardaría relación con el otro aspecto de este tipo de estructuras fractales, que es la presencia de tremas, y que se traduce en la medida de esos espacios vacíos, conocida bajo el nombre de lagunaridad (Mandelbrot, 1983). Sospechamos que la dimensión fractal tendría una restricción con respecto a este último parámetro, que suponemos estaría relacionado con la hematopoyesis.

### Agradecimientos

Este trabajo forma parte del proyecto CGL2010-15326. También damos las gracias a la asociación de cazadores de la Marina Alta por su colaboración, y sobre todo a Don Luís Pérez Ausina por proporcionarnos los contactos y ayuda en la captura de dichos animales. Sin su apoyo el trabajo hubiera sido imposible de realizar.

### Referencias

- Addadi, L., Joester, D., Nudelman, F. & Weiner, S. (2006). Mollusk shell formation: A source of new concepts for understanding biomineralization processes. *Chemistry - A European Journal* 12: 980-987.
- Chung, H.W., Chu, C.C., Underweiser, M. & Wehrli, F.W. (1994). On the fractal nature of trabecular bone. *Medical Physics* 21: 1535-1540.
- De Renzi, M. (2006). Una aproximación biomorfológica al esqueleto de los vertebrados y sus consecuencias en la inferencia paleoecológica. En *XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Libro de Resúmenes* (ed. E. Fernández-Martínez), pp. 23-26. León: Universidad de León, Secretariado de Publicaciones.
- Gould, S.J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Review* 41: 587-640.
- Huiskes, R., Ruimerman, R., van Lenthe, G.H. & Janssen, J.D. (2000). Effects of mechanical forces on maintenance and adaptation of form in trabecular bone. *Nature* 405: 704-706.
- Majumdar, S., Weinstein, R.S. & Prasad, R.R. (1993). Application of fractal geometry techniques to the study of trabecular bone. *Medical Physics* 20: 1611-1619.
- Mandelbrot, B. (1983). *The fractal geometry of nature*. Nueva York: W.H. Freeman and Company. 468 pp.
- McMahon, T.A. & Bonner, J.T. (1986). *Tamaño y vida*. Barcelona: Prensa Científica, Editorial Labor. 255 pp.
- Raup, D.M. & Stanley, S.M. (1971). *Principles of paleontology*. San Francisco: W.H. Freeman and Company. 388 pp.



## LA TAFONOMÍA COMO RECURSO DIDÁCTICO: FOSILIZACIÓN DE BIVALVOS DE AGUA DULCE

Delvene, G.<sup>1</sup>, Menéndez, S.<sup>1</sup>, Laguarda Ortas, S.<sup>2</sup> & Araujo, R.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Museo Geominero (Instituto Geológico y Minero de España), C/ Ríos Rosas, 23, 28003 Madrid; g.delvene@igme.es, s.menendez@igme.es

<sup>2</sup> IES Domingo Miral, Avda. Regimiento de Galicia, 6 22700 Jaca (Huesca); slaguarda@educa.aragon.es

<sup>3</sup> Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid; rafael@mncn.csic.es

### Resumen

Se presenta la tafonomía como un recurso didáctico para explicar los conceptos de “fosilización” y “fósil” en la educación no universitaria a través de un ejemplo: el estudio de una comunidad de bivalvos de agua dulce actuales. Un episodio de mortalidad de una comunidad de *Anodonta anatina* en el margen suroeste del Embalse de Santolea (Parque Cultural del Maestrazgo, Teruel) favorece la observación de los primeros estadios en el proceso de fosilización de los diferentes ejemplares. A través de la actividad propuesta, una excursión didáctica, se da a conocer la metodología de trabajo de campo en las Ciencias Naturales y el respeto y conocimiento del Patrimonio Natural.

**Palabras clave:** didáctica, moluscos, paleoecología, fosilización

### Abstract

This work shows the taphonomy as an educational resource used for explaining the concepts of “fossilization” and “fossil” in no University Education. The study of an extant freshwater bivalve community is used for this purpose. A mortality event in a community of *Anodonta anatina* located in the South-Western margin of the Santolea reservoir (Maestrazgo Global Geopark, Teruel, Spain) allows us to see the first stages of bivalves fossilization. The methodology of fieldwork in Natural Sciences and the respect and knowledge of Natural Heritage are topics to be considered through the school excursion activity proposed in this work.

**Keywords:** educational resource, moluscs, palaeoecology, fossilization



## Introducción

Este trabajo presenta la tafonomía como recurso didáctico, y muestra cómo dar a conocer el concepto de fosilización en la educación no universitaria. Se propone un ejemplo concreto, utilizando el caso de una comunidad de bivalvos de agua dulce actuales. Esta experiencia puede ser utilizada desde 3º de Primaria hasta 1º de Bachillerato ya que, aunque no aparezca como un contenido explícito dentro del currículo de primaria, desde este curso los alumnos tienen capacidad para comprender este concepto y normalmente ya han debido de tener algún contacto con el mundo de la Paleontología a través de museos geológicos y/o de Ciencias Naturales. Esta actividad se plantea como una acción complementaria de una excursión didáctica en un entorno natural que contenga un embalse y/o un río. La salida puede orientarse tanto en un contexto biológico como geológico o de conocimiento del medio (dependiendo de los currículos). El docente previamente debe de haberse documentado (ver Araujo et al., 2009) sobre posibles lugares donde se puede llevar a cabo esta experiencia. Nosotros vamos a centrarnos en un entorno natural concreto, el Embalse de Santolea (Teruel), pero es aplicable a otros contextos en todo el territorio español.

Los objetivos principales de este trabajo pueden resumirse en tres aspectos fundamentales: (1) conocer y aprender la metodología de trabajo de campo en las Ciencias Naturales: observación y toma de datos, (2) reconocer y valorar el Patrimonio Natural, (3) introducir y afianzar el concepto de fosilización en el currículo escolar.

## Situación geográfica y aspectos legales

El Parque Cultural del Maestrazgo se sitúa en la Cordillera Ibérica, al E de la provincia de Teruel cerca del límite con la provincia de Castellón. El área de estudio se encuentra en la cuenca del río Guadalupe, más concretamente en el margen suroeste del Embalse de Santolea ubicado en el área del “Alto Maestrazgo” (Teruel) dentro del mencionado Parque Cultural.

El Parque Cultural del Maestrazgo posee singulares espacios naturales, muchos de los cuales

gozan de reconocimiento legal específico como conjunto histórico, monumento natural, zona arqueológica o conjunto de arte rupestre. Fue el primer parque español que se integró en la “Red de Geoparques Europeos” y forma parte de la red de geoparques a escala mundial (“Global Geopark”). La figura legal denominada “Parque Cultural” en Aragón, constituye un refuerzo y complemento a las leyes 16/1985 de Patrimonio y 4/89 de Conservación de los Espacios Naturales y de la Flora y Fauna Silvestres. Estos parques están regulados por la Ley 12/1997 de Parques Culturales de Aragón.

En el contexto del trabajo que presentamos, hay que considerar el ámbito de actuación de la última Ley 42/2007, de 13 de diciembre, del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad. Además, respecto a los moluscos bivalvos actuales estudiados en este trabajo, hay que tener en cuenta que la especie *Anodonta anatina* se encuentra catalogada como especie “casi amenazada” en el “Libro Rojo de los Invertebrados de España” (Verdú & Galante, 2006) y en el “Libro Rojo de los Invertebrados de Andalucía” (Barea-Azcón et al., 2008), y “vulnerable” en el “Atlas y Libro Rojo de los Moluscos de Castilla-La Mancha” (Bragado et al., 2010).

## Conceptos generales de moluscos bivalvos y su ecología

Los grandes bivalvos continentales o náyades son moluscos filtradores que habitan masas de agua dulce (ríos, lagos o embalses). Su estrategia reproductiva es muy especializada: sus larvas (también llamadas gloquidios) requieren un pez donde permanecer durante la metamorfosis hasta el estadio juvenil. Los gloquidios se incuban en las branquias del molusco y son expulsados al agua cuando alcanzan un tamaño y desarrollo determinados. Una vez en el agua, se adhieren a las branquias o aletas del pez hospedador en el cual van a sufrir la metamorfosis que dará lugar a los bivalvos juveniles. Suele existir especificidad entre náyades y peces, de forma que no todas las especies de peces pueden actuar como hospedadoras de los gloquidios de todas las náyades. La dispersión de los bivalvos a lo largo de los ecosistemas depende directamente de los peces hospedadores.

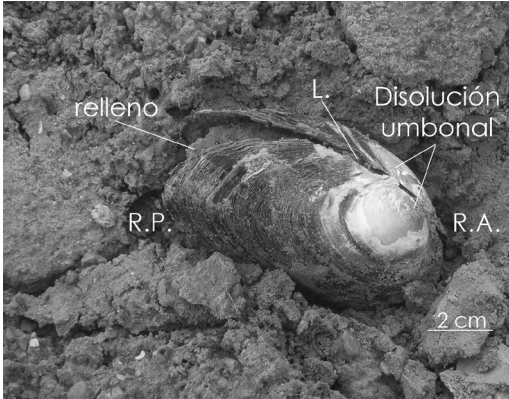


FIG. 1. *Anodonta anatina* en posición de vida. Las valvas están abiertas, se observa el relleno de la concha, y la disolución de la región umbonal. L. ligamento; R.A. región anterior; R.P. región posterior. Foto Graciela Delvene.



FIG. 2. Molde externo del ejemplar mostrado en la figura 1. Aunque no se trata de un fósil, se observa el molde de un ejemplar de *Anodonta anatina* en el sedimento fangoso y lo que en un futuro se convertiría en un molde externo. Foto Graciela Delvene.



FIG. 3. Ejemplar juvenil de *Anodonta anatina* en posición de vida. Se observa que está parcialmente enterrada y un comienzo del relleno a través de las valvas abiertas. El ejemplar presenta una fractura en la región más débil y adelgazada de la concha (región posterior). Foto Graciela Delvene.

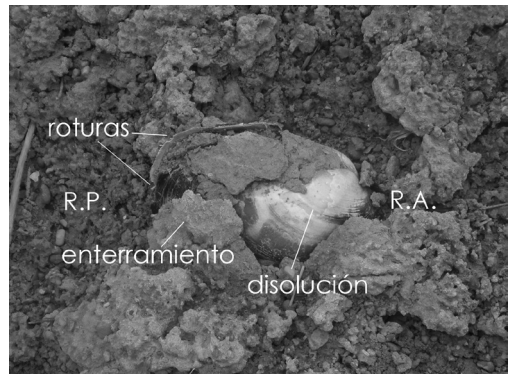


FIG. 4. *Anodonta anatina* en posición de vida y parcialmente enterrada. Presenta roturas en la región posterior (zona más débil de la concha). Se observa disolución en el umbo y especialmente en el flanco de la valva derecha. R.P. región posterior; R.A. región anterior. Foto Graciela Delvene.

Las náyades, en general, viven semi-enterradas, con el plano de comisura inclinado respecto a la superficie de la interfase agua/sedimento. En condiciones de alta evaporación del embalse o modificación del entorno por causas antrópicas (obras públicas, vaciado para limpieza, etc.) los bivalvos que se encuentren cerca de los márgenes del embalse pueden quedar expuestos. Este es el caso de la comunidad de bivalvos que presentamos en este trabajo. Los bivalvos han quedado sin lámina de agua, y ha habido un episodio de mortalidad en toda la comunidad. Normalmente estos individuos viven en colonias, y cuando ocurre un suceso de este calibre, son muchos los bivalvos que mueren en el mismo episodio. Hemos observado en el campo lo que sucedería en los primeros estadios de fosilización. Nuestros restos no son fósiles, son conchas actuales, pero podemos observar que en algunos ejemplares las partes blandas aún están en proceso de descomposición, en otros ya no quedan restos de ellas y la concha se ha rellenado de sedimento, aunque el relleno no está consolidado. A continuación, en la experiencia propuesta, se exponen todos los procesos que se pueden observar.

#### **Actividad propuesta: “¡Atención! Se está formando un fósil”**

Uno de los puntos clave de la actividad es transmitir a los estudiantes el valor del respeto por el patrimonio natural, así como enseñarles las normas que deben de cumplirse en la naturaleza. Para ello, se puede dar a conocer la Ley 42/2007, de 13 de diciembre, del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad, de una forma asequible, de modo que el alumnado sea consciente de que hay leyes que cumplir, con el objetivo de conservar el patrimonio natural. En el caso de especies actuales como *Anodonta anatina*, este cumplimiento se traduciría en la conservación efectiva de esta especie. Otras especies de náyades se incluyen en los anexos de esta ley porque necesitan una especial protección al estar amenazadas o en peligro de extinción. La legislación no permite recoger este tipo de conchas de los embalses, como consecuencia, el método de trabajo en el campo va a ser básicamente de observación. Se tomarán notas y harán esquemas en el cuaderno de campo y se realizarán fotografías que ilustren las observaciones de campo.

#### **(a) Trabajo de campo**

Para llevar a cabo el trabajo de campo de forma adecuada, previamente en el aula se habrán introducido los conceptos básicos referentes a la fosilización y en concreto los que pueden afectar a la formación de un fósil de un bivalvo. Las claves de observación en el campo de los diferentes procesos que afectan a los bivalvos y que deberán quedar registrados en el cuaderno de campo son (FIGS. 1-4): abertura de valvas, desarticulación, rotura de valvas, pérdida de elementos como ligamento externo y periostraco (especialmente en la zona umbonal), relleno, enterramiento, formación de moldes internos, posterior disolución y formación de moldes externos. Es interesante mostrar que los procesos de fosilización pueden dar lugar a distintos tipos de fósiles a partir de un mismo organismo y pueden encontrarse registrados en posición de vida, en posición mariposa, con las valvas desarticuladas y/o fragmentadas, etc.

#### **(b) Trabajo en el aula**

Los conceptos de fósil y fosilización no aparecen en los currículos de infantil y primaria. En educación secundaria obligatoria se incluye en primer curso (La vida a lo largo de la historia terrestre. Los fósiles) y en cuarto (La tierra un planeta en constante cambio. La paleontología. Concepto de fósil. Proceso de fosilización y la evolución de la vida. La vida a lo largo del tiempo geológico. Principales grupos de organismos fósiles). En Bachillerato aparece dentro de la asignatura de Biología y Geología (El tiempo geológico. Fósiles). Independientemente de esto, la presencia de los fósiles como un elemento más de nuestro entorno natural y cultural, puede ser utilizada como recurso didáctico en cualquiera de las etapas educativas, sobre todo en aquellos lugares donde la riqueza paleontológica o del medio natural lo favorezca. La actividad “¡Atención! se está formando un fósil” tiene entre sus objetivos contribuir a desarrollar la competencia en el conocimiento e interacción con el medio físico y la competencia cultural. La visita de un entorno natural real (embalse o río), sirve para contextualizar las tareas que se diseñen y que permitirán a los alumnos obtener, analizar y representar información, identificar y valorar la diversidad natural, aplicar los concep-

tos científicos (fósil y fosilización) y promover el cuidado del medio ambiente y conservación del patrimonio natural. Entre las actividades que se pueden llevar a cabo están la puesta en común de los datos obtenidos y la propuesta de fichas propias o elaboradas por el docente y estudiantes, correspondientes a cada estadio de fosilización, para utilizarlas como dos tipos de juegos: ordenación de los estadios en el tiempo y trabajo en grupo destinado a cada uno de los estadios registrados.

### Conclusión

Los diferentes procesos tafonómicos que pueden intervenir en la formación del fósil de un bivalvo pueden ser utilizados como herramienta didáctica a través de una actividad como una excursión para la observación de la fauna, flora y geología de la región en la cual, además, se pueda fomentar en el alumnado respeto por el Patrimonio Natural a través de su conocimiento.

### Agradecimientos

Este trabajo es una contribución a los proyectos CGL2009-11838 y Plan cuatrienal de divulgación social de las Ciencias de la Tierra (2009-2012) financiado por el Instituto Geológico y Minero de España (IGME).

### Referencias

- Araujo, R., Reis, J., Machordom, A., Toledo, C., Madeira, M.J., Gómez, I., Velasco, J.C., Morales, J., Barea, J.M., Ondina, P. & Ayala, I. (2009). Las náyades de la Península Ibérica. *Iberus* 27(2): 7-72.
- Barea-Azcón, J.M., Ballesteros-Duperón, E. & Moreno, D. (2008). Libro Rojo de los Invertebrados de Andalucía. Sevilla: Consejería de Medioambiente, Junta de Andalucía. 1430 pp.
- Bragado, D., Araujo, R. & Aparicio, M.T. (2010). Atlas y Libro Rojo de los Moluscos de Castilla-La Mancha. Guadalajara: Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha. 506 pp.
- Verdú, J. R. & Galante, E. (2006). Libro Rojo de los Invertebrados de España. Madrid: Ministerio de Medioambiente. 411 pp.



## THE MOLLUSC FAUNA OF LA HUÉRGUINA FORMATION (LOWER CRETACEOUS, SPAIN)

Delvene, G.<sup>1</sup> & Munt, M.C.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Instituto Geológico y Minero de España (IGME), C/. Ríos Rosas, 23 28003 Madrid (Spain); g.delvene@igme.es

<sup>2</sup> Department of Palaeontology, Natural History Museum, Cromwell Road London, United Kingdom, SW7 5BD; m.munt@nhm.ac.uk

### Resumen

Los moluscos de los yacimientos de Las Hoyas y Buenache de la Sierra (Cuenca) han sido descritos y revisados en el contexto de la fauna de moluscos del Cretácico Inferior de Europa. La mayor parte de los bivalvos son coespecíficos con los taxones registrados en el Barremiense de Francia y sur de Inglaterra. Respecto a los gasterópodos, que corresponden a formas micromórficas y/o de pequeño tamaño, son más problemáticos de determinar por su estado de conservación, aunque se han identificado varios géneros con afinidades al “Purbeck” (Berriasiense). Sin embargo, como la fauna de gasterópodos europea del Barremiense es poco conocida, este registro puede formar parte de una típica fauna de gasterópodos para el Barremiense ya que encaja con el modelo registrado en el sur de Inglaterra para esta misma edad.

**Palabras clave:** bivalvos, gasterópodos, agua dulce, Cretácico, España

### Abstract

The mollusc fauna of Las Hoyas and Buenache de la Sierra sites (Cuenca) has been described and reviewed in the context of the European Early Cretaceous mollusc fauna. Most of the bivalves are conspecific with taxa from the Barremian of France and southern England. Gastropods, which comprise micromorphic and/or small specimens, are more difficult to determine and include genera with affinities with the ‘Purbeckian’ fauna (Berriasian). However, as the gastropod fauna of the European Barremian is poorly known, it may indeed constitute a typical gastropod fauna of those times as fits into an emerging pattern seen in the Barremian of southern England.

**Keywords:** bivalves, gastropods, freshwater, Cretaceous, Spain

## Introduction

The mollusc fauna from La Huérguina Formation (Upper Barremian) comprises freshwater unionid bivalves and gill bearing viviparid and air breathing pulmonate gastropods. The studied collection presented here is housed in the “Museo de Ciencias de Castilla-La Mancha” and the “Universidad Autónoma de Madrid”. The La Huérguina mollusc faunas come from the Rambla de la Cruces Sequence I localities, (Buenache de la Sierra and Las Hoyas 1) whose assemblages are characterized by fragmentary microfossils, and from the Rambla de la Cruces Sequence II, in which the Las Hoyas Konservat Lagerstätte is set. Gastropods, comprising both protoconch and teleoconch fragments, were all recovered from sediment residues of Sequence I. Preservations vary with degrees of re-crystallization. Bivalve specimens comprise individual macrofossils and flank fragments. Most bivalve macrofossils from the Las Hoyas Konservat Lagerstätte are articulated, slightly distorted, composite moulds, very commonly preserved in “butterfly position”.

## Bivalves

Identification becomes based upon external characters such as outline shape, ornamentation, position of the umbo and growth line characters, because the preservational factors do not allow to see the hinge and/or internal features. Therefore, most specimens of Unionoidea (Subclass Palaeoheterodonta, Order Unionoidea) from Las Hoyas are provisionally assigned to “*Unio*” *sensu lato*. Four different species of “*Unio*” have been determined: “*Unio*” *elongatus* Cornuel, “*Unio*” *cf. turgidulus* Cornuel, “*Unio*” *semirectus* Cornuel and “*Unio*” *sp. A.* (Delvene & Munt, in press.)

In the same order, belonging to Superfamily Trigonioidea (Family Trigonioiidae), we have determined *Subnipponoiaia fordii* Barker, Munt & Radley (Delvene & Munt, 2011).

We could interpret “*Unio*” and *Subnipponoiaia* from Las Hoyas as very shallow infaunal towards semi-infaunal bivalves. These fossil unionoids are interpreted as active suspension-feeders, which need clean and oxygenated water.

## Gastropods

The gastropod fauna was collected during screening of processed sediment samples. Fossil gastropods are described and classified upon protoconch and teleoconch shell characters, generally based on external shell morphology. The specimens collected from Las Hoyas 1 are small and/or micromorphic in size which may or may not be a product of collecting bias. Gastropod taxa are largely conspecific with those from other European localities. The family Viviparidae, included in Infraclass Apogastropoda (Order Architaenioglossa), comprises *Viviparus inflatus sensu* Arkell (1942) and *Viviparus sp. A.* Some taxa of the Order Pulmonata have been registered: *Juramarinula sp.*, *Prophysa bristovii*, *Gyraulus loryi* and *Gyraulus choffati* (Delvene & Munt, in press).

All the gastropods indicate freshwater conditions. The epifaunal *Viviparus* is considered to have lived in quite environments; it was a ciliary feeder, according to Sweetman & Insole (2010). The air breathing pulmonates as *Gyraulus*, *Prophysa* and *Juramarinula* indicate access to the surface, presumably via aquatic vegetation. *Juramarinula sp.* is considered to have been terrestrial (Bandel, 1991).

## Conclusions

European Early Cretaceous freshwater mollusc assemblages are typically dominated by viviparids and unionids. Palaeoecological inferences based on the fossil assemblages of La Huérguina is congruent with that provided by mollusc fauna (Buscalioni & Fregenal-Martínez, 2010).

In the La Huérguina gastropod fauna, the group of the Caenogastropoda is represented by small specimens of two species of *Viviparus*. The pulmonates show a greater diversity. The occurrence of *Juramarinula sp.* (Euthyneura: Pulmonata: Acteophila) is significant. It is a pseudo-dextral gastropod, which was considered by Bandel (1991) to have been terrestrial. *Gyraulus loryi*, *G. choffati* and *Prophysa bristovii* (Euthyneura: Pulmonata: Basommatophora), by comparison with modern forms, are thought to have occupied freshwater environments. The pseudo-dextral *Gyraulus* are the most common and best preserved elements of the gastropod

fauna. This fauna shows strong affinities with the 'Purbeckian' (Berriasian) fauna, as documented by Arkell (1942) from Dorset southern England and Bandel (1991) from the Jura. However, full comparison cannot be made with younger Early Cretaceous localities from Europe such as the Wealden of southern England, as they have impoverished gastropod faunas, typically dominated by larger viviparids. However, recently Sweetman & Insole (2010) noted rare occurrences of planorbid gastropods from the Wessex Formation (Barremian) of the Isle of Wight, southern England.

The bivalves, typical of an European Early Cretaceous freshwater fauna, comprise unionids (Palaeoheterodonta: Unionoidea) which, like in the Barremian of the Isle of Wight southern England, belong to two superfamilies (Unionoidea and Trigonioidea). Most of the specimens are small and conspecific with French and English Barremian taxa such as *Subnipponia fordii* and "*Unio*" *elongatus*.

### Acknowledgements

This work is a contribution to the project CGL2009-11838.

### References

- Arkell, W.J. (1942). The gastropods of the Purbeck Beds. *The Quarterly Journal of the Geological Society of London* 97: 79-128.
- Bandel, K. (1991). Gastropods from brackish and fresh water of the Jurassic-Cretaceous transition (a systematic re-evaluation). *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen. Reihe A, Geologie und Paläontologie* 134: 9-55.
- Buscalioni, A.D. & Fregenal-Martínez, M.A. (2010) A holistic approach to the palaeoecology of Las Hoyas Konservat-Lagerstätte (La Huérguina Formation, Lower Cretaceous, Iberian Ranges, Spain). *Journal of Iberian Geology* 36(2): 297-326.
- Delvene, G. & Munt, M. (2011). New Trigonioidea (Bivalvia; Unionoidea) from the Early Cretaceous of Spain. *Palaeontology* 54(3): 631-638.
- Delvene, G. & Munt, M. (in press). Mollusca. In *Las Hoyas a Lower Cretaceous exceptional deposit from the Iberian Peninsula* (eds. Poyato-Ariza, F; Buscalioni A. D. & Fregenal-Martinez, M.). Munich: Pfeil Verlag.
- Sweetman, S.C. & Insole, A.N. (2010). The plant debris beds of the Early Cretaceous (Barremian) Wessex Formation of the Isle of Wight, southern England: their genesis and palaeontological significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292: 409-424.





## HUMID EPISODE AND CHANGE IN THE VEGETATION IN THE CALATAYUD-DAROCA BASIN. HIGHER SIMILARITY IN THE MIDDLE MIOCENE WITH AREAS FROM THE VALLÈS-PENEDÈS

DeMiguel, D.<sup>1</sup>, Azanza, B.<sup>2</sup> & Morales, J.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona; daniel.demiguel@icp.cat

<sup>2</sup> Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, Instituto Universitario de investigación en Ciencias Ambientales de Aragón (IUCA), Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza; azanza@unizar.es

<sup>3</sup> Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid; jorge.morales@mncn.csic.es

### Resumen

El Mioceno inferior y medio es un intervalo clave para investigar la influencia local de grandes cambios climáticos. Se han inferido las dietas de rumiantes del Aragoniense superior (Cuenca de Calatayud-Daroca, centro-este de España) a través del desgaste dental, y utilizado para reconstruir las condiciones de esta zona en una época de supuesta transición climática, justo después del Óptimo Climático del Mioceno (OCM). Los resultados indican que las especies poblaron zonas áridas/estacionales, tal y como se ha interpretado generalmente. Sin embargo, los patrones de ciertas asociaciones de la MN7/8 sugieren la existencia de condiciones climáticas algo diferentes. El desgaste refleja un importante episodio de humedad y un cambio en la vegetación en la transición MN6-MN7/8 que concuerdan con el enfriamiento que tuvo lugar tras el OCM (enfriamiento del Mioceno medio). Algunas áreas fueron por tanto más similares a las del Vallès-Penedès, con registro de primates, de lo que se creía hasta la fecha.

**Palabras clave:** paleoecología, cambio climático, rumiantes, cuencas centrales, Vallès-Penedès

### Abstract

The early to middle Miocene is a remarkable interval for investigating the local influence of global climatic changes on environments. Diets of Late Aragonian ruminants (Calatayud-Daroca Basin, east-central Spain) are reconstructed by analyses of tooth-wear, and used as environmental proxies to obtain the climatic conditions that prevailed in this region in an epoch of alleged climatic transition, after the “Miocene Climate Optimum” (MCO). Results show that species inhabited dry/seasonal landscapes, as have been commonly interpreted. However, particular signatures in MN7/8 assemblages strongly point to the presence of somewhat different conditions. Wear patterns reflect a significant humid episode and a change in the vegetation in the transition from MN6 to MN7/8, which is in agreement with the decrease in temperature, the “middle-Miocene Cooling”, that is well-known to have occurred just after the MCO. Data therefore indicate a higher similarity to the Vallès-Penedès, in which primates occurred, than previously expected.

**Keywords:** paleoecology, climatic change, ruminants, central basins, Vallès-Penedès

## Introduction

The early to middle Miocene is a key interval for understanding the local influence of major climatic changes on environments. From the latter part of the Oligocene, a warm period took place (Flower & Kennett, 1994) and peaked in the middle Miocene Climate Optimum (MCO; onset 17Ma, offset 15Ma). In the case of the meridional areas of Europe, such as the Mediterranean regions, this climatic transition profoundly affected ecosystems and had an important driving force in mammalian evolution. In Spain, the MCO's effects had enormous consequences and its signal has been recently identified through the dental wear of mammals that witnessed this event (DeMiguel et al., 2010). From this point, subsequent global climatic changes are well-known to have occurred (Zachos et al., 2001), and, however, many of their effects on Spanish environments and the subsequent adaptive response of mammals still remain unknown.

On the basis of the available information, central areas, such as the Calatayud-Daroca Basin, have been interpreted as drier, more open and seasonal than areas from the Vallès-Penedès (with humid forest habitats and an extraordinary diversity of primates). In view of this, here we reconstruct dietary traits of some of the most ecologically informative large mammals, the ruminants, by analyses of dental wear and use diets as environmental proxies to reconstruct the climatic conditions that prevailed in Calatayud-Daroca Basin in an epoch of alleged climatic transition and corroborate an environmental dissimilarity between both areas.

## Material and methods

The material here studied belongs to the Calatayud-Daroca Basin, which is located in the north central Iberian Chain (east-central Spain; southwestern Europe). Although the record of this Neogene basin is particularly rich in micromammal communities, it has also an exceptional fauna of herbivorous macromammals such as perissodactyls and artiodactyls (among which cervids and bovids are the dominant groups). Thus, a total of 77 dental specimens of cervids ( $N = 41$ ) and bovids ( $N = 36$ ) were selected and analyzed. The studied time span includes two Mammal Neogene (MN) zones belonging to the Late Aragonian; MN6 (biozone G2) and MN7/8 (biozone G3).

To investigate the climatic conditions and changes in environments, we used two independent methodologies of dietary reconstruction: dental microwear and mesowear. These methodologies are focused on teeth, which tend to dominate fossil assemblages, and provide both short- and long-term dietary signals of the species (Fortelius & Solounias, 2000; Solounias & Semperebon, 2002). Micro- and mesowear distinguish among dietary categories both among living and extinct herbivorous. Statistical procedures were performed to determine the most probable feeding categories of fossil ruminants.

## Results and discussion

Both microwear and mesowear analyses resulted in similar feeding assignments for most of the fossil species investigated and predictions did not generate extreme incongruity in the sense that no case was classified as a browser in one methodology and as a grazer in the other.

Microwear analysis indicates a general trend to exhibit mixed feeding strategies in both zones, whereas that mesowear reveals prevalence of regimes equaling those of extant mixed feeders in their abrasiveness in MN6, and of extant browsers and mixed feeders in MN7/8. Additionally, there are less grass-dominated mixed feeders in MN7/8 than there are in MN6. Also, results obtained from mesowear reveal relatively low to moderate levels of abrasion in MN7/8 populations, and suggest a shift in diet towards less grazing and fewer abrasive food items in this zone.

Taken together, MN6 cervids and bovids mostly share affinities with those belonging to extant mixed feeders, whereas that some signals found in MN7/8 populations (and more specifically in the locality of Toril-3A) are close to the recorded for the extant fruit- and leaf- browsers.

## Conclusion

Dental wear of cervids and bovids from east-central Spain both allowed for a characterization of the environments and climate during the middle Miocene and a comparison with coast-nearby areas from the Vallès-Penedès. In general, ruminants inhabited dry and seasonal habitats, and data reflect the presence of trees,

arboreal vegetation and open areas potentially both offering browse material and grasses. However, some latest Aragonian sites of the Calatayud-Daroca Basin, such as Toril-3A, appear to have been characterized by more humid conditions and closer environments, thus suggesting a high similarity to some areas from the Vallès-Penedès. Wear patterns seem therefore to reflect a considerable humid episode and a significant change in the vegetation towards fewer abrasive plants in the transition from MN6 to MN7/8, which is full in agreement with a sudden decrease in temperature (the middle-Miocene Cooling) that is well-known to have occurred just after the Miocene Climate Optimum.

### Acknowledgements

We acknowledge the effort and enthusiasm of people who have taken part in the field campaigns of the studied localities. This research has been supported by projects CGL2010-19116, CGL2008-05813-C02-01/BTE and CGL2010-21672/BTE (Ministerio de Ciencia e Innovación) and EO5 (Gobierno de Aragón).

### References

- DeMiguel, D., Azanza, B. & Morales, J. (2010). Trophic flexibility within the oldest Cervidae lineage to persist through the Miocene Climatic Optimum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 289: 81–92.
- Flower, B.P. & Kennett, J.P. (1994). The middle Miocene climatic transition: East Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 108: 537-555.
- Fortelius, M. & Solounias, N. (2000). Functional characterization of ungulate molars using the abrasion–attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates* 3301: 1-35.
- Solounias, N. & Semperebon, G. (2002). Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates* 3366: 1-49.
- 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.



## EVENTOS CLIMÁTICOS DE CALENTAMIENTO GLOBAL: EFECTOS EN LOS ECOSISTEMAS Y RESPUESTA DE LAS ESPECIES

DeMiguel, D.<sup>1</sup>, Azanza, B.<sup>2</sup> & Morales, J.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona; daniel.demiguel@icp.cat

<sup>2</sup> Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, Instituto Universitario de investigación en Ciencias Ambientales de Aragón (IUCA), Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza; azanza@unizar.es

<sup>3</sup> Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, C/ José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid; jorge.morales@mncn.csic.es

### Resumen

Uno de los mayores problemas al que se enfrentan en la actualidad los ecosistemas es el cambio climático global. No obstante, no es la primera vez que se produce en la historia de la Tierra una tendencia hacia un mayor calentamiento y aridez, siendo el Óptimo Climático del Mioceno (entre 17-15 millones de años) uno de los episodios más parecidos. En este contexto, el estudio dietético de los rumiantes que persistieron a través del evento proporciona información no solo acerca de los cambios que se produjeron en los ecosistemas como resultado del calentamiento, sino también de la respuesta de las especies a tales cambios. Así, antes del evento predominaron en las cuencas centrales ibéricas áreas forestales y climas relativamente tropicales y húmedos, mientras que después los ambientes fueron más abiertos y áridos, y la estacionalidad mayor. Como consecuencia, los rumiantes mostraron cierta flexibilidad trófica, exhibiendo una clara preferencia por los nuevos alimentos acordes con las nuevas condiciones.

**Palabras clave:** paleoecología, cambio climático, calentamiento, ecosistemas, adaptación, rumiantes

### Abstract

At present, Earth's ecosystems face up to the major problem that is the global climatic change. However, it is not the first time that such a trend towards increasing warming and aridity has occurred in the fossil record. Thus, one of the most similar events in the Earth's History was the Miocene Climatic Optimum (around 17 and 15 million years ago). In this line, the dietary study of those ruminants that persisted through this event not only provides useful information about the changes in structure of ecosystems as a result of global warming, but also about the adaptive answer of species to these changes. Thus, forested areas and tropical and humid climates that prevailed before the change in the inner Iberian basins were replaced by more open and arid areas, and stronger seasonality. As a consequence, ruminants were sensitive to the changes, and responded to these by substantially increasing the intake of new vegetation.

**Keywords:** paleoecology, climatic change, global warming, ecosystems, adaptive answer, ruminants

## Introducción

Actualmente, uno de los mayores problemas al que se enfrentan los ecosistemas es el calentamiento global producto del efecto invernadero. El clima del planeta ha cambiado durante miles de millones de años, con sucesivos eventos de calentamiento y enfriamiento desde su origen (Zachos et al., 2001), surgiendo por tanto la pregunta de *por qué es entonces tan preocupante el actual cambio climático*.

Durante el Neógeno, los eventos climáticos más drásticos coincidieron con transiciones glacial/interglacial e involucraron escalas de miles de años (Flower & Kennett, 1994; Zachos et al., 2001). En estos episodios las temperaturas máximas alcanzadas no fueron superiores a las actuales. En cambio, en unos pocos otros eventos menos drásticos, pero también a escala de miles de años, se alcanzaron temperaturas comparables a las previstas para el presente siglo.

En base a estos hechos, la respuesta a la anterior pregunta es sencilla. El cambio climático es tan preocupante porque *nunca un cambio se había producido de manera tan rápida*, de forma que la vida en la Tierra, incluyendo a los humanos, podría no disponer de tiempo suficiente para adaptarse al calentamiento del planeta. Las simulaciones climáticas realizadas recientemente predicen un calentamiento global extremadamente rápido, con una proyección del incremento de la temperatura del orden de 1,4 a 5,8°C / 100 años (Houghton et al., 2001; Schneider & Root, 1998; Wigley & Raper, 2001). Además, el impacto puede ser mayor debido a la complejidad de procesos interrelacionados.

En este contexto, y pese a la diferente velocidad, no es la primera vez que se produce en la historia de la Tierra una tendencia similar hacia condiciones de mayor calentamiento y aridez. Así, uno de los episodios de mayor similitud es el Óptimo Climático del Mioceno, (OCM) considerado por muchos autores como el episodio más cálido de todo el Neógeno. Ocurrió hace aproximadamente 17 y 15 millones de años (entre el Mioceno inferior y medio), y representa un evento de calentamiento relativamente reciente que puede reflejar futuros cambios climáticos en términos de incremento de temperaturas. Los datos indican que se alcanzaron temperaturas medias anuales en la superficie de hasta 18,4°C, alrededor de 3°C más que en la actualidad pero equivalentes a las esperadas en los próximos años.

Teniendo en consideración estos hechos, el objeto de este estudio es entender con mayor precisión qué cambios se produjeron en los ecosistemas del Mioceno como resultado de un episodio de calentamiento global, y si —y cómo— respondieron ante éstos las comunidades de mamíferos fósiles, con el fin último de obtener una serie de datos que pueden ser extremadamente útiles para el conocimiento de los procesos actuales. El fundamento se basa por tanto en que la información de la respuesta de determinados mamíferos en periodos anteriores de calentamiento se puede utilizar para entender la magnitud y la fuerza de la respuesta que tendrán especies similares frente al cambio climático actual.

Se pretende analizar la respuesta trófica de determinadas especies de herbívoros, dado que ésta es una importante fuente de información de las condiciones ambientales (tipo de vegetación, grado de forestación, etc.) y climáticas (temperatura, humedad, estacionalidad, etc.) que existieron en los lugares donde habitaron las especies (DeMiguel et al., 2011). En concreto, estudiamos la evolución dietética del linaje de *Procervulus* (*Artiodactyla*, *Cervidae*), dado que en España persistió a través del OCM, entre 17 y 15 millones de años, y se extinguió al comienzo de un enfriamiento global, hace aproximadamente 14 millones de años. Gracias al registro de este linaje, podemos reconstruir las condiciones ambientales y climáticas que había justo antes y durante el OCM. Además, incluimos en el análisis a los primeros bóvidos registrados en las regiones de estudio, *Tethytragus*, dado que pueden aportar información relevante acerca de la extinción de *Procervulus*.

## Material y métodos

En el presente trabajo se han estudiado un total de 72 piezas dentales pertenecientes a 13 localidades fósiles. El material pertenece a las cuencas neógenas de Calatayud-Daroca y Rubielos de Mora, localizadas en la parte centro-norte y este de la Cordillera Ibérica (NE España). Una de las características más relevantes de estas cuencas continentales, y por la que son bien conocidas, es su riqueza en yacimientos de vertebrados fósiles.

Las muestras más antiguas datan del Ramblense superior (zona A, MN3; *Ágreda*, *Moratilla* y *Alto de Ballester 1*), mientras que el resto de la muestra corresponde a yacimientos

del Aragoniense inferior (zonas B y C, MN4; *San Marco* y *Artesilla*, respectivamente) y medio (zona D, MN5; *Valtorres*, *Valdemoros 1A* y *3A*, *Torralba Ribota 1*, *Munébrega 1*, *Armantes 3*, *Munébrega 3* y *Torralba Ribota 5*).

Las estrategias alimenticias de los mamíferos fósiles se obtienen normalmente por comparación directa con la dieta de animales actuales (principio del actualismo), ya sea mediante la aplicación de principios funcionales generales, o bien en base a análisis morfométricos y de la morfología cráneo-dental, al estudio de la señal isotópica que queda registrada en el esqueleto y en los dientes, o al análisis del desgaste que el alimento produce en la dentición.

Dado que en Paleontología de Vertebrados los dientes suelen ser los elementos diagnósticos empleados para la asignación sistemática, y son también en muchos casos los únicos elementos disponibles de estudio (dada su resistencia y abundancia en los yacimientos), son los métodos aplicados a la dentición los que se llevan a cabo en este trabajo. En concreto, se han realizado análisis de desgaste dental, tanto de las marcas microscópicas que el alimento deja en la superficie oclusal, como atendiendo a cómo el grado de desgaste afecta a la morfología general del diente.

## Resultados y discusión

Los resultados indican que ningún taxón del Mioceno inferior y medio exhibe un desgaste dental que pueda atribuirse al de una especie de dieta ramoneadora o pacedora, sino que responde más bien al típico de una especie de dieta intermedia. No obstante, y a pesar de esta aparente homogeneidad alimenticia, hemos detectado una significativa diferenciación entre las localidades más antiguas (zonas A y B) y las más modernas (zonas C y D) en base al desgaste dental de las especies de *Procervulus* y *Tethyragus* registradas en ellas.

Esta diferenciación es coherente con un cambio en la dieta hacia la ingesta de una mayor cantidad de abrasivos, fundamentalmente pasto y exógenos como polvo y arena, y una menor proporción de alimentos de tipo leñoso/arbóreo. Ello sugiere una cierta capacidad de respuesta por parte de las especies a eventos ambientales, dado que los cambios de comportamiento trófico (flexibilidad) se asocian con cambios de hábitat.

Los datos obtenidos en los representantes más antiguos de *Procervulus* (aquellos registrados antes del OCM) son coherentes con el desarrollo de ambientes mixtos bajo un clima relativamente tropical y húmedo, en donde las zonas cerradas y la vegetación arbórea serían abundantes. Estas condiciones concuerdan con las establecidas a partir del polen (Barrón et al., 2006; Jiménez-Moreno et al., 2007) y de la macroflora (Barrón & Diéguez, 2001) de la cuenca lacustre de Rubielos de Mora. Contrariamente, los datos de las poblaciones más modernas (aquellas que testificaron este cambio climático global) reflejan escenarios más áridos, estacionales y abiertos, y con una elevada diversidad de pasto y abrasivos. Los resultados aquí obtenidos concuerdan con las inferencias paleoambientales realizadas mediante datos de paleobotánica y micromamíferos (Van der Meulen & Daams, 1992; Krijgsman et al., 1994). Este importante cambio ambiental tuvo lugar como consecuencia del evento de calentamiento global.

## Conclusión

En este trabajo se evalúa la respuesta de las especies de mamíferos herbívoros a determinados eventos climáticos de calentamiento global. Como consecuencia del calentamiento del OCM (uno de los eventos de mayor similitud al cambio climático actual), se produjo un importante cambio en la estructura de los ecosistemas y de las condiciones ambientales de las cuencas centrales ibéricas.

Así, los ecosistemas mixtos y con importante predominio de zonas forestales (y vegetación arbórea) desarrollados en el Ramblense e inicio del Aragoniense inferior bajo un clima relativamente tropical y húmedo, dieron paso al final del Aragoniense inferior y principio del Aragoniense medio a otros más abiertos y áridos, y de mayor estacionalidad (y con mayor diversidad de pasto y abrasivos). Nuestros datos indican, no obstante, que las condiciones áridas que caracterizaron el Aragoniense medio pudieron haberse desarrollado antes, concretamente al final del Aragoniense inferior, por lo que la zona C (MN4) pudo haberse desarrollado ya bajo un menor grado de humedad que el propuesto en previas reconstrucciones paleoecológicas (Van der Meulen & Daams, 1992).

Como consecuencia del cambio, las especies de *Procervulus* mostraron cierta flexibilidad trófica, siendo en algunos casos más oportunistas



(sobreviven los individuos que necesitan menos recursos) y en otros mostrando una clara preferencia por alimentos abrasivos, más acordes con las nuevas condiciones ambientales. A pesar de esto, y de haber mostrado cierta adaptación a las nuevas condiciones, *Procervulus* se extinguió hace aproximadamente 14 millones de años, coincidiendo con una época de bajada drástica de las temperaturas. De entre las múltiples hipótesis que se barajan para explicar este hecho, cabe señalar las relacionadas con su pequeña talla y con la naturaleza braquiodonta de su dentición. Dado que los últimos *Procervulus* coexistieron con bóvidos del género *Tethyragus*, de dietas similares a las de los cérvidos, la competición podría ser un factor añadido para explicar su desaparición.

### Agradecimientos

Nuestro más sincero agradecimiento a las personas que han contribuido en las campañas de campo y en el estudio del material. Este trabajo se ha realizado en el marco de los proyectos CGL2008-05813-C02-01/BTE, CGL2010-21672/BTE y CGL2010-19116 (Ministerio de Ciencia e Innovación) y del Gobierno de Aragón (E05). Las excavaciones fueron financiadas por el Departamento de Patrimonio Cultural del Gobierno de Aragón.

### Referencias

- 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: 13-56.
- Barrón, E., Lassaletta, L. & Alcalde-Olivares, C. (2006). 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.
- DeMiguel, D., Azanza, B. & Morales, J. (2011). Paleoenvironments and paleoclimate of the Middle Miocene of central Spain: A reconstruction from dental wear of ruminants. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 302: 452-463.
- Flower, B.P. & Kennett, J.P. (1994). The middle Miocene climatic transition: East Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 108: 537-555.
- Houghton J.T., Ding, Y. & Griggs, D.J. (2001). *Climate change 2001: the scientific basis*. New York: Cambridge University Press. 881 pp.
- Jiménez-Moreno, G., Aziz, H.A., Rodríguez-Tovar, F.J., Pardo-Igúzquiza, E. & Suc, J.-P. (2007). Palynological evidence for astronomical forcing in Early Miocene lacustrine deposits from Rubielos de Mora Basin (NE Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 252: 601-616.
- Krijgsman, W., Langereis, C.G., Daams, R. & Van der Meulen, A.J. (1994). Magnetostratigraphic dating of the middle Miocene climate change in the continental deposits of the Aragonian type area in the Calatayud-Teruel basin (Central Spain). *Earth and Planetary Science Letters* 128: 513-526.
- Schneider S. H. & Root, T. (1998). Climate change. In *Status and trends of the nation's biological resources* (eds. M. J. Mac, P. A. Opler, C. E. Puckett Haecker & P. D. Doran), pp. 89-116 Reston, Virginia: United States Geological Survey.
- Van der Meulen, A.J. & Daams, R. (1992). Evolution of Early-Middle Miocene rodent faunas in relation to long-term palaeoenvironmental changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 93: 227-253.
- Wigley T.M.L. & Raper, S.C.B. (2001). Interpretation of high projections for global mean warming. *Science* 293: 451-454.
- 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.

## EL ANÁLISIS DE ELEMENTOS FINITOS COMO MÉTODO DE INFERENCIA DIETÉTICA EN BÓVIDOS

DeMiguel, D.<sup>1</sup>, De Esteban-Trivigno, S.<sup>1</sup>, Fortuny, J.<sup>1</sup> & Marcé-Nogué, J.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona; daniel.demiguel@icp.cat, soledad.esteban@icp.cat, josep.fortuny@icp.cat

<sup>2</sup> Department de Resistència de Materials I Estructures a l'Enginyeria, Universitat Politècnica de Catalunya, 08222 Terrassa; jordi.marce@upc.edu

### Resumen

El conocimiento de la biomecánica y de la forma de la mandíbula de los mamíferos herbívoros es esencial para deducir qué funciones desempeñan diferentes estructuras en el proceso de masticación y para determinar el tipo de dieta. Aquí presentamos los primeros resultados obtenidos al generar modelos de elementos finitos de mandíbulas de bóvidos actuales con el fin de estudiar su biomecánica y funcionalidad, y poder testar la relación entre morfología y alimentación. En general, existen diferencias significativas en la respuesta biomecánica de las mandíbulas (distribución y rangos de tensiones y deformaciones) de acuerdo con el estilo alimenticio, de manera que la forma parece estar correlacionada en gran medida con el tipo de dieta. El análisis de elementos finitos parece ser una herramienta útil para determinar el estilo alimenticio en bóvidos actuales y, por tanto, podría ser igualmente eficaz como método de reconstrucción dietética en taxones fósiles.

**Palabras clave:** paleoecología, morfología funcional, biomecánica, dietas, AEF, Bovidae

### Abstract

An accurate knowledge of the biomechanics and the shape of the jaw of herbivorous mammals is essential not only to infer the role of different structures during the chewing process, but also to determine the type of diet. Here, we present the first results obtained from a finite element analysis of the jaws of extant bovids with the aim to investigate their biomechanics and function, and test the relationship between morphology and feeding. In general, there are significant differences in the biomechanical response of the jaws (distribution and ranges of stresses and strains) according to the feeding style and, consequently, the shape seems to be largely correlated with the type of diet. The finite element analysis appears to be a powerful tool to determine the feeding style in extant bovids and, therefore, could be equally effective as a method of dietary reconstruction in fossil taxa.

**Keywords:** paleoecology, functional morphology, biomechanics, diets, FEA, Bovidae

## Introducción

La relación entre las estructuras biológicas (*forma*) y el papel que éstas desempeñan (*función*) ha sido desde hace décadas objeto de múltiples estudios (Darwin, 1859; D'Arcy, 1961). Esta relación (denominada *morfología funcional*) ha estado siempre presente en Biología, y es especialmente relevante en disciplinas en donde la estructura es la principal, o incluso la única, fuente de información. Los estudios morfofuncionales han sido también parte importante de la paleontología de vertebrados desde hace mucho tiempo, sobre todo aquellos que analizan la relación entre la forma de la mandíbula y el estilo alimenticio de los mamíferos herbívoros (Solounias et al., 1988; Solounias & Moelleken, 1993a, b; Janis, 1995; Janis & Ehrhardt, 1988). La razón radica en que la morfología mandibular se ha utilizado frecuentemente como indicador de la dieta de las especies fósiles.

Aún así, todavía se desconoce mucho acerca de la función de muchas estructuras de la mandíbula de este grupo, y puede resultar paradójico que pocos estudios hayan explorado la relación morfología/dieta mediante técnicas de mecánica computacional, y ninguno en un contexto filogenético utilizando la morfología completa de la mandíbula.

El procedimiento habitual para juzgar la adaptación de estas estructuras es el análisis de ingeniería del organismo (*biomecánica*) y de su ambiente. Hoy en día, hablar de biomecánica implica la necesidad de hablar de avanzados y complejos métodos y, sin lugar a dudas, el Análisis de Elementos Finitos (AEF) (Zienkiewicz & Cheung, 1967) destaca de entre todos ellos. Este análisis es una herramienta originalmente diseñada para resolver complejos problemas de ingeniería, cuya forma de proceder es separar un sistema complejo en sus componentes individuales (elementos) para reproducir sin dificultad su comportamiento mecánico. El AEF es una de las herramientas más potentes en mecánica de vertebrados, y se aplica cada vez con mayor frecuencia en la investigación biológica para resolver problemas de diseño biomecánico en animales (Rayfield, 2004; Dumont et al., 2005; Macho et al., 2005; Richmond et al., 2005; Ross et al., 2005; DeMiguel et al., 2006; Kupczik et al., 2007; Wroe et al., 2007; Pierce et al., 2008; Fortuny et al., 2011).

Por todo esto, se pretende investigar mediante el análisis de EF la relación existente entre la forma mandibular y el tipo de alimentación exhibido por especies de la familia Bovidae (Mammalia,

Artiodactyla). Así, el principal objetivo de este estudio es evaluar la fiabilidad de esta herramienta para determinar el estilo alimenticio de especies actuales y, por consiguiente, su potencial para ser aplicada en paleontología de vertebrados como método de reconstrucción dietética.

## Material y métodos

En el presente trabajo se han modelado un total de 21 mandíbulas de bóvidos actuales no cautivos depositadas en el American Museum of Natural History (Nueva York), en el Museum für Naturkunde (Berlín) y en el Muséum National d'Histoire Naturelle (París). Se ha escogido esta familia de rumiantes debido a que en ella encontramos ampliamente representados los diferentes tipos alimenticios, inclusive especies de dietas frugívoras.

Para abordar este estudio, se ha realizado un análisis bidimensional de EF en el que se analizan los patrones (tanto cualitativos como cuantitativos) de tensión y de deformación producidos durante el proceso de masticación. Para simular este proceso, se han definido unas condiciones de contorno en cada mandíbula a partir de su ubicación en el modelo mediante morfometría geométrica ("landmarks"). Se han supuesto fijos tanto el cóndilo como el ápice anterior mandibular, y se han aplicado dos fuerzas que simulan la acción de los músculos masetero y temporal con el objetivo de recrear el movimiento de la mandíbula durante la masticación. Las áreas de mayor valor tensional situadas cerca de estos puntos no se han tenido en cuenta en el estudio siguiendo el principio de Saint-Venant (Cook, 1995). El valor total de la fuerza aplicada es aquel que hace que la tensión muscular (fuerza por unidad de superficie de inserción) sea unitaria. Este valor está repartido en función del área de inserción del músculo en cada una de las dos áreas.

Se ha supuesto que el hueso cortical de las mandíbulas es totalmente homogéneo y se ha caracterizado como un material elástico lineal (Módulo de Young  $E=17$  GPa y coeficiente de Poisson  $\nu=0,3$ ).

## Resultados y discusión

Los resultados obtenidos indican que la morfología de la mandíbula de los bóvidos actuales parece estar correlacionada en gran medida con el tipo de dieta (ramoneadora, tanto folívora como frugí-

vora, mixta y pacedora). Además, en todos los modelos analizados el comportamiento de las mandíbulas no es uniforme, siendo muy diferente la respuesta biomecánica de las zonas anterior y posterior de las mismas.

En general, las diferencias encontradas con respecto a la distribución de las tensiones y de las deformaciones son muy significativas entre bóvidos ramoneadores y pacedores. Los modelos de los especímenes pacedores funcionan de tal forma que la región anterior, y en particular la zona ventral, parece soportar elevadas tensiones. En cambio, en los modelos de bóvidos ramoneadores, es la zona antero-dorsal de la mandíbula la que sufre un mayor estado tensional. Además, es interesante señalar que existen acusadas diferencias entre las especies ramoneadoras de dietas frugívoras y las de dietas folívoras. Hay que hacer notar igualmente que los resultados obtenidos en *Litocranius walleri*, un bóvido folívoro, difieren de manera muy significativa de los obtenidos para el resto de ramoneadores. Tal y como cabría esperar, los patrones de deformación y de tensiones de los modelos de los bóvidos de dietas mixtas son intermedios entre los modelos de los pacedores y ramoneadores.

### Conclusión

En este trabajo se evalúa la fiabilidad del análisis de elementos finitos para determinar el estilo alimenticio de especies actuales de bóvidos y, por tanto, lo eficaz que puede llegar a ser como método de reconstrucción dietética en representantes fósiles. Los resultados indican que la morfología de la mandíbula de los bóvidos actuales parece estar correlacionada en gran medida con el tipo de dieta. Tras las comparaciones realizadas, se observa que hay determinadas regiones, fundamentalmente en la zona del diastema y en el ángulo mandibular, que presentan patrones de tensiones de von Mises y de deformaciones diferentes en función del grupo alimenticio.

A partir de este estudio comparativo se concluye que el análisis de elementos finitos es una herramienta útil para valorar la respuesta biomecánica de la mandíbula en bóvidos actuales y determinar su tipo de dieta. A la vista de estos resultados, esta metodología podría ser igualmente empleada como método de reconstrucción dietética en taxones fósiles.

Este trabajo es un primer paso hacia futuras investigaciones que impliquen tanto técnicas de escaneado más rigurosas (por ejemplo digitalización 3D mediante tomografía computerizada) como una muestra de estudio más amplia, incluyendo nuevas familias de mamíferos ungulados, tanto actuales como fósiles.

### Agradecimientos

Este estudio se ha realizado en el marco de los proyectos CGL2010-19116 y CGL2010-21672 (Ministerio de Ciencia e Innovación) y “Synthesis” (DE-TAF 17792 a S. d E.).

### References

- Cook, R.D. (1995). Finite element modeling for stress analysis, 1st Ed. New York: Wiley. 320 pp.
- D’Arcy, T.W. (1961). On growth and form (ed. J.T Bonner). Cambridge: Cambridge University Press. 360 pp.
- Darwin, C.R. (1859). On the origin of species by means of natural selection. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 513 pp.
- DeMiguel, D., Cegoñino J., Azanza, B., Ruiz, I. & Morales, J. (2006). Aplicación del análisis 3D de elementos finitos en el estudio biomecánico de la dentición de mamíferos. Análisis preliminar en *Procervulus ginsburgi* (Cervidae, Artiodactyla). *Estudios Geológicos* 62: 115-122.
- Dumont, E.R., Piccirillo, J. & Grosse, I.R. (2005). Finite element analysis of biting behavior and bone stress in the facial skeletons of bats. *Anatomical Record* 283A: 319-330.
- Fortuny, J., Marcé-Nogué, J., Esteban-Trivigno, S. de, Gil, L. & Galobart, A. (2011). Temnospondyli bite club: ecomorphological patterns of the most diverse group of early tetrapods. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 2040-2054.
- Janis, C.M. (1995). Correlation between craniodental morphology and feeding behavior in ungulates: reciprocal illumination between living and fossil taxa. In *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology* (ed. J.J. Thomason), pp. 76-98. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Janis, C.M. & Ehrhardt, D. (1988). Correlation of relative muzzle width and relative incisor width with dietary preference in ungulates. *Zoological Journal of the Linnean Society* 92: 267-284.
- Kupczik, K., Dobson, C.A., Fagan, M.J., Crompton, R.H., Oxnard, C.E. & O’Higgins, P. (2007). Assessing mechanical function of the zygoma-

- tic region in macaques: validation and sensitivity testing of finite element models. *Journal of Anatomy* 210: 41-53.
- Macho, G.A., Shimizu, D., Jiang, Y. & Spears, I.R. (2005). *Australopithecus anamensis*: a finite element approach to studying the functional adaptation of extinct hominins. *Anatomical Record* 283A: 310-318.
- Pierce, S.E., Angielczyk, K.D. & Rayfield, E.J. (2008). Patterns of morphospace occupation and mechanical performance in extant crocodylian skulls: a combined geometric morphometric and finite element modeling approach. *Journal of Morphology* 269: 840-865.
- Rayfield, E.J. (2004). Cranial mechanics and feeding in *Tyrannosaurus rex*. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 1451-1459.
- Richmond, B.G., Wright, B., Grosse, I.R., Dechow, P.C., Ross, C.F., Spencer, M.A. & Strait, D.S. (2005). Finite element analysis in functional morphology. *Anatomical Record* 283A: 259-274.
- Ross, C.F., Patel, B.A., Slice, D.E., Strait, D.S., Dechow, P.C., Richmond, B.G. & Spencer, M.A. (2005). Modeling masticatory muscle force in finite element analysis: sensitivity analysis using principal coordinates analysis. *Anatomical Record* 283A: 288-299.
- Solounias, N. & Moelleken, S.M.C. (1993a). Dietary adaptation of some extinct Ruminants determined by premaxillary shape. *Journal of Mammalogy* 74: 1059-1071.
- Solounias, N. & Moelleken, S.M.C. (1993b). Tooth microwear and premaxillary shape of an archaic antelope. *Lethaia* 26: 261-268.
- Solounias, N., Teaford, M.F. & Walker, A. (1988). Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology* 14: 287-300.
- Wroe, S., Clausen, P., Mchenry, C., Moreno, K. & Cunningham, E. (2007). Computer simulation of feeding behavior in the thylacine and dingo as a novel test for convergence and niche overlap. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274: 2819-2828.
- Zienkiewicz, O.C. & Cheung, Y.K. (1967). *The Finite Element Method and Structural and Continuum Mechanics*. London: McGraw-Hill. 272 pp.

## THE PURUJOSA TRILOBITE ASSEMBLAGE AND STRATIGRAPHIC TRENDS IN TRILOBITE ENROLLMENT

Esteve, J.<sup>1</sup>, Hughes, N.C.<sup>2</sup> & Zamora, S.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Área de Paleontología-IUCA, Departamento Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, 50009, Zaragoza, Spain; jorgeves@unizar.es

<sup>2</sup>Department of Earth Sciences, University of California, Riverside, California 92521, USA; nigel.hughes@ucr.edu

<sup>3</sup>Department of Palaeontology, Natural History Museum, Cromwell Road, London, SW7 5BD, UK; samuel@unizar.es

### Resumen

Los trilobites enrollados del Cámbrico son raros en el registro fósil, sin embargo aquí mostramos una asociación de trilobites procedentes de las Cadenas Ibéricas (NE, España) donde el 42%, de una muestra de 1027 ejemplares, aparecen enrollados. Se trata de una asociación con un total de 5 géneros diferentes (*Peronopsis*, *Eccaparadoxides*, *Conocoryphe*, *Solenopleuropsis* y un nuevo alokistocárido) que muestran 5 tipos diferentes de enrollamiento, lo que sugiere que ya en el Cámbrico los trilobites eran capaces de enrollarse usando diferentes estrategias.

**Palabras clave:** enrollamiento, evolución, Formación Murero, España

### Abstract

Cambrian enrolled trilobites are rare in the fossil record but here we provide a remarkable assemblage from the Iberian Chains (NE, Spain) in which 42% of specimens, from a total sample of 1027, appear enrolled. A total of 5 different genera (*Peronopsis*, *Eccaparadoxides*, *Conocoryphe*, *Solenopleuropsis* and a new alokistocarid) display 5 different types of enrollment, suggesting that already in the Cambrian, trilobites were able to enroll efficiently, using different strategies.

**Keywords:** enrolment, evolution, Murero Formation, Spain

The fossil record of enrolled trilobites is poorly known in the Cambrian but we have found an extraordinary such assemblage with a high diversity of enrolled specimens from the top of the Murero Formation (middle Cambrian, NE Spain) close to the village of Purujosa (Province of Zaragoza). Five genera of trilobites have been found enrolled: *Peronopsis*, *Eccaparadoxides*, *Conocoryphe*, *Solenopleuroopsis* and a new alokistocarid. This assemblage sheds new light on a clear example of adaptive evolution in the fossil record: the trend repeated in different trilobite groups toward more efficient enrollment. These trilobites demonstrated that encapsulated enrollment was a behavioral response available to many of the early benthic trilobite morphotypes.

Why are such occurrences rare in the Cambrian? In order to assess this fact we examined coaptative and other articulation-related devices as well as taphonomic features of trilobite enrollment throughout the history of the group. The proportion of enrolled trilobites rose significantly in post-Cambrian assemblages bearing abundant articulated trilobites. In addition, we have found that the enrollment types changed through time with those demanding the most precise coordination of sclerite shape and movement becoming more common later in trilobite evolutionary history. Enhanced coaptative and other articulation-related devices likely provided later trilobites with greater structural integrity when enrolled, and may support an escalatory model of trilobite defense evolution. Therefore the enhanced preservation of enrolled trilobites may in part reflect the increased structural integrity of enrollment in later trilobites. Nevertheless, a single cause is unlikely because the preservation of articulated trilobites in prone posture generally implies rapid burial that was subsequently undisturbed. For this reason, if enhanced enrolled posture was purely preservational we would not expect to see abundant prone specimens preserved. The fact that prone specimens are preserved abundantly throughout the record may imply that depositional regimes favoring the preservation of enrolled specimens became more common in the post-Cambrian. It is possible that a change in the depositional regime could also have exerted a selection pressure for additional coaptative devices.

### Acknowledgments

This paper is a contribution to the project Consolider CGL2006-12975/BTE (“MURERO”) from MEC (Spain); Grupo Consolidado E-17, Project PM067/2006 from Gobierno de Aragón and Fondo Social Europeo. Jorge Esteve has a pre-doctoral research grant and Samuel Zamora a postdoctoral grant both from MEC. Nigel C. Hughe’s contribution is supported by NSF grant EAR-0616574.

## THORACIC STRUCTURE AND ENROLMENT OF *ECCAPARADOXIDES PRADOANUS* (MIDDLE CAMBRIAN, SPAIN) AND ITS IMPLICATION FOR TRILOBITE EVOLUTION

Esteve, J.<sup>1</sup>, Hughes, N.C.<sup>2</sup> & Zamora, S.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Área de Paleontología-IUCA, Departamento Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, 50009, Zaragoza, Spain; jorgeves@unizar.es

<sup>2</sup> Department of Earth Sciences, University of California, Riverside, California 92521, USA; nigel.hughes@ucr.edu

<sup>3</sup> Department of Palaeontology, Natural History Museum, Cromwell Road, London, SW7 5BD, UK; samuel@unizar.es

### Resumen

*Eccaparadoxides pradoanus* es uno de los trilobites más comunes en las rocas del Cámbrico medio español. A partir de 453 ejemplares articulados de los cuales 171 aparecen enrollados, hemos analizado el patrón corporal y los tipos de articulación así como el mecanismo de enrollamiento en este taxón. *E. pradoanus* muestra una morfología inusual donde la parte posterior del tórax carece de articulaciones bien desarrolladas manteniéndose inmóviles durante el enrollamiento. Debido a que las articulaciones posteriores del tronco no son necesarias para el enrollamiento, este hecho presagia la caudalización en los trilobites más derivados.

**Palabras clave:** paradoxídidos, articulaciones, estructuras coaptativas, Formación Murero

### Abstract

*Eccaparadoxides pradoanus* is one of the most common trilobites in the middle Cambrian rocks of Spain. Based on 453 articulated specimens from which 171 appear in an enrolled position we analyze the body pattern and articulations devices, and enrolment procedure in this taxa. *E. pradoanus* displayed a very unusual morphology in which the articulations of the rear part of the thorax are not well developed keeping immobile during enrolment. Because the posterior trunk articulations are not necessary for enrolment, this fact is presaged the caudalization condition in more derived trilobites.

**Keywords:** paradoxidids, articulaciones, coaptative devices, Murero Formation



The ability to enroll was a notable feature of many trilobite species (Bergström, 1973; Clarkson & Henry, 1973; Hammann, 1985; Esteve, 2009; Esteve et al., 2010), and was presumably of considerable adaptive significance (Esteve et al., 2011). New finds in the locality of Purujosa within the Parque Natural del Moncayo (Mure-ro Formation, middle Cambrian, NE Spain) have throw fresh light on the evolution of this behavior in trilobites (Esteve et al., 2011). Here we show the redlichiid *Eccaparadoxides pradoanus* enrolled, unlike most redlichiid trilobites, so as to enclose most of the ventral surface, and possessed specialized articulating devices that facilitated this behavior.

Mature *E. pradoanus* had a thorax divided in two regions (anterior and posterior). The anterior region had relatively short pleural spines whose length is increased towards the rear part of the thorax. Among the articulations devices *E. pradoanus* had short articulated pleural, anterior fulcra, a petaloid articulated facet and a large articulating half ring. Moreover some structures, such as terraces lines worked as coaptative devices that aided enrolment. However some of these articulation devices are not present in all thoracic segments. For example the fulcrum is absent after the eighth or ninth segment, and this transition coincided with a relative reduction of the length of the articulating half ring. Because of these features and the large number of enrolled specimens preserved in different postures found in the Purujosa trilobite assemblage, we suggest an enrolment procedure for *E. pradoanus* in which the rear part of the trunk, containing both the posterior thorax and the pygidium, rotated beneath the cephalon as a single unit. As the posterior trunk articulations were not required to permit this enrolment this habit may presage the caudalized condition seen in many derived trilobite groups, in which a large proportion of posterior trunk segments were allocated to the mature pygidium.

### Acknowledgments

This paper is a contribution to the project Consolider CGL2006-12975/BTE (“MURERO”) from MEC (Spain); Grupo Consolidado E-17, Project PM067/2006 from Gobierno de Aragón and Fondo Social Europeo. Jorge Esteve has a pre-

doctoral research grant and Samuel Zamora a postdoctoral grant both from MEC. Nigel C. Hughes’s contribution is supported by NSF grant EAR-0616574.

### References

- Bergström, J. (1973). Organization, life and systematic of trilobites. *Fossils and Strata* 2: 1-69.
- Clarkson, E.N.K. & Henry J.L. (1973). Structures coaptatives et enroulement chez quelques Trilobites ordoviciens et siluriens. *Lethaia* 6: 105-132.
- Esteve, J. (2009). Enrollamiento en *Conocoryphe heberti* Munier-Chalmas & Bergeron, 1889 (Cámbrico medio, Cadenas Ibéricas, NE España) y estructuras coaptativas en la familia Conocoriphidae. *Estudios Geológicos* 65: 167-182.
- Esteve, J., Zamora, S., Gozalo, R. & Liñán, E. (2010). Sphaeroidal enrolment in middle Cambrian solenopleoropsine trilobites. *Lethaia* 43: 478-493.
- Esteve, J., Hughes, N.C. & Zamora, S. (2011). Purujosa trilobite assemblage and evolution of trilobite enrolment. *Geology* 39: 575-578.
- Hammann, W. (1985). Life habit and enrolment in Calymenacea (Trilobita) and their significance for classification. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 76: 307-318.

## IDENTIFICATION OF A NEW SNAKE FOSSIL FROM THE CANARY ISLANDS USING MICRO-CT TECHNIQUES

Evans, S.E.<sup>1</sup>, Martín-González, E.<sup>2</sup>, Jones, M.E.H.<sup>1</sup>, Sánchez-Pinto, L.<sup>2</sup> & García-Talavera, F.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Dept Cell & Developmental Biology, Anatomy Building, University College London, Gower Street, London WC1E 6BT, UK; s.e.evans@ucl.ac.uk

<sup>2</sup> Museo de Ciencias Naturales de Tenerife, C/ Fte. Morales, s/n, 38003, Santa Cruz de Tenerife, Tenerife; mmartin@museosdetenerife.org

### Resumen

En el Mioceno de las Islas Canarias se ha citado la presencia de una vértebra de boido, que por su pequeño tamaño pudo haber llegado a las islas desde el cercano continente africano en el tracto digestivo de un ave. Sin embargo, en un tubo volcánico de Fuerteventura se han encontrado restos de vértebras y costillas articuladas, cubiertas por una capa de calcita y de edad incierta, que pertenecen a una serpiente de la familia 'Colubridae'. Para su estudio, dadas la fragilidad de los restos y la dificultad para eliminar la calcita, se utilizó un escáner micro CT para obtener modelos digitales tridimensionales.

**Palabras clave:** serpiente fósil, escáner micro CT, Islas Canarias

### Abstract

There are no native snakes on the Canary Islands today. The recovery of a boid vertebra from Miocene deposits on Fuerteventura suggested snakes could have been present in the past, but this single small vertebra could have reached the islands from the nearby African continent in the gut of a bird. Now, however, the articulated remains of a snake have been found in a volcanic cave on Fuerteventura. The specimen is covered by a calcitic matrix and is of uncertain age. Given the fragility of the remains and the difficulty of removing the calcite matrix, we used micro-CT scans to make three-dimensional digital models for study. These reveal that the bones belong to a 'colubrid' snake.

**Keywords:** fossil snake, micro-CT scan, Canary Islands

## Introduction

The remains of vertebrate fossils from volcanic islands provide important evidence from which to reconstruct the evolutionary history of this type of environment, so they are always exceptional (Steadman, 2006). If the remains are fragile, however, the mechanical or chemical removal of any surrounding matrix can be difficult and risky. This has led to the application of new diagnostic techniques that allow a non-invasive study of fossil remains (Sutton, 2008).

The fossil record of vertebrates on the Canary Islands extends from the Miocene to the Holocene and includes birds, tortoises, lizards and mammals (Castillo et al., 1996), most of which were endemic. In the case of the turtles and giant birds of Lanzarote, extinction appears to have been related to volcanism (Hutterer et al., 1997). In contrast, the Holocene extinctions (mainly of small mammals and birds as well as several species of lizards) may have been due to a combination of interspecific competition and the arrival of humans on the islands (Castillo et al., 2001). Today the Canary Islands contain no native snakes and, until recently, there was no evidence of their past presence on the islands. However, in 1998 a boid (Serpentes, Boidae) snake vertebra was recovered from the Miocene of Lanzarote (Barahona et al., 1998). This raised the possibility that snakes were once part of the Canary Islands fauna but given the small

size of the single vertebra, it could also have been carried from the African mainland in the gut of a predatory bird.

More recently, an articulated snake fossil was recovered from a cave in Fuerteventura, but it is a fragile specimen embedded in calcitic matrix. Several technologies can generate tomograms without visible light penetration or physical exposure of the surfaces. The most widely used of these is X-ray computed tomography (CT) which produces tomograms representing X-ray attenuation maps. Micro-CT scanners produce scans of high resolution suitable for imaging small living and fossil specimens. Use of this technique revealed details of the new fossil articulated snake remains showing it to be distinct from the Lanzarote material.

## Fossil locality

The fossil site is a volcanic cave formed by Miocene volcanic activity (Coello et al., 1992), near Caleta de Fuste locality, east of Fuerteventura. The deposits are of a highly altered basaltic material covered superficially by major calcareous crusts. The calcium carbonate that makes up these crusts dissolves during times of high rainfall seeping through cracks in the floor. This forms thin sheets of calcite that covering everything within the cave.

The volcanic tube was opened during some urban excavation work, allowing a superficial explo-

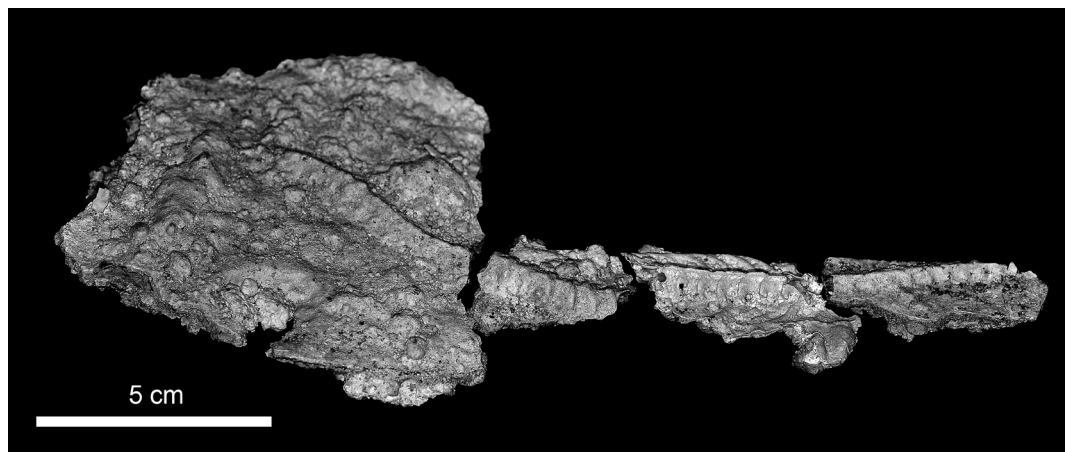


FIG. 1. View of the fossil snake remains covered by calcitic matrix.

ration of the site. The remains were found on the floor of the tube, covered in calcitic matrix. The specimen consists of partial vertebral column with approximately 40 articulated vertebrae and ribs (FIG. 1). Fossils of several other species of vertebrates (*Malpaisomys insularis*, *Mus musculus*, *Crocidura canariensis* and *Puffinus cf. holeae*) were found in association, although these were not articulated and the calcite cover was less extensive.

### Methodology

The calcitic matrix covering the specimen is difficult to prepare without causing major damage. We therefore used a Micro-CT scanner to image small pieces of the skeleton and to prepare detailed 3-D computer models to reveal details of vertebral structure.

The specimen was scanned at the Natural History Museum, London, using the Nikon Metrology HMX ST 225 a micro-CT (Metris X-Tek, Tring, UK). The instrument uses a cone beam projection system with a four megapixel Perkin Elmer XRD 1621 AN3 HS detector panel, a molybdenum target, an accelerating voltage of 190 kV and a current of 140  $\mu$ A; no filter was used. The scan parameters allowed a model with voxel dimensions of 0.024 mm (24 microns) in xyz dimensions (z = slice thickness). A total of 3142 radial X-ray projection images were acquired over a 360°

of specimen rotation at 0.1146° intervals. The micro-CT data was reconstructed in Amira 4.1 (Konrad-Zuse-Zentrum, Berlin, Germany). Using the same software program a three dimensional (3-D) model was segmented using contrast thresholding. From this surface models were made and smoothed by two iterations.

### Results

The relatively elongate vertebrae have well-developed prezygapophysial processes on the vertebrae showing that this is a colubroid (advanced) snake rather than a boid. The presence of haemal keels and the absence of hypapophyses on the trunk vertebrae suggest that this is not a viperid or elapid snake. It thus belongs with the 'Colubridae' – the name once used for non-viperid, non-elapid higher snakes. Modern phylogenetic analysis has shown 'colubrids' to be paraphyletic, with several distinct lineages, most notably the natricines, colubrines, lampropeltines, boodon-tines, calamarines, and dipsadines. The absence of hypapophyses on the vertebrae rules out natricines, but there are a large number of candidate taxa amongst West African colubrine and lamprophiid snakes (as possible source populations), and more precise identification will require detailed comparison with modern snake vertebrae from western Africa.

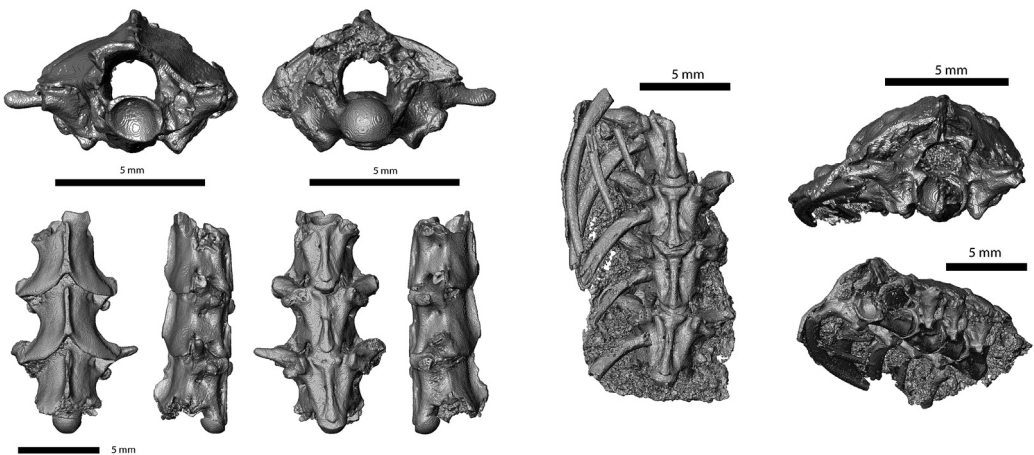


FIG. 2. Micro CT images of remains of the Fuerteventura fossil snake.

## Discussion

The application of Micro-CT scanning to vertebrate remains has revolutionised the study of morphology in both living and extinct taxa. For fossil specimens, provided the matrix and fossil differ sufficiently in their density to be separated by thresholding, Micro-CT provides a method by which 3-D images of matrix embedded fossils can be obtained without damaging the specimen. This is crucial for small delicate specimens (Sutton, 2008) but also in the investigation of delicate regions of larger specimens, for example the ear of the early tetrapod *Ichthyostega* (Clack et al., 2003) and the braincase of the early bird *Archaeopteryx* (Domínguez Alonso et al., 2004). The detailed 3-D models developed from these scans can also be used in further computer based methodologies (e.g. Finite Element Analysis) to explore the relationship between structure and function in extinct animals (e.g. Rayfield et al., 2001). In the study presented here, it has provided us with detailed 3-D images for study and comparison to identify the taxon represented.

Currently there are no snakes in the Canary Islands, and the new snake remains provide further evidence that the past fauna of the Canary Islands was more diverse than it is today. The lava mouse (*Malpaisomys insularis*) and Hole's shearwater (*Puffinus cf. holeae*), found near the snake fossil, went extinct during the Quaternary (Castillo et al., 2001; Rando & Alcover, 2008). However, there are also remains of house mice (*Mus musculus*), a species for which there is some controversy as to the timing of its colonization of the islands (Alcover et al., 2009), although it was probably quite recent. This suggests that despite the Miocene age of the volcanic cavity itself, the fossils it contains could be quite recent, but more rigorous dating is needed to provide an accurate age.

## Acknowledgements

This work was made possible thanks to a collaboration agreement between the Cabildo of Fuerteventura and the Autonomous Organism of Museums and the Cabildo Insular de Tenerife. The MicroCT scan was generated at the Natural History Museum, London, by Lauren Howard.

## References

- Alcover, J.A., Rando, J.C., Navarro, J.F., García-Talavera, F., Hutterer, R., Michaux, J., Trias, M. & Navarro, J.F. (2009). A reappraisal of the stratigraphy of Cueva del Llano (Fuerteventura) and the chronology of the house mouse (*Mus musculus*) introduction into the Canary Islands. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 277: 184-190.
- Barahona, F., Rage, J.-C. & García-Talavera, F. (1998). The first record of snakes on the Canary Islands: a vertebra from the Upper Miocene of Lanzarote. *Amphibia-Reptilia* 19: 419-425.
- Castillo, C., López, M., Martín, M. & Rando, J.C. (1996). La paleontología de vertebrados en Canarias. *Revista Española de Paleontología* nº extr.: 237-247.
- Castillo, C., Martín-González, E. & Coello, J.J. (2001). Small vertebrate taphonomy of La Cueva del Llano, a volcanic cave on Fuerteventura (Canary Islands, Spain). Palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 166: 277-291.
- Clack, J. A., Ahlberg, P. E., Finney, S. M., Domínguez Alonso, P., Robinson, J. & Ketcham, R. A. (2003). A uniquely specialized ear in a very early tetrapod. *Nature* 425: 65-69.
- Coello, J., Cantagrel, J.M., Hernán, F., Fúster, J.M., Ibarrola, E., Ancochea, E., Casquet, C., Jamond, C., Díaz de Terán, J.R. & Cendrero, A. (1992). Evolution of the eastern volcanic ridge of the Canary Islands based on new K-Ar data. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 53: 251-274.
- Domínguez Alonso, P., Milner, A.C., Ketcham, R.A., Cookson, M.J. & Rowe, T.B. (2004). The avian nature of the brain and inner ear of *Archaeopteryx*. *Nature* 430: 666-669.
- Hutterer, R., García-Talavera, F., López-Martínez, N. & Michaux, J. (1997). New chelonian eggs from the Tertiary of Lanzarote and Fuerteventura, and a review of fossil tortoises of the Canary islands (Reptilia, Testudinidae). *Vieraea* 26: 139-161.
- Rando, J.C. & Alcover, J.A. (2008). Evidence for a second wetland Palaeartic seabird extinction during the last millenium: the lava shearwater *Puffinus olsoni*. *Ibis* 150: 188-192.
- Rayfield, E.J., Norman, D.B., Horner, C.C., Horner, J.R., Smith, P.M., Thomason, J.J. & Upchurch, P. (2001). Cranial design and function in a large theropod dinosaur. *Nature* 409: 1033-1037.
- Steadman, D. (2006). *Extinction and Biogeography of Tropical Pacific Birds*. London: University of Chicago Press. 594 pp.
- Sutton, M.D. (2008). Tomographic techniques for the study of exceptionally preserved fossils. *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences* 275: 1587-1593.

# RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL Y PALEOCLIMÁTICA DEL EOCENO - OLIGOCENO EN LA SECCIÓN DE NOROÑA (CUBA) BASADA EN FORAMINÍFEROS BENTÓNICOS

Fenero, R.<sup>1</sup> & Molina, E.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Ciencias de la Tierra e IUCA, Universidad de Zaragoza, c/ Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza; rfenero@unizar.es, emolina@unizar.es

## Resumen

El análisis cuantitativo de las asociaciones de los pequeños foraminíferos bentónicos en la sección de Noroña (Cuba) permite reconstruir los cambios paleoambientales y paleoclimáticos del Eoceno superior y Oligoceno en el área del Caribe. Este análisis indica un medio de depósito de batial medio-inferior, a unos 1000 m de profundidad para la mayor parte de la sección estudiada. La alternancia de niveles lutíticos hemipelágicos y calcareníticos con evidencias de actividad turbidítica, y la presencia de asociaciones mixtas (taxones de medios sublitorales y batiales) podrían estar relacionadas con la formación de canales de aguas profundas en la parte oeste de la isla de Cuba. Además hemos identificado dos posibles eventos de glaciación (Oi-1 y Oi-2) en altas latitudes, basándonos en la variación de las asociaciones de los foraminíferos bentónicos.

**Palabras clave:** Eoceno, Oligoceno, foraminíferos, paleoclimatología, paleoambientes

## Abstract

Quantitative analysis of small benthic foraminifera assemblages from the Noroña section (Cuba) allow us to reconstruct the paleoenvironmental and paleoclimatic changes in the upper Eocene and Oligocene of the Caribbean area. This analysis indicates a middle-lower bathyal depth of deposition, about 1000 m depth for most of the studied section. Hemipelagic marls interbedded with turbiditic sandstone layers, and the presence of mixed assemblages (sublittoral and bathyal taxa) could be related to the formation of deep water channels in the western part of the Cuba Island. We have also identified two possible glaciation events (Oi-1 and Oi-2) in high latitudes, based on the changes in benthic foraminifera assemblages.

**Keywords:** Eocene, Oligocene, foraminifera, paleoclimatology, paleoenvironments

## Introducción

El área del Caribe presentó una gran actividad tectónica durante el Cenozoico medio-superior, quedando reflejada en la evolución paleogeográfica de la zona. Durante el tránsito Eoceno-Oligoceno hubo un levantamiento general tanto en el dominio caribeño como en los márgenes continentales. Sin embargo, en la segunda mitad del Oligoceno inferior, se produjo una inundación dando lugar a áreas transgresivas (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999). Como consecuencia, las áreas erosionadas y los ambientes marinos se podrían haber interconectado por canales de aguas profundas y someras.

Los foraminíferos planctónicos del tránsito Eoceno-Oligoceno de la sección de Noroña han sido estudiados por Cruz (2008) y los pequeños foraminíferos bentónicos por Fenero (2010), en sus respectivas tesis doctorales. Los pequeños foraminíferos bentónicos nos permiten reconstruir el medio ambiente y reconocer dos posibles eventos de glaciación durante el Oligoceno inferior (Rupeliense).

## Materiales y métodos

La sección se sitúa al norte del pueblo de Noroña al oeste de La Habana (Cuba), pertenece a la Formación Tinguaro, de unos 50 metros de potencia, y está constituida por una alternancia de lutitas hemipelágicas de color gris oscuro y niveles calcáreos con evidencias de actividad turbidítica de potencia centimétrica a decimétrica. Según Cruz (2008) esta sección abarca parte del Eoceno superior (Priabonense) y el Oligoceno inferior (Rupeliense).

Las 35 muestras estudiadas de la sección de Noroña fueron preparadas mediante la técnica del levigado. Esta técnica permite disgregar el material y separar la fracción mayor de 63  $\mu\text{m}$ . Para realizar el análisis cuantitativo de las asociaciones de los foraminíferos, las muestras se fraccionaron con un microcuarteador para asegurar la representatividad de los datos y se separaron alrededor de 300 ejemplares de foraminíferos bentónicos en cada una de las muestras estudiadas.

## Resultados

Las asociaciones de pequeños foraminíferos bentónicos de la sección de Noroña presentan una gran diversidad y heterogeneidad, típicas de medios batiales. El índice Planctónicos/Bentónicos (P/B) en la sección de Noroña es superior al 80% en todas las muestras estudiadas, indicando condiciones marinas abiertas y profundidades de depósito a partir de medios batiales. Sin embargo, en la base de la sección se registra una muestra con un índice P/B del 66%. Un descenso en este índice puede indicar una bajada en el nivel del mar o un aumento en la productividad, siempre y cuando no se hayan dado procesos de disolución. No obstante, al ser la única muestra que presenta un valor tan bajo del índice P/B, y dado que coincide con un aumento en el porcentaje de especies infaunales del grupo de los bolivinidos, hemos considerado que no refleja cambios en la profundidad de depósito, sino más bien cambios en las condiciones ambientales.

Las asociaciones contienen tanto taxones con un límite superior de profundidad de 200-300 m, como *Bulimina alazanensis*, *Cibicoides eocaenus*, *Siphonina tenuicarinata*, *Turrilina* spp. y *Uvigerina rippensis*, como taxones cuyo límite superior se sitúa a 500-700 m de profundidad, incluyendo *Astronion novozealandicum*, *Bulimina semicostata*, *Bulimina trinitatensis*, *Cibicoides mexicanus*, *Hanzawaia ammophila* y *Planulina renzi*. También se encuentran taxones típicos de medios sublitorales y batiales superiores, tales como *Angulogerina angulosa*, *Bolivinoidea byramensis*, *Cassidulina* spp., *Cibicides lobatulus*, *Cibicides refulgens*, *Cibicides westi*, *Gyroidinoides girardanus*, *Nonion* spp., *Pararotalia audouini*, *Pullenia salisburyi* y *Siphonina tenuicarinata* (Van Morkhoven et al., 1986). La especie *Globocassidulina subglobosa* es común en medios batiales y abisales durante el Oligoceno. Además se registra la presencia continuada a lo largo de esta sección de las especies *Epistominella exigua* y *Nuttallides umbonifera* (alcanzando un 5% y un 6,6% de las asociaciones respectivamente), con un límite superior situado a 1000 m de profundidad.

El material que constituye el perfil estratigráfico estudiado es una alternancia de niveles lutíticos y calcareníticos con evidencias de actividad

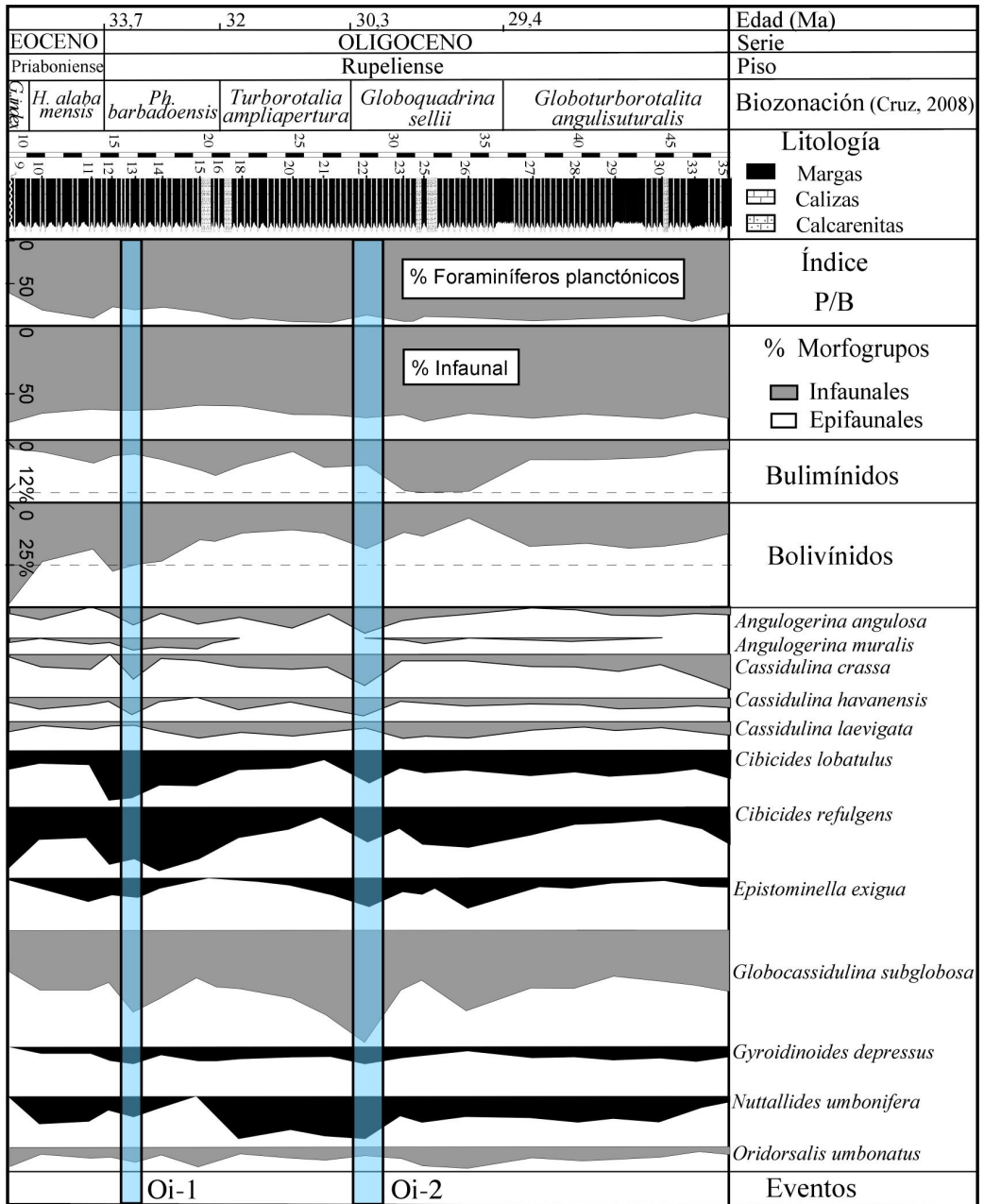


FIG. 1. Porcentajes de diversos índices de diversidad y porcentajes de las especies de foraminíferos bentónicos más abundantes en la sección de Noroña a lo largo del tránsito Eoceno-Oligoceno.



turbidítica, que podría relacionarse con el canal formado y que se reflejaría en la presencia de asociaciones mixtas (taxones de medios sublitorales y medios batiales), diversas y heterogéneas, constituidas por morfogrupos epifaunales e infaunales, dominando los taxones infaunales (que alcanzan hasta el 70% de las asociaciones). La composición mixta de las asociaciones, constituidas por morfogrupos epifaunales e infaunales, indica condiciones ambientales mesotróficas, con un aporte de materia orgánica suficiente tanto para los foraminíferos que habitaban en la superficie del sedimento como para los que habitaban en las capas más profundas. No obstante, el flujo orgánico no sería tan abundante como para llegar a causar condiciones de baja oxigenación y estrés ambiental para las asociaciones de los foraminíferos bentónicos. Estas condiciones ambientales se corroborarían por la presencia de especies indicativas de medios óxicos (ej. *G. subglobosa* que alcanza el 18% de las asociaciones). Las especies del grupo de los bolivinidos constituyen hasta el 40% de las asociaciones en la sección de Noroña, y corresponden a especies infaunales que abundan tanto en medios de baja oxigenación como en zonas de alta productividad. La presencia de especies indicativas de medios óxicos en Noroña sugiere que la abundancia del grupo de los bolivinidos estaba relacionada con momentos de un elevado aporte de materia orgánica al fondo marino.

En el Oligoceno inicial se registra un descenso del nivel del mar y un ligero aumento de especies bentónicas típicas de aguas frías, tales como *Angulogerina angulosa*, *Globocassidulina subglobosa*, *Cassidulina crassa* y *Cassidulina havanensis* (Murray, 2006). Estas variaciones se han asociado con la expansión del hielo de la Antártida ocurrido en el continente antártico, el evento conocido como glaciación Oi-1 y datado aproximadamente en 33,3 Ma (Miller et al., 1991). En la parte basal de la Biozona *Globoquadrina sellii* (Rupeliense) también se registra un aumento en el porcentaje de las especies típicas de aguas frías tales como *Angulogerina angulosa*, *Cassidulina crassa*, *Cassidulina havanensis* y *Epistominella exigua* (Murray, 2006), así como el máximo porcentaje de la especie *Globocassidulina subglobosa*. Además el elevado porcentaje de *Nuttallides umbonifera* podría reflejar un ligero aumento en la corrosividad de las aguas. Todos estos

datos son compatibles con un evento de glaciación denominado Oi-2, datado en 30,3 Ma (Coccioni et al., 2008; Miller et al., 1991). Los eventos de glaciación ocurridos en altas latitudes se reflejarían en latitudes medias con un enfriamiento de las aguas, tal y como se observa en las variaciones de las asociaciones de los foraminíferos bentónicos.

## Conclusiones

Los sedimentos del tránsito Eoceno-Oligoceno en la sección de Noroña se depositaron en un medio batial medio-superior. El incremento de taxones infaunales se produciría gracias al aporte masivo de materia orgánica parcialmente degradada proveniente de las corrientes de turbidez que circularían a través del canal de aguas profundas. La formación de este canal profundo estaría apoyada asimismo por la elevada diversidad, heterogeneidad, riqueza genérica y específica de las asociaciones de los foraminíferos bentónicos, así como por su composición mixta (taxones típicos de medios sublitorales y de medios batiales). El poder erosivo de las corrientes de turbidez podría haber contruido a esta mezcla tafonómica. Se han identificado dos posibles eventos de glaciación (Oi-1, Oi-2) en altas latitudes, basándose en los cambios registrados en las asociaciones de los foraminíferos bentónicos que son compatibles con un descenso de la temperatura, un descenso en el índice P/B y un ligero aumento en la corrosividad de las aguas.

## Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto Consolider CGL 2007-63724 del Ministerio español de Ciencia y Tecnología.

## Referencias

- Coccioni, R., Montanari, A., Bellanca, A., Bice, D.M., Brinkhuis, H., Church, N., Deino, A., Lirer, F., Macalady, A., Maiorano, P., Marsili, A., McDaniel, A., Monechi, S., Neri, R., Nini, C., Nocchi, M., Pross, J., Rochette, P., Sagnotti, L., Sprovieri, M., Tateo, F., Touchard, Y., Van Simaey, S. & Williams, G.L. (2008). Integrated stratigraphy

- of the Oligocene pelagic sequence in the Umbria–Marche basin (Northeastern Apennines, Italy): A potential Global Stratotype Section and Point (GSSP) for the Rupelian/Chattian boundary. *Geological Society of America Bulletin* 120: 487-511.
- Cruz, L.E. (2008). Los foraminíferos planctónicos del Oligoceno: bioestratigrafía, cronoestratigrafía y reconstrucción paleoambiental. Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza. 266 pp.
- Fenero, R. (2010). Los microforaminíferos bentónicos desde el Eoceno terminal al Mioceno inicial: taxonomía, inferencias paleoecológicas y paleoambientales. Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza. 424 pp.
- Iturralde-Vinent, M. & MacPhee, R.D.E. (1999). Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *American Museum Natural History Bulletin* 238: 1-95.
- 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: 6829-6848.
- Murray, J.W., (2006). Ecology and Applications of Benthic Foraminifera. Cambridge University Press, 426 pp.
- Van Morkhoven, F.P.C.M., Berggren, W.A. & Edwards, A.S. (1986). Cenozoic Cosmopolitan Deep-water Benthic Foraminifera. *Bulletin de Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine* 11: 1-421.



## THE ACTION OF CARNIVORES IN THE EARLY PLEISTOCENE VERTEBRATE SITE OF CUEVA VICTORIA (CARTAGENA, MURCIA, SPAIN)

Ferràndez-Cañadell, C.<sup>1</sup>, Gibert, L.<sup>2</sup> & Vilà-Vinyet, J.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Dept. Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, C/. Martí Franqués s/n, 08028-Barcelona (Spain); carlesferrandez@ub.edu

<sup>2</sup> Dept. Geoquímica, Petrologia y Prospección Geológica, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, C/. Martí Franqués s/n, 08028-Barcelona (Spain); lgibert@ub.edu

<sup>3</sup> C/Miquel Martí i Pol, 6 Vic (08500); vilavinyet@gmail.com

### Resumen

Cueva Victoria es un yacimiento cárstico muy rico en restos de vertebrados fósiles. Los datos bioestratigráficos y magnetoestratigráficos sitúan su edad en el Pleistoceno Inferior. La presencia de *Homo* y *Theropithecus* en este yacimiento aporta datos para interpretar las vías de migración de los macromamíferos durante el Pleistoceno Inferior. Distintos tipos de evidencias indican que la cueva funcionó como un cubil de hienas, que contribuyeron en gran medida a la acumulación de restos óseos en el yacimiento.

**Palabras clave:** Cueva Victoria, Pleistoceno, mamíferos, hienas, tafonomía

### Abstract

Cueva Victoria is a karstic site rich in vertebrate remains. The magnetostratigraphic and biostratigraphic data indicate an Early Pleistocene age. The presence of *Homo* and *Theropithecus* makes Cueva Victoria a key site to understand the migrations routes of macromammals during the Early Pleistocene. As shown by several types of evidence, the cave was used as a den by hyaenas, which contributed to a great extent to the accumulation of bone remains in the site.

**Keywords:** Cueva Victoria, Pleistocene, mammals, hyaenas, taphonomy

## Geological setting

Cueva Victoria is a karstic site with Early Pleistocene vertebrate remains. It is located in the Triassic limestones of the San Ginés de la Jara Hill, near La Unión (Cartagena, Murcia). The cave has more than 3 km of galleries and rooms, some of them more than 100 m long and 20 m high. The upper part of the cavern complex was originally filled up with a breccia rich in fossil content, which was discovered and partially removed during manganese mining exploitation in the first half of the XXth century.

The formation and development of the cave is related to late Neogene hydrothermal processes linked to volcanic activity during the Miocene and Pliocene that produced sulphide mineralizations. In the Pleistocene, the SE part of the cave, including the two large rooms (Sala Unión and Victoria II) and related smaller cavities, become opened to the outside and allochthonous sediment started to enter the cave until it was filled up with the breccia where abundant fossil vertebrate remains are found.

The stratigraphy of the cave infill (Ferrández et al., 1989) shows a lower part of autochthonous red clays (*terra rossa*) that resulted from the dissolution of the Triassic limestones, and a coarsening upward allochthonous infilling of silt, sand and breccia with fossil remains. The breccia is covered by a calcite crust that seals the sedimentary infilling. This upper calcite unit represents a period in which the cave was already filled up with sediment and the percolation of saturated CaCO<sub>3</sub> waters cemented the upper breccia and generated a capping flowstone of up to 25 cm thick.

The magnetostratigraphic study (Gibert et al., 2006) showed reverse polarity in the upper red clays and throughout the breccia, whereas normal polarity was identified in the upper calcite crust. A possible normal polarity in the lower red clays needs confirmation. The lower half of the upper laminated calcite crust is still reverse but the upper half is normal, indicating that this polarity change occurred during a period of continuous sedimentation. This boundary (R-N) is interpreted using biostratigraphic data (see Gibert et al., 2006) as Early Pleistocene magnetochrons: late Matuyama (R) and Jaramillo (N). Petrographic evidence shows numerous stages of post-infilling manganese-oxide growth, apparently reflecting hydrologic pulses within the cavern

system. These provide an age range of 1.2 to 0.8 Ma for the Mn mineralization in the red clay, breccia, fossils and flowstone. Thus, the breccia and the fossils it contains were deposited and at least partially cemented during the late Matuyama, then covered with calcite flowstone during the early Jaramillo at 1.07 Ma.

## Paleontology

After some initial studies of some fossil remains (Pons-Moyà, 1981a,b, 1985; Pons-Moyà & Moyà-Solà, 1978), the paleontological excavation of the cave was initiated by Josep Gibert in the last eighties. In the last four years (2008-2010) the installation of a scaffold by the Consorcio Sierra Minera and the Ayuntamiento de Cartagena facilitated the systematic excavation of the breccia *in situ*. Due to the mining operations, which included the use of explosives, previous excavations only allowed the study of reworked material and limited *in situ* excavations in available locations or in large fallen down blocks (e.g. the 15 m long 'Bloque 1', easy to restore to the original position and equivalent to a *in situ* excavation).

The macrofauna includes diverse canids, felids, ursids, hyaenids, bovids, cervids, equids, rinoceerontids, proboscideans and primates. The paleontological inventory, study and revision of the excavated material are being developed by several specialists. Such studies have yielded some new results: The revision of the squamate reptiles and amphibians has revealed the presence of 6 anurans, 5 lizards and 3 snakes, together with the first occurrences of the toad *Bufo viridis* and the turtle *Testudo hermanni* in the Early Pleistocene of Spain (Blain et al., 2008, 2010; Garcia-Porta, 2001).

Up to 39 species of birds have been recognized (Sánchez Marco, 2004), which contrasts with a very low diversity of insectivores (Furió, *in press*). A number of new species have been defined with material from Cueva Victoria: a canid, *Cuon rosí* (Pons-Moyà & Moyà-Solà, 1978); a vole, *Allophaiomys chalinei* (Alcalde et al., 1981); a lagomorph, *Oryctolagus giberti* (de Marfà, 2008).

Cueva Victoria has supplied evidences for the presence in Europe during in the Early Pleistocene of the African cercopithecoid *Theropithecus oswaldi* (Gibert et al., 1995). The last excavations

(2008, 2010) yielded new remains of *Theropithecus* which are under study. Finally, a human phalanx was found in the breccia (Gibert & Pons-Moyà, 1985; Gibert & Pérez-Pérez, 1989; Palmqvist et al., 1995; Gibert et al., 2002). Despite the claims by Martínez-Navarro et al. (2005) on its assignation to *Theropithecus*, its human nature has been confirmed (Gibert et al., 2008). Other possible human remains, such a femur diaphysis (Gibert, 2004), remain questionable. The presence of *Theropithecus* and human remains makes Cueva Victoria a key site to discuss migrations routes out of Africa during the Early Pleistocene (Gibert, 1999, 2004).

### Taphonomy

The skeletal remains from Cueva Victoria are characterized by manganese coatings. All the bones show manganese mineralizations to some degree, from a few spots on the surface to completely stained bones, and with bones with manganese oxide crusts. Manganese oxides are abundant in the cave (they were the object of the mining activity), both as stratabound polymetallic deposits of hydrothermal origin in the Triassic limestones and as nodules and clasts in the sediments. Petrographic evidence shows numerous stages of manganese oxide growth, apparently reflecting hydrologic pulses within the cavern system. Within the fossiliferous breccia manganese oxides were dissolved and precipitated as cement and coatings in the bone surface and cavities and the porosity of the breccia. The different degree in manganese staining of the bones depends on their relative position within the cave rather than on their stratigraphic position.

Most of the skeletal macromammal remains in the breccia were produced by carnivorous activity, as shown by the large amount of bones with carnivorous-type of fracture and teeth marks, and also by the relative abundance of the skeletal parts of the macromammal taxa. Although there are remains of several carnivore taxa, including, *Ursus* and different felid and canid species (Pons-Moyà & Moyà-Solà, 1978; Pons-Moyà, 1981a,b; 1985; Gibert et al. 2006; Madurell-Malapeira et al., 2010), the main carnivorous activity can be related to hyaenas. The presence of *Hystrix* sp. among the fossil remains may account for

some of the accumulation, as porcupines show a well-known bone collecting behavior, although the scarce remains of this genus (two specimens) rules it out as the main agent.

There are different kinds of evidence for the cave being used as a den by the large Pleistocene hyaena *Pachycrocuta brevirostris*. These include:

1) Evidences for the action of carnivores in general and of hyenas in particular, such as the type of fracture of bones, tooth marks, digested bones, and the relative proportion of skeletal parts (Gibert et al., 1993).

2) Evidences for the cave acting as a den, such as the presence of deciduous teeth of *Pachycrocuta*, abundant hyenid coprolite levels throughout the sedimentary infilling, and the presence of digested bones.

Further evidence of the action of hyaenas using the cave as a den is the occurrence of marine mammal remains in the breccia: an hemimandible and a maxilar of a seal (cf. *Monachus monachus*) and of several small cetacean vertebrae. Recent spotted hyaenas bring large pieces of their preys to the den. The site of Cueva Victoria is nowadays some 3 km away from the coast (Mar Menor). Although the paleogeography of the zone during the Early Pleistocene is not yet clear, the seaside could not be much far away, and recent spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*) have territories usually larger than 200 km<sup>2</sup>.

### Conclusions

Cueva Victoria is an important site for understanding the continental Early Pleistocene vertebrate biostratigraphy and paleoecology, as well as the paleobiogeography and migration routes of several taxa. The site was used as a den by the hyaena *Pachycrocuta brevirostris*, which represents the main source for the bone accumulation in the site.

### Acknowledgements

The authors want to acknowledge the facilities provided by the Consorcio de la Sierra Minera and the Ayuntamiento de Cartagena, and the help by the members of the CENM (Centro de Estudios de la Naturaleza y el Mar) and the people who has participated in the excavations.

## References

- Alcalde, G., Agustí, J. & Villalta, J. F. (1981). Un Nuevo *Allophaiomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) en el Pleistoceno inferior del sur de España. *Acta Geologica Hispanica* 16: 203-205
- Blain, H.A., Bailon, S. & Agustí, J. (2008). Amphibians and squamate reptiles from the latest Early Pleistocene of Cueva Victoria (Murcia, southeastern Spain, SW Mediterranean): paleobiogeographic and paleoclimatic implications. *Geológica Acta* 6: 345-361.
- Blain, H.A., Gibert, L. & Ferràndez-Cañadell, C. (2010). First report of a green toad (*Bufo viridis sensu lato*) in the Early Pleistocene of Spain: Palaeobiogeographical and palaeoecological implications. *Comptes Rendus Palevol* 9: 487-497.
- De Marfà, R. (2008). *Oryctolagus giberti* n. sp. (Lagomorpha, Mammalia) du Pléistocène inférieur de Cueva Victoria (Murcie, Espagne). *Comptes Rendus Palevol* 7: 305-313.
- Ferràndez, C., Pérez-Cuadrado, J. L., Gibert, J. & Martínez, B. (1989). Estudio preliminar de los sedimentos de relleno de Cueva Victoria (Cartagena, Murcia). In *Los restos humanos de Orce y Cueva Victoria* (eds. J. Gibert, D. Campillo & E. García Olivares), pp. 379-393. Barcelona, Publicacions de l'Institut de Paleontologia Dr. M. Crusafont.
- Furió, M. (in press). The insectivores (Soricidae, Erinaceidae) from Cueva Victoria (Murcia, Spain). In *Geología y Paleontología de Cueva Victoria*, vol. 1 (eds. L. Gibert & C. Ferràndez).
- García-Porta, J. (2001). *Testudo hermanni* en el pleistocè inferior de Cueva Victoria (Múrcia): el registre més antic de l'espècie a la península ibèrica. *Libre de resums de les VI Jornades Catalanes d'Herpetologia*, Altafulla 5-7 d'octubre de 2001: 9.
- Gibert, J. (1999). Significado de la fauna de Cueva Victoria. *Memorias de Arqueología, Región de Murcia* 8: 26-32.
- Gibert, J. (2004). Cueva Victoria: Puerta de Europa. *Memorias de Arqueología, Región de Murcia* 12: 29-36.
- Gibert, J., Ferràndez C., Pérez-Cuadrado J.L. & Martínez B. (1993). Cueva Victoria: cubil de carroñeros. *Memorias de Arqueología, Región de Murcia* 4: 12-17.
- Gibert, J., Gibert, L., Ferràndez, C., Ribot, F., Iglesias, A. & Gibert, P. (2006). Cueva Victoria: Geología, Paleontología, restos humanos y edades. *Memorias de Arqueología, Región de Murcia* 14: 37-62
- Gibert, J., Gibert, L., Ferràndez-Canadell, C., Sánchez, F., Iglesias, A. & Walker, J.M. (2008). CV-0, an early Pleistocene human phalanx from Cueva Victoria (Cartagena, Spain). *Journal of Human Evolution* 54: 150-156.
- Gibert, J., Leakey, M., Ribot, F., Gibert, L., Arribas, A. & Martínez, B. (1995). Presence of the Cercopithecoid genus *Theropithecus* in Cueva Victoria (Murcia, Spain). *Journal of Human Evolution* 28: 487-493.
- Gibert, J., Palmqvist, P., Ribot, F. & Santamaría, J.L. (1999). Presencia de *Theropithecus* y *Homo* sp. en el Pleistoceno inferior de Cueva Victoria. *Memorias de Arqueología, Región de Murcia* 8: 12-23.
- Gibert, J. & Pérez-Pérez, A. (1989). A human phalanx from the Lower Palaeolithic site of Cueva Victoria (Murcia, Spain). *Human Evolution* 4: 307-316.
- Gibert, J. & Pons-Moyà, J. (1985). Estudio morfológico de la falange del género *Homo* de Cueva Victoria. *Paleontología i Evolució* 18: 49-55.
- Gibert, J., Sánchez, F., Ribot, F., Gibert, L., Ferràndez, C., Iglesias, A., Gibert, P. & González, F. (2002). Restes humanes dans les sédiments du Pléistocène inférieur de la région d'Orce et de Cueva Victoria (au sud-est de l'Espagne). *L'Antropologie* 106: 669-683.
- Madurell-Malapeira, J., Alba, D.M., Moyà-Solà, S. & Aurell-Garrido, A. (2010). The Iberian record of the puma-like cat *Puma pardoides* (Owen, 1846) (Carnivora, Felidae). *Comptes Rendus Palevol* 9: 55-62.
- Martínez-Navarro, B., Claret, A., Shabel, A.B., Pérez-Claros, J.A., Lorenzo, C. & Palmqvist, P. (2005). Early Pleistocene "hominid remains" from Southern Spain and the taxonomic assignment of the Cueva Victoria phalanx. *Journal of Human Evolution* 48: 517-523.
- Palmqvist, P., Pérez-Clarós, J., Gibert, J. & Santamaría, J. L. (1995). Comparative morphometric of a human phalanx from the Lower Pleistocene site at Cueva Victoria (Murcia, Spain) by means of Fourier analysis, shape coordinates of landmarks and principal warps. *Journal of Archaeological Science* 23: 95-107.
- Pons-Moyà, J. (1981a). El *Canis etruscus* Major (Carnivora, Mammalia) del Villafranchense terminal de la Cueva Victoria (Murcia, España). *Endins* 8: 43-46.
- Pons-Moyà, J. (1981b). Hyaenidae (Carnivora, Mammalia) del Pleistoceno inferior de la Cueva Victoria (Murcia, España). *Endins* 9: 45-48.
- Pons-Moyà, J. (1985). Presencia de *Lynx spelaea* (Fissipeda, Mammalia) en el Pleistoceno inferior de la Península Ibérica. *Paleontología i Evolució* 18: 39-42.
- Pons-Moyà, J. & Moyà-Solà, S. (1978). La fauna de Carnívoros del Pleistoceno medio (Mindel) de la Cueva Victoria (Cartagena, España). *Acta Geologica Hispanica* 13: 54-58.
- Sánchez Marco, A. (2004). Avian zoogeographical patterns during the Quaternary in the Mediterranean region and paleoclimatic interpretation. *Ardeola* 51: 91-132.

## EL USO DE ESCAMAS AISLADAS DE TIBURÓN PARA INFERENCIAS PALEOECOLÓGICAS: EL TRIÁSICO MEDIO DE LA CORDILLERA IBÉRICA COMO CASO DE ESTUDIO

Ferrón, H.G.<sup>1</sup>, Pla, C.<sup>1</sup>, Manzanares, E.<sup>1</sup>, Márquez-Aliaga, A.<sup>1</sup> & Botella, H.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Geología e Instituto Cavanilles de Biodiversidad Evolutiva, Universidad de Valencia, Avda. Dr. Moliner, 50, 46100 Burjassot (Valencia); humfeji@alumni.uv.es

### Resumen

El estudio de las escamas de condriictios de las secciones de Henarejos (Cuenca) y Bugarra (Valencia) ha aportado datos interesantes acerca del estilo de vida de este grupo durante el Triásico Medio de la zona. Las escamas han sido clasificadas morfológicamente siguiendo métodos parataxónicos propuestos por otros autores, asignándose posteriormente, cada morfotipo de dicha clasificación a cinco tipos funcionales usando análisis morfométricos. A partir de la abundancia diferencial de estos tipos funcionales hemos inferido aspectos relevantes sobre las comunidades de condriictios del Triásico Medio de la Cordillera Ibérica, tales como la dominancia de formas pelágicas o bentónicas, así como algunas características del medio físico que habitaron, como el tipo de sustrato predominante. Los resultados se refuerzan tanto por datos sedimentológicos como por el registro de dientes de condriictios de la sección.

**Palabras clave:** Triásico, condriictios, escamas, paleoecología, Cordillera Ibérica

### Abstract

The study of chondrichthyan scales from the Henarejos Section and the Bugarra Section has provided interesting information about the lifestyle and environment of this group during the Middle Triassic in this area. The scales have been classified morphologically according to parataxonomic methods proposed by previous authors. Later, the morphotypes have been assigned to five functional types by a morphometric analysis. According to the abundance of these functional types, we have made inferences about different aspects of the Middle Triassic chondrichthyan paleocommunities from Iberian Chain, such as the relative dominance of pelagic or benthic forms, and features of the physical environment they inhabited, as the predominant type of substrate. In addition, these results are supported by other paleontological and sedimentological dates.

**Keywords:** Triassic, chondrichthyan, scales, paleoecology, Iberian Chain



El Triásico es considerado un período de gran importancia en la historia evolutiva de los condriictios. Durante dicho intervalo temporal tuvo lugar una gran radiación del grupo y, aunque los mares triásicos estuvieron dominados por los hybodontidos, fue entonces también cuando aparecieron los primeros tiburones modernos o neoseláceos (Thies & Reif, 1985).

Dada la naturaleza cartilaginosa del endoesqueleto de los condriictios, su registro fósil está constituido en su mayoría por restos desarticulados del exoesqueleto, (p. ej. dientes, escamas y espinas). Los primeros han sido muy estudiados por su importancia sistemática y taxonómica, de hecho, gran número de taxones de condriictios han sido descritos en base a dientes aislados (ver p. ej. Cappeta, 1987; Ginter et al., 2010). Sin embargo, las escamas no son relevantes en ese sentido por dos razones: su elevada variabilidad morfológica entre diferentes partes de un mismo individuo y la presencia de morfologías similares o idénticas en diferentes especies. No obstante, basándonos en algunos trabajos clásicos (Reif, 1982, 1985; ver también Muñoz-Chápuli, 1985) donde se han relacionado la morfología y la función de escamas de tiburones actuales, nosotros proponemos que, a pesar de su escaso valor taxonómico, el análisis de las escamas fósiles sí puede proporcionar una información útil dentro de un contexto paleoecológico.

Con este propósito, hemos analizado más de 500 escamas de condriictios procedentes de las secciones de Henarejos (Cuenca) y Bugarra (Valencia), situadas en el sector oriental de la Cordillera Ibérica. Ambas secciones exponen materiales carbonatados de las facies *Muschelkalk* de edad Ladinense (Triásico medio). La primera sección está situada en la Serranía de Cuenca a 1 km al SE del pueblo que le da nombre. Con unos 98 metros de potencia, inicialmente fue dividida en dos tramos por Márquez-Aliaga (1985) y, posteriormente, en siete por López-Gómez et al. (1987). Esta sección ha sido estudiada en varios trabajos (Márquez-Aliaga, 1985; López-Gómez et al. 1987; Plasencia, 2009) donde se ha puesto de manifiesto la riqueza y abundancia de su registro fósil. La segunda sección, inicialmente descrita en Márquez-Aliaga et al. (1984), se encuentra a unos 2 km de la localidad de Pedralba en dirección a Bugarra y cuenta con una potencia total de 101 metros. El material estudiado proviene de la diso-

lución de los niveles carbonatados con ácido fórmico (5-10%). La fracción resultante de la disolución se ha triado con una lupa binocular Leica MZ12 y parte de la misma se ha fotografiado con microscopía electrónica de barrido (Philips XL-30) en el Servicio de Microscopía de la Universidad de Valencia. Todos los especímenes estudiados se encuentran depositados en el Museo de Geología de la Universidad de Valencia (MGUV).

Las escamas recuperadas han sido clasificadas morfológicamente siguiendo los criterios de Johns et al. (1997). Posteriormente, usando análisis morfométricos se han asignado los distintos morfotipos de dicha clasificación a alguno de los cinco tipos funcionales descritos por Reif (1982) (FIG. 1) en tiburones actuales: Tipo (1), escamas con funciones generalizadas. Típicas de especies que viven en las cercanías del fondo. Tipo (2), escamas con función protectora ante la abrasión. Poseen forma de botón o cruz y son típicas de especies de sustratos rocosos. Tipo (3), escamas con función defensiva. Poseen forma de espina y son típicas de especies de fondos arenosos o fangosos. Tipo (4), escamas con función hidrodinámica, reducción de la fricción con el agua. Poseen forma aplanada y carenas paralelas en número variable. Son típicas de especies pelágicas de natación rápida. Tipo (5), escamas con función bioluminiscente. Poseen fotóforos y son típicas de especies mesopelágicas.

Basándonos en el principio del actualismo biológico, hemos inferido a partir de la abundancia diferencial de los tipos funcionales de escamas, ciertas características del estilo de vida de los condriictios del Triásico Medio de la Cordillera Ibérica, tales como la dominancia de formas pelágicas o bentónicas, así como algunas características del medio físico que estos organismos habitaron, como el tipo de sustrato predominante. Los resultados son reforzados tanto por estudios sedimentológicos como por el registro de dientes de condriictios de las secciones (Pla et al. 2009), lo cual valida este tipo de trabajo y lo hace extrapolable para el estudio de otras localidades.

Nuestro trabajo pone de manifiesto la diversidad de nichos ocupados por los condriictios del Triásico Medio de la Cordillera Ibérica y aumenta el conocimiento referente al modo de vida de los hybodontidos, grupo dominante entre el material estudiado.

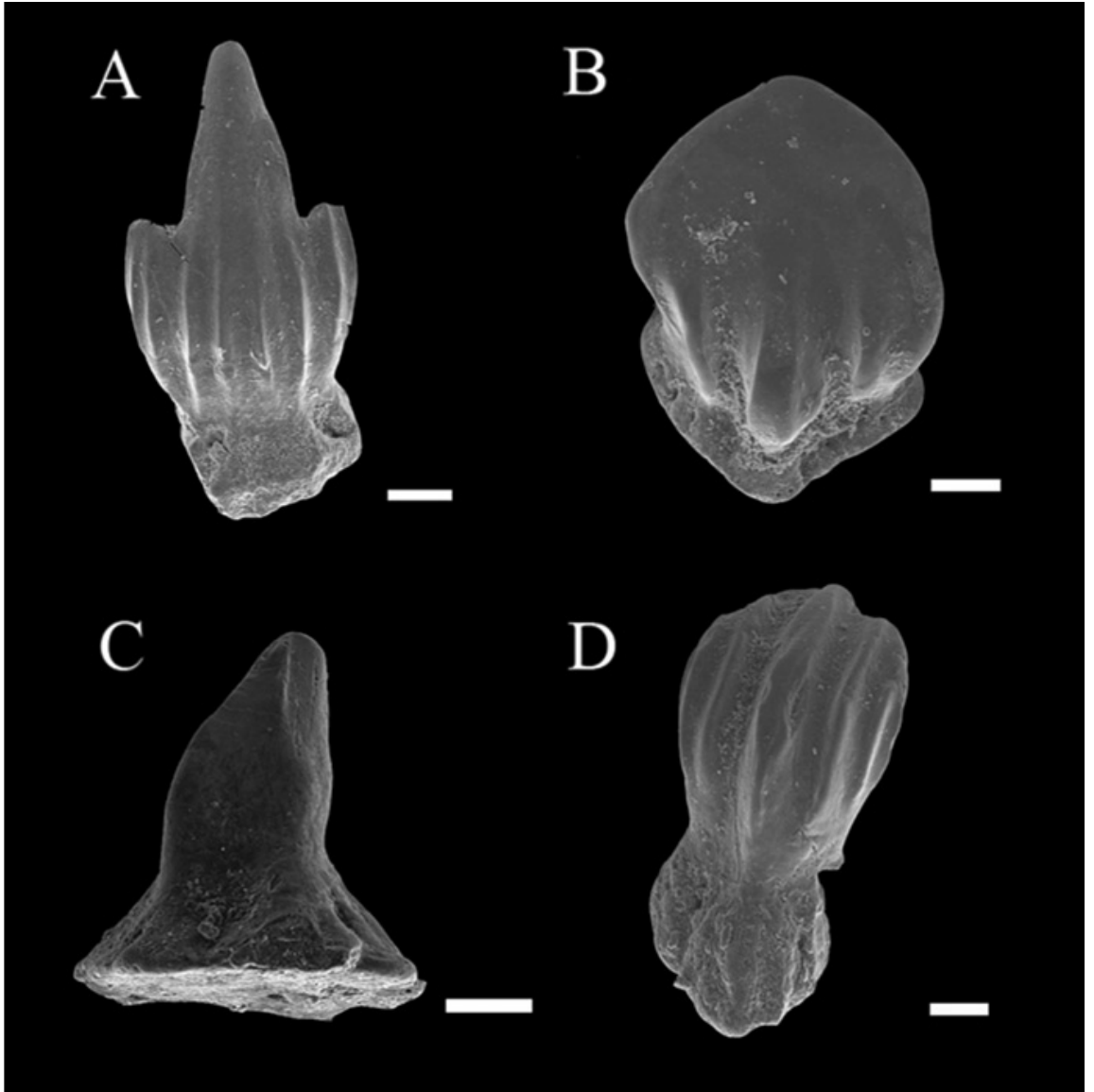


FIG. 1. Ejemplo de tipos funcionales de escamas de condriktios de la Sección Bugarra. A. Escama de tipo 1 (MGUV-24801) en vista antero-dorsal. B. Escama de tipo 2 (MGUV-24804) en vista dorsal. C. Escama de tipo 3 (MGUV-24802) en vista lateral. D. Escama de tipo 4 (MGUV-24798) en vista antero-dorsal. Escala = 200  $\mu\text{m}$  para A; 100  $\mu\text{m}$  para B y C; 500  $\mu\text{m}$  para D.

## Referencias

- Cappetta, H. (1987). Chondrichthyes 2. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. Handbook of Paleichthyology, 3B. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag. 193 pp.
- Ginter, M., Hampe, O. & Duffin, C.J. (2010). Chondrichthyes. Paleozoic Elasmobranchii: Teeth. Handbook of Paleichthyology, 3D. München, Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 168 pp.
- Johns, M.J., Barnes, C.R. & Orchard, M.J. (1997). Taxonomy and biostratigraphy of Middle and Upper Triassic ichthyoliths from northeastern British Columbia. *Geological Survey of Canada Bulletin* 502: 1-235.
- López-Gómez, J., Márquez-Aliaga, A., Arche, A. & Goy, A. (1987). Las facies Muschelkalk de Henarejos (Cuenca): sedimentología y fauna del tramo superior. *Cuadernos de Geología Ibérica* 11: 665-676.
- Márquez-Aliaga, A. (1985). Bivalvos del Triásico Medio del Sector Meridional de la Cordillera Ibérica y de los Catalánides. Madrid, Colección Tesis Doctorales. Editorial de la Universidad Complutense de Madrid. 40. 429 pp.
- Márquez-Aliaga, A., Santiesteban, C. & Márquez, L. (1984). Triásico Medio de Bugarra (Valencia, España). *Estudios Geológicos* 40: 365-374.
- Muñoz-Chápuli, R. (1985). Sobre la clasificación tipológica del esqueleto dérmico de escualos (Chondrichthyes). *Miscel·lània zoològica* 9: 396-400.
- Pla, C., Botella, H. & Plasencia, P. (2009). Estudio preliminar de los condriictios del Ladinense (Triásico Medio) de la sección Bugarra (Valencia, España). *Paleolusitana* 1: 387-397.
- Plasencia, P. (2009). Bioestratigrafía y paleobiología de conodontos del Triásico Medio del Sector Oriental de la Península Ibérica. Tesis Doctoral, Facultat de Ciències Biològiques, Universitat de València. 408 pp. (inédito).
- Reif, W-E. (1982). Morphogenesis and function of the squamation in sharks. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 164: 172-184.
- Reif, W-E. (1985). Squamation and Ecology of Sharks. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg. Frankfurt am Main* 78: 1-255.
- Thies, D. & Reif, W-E. (1985). Phylogeny and Evolutionary ecology of Mesozoic Neoselachii. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 16: 333-361.

## PATROCINIO Y MECENAZGO EN PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS: CRUSAFONT, HÜRZELER Y CAN LLOBATERES, DIEZ AÑOS DE UNA COLABORACIÓN INACABADA

Galobart, À.<sup>1</sup>, Acosta, C.A.<sup>2</sup> & Vila, B.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Carrer Escola Industrial, 23, 08201, Sabadell, Barcelona; angel.galobart@icp.cat; bernat.vila@icp.cat

<sup>2</sup> Servei d'Arxius de Ciència (SAC) del Centre d'Història de la Ciència (CEHIC), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona; geo\_acosta@hotmail.com

### Resumen

El archivo científico del paleontólogo catalán Miquel Crusafont i Pairó, depositado en l'Institut Català de Paleontologia en Sabadell, contiene un valioso material documental que permite conocer y comprender el desarrollo de la paleontología de vertebrados y de la paleoantropología de Cataluña y Europa. La clasificación de estos documentos y el interés personal y científico de los autores ha permitido identificar uno de esos casos en que el patrocinio y el mecenazgo impulsan una actividad paleontológica que no siempre produce resultados en consonancia con la inversión, pero que sienta las bases de desarrollos futuros. Se trata del caso del yacimiento de Can Llobateres (Sabadell), su excavación y protección durante los años 60 gracias al apoyo del paleontólogo Jean Hürzeler, la empresa Sandoz y la Wenner Gren Foundation, una historia que ha continuado hasta la actualidad. Este caso sirve de lente de aumento para historias paralelas, generales, particulares y personales.

**Palabras clave:** Can Llobateres, Miquel Crusafont, Johannes Hürzeler, Sandoz, Wenner Gren, paleoantropología

### Abstract

The scientific archive of Miquel Crusafont, Catalan paleontologist, deposited in the Institut Català de Paleontologia in Sabadell, contains a valuable documentary material that allows to know and to understand the development of the paleontology of vertebrates and paleoanthropology of Catalonia and Europe. Such document classification, and the authors' scientific and personnel interest, have allowed to identify one of those cases in which the sponsoring and the patronage drive a paleontological activity that does not always produce results in accordance with the inversion, but sets the basis for future and important developments. It is about the case of the Can Llobateres paleontological site (Sabadell), its scientific and administrative management and protection during 60s, thanks to the support of Jean Hürzeler, the company Sandoz and the Wenner Gren Foundation, a story that has continued until today. This case serves as magnifying glass for parallel, general, particular and personal stories.

**Keywords:** Can Llobateres, Miquel Crusafont, Johannes Hürzeler, Sandoz, Wenner Gren, paleoanthropology

## Introducción

La paleontología es una amplia disciplina científica que incluye muchos grupos taxonómicos y también muchos periodos geológicos, aunque no todos ellos gozan ni del interés del público generalista, ni de la prensa, ni, mucho menos, de recursos económicos para llevar a cabo grandes campañas de trabajo de campo o de investigación. No creemos errar mucho cuando afirmamos que las investigaciones sobre dinosaurios y sobre los humanos y sus ancestros, se encuentran entre las más populares y conocidas entre todas las especialidades de la paleontología. En este artículo se documenta la curiosa historia de patrocinio y mecenazgo impulsado por el Dr. Johannes Hürzeler de Basilea, en apoyo al Dr. Miguel Crusafont en su búsqueda de nuevos restos de “póngidos” en el yacimiento de Can Llobateres.

## Descripción del yacimiento

El yacimiento de Can Llobateres (Mioceno superior, +/- 9.5 m.a., FIG. 1) fue descubierto, según el mismo Crusafont, en el año 1926, cuando éste contaba con 16 años de edad. No incidiremos en este artículo sobre la importancia genérica de este yacimiento en el conjunto del conocimiento de las faunas miocénicas (Alba et al., 2011 y referencia incluidas en él), sino que queremos documentar y evaluar un proceso de búsqueda de fi-



FIG. 1. Vista del yacimiento de Can Llobateres, sector denominado "clásico" por los excavadores al servicio de M. Crusafont y J. Hürzeler (Arxiu Crusafont, Institut Català de Paleontologia).

nanciación, su aplicación en el trabajo de campo y sus resultados, gestión que abarca un periodo de tiempo de aproximadamente 10 años, que coinciden, a “grosso modo”, con la década de los años 60.

Si bien el yacimiento es conocido desde mediados de los años 20, parece que solo con el hallazgo de dos piezas atribuidas a *Hispanopithecus* en 1958 (ver las distintas atribuciones de las mismas piezas en Crusafont, 1958 y Crusafont & Hürzeler, 1961, 1969) se despierta el interés internacional, en concreto el del profesor Hürzeler del Museo de Historia Natural de Basilea. Éste aca-

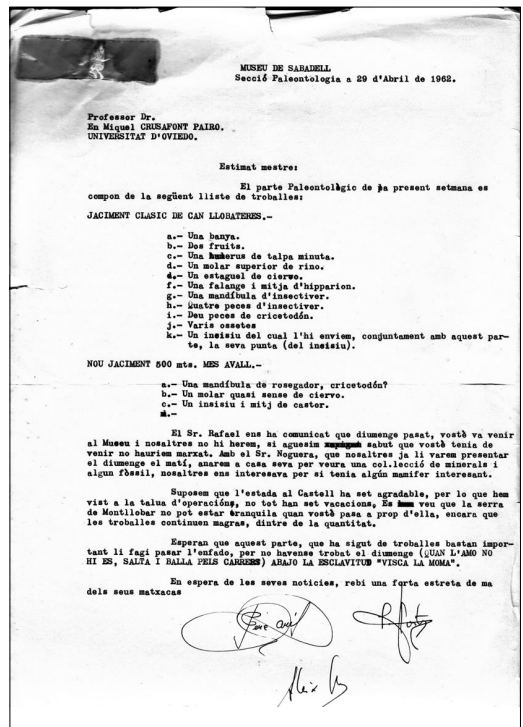


FIG. 2. Parte paleontológico de los hallazgos en el yacimiento clásico de Can Llobateres, enviada por Pere Arís, Aleix Sort y S. Font (trabajadores de la Sección de Paleontología del Museo de Sabadell) a M. Crusafont (Universidad de Oviedo) con nota sobre nuevo yacimiento en los mismo terrenos (29 de abril de 1962). Obsérvese el diente adjunto en la parte superior izquierda. (Arxiu Crusafont, Institut Català de Paleontologia).

bará involucrándose personal y económicamente en los trabajos de excavación de este yacimiento, así como en la compra de Can Llobateres para su estudio y protección científica por parte de la empresa Sandoz.

### **Primeras ayudas y mecenazgo de la Wenner Gren Foundation for Anthropological Research**

Según el mismo Crusafont, los años más productivos para la recolección de fósiles de homínidos en Can Llobateres fueron aquellos en que el yacimiento funcionaba como cantera de arcilla (años 40 y 50 del siglo pasado), debido a que en ella llegaron a trabajar entre 6 y 7 obreros quienes, aunque de forma errática y casual, realizaban hallazgos que reportaban extraoficialmente a Crusafont (por entonces director de la Sección de Paleontología del Museo de Sabadell).

Tales hallazgos, publicados por el paleontólogo sabadellense en el año 1959, le impulsan a solicitar las primeras subvenciones por una cuantía de 15.000 pesetas, primero al Ayuntamiento de Sabadell (que paga dos obreros durante dos meses) y otra a la Caja de Ahorros de Sabadell en los mismos términos. Entre 1960 y 1961 se realiza un trabajo intermitente debido a los escasos recursos económicos con que se contaba, pero abundan los comentarios epistolares con otros científicos europeos sobre diversos hallazgos en este yacimiento. A mediados de 1961, el traslado de Crusafont como catedrático a la Universidad de Oviedo hace que el trabajo de campo quede exclusivamente en manos de sus colaboradores: Pere Arís y Aleix Sort, y más puntualmente Ramon Pastrana y S. Font. Estos le reportan, semanalmente, los partes de descubrimientos fósiles llevados a cabo (FIG. 2), de forma preferente por un trabajador contratado para realizar las excavaciones (Narciso Sánchez).

En 1961 George Gaylord Simpson recomendó a Crusafont ponerse en contacto con la Wenner Gren Foundation for Anthropological Research (con sede en Nueva York). Crusafont preparó un borrador de petición que envió a su director, Dr. Paul Feijos. La solicitud trata de la “ayuda para el trabajo de campo en el yacimiento terciario con póngidos” y la cuantía propuesta es varia-

ble: 8.375 dólares o, en su defecto, 3.000 dólares. Cabe destacar que, anteriormente, el mismo Feijos le había aconsejado solicitar unos 3.500 dólares como máximo.

El mismo Simpson redactó un elogioso informe acompañado de otro del profesor Jean Hürzeler, nombrado *referee*. Según consta en copia de la carta “confidencial” enviada por Hürzeler a la Wenner Gren, sus comentarios al respecto de la sociocidad de Crusafont son positivos e incluso comenta que se debe actuar decididamente para la compra del terreno del yacimiento, en peligro por la expansión urbanística de la ciudad de Sabadell. El envío de esta copia a Crusafont por parte de Hürzeler da pie a pensar que, en este punto de la historia, la relación entre ambos personajes era, como mínimo, de mucha confianza y complicidad.

Finalmente, los comentarios de Simpson y Hürzeler sirvieron para se aprobara la ayuda solicitada por Crusafont, y que se extendiera, para el caso de Can Llobateres, hasta 1969, y hasta 1976 para el estudio de prosimios de las cuencas paleógenas del Pirineo meridional (ayuda iniciada en 1967). Gracias al aporte de la Wenner Gren Foundation se mantuvo al trabajador de confianza de Crusafont, Narciso Sánchez, en el yacimiento desde el año 1961, además de otro trabajador (pagado por Hürzeler).

En torno al terreno del yacimiento, la Wenner Gren propone a Hürzeler y Crusafont su compra, la explotación científica del mismo y la venta una vez agotado su potencial fosilífero. Sin embargo, sería otra entidad, en este caso privada (la empresa suiza Sandoz, con filial en Cataluña), la que sería la protagonista de esta parte de la historia.

### **La compra del terreno de Can Llobateres**

Al mismo tiempo que informa favorablemente a Wenner Gren sobre la beca de Crusafont, Hürzeler empieza sus contactos con la multinacional farmacéutica Sandoz, con sede en Basilea, pero con delegaciones por todo el mundo y, especialmente, con un contacto sabadellense, el Sr. Francesc Tiana Clapés, quien se convierte en protagonista fundamental de la historia, como mediador en la compra del terreno del yacimiento.

A principios de 1962, Hürzeler sondea al director general de Sandoz, Dr. Leeman, no sólo sobre la posibilidad de comprar el terreno sino también de conseguir una ayuda para el trabajo de campo en la búsqueda de fósiles de antropomorfos. Ambos propósitos se verán culminados, el segundo en forma de ayuda económica para las excavaciones, confirmada en febrero del mismo año en la cuantía de 1.000 francos suizos (unas 14.000 pesetas).

En relación a la compra del terreno, las primeras estimaciones de su precio de venta rondaban las 400.000 pesetas (unos 30.000 francos suizos). En concreto, Crusafont solicita un total de un millón de pesetas (unos 80.000 francos suizos), cantidad considerada desorbitada por la empresa Sandoz, incluso en el caso de que hubiera un retorno de parte de la misma. A partir de este momento Crusafont insiste, mediante repetidas cartas, en que Hürzeler consiga como sea esta suma, puesto que de lo contrario no podrían continuar los trabajos de campo en Can Llobateres.

La compra-venta de Can Llobateres continúa una lenta negociación, debido a varios factores de mayor o menor importancia, desde las elevadas demandas del propietario del terreno hasta la residencia del encargado de la masía de Can Llobateres. Con relación al segundo asunto, por intercesión del Sr. Tiana se propuso que el encargado podría continuar viviendo en la misma como vigilante o trabajador e, incluso, que la vivienda fuera ocupada por el obrero de Crusafont. Finalmente, en febrero de 1963 el director de la sede de Sandoz en Basilea, Dr. C. M. Jacottet, anuncia a Hürzeler que la compra del terreno se ha realizado. La cesión al Museo de Sabadell se oficializó en 1964, y fue renovada con contrato en 1973 a nombre del Institut Provincial de Paleontologia (creado en 1969).

### **La aportación económica gestionada por Hürzeler**

Como se ha visto, Hürzeler se involucró personalmente en la búsqueda de financiación para continuar con los trabajos de Can Llobateres. El primer ofrecimiento de financiación hecho por Hürzeler está registrado en una carta del 14 de enero de 1961, en la cual ofrece 14.000 pesetas. A lo largo de ese año Hürzeler propone a

Crusafont buscar una solución para la compra del yacimiento, y también confirma que puede ofrecer 12.000 pesetas.

Durante el verano de 1962 Hürzeler visita Cataluña, examina los restos ya encontrados y le propone a Crusafont un plan de trabajo a 10 años vista, en el que se incluye el alquiler de la casa que tiene Crusafont en Vacarisses para estancias largas de su equipo durante el verano.

Las primeras aportaciones gestionadas directamente por Hürzeler fueron modestas (1.000 f.s. en 1962). Junto a una aportación de otros 2.000 en 1965, Hürzeler le comenta a Crusafont que está en negociaciones con el Fondo Nacional Suizo y espera poder decirle algo a principios de 1966. En concreto, les ha presupuestado un obrero trabajando todo el año y la intervención de un bulldozer durante dos meses al año. En total 10.000 f.s. cada año durante unos 3 años (unas 400.000 pesetas), más otras posibles subvenciones que pretende conseguir en otras instituciones. Mientras tanto, Crusafont incrementa la presión sobre Hürzeler comentando que el yacimiento no aporta nuevos fósiles de antropomorfos y que difícilmente lo hará hasta que no se incorporen el obrero y la máquina.

Los esperados fondos de esta financiación propuesta por Hürzeler llegan a principio de 1966. Primero son 2.500 f.s. (34.500 pesetas) por parte de Hürzeler y, poco después, 6.300 f.s. (87.000 pesetas) procedentes del Fondo Nacional Suizo. A partir de este momento, y durante 3 años, llegan regularmente estas cantidades para poder pagar el obrero y la máquina. Además, Hürzeler envía a algunos de sus estudiantes (B. Engesser, U. Engesser y B. Kaufmann), durante los siguientes veranos (con fondos pagados desde Suiza) para ayudar en el trabajo de campo (FIG. 3).

Esta relación científica se mantiene intacta durante los años 1966, 1967 y 1968, pero a finales de este último año Crusafont comienza a preocuparse por el futuro de los trabajos y presiona aún más a Hürzeler para que consiga nuevos fondos. Hemos de recordar aquí que, hasta el momento, el único rendimiento científico de esta colaboración había sido la nota preliminar publicada por ambos autores (Crusafont & Hürzeler, 1961). Así las cosas, Hürzeler comenta que aportará nuevamente capital, en este caso 2.200 f.s. (35.000 pesetas), un poco menos de lo esperado por Crusafont (45.000 pesetas).

### Deterioro de la relación y final de la colaboración

Hacia 1968, es evidente el cansancio y desazón de Hürzeler en torno a lo que denomina “constante mendicidad”, y así se lo hace saber a Crusafont, a lo cual éste responde que él también debe pedir fondos e, incluso, adelantar pagos que debía hacer Hürzeler. No obstante la incomodidad del suizo, Crusafont añade a sus demandas el interrogante sobre el sueldo del trabajador pagado por Hürzeler (Manolo Ceballos) para el año siguiente.

De otro lado, Crusafont añade que la culpa del encarecimiento de los trabajos no es suya, sino de uno de sus estudiantes suizos (Kaufmann), quien ha sugerido hacer un corte y la consecuente extracción de sedimento sobrante en una parte del yacimiento.

A pesar del evidente deterioro de las relaciones, los preparativos para el traslado de las colecciones de paleontología desde la Sección de Paleontología del Museo de Sabadell al nuevo

Instituto Provincial de Paleontología (fundado por Crusafont), que se inauguraría en 1969, junto a la concesión del grado de Doctor Honoris Causa a Crusafont por la Universidad de Basilea, son eventos que parecen aligerar la tensión que empieza a surgir entre ambos personajes, y que retrasan la inevitable futura confrontación.

Finalmente, 1969 puede considerarse como el año más intenso en el sentido epistolar entre ambos personajes, con un intercambio constante de afrentas, demandas y justificaciones, con el aliciente de que los resultados científicos (si contamos como tales las piezas de “pón-gido” obtenidas) eran realmente muy escasos. Llegados a este punto, no vamos a incidir en el objeto de estos reproches, que son muchos y variados, entre otros la escasa producción científica de Hürzeler, que le demanda constantemente el profesor sabadellense. Se puede considerar que el final de esta relación científica coincidirá con el segundo artículo publicado por ambos, en 1969, sobre los escasos hallazgos de Can Llobateres.



FIG. 3. Miquel Crusafont y estudiantes de J. Hürzeler (B. Engesser, B. Kauffmann, U. Engesser, de la Universidad de Basilea) durante excavaciones en Can Llobateres (1966). (Arxiu Crusafont, Institut Català de Paleontologia)



## Epílogo

La colaboración entre estos dos científicos de personalidad desigual a lo largo de aquellos diez años consiguió involucrar diversas instituciones para patrocinar el trabajo de campo, que se cerró con algunos logros, mucha inversión y pocos resultados científicos.

La Werner Gren Foundation desembolsó alrededor de 10.000 dólares y, finalmente, entre el Fondo Nacional Suizo para la Ciencia y el propio Hürzeler, más de 400.000 pesetas. A cambio de este desembolso, una simple resta entre los fósiles descritos en el primer artículo (Crusafont & Hürzeler, 1961) y el último (Crusafont & Hürzeler, 1969) nos da un precario balance de 31 fósiles de interés paleoantropológico (la mayoría dientes aislados). No obstante, no podemos olvidar que el auténtico balance positivo de esta empresa científica lo constituye la ingente cantidad de fósiles de otros grupos de vertebrados recuperados en este yacimiento, auténtico referente en la paleontología mundial. Este dato no deja de ser curioso, dado que la especialidad de Crusafont era precisamente la paleontología de vertebrados y no la paleoantropología, aunque era consciente de su trascendencia, especialmente en torno a la hominización, un asunto de vital importancia en su visión finalista del proceso evolutivo.

Finalmente, se puede decir que buena parte de la herencia de la empresa científica de Crusafont, Hürzeler, Wener Gren y Sandoz fue extemporánea, plasmada en el hallazgo en este yacimiento, por parte de paleontólogos del ICP encabezados por Salvador Moyà-Solà, de los restos de un hominoideo europeo primitivo de la especie *Hispanopithecus laietanus*, denominado "Jordi", que forma parte del linaje del famoso *Pierolapithecus catalaunicus* (el conocido Pau), también descubierto por el equipo de Moyà-Solà.

## Referencias

- Alba, D., Casanovas-Villar, I., Robles, J.M., Marmi, J. & Moyà-Solà, S. (2011). New paleontological excavations at the Late Miocene site of Can Llobateres 1 (Vallès-Penedès Basin, Iberian Peninsula): preliminary results of the 2010 campaign. En *Viajando a Mundos Pretéritos* (eds. A. Pérez-García, F. Gascó, J. Gasulla, & F. Escaso.), pp. 35-44. Morella: Ayuntamiento de Morella.
- Crusafont, M. (1958). Nuevo hallazgo del póngido vallesiense *Hispanopithecus*. *Boletín Informativo Actividades Europeas en Paleontología de Vertebrados* 1: 13-14.
- Crusafont, M. & Hürzeler, J. (1961). Les pongides fossiles d'Espagne. *Comptes Rendues des Seances Academie Science Paris* 252: 1-3.
- Crusafont, M. & Hürzeler, J. (1969). Catálogo comentado de los Póngidos fósiles de España. *Acta Geológica Hispánica* 4(2): 44-48.

## DIEZ AÑOS DE INTERVENCIONES GEOLÓGICAS Y PALEONTOLÓGICAS EN LOS YACIMIENTOS MAASTRICHTIENSES DEL PIRINEO CATALÁN

Galobart, À.<sup>1</sup>, Oms, O.<sup>2</sup>, Gaete, R.<sup>3</sup>, Vila, B.<sup>1</sup>, Marmi, J.<sup>1</sup>, Riera, V.<sup>2</sup> & Sellés, A.G.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), C/ Escola Industrial, 23. 08201 Sabadell, Barcelona; angel.galobart@icp.cat, berna.vila@icp.cat, josep.marmi@icp.cat, albert.garcia@icp.cat

<sup>2</sup> Àrea d'Estratigrafia, Departament de Geologia, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona; Joseporiol.oms@uab.cat, violetalejal.riera@uab.cat

<sup>3</sup> Museu de la Conca Dellà, C. Museu 4, 25650 Isona, Lleida; museucd@parc-cretaci.com

### Resumen

Durante el presente 2011 se cumplen 10 años de la presentación del primer proyecto de investigación paleontológica y geológica de los afloramientos cretácicos del Pirineo catalán. Dos proyectos quinquenales (2002-2006 y 2007-2011), presentados en el Servei d'Arqueologia i Paleontologia de la Direcció General del Patrimoni Cultural de la Generalitat de Catalunya, han servido de marco legal para la solicitud de permisos y subvenciones para las actividades de campo. Los primeros resultados científicos, así como el potencial paleontológico y geológico de las cuencas catalanas, han permitido al equipo de trabajo obtener dos proyectos del Ministerio de Ciencia e Innovación. Como resumen de los resultados obtenidos, se han publicado 15 trabajos en revistas incluidas en SCI, se han descubierto decenas de nuevos yacimientos y se ha sentado la base para la divulgación de estos conocimientos en una red de centros de interpretación denominada "Terra de Dinosaurios".

**Palabras clave:** Formación Tremp, Cretácico Superior, Maastrichtiense, dinosaurios, Pirineos

### Abstract

This 2011 marks the 10 anniversary from the presentation of the first project of paleontological and geological research on the Cretaceous outcrops of the Catalan Pyrenees. Two five-year projects (2002-2006 and 2007-2011), presented at the Servei d'Arqueologia i Paleontologia of the Direcció General de Patrimoni Cultural of the Generalitat de Catalunya, have been the legal framework to apply for permits and grants to perform the paleontological and geological fieldwork. The first scientific results, and the paleontological and geological potential of the catalonian basins, have enabled to the team get two research projects from the Ministerio de Ciencia e Innovación. To summarize, during these years 15 papers have been published in SCI journals, dozens of new paleontological sites have been discovered and all the scientific information has been the basis for the dissemination of the knowledge in a network of museums called "Terra de Dinosaurios".

**Keywords:** Tremp Formation, Upper Cretaceous, Maastrichtian, dinosaurs, Pyrenees

## Introducción

Clásicamente los materiales continentales y de transición de las formaciones Tremp y Areniscas de Aren en la cuenca de Tremp han librado una importante cantidad de fósiles de vertebrados. Sin embargo, este registro fósil del Cretácico superior se extiende en Cataluña a otras áreas pirenaicas, concretamente en las comarcas de La Noguera, Pallars Jussà, Alt Urgell y El Berguedà. En el año 2002 se presentó en el Servei d'Arqueologia de la Direcció General de Patrimoni Cultural de la Generalitat de Catalunya un proyecto de investigación sobre la geología y paleontología del tránsito Cretácico-Terciario de los afloramientos de la vertiente sur de los Pirineos. En ese momento, el Institut de Paleontologia "Miquel Crusafont" de Sabadell retomaba el estudio de los yacimientos con dinosaurios del Pre-Pirineo catalán, 20 años después de que lo hicieran los doctores J. V. Santafé y M<sup>a</sup>. L. Casanovas.

Los motivos que impulsaron la redacción y presentación del proyecto son variados, pero todos centrados en el eje común de la conservación y estudio del patrimonio paleontológico del Cretácico superior de Cataluña. A finales de la década de 1990, se produjo un cúmulo de situaciones que impulsaron a alguno de los firmantes de este artículo a crear un marco administrativo y organizativo que permitiera llevar a cabo un estudio científico riguroso, una conservación del patrimonio natural efectiva y una divulgación que sirviera de motor socio-económico para las localidades con mayor incidencia de yacimientos paleontológicos. Las situaciones que mueven esta actuación pueden sintetizarse en tres puntos: las minas a cielo abierto de Fumanya (Berguedà, Barcelona) pasan a ser de titularidad pública y existe un interés por valorizar los yacimientos de icnitas que conservan; Coll de Nargó (Alt Urgell, Lleida) se percibe como un punto de interés en relación al estudio de la reproducción de los dinosaurios y, finalmente, una campaña programada de prospecciones, que tuvo lugar en los años 2001, 2002 y 2003 en los municipios de Isona y Conca Dellà, Abella de la Conca, Gavet de la Conca y Tremp (Pallars Jussà, Lleida), permitió visualizar el rico potencial de nuevos yacimientos con restos de vertebrados y vegetales.

Los objetivos iniciales fijados fueron la prospección detallada de los afloramientos de la formación Tremp de cuatro comarcas del Pre-Pirineo (Berguedà en la provincia de Barcelona; Alt Urgell, Pallars Jussà y la Noguera en la provincia de Lleida) para va-

lorar las posibilidades de trabajo de cada zona, así como el inicio de trabajos de excavación en aquellos nuevos yacimientos descubiertos en el año 2001, como por ejemplo Basturs Poble (FIG. 1), y el estudio en detalle de los aspectos paleontológicos, geológicos y de conservación de los yacimientos con icnitas de dinosaurio de Fumanya.

Desde entonces se han realizado cerca de cincuenta intervenciones paleontológicas que engloban trabajos de prospección y catalogación de nuevos yacimientos, cartografías, muestreos y excavaciones en varias localidades fosilíferas. El estudio de todos estos restos fósiles ha contribuido de una manera muy significativa a la ampliación del conocimiento de las faunas del Cretácico superior del sur de Europa en general y del Pirineo en particular. El ámbito de conocimiento ha sido muy amplio abarcando múltiples aspectos del conocimiento como son la icnología, la oología, la paleobotánica, la paleontología sistemática de vertebrados e invertebrados, la sedimentología, la conservación de yacimientos, etc.

## Primeras campañas y colaboraciones

En estos primeros años se sucedieron las campañas de excavación en los yacimientos del Pallars Jussà, donde se descubrieron y excavaron las siguientes localidades: Basturs Poble, Serrat del Corb, Els Pous,



FIG. 1. Vista del yacimiento de Basturs Poble en el año 2004 (fotografía Àngel Galobart).

Molí del Baró, Serrat del Rostiar, Cabana de Gori y Lo Bas. Cabe destacar que el yacimiento de Basturs Poble ha sido excavado consecutivamente desde el año 2001 hasta la actualidad y ha proporcionado más de 900 restos fósiles de vertebrados. Todo el material procedente de estos yacimientos se ha depositado en el Museu de la Conca Dellà en Isona.

En las comarcas de la Noguera y de l'Alt Urgell se llevaron a cabo diversas campañas de prospección durante los años 2003, 2004 y 2005. Como resultado de estas actividades se realizó la primera excavación programada en el yacimiento con huevos de dinosaurio de Pinyes, dentro del término municipal de Coll de Nargó. En esta localidad cabe destacar los esfuerzos realizados por un grupo de entusiastas (Amics dels Dinosauris de l'Alt Urgell, ADAU) quienes, juntamente con la sección de Geopaleontología del Institut d'Estudis Ilerdencs (IEI), encabezada por Antoni Lacasa, llevaron a cabo la ingente cantidad de trabajo que implican las prospecciones paleontológicas.

En el Sinclinal de Vallcebre también se realizaron trabajos de prospección en busca de nuevos

yacimientos de huellas, huesos y huevos, aunque el trabajo principal se centró en los afloramientos con icnitas de dinosaurios de Fumanya Sud, Pedra Ronyosa, Mina Esquirol, Fumanya Nord o Mina Tumí (FIG. 2). En este caso, los trabajos fueron multidisciplinarios y comprendieron el estudio de las icnitas (incluyendo estudios de conservación y valoración de su estado), la estratigrafía y sedimentología de la cuenca y los análisis paleomagnéticos. El contacto con las administraciones de la zona y, en concreto, con el Consorci Ruta Minera y el Museu de les Mines de Cercs, impulsó la elaboración de un proyecto Interreg IIIA, junto al Musée des Dinosaures de Esperaza (Francia), con el triple objetivo del estudio científico, la conservación patrimonial y la divulgación de los resultados. En ese momento ya se dan los primeros contactos entre Fumanya e Isona con el objetivo de coordinar la divulgación de la paleontología de dinosaurios en el Pirineo catalán.

### El congreso de Icnitas de Fumanya y primer resultado SCI

En 2005 se produjeron dos hechos que influirían en la continuidad del proyecto científico en los años posteriores. Por un lado, se publicó el primer artículo científico por parte de miembros del equipo de investigación, centrado en un sector del yacimiento de Mina Esquirol con rastros "manus only" (Vila et al., 2005). Simultáneamente, se organizó en los alrededores de Fumanya un congreso internacional sobre icnitas que reunió a los principales investigadores en este tema. Desde entonces, los yacimientos de Fumanya vuelven a tener proyección internacional, más aún por su inclusión en la candidatura a Patrimonio de la Humanidad de los yacimientos ibéricos con icnitas de dinosaurio.

A partir de este momento los resultados científicos no se hacen esperar, y la gran cantidad de datos disponibles por el equipo de investigación son el acicate para presentar un segundo proyecto de investigación a la Direcció General de Patrimoni Cultural de la Generalitat de Catalunya.

### Proyectos I+D+I del Ministerio de Ciencia

El Pirineo catalán se vislumbra como una de las principales zonas de Europa para el estudio de los ambientes y las sucesiones faunísticas del Cretácico superior. Éste sería uno de los objeti-

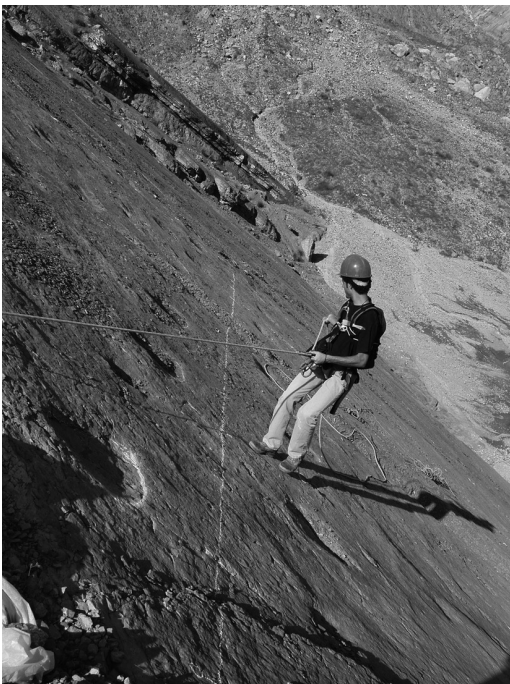


FIG. 2. Estudio de las icnitas en uno de los afloramientos de Fumanya, Mina Tumí (fotografía Enric Badia).

vos de los proyectos que concedió, consecutivamente, el Ministerio, dentro de su plan nacional I+D+I, en sus convocatorias de los años 2005 y 2008. A partir de ese momento se sucedieron diversos artículos sobre sistemática de dinosaurios (Prieto-Márquez et al., 2006), estratigrafía (Oms et al., 2007) o sucesiones faunísticas del Cretácico terminal (Riera et al., 2009).

El uso del LiDAR como método de estudio científico y de preservación de yacimientos se refleja en dos nuevos trabajos sobre el yacimiento de icnitas de Fumanya (Bates et al., 2008a, b). El sinclinal de Vallcebre no sólo aporta nuevos datos sobre la icnología, sino que ha sido fuente de información inédita sobre faunas de vertebrados: inferencias sobre la paleoecología de quelonios extintos (Marmi et al., 2009) y documentación de unos de los restos más antiguos de agujones caudales de Myliobatiformes (Marmi et al., 2010a). También se han realizado estudios sobre flora fósil, incluyendo la reconstrucción de una de las palmeras más antiguas conocidas (Marmi et al., 2010b) y el uso de restos de plantas como indicadores de paleocorrientes mareales (Riera et al., 2010).

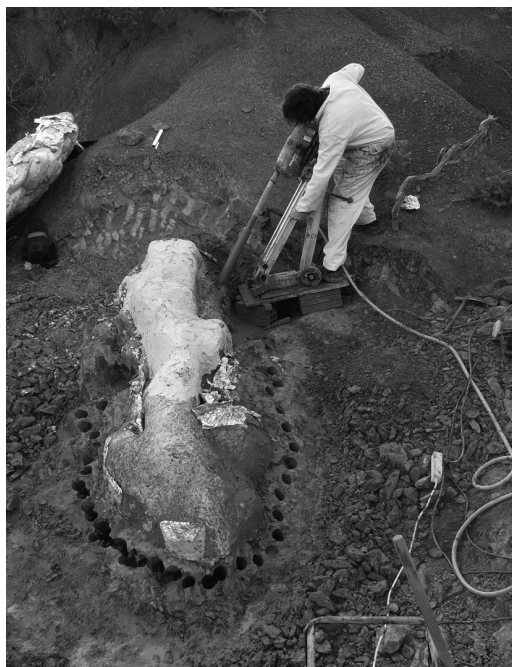


FIG. 3. Proceso de extracción de la mayor puesta de huevos de dinosaurio descrita en los afloramientos de Coll de Nargó (Fotografía Albert G. Sellés).

Tras años de prospección y excavación, Coll de Nargó, con su excepcional riqueza y preservación de huevos, puestas y nidos de dinosaurio (FIG. 3), contribuyó al conocimiento científico de la tafonomía de los megaoolítidos, de la paleobiología y aspectos reproductivos de los sauropodos, y de la cronoestratigrafía de las ovoespecies del sur de Europa (Jackson et al., 2008; Vila et al., 2010a, b, c, 2011).

## Conclusión

Diez años de trabajos sobre los yacimientos de dinosaurios del Maastrichtiense se han concretado, hasta el momento, en la publicación de 15 artículos en revistas incluidas en SCI, la realización de dos tesis doctorales (V. R. y B. V.), el aumento de las colecciones de fósiles de vertebrados y plantas del Cretácico final y la aplicación de nuevas tecnologías para la conservación de los yacimientos. No obstante, tal vez el resultado más importante ha sido la obtención de un marco de alta resolución cronoestratigráfica que combina la geología y la paleontología y que permite situar con gran precisión los yacimientos con dinosaurios de la vertiente sur de los Pirineos, a lo largo de los últimos cinco millones de años del Cretácico.

Finalmente, hay que destacar los esfuerzos que se están llevando a cabo para coordinar la divulgación de estos resultados en una red de museos y centros de interpretación, "Terra de Dinosaurios", implantada en el territorio.

## Agradecimientos

Estos resultados son el producto del esfuerzo de aficionados, estudiantes y profesionales de la geología y la paleontología que durante estos 10 años han participado activamente en los trabajos de campo y laboratorio.

Los trabajos de excavación, restauración y estudio científico han sido financiados por los siguientes organismos: Departament de Cultura de la Generalitat de Catalunya, Programa EXCAVA de la Departament d'Universitats, Recerca i Societat de la Informació de la Generalitat de Catalunya (AGAUR), Programa ACOM (2003, 2004, 2006, 2008) de la Agència de Gestió d'Ajuts Universitaris i de Recerca (Generalitat de Catalunya), Proyectos del Ministerio de Educación y Cien-

cia (CGL2005-07878-C02-02/BTE) y del Ministerio de Ciencia e Innovación (CGL2008-06533-C03-01/BTE). V.R. ha sido becaria predoctoral FI de la Generalitat de Catalunya, J.M. ha sido financiado por el programa Juan de la Cierva (Ref JCI-2007- 187-1593) y A.G.S. es beneficiario de una beca FI de la Generalitat de Catalunya.

## Referencias

- Bates, K. T., Rarity, F., Manning, P. L., Hodgetts, D., Vila, B., Oms, O., Galobart, À. & Gawthorpe, R. L. (2008a). High-resolution LiDAR and photogrammetric survey of the Fumanya dinosaur tracksites (Catalonia): implications for the conservation and interpretation of geological heritage sites. *Journal of the Geological Society of London* 165: 115-127.
- Bates, K. T., Manning, P. L., Vila, B. & Hodgetts, D. (2008b). Three-dimensional modelling and analysis of dinosaur trackways. *Palaeontology* 51(4): 999-1010.
- Jackson, F., Varrichio, J., Jackson, R., Vila, B. & Chiappe, L. (2008). Comparison of water vapor conductance on a titanosaur egg from Argentina with a *Megaloolithus siruguei* from Spain. *Palaeobiology* 34: 229-246.
- Marmi, J., Vila, B. & Galobart, À. (2009). *Solemys* (Chelonii, Solemydidae) remains from the Maastrichtian of Pyrenees: evidence for a semi-aquatic lifestyle. *Cretaceous Research* 30: 1307-1312.
- Marmi, J., Vila, B., Oms, O., Galobart, À. & Cappetta, H. (2010a). Oldest records of stingray spines (Chondrichthyes, Myliobatiformes). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 970-974.
- Marmi, J., Gomez, B., Martín-Closas, C. & Villalba-Breva, S. (2010b). A reconstruction of the fossil palm *Sabalites longirhachis* (Unger) J. Kvaček et Herman from the Maastrichtian of Pyrenees. *Review of Palaeobotany and Palynology* 163: 73-83.
- Oms, O., Dinarès-Turell, J., Vicens, E., Estrada, R., Vila, B., Galobart, À. & Bravo, A.M. (2007). Integrated stratigraphy from the Vallcebre basin (southeastern Pyrenees, Spain): new insights on the continental Cretaceous-Tertiary transition in southwest Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 255: 35-47.
- Prieto-Márquez, A., Gaete, R., Rivas, G., Galobart, À. & Boada, M. (2006). Hadrosauroid dinosaurs from the Late Cretaceous of Spain: *Pararhabdodon isonensis* revisited and *Koutalisaurus kohlerorum*, gen. et sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26(4): 929-943.
- Riera, V., Oms, O., Gaete, R. & Galobart, À. (2009). The end-Cretaceous dinosaur succession in Europe: the Tremp basin record (Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 283: 160-171.
- Riera, V., Marmi, J., Oms, O. & Gomez, B. (2010). Orientated plant fragments revealing tidal palaeocurrents in the Fumanya mudflat (Maastrichtian, southern Pyrenees): Insights in palaeogeographic reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 288: 82-92.
- Vila, B., Oms, O. & Galobart, À. (2005). Manus-only titanosaurid trackway from Fumanya (Maastrichtian, Pyrenees): further evidence for an underprint origin. *Lethaia* 38: 211-218.
- Vila, B., Jackson, F.D., Fortuny, J., Sellés, A.G. & Galobart, À. (2010a). 3-D modelling of megaloolithid clutches: insights about nest construction and dinosaur behaviour. *PLoS ONE* 5(5), e10362. doi:10.1371/journal.pone.0010362.
- Vila, B., Galobart, À., Oms, O., Poza, B. & Bravo, A.M. (2010b). Assessing the nesting strategies of Late Cretaceous titanosaurs: 3-D clutch geometry from a new Megaloolithid egg site. *Lethaia* 43: 197-208.
- Vila, B., Jackson, F. & Galobart, À. (2010c). First data on dinosaur eggs and clutches from Pinyes locality (Upper Cretaceous, Southern Pyrenees). *Ameghiniana* 47(1): 79-87.
- Vila, B., Riera, V., Bravo, A.M., Oms, O., Vicens, E., Estrada, R. & Galobart, À. (2011). The chronology of dinosaur oospecies in south-western Europe: Refinements from the Maastrichtian succession of the eastern Pyrenees. *Cretaceous Research* 32: 378-386.



# PRIMEROS DATOS ISOTÓPICOS DEL MAMUT LANUDO (*MAMMUTHUS PRIMIGENIUS*) DE LA TURBERA DEL PADUL (SUR DE LA PENÍNSULA IBÉRICA)

García-Alix, A.<sup>1</sup>, Delgado-Huertas, A.<sup>1</sup> & Martín Suárez, E.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra (IACT-CSIC-UGR), Universidad de Granada-Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Avda. de las Palmeras, 4, 18100 Granada, Spain; agalix@ugr.es

<sup>2</sup> Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Universidad de Granada, 18071 Granada, Spain

## Resumen

En este trabajo se aporta información paleoclimática y paleohidrológica inferida a partir de los datos isotópicos obtenidos de los restos de *Mammuthus primigenius* (mamut lanudo) más meridionales de Europa. Estos restos, con una edad entre 40 y 30 ka BP, fueron encontrados en los sedimentos pleistocenos de la turbera de El Padul (Sur de la Península Ibérica). Los valores de la composición isotópica del agua meteórica ( $\delta\text{O}^{18}_{\text{w}}$  entre -6,2‰ y -6,7‰ vs. V-SMOW) deducidos a partir de la composición isotópica del oxígeno en el fosfato del esmalte dentario ( $\delta\text{O}^{18}_{\text{p}}$  entre 17,0‰ y 17,3‰ vs. V-SMOW), son los menos negativos de todos los valores europeos de  $\delta\text{O}^{18}_{\text{w}}$  obtenidos a partir de restos de *M. primigenius* durante el final de la última glaciación. Las temperaturas deducidas a partir de estos valores son más moderadas en el sur de la península que en el centro y norte de Europa durante el final de la última glaciación.

**Palabras clave:** isótopos de oxígeno, Pleistoceno, mamut lanudo, Cuenca de Granada, Turbera de El Padul

## Abstract

In this paper we present the preliminary results of stable isotope analyses carried out in the southernmost remains of *Mammuthus primigenius* (woolly mammoth) from Europe. These specimens, dated around 40-30 ka BP, were found in Pleistocene sediments from 'El Padul' peat-bog (southern Iberian Peninsula). The values of the isotopic composition of the past meteoric waters ( $\delta\text{O}^{18}_{\text{w}}$  ranging from -6.2‰ to -6.7‰ vs. V-SMOW), deduced from the oxygen isotopic composition of teeth enamel ( $\delta\text{O}^{18}_{\text{p}}$  ranging from 17.0‰ to 17.3‰ vs. V-SMOW), are the less negative values of  $\delta\text{O}^{18}_{\text{w}}$  estimated from woolly mammoth remains in Europe during the end of the last glaciation. The temperatures deduced from these values are more moderate in southern Iberia than in central and northern Europe during the end of the last glaciation.

**Keywords:** oxygen Isotopes, Pleistocene, woolly mammoth, Granada Basin, 'El Padul' peat-bog



## Introducción

*Mamuthus primigenius* apareció en Europa hace unos 200 cal ka BP, estando condicionada su distribución a condiciones climáticas frías y áridas (Guthrie, 1982). Su aparición en el sur de la Península Ibérica entre 40 y 30 cal ka BP coincide con momentos de gran expansión glacial como son los Heinrich Stadials 4, 3 y otros momentos fríos del MIS3 (Álvarez Lao & García, 2010), en los cuales el frente polar se instaló en el norte de la Península Ibérica (Eynaud et al., 2009).

*Mammuthus primigenius* es una especie idónea para la realización de interpretaciones paleoambientales a partir de análisis de isótopos estables, ya que debido a su gran tamaño necesitaba ingerir ingentes cantidades de agua y restos vegetales, cuya señal isotópica, que depende principalmente de las condiciones ambientales, es registrada en los diferentes tejidos del organismo (Longinelli, 1984; Luz & Kolodny, 1985; entre otros).

## Métodos

Se han analizado tres muestras de la última lámina de un m2 de una mandíbula depositada en el Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Granada. Dicha mandíbula fue datada en  $30,606 \pm 0,673$  cal ka BP (Álvarez Lao et al., 2009). Se han tomado tres muestras de 1,5 cm en el sentido de crecimiento del esmalte, a su vez separadas entre sí 1,5 cm. Las muestras fueron limpiadas físicamente y, a posteriori, se realizó una limpieza más exhaustiva mediante un tratamiento con ultrasonidos.

Las muestras de esmalte fueron pretratadas con  $H_2O_2$  al 2% para eliminar posibles restos de materia orgánica. El oxígeno del fosfato del esmalte fue precipitado en forma de  $Ag_3PO_4$ , a través del método modificado de Dettmann et al. (2001), y posteriormente liberado en forma de CO por medio de pirólisis (TC/EA) (Vennemann et al., 2002). Las muestras fueron medidas en un espectrómetro de masas XL Thermo Finnigan, con una unidad de pirólisis (TC/EA) acoplada. Las medidas fueron realizadas por triplicado, y los resultados están expresados en  $\delta$  notación, usando el estándar V-SMOW para el oxígeno.

## Resultados y Discusión

Los valores de la composición isotópica del oxígeno del fosfato ( $\delta O^{18}_p$ ) obtenidos son, desde la parte inferior del diente a la superior: 17,0‰, 17,5‰ y 17,3‰ (V-SMOW). Aplicando la ecuación de Ayliffe et al. (1992), que relaciona los valores del agua meteórica ingerida con los valores del  $\delta O^{18}_p$  del hidroxiapatito en los tejidos esqueléticos de los proboscídeos, obtenemos unos valores para la composición isotópica del oxígeno en el agua meteórica ( $\delta O^{18}_w$ ) de -6,7‰, -6,2‰ y -6,4‰ (V-SMOW).

Hay que tener mucha precaución a la hora de hacer interpretaciones de temperaturas pasadas a partir de con datos isotópicos de aguas meteóricas actuales, ya que la composición isotópica del agua oceánica, que es el origen de las masas nubosas que provocan las precipitaciones, ha cambiado a lo largo del tiempo, siendo más positiva en épocas glaciales que en las interglaciares (Dansgaard & Tauber, 1969). Esta diferencia en la composición isotópica del agua oceánica entre hace unos 31-30 cal Ka BP (al final del Heinrich Stadial 3) y hoy en día está en torno a +1‰, (Lea et al., 2002; Schrag, et al., 2002; Elderfield et al., 2010; entre otros). Teniendo este dato en cuenta, y aplicando la ecuación de Matson & Fox (2010), que relaciona la composición isotópica del oxígeno en el agua de precipitación y los valores de temperatura media anual en la Península Ibérica, se obtiene una temperatura media anual de unos 9,9 °C para en intervalo de tiempo estudiado.

Si comparamos estos valores con los de las aguas meteóricas deducidos a partir de restos de mamuts lanudos encontrados en zonas del centro y norte de Europa durante el final de la última glaciación, entre 50 y 20 ka BP, se observa, como era de esperar, que los valores obtenidos en los mamuts del sur de la Península Ibérica (con un valor medio de -6,4‰ vs. V-SMOW) son considerablemente menos negativos. Así, podemos encontrar valores que oscilan entre -15,3‰ (V-SMOW) en altas latitudes, como Finlandia, y -9‰ (V-SMOW) en zonas de Europa central, como Alemania (Arppe & Karhu, 2010). Estas diferencias en el valor del  $\delta O^{18}_w$ , fuertemente influenciadas por el efecto "latitud" y por las consecuentes variaciones de temperatura, ponen de manifiesto que al final de la última glaciación las temperaturas que existían en el centro y Norte de Europa oscilaban entre -6 y +6,5 °C, (Arppe & Karhu, 2010), mientras que los resultados obtenidos en este trabajo para el sur de la Península Ibérica indican temperaturas medias anuales de unos 9,9 °C.

## Conclusiones

Se ha analizado la composición isotópica del fosfato ( $\delta O_{p}^{18}$ ) del esmalte de un m2 de *M. primigenius* de la Turbera del Padul, donde han aparecido los especímenes de mamuts lanudos más meridionales de Europa. Con estos datos se han logrado reconstruir los valores medios anuales del  $\delta O_{w}^{18}$  del agua meteórica que ingirió el individuo estudiado. Estos valores son los menos negativos de Europa para el final de la última glaciación, entre 50 y 20 cal ka BP. Los valores de temperaturas obtenidos nos indican unas temperaturas más moderadas que en el norte y centro de Europa entre 31 y 30 cal ka BP.

## Agradecimientos

Este trabajo se ha llevado a cabo gracias a la financiación obtenida de los proyectos CGL2007-65572-C02-01/BTE, CGL2010-21257-C02-01 y “Consolider Ingenio 2010” (CSD 2006-00041) del Ministerio de Ciencia e Innovación, y de los grupos de investigación de la Junta de Andalucía RNM0190 y RMN0309. A.G.-A. disfruta de un contrato Juan de la Cierva del Ministerio de Ciencia e Innovación.

## Referencias

- Alvarez Lao, D. & García, N. (2010). Chronological distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quaternary International* 212: 120-128.
- Álvarez-Lao, D., Kahlke, R.D., García, N., & Mol, D. (2009). The Padul mammoth finds — On the southernmost record of *Mammuthus primigenius* in Europe and its southern spread during the Late Pleistocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 278: 57-70.
- Arppe, L. M. & Karhu, J.A. (2010). Oxygen isotope values of precipitation and the thermal climate in Europe during the middle to late Weichselian ice age. *Quaternary Science Reviews* 29: 1263-1275.
- Ayliffe, L.K., Lister, A.M., & Chivas, A.R. (1992). The preservation of glacial-interglacial climatic signatures in the oxygen isotopes of elephant skeletal phosphate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 99: 179-191.
- Dansgaard W. & Tauber, H. (1969). Glacier Oxygen-18 Content and Pleistocene Ocean Temperatures. *Science* 166: 499-502.
- Dettmann, I., Kohn, M., Quade, J., Reyerson, F.J., Ojah, T.P., & Hamidullah, S. (2001). Seasonal stable isotope evidence for a strong Asian monsoon throughout the past 10.7 Ma. *Geology* 29: 31-34.
- Elderfield, H., Greaves, M., Barker, S., Hall, I.R., Tripathi, A., Ferretti, P., Crowhurst, S., Booth, L., & Daunt, C. (2010). A record of bottom water temperature and seawater  $d_{18}O$  for the Southern Ocean over the past 440 kyr based on Mg/Ca of benthic foraminiferal *Uvigerina* spp. *Quaternary Science Reviews* 29: 160-169.
- Eynaud, F., Abreu, L., Voelker, A., Schönfeld, J., Salgueiro, E., Turon, J.-L., Naughton, F., Sánchez Gofí, M.F., Malaizé, B. & Cacho, I. (2009). Position of the Polar Front along the western Iberian margin during key cold episodes of the last 45 ka. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 10: doi:10.1029/2009GC002398.
- Guthrie, R.D. (1982). Mammals of the mammoth steppe as paleoenvironmental indicators. In *Paleoecology of Beringia* (eds. D.M. Hopkins, J.V. Matthews Jr., C.E. Schweger, S.B. Young), pp. 307-326. New York: Academic Press.
- Lea, D.W., Martin, P.A., Pak, D.K. & Spero, H.J. (2002). Reconstructing a 350 ky history of sea level using planktonic Mg/Ca and oxygen isotope records from a Cocos Ridge core. *Quaternary Science Reviews* 21: 283-293.
- Longinelli, A. (1984). Oxygen isotopes in mammal bone phosphate: A new tool for paleohydrological and paleoclimatological research?. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48: 385-390.
- Luz, B. & Kolodny, Y. (1985). Oxygen isotope variations in phosphate of biogenic apatites, IV. Mammal teeth and bones. *Earth and Planetary Science Letters* 75: 29-36.
- Matson, S.D. & Fox, D.L. (2010). Stable isotopic evidence for terrestrial latitudinal climate gradients in the Late Miocene of the Iberian Peninsula. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 287: 28-44.
- Schrag, D.P., Adkins, J.F., McIntyre, K., Alexander, J.L., Hodell, D.A., Charles, C.D. & McManus, J.F. (2002). The oxygen isotopic composition of seawater during the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews* 21: 331-342.
- Vennemann, T.W., Fricke, H.C., Blake, R.E., O'Neil, J.R. & Colman, A. (2002). Oxygen isotope analysis of phosphates: a comparison of techniques for analysis of  $Ag_3PO_4$ . *Chemical Geology* 185: 321-336.



## **EVOLUCIÓN PALEOAMBIENTAL DEL MARGEN SUR DE LA CUENCA DE COPE (MURCIA) DURANTE EL PLIOCENO INFERIOR**

García-Ramos, D.A.<sup>1</sup> & Corbí, H.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Camino Marín Sutullena nº16, 30800, Lorca, Murcia; Lacazella@msn.com

<sup>2</sup>Departamento de Ciencias de la Tierra y del Medio Ambiente, Universidad de Alicante, 99-03080 Alicante; hugo.corbi@ua.es

### **Resumen**

La sección de Cope-1, en las Béticas Orientales (provincia de Murcia), registra sedimentos marinos someros de edad Plioceno inferior. Una aproximación preliminar al estudio del contenido macro- y micropaleontológico, en conjunción con el análisis cualitativo de rasgos tafonómicos y sedimentológicos, ha permitido plantear una hipótesis interpretativa de la evolución paleoambiental del margen sur de la Cuenca de Cope, durante el Plioceno inferior.

**Palabras clave:** evolución paleoambiental, Plioceno inferior, Cuenca de Cope, Sureste español

### **Abstract**

The Cope-1 section, located at the Eastern Betic Cordilleras (province of Murcia), records shallow marine deposits of early Pliocene age. A preliminary approach based on the study of macro- and micropaleontological record, together with a qualitative analysis of taphonomic and sedimentologic features, has allowed to propose an interpretative hypothesis concerning the paleoenvironmental evolution of the southern margin of the Cope Basin, during the early Pliocene.

**Keywords:** paleoenvironmental evolution, early Pliocene, Cope Basin, South-eastern Spain

## Introducción

Los únicos estudios sintéticos del Plioceno marino que aflora en el entorno de la localidad murciana de Águilas se deben a Montenat et al. (1978) y a Brébion et al. (1978). El presente estudio pretende contribuir al conocimiento de la evolución paleoambiental, durante el Plioceno inferior, de la Cuenca de Cope, basándonos en datos obtenidos del perfil denominado Cope-1, situado en el margen sur de dicha cuenca.

## Contexto geológico y estratigráfico

La Cuenca de Cope constituye una de las cinco pequeñas cuencas que conforman el Dominio Interno del denominado Arco de Águilas (Bardají et al., 1999), una megaestructura de indentación tectónica perteneciente a las Zonas Internas de la Cordillera Bética (Coppier et al., 1989) (FIG.1). La Cuenca de Cope consiste en una pequeña depresión abierta por el este al Mar Mediterráneo, cuya apertura, posiblemente durante el Mioceno superior, se vio controlada principalmente por la actividad de dos familias de fallas

de direcciones N60°E y N120°E (Bardají et al., 1990). Desde el punto de vista estratigráfico, los materiales neógenos del margen sur de la cuenca consisten en una unidad transgresiva de margas limo-arenosas con *Amusium*, que muestra una tendencia somerizante hacia techo, culminando la serie con una unidad de calcarenitas y areniscas cementadas constituida por estratos de geometría sigmoidal, relacionados según un dispositivo de solapamiento retractivo (*offlap*), que prograda hacia el NE. De acuerdo con Montenat et al. (1978), los materiales objeto de estudio, referidos como “*molassa à Ditrupa*”, han sido atribuidos al Plioceno (biozona de *Globorotalia puncticulata*). Según datos propios, el estudio micropaleontológico de la base de los perfiles Cope-1 y Cope-2, próximos al Basamento Bético, ha puesto de manifiesto escasos ejemplares del foraminífero planctónico *Globorotalia margaritae*, lo que sugiere que la transgresión en la cuenca tuvo lugar probablemente durante la primera o segunda biozona del Plioceno para el Mediterráneo. Este dato es congruente con la ausencia de *Globorotalia puncticulata* en las muestras analizadas. Los tramos suprayacentes no han liberado marcadores bioestratigráficos debido al carácter proximal de los paleoambientes registrados.

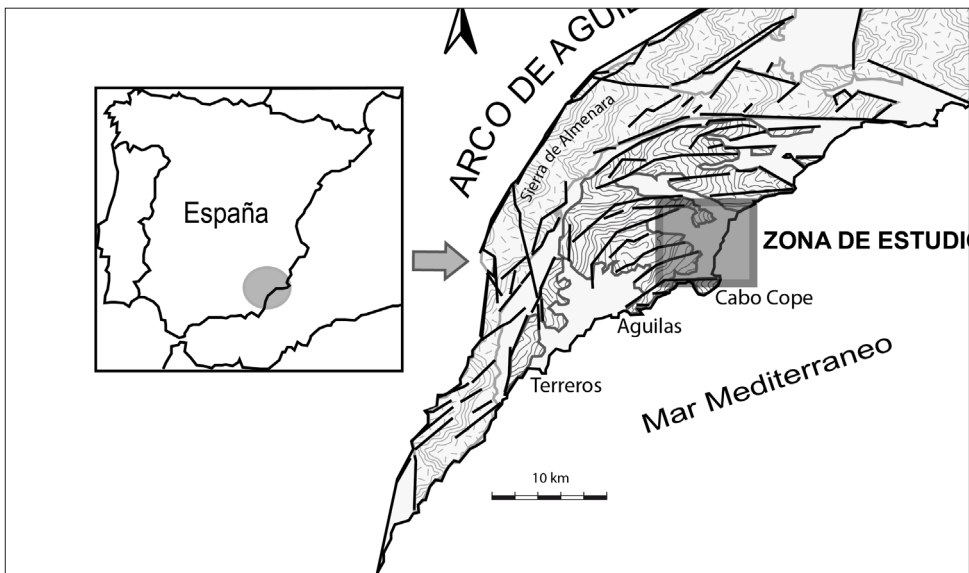


FIG.1. Contexto geológico de la zona de estudio (modificado de Bardají et al., 1999).

## SECCIÓN DE COPE-1

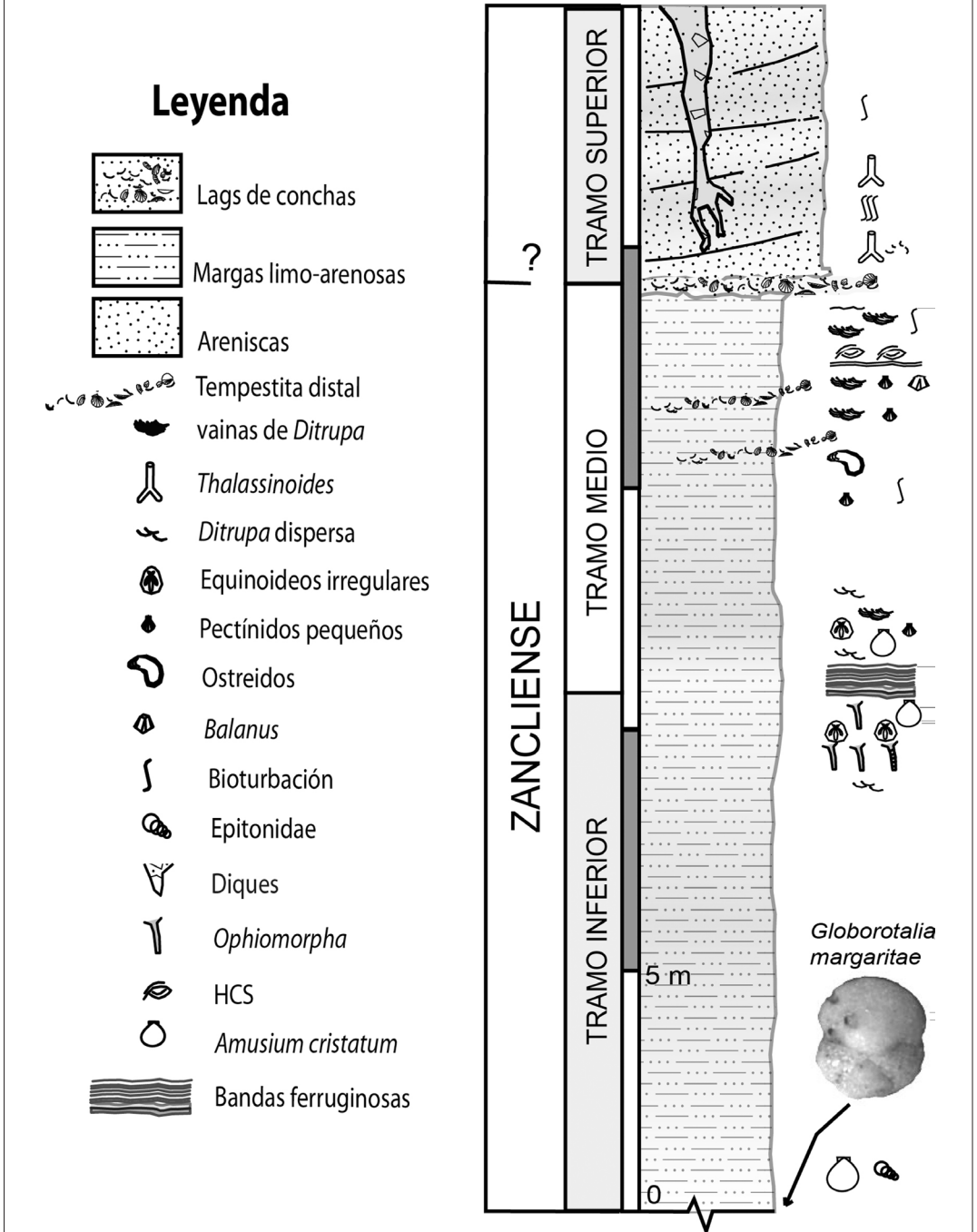


FIG.2. Columna estratigráfica de la sección de Cope-1, con sus rasgos paleontológicos significativos.

## Sección de Cope-1

La sección objeto de estudio se localiza en el sector más meridional de la cuenca, y posee una potencia de 25 m. Dicha sección, denominada Cope-1, se ha dividido en tres tramos. El tramo inferior se caracteriza por mostrar una litofacies de margas limo-arenosas de color marrón verdoso. El contenido en fósiles de macroinvertebrados incluye escasos restos dispersos, desarticulados, del pectínido *Amusium cristatum*, tubos del poliqueto *Ditrupa* sp. y poco frecuentes conchas de gasterópodos epitónidos (FIG. 2). Se detecta hacia techo un aumento sensible en el contenido de tubos de *Ditrupa* sp., mientras que el techo del tramo registra tecas completas del equinoideo *Schizaster* aff. *saheliensis* en zona de producción biogénica. Los mismos niveles que contienen equinoideos preservan galerías tubulares, orientadas subverticalmente, cuya pared se encuentra ferruginizada y cuyas características permiten su atribución al icnogénero *Ophiomorpha* isp.

El tramo medio presenta a muro un cambio a color marrón, y registra algunas bandas ferruginosas de impregnación posiblemente asociadas a procesos diagenéticos. El contenido en macroinvertebrados incluye bioclastos dispersos atribuibles a juveniles de *Amusium cristatum*, valvas completas del pectínido *Aequipecten scabrellus*, tecas de *Schizaster* y pequeños ostreidos. Es posible observar un aumento en tubos de *Ditrupa* sp., a veces formando rellenos clastosoportados de trazas lanceoladas atribuibles a *Piscichnus* isp. A techo de este tramo se observa un aumento en acumulaciones clastosoportadas de tubos de *Ditrupa* sp., rellenando depresiones de tipo *erosive-pocket* y *pot-hole* sensu Aigner (1982) (FIG.2). Entre los taxones identificados se encuentran *Pecten jacobaeus*, *Ostrea edulis*, *Anomia ephippium*, etc. Igualmente se han identificado trazas tubulares de poliquetos atribuibles al icnogénero *Macaronichnus* isp. El tramo finaliza con ejemplos de laminación *hummocky*. Desplazándonos lateralmente por el sector a mitad de este tramo se observan concentraciones de conchas de pectínidos, ostreidos y braquiópodos con empaquetamiento suelto, y estructuras de ordenamiento anidado y apilado.

El tercer y último tramo comienza con un aumento gradual en el contenido de bioclastos, llegando a formar concentraciones de conchas dominadas por pectínidos (también hay cirrípedos, ostreidos, poliquetos, equinoideos, braquiópodos,

etc.), que muestran biofábricas con empaquetamiento denso, y gradación normal. La serie finaliza con paquetes de areniscas bioturbadas que se organizan formando estratos imbricados mediante cliniformas (FIG. 2).

## Interpretación paleoambiental

Un análisis preliminar del contenido macro- y micropaleontológico permite interpretar para el tramo inferior un medio propio de aguas cálidas y oligotróficas; un sustrato cenagoso, blando, empobrecido en oxígeno y un régimen hidráulico de fondo de baja energía, por debajo del nivel de base del oleaje en tormenta. La existencia de bivalvos como *Amusium cristatum*, así como de foraminíferos bentónicos como *Pullenia bulloides*, *Siphonina planoconvexa* y planctónicos como *Globorotalia* spp., indica condiciones de mar abierto. Hacia techo de este tramo, se aprecia un aumento sensible de foraminíferos bentónicos de hábito epifítico, propios del estadio infralitoral.

Para el tramo medio se plantea la hipótesis de un medio somero, propio de la parte interna de la plataforma, con fondos blandos a firmes sometidos a condiciones disóxicas. La abundancia de foraminíferos de hábito epifítico apunta al posible registro de paleobiocenosis dominadas por vegetación marina. Los rasgos tafonómicos y sedimentológicos de las concentraciones de conchas permiten interpretar la influencia de procesos asociados a tormentas, como biofábricas de imbricación en nido, apilamiento vertical con la concavidad de las valvas orientada hacia arriba, concentraciones clasto-soportadas de poliquetos y pectínidos que rellenan depresiones de tipo vaina, así como cicatrices de erosión (*pot-holes*) posiblemente asociadas a corrientes verticales. El nivel de laminación *hummocky* con que finaliza el tramo se interpreta como un indicador de la proximidad del nivel de base del oleaje durante tormentas.

La concentración de conchas que marca al tránsito hacia el tramo superior de la serie se caracteriza por su persistencia lateral, bajos grados de bioerosión e incrustación, pauciespecificidad (dominan los pectínidos) y variabilidad en el grado de fragmentación de los bioclastos. Ciertos rasgos como el empaquetamiento denso, gradación normal, estructuras de ordenamiento imbricado (*nesting* y *stacking*) y existencia de conchas completas con bajos grados de bioerosión e incrustación, per-

miten inferir el registro de la acción de procesos de fondo y eventuales, éstos últimos de alta energía y asociados a la acción de tormentas.

El sector del tramo superior que culmina la serie, caracterizado por la presencia de areniscas cementadas con trazas de *Thalassinoides* isp., es indicativo de un medio bien oxigenado, somero, sometido a condiciones hidráulicas de alta energía durante una fase de alto nivel del mar. De acuerdo con Cristino Dabrio (com. pers.), el dispositivo de solapamiento retractivo observado en esta unidad podría interpretarse como una cuña progradante infralitoral.

### Conclusiones

El presente trabajo, que presenta los resultados de un estudio preliminar, constituye una contribución al conocimiento del registro del Plioceno inferior marino localizado al sur de la Región de Murcia. El estudio de una sección del yacimiento Cope-1, localizado próximo al margen meridional de la Cuenca de Cope, ha permitido confirmar que la edad de la unidad inferior es Plioceno inferior, dada la existencia de *Globorotalia margaritae*. El conjunto de características sedimentológicas y paleontológicas demuestra la tendencia somerizante que registra la sección de muro a techo, en un medio de plataforma poco profunda sometida a la influencia de tormentas.

### Referencias

- Aigner, T. (1982). Event-stratification in nummulite accumulations and in shell beds from the Eocene of Egypt. In *Cyclic and event stratification* (eds. G. Einsele & A. Seilacher), pp. 248-262. Berlin: Springer-Verlag.
- Bardají, T., Goy, J.L., Somoza L., Zazo, C. & Dabrio, C. (1990). Pleistocene fan-deltas in the Southeastern Iberian Peninsula: Sedimentary controls and sea level changes. In *Coarse-Grained Deltas* (eds. A. Colella & D. Prior). *Special Issue International Association of Sedimentology* 10, pp. 129-151. London: Blackwell.
- Bardají, T., Silva, P., Goy, J.L., Zazo, C., Dabrio, C. & Cívís, J. (1999). Recent evolution of the Aguilas Arc Basins (SE, Spain): Sea-level record and neotectonics. Subcomision on Mediterranean and Black Sea Shorelines. *M.B.S.S. Newletters* 21: 21-26.
- Brébion, P., Lauriat-Rage, A., Pajaud, D., Pouyet, S. & Roman, J. (1978). Les faunes pliocènes des environs d'Aguilas (provinces d'Almería et de Murcia, Espagne méridionale). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle* 511; *Sciences de la Terre* 68: 55-76.
- Coppier, O., Griveaud, P., Larouzière, F. O., Montenat, C., & Ott D'Estevou, P. (1989). Example of Neogene tectonic indentation in the Eastern Betic Cordilleras: the Arc of Aguilas (Southeastern Spain). *Geodinamica Acta* 3: 37-51
- Montenat, C., de Reneville, P. & Bizon, G. (1978). Le Néogène des environs d'Aguilas (provinces de Murcia et d'Almería). Cordillères bétiques, Espagne. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle* 511; *Sciences de la Terre*, 68: 37-54.





## PALEOPATOLOGÍAS Y SU EFECTO EN LOS ISÓTOPOS ESTABLES EN EL OSO PARDO (*URSUS ARCTOS L.*)

García-Vázquez, A.<sup>1</sup>, González Fortes, G.M.<sup>1</sup> & Grandal-D'Anglade, A.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Instituto Universitario de Xeoloxía Isidro Parga Pondal, Edif. de Servicios Centrales de Investigación, Campus de Elviña, 15071 - A Coruña; ana.garcia.vazquez@udc.es

### Resumen

A raíz de analizar isotópicamente los restos óseos de un oso pardo (*Ursus arctos L.*) con osteoartritis y osteoporosis se han obtenido resultados con una elevada variabilidad. Estos datos tan dispares en comparación con un individuo sano, podrían ser resultado de las diferencias en la remodelación ósea debido a estas enfermedades, aún cuando los huesos empleados para el análisis no presentaban patología alguna.

**Palabras clave:** paleopatología, *Ursus arctos*, isótopos estables

### Abstract

As a consequence of analyzing isotopically the skeletal remains of a brown bear (*Ursus arctos L.*) with osteoarthritis and osteoporosis, a great variability of results has been obtained. These data compared to a healthy individual, could be the result of differences in bone remodeling due to these diseases, although the bones used for analysis did not show any pathology.

**Keywords:** paleopathology, *Ursus arctos*, stable isotopes

## Introducción

Las señales de los isótopos estables del carbono y el nitrógeno en tejidos orgánicos son herramientas utilizadas en ecología y paleontología para la reconstrucción de hábitos alimenticios de mamíferos tanto actuales como fósiles (e.g., Bocherens et al., 1994, 1997, 1999; Nelson et al., 1998; Fernández-Mosquera et al., 2001). Este método se basa en que las moléculas portadoras del isótopo pesado de un elemento tienen distintas propiedades físicas y químico-físicas que las del isótopo ligero. Esto da lugar a un comportamiento distinto debido a la diferente masa en procesos físico-químicos, térmicos o biogeoquímicos. Estos efectos se reflejan en el fraccionamiento isotópico, que explica la distinta abundancia relativa del isótopo pesado respecto al ligero. Para cuantificar este proceso, se utiliza la técnica de Espectrometría de Masas de Relaciones Isotópicas Estables. La relación atómica del isótopo pesado respecto al ligero ( $R_x = {}^mX/{}^nX$ ,  $m > n$ ) de la muestra se compara con la de un material estándar de referencia. La diferencia entre ambas se expresa en unidades “delta” ( $\delta$ ), que se calculan por la fórmula:  $\delta(\%) = [(R_{\text{muestra}} - R_{\text{referencia}}) / R_{\text{referencia}}] \times 1000$ . En los estudios de dietas se utilizan las relaciones isotópicas  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ , puesto que el  $\delta^{15}\text{N}$  indica el nivel trófico y el  $\delta^{13}\text{C}$  indica el tipo de plantas de partida en la cadena trófica.

Los úrsidos, y en este caso los osos pardos, presentan patologías (Etxebarria & Pinto, 2001; Pinto Llona et al., 2005) muy semejantes a las del resto de mamíferos incluidos los humanos. En este trabajo, lo que queremos demostrar es que además de tener en cuenta los factores ambientales, el metabolismo propio de la especie y la edad

del individuo, hay que ser cauteloso a la hora de trabajar con especímenes con patologías (Katzenberg & Lovell, 1999) aunque no estemos directamente trabajando con huesos patológicos como ha sido en este caso.

## Material y métodos

Para realizar este trabajo se han utilizado restos óseos procedentes de dos individuos diferentes, ambos de la Sierra de O Courel (Lugo, Galicia) y de edad holocena. El primero, y objeto principal de estudio, procede de la cueva de Purruñal (Torres Pérez-Hidalgo, 1983). El segundo, y que hemos utilizado a modo de control, de la cueva de Sima Paleira. Las patologías en el individuo de Purruñal se reconocen a simple vista y afectan principalmente a las epífisis de huesos largos, carpo y tarso, vértebras, escápula, pelvis y mandíbula, pero no a los restos analizados (costillas).

En total se han analizado isotópicamente 6 restos óseos por individuo. En el caso de Purruñal, 3 de ellos son de la bibliografía aunque el método y el laboratorio empleado han sido los mismos. Para la extracción del colágeno óseo se siguió el procedimiento de Bocherens et al. (1997). La señal isotópica del colágeno se midió en un Finigan Mat Delta Plus acoplado a un EA Carlo-Erba 1108, con una reproducibilidad analítica mejor que el 0,1‰ para el carbono y mejor que el 0,2‰ para el nitrógeno. Los resultados se refieren a los estándares PDB y N<sub>2</sub> atmosférico (Mariotti, 1984), respectivamente, y han de tener una relación C/N entre 2,9 y 3,6 que es el valor que se obtiene en el colágeno óseo actual (De Niro, 1985).

Cueva	Hueso	Sigla	% N	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$	%C	$\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$	C/N	Datación (calBP)	Referencia
Purruñal	Costilla	Pur-Lu-6 (Pua 1)	-	4,0	-	-20,0	-	8641 ± 122	Vila Taboada et al. 1999
	Costilla	Pur-Lu-7 (Pua 2)	-	4,2	-	-19,5	-		Vila Taboada et al. 1999
	Costilla	Pur-Lu-11 (Pua 3)	-	3,7	-	-19,4	-		Vila Taboada et al. 1999
	Costilla	Pur-Lu-9	14,8	3,5	40,5	-20,3	3,2		Presente trabajo
	Costilla	Pur-75	11,7	3,6	31,6	-20,0	3,1		Presente trabajo
	Costilla	Pur-74	13,7	3,6	37,3	-20,2	3,2		Presente trabajo
<b>Media</b>				<b>3,8</b>		<b>-19,9</b>			
<b>Desviación Estándar</b>				<b>0,273</b>		<b>0,369</b>			
Sima Paleira	Costilla	SIPA-157	12,4	3,0	33,0	-20,6	3,1	7468 ± 31	Presente trabajo
	Costilla	SIPA-161	12,5	3,0	33,5	-20,4	3,1		Presente trabajo
	Costilla	SIPA-156	14,1	3,0	37,5	-20,4	3,1		Presente trabajo
	Fémur	SIPA-166	14,7	3,1	38,7	-20,4	3,1		Presente trabajo
	Costilla	SIPA-159	13,7	3,1	37,1	-20,4	3,1		Presente trabajo
	Costilla	SIPA-160	12,6	3,1	33,4	-20,4	3,1		Presente trabajo
<b>Media</b>				<b>3,1</b>		<b>-20,4</b>			
<b>Desviación Estándar</b>				<b>0,055</b>		<b>0,082</b>			

TABLA. 1. Tabla que recoge los resultados del análisis isotópico además de la datación de los restos y referencias bibliográficas.



tos crecimientos anómalos y agujeros en la superficie, y en el caso del astrágalo izquierdo, en lugar de encontrarnos con hueso compacto, hay una red de trabéculas. Las vértebras que se conservan también presentan osteogenia anómala. En las costillas no se ha observado ninguna patología.

### Discusión y conclusiones

Tras examinar el esqueleto del individuo de Purruñal, llegamos a la conclusión de que el animal sufría de osteoartritis poliarticular, siendo la articulación de las rodillas la más castigada, además de presentar cierto grado de osteoporosis. La osteoartritis es una enfermedad que afecta a todos los animales con articulaciones sinoviales. Se caracteriza por la destrucción del cartílago articular y formación de hueso adyacente en forma de labio y espolones, alrededor de los bordes de la articulación (White & Folkens, 2005). Para su diagnóstico ha de cumplir los siguientes requisitos: presencia de eburnación o de al menos dos de los siguientes: osteofitos marginales, hueso nuevo en la superficie de la articulación, presencia de agujeros y alteración de su contorno (Waldron, 2009). La osteoporosis por su parte es la pérdida de densidad mineral en el hueso.

Las diferencias en la composición isotópica del colágeno extraído de diferentes huesos de un individuo son pequeñas (DeNiro & Schoeninger, 1983) como sería el caso del oso de Sima Paleira frente a las del oso de Purruñal que las cuatuplican. Las enfermedades que afectan a los huesos perturban el normal balance en la remodelación (Waldron, 2009), por lo que creemos que este es el motivo por el que los valores isotópicos en las costillas sean tan diferentes entre sí con respecto a un individuo sano.

### Agradecimientos

Este trabajo es parte de la Tesis Doctoral de AGV, y una contribución al Proyecto de Investigación BTE-CGL-2006-08996 del MEC, y no sería posible sin el apoyo del Instituto de Xeoloxía Isidro Parga Pondal. Las muestras fueron recogidas gracias a la inestimable ayuda del Grupo Espeleológico Mauxo de Vigo, Victorino Marzábal y Orlando Álvarez.

### Referencias

- Bocherens, H., Fizez, M. & Mariotti, A. (1994). Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry: implications for Pleistocene bears. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107: 213-225.
- Bocherens, H., Billiou, D., Patou-Mathis, M., Bonjean, D., Otte, M. & Mariotti, A. (1997). Paleobiological implications of the isotopic signatures ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ) of fossil mammal collagen in Scladina Cave (Sclayn, Belgium). *Quaternary Research* 48: 370-380.
- Bocherens, H., Billiou, D., Patou-Mathis, M., Otte, M., Bonjean, D., Toussaint, M., & Mariotti, A. (1999). Palaeoenvironmental and palaeodietary implications of isotopic biogeochemistry of late interglacial Neandertal and mammal bones in Scladina Cave (Belgium). *Journal of Archaeological Science* 26: 599-607.
- De Niro, M.J. (1985). Post-mortem preservation and alteration of in vivo bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction. *Nature* 317: 806-809.
- De Niro, M.J. & Schoeninger M.J. (1983). Stable Carbon and Nitrogen Isotope Ratios of Bone Collagen: Variations within Individuals, Between Sexes, and Within Populations Raised on Monotonous Diet. *Journal of Archaeological Science* 10: 199-203.
- Etxeberria, F. & Pinto, A.C. (2001). Description of pathological conditions in the skeleton of an adult male brown bear *Ursus arctos* from the Cantabrian range of mountains (Reserva Nacional de Caza de Riaño, León). *Cadernos Laboratorio Xeolóxico de Laxe* 26: 465-477
- Fernández-Mosquera, D., Vila-Taboada, M., & Grandal-d'Anglade, A. (2001). Stable isotopes data ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) from the cave bear (*Ursus spelaeus*): a new approach to its palaeoenvironment and dormancy. *Proceedings of the Royal Society of London* 268: 1159-1164.
- Katzenberg, M.A. & Lovell N.C. (1999). Stable isotope variation in pathological bone.. *International Journal of Osteoarchaeology* 9: 316-324.
- Mariotti, A. (1984). Natural  $^{15}\text{N}$  abundance measurements and atmospheric nitrogen standard calibration. *Nature* 311: 251-252.
- Nelson, D.E., Angerbjörn, A., Liden, K., & Turk, I. (1998). Stable isotopes and the metabolism of the European cave bear. *Oecologia* 116: 177-181.

- Pinto Llona, A.C., Andrews, P.J. & Etxebarria, F. (2005). Tafonomía y paleoecología de úrsidos cuaternarios cantábricos. Oviedo: Fundación Oso de Asturias. 679 pp.
- Torres Pérez-Hidalgo, T.J. (1983) Fauna cavernícola gallega: datos sobre los Úrsidos de la provincia de Lugo (Galicia, España). *Cadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe* 6: 89-98.
- Vila Taboada, M., Fernández-Mosquera, D., López González, F., Grandal d'Anglade, A. & Vidal Romaní, J.R. (1999). Paleoeological implications inferred from stable isotopic signatures ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) in bone collagen of *Ursus spelaeus* Ros.-Hein. *Cadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe* 24: 73-87.
- Waldron, T. (2009). Paleopathology. New York: Cambridge University Press. 279 pp.
- White, T.D. & Folkens, P.A. (2005). The human bone manual. Burlington: Elsevier Academic Press. 488 pp.



## DESCRIPCIÓN DE UNA TIBIA DE DINOSAURIO ORNITÓPODO DE LA FORMACIÓN EL CASTELLAR (CRETÁCICO INFERIOR, TERUEL)

Gasca, J.M.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Grupo Aragosaurus-IUCA, Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, C/ Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza, Spain; gascajm@unizar.es

### Resumen

Se describen los restos fósiles parciales de una tibia de dinosaurio ornitópodo procedente del nuevo yacimiento Masía de los Cerezos en el término municipal de Allepuz, Teruel, NE de España. El yacimiento de edad Barremiense inferior, Cretácico Inferior, se localiza en la Formación El Castellar, en la subcuenca de Galve, cuenca del Maestrazgo. A partir de la forma de las epífisis se puede identificar el hueso de Allepuz como una tibia típicamente ornitopoda que es similar a la de iguanodontoideos basales.

**Palabras clave:** tibia de ornitópodo, Allepuz, Barremiense inferior, subcuenca de Galve

### Abstract

Partial fossil remains of an ornithopod dinosaur tibia are described. These remains were recovered from the new fossil site called Masía de los Cerezos, within the Allepuz municipality, Teruel province, NE Spain. This fossil site, Lower Barremian (Lower Cretaceous) in age is located in the El Castellar Formation, Galve Sub-basin, Maestrazgo Basin. Based on the epiphyseal morphology, the bone from Allepuz is identified as a typical ornithopod tibia which is similar to those observed in basal iguanodontoids.

**Keywords:** ornithopod tibia, Allepuz, lower Barremian, Galve sub-basin



## Introducción

La cita más antigua de un dinosaurio en España, en la segunda mitad del siglo XIX, corresponde a restos de una tibia del Cretácico Inferior de Utrillas, Teruel. Los restos de este “hueso largo” asignados originalmente a *Iguanodon*, corresponderían en realidad a una tibia de terópodo (véase Pereda Suberbiola et al., 2010). En contraposición con este hallazgo temprano (reassignado con posterioridad), el registro fósil de tibias de dinosaurio ornitópodo que se conoce en España es extraordinariamente reducido. En este trabajo se describen los restos de una tibia de dinosaurio ornitópodo encontrada en 2010 durante prospecciones paleontológicas del grupo *Aragosaurus* en el Cretácico Inferior de Teruel. Los restos provienen de un nuevo yacimiento denominado Masía de los Cerezos, en el término municipal de Allepuz, provincia de Teruel (véase localización geográfica y geológica en Gasca et al., 2011). El yacimiento Masía de los Cerezos se encuentra en la parte media de la Formación El Castellar y está situado dentro de la subcuenca de Galve, en la cuenca del Maestrazgo. La edad del yacimiento es Barremiense Inferior, Cretácico Inferior, que viene definida por la presencia de la carofita *Atopochara trivolvis triquetra* (Riveline et al., 1996).

La formación El Castellar es una unidad de las facies *Weald* de la Cordillera Ibérica en la que se conocen más de un centenar de puntos con restos de vertebrados fósiles. En esta unidad los restos de dinosaurios más frecuentes son elementos desarticulados, especialmente dientes aislados. Los restos postcraneales identificables son menos frecuentes, y dentro de éstos, todavía resultan más excepcionales los restos apendiculares. En este sentido, en el yacimiento Masía de los Cerezos se encontró la tibia MAC-1 *in situ*, aunque fragmentada en superficie, en arcillas gris-amarillentas de origen aluvial. En el afloramiento se encontraron además numerosos fragmentos de otros huesos, algunos de ellos identificables como vértebras de dinosaurios terópodos. El nivel de arcillas gris-amarillentas pasa lateralmente a arcillas grises y por encima aparecen areniscas con restos de huesos retrabajados. Los niveles blandos contienen una asociación de microfósiles típica de las facies palustres de la Formación El Castellar con microvertebrados (condictios, osteíctios, cocodrilos) y ostrácodos y carofitas.

## Sistemática Paleontológica

ORNITHISCHIA Seeley, 1888  
 ORNITHOPODA Marsh, 1881  
 IGUANODONTIA Dollo, 1888  
 Iguanodontia indet.

### (a) Material

Tibia izquierda MAC-1 del yacimiento Masía de los Cerezos recuperada parcialmente (FIG. 1).

### (b) Descripción

MAC-1 son los restos de una tibia izquierda que se encontró fragmentada y parcialmente destruida por la meteorización. Se conservan las dos epífisis parcialmente mientras que la diáfisis se consideró irrecuperable por su grado de deterioro. Las medidas de los restos se indican en la FIG. 1. La longitud lateromedial máxima en el extremo proximal (135 mm) es la única medida completa no afectada por rotura. El extremo proximal de la tibia está expandido craniocaudalmente. Con cara medial convexa. El borde craneal donde se sitúa la cresta cnemial se ha perdido por rotura. El borde caudal presenta un cóndilo interno grande que está separado mediante el surco intercondilar del cóndilo exterior. La cara lateral muestra el cóndilo exterior y un cóndilo accesorio desplazado cranealmente. La diáfisis presenta sección ovalada, observable a partir de la superficie de fractura que presentan ambos extremos. El extremo distal de la tibia está expandido lateromedialmente. El maléolo externo es prominente distalmente y su superficie articular está orientada hacia el lado medial de la tibia. El maléolo interno es prominente medialmente y su superficie articular está orientada craniolateralmente. El extremo distal en vista caudal es cóncavo en sentido lateromedial. En vista craneal presenta un margen medial recto con un pequeño proceso (cresta aductora) y un margen lateral donde se localiza una faceta plana, alargada verticalmente y con orientación craniolateral para la articulación distal con la fíbula.

### (c) Discusión y comparación

La forma de las dos epífisis descritas anteriormente permite relacionar la tibia MAC-1 con dinosaurios ornitópodos (Taquet, 1976; Norman, 1986). Se descartan afinidades saurisquias para MAC-1

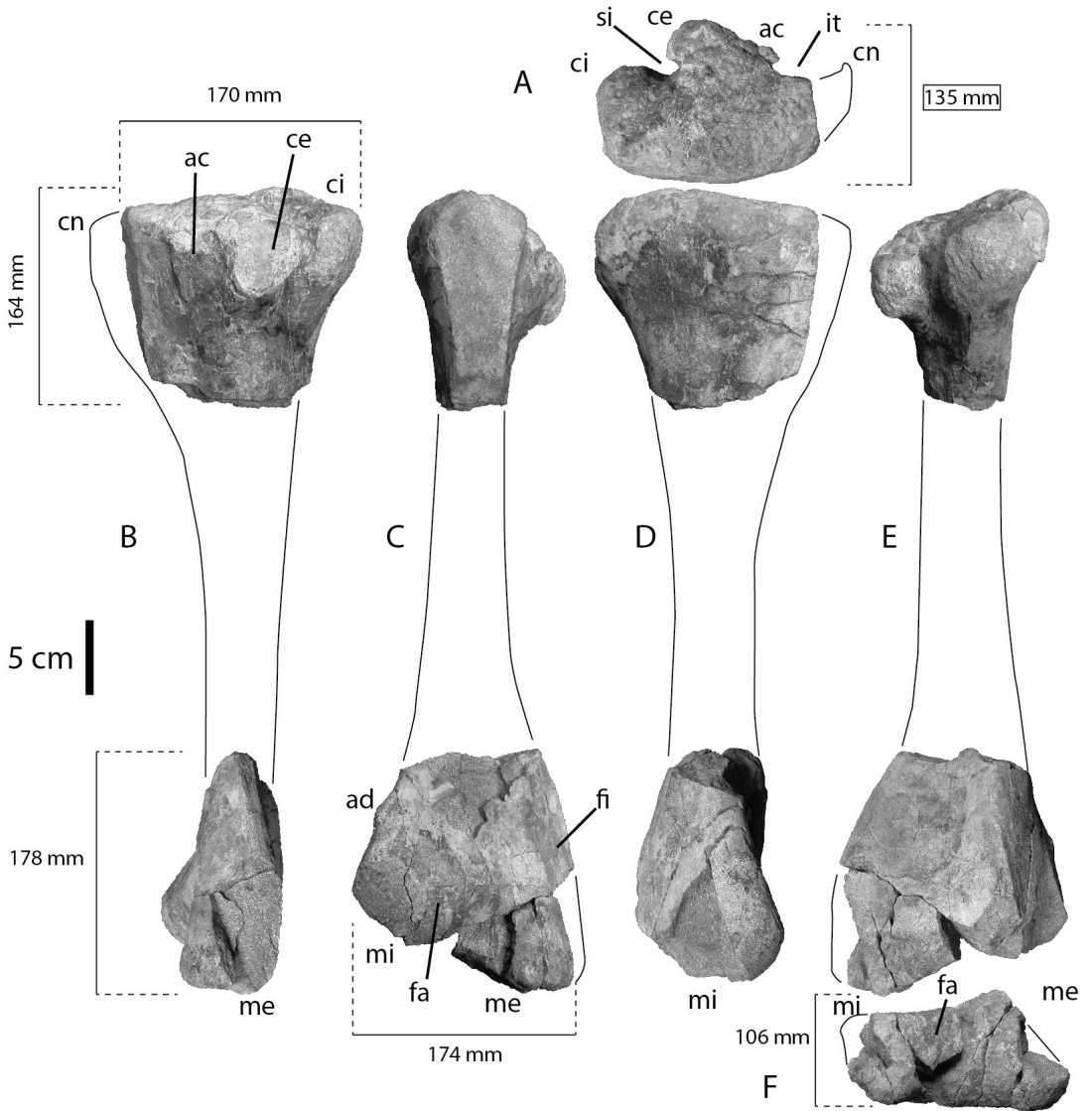


FIG. 1. Tibia izquierda MAC-1 de dinosaurio ornitópedo del yacimiento Masía de los Cerezos de Allepuz, Teruel (Formación El Castellar, Barremiense inferior), en vista proximal (A), Reconstrucción de la forma general del hueso a partir de la tibia de un iguanodontoideo (Taquet, 1976: FIG. 63). Medidas de los restos fósiles en mm: recuadrada la medida que no está afectada por rotura. Abreviaturas: cóndilo interno (ci), cóndilo externo (ce), cóndilo accesorio (ac), cresta cnemial (cn), surco intercondilar (si), incisura tibialis (it), maléolo externo (me), maléolo interno (mi), faceta astragalar (fa), cresta aductora (ad), faceta para la articulación distal con la fíbula (fi).

por criterios como el menor desarrollo de la superficie del maléolo interno para articular con el proceso ascendente del calcáneo que en terópodos (Romer, 1956) o el marcado contraste entre el cóndilo accesorio y la incisura tibialis respecto a las tibias de saurópodos (Royo-Torres, 2009). Dentro de ornitíquios, MAC-1 presenta menor robustez que las tibias de tireóforos (Carpenter et al., 2008). Dentro de ornitópodos, se diferencia de formas basales como *Hypsilophodon* (Galton, 1974: FIG. 56) en la mayor profundidad tanto de la fosa intercondilar como de la incisura tibialis o también en la superficie articular del maléolo interno. El extremo proximal es muy similar al que presenta *Ouranosaurus* (Taquet, 1976: FIG. 63) con un cóndilo accesorio junto al cóndilo lateral, que no ha sido descrito en otros iguanodontídeos (Norman, 1986). A pesar de esto, no parece conveniente relacionar MCA-1 con algún taxón iguanodontídeo concreto sin una revisión profunda de los ejemplares fósiles disponibles. MCA-1 se puede diferenciar de iguanodontídeos derivados (hadrosáuridos) en la menor prominencia de los maléolos (Godefroit et al., 2004: FIG. 16). Ante la falta de otros caracteres diagnósticos que permitan relacionar con precisión la tibia de la Formación El Castellar con alguna forma de iguanodonte descrita se asigna MCA-1 como Iguanodontia indet.

Los restos fósiles de ornitópodos, y especialmente de iguanodontios, son frecuentes dentro del registro de dinosaurios del Cretácico Inferior ibérico (Ruiz-Omeñaca, 2006). Sin embargo, apenas se han citado restos de tibias de ornitópodos, que se localizan en yacimientos de las provincias españolas de Teruel, Burgos y Castellón (Ruiz-Omeñaca, 2006; Gasulla et al., 2011; Contreras-Izquierdo et al., 2010). En el yacimiento de Poyales Barranco Canales del Barremiense de Galve, en Teruel, se ha descrito el esqueleto postcraneal parcial de un dinosaurio ornitíquido de pequeño tamaño (Ruiz-Omeñaca, 2006) que representa un taxón nuevo -sin definir formalmente- claramente diferente al de MAC-1. El ornitíquido de Galve presenta una fíbula reducida distalmente. Consecuentemente, y al margen del menor tamaño, en este taxón la tibia se diferencia de MAC-1 en presentar una faceta para la articulación distal con la fíbula mucho menos de-

sarrollada. En el yacimiento de La Tejera del Hauteriviense superior-Barremiense inferior de Burgos se han descrito el fémur, tibia y fíbula derechos de un mismo individuo y que han sido asignados provisionalmente a *Iguanodontioidea* indet. (Contreras-Izquierdo et al., 2010). En el caso de la tibia, que ha perdido el extremo distal y parte del extremo proximal, la descripción es muy somera. En los yacimientos de la Cantera de Mas de la Parreta del Aptiense inferior de Castellón se conocen restos de tibias asignados a *Iguanodon* cf. *bernissartensis* (Gasulla et al., 2011). En cuanto a los iguanodontios de Burgos y Castellón la falta de figuración o de descripciones exhaustivas dificulta la comparación con los restos de la Formación El Castellar. En este sentido, la tibia MAC-1 de la Formación El Castellar de Allepuz representa uno de los escasos restos de fósiles de tibia de ornitópodo descritos en el Cretácico Inferior de la Península Ibérica.

### Agradecimientos

Este trabajo se enmarca en el proyecto CGL2010-16447 del Ministerio de Ciencia e Innovación, y está financiado por los fondos FEDER y Gobierno de Aragón (Grupos Consolidados y la Dirección General de Patrimonio Cultural). J.M.G. está subvencionado por una beca FPI (B064/08B) del Gobierno de Aragón.

### Referencias

- Carpenter, K., Bartlett, J., Bird, J. & Barrick, R. (2008). Ankylosaurs from the Price River Quarries, Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), East-Central Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(4): 1098-1101.
- Contreras Izquierdo, R., Torcida Fernández-Baldor, F., Huerta, P., Montero, D., Pérez, G. & Urién, V. (2010). Restos apendiculares de un dinosaurio iguanodontídeo de gran tamaño en Burgos (España). En *V Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno. Libro de Resúmenes/Abstract Book* (eds. P. Huerta & F. Torcida Fernández-Baldor), pp.47-50, Salas de los Infantes, Burgos, España, 16-18 de septiembre de 2010.

- Galton, P.M. (1974). The ornithischian dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden of the Isle of Wight. *Bulletin of The British Museum (Natural History)*. *Geology* 25(1):152 pp.
- Gasca, J.M., Moreno-Azanza, M. & Canudo, J.I. (2011). Dientes de dinosaurios en el Barremiense de Allepuz, Teruel. En *Viajando a mundos pretéritos* (eds. Pérez-García, A., Gascó, F., Gasulla, J.M. & Escaso, F.), pp. 145-155, Ayuntamiento de Morella.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Escaso, F. & Pérez-García, A. (2011). Los yacimientos de vertebrados de la Formación Arcillas de Morella (Aptiense inferior). En *Viajando a mundos pretéritos* (eds. Pérez-García, A., Gascó, F., Gasulla, J.M. & Escaso, F.) pp. 157-171, Ayuntamiento de Morella.
- Godefroit, P., Bolotsky, Y.L. & Van Itterbeeck, J. (2004). The lambeosaurine dinosaur *Amurosaurus riabinini*, from the Maastrichtian of Far Eastern Russia. *Acta Palaeontologica Polonica* 49(4): 585-618.
- Norman, D.B. (1986). On the anatomy of *Iguanodon atherfieldensis* (Ornithischia: Ornithopoda). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique Sciences de la Terre* 56: 281-372.
- Pereda-Suberbiola, X., Díaz-Martínez, I. & Moreno-Azanza, M. (2010). Breve historia de la dinosaurología en España. En *Cídaris, VIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología* (coords. Moreno-Azanza, M., Díaz-Martínez, I., Gasca, J.M., Melero-Rubio, M., Rabal-Garcés, R. & Sauqué, V.), 30: 15-26.
- Riveline, J., Berger, J.P., Feist, M., Martín-Closas, C., Schudack, M. & Soulié-Märsche, I. (1996). European Mesozoic-Cenozoic charophyte biozonation. *Bulletin de la Société géologique de France* 167(3): 453-468.
- Romer, A.S. (1956). *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press. 722 pp.
- Royo-Torres, R. (2009). El saurópodo de Peñarroya de Tastavins. *Monografías turolenses* 6: 544 pp.
- Ruiz-Omeñaca, J.I. (2006). Restos directos de dinosaurios (Saurischia, Ornithischia) en el Barremiense (Cretácico Inferior) de la Cordillera Ibérica en Aragón (Teruel, España). Tesis Doctoral de la Universidad de Zaragoza. 432 pp.
- Taquet, P. (1976). Géologie et Paléontologie du gisement de Gadoufaoua (Aptien du Niger). *Cahiers de Paléontologie*: 1-191.



# EL MUSEO DE GEOLOGÍA DE LA UNIVERSITAT DE VALÈNCIA, IMPLEMENTACIÓN DE UN SISTEMA AUTOMATIZADO DE GESTIÓN EDITORIAL Y RED CIENTÍFICA EN LA WIKI: MODELIZACIÓN DE LA “COLECCIÓN DEL TRIÁSICO”

González-Pardos, M.<sup>1</sup>, García-Forner, A.<sup>2</sup> & Márquez-Aliaga, A.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Geología, Universitat de València, 46100 Campus de Burjassot, Burjassot, Valencia; magonpar@alumni.uv.es

<sup>2</sup> Museo de Geología y Departamento de Geología, Universitat de València, 46100 Campus de Burjassot, Burjassot, Valencia; anna.garcia@uv.es

<sup>3</sup> ICBIBE y Departamento de Geología, Universitat de València, 46100 Campus de Burjassot, Burjassot, Valencia; ana.marquez@uv.es

## Resumen

Durante el año 2011 se está llevando a cabo la digitalización de la “Colección del Triásico” que forma parte de los fondos del Museo de Geología de la Universitat de València (MGUV) a través de la implementación de una infraestructura online de gestión de datos. El sistema está soportado por una infraestructura Wiki con distintos niveles de acceso para dar soporte tanto a nivel académico y educativo como a grupos de investigación a través de internet. Debido al volumen de fondos patrimoniales del museo se ha considerado como objetivo principal el desarrollo de la infraestructura externa de la wiki para hospedar la versión virtual de la “Colección del Triásico” del MGUV.

**Palabras clave:** Museo de Geología, Triásico, base de datos, colecciones virtuales

## Abstract

An online infrastructure for data management is being developed in the “Museo de Geología de la Universitat de València” (MGUV) during the current year. The system is supported by a Wiki platform that has two systems of access, the first at an academic and educational level and the second for research, including connection of groups of specialists over the Internet. Given the volume of the MGUV funds the current goal is the development of the external infrastructure of the Wiki to host the virtual version of the “Triassic Collection” of the MGUV.

**Keywords:** Geology Museum, Triassic, database, virtual collections

## Introducción

Los Museos de Historia Natural constituyen el archivo documental de la evolución de la vida en nuestro planeta (GBIF, 2002). La gran variedad, tanto en contenidos y temáticas como en funciones, hace que exista una diversa tipología de instituciones. Cabe destacar aquí, que el carácter de una institución museológica queda definido por factores tan diversos como el tipo de fondos patrimoniales, institución, público, el personal para el manejo de colecciones, presupuesto, etc., lo que da lugar a instituciones tan dispares que van desde los “museos vitrina” hasta los “museos de investigación”. Concretamente, el Museo de Geología de la Universitat de València (MGUV), en condición de Museo Universitario, define claramente dos de sus principales funciones – la investigación y la docencia (García-Forner, 1999).

El MGUV nació como respuesta a la necesidad de organizar un volumen de materiales geológicos y paleontológicos, acumulados en el Departamento de Geología de la Universidad de Valencia, tanto para fines docentes como de investigación. El origen de las primeras colecciones se remonta a los propios inicios de nuestra Universidad, a finales de 1499. Posteriormente, en 1996, fue reconocido oficialmente como “Museo” por la Generalitat de Valencia. En la actualidad, las colecciones paleontológicas de investigación, constituyen los fondos de mayor valor científico (Funk, 1989). En primer lugar son base de la sistemática y ésta a su vez, de la Biología comparada; en segundo, abastecen de ejemplares de referencia, y por último son necesarias para estudios conservacionistas y depositarias de especies que están extintas, y por tanto son fundamentales para estudios evolutivos, paleogeográficos y paleoambientales, entre otros.

## Objetivos

La correcta gestión de las colecciones es fundamental para que estos ejemplares conserven este valor patrimonial (García-Forner et al., 2002, 2010 y Wilson, 2000). Dicha labor es llevada a cabo por la Conservadora de Colecciones Científicas. Esta gestión comienza con el depósito del material en el museo, quedando los ejemplares a disposición del investigador, mientras se realiza el estudio de los mismos. Durante este proceso, son registrados e inventariados en la Base de Datos del Museo (BD-MGUV). El sistema de gestión anterior se desarrolló utilizando el programa Microsoft Access, por motivos de compatibilidad, disponibilidad y manejo. No obstante, el incremento constante de los fondos patrimoniales, los grandes avances actuales sobre sistemas informáticos de gestión de datos y la emergencia de Internet como herramienta de difusión, hicieron necesaria una actualización del proceso de gestión.

Dado el volumen de fondos del MGUV el proceso de digitalización del mismo debe ser considerado en continuo desarrollo a través de su ejecución en diversas fases (hitos). El primer hito (2011) comprende la revisión taxonómica, sistemática, estratigráfica, bibliográfica y la digitalización de la “Colección Paleontológica del Triásico” (Márquez-Aliaga, et al., 2002 y 2009), iniciada en 1975 por la Dra. A. Márquez-Aliaga en investigaciones del Triásico de la Cordillera Ibérica. La misma ha seguido ampliándose hasta la actualidad alcanzando un tamaño superior a 50.000 ejemplares. Esta colección, con elementos fósiles tanto de España como de procedencia internacional, es considerada como una de las mejores de Europa y por tanto de muy alto valor científico (Márquez-Aliaga, 2010).

MGUV	Yacimiento	Muestra	Edad	Identificación Taxonómica	Fotos
24465	Calasparra	CP 38 I	Triásico / Ladiniense / Fassaniense / Zona Curionii / Subzona Awadi	<i>Costatoria kiliani</i> (SCHMIDT)	24465-001
24466	Calasparra	CP 16 - 29	Triásico / Ladiniense / Fassaniense / Zona Curionii / Subzona Awadi	<i>Plagiostoma striata</i> (SCHLOTH.), <i>Costatoria kiliani</i> (SCHMIDT)	24466-001, 24466-002, 24466-003
24467	Calasparra	CP 38	Triásico / Ladiniense / Fassaniense / Zona Curionii / Subzona Awadi	<i>Unionites</i> sp.	24467-001
24468	Calasparra	CP -16 - 29	Triásico / Ladiniense / Fassaniense / Zona Curionii / Subzona Awadi	<i>Modiolus minutaeformis</i> (SCHMIDT)	24468-001

FIG. 1. Ejemplo del “Repositorio” para el yacimiento de Calasparra.

## Método

En el proceso de digitalización se desarrollan dos tareas diferenciadas:

(a) Primera fase: Investigación y recopilación de datos

(a.1) Asignación de números del MGUV, haciéndose constar los datos pertinentes en el Libro de Registro del Museo, a los correspondientes ejemplares de la “Colección del Triásico”.

(a.2) Elaboración de “Repositorios” por sección estratigráfica, yacimiento y/o posición sistemática de los distintos fósiles. En los mismos se han ordenado, junto al número de cada ejemplar, todos los datos relativos a su procedencia estratigráfica, siglas previas, determinación, publicación, observaciones tafonómicas, sedimentológicas y otras. Ver como modelo la FIG. 1.

(a.3) Captación de imágenes digitales, con varias vistas de cada ejemplar mediante un equipo de alta resolución. El laboratorio de captación de imagen está constituido por una “Estación de Análisis de Imagen avanzada de propósito General Leica Qwin”, que incorpora diversos accesorios. (FIG. 2 y 3).

(a.4) Implementación de la información en los registros de la BD-MGUV. Dicho sistema de gestión se desarrolla en un “Open Access” académico para poder estructurar e introducir toda esta información a través de un sistema de fichas por pieza, pro-

gramado en una base de datos desarrollada sobre software libre, y basada en el sistema gestor de wikis “MediaWiki” (gestor de numerosos proyectos, de los cuales el más conocido es la Wikipedia). Esta primera fase finalizará en diciembre de 2011 y el entregable (la wiki pública del MGUV) será hospedado en una URL del Parc Científic de la Universitat de València (Llorens et al., 2011).

(b) Segunda Fase: Desarrollo de la infraestructura de tecnologías de la información y la comunicación (TIC)

Durante esta segunda fase de la digitalización, la infraestructura queda dividida en dos componentes, uno público y otro privado. El componente público es de libre acceso y actúa como un “open acces” académico, mientras que los usuarios registrados cuentan con un espacio de acceso restringido donde trabajan en una sesión privada sobre proyectos propios de investigación. El objetivo consiste en implementar una base de datos con servidor web en el que un usuario pueda consultar los contenidos del MGUV virtual a través de internet, bien con acceso público o privado. Para poder estructurar e introducir toda la información se ha programado un sistema de fichas por piezas así como una infraestructura web basada en el gestor de wikis MediaWiki. El proceso necesita del diseño e implementación de una política de privilegios de usuario para supervisar los contenidos y que, una vez revisados y aprobados, se creen nuevas entradas en la web.



FIG. 2. *Chlamys schroeteri* (Giebel), ejemplar perteneciente al yacimiento de Calasparra (MGUV-24491-001).



FIG. 3. *Pseudoplacunosia flabellum*, ejemplar perteneciente al yacimiento de Calasparra (MGUV-24549-001).



## Conclusiones

En la actualidad, cada vez son más los investigadores que toman conciencia del valor de las colecciones científicas, que habitualmente son privadas y poco conocidas. Dicho valor es recuperado y/o adquirido cuando los materiales son registrados, inventariados y forman parte de una institución capaz de gestionarlos. El MGUV es la única institución con reconocimiento oficial en la Comunidad Valenciana para ser depositario del material patrimonial al tiempo que su ventaja fundamental es la calidad de sus patrimonios. Con ello se pretende potenciar la excelencia del MGUV a través de las tendencias actuales de divulgación y servicios científicos a través de sistemas gestores de conocimiento como recursos informáticos online. Se trata de un proyecto de interés para investigadores y estudiantes que desde cualquier lugar podrán acceder a los contenidos del MGUV.

La gran escasez del registro fósil en el Triásico, hace que la “Colección del Triásico del MGUV” tenga un gran valor científico y que gracias a las nuevas tecnologías será posible un acceso on-line a muy diverso público, fundamentalmente a aquellos especialistas que pueden contrastar opiniones aportando información que incrementará el conocimiento y valor científico de las colecciones.

Este trabajo debe considerarse como un proyecto en continuo desarrollo, dado que no se trata de una colección cerrada, sino que el volumen de fondos y las continuas incorporaciones de nuevos ejemplares, precisan de un mantenimiento y actualización de la información.

## Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado gracias a las ayudas concedidas por la Consellería de Educació de la Generalitat Valenciana (proyectos PPCC2011-031 y PPCC2011-046).

## Referencias

- Funk, V.A. (1989). Tationale for expanding and maintaining collections. *ASC Newsletter* 17(2): 17-18
- García-Forner, A. (1999). El Museo del Departamento de Geología. En *Los Tesoros de la Universitat de València*. Publicaciones de la Universitat de València, pp. 271-282.
- García-Forner, A., Gil, B., Guillem, J., Maroto, M.A., Martínez, C., Plasencia, P., Villena, J.A. & Márquez-Aliaga, A. (2002). Gestión, inventario e informatización de los fósiles de Teruel en el Museo de Geología de la Universitat de València. El Patrimonio Paleontológico de Teruel. *Instituto de Estudios Turolenses*. (G. Meléndez y E. Peñalver Eds.) Excma. Diputación Provincial de Teruel, pp. 371-383.
- García-Forner, A., & Márquez-Aliaga, A. (2010). Museum of Geology at the University of Valencia (Spain): General aspects. The Third International Palaeontological Congress, IPC3. *The Acquisition, Curation and Conservation of Palaeontological Collections*.
- GBIF (2002). The Global Biodiversity Information Facility, (<http://www.gbif.org>).
- Llorens, C., Futami, R., Covelli, L., Dominguez-Escriba, L., Viu, J.M., Tamarit, D., Aguilar-Rodriguez, J., Vicente-Ripolles, M., Fuster, G., Bernet, G.P., Maumus, F., Munoz-Pomer, A., Sempere, J.M., LaTorre, A. & Moya, A. (2011). The Gypsy Database (GyDB) of Mobile Genetic Elements: Release 2.0 *Nucleic Acids Research (NARESE)* 39 (suppl 1): D70-D74 doi: 10.1093/nar/gkq1061
- Márquez-Aliaga, A. (2010) The Triassic of the Iberian Micro-Plate: The early Mesozoic pre-Jurassic Tethys hinge. *Earth Science Frontiers* 17: 366-368.
- Márquez-Aliaga, A., Delvene, G., García-Forner, A. & Ros, S. (2002). Catálogo de los bivalvos del Triásico depositados en el Museo Geominero (IGME, Madrid). *Boletín Geológico y Minero*. 113(4): 429-444.
- Márquez-Aliaga, A., García-Forner, A., Gil, U. & Verdú F.J. (2009). Tratamiento museístico de los fósiles triásicos de la “Colección Ana Márquez” en el Museo de Geología de la Universitat de València (MGUV) XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología.
- Wilson, E. O. (2000). On the future of conservation biology. *Conservation Biology* 14(1): 1-3.

# HIPSODONCIA EN MAMÍFEROS INSULARES Y LONGEVIDAD. TESTANDO LA HIPÓTESIS A PARTIR DE LA PALEOHISTOLOGÍA DENTAL

Jordana, X.<sup>1</sup>, Marín-Moratalla, N.<sup>1</sup> & Köhler, M.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Departament de Paleobiologia, Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona; xavier.jordana@icp.cat, nekane.marin@icp.cat

<sup>2</sup> ICREA Catalan Institute of Research and Advanced Studies; meike.kohler@icp.cat

## Resumen

La hipsodoncia es una característica común en los mamíferos herbívoros insulares, generalmente asociada a variaciones en la dieta. Recientemente, sin embargo, también ha sido relacionada con variaciones de la duración de la vida. El objetivo del presente trabajo es testar la hipótesis de que la hipsodoncia en los herbívoros insulares evolucionó, en parte, como respuesta al aumento de la longevidad y al retraso de la senescencia, tal como se predice por la disminución de la mortalidad extrínseca de las poblaciones insulares. Concretamente, analizamos la longevidad potencial en el bóvido fósil *Myotragus balearicus*, como paradigma de taxón insular, a partir del estudio de las líneas de crecimiento del cemento dental. Los resultados corroboran que las poblaciones de *M. balearicus* presentaban un retraso de la senescencia y un aumento de la longevidad.

**Palabras claves:** hipsodoncia, longevidad, insularidad, cemento, paleohistología

## Abstract

Hypsodonty is a shared trait in herbivorous insular mammals. It is generally linked to variation in diet. However, recently, it also has been related to variation in life span. The aim of this work is to test the hypothesis that hypsodonty in insular herbivores evolved, in part, as a response to the increased longevity and delayed senescence. This latter is predicted by the decreased extrinsic mortality of insular populations. Specifically, we aim to analyze the potential longevity in the fossil bovid *Myotragus balearicus*, as a paradigm of insular taxa, through the study of tooth cementum layers. The results confirm that *M. balearicus* populations showed delayed senescence and increased longevity.

**Keywords:** hypsodonty, longevity, insularity, cementum, paleohistology

## Introducción

Los ecosistemas insulares son considerados laboratorios de la evolución, pues los organismos evolucionan bajo presiones de selección conocidas: ausencia de predadores, elevada competición intraespecífica y recursos limitados. Como consecuencia de esto, las faunas insulares comparten una serie de características únicas, independientes de la filogenia (Grant, 1998). Una característica que comparten los mamíferos herbívoros insulares, desde elefantes a roedores, es el aumento de la altura de la corona dental (hipsodoncia) en comparación con sus parientes continentales (van der Geer, 2005). Las diferencias de hipsodoncia en los herbívoros generalmente se asocian a variaciones en la dieta y/o en el clima (Mihlbachler et al., 2011). Sin embargo, recientemente también han sido relacionadas con variaciones de la longevidad (Carranza et al., 2004; Veiberg et al., 2007), sugiriendo que la altura de la corona puede estar relacionada no sólo con la dieta, sino también con la duración de la vida.

En un trabajo reciente a partir de la microestructura del esmalte dental (Jordana & Köhler, 2011), mostrábamos que en el bóvido fósil insular *Myotragus balearicus* se había producido un retraso en el desarrollo y la erupción de los molares permanentes, representando el doble del tiempo que en los bóvidos actuales de similar talla corporal. Estas adaptaciones dentales estaban en relación con el enlentecimiento y la extensión del período de crecimiento del esqueleto postcraneal, que indicaba la histología ósea (Köhler & Moyà Solà, 2009). Estas adaptaciones son interpretadas como la evolución hacia un ciclo vital más lento ‘slow life-history’ (retraso de la edad de maduración sexual, mayor longevidad, etc.) en un contexto de ‘density-dependence’ y limitación de recursos.

El objetivo del presente trabajo es testar la hipótesis de que la hipsodoncia en los herbívoros insulares evolucionó, en parte, como respuesta al aumento de la longevidad. Debido a que el desgaste dental es la principal causa de senescencia en ungulados (Gaillard et al., 1993), el aumento de la altura de la corona así como el retraso de la erupción de los molares permite el retraso de la senescencia, el cual está directamente relacionado con el aumento de la longevidad de las poblaciones (Stearns, 1992; Roff, 2002).

Para testar esta hipótesis: 1) analizamos la durabilidad dental y, por tanto, la duración potencial

de vida en *M. balearicus*, a partir del estudio de las líneas de crecimiento del cemento de los molares; y 2) llevamos a cabo un estudio comparativo de los patrones de mortalidad entre poblaciones de *M. balearicus* y poblaciones actuales de bóvidos.

## Métodos

*M. balearicus* es un taxón ideal para el estudio de la evolución a largo plazo de las características vitales de los mamíferos herbívoros bajo condiciones de insularidad, pues representa la última especie de un linaje que evolucionó en completo aislamiento geográfico durante 5 millones de años, desde el Plioceno hasta el Holoceno (Köhler & Moyà-Solà, 2004).

Está ampliamente aceptado que las líneas de crecimiento del cemento dental tienen una periodicidad anual y que por tanto son buenos estimadores de la edad de los animales (Klevezal, 1996). A partir de la relación entre la altura de la corona y las capas de cemento observadas en secciones histológicas de dientes aislados de *M. balearicus*, hemos calculado la durabilidad (en años) de los molares inferiores. La longevidad potencial de *M. balearicus* se ha estimado incorporando los resultados de tiempo de erupción dental obtenidos previamente (Jordana & Köhler, 2011).

Para el estudio de los patrones de mortalidad se obtuvieron datos de erupción y desgaste dental (Grant, 1982) en mandíbulas de dos yacimientos de *M. balearicus*, Cova des Moro y Cova Estreta (Mallorca). La edad de las mandíbulas juveniles fue estimada a partir de los datos obtenidos en Jordana & Köhler (2011) sobre tiempo de erupción de los molares. Para estimar la edad de las mandíbulas adultas (M3 erupcionado), se correlacionó el estadio de desgaste de los M3 según Grant (1982) con la edad estimada a partir de las capas de cemento. Esto permitió establecer intervalos de edad de 5 años para los diferentes grados de desgaste.

## Resultados

La longevidad potencial de *M. balearicus* es excepcional considerando su peso corporal (26 kg), y comparable a la que presentan los bóvidos de mayor talla corporal, como por ejemplo el búfalo africano o el bisonte americano, ambos alrededor de los 600 kg. *M. balearicus* muestra un patrón de

mortalidad caracterizado por una elevada supervivencia juvenil y un retraso de la senescencia en comparación con los bóvidos actuales. La curva de supervivencia de *M. balearicus* muestra claramente que una gran parte de la población alcanzaba edades senescentes.

### Conclusión

Los resultados muestran que las poblaciones de *M. balearicus* presentaban un retraso de la senescencia y un aumento de la longevidad, tal como se predice por la disminución de la mortalidad extrínseca de las poblaciones insulares (Ricklefs, 2010). El mecanismo por el cual se permite el retraso de la senescencia es la extensión de la durabilidad de la serie molar, a partir del aumento de la corona dental y el retraso de la erupción. Este mecanismo puede ser de gran importancia para determinar evidencias de longevidad excepcional en faunas fósiles.

### Agradecimientos

Ministerio de Ciencia e Innovación: X. Jordana, JCI-2010-08157; N. Marín-Moratalla, BES-2009-02641; M. Köhler, CGL2008-06204/BTE. Los autores desean agradecer al Museu Balear de Ciències Naturals (Sóller, Mallorca), y al Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (IMEDEA-CSIC) por el acceso al material de *M. balearicus*.

### Referencias

- Carranza, J., Alarcos, S., Sanchez-Prieto, C.B., Valencia, J. & Mateos, C. (2004). Disposable soma senescence mediated by sexual selection in an ungulate. *Nature* 432(7014): 215-218.
- Gaillard, J. M., Delorme, D., Boutin, J. M., Van Laere, G., Boisubert, B. & Pradel, R. (1993). Roe deer survival patterns—a comparative-analysis of contrasting populations. *J. Anim. Ecol.* 62: 778-791.
- Grant, A. (1982). The use of tooth wear as a guide to the age of domestic animals. In *Ageing and Sexing Animal Bones from Archaeological Sites* (eds. B. Wilson, C. Grigson & S. Payne), pp. 91-108, British Archaeological Reports, British Series 109. Oxford: British Archaeological Reports.
- Grant, P. (1998). Patterns on islands and microevolution. In *Evolution on Islands*. (ed. P.R. Grant), pp. 1-17. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Jordana, X. & Köhler, M. (2011). Enamel microstructure in the fossil bovid *Myotragus balearicus* (Majorca, Spain): implications for life-history evolution of dwarf mammals in insular ecosystems. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 300: 59-66.
- Klevezal, G.A. (1996). Recording structures of mammals: determination of age and reconstruction of life history. Rotterdam: AA Balkema, 274 pp.
- Köhler, M. & Moyà-Solà, S. (2004). Reduction of brain and sense organs in the fossil insular bovid *Myotragus*. *Brain Behav. Evol.* 63(3): 125-140.
- Köhler, M. & Moyà-Solà, S. (2009). Physiological and life history strategies of a fossil large mammal in a resource-limited environment. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 106(48): 20354-20358.
- Mihlbachler, M.C., Rivals, F., Solounias, N. & Semperebon, G.M. (2011). Dietary Change and Evolution of Horses in North America. *Science* 331: 1178-1181.
- Ricklefs, R.E. (2010). Insights from comparative analyses of aging in birds and mammals. *Aging Cell.* 9(2): 273-84.
- Roff, D.A. (2002). Life History Evolution. Sunderland: Sinauer Associates INC. 527 pp.
- Stearns, S.C. (1992). The Evolution of Life Histories. New York: Oxford Univ Press. 249 pp.
- van der Geer, A.E. (2005). Island ruminants and parallel evolution of functional structures. *Quaternaire* 2: 231-240.
- Veiberg, V., Mysterud, A., Gaillard, J.M., Delorme, D., Laere, G.V. & Klein, F. (2007). Bigger teeth for longer life? Longevity and molar height in two roe deer populations. *Biol. Lett.* 3(3): 268-270.



## COMPARATIVE LONG BONE HISTOLOGY OF INSULAR AND CONTINENTAL LEPORIDS: RECONSTRUCTING LIFE HISTORY TRAITS OF *NURALAGUS REX*

Köhler, M.<sup>1,2</sup>, Riyahi, S.<sup>1</sup>, Marín-Moratalla, N.<sup>1</sup>, Jordana, X.<sup>1</sup> & Quintana, J.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Department of Paleobiology, Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain; meike.kohler@icp.cat

<sup>2</sup> Catalan Institute of Research and Advanced Studies (ICREA), Spain

<sup>3</sup> Carrer Gustau Mas, 79, 1er, 07760 Ciutadella de Menorca, Spain

### Resumen

En ecosistemas insulares, la limitación de recursos y la ausencia de depredación crean condiciones ecológicas que desencadenan, entre otras adaptaciones, cambios en *life histories*. Aquí presentamos nuestros resultados preliminares de histología ósea en lepóridos, un grupo con altas tasas de reproducción e intensamente depredado en condiciones continentales. Determinamos dos importantes características de *life history*, la tasa de crecimiento y la edad de madurez, para el conejo fósil gigante insular *Nuralagus rex*, y las comparamos con las *life histories* de los lepóridos continentales *Oryctolagus cuniculus* y *Lepus granandensis*, y del lepórido insular *Pentalagus furnessii*.

**Palabras clave:** *Nuralagus rex*, Paleohistología, insularidad, tasa de crecimiento, edad de madurez

### Abstract

In insular ecosystems, food limitation and lack of predation create special ecological conditions that trigger characteristic shifts in life histories among other adaptations. Here we present our preliminary results from bone histology of leporids, a group that is highly reproductive and intensely predated under continental conditions. We assessed two important life history traits, growth rate and age at maturity, for the fossil giant insular rabbit *Nuralagus rex*, and compared these with life histories of both the continental *Oryctolagus cuniculus* and *Lepus granandensis*, and the insular *Pentalagus furnessii*.

**Keywords:** *Nuralagus rex*, Paleohistology, insularity, growth rate, age at maturity

In continental setting, leporids (hares and rabbits) are exposed to intense predation by mammals, reptiles and birds due to their intermediate body size among preys and to their great abundance. Therefore, they evolved both morphological traits (locomotor system and sense organs) that allow the individual to minimize the risk of being preyed upon and distinctive life history traits to cope with the demographic impact of predation on their populations. Amongst the life history traits, which are subject of the present study, stand out their high rates of reproduction sustained by an early attainment of sexual maturity, their short gestation time, the elevated number of litters per year, and the large number of offspring per litter.

Insular ecosystems, however, are characterized by low predation pressure and resource limitation (Case, 1978; Grant, 1998; Pálcovakc, 2003), which lead to high population densities and intense intra-specific competition. This, in turn, triggers characteristic adaptations to energy saving that increases fitness in insular endemics (Köhler & Moyà-Solà, 2004, 2009; Köhler & Moyà, 2009; Köhler, 2010; Jordana & Köhler, 2011; Marín-Moratalla et al., 2011). The magnitude of the selective forces depends on the size of the island and the distance from the mainland (Lomolino, 2005). On islands, therefore, leporids are expected to show important shifts in life history traits after isolation. *Pentalagus furnesii* is an extant insular rabbit from the semi-tropical Amami Oshima and Tokunoshima islands in the Ryukyu Archipelago, Japan (Yamada & Cervantes 2005). It is regarded as a living fossil due to its presumed primitive characters such as small eyes and ears and short limbs. Little is known about the life history of this rabbit. It is reported to have two litters/year with a mean litter size of only one offspring (Yamada & Cervantes, 2005). Among lagomorphs, longer-lived species are characterized by fewer, larger offspring per season and by delaying maturation (Swihart, 1984). This strongly suggests that *Pentalagus*, with only two offspring per year, attained maturity relatively late and had a long life span. Unfortunately, these life history traits are not yet known for this peculiar insular rabbit.

Today, *Pentalagus furnesii* is ranked as endangered because of habitat loss and introduced predators such as feral cats and dogs, and especially mongooses. The low reproductive rate certainly

contributes to the vulnerability of this species.

*Nuralagus rex* is a giant insular fossil rabbit from the Neogene of Minorca (Balearic Islands, Spain). This rabbit, with an estimated body mass of 12 kg, reduced sense organs and brain size and lost the ability for rapid movements and high running speed (Quintana et al., 2011). The life history of this insular mammal, however, remains unknown. We studied the bone histology of two continental (*Oryctolagus cuniculus*, *Lepus granadensis*) and two insular (extant *Pentalagus furnesii*, fossil *Nuralagus rex*) leporids to investigate the effects of insularity on certain life history traits in this group of mammals, which is highly reproductive and intensively preyed upon under “normal” continental conditions.

### Acknowledgements

We wish to thank R. García-Martínez for the preparation of thin sections. This work was supported by the Spanish Ministry of Science and Innovation (M. Köhler, CGL2008-06204/BTE). N. Marín-Moratalla receives a scholarship from MICINN (BES-2009-02641). X. Jordana holds a grant from the Juan de la Cierva Program of the MICINN (JCI-2010-08157).

### References

- Case, T. J. (1978). A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology* 59(1): 1-18
- Grant, P. R. (1998). Patterns on islands and microevolution. In *Evolution on islands*, ed. P. R. Grant 1-17. Oxford University Press, Oxford.
- Jordana, X. & Köhler, M. (2011). Enamel microstructure in the fossil bovid *Myotragus balearicus* (Majorca, Spain): implications for life-history evolution of dwarf mammals in insular ecosystems. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 300: 59-66.
- Köhler, M. (2010). Fast or slow? The evolution of life history traits associated with insular dwarfing. In *Islands and Evolution*, 19 (eds. V. Pérez-Mellado, and M<sup>a</sup> M. Ramon), pp. 261-279. Institut Menorquí d'Estudis, Recerca.
- Köhler M. & Moyà-Solà S. (2004). Reduction of brain size and sense organs in the fossil insular bovid *Myotragus*. *Brain, Behavior and Evolution* 63: 125-140.

- Köhler, M. & Moyà-Solà, S. (2009). Physiological and life history strategies of a fossil large mammal in a resource-limited environment. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 106(48): 20354-20358.
- Lomolino, M. (2005). Body size evolution in insular vertebrates: Generality of the island rule. *Journal of Biogeography* 32: 1683-1699.
- Marín-Moratalla, N., Jordana, X., García-Martínez, R. & Köhler, M. (2011). Tracing the evolution of fitness components in fossil bovids under different selective regimes. *Comptes Rendus Palevol*: in press.
- Palcovak, E. (2003). Explaining adaptive shifts in body size on islands: A life-history approach. *Oikos* 103: 37-44.
- Quintana J., Köhler M. & Moyà-Solà S. (2011). *Nuralagus rex*, gen. et. Sp. Nov., an endemic insular giant rabbit from the Neogene of Minorca (Balearic islands, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(2): 231-240.
- Swihart, R. K. (1984). Body size, breeding season length, life history tactics of lagomorphs. *Oikos* 43: 282-290.
- Yamada F. & Cervantes F.A. (2005). *Pentalagus furnessi*. *Mammalian species* 782: 1-5.





## LA GROTTA DE VIDA TRIPA: A NEW MIDDLE PLEISTOCENE LOCALITY IN SOUTH-EASTERN FRANCE

Llenas, M.<sup>1,2</sup>, Madurell-Malapeira, J.<sup>1,2</sup>, Nebot, M.<sup>1,3</sup>, González-Mateos, J.<sup>1,3</sup>, Susanna, I.<sup>1,2</sup>, Hernández-Ruiz, T.<sup>1,3</sup>, Pladevall, C.<sup>2</sup>, Ferrandiz-Rovira, M.<sup>2</sup> & Hernández-Martínez, R.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona; manel.llenas@icp.cat, joan.madurell@icp.cat, ivette.susanna@icp.cat

<sup>2</sup> EspeloClub Sabadell, Unió Excursionista de Sabadell. C\ De la Salut 14-16. 08202 Sabadell, Barcelona; info@ues.cat

<sup>3</sup> Federació Catalana d'Espeleologia, Girona 78, 08009 Barcelona; fce\_villalta@icp.cat

### Resumen

A principios del año 2010, paleontólogos del Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP) empezaron la exploración de la cueva de Vida Tripa, localidad recientemente descubierta en los Pirineos franceses. Este yacimiento ha proporcionado hasta la fecha una excelente colección de fósiles de las especies *Ursus deningeri*, *Panthera pardus*, *Crocota crocuta*, y *Canis* sp., entre otras. El estudio preliminar de estos restos ha permitido inferir una edad aproximada correspondiente al Galerense inicial o medio. Estos estadios iniciales del Galerense son poco conocidos en la Europa mediterránea, y el estudio del citado material probablemente ayude a mejorar el conocimiento que se tiene en la actualidad de estas comunidades de mamíferos.

**Palabras clave:** Pleistoceno Medio, Francia, Galerense, *Ursus deningeri*

### Abstract

In the beginning of 2010, palaeontologists of the Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP) began the exploration of a recently discovered cave, called Vida Tripa, located in the French Pyrenees. This locality has proportioned an excellent collection of specimens of *Ursus deningeri*, *Panthera pardus*, *Crocota crocuta* and *Canis* sp., among others. The preliminary study of these faunal remains allows us to infer an early to middle Galerian age for the studied layers. The earliest stages of the Galerian are nowadays poorly known in the Mediterranean Europe and the future study of this material will probably allow to improve the current knowledge of these mammalian communities.

**Keywords:** Middle Pleistocene, France, Galerian, *Ursus deningeri*

## Introduction

In the last years, the climatic shifts associated to the 'Mid-Pleistocene Revolution' (MPR) and their probable effects in the late Early Pleistocene to early Middle Pleistocene mammal communities were a focus of an intense debate (Lisiecki & Raymo, 2007; Kahlke et al., 2010; Madurell-Malapeira et al., 2010; Palombo, 2010). To this regard, the knowledge of latest Early Pleistocene mammal assemblages was recently updated with the publication of several works focused on these mammal communities, especially in the Mediterranean Europe, such as the Vallparadís Section (Iberian Peninsula) and the localities of Untermaßfeld in Germany and Vallonnet in France (Moullé et al., 2006; Kahlke et al., 2010; Madurell-Malapeira et al., 2010). On the other hand, the current knowledge on the earliest Middle Pleistocene mammal communities is nowadays scarce and poorly known, and only recent works in the British Islands (Parfitt et al., 2005 and references therein) shed light on this subject.

In order to update the paleontological and paleoecological knowledge of the effects of the MPR in the early Middle Pleistocene mammal communities, the Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP) began in 2009 an ambitious project focused on the discovery of new Middle Pleistocene sites in the Pyrenees. As a result of this fieldwork, we started in the beginning of 2010 the exploration of a recently discovered cave in south-eastern France. This cavity, called Vida Tripa, has yielded only during this preliminary exploration thousands of specimens of an archaic form of *Ursus deningeri*, and excellent specimens of *Panthera pardus*, *Crocota crocuta* and *Canis* sp.

The initial paleontological work in this new locality permitted to infer an early to middle Galerian age for the studied layers. A future detailed study of this very rich fossil assemblage will probably allow us to improve the current knowledge of the consequences of the last stage of the MPR in the European mammal guilds.

## Regional and geological setting

The Cave of Vida Tripa is located near the town of Villefranche de Conflent (Languedoc-Roussillon, Pyrénées Orientales, France) and included in the Natural French Reserve of the

Pyrénées Catalanes. Regarding the geological context, the cave is infilled in Devonian limestones. The studied fossils are located in the surface of more than 4 km of galleries, where the thickness of Pleistocene layers is probably more than 3 m.

## Results

### (a) Large mammal assemblage

The preliminary work made in the Cave of Vida Tripa permitted the identification of several mammal species, among them: *Ursus deningeri*, *Panthera pardus*, *Crocota crocuta*, *Canis* sp., *Lutra* sp., Cervidae indet., *Ovis* sp., Muridae indet., *Arvicola* sp., Insectivora indet. and Chiroptera indet. The current study of these remains permits to infer an approximate early to middle Galerian, age based on the archaic characters displayed by the *U. deningeri* specimens.

### (b) *Ursus deningeri*

Among the thousands of mammal specimens that actually remain on the galleries surface, the bears are unquestionably the most abundant, not only in fossil remains, but also in large dens excavated in the galleries surface and with hundreds of claw marks in the galleries walls.

Regarding the fossil specimens, the bear remains from the Grotte de Vida Tripa display characters that are usually present in the most archaic *Ursus deningeri* (Madurell-Malapeira et al., 2009), such as: the occasional presence of anterior premolars in the mandible; p4 with simple paraconid and without accessory cusplets; m1 with vertical paraconid, simple protoconid, bicuspid metaconid and bicuspid or tricuspid entoconid; m2 with unicuspid to bicuspid paraconid, bicuspid or tricuspid metaconid and entoconid and with moderated 8-shape outline and finally pentagonal m3 with usually only labial indentation.

## Conclusions

The recently discovered locality of Vida Tripa, located in south-eastern France, has yielded up to now, thousands of specimens of an archaic form of

*Ursus deningeri*, associated with *Panthera pardus*, *Crocuta crocuta* and *Canis* sp., among others. The presence of a long Middle Pleistocene stratigraphical sequence in this cave, will probably shed light in the future on changes that suffered the early to middle Galerian mammalian assemblage during the 'Mid-Pleistocene Revolution'.

### Acknowledgments

We are indebted to the Col·lectiu Conflent Subterrani and the French Government for their support.

### References

- Kahlke, R.D., García, N., Kostopoulos, D.S., Lacomat, F., Lister, A.M., Mazza, P.A.P., Spassov, N. & Titov, V.V. (2010). Western Palaeartic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe. *Quaternary Science Reviews* 30: 1368-1395.
- Lisiecki, L.E. & Raymo, M.E. (2007). Plio-Pleistocene climate evolution: trends and transitions in glacial cycle dynamics. *Quaternary Science Reviews* 26: 56-69.
- Madurell-Malapeira J., Alba, D.M. & Moyà-Solà, S. (2009). Carnivora from the late Early Pleistocene of Cal Guardiola (Terrassa, Vallès-Pendès Basin, Catalonia, Spain). *Journal of Paleontology* 83: 969-974.
- Madurell-Malapeira, J., Minwer-Barakat, R., Alba, D.M., Garcés, M., Gómez, M., Aurell-Garrido, J., Ros-Montoya, S., Moyà-Solà, S. & Berástegui, X. (2010). The Vallparadís section (Terrassa, Iberian Peninsula) and the latest Villafranchian faunas of Europe. *Quaternary Science Reviews* 29: 3972-3982.
- Moullé, P.E., Lacomat, F. & Echassoux, E. (2006). Apport des grands mammifères de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France) à la connaissance du biochronologique de la seconde moitié du Pléistocène inférieur d'Europe. *L'Anthropologie* 110: 837-849.
- Palombo, M.R. (2010). A scenario of human dispersal in the northwestern Mediterranean throughout the Early to Middle Pleistocene. *Quaternary International* 223-224: 179-194.
- Parfitt, S.A., Barendregt, R.W., Bred, M., Candy, I., Collins. M.J., Coope, G.R., Durbridge, P., Field, M.H., Lee, J.R., Lister, A.M., Mutch, R., Penkman, K.E.H., Preece, R.C., Rose, J., Stringer, C.B., Symmons, R., Whittaker, J.E., Wymer, J.J. & Stuart, A.J. (2005). The earliest record of human activity in northern Europe. *Nature* 438: 1008-1012.



## THE SMALL VERTEBRATE ASSEMBLAGE FROM THE LATE PLEISTOCENE OF THE COVA DELS XARAGALLS (VIMBODÍ, PARATGE NATURAL DE POBLET, TARRAGONA)

López-García, J.M.<sup>1,2</sup>, Blain, H.-A.<sup>1,2</sup> & Bennàssar, M.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> IPHES, Institut Català de Paleoeecologia Humana i Evolució Social, C/Escorxador s/n, 43003 Tarragona; jmlopez@iphes.cat, hablain@iphes.cat, mlluc@prehistoria.urv.cat

<sup>2</sup> Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili (URV), Avinguda de Catalunya 35, 43002 Tarragona.

### Resumen

La Cova dels Xaragalls es un pequeño sistema kárstico abierto, situado en Vimbodí (Tarragona, Cataluña). Las excavaciones realizadas desde 2008 han puesto de manifiesto una secuencia estratigráfica del Pleistoceno Superior. En este trabajo se presentan los datos paleoambientales de esta sucesión en base a la asociación de microvertebrados. Los resultados obtenidos a lo largo de la secuencia indican que un paisaje de bosque abierto era el dominante a lo largo de la misma. Dicho bosque se encontraba más desarrollado durante periodos “cálidos”, mientras que en periodos “fríos” el ambiente era más húmedo. Se han realizado comparaciones con curvas isotópicas marinas, proporcionando un escenario para los cambios paleoambientales que ocurrieron durante el Pleistoceno Superior en el área boscosa de los alrededores de la Cova dels Xaragalls.

**Palabras clave:** micromamíferos, herpetofauna, evolución del bosque, Pleistoceno Superior, Península Ibérica

### Abstract

The Cova dels Xaragalls is a small open karst system, located in the municipality of Vimbodí (Tarragona, Catalonia). The excavations starting in 2008 have highlighted a deep Late Pleistocene stratigraphical sequence. In this paper, we present the palaeoenvironmental reconstructions of this succession on the basis of the small-vertebrate assemblages. The results obtained along the sequence indicate that the landscape had open-woodland habitats in the vicinity of the cave, with wet locales in the surrounding area. Woodland habitats were dominant throughout the sequence, but were more developed during “warm” periods, whereas during “cold” periods the environment was slightly more humid. Comparisons were made with global marine curves, providing a scenario for the palaeoenvironmental changes that occurred during the Late Pleistocene in the woodland areas surrounding the Cova dels Xaragalls.

**Keywords:** small mammals, herpetofauna, forest evolution, Late Pleistocene, Iberian Peninsula

## Introduction

The Cova dels Xaragalls is a small open karstic system composed of Mesozoic fractured carbonate limestone. Its UTM coordinates are X0337448 Y548127, and it is located in the municipality of Vimbodí at 590 m.a.s.l. (FIG. 1). This limestone outcrop of the cave is a slip deposit formed by gravity on a slope composed of Palaeozoic schists and constitutes an isolated rocky mass (Pujadas Ferrer, 1985). The cave is located on the right bank of the headwaters of the Riu Sec. The limestone outcrop is small and has been mapped on the northeast slope of the Prades Mountains (Solé Sabarís et al., 1975).

Current access to the cave is through an artificial entrance. Inside the cavity, an extensional plane constituted by fractures contains Pleistocene deposits. Our work has sought to document the findings in these deposits, located principally in one gallery which we called the “Sala Gran” (FIG. 1). This is a subhorizontal conduit produced by an extensional plane du-

ring the phreatic evolution of the cave (Palau & Pallisé, 2006). The sampling of the outcrop was organized in lithological layers at depths of 10 cm in sections east of squares J3 and J4. In this outcrop two sedimentary units have been identified: unit 1 is composed of gravel and blocks with a clastic support, poorly organized to stratified, and a structure filled with red sandy clays with fossils. This unit contains layers C1 to C4. Layer C1 (sterile) presents a stalagmite which covers blocks and semi-filled gravel. A sample obtained from this stalagmite, has been dated by the U/Th method to 13,723 ±99 years BP. A *Pinus* type *sylvestris* charcoal from layer C4 has been dated by  $^{14}\text{C}$  AMS to 45,120-48,240 cal BP (UGAMS-8123); unit 2 is composed of gravel, limestone rocks with clastic support, and lithostratigraphic units with coarsening grains. This unit contains the lithostratigraphic layers C5 to C8. An undetermined charcoal from layer C6 has been dated, providing an age out of the  $^{14}\text{C}$  method range, which may mean that it is older than 43,500 years BP (Vallverdú et al., in press).

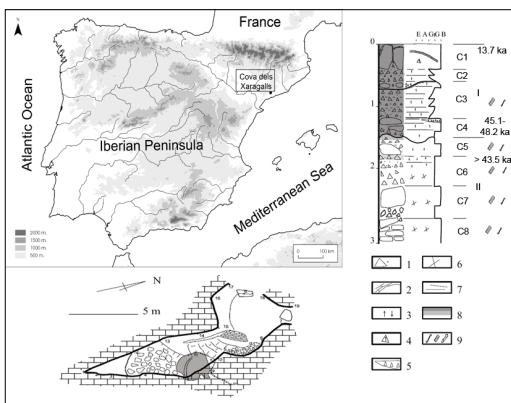


FIG. 1. Above-left: location of the Cova dels Xaragalls in the Iberian Peninsula. Below-left: topographical map of the Sala Gran of the Cova dels Xaragalls; grey colour indicates the excavated area. Right: Stratigraphy of the sampled outcrop in the Sala Gran of the Cova dels Xaragalls. 1: angular limestone gravel and sands, 2: stalagmite, 3: normal and reverse grading, 4: vertical clast, 5: open groove structure filled with gravel, 6: massive internal stratification, 7: horizontal stratification, 8: filled structure, half filled and open, 9: archaeopalaeontological remains (bones and charcoals).

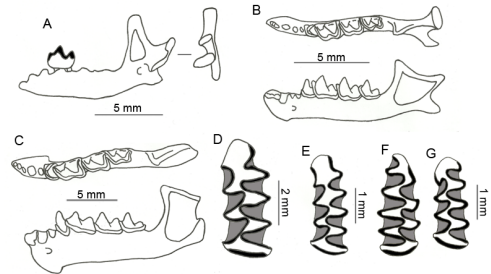


FIG. 2. Small mammal remains from the Cova dels Xaragalls. A: right mandible of *Neomys fodiens* (lingual and posterior views) from layer C7; B: left mandible of *Plecotus* gr. *auritus-austriacus* (occlusal and buccal views) from layer C5; C: left mandible of *Nyctalus lasiopterus* (occlusal and buccal views) from layer C6; D: left m1 of *Arvicola sapidus* (occlusal view) from layer C5; E: left m1 of *Microtus* (*Terricola*) *duodecimcostatus* (occlusal view) from layer C6; F: right m1 of *Microtus* (*Iberomys*) *cabrerae* (occlusal view) from layer C6; G: left m1 of *Chionomys nivalis* (occlusal view) from layer C4.

## Material and methods

### (a) Small-vertebrate sorting and palaeontological study

The small-vertebrate fossil remains used for this study consist of disarticulated bone fragments and teeth collected by screen-washing, using superimposed 5 and 0.5 mm mesh screens. Sediments were recovered from a surface of approximately 1 m<sup>2</sup> along the shaft sequence and divided into 8 samples in accordance with the lithostratigraphy. This assemblage includes a total of 670 fragments that correspond to a minimum number of 265 individuals, representing at least 24 taxa (FIG. 2-3): *Alytes obstetricans*, *Pelodytes* cf. *punctatus*, *Bufo bufo*, *Anguis fragilis*, *Coronella girondica*, *Vipera* cf. *latasti*, *Arvicola sapidus*, *Microtus arvalis*, *M. agrestis*, *M. (Iberomys) cabrerae*, *M. (Terricola) duodecimcostatus*, *Chionomys nivalis*, *Apodemus sylvaticus*, *Eliomys quercinus*, *Sorex* sp., *Sorex minutus*, *Neomys fodiens*, *Crocidura russula*, *Talpa europaea*, *Myotis nattereri*, *Rhinolophus* gr. *euryale-mehelyi*, *Plecotus* gr. *auritus-austriacus*, *Miniopterus schreibersii* and *Nyctalus lasiopterus*. The determination of this material rests principally on the best diagnostic elements. Moreover, the fossils were grouped using the minimum-number-of individuals (MNI) method, by means of which we determined the sample (i.e. from each level) by counting the best diagnostic elements, taking into account, whenever possible, side and (for amphibians) sex.

### (b) Palaeoenvironmental reconstruction

In order to reconstruct the palaeoenvironment at the Cova dels Xaragalls, we use the method of habitat weightings (see Andrews, 2006), distributing each small-vertebrate taxon in the habitat(s) (in accordance with Blain et al., 2008, among others) where it can be found at present in the Iberian Peninsula. The “Ch1&Ch2” and “Ch3” curves were obtained from the percentage representation of the MNI by means of the classification of our taxa according to chorotypes established previously by López-García et al. (2010).

### (c) Small-vertebrate taphonomy

The alterations caused by digestion found in incisors, molars and femurs indicate that the accumulation of micromammals is associated with predation.

By contrast, no signs of digestion have been found in the amphibians and reptiles of levels C6 or C7. It is possible that these individuals might have used the cave as a place of hibernation or aestivation.

The signs of digestion and the degree of alteration observed suggest that the predator have been a nocturnal bird of prey similar to a little owl (*Athene noctua*). This species of owl is considered an opportunist, feeding on reptiles, amphibians and micromammals (Delibes et al., 1984). Accordingly, it can be affirmed that the represen-

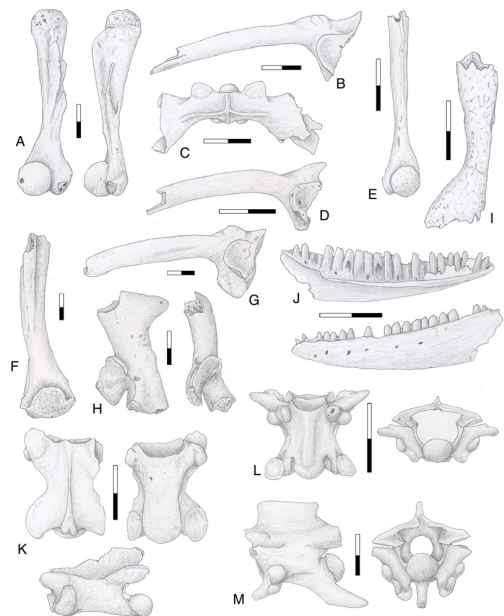


FIG. 3. Amphibians and squamate reptiles from the Cova dels Xaragalls. A-C: *Alytes obstetricans*. A: right humerus (ventral and posterior views) from layer C6; B: left ilium (lateral view) from layer C7; C: sacrum (dorsal view) from layer C7. D and E: *Pelodytes* cf. *punctatus*. D: left ilium (lateral view) from layer C7; E: left humerus of female (ventral view) from layer C6. F-H: *Bufo calamita*. F: left humerus of female (ventral view) from layer C6; G: left ilium (lateral view) from layer C8; H: right scapula (dorsal and posterior views) from layer C6. I and J: *Lacertidae* indet. I: frontal (dorsal view) from layer C4; J: dentary (lingual and lateral views) from layer C4. K: *Anguis fragilis*, trunk vertebra (dorsal, ventral and left lateral views) from layer C4. L: *Coronella girondica*, trunk vertebra (ventral and posterior views) from layer C8. M: *Vipera* cf. *latasti*, anterior trunk vertebra (left lateral and posterior views) from layer C4. All scales = 2 mm.



ted taxa are a reflection of the community that lived there at the time.

## Results and discussion

The Marine Isotopic Stage 3 (MIS3) is characterized by a dynamic that alternates between phases of forest development and the expansion of semi-arid areas in accordance with the warming and cooling, respectively, of the marine surface temperatures. The peaks detected in the Cova dels Xaragalls sequence can be correlated with the fluctuations (interstadials and Heinrich events) produced during MIS3.

### (a) Interstadial 15 or 16 (IS15 or 16)

The small-vertebrate study of layer C8 establishes that this layer is climatically characterized by a high representation of Mediterranean taxa (Chorotype 3) and a relatively high proportion of species linked with open humid meadows (FIG. 4). All these data, together with the dating of layer C6 to over 50 ka BP, lead us to believe that layer C8 is probably related with a warm and relatively dry period, Interstadial 15 or 16 (IS15 or 16).

### (b) Interstadial 13 or 14 (IS13 or 14)

Layer C5 is climatically characterized according to the small-vertebrate analysis by a high representation of Mediterranean taxa (Chorotype 3) and a high proportion of species related with open dry meadows (FIG. 4). Taking into account that layer C5 is older than 48 ka BP, the data obtained lead us to believe that this layer is probably related with a warm and dry period, Interstadial 13 or 14 (IS13 or 14).

### (c) Heinrich Event 5 (H5)

Layers C4-C3 are climatically characterized by a high representation of mid-European taxa (Chorotype 1 and 2), relatively high proportions of species related with open humid meadows, and a decrease in the percentage representation of woodland taxa (FIG. 4). Taking into account that layer C4 is dated to ca. 45-48 ka BP, the data obtained lead us to believe that this layer is probably related with a cold and humid period, Heinrich Event 5 (H5).

## Conclusions

The sequence of the Cova dels Xaragalls is one of the few complete stratigraphic series from the first half of the Late Pleistocene (ca. 60 to 40 ka BP) in the Iberian Peninsula. The small-vertebrate remains from the Cova dels Xaragalls are composed by a total of 2181 fragments, of which 670 are identified to genus or species level. They correspond to a minimum of 265 small-vertebrate specimens, representing at least 24 taxa, including toads, lacerids, snakes, insectivores, bats and rodents. The animal responsible for the assemblage may have been a nocturnal bird of prey similar to *Athene noctua*. According to the small-vertebrate assemblage, the palaeoenvironment seems to have been relatively closed and varyingly humid throughout the Cova dels Xaragalls sequence.

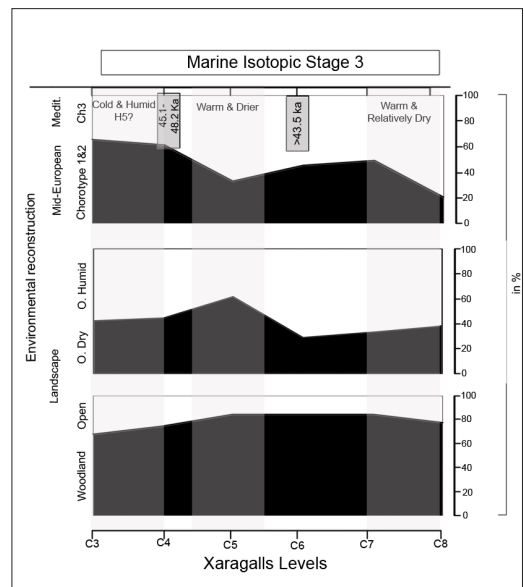


FIG. 4. Proposed correlation of the quantitative (environmental curves) data for the Cova dels Xaragalls. From top to bottom: representation of the small vertebrates associated with Mediterranean (C3) and mid-European (C1&2) requirements; representation of the small vertebrates associated with open dry and open humid environments; representation of the small vertebrates associated with woodland and open meadows. The separation line of the curves represents the average values obtained for each layer of the Cova dels Xaragalls.

The more humid periods correspond to the cold periods (layers C4-C3). During the “warm” periods (layers C8 and C5), by contrast, open dry meadows are well developed.

### Acknowledgments

We should like to thank the staff of the “Parc d’Interès Nacional de Poblet” for their assistance, the city council of Vimbodí for their aid with the fieldwork and the wine producer “Torres” group, especially the manager of the property, for facilitating access to the cave.

This paper is part of projects CGL2009-07896, HAR2008-01984, CGL2009-12703, SGR2009-324, SGR2009-188 and SGR2009-813. J.M.López-García has been supported by a postdoctoral grant from the Juan de la Cierva Subprogram (JCI-2009-04026), with the financial sponsorship of the Spanish Ministry of Science and Innovation.

### References

- Andrews, P. (2006). Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 241: 572-589.
- Blain, H.-A., Bailon, S. & Cuenca-Bescós, G. (2008). The Early–Middle Pleistocene palaeoenvironmental change based on the squamate reptile and amphibian proxy at the Gran Dolina site, Atapuerca, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 261: 177-192.
- Delibes, M., Brunnet-Lecomte, P. & Mañez, M. (1984). Datos sobre la alimentación de la lechuga común (*Tyto alba*), el búho chico (*Asio otus*) y el mochuelo (*Athene noctua*) en una misma localidad de Castilla la Vieja. *Ardeola* 30: 57-63.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Allué, E., Bañuls, S., Bargalló, A., Martín, P., Morales, J.I., Pedro, M., Rodríguez, A., Solé, A. & Oms, F.X. (2010). First fossil evidence of an “interglacial refugium” in the Pyrenean region. *Naturwissenschaften* 97: 753-761.
- Palau, R. & Pallisé, J. (2006). Ressenya de quatre fenòmens càrstics a la zona limítrofa del PNIN de Poblet. In *Actes de les segones jornades sobre el bosc de Poblet i les muntanyes de Prades* (eds. Valley, A., Grau, J.M.T. & Ribera, C.), pp. 289-316. L’Espluga del Francolí: Generalitat de Catalunya.
- Pujadas Ferrer, J. (1985). Lliscament gravitacionals i olistons en el sector nord oriental de la Serra de Prades. *Aplecs de Treballs* 7: 31-46.
- Solé Sabarís, L., Solé Sugrañes, L., Calvet, J. & Pocoví, A. (1975). Memoria explicativa del Mapa geológico de España 1: 50000. Espluga del Francolí. Madrid: IGME.
- Vallverdú, J., López-García, J.M., Blain, H.-A., Saladié, P., Uzquiano, P., Bischoff, J. & Vaquero, M. (in press). El Pleistocè de la Cova dels Xaragalls. In *III Jornades sobre el bosc de Poblet i les muntanyes de Prades*.



# EARLY STEPS TOWARDS THE CAVE BEAR LINEAGE: LATE EARLY PLEISTOCENE REMAINS OF *URSUS DENINGERI* FROM THE VALLPARADÍS SECTION (TERRASSA, VALLÈS-PENEDÈS BASIN, NE IBERIAN PENINSULA)

Madurell-Malapeira, J.<sup>1</sup>, Alba, D.M.<sup>1</sup>, Aurell-Garrido, J.<sup>1</sup> & Moyà-Solà, S.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, Edifici ICP, Campus de la UAB s/n, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain; joan.madurell@icp.cat

<sup>2</sup>ICREA at Institut Català de Paleontologia and Unitat d'Antropologia Biològica (Dept. BABVE), Universitat Autònoma de Barcelona, Edifici ICP, Campus de la UAB s/n, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain

## Resumen

Según la opinión de diferentes autores, los linajes de los osos pardos y los osos de las cavernas están presentes en Europa a finales del Pleistoceno Inferior. Sin embargo, la asignación taxonómica concreta de los restos disponibles es aún controvertida. La evidencia descrita aquí, proveniente de la sección de Vallparadís (Terrassa, Cuenca del Vallès-Penedès), ayudará a resolver esta interesante cuestión.

**Palabras clave:** Villafranchiense, Pleistoceno Inferior, *Ursus*, Vallparadís, Península Ibérica

## Abstract

According to the opinion of several authors, the brown and cave bear lineages were present in Europe by the late Early Pleistocene. Nevertheless, the particular taxonomic attribution of the available specimens remains controversial. The evidence reported here from the Vallparadís Section (Terrassa, Vallès-Penedès Basin) will shed new light into this interesting topic.

**Keywords:** Villafranchian, Early Pleistocene, *Ursus*, Vallparadís, Iberian Peninsula

## Introduction

The origin of the cave bear lineage, including its divergence time from the arctoid group, remains controversial. The pioneering works by Björk Kurtén placed the divergence between these lineages in the late Villafranchian (Kurtén, 1976). Nevertheless, during the last years, the description of new material from the late Early Pleistocene localities of Untermassfeld (Germany), Deutch-Altenburg (Austria), Vallonnet (France), and Trinchera Dolina, Cal Guardiola and Vallparadís Estació (Spain) has apparently revealed the presence of both lineages during the Epivillafranchian (ca. 1 Ma) (Moullé, 1992; Musil, 2001; García & Arsuaga, 2001; Rabeder et al., 2010; Madurell-Malapeira et al., 2009, 2010). This is congruent with recent genetic studies, indicating a younger divergence time, before the Jaramillo subchron (Loirelle et al., 2001; Hofreiter et al., 2002; Krause et al., 2008).

According to the opinion of several authors, the oldest cave bear remains would come from the Vallonnet Cave, with an estimated age of 1 Ma (Moullé, 1992), whereas the earliest brown bears would come from the Late Villafranchian (ca. 1.3-1.5 Ma) locality of Deutch-Altenburg (Rabeder et al., 2010). However, available descriptions and hypotheses were based on partial dentognathic material and only a few complete postcranial remains. Here we report several late Early Pleistocene mandibular specimens from different layers of the Vallparadís section, which have an estimated age ranging from 1.0 to 0.8 Ma and are attributed to a primitive form of *Ursus deningeri* (Madurell-Malapeira et al., 2010).

## Material and methods

### (a) The described sample

The material of *Ursus deningeri* described here was recovered from several layers of the Vallparadís section (Terrassa, Vallès-Penedès Basin): layer D7 of the Cal Guardiola local section (0.8 Ma) and layers 7 and 12 of the EVT local section (0.83 and 1.0 Ma, respectively) (Madurell-Malapeira et al., 2010). This material is housed at the ICP.

### (b) Abbreviations

ICP, Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona

(Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain); EVT, Vallparadís Estació local section (Terrassa, Barcelona, Spain); IPS, collections of the ICP.

## Systematic paleontology

Order CARNIVORA Bowditch, 1821

Family URSIDAE Gray, 1825

Genus *Ursus* Linnaeus, 1758

*Ursus deningeri* Von Reichenau, 1904

### (a) Referred specimens

Cal Guardiola Layer D7: IPS14950, two complete hemimandibles with left c1-p1-m1-m2 series and right c1-p4-m1-m2-m3 series, belonging to a single individual.

Vallparadís Estació Layer 7: EVT920, right mandibular corpus with c1-p4-m1-m2-m3 series; EVT842+843, partial left mandibular corpus and complete ramus with c1-m1-m2-m3 series; EVT13203, partial right mandibular corpus; EVT5058, partial left mandibular ramus; EVT20234, partial left mandibular corpus; EVT12280, partial left mandibular corpus with c1; EVT11277, partial left mandibular corpus with c1-p4-m1-m2-m3 series.

Vallparadís Estació Layer 12: EVT24680, complete left hemimandible with c1 and p4; EVT20710, partial right mandibular corpus with c1-m1-m2-m3 series; EVT20711, partial left mandibular corpus with c1-p4-m1-m2.

### (b) Description

The mandibles are long and stoutly built, displaying a deep masseteric fossa. The temporal insertions are low on the medial aspect of the ramus and display marked grooves and ridges. The lateral pterygoid insertions are well developed and project caudo-ventrally. The median pterygoid insertions are large, rectangular and extend caudally. The angular process, in lateral view, is horizontally oriented below the level of the mental foramina. The crista coronoidea is slightly caudally inclined. The superior semilunaris incision is vertical. The mandibular condyle is laterally expanded, cylindrical and situated at about the alveolar level when the tooth row is oriented horizontally. The ramus is low and slightly inclined caudally. The lower profile of the corpus in lateral view is slightly convex.

All the mandibular specimens preserve the p1, while the p2 is only present in a single specimen from EVT Layer 12 (EVT24680). On the other hand, the p3 is always present in specimens from EVT layer 12, and it is also present in EVT13203 and EVT920 from EVT layer 7. The four available p4 display an elliptical and bucco-lingually narrow occlusal outline. The occlusal morphology of the m1 is characterized by a vertical paraconid, a sharp protoconid, a bicuspid metaconid and a unicuspid hypoconid. The m2 displays a simple protoconid, a tricuspid metaconid and a bicuspid or tricuspid entoconid. The occlusal outline of the m2 is slightly constricted at the trigonid-talonid junction, the talonid being bucco-lingually wider than the trigonid. The m3 displays a pentagonal occlusal outline in four of the available specimens, with a slight indentation on the disto-lingual corner of the crown in IPS14950.

## Discussion

The described *Ursus dentognathic* remains from the Vallparadís section display a mixture of primitive (arctoid) and derived (speleoid) characters, like other late Early Pleistocene ursid specimens from the Vallonnet Cave and Trinchera Dolina (Moullé, 1992; García & Arsuaga, 2001).

In a previous work focused on the carnivores from the Cal Guardiola local section (Madurell-Malapeira et al., 2009), we attributed the studied ursid remains to a primitive form of *Ursus deningeri*, which would be slightly more derived than the Vallonnet population. The new material from the Vallparadís local section shows that the post-Jaramillo ursids from Terrassa display few speleoid features, thus being more derived than the Vallonnet and Trinchera Dolina specimens. On the contrary, the Jaramillo ursids from Vallparadís retain several primitive features that are also present in the Vallonnet and Gran Dolina material, such as the presence of the mesial/rostral premolars, the m1 with a simple protoconid, a bicuspid metaconid and a unicuspid hypoconid, and the pentagonal outline of the m3, among others. Finally, the pre-Jaramillo ursids remains from Untermassfeld and Deutch-Altenburg, retain the primitive arctoid features of *Ursus etruscus* but displaying a larger size that is comparable to the Middle Pleistocene *Ursus deningeri* (Musil, 2001; Rabeder et al., 2010).

To sum up, the bear material from the Vallparadís section records the known morphological variability of the Jaramillo and post-Jaramillo Early Pleistocene bears of Europe. The Vallparadís ursids therefore retain several primitive features, further displaying more or less derived speleoid features, depending on each specimen and chronology. It is our contention that all the ursid remains from Terrassa most likely belong to the cave bear lineage, although more research would be required in order to rigorously test this hypothesis.

## Conclusions

The attribution of late Early Pleistocene ursid remains to either the brown or the cave bear lineage has been a long-debated topic during the last years. Following the opinion of several authors, both lineages would have been present in Europe by that time. Nevertheless, the evidence reported here, from the Vallparadís section, records the whole variability of the Jaramillo and post-Jaramillo ursid remains previously known from Europe, showing a mixture of primitive and derived characters although apparently already belonging to the cave bear lineage. Further research, as well as the study of additional (as yet unprepared) ursid remains from Vallparadís will undoubtedly help to decipher this interesting topic in the future.

## References

- García, N., & Arsuaga, J.L. (2001). *Ursus dolinensis*: a new species of Early Pleistocene ursid from Trinchera Dolina, Atapuerca (Spain). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Paris* 332: 717-725.
- Hofreiter, M., Capelli, C., Krings, M., Waits, L., Conard, N., Münzel, S., Rabeder, G., Nagel, D., Paunovic, M., Jambresic, G., Meyer, S., Weiss, G., & Pääbo, S. (2002). Ancient DNA analyses reveal high mitochondrial DNA sequence diversity and parallel morphological evolution of Late Pleistocene cave bears. *Molecular Biology and Evolution* 19: 1244-50.
- Krause, J., Unger, T., Noçon, N., Malaspinas, A. S., Kokotronicis, S., Stiller, M., Soibelzon, S., Spriggs, H., Dear, P., Briggs, A., Bray, S., O'Brien, S., Rabeder, G., Matheus, P., Cooper, A., Slatkin, M., Pääbo, S., & Hofreiter, M. (2008). Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of

- extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene boundary. *BMC Evolutionary Biology* 8: 220.
- Kurten, B. (1976). The cave bear story. Life and death of a vanished animal. 163 pp. Columbia University Press, New York.
- Loreille, O., Orlando, M., Patou-Mathis, M., Philippe, M., Taberlet, P. & Hanni, C. (2001). Ancient DNA analysis reveals divergence of the cave bear *Ursus spelaeus* and brown bear *Ursus arctos* lineages. *Current Biology* 11: 200-203.
- Madurell-Malapeira, J., Alba D.M. & Moyà-Solà, S. (2009). Carnivora from the late Early Pleistocene of Cal Guardiola (Terrassa, Vallès-Pendès Basin, Catalonia, Spain). *Journal of Paleontology* 83: 969-974.
- Madurell-Malapeira, J., Minwer-Barakat, R., Alba, D.M., Garcés, M., Gómez, M., Aurell-Garrido, J., Ros-Montoya, S., Moyà-Solà, S. & Berástegui. (2010). The Vallparadís section (Terrassa, Iberian Peninsula) and the latest Villafranchian faunas of Europe. *Quaternary Science Reviews* 29: 3972-3982.
- Moullé, P.E. (1992). Les grands mammifères du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonet (Roquebrunne, Cap Martin, Alpes Maritimes). Étude paléontologique des Carnivores, Equidae, Suidae et Bovidae. Ph.D. dissertation, Muséum National d'Historie Naturelle, Paris.
- Musil, R. (2001). Die Ursiden-Resten aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld. In *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)* (ed. R. D. Kahlke), pp. 557-587. Bonn: Römisch-Germisches Zentralmuseum.
- Rabader, G., Pacher, M., & Withalm, G. (2010). Early Pleistocene Bear remains from Deutch-Altenburg (Lower Austria). *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, Band 17, Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Vienna. 116 pp.

## DOMUS: UN RETO HACIA LA ADAPTACIÓN DE COLECCIONES PALEONTOLÓGICAS

Mampel, L.<sup>1</sup>, Espílez, E.<sup>1</sup>, Lorente, M.<sup>2</sup>, Fabre, J.<sup>2</sup> & Alcalá, L.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis, Avda. Sagunto s/n, 44002, Teruel; mampel@fundaciondinopolis.org)

<sup>2</sup> Dirección General de Patrimonio Cultural (Gobierno de Aragón), Avda. Gómez Laguna, 25, 6ª planta, 50009, Zaragoza; domus@aragon.es

### Resumen

El sistema de Documentación y Gestión Museográfico DOMUS, promovido por el Ministerio de Educación, Cultura y Deporte de España, ha supuesto un reto para el Museo Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis a la hora de establecer una primera propuesta de adaptación para la inclusión de colecciones de contenido paleontológico. Aunque todavía está en plena fase de implantación, ya es posible acceder a una parcela de la colección total del Museo a través de distintas plataformas en línea, constituyendo un recurso docente de libre acceso.

**Palabras clave:** DOMUS, museo, paleontología, TIC, enseñanza de las ciencias

### Abstract

DOMUS is an Integrated System of Documentation and Museum Management promoted by the Ministerio de Educación, Cultura y Deporte de España. It has been a challenge for Museo Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis to suggest how to include collections with palaeontological content in this programme. Although it is still being implemented, part of the complete Museum collection is accessible via different online platforms, and thus it is an open access teaching resource.

**Keywords:** DOMUS, museum, palaeontology, ICT, science education



## Introducción

Desde hace algunos años el Sistema Integrado de Documentación y Gestión Museográfica DOMUS se ha ido incorporando a un numeroso conjunto de Museos españoles. El sistema se ha desarrollado por el Ministerio de Cultura e implantado en varios museos aragoneses mediante un convenio con el Departamento de Educación Cultural y Deporte del Gobierno de Aragón. Su objetivo consiste en contribuir a la difusión del patrimonio cultural español en general, y aragonés en particular, además de servir como apoyo a la gestión íntegra del mismo (Lorente & Fabre, 2009).

Entre los museos de contenido científico, el Museo Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel Dinópolis (FCPTD) -que forma parte de ICOM (International Council of Museums) y ECSITE (European Network of Science Centres and Museums)-, fue pionero en esta Red, lanzando la primera propuesta de adaptación y exhibición de material paleontológico en DOMUS, incorporando un nuevo tipo de fondo museográfico compuesto por fósiles y otros elementos relacionados (como reproducciones o reconstrucciones paleontológicas) (Fabre & Lorente, 2009).

## Objetivos

Una de las metas del sistema DOMUS reside en poner a disposición de la sociedad un catálogo global de acceso libre y gratuito en línea para la consulta de colecciones. Hoy en día este objetivo ha cristalizado y es una realidad pudiendo acceder a través de Internet a una selección, entre otros, de fósiles del Museo FCPTD desde portales como: [www.aragon.es](http://www.aragon.es) y [www.patrimonioculturaldearagon.com](http://www.patrimonioculturaldearagon.com), la Red Digital de Colecciones de Museos de España (CER.es) del Ministerio de Cultura, o a través de repositorios culturales -espacios donde se almacena y mantiene información- digitales tanto nacionales (HISPANA) como europeos (EUROPEANA).

Pero para llegar a cumplir este objetivo primero fue necesario adaptar el modelo de inventario general existente en el Museo FCPTD de acuerdo a las normas establecidas por el sistema -que se fundamenta en el Informe de una comisión de expertos (Carretero et al., 1996)-, de modo que la colección lograra un registro compatible con la estructura de la aplicación, facilitando la posibilidad de intercambiar y compartir información entre los diferentes centros en DOMUS.

The screenshot displays the DOMUS web interface. At the top, there are logos for the Government of Aragón and the CER.es network. Below the navigation bar, search filters and sorting options are visible. The main content area shows two search results for fossil specimens, each with a thumbnail image and a list of metadata.

Museo	Inventario	Objeto / Documento	Contexto Cultural / Estilo	Lugar de Procedencia
Museo Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel	CPT00134	Completo	Fanerozoico Mesozoico Cretácico Cretácico Inferior	Aragón
Museo Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel	CPT00135	Completo	Aptense Fanerozoico Mesozoico Cretácico Cretácico Inferior	Aragón

FIG 1. Una parte de la colección paleontológica del Museo Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis está disponible como recurso en línea y de acceso libre (FCPTD y Gobierno de Aragón).

## Metodología

En primer lugar fue necesario plantear un estudio de viabilidad para comprobar la adaptación (tras descartar la opción de migración) de un tipo de colección (paleontológica), atípica hasta el momento, al sistema. Más tarde se puso en marcha una propuesta de diseño con el fin de establecer relaciones de correspondencia entre los campos normalmente empleados en colecciones paleontológicas (rangos taxonómicos, edad geológica, etc.) (Alcalá et al., 1996; Becerra et al., 1991, 1992) y los existentes por defecto en DOMUS (Fabre & Lorente, 2009).

Una vez consideradas las peculiaridades y características de la base de datos existente en el Museo, se estableció una propuesta de adaptación al uso de la aplicación informática que ejecuta el Sistema Domus. Antes de poder llegar a cumplimentar las fichas de catalogación en la aplicación todavía sería necesario desarrollar la estructura completa del Museo (basada en la definición de su distribución espacial: edificios, diferentes zonas en éstos, elementos de almacenaje de estas zonas, etc.), signaturas (indicadores que permitan la localización topográfica de cada elemento) y la elaboración parcial de tesauros.

Para poder realizar un primer inventario general básico se estableció la inclusión de un mínimo de campos a implementar (Fabre & Lorente, 2009): identificación (inventario, número de objetos, numeración propia, definición, ubicación topográfica, características técnicas, clasificación taxonómica -cuya adaptación en DOMUS ha constituido uno de los elementos más arduos debido a los distintos tipos de clasificación existentes y a los campos predeterminados del sistema-, elemento anatómico...), descripción (lugar geográfico, procedencia, edad, datación, dimensiones, bibliografía...) y datos administrativos.

## Resultados

Actualmente el Museo FCPTD se encuentra en pleno proceso de adaptación e implementación de datos. No obstante, a través de un sistema de búsqueda abierto, se puede tener acceso a un conjunto de fósiles disponibles en las colecciones del Museo (FIG. 1). La ficha completa de cada uno (FIG. 2) incluye información libre sobre el número de inventario general necesario para su identificación, datos sobre la clasifi-



**GOBIERNO DE ARAGON**

**Patrimonio Cultural**  
Colecciones de museos aragoneses en red



Museo Fundación Dinópolis

---

[Inicio](#) | [Aviso Legal](#) | [Ayuda](#)

**Ficha Completa**

[Volver](#)  
[Crear PDF](#)

 <p><small>Foto: Eduardo Espílez Linares</small></p> <p><small>:: Ampliar Imagen ::</small></p>	<p><b>Inventario</b> <b>Clasificación Taxonómica Genérica</b> <b>Objeto/Documento</b> <b>Clasificación Taxonómica Específica</b> <b>Descripción</b></p>	<p>CPT00064 <b>Animalia; Mollusca; Cephalopoda; Ammonitida; Amaltheidae</b></p> <p><b>Completo</b> <b>Pleuroceras; spinatum</b></p> <p>Los <b>ammonites</b> eran cefalópodos, parientes de los pulpos y de los calamares, con la peculiaridad de poseer una concha externa, como los nautiloideos. El cuerpo blando del animal ocupaba la última de una serie de cámaras en las que se divide su concha: la cámara de habitación. El resto de cámaras están separadas mediante septos o tabiques conectados entre sí por un conducto. Los <b>ammonites</b> presentan conchas con morfologías y tamaños muy variados. Pleuroceras presenta una concha platicónica, evoluta y con la región ventral tabulada y con quilla trenzada robusta. La sección de la última vuelta de espira es cuadrada a rectangular. Las costillas son simples, radiales, están bien marcadas y suelen terminar en una hilera de tubérculos sobre la curva externa.</p> <p><b>Fanerozoico</b> <b>Mesozoico</b> <b>Jurásico</b> <b>Jurásico Inferior</b> <b>Pliensbachense</b></p>
	<p><b>Contexto Cultural</b></p>	

FIG. 2. Sobre cada pieza del museo se pueden consultar, entre otros, datos sobre su número de inventario general, clasificación taxonómica, edad y acceder a una descripción genérica del fósil (FCPTD y Gobierno de Aragón).

cación taxonómica del fósil. También es posible tener acceso a una descripción general del fósil, así como a su contexto temporal (edad geológica). La información anterior se complementa con, al menos, una imagen del fósil pudiendo generar un documento portátil en formato PDF.

### Conclusión

La informatización ofrece posibilidades de gestión de la información fundamentándose en la coherencia de los sistemas de trabajo, dado que todos los museos comparten los elementos documentales con los que cuentan y los procesos de gestión son básicamente los mismos. A través de DOMUS pueden gestionarse colecciones de contenido paleontológico aunque es necesaria una adaptación de uso a la hora de introducir los datos para permitir la operatividad del sistema, lo que no implica modificar la estructura de su programación ni de los campos de información que contiene la aplicación informática. Así, algunos campos caen en desuso debido a la naturaleza de las colecciones, mientras que otros deben ser adaptados para contener un tipo de información para el cual no fueron creados. Y, finalmente, otros son comunes para cualquier museo, sea cual sea la temática de las colecciones que conserva (por ejemplo los administrativos y algunos datos técnicos como el número de inventario, ubicaciones, materia, numeración propia, etc.).

Toda esta información, una vez en línea, constituye un sugestivo recurso didáctico basado en las Tecnologías de la Información y la Comunicación con potencial para la Enseñanza de la Geología y la Paleontología ampliando, además, el potencial educacional del Museo que permite la difusión del conocimiento hacia muchos grupos de usuarios.

### Agradecimientos

Departamento de Educación, Cultura y Deporte y Dirección General de Patrimonio Cultural (Gobierno de Aragón) y de forma especial a la Coordinación del Sistema de Documentación y Gestión Museográfica DOMUS. Este trabajo ha contado con el soporte de:

Proyecto DINOSARAGÓN CGL2009-07792 (Ministerio de Educación y Ciencia y Fondos FEDER), FOCONTUR (Grupo de Investigación Consolidado E-62, Departamento de Ciencia, Tecnología y Universidad, Gobierno de Aragón) e Instituto Aragonés de Fomento.

### Referencias

- Alcalá, L., Becerra, J.M. & Valdecasas, A.G. (1996). A research paleontological database through the Internet: data and images. *Second World Congr. Preserv. Conserv. Nat. Hist. Collections Cambridge*, B: 31.
- Becerra, J.M., Alcalá, L., Valdecasas, A.G. & Bello, E. (1991). PALEO, un sistema de gestión de Colecciones Paleontológicas. *Geogaceta* 9: 137-140.
- Becerra, J.M., Alcalá, L., Bello, E. & Valdecasas, A.G. (1992). A dual data management system for paleontological collections. *Int. Symp. & First World Congr. Preserv. Conserv. Nat. Hist. Collections Madrid*: 279-284.
- Carretero, A., Chinchilla, M., Barraca, P., Adellac, M.D., Pesquera I. & Alquézar, E. (1996). Normalización documental de Museos: elementos para una aplicación informática de gestión museográfica. Madrid: Ministerio de Educación y Cultura, 1996. 560 pp.
- Lorente, M. & Fabre, J. (2009). DOMUS: Gestión y planificación museística en Aragón. *Actas de las I Jornadas de Museos Aragoneses*. Zaragoza, Gobierno de Aragón, Departamento de Educación, Cultura y Deporte. 178 pp.
- Fabre, J. & Lorente, J. (2009). DOMUS en los museos aragoneses. Normas y convenciones de uso del Sistema. Versión 1.0. Zaragoza: Gobierno de Aragón. Departamento de Educación, Cultura y Deporte. 141 pp.

# CONTRIBUTION OF COMPUTATIONAL MECHANICS IN VERTEBRATE PALAEOLOGY USING REVERSE ENGINEERING

Marcé-Nogué, J.<sup>1</sup>, Fortuny, J.<sup>2</sup>, Gil, L.<sup>1</sup> & Galobart, À.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Departament de Resistència de Materials i Estructures a l'Enginyeria, Universitat Politècnica de Catalunya, 08222, Terrassa, Barcelona; Jordi.marce@upc.edu

<sup>2</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona; Josep.fortuny@icp.cat

## Resumen

Durante los últimos diez años, técnicas procedentes de la mecánica computacional como, por ejemplo, el Análisis por Elementos Finitos, se han empezado a utilizar en Biología y Paleontología. En esta síntesis se mostrará cómo la utilización de estas técnicas provenientes de la ingeniería ha ayudado al estudio paleoecológico y paleobiológico de los vertebrados y cómo la creación de grupos de investigación multidisciplinares provenientes de la Paleontología y la Ingeniería ha hecho aportaciones importantes en el estudio de los vertebrados y en la aparición de nuevos desafíos en este campo.

**Palabras clave:** Mecánica Computacional, Análisis por Elementos Finitos, vertebrados, Paleontología

## Abstract

During the last ten years, techniques from Computational Mechanics, as the Finite Element Analysis, has been started to be used in Biology and Palaeontology. Here we summarize how the utilization of these engineering techniques has helped in the paleoecological and paleobiological study of vertebrates and how the creation of multidisciplinary research groups from Palaeontology and Engineering has importantly contributed to the study of vertebrate alaeontology and to the apparition of new challenges in this field.

**Keywords:** Computational Mechanics, Finite Element Analysis, vertebrates, Palaeontology

**Introduction**

In Computational Mechanics, Finite Element Analysis (FEA) is a powerful tool for palaeontologists and functional morphologists. During the last ten years, FEA has been started to be used in the study of biological structures and the morphological evolution in living and extinct vertebrates (Rayfield, 2007). These studies can be especially carried out because the falling prices of computers and the exponential increase in its computational capacity. In addition, biologists and palaeontologists have found in non-invasive techniques, such as Computed Tomography (CT), an useful tool to generate accurate three-dimensional images of living structures capable to be treated with CAD tools. These models can be finally imported into FEA Packages to proceed to the relevant studies (Wroe et al., 2007). In this synthesis it will be shown how the utilization of these engineering techniques has helped to improve paleocological and paleobiological studies of vertebrates.

**Methods**

Reverse engineering is the process of discovering the technological principles of a device, object or system through analysis of its structure, function or operation. This method is called reverse engineering because invests the natural procedure of the engineering, which consists in using technical data and considers ideas in order to obtain an appropriate result. In this synthesis, the reverse engineering procedure has been used to understand the biological structures, and explore its function and morphological evolution

(a) Geometry definition

The definition of the geometry is one of the most important parts of the whole FEA procedure because it is important to decide how to focus the study. In the case of biological structures, it is also important to decide if some parts of the structure could be suppressed of the model and which parts are important for our purposes, as well as to

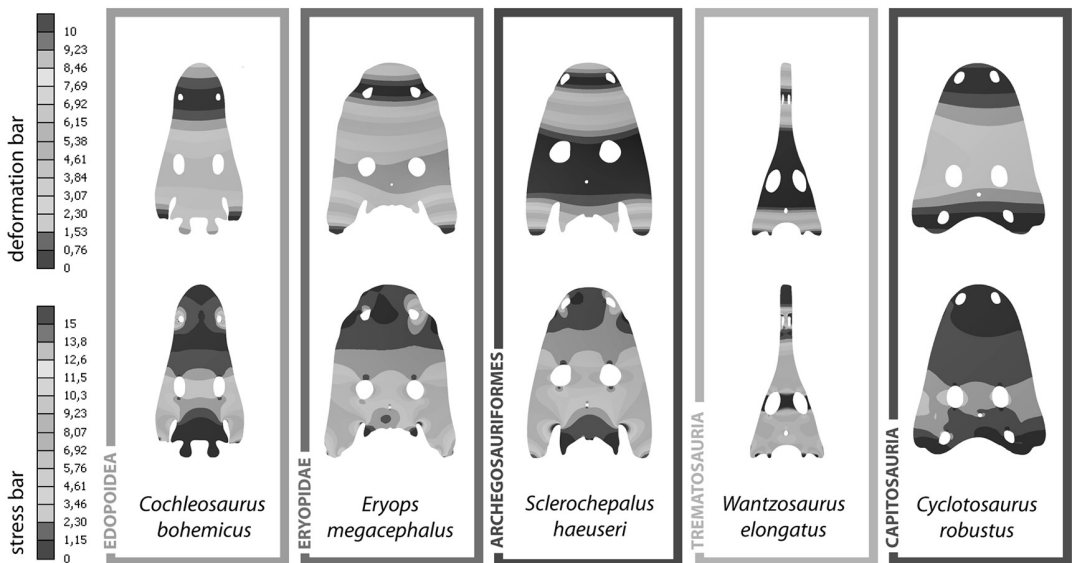


FIG. 1. Maximum deformation and von Mises stress in *Cochleosaurus*, *Eryops*, *Sclerocephalus*, *Wantzosaurus* and *Cyclotosaurus* for the bilateral case modified from Fortuny et al. (2011)

analyse the models on a two or three dimensional perspective. In the presented two-dimensional and three-dimensional works it has been decided to study the bone structure and how it responds to the muscular forces of the feeding behaviour. Herein, the muscles, the skin, and other soft tissues, have not been considered although in the current literature other works are starting to consider them (Curtis, 2011).

In the two-dimensional models, the final surface model has been obtained from original photos digitized with ImageJ<sup>®</sup>. In order to faithfully generate the three-dimensional geometry of skulls, an X-ray Computed Tomography and an image reconstruction procedure using Materialise Mimics<sup>®</sup> have been used to obtain the final solid model. During the geometry reconstruction some smooth and delete procedures have been applied to avoid the roughness of the original geometry. This roughness could generate singularities in the geometry and noise in the final results.

#### (b) Finite Element Analysis

FEA is a computer simulation technique used in engineering. It uses a numerical technique called Finite Element Method (FEM) and is based on the discretization of a domain in very small elements which can be solved easily and individually the equations of the behaviour of the medium. In this case, the medium is characterized with the equations of elasticity to finally adapt the solution and get the result for the entire domain (Bathe, 1996). The applied methodology is based on defining forces and movements constraints to simulate the desired problem, characterizing material properties and, finally, generating the discretization or mesh

of the model to proceed to solve the mathematical problem.

### Case Examples

#### (a) Two-dimensional models

It was carried out two different studies. The first study (Fortuny et al., 2011) included 20 different skulls of Temnospondyls, the most diverse group of early tetrapods and involves terrestrial, amphibious and fully aquatic members (FIG. 1). In the second study, we analysed 21 jaws of different members of the family Bovidae. In both cases, we combined FEA with a geometric morphometric analysis and a comparative phylogenetic morphological analysis. The purpose of both analyses was to observe the distribution of the stress and deformation patterns under different feeding cases, in order to discuss the relationship between these biological structures and its biomechanical capabilities. It should be remarked that 2D models are not entirely reflective of the morphology of the structure (as skull or jaw), but it can be used as an approximation for initial biomechanical investigations, offering useful results to compare within a great number of taxa.

#### (b) Three-dimensional models

Two different skulls were analysed: one from an amphibian and other from a mammal. In both cases, we used 3D models obtained from CT scanning and the main objective was to analyse the functional morphology of these taxa during feeding.

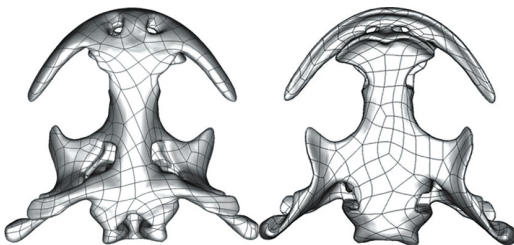


FIG. 2. Smoothed reconstruction of the skull of Chinese giant salamander (Marcé-Nogué et al. 2011)



FIG. 3. Von Mises stress distribution in the skull of Chinese giant salamander (Marcé-Nogué et al. 2011)

The first skull corresponded to the extant Chinese giant salamander (*Andrias davidianus*). This cranial material corresponds to an adult male. The skull was scanned with a medical CT Siemens® Sensations-16 and imported to Mimics® software to obtain a 3D model of the skull (FIG. 2) and its subsequent reconstruction and smoothing (Marcé-Nogué et al., 2011). The skull was analysed using the FEA Package ANSYS® 12.0 for Windows XP (32-bit system) to evaluate the stress state and the deformation in a possible behaviour during feeding (FIG. 3). The main objective was to optimize the mesh procedure and the resolution of the FEA model. Due to the geometrical complexity of the three-dimensional models, the generation of the model is a critical phase that must be done with a consistent criterion. In this model, different meshes and the possible divergences of the results in the areas with noise were studied in order to avoid these singularities. The results obtained in this work allow us to clearly define the methodology employed to analyse three-dimensional models in the optimal way of the medical image reconstruction or the mesh generation in the FEA procedure.

In a similar way, we analysed the skull of a False Saber-toothed (Robles et al., 2010) in order to discuss the feeding capabilities of this extinct taxon. As in the previous case, we analysed it with FEA Package ANSYS® 12.0 for Windows XP (32-bit system). It should be noted the excellent preservation of this skull; nevertheless, some minor parts of the skull were not preserved, but fortunately, the CAD tools allowed to reconstruct the skull, as for the example the use of bilateral symmetries to reconstruct unpreserved areas.

### Conclusions

With the examples showed above, it is shown that the use of techniques from computational mechanics has important contributions to the study of vertebrate palaeontology. The most important issue is that the new kind of analysis drives to results that have never been used since 10 years ago. The questions raised by palaeontology can be simulated by engineering using computational mechanics and, the obtained results can allow Palaeontology to give answers to their questions or generate new hypothesis and questions about the morphological evolution of the taxa.

Therefore, one of the main conclusions of this paper is to validate the creation of multidisciplinary groups of palaeontology and engineering for the study of new challenges in the field of palaeontology and advance the use of new technologies in a field where since the last ten years its presence was little.

### Acknowledgements

Authors would like to thank Roger Barcons (UPC), Sonia Segura (UPC), Museu de Ciències Naturals de Barcelona and Hospital Mútua de Terrassa.

### References

- Bathe, K. J. (1996). *Finite element procedures*. New Jersey: Prentice Hall. Retrieved June 14, 2011, from <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Finite+Element+Procedures#0>.
- Curtis, N. (2011). Craniofacial biomechanics: an overview of recent multibody modelling studies. *Journal of anatomy* 218(1): 16-25.
- Fortuny, J., Marcé-Nogué, J., Esteban-Trivigno, S. de, Gil, L. & Galobart, A. (2011). Temnospondyli bite club: ecomorphological patterns of the most diverse group of early tetrapods. *Journal of Evolutionary Biology* : In press
- Marcé-Nogué, J., Fortuny, J., Gil, L. L. & Galobart, A. (2011). Using Reverse Engineering to Reconstruct Tetrapod Skulls and Analyse its Feeding Behaviour. In *Proceedings of the Thirteenth International Conference on Civil, Structural and Environmental Engineering Computing*. Eds. B. H. V. Topping & Y. Tsompanakis, Stirlingshire, UK: Civil-Comp Press.
- Rayfield, E. J. (2007). Finite Element Analysis and Understanding the Biomechanics and Evolution of Living and Fossil Organisms. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 35(1): 541-576.
- Robles, J. M., Alba, D. M., Carmona, R., Rotgers, C., Galindo, J., Balaguer, J., Almécija, S. & Moyà-Solà, S. (2010). Nuevos hallazgos de *Sansanosmilus jordanii* (Filhol 1883) (Carnivora: Barbourfelidae) del Mioceno medio de la serie estratigráfica del Abocador de Can Mata (cuenca del Vallès-Penedès, Barcelona, España). *Cidaris* 30: 265-271.
- Wroe, S., Moreno, K., Clausen, P., McHenry, C. & Curnoe, D. (2007). High-resolution three-dimensional computer simulation of hominid cranial mechanics. *Anatomical record* 290(10): 1248-1255.

## ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO SOBRE LOS PRIMATES DEL PALEÓGENO DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

Marigó, J.<sup>1</sup>, Minwer-Barakat, R.<sup>1</sup> & Moyà-Solà, S.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain; judit.marigo@icp.cat, raef.minwer@icp.cat

<sup>2</sup> ICREA at the Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain; salvador.moya@icp.cat

### Resumen

La Península Ibérica cuenta con un registro excepcional de depósitos continentales del Paleógeno que han librado durante décadas abundantes fósiles de primates, algunos de los cuales se encuentran aún en una fase preliminar de estudio. En este trabajo se presentan los últimos hallazgos de este grupo de mamíferos estudiados por el equipo del Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, que representan una de las colecciones más completas de primates del Paleógeno de Europa.

**Palabras clave:** Paleógeno, Primates, Península Ibérica, Adapiformes, Omomyiformes

### Abstract

Continental Paleogene deposits are very abundant in the Iberian Peninsula, and have yielded for decades large amounts of fossil primate remains, which, in some cases, have only been included in preliminary studies. Here we present the last findings concerning this group of mammals, made by the research team of the Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, and that represent one of the most complete Paleogene primates collections from Europe.

**Keywords:** Paleogene, Primates, Iberian Peninsula, Adapiformes, Omomyiformes



## Introducción

Los primates constituyen un orden de mamíferos de gran diversidad morfológica y adaptativa, con una distribución geográfica muy amplia. El estudio de sus restos fósiles es crucial para entender el origen y la evolución del grupo, así como para aclarar las relaciones filogenéticas existentes entre taxones extintos y actuales.

El Paleógeno registra la primera aparición de los primates y la gran radiación de los prosimios, especialmente importante durante el Eoceno, con la aparición de dos grupos diferentes que alcanzaron una extraordinaria diversidad: los Omomyiformes y los Adapiformes. También corresponden al Eoceno los primeros hallazgos de restos de antropoideos. En la Península Ibérica, los depósitos continentales paleógenos están bien representados en diferentes áreas como las cuencas del Ebro, Duero y Pirineos. En estos depósitos se han descubierto numerosos yacimientos que contienen restos de este grupo de mamíferos, principalmente piezas dentarias aisladas, que constituyen uno de los registros de primates del Paleógeno más importantes de Europa.

## Principales descubrimientos de primates del Paleógeno en la Península Ibérica

Los primeros trabajos sobre primates del Paleógeno de España se desarrollaron en el Institut de Paleontologia de Sabadell (actualmente Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont) durante los años 60 por el Dr. M. Crusafont y su equipo. En esa época se descubrieron diferentes yacimientos con restos de prosimios como Sant Cugat de Gavadons (Cuenca del Ebro), Sossís y Les Saleres (Cuenca Pirenaicas) (Crusafont, 1965, 1967). En esas primeras publicaciones se definieron varios géneros y especies nuevas (*Agerinia roselli*, *Arisella capellae*, *Pivetonía isabena*, *Pseudoloris reguanti*).

Más adelante, en los años 90, los investigadores de esta misma institución descubrieron nuevos yacimientos con restos de primates del Eoceno, como Sant Jaume de Frontanyà (Cuenca Surpirenaica Oriental), donde se identificaron tres especies diferentes de primates, descritas de forma preliminar por Moyà-Solà & Köhler (1993). Durante

esa década, se encontraron también algunos restos aislados de primates del Eoceno en la Cuenca del Duero, en localidades como Santa Clara y Caenes (Moyà-Solà & Köhler, 1992). Pero sin duda uno de los resultados más importantes de esta fase de estudio fue la definición de la especie *Pseudoloris godinoti* en el yacimiento de Fonollosa (Cuenca del Ebro), que representa el único microchoerino que sobrevivió a la crisis climática del tránsito Eoceno-Oligoceno (Köhler & Moyà-Solà, 1999). Este dato puede ser crucial a la hora de entender los factores climáticos implicados en la drástica disminución del número de especies de primates presentes en el Hemisferio Norte coincidiendo con el límite Eoceno-Oligoceno, un asunto que ha despertado gran interés en las últimas décadas.

Una tercera fase de estudio de los prosimios del Paleógeno de la Península ha empezado en los últimos años, cuando esta línea de investigación ha sido retomada por investigadores del ICP, mediante el estudio detallado del material de las colecciones clásicas depositadas en el centro y la prospección de nuevas áreas con depósitos paleógenos. Esta etapa está aportando resultados cada vez más interesantes. En primer lugar, el análisis de los primates fósiles de Mazaterón (Eoceno medio, Cuenca de Almazán) ha llevado a la definición de un nuevo género y especie de cercamoniino, *Mazateronodon endemicus*, que ha ayudado a esclarecer la filogenia de la tribu Anchromomyini (Marió et al., 2010), y una nueva especie de *Pseudoloris* (Minwer-Barakat et al., en preparación). El descubrimiento de estos dos taxones, que difieren claramente de los representantes de sus grupos encontrados en las cuencas pirenaicas y en el resto de Europa, refuerza el carácter endémico de las faunas de la Bioprovincia Occidental Ibérica, previamente observado en otros grupos de mamíferos como perisodáctilos, artiodáctilos y roedores (Badiola et al., 2009). Por otra parte, el estudio detallado del material del antes mencionado yacimiento de Sant Jaume de Frontanyà ha permitido también la definición de dos nuevas especies. Primero, el omomyido *Pseudoloris pyrenaicus*, que representa la muestra más completa de este género encontrada en la Península Ibérica, y que ha permitido la propuesta de un linaje anagenético que evolucionó durante el Eoceno medio y superior en Europa (Minwer-Barakat et al., 2010). En segundo

lugar, el adapiforme *Anchomomys frontanyensis* ha permitido confirmar la existencia en la Península Ibérica de un linaje de este género diferente del que se encuentra en el resto de Europa, así como reconsiderar las relaciones filogenéticas de la tribu *Anchomomyini* con los asiadapinos y los actuales lemuriformes y lorisiformes (Marigó et al., 2011). Así, el registro ibérico de primates del Paleógeno resulta esencial para ayudar a resolver uno de los interrogantes que aún existen en cuanto a la evolución del grupo durante este periodo, como es la relación entre adapiformes y strepsirrhinos actuales, una de las cuestiones más debatidas en los últimos años (Godinot, 2006; Gingerich et al., 2010; Seiffert, 2010; Williams et al., 2010).

Por otra parte, diferentes yacimientos ibéricos han proporcionado una colección excepcionalmente abundante de restos postcraneales de prosimios del Eoceno. Miembros de nuestro equipo de investigación han publicado ya varios estudios preliminares para determinar la evolución de los diferentes patrones de locomoción en estos primeros representantes del orden Primates (Roig & Moyà-Solà, 2010; Roig et al., 2010).

Actualmente se está emprendiendo un nuevo estudio del material del yacimiento clásico de Sosis. Además de los restos de microchoerinos de esta localidad descritos por Crusafont (1965, 1967), se están analizando colecciones inéditas muy completas, correspondientes a las excavaciones realizadas durante los años 90 por parte del equipo del ICP, que permitirán matizar las determinaciones realizadas en los primeros estudios sobre los prosimios de este yacimiento. Por el momento, aparte de distintos representantes de la subfamilia *Microchoerinae*, se han identificado varias piezas dentarias de un adapiforme, probablemente atribuible a la tribu *Anchomomyini*. De forma simultánea, se ha comenzado el estudio de los restos procedentes de la localidad de la Masia de l'Hereuet (Eoceno inferior, Cuenca Surpirenica), que representan el registro más antiguo de primates de España, y de un material excepcionalmente bien preservado recuperado en el yacimiento de Zambrana, que supone el primer hallazgo del orden en la cuenca de Miranda-Trebiño. De esta forma, se está completando notablemente el conocimiento sobre la distribución temporal y geográfica de los primeros grupos de primates que habitaron Europa durante el Paleógeno.

## Conclusiones

En resumen, el registro de primates en el Paleógeno de la Península Ibérica es extraordinario, y puede resultar de gran utilidad para incrementar el conocimiento sobre la historia evolutiva del grupo, que sigue aún incompleto. Por esta razón, es muy importante continuar el estudio del material procedente de localidades clásicas, así como prospeccionar secciones todavía no estudiadas para encontrar nuevos niveles fosilíferos que aumenten la cantidad de material fósil disponible en nuestra institución. Además, el registro de primates en España es especialmente abundante, diverso y bien preservado en distintos momentos clave de la evolución del grupo, como el Eoceno, cuando los prosimios (adapiformes y omomyiformes) experimentaron una gran radiación y aparecieron los primeros antropoideos, y el límite Eoceno-Oligoceno, cuando la diversidad de primates disminuyó de forma drástica debido a factores climáticos. Obviamente, la posición geográfica clave de la Península Ibérica resulta especialmente interesante a la hora de interpretar las relaciones filogenéticas entre distintos grupos de primates y reconstruir sus movimientos migratorios.

Actualmente el equipo del Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont está realizando una intensa tarea de investigación sobre este tema, que está arrojando ya interesantes resultados y que, en un futuro próximo, permitirá con seguridad ampliar el conocimiento sobre la evolución de los primeros grupos de primates en el continente europeo.

## Agradecimientos

Este estudio ha sido financiado por el proyecto "Grandes simios fósiles (Hominoidea) del Mioceno del área mediterránea: origen, paleobiología y evolución", HOPE, Ministerio de Educación y Ciencia, CGL2008-00325/BTE. J. Marigó cuenta con la ayuda de la Generalitat de Catalunya (beca predoctoral 2010B00176 y estancia 2010BE00758) además de una beca del SYNTHESYS Project (FR-TAF-80; <http://www.synthesys.info/>), financiada por la "European Community Research Infrastructure Action" bajo la FP6 "Structuring the European Research Area" Programme.

## Referencias

- Badiola, A., Checa, L., Cuesta, M.A., Quer, R., Hooker, J.J. & Astibia, H. (2009). The role of new Iberian finds in understanding European Eocene mammalian paleobiogeography. *Geologica Acta* 7: 243-258.
- Crusafont, M. (1965). Los Mamíferos, y en especial los Primates del Eoceno prepirenaico. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España* 78: 159-166.
- Crusafont, M. (1967). Sur quelques prosimiens de l'Eocène de la zone préaxiale pyrénéique et un essai provisoire de reclassification. *Colloques Internationaux de Centre National de la Recherche Scientifique* 163: 611-632.
- Gingerich, P.D., Franzen, J.L., Habersetzer, J., Hurum, J.D. & Smith, B.H. (2010). *Darwinius masillae* is a haplorhine. Reply to Williams et al., 2010. *Journal of Human Evolution* 59: 574-579.
- Godinot, M. (2006). Lemuriform Origins as Viewed from the Fossil Record. *Folia Primatologica* 77: 446-464.
- Köhler, M. & Moyà-Solà, S. (1999). A finding of Oligocene primates on the European continent. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96(25): 14664-14667.
- Marigó, J., Minwer-Barakat, R. & Moyà-Solà, S. (2010). New *Anchomomyini* (Adapoidea, Primates) from the Mazaterón Middle Eocene locality (Almazán Basin, Soria, Spain). *Journal of Human Evolution* 58: 353-361.
- Marigó, J., Minwer-Barakat, R. & Moyà-Solà, S. (2011). New *Anchomomys* (Adapoidea, Primates) from the Robiacian (Middle Eocene) of northeastern Spain. Taxonomic and evolutionary implications. *Journal of Human Evolution* 60: 665-672.
- Minwer-Barakat, R., Marigó, J. & Moyà-Solà, S. (2010). A New Species of *Pseudoloris* (Omomyidae, Primates) from the Middle Eocene of Sant Jaume de Frontanyà (Eastern Pyrenees, Spain). *American Journal of Physical Anthropology* 143: 92-99.
- Moyà-Solà, S. & Köhler, M. (1992). Los primates del Paleógeno de Castilla y León: Una introducción. In *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (ed. E. Jiménez-Fuentes), pp. 121-125. Salamanca: Museo de Salamanca.
- Moyà-Solà, S. & Köhler, M. (1993). Middle Bartonian Locality with *Anchomomys* (Adapidae, Primates) in the Spanish Pyrenees: Preliminary Report. *Folia Primatologica* 60: 158-163.
- Roig, I. & Moyà-Solà, S. (2010). Functional morphology of the peroneal process of *Anchomomys* (Adapoidea) from the Middle Eocene of Sant Jaume de Frontanyà (Catalonia, Spain). *Primate Research* 26 (Supplement): 452.
- Roig, I., Moyà-Solà, S., Köhler, M. & Alba, D.M. (2010). Calcaneal proportions in the small adapoid *Anchomomys* from the Middle Eocene of Spain. *American Journal of Physical Anthropology* 141, S50: 53.
- Seiffert, E.R., Simons, E.L., Boyer, D.M., Perry, J.M. G., Ryan, T.M. & Sallam, H.M. (2010). A fossil primate of uncertain affinities from the earliest late Eocene of Egypt. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107(21): 9712-9717.
- Williams, B.A., Kay, R.A., Kirk, E.C. & Ross, C.W. (2010). *Darwinius masillae* is a strepsirrhine. Reply to Franzen et al., 2009. *Journal of Human Evolution* 59: 567-573.

## BONE HISTOLOGY IN EXTANT AND FOSSIL BOVIDS AND CERVIDS

Marín-Moratalla, N.<sup>1</sup>, Jordana, X.<sup>1</sup> & Köhler, M.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona; nekane.marin@icp.cat, xavier.jordana@icp.cat

<sup>2</sup> Catalan Institute for Research and Advanced Studies, Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona; meike.kohler@icp.cat

### Resumen

La histología de huesos largos ha sido ampliamente utilizada en Paleontología para incidir en los aspectos biológicos de especies fósiles, sobre todo en anfibios y reptiles. El objetivo de este trabajo es demostrar, por primera vez, la validez de la histología ósea en mamíferos así como establecer las bases para su correcta interpretación. Para ello, realizamos la histología comparada en bóvidos y cérvidos actuales. Esto nos ha permitido demostrar que la histología ósea es una herramienta útil en la reconstrucción de características biológicas en mamíferos, ampliamente cuestionada hasta ahora. Ejemplificaremos dicha aplicabilidad en mamíferos fósiles, concretamente en la reconstrucción de algunos ‘life history traits’, como la edad de maduración y la longevidad del bóvido *Tragoportax gaudryi* perteneciente al yacimiento Mioceno superior de Piera (Cataluña, NE España).

**Palabras clave:** histología ósea, mamíferos, madurez sexual, tasas de crecimiento, ontogenia

### Abstract

Bone histology is widely used in Palaeontology to infer biological traits of fossil species, especially in amphibians and reptiles. The aim of this study is to demonstrate, for the first time, the validity of bone histology in mammals as well as to establish the basis for a correct interpretation. Therefore, we carried out comparative histology in extant bovids and cervids. We demonstrate that, contrary to current belief, bone histology is a useful tool to reconstructing biological traits of mammals. We will exemplify the applicability to fossil mammals by reconstructing some life history traits, such as age of maturity and longevity, for the Miocene bovid *Tragoportax gaudryi* from Piera (Catalonia, NE Spain).

**Keywords:** bone histology, mammals, sexual maturity, growth rates, ontogeny

**Introduction**

Bone histology, the study of cortical long bone tissue, is an important tool to unravelling biological traits of extant and fossil vertebrates (Chinsamy-Turan, 2005 and references therein; Köhler, 2010; García-Martínez et al., 2011; Marín-Moratalla et al., 2011). In palaeontology, bone histology plays an important role in assessing phylogenies (Chinsamy-Turan, 2005), in reconstructing ecology and “life style” (Castanet et al., 2000), in inferring the thermo-metabolic state of extinct taxa (Chinsamy & Hillenius, 2004), and in life history evolution (Köhler, 2010). Compact long bone tissue reveals the growth trajectory from prenatal over juvenile stages to senescence. During bone growth, primary cortical tissue is deposited at periosteum forming the bone matrix (Currey, 2003). Classified in tissue types, the matrix provides significant information about individual growth rates. Annually, growth comes to a halt and a concentric growth ring, a so-called line of arrested growth (LAG), is formed. During the juvenile period, growth rates are elevated so that large quantities of bone matrix are deposited between the LAGs (Horner et al., 2000; de Margerie et al., 2002). When close to maturity, growth rates slow down and the spacing of rest lines decreases. Adult individuals of taxa with determinate growth (mammals, birds and dinosaurs) form an outer cortical layer (OCL) of dense lamellar tissue with several rest lines (Chinsamy-Turan, 2005). The counting of these rest lines (skeletalochronology) provides two important life history traits, the age at skeletal (usually corresponding to sexual) maturity and the age at death (Horner et al., 1999).

Hitherto, bone histology is widely used in amphibians and reptiles, and most of our knowledge about biology, ecology and physiology of dinosaurs and other extinct groups is based on the information recorded in their long bone tissues (Horner et al., 2000; Starck & Chinsamy, 2002; Chinsamy & Hellenius, 2004; Padian & Horner, 2004; Chinsamy et al., 2009). Mammals and modern birds, however, have not been systematically studied so far. The reason is not that they might be less interesting than, for instance, dinosaurs, but it is believed that long bone tissues of endotherms do not provide such a wealth of information as do bones of ectotherms. This assumption is based on the notion that when body temperature is regulated within a narrow range (homeothermy),

growth rates are high and constant, leading to the formation of azonal (uninterrupted) and uniform fibro-lamellar tissue throughout the bone cortex. Rest lines are believed to form after the attainment of maturity in the outer cortical layer only (Chinsamy-Turan, 2005; FIG. 1).

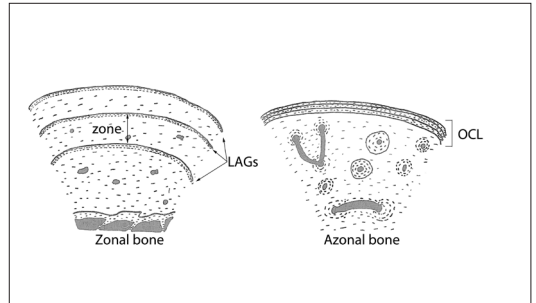


FIG 1. Zonal vs. azonal bone types, current terminology (modified from Chinsamy-Turan, 2005).

<b>FAMILYBOVIDAE (N=79)</b>	
TRIBES	N
Bovini	4
Tragelaphini	15
Aepycerotini	4
Antilopini	19
Cephalophini	10
Reduncini	9
Alcelaphini	7
Hippotragini	10
Caprini	1
<b>FAMILYCERVIDAE (N=22)</b>	
TRIBES	N
Cervini	3
Rangiferini	19
<b>TOTAL N</b>	<b>101</b>

TABLE 1. Number of specimens for each studied tribe.

## Material and Methods

We sampled an extraordinary collection of African wild bovids (Oboussier collection, Zoological Institute of Hamburg), as well as European wild bovids and cervids (Pyrenees, Instituto Pirenaico de Jaca; Svalbard island, own collection). Our sample, hence, represents a broad array of habitats covering most of the geographic longitude (equatorial to polar – temperature cline), and ranging from arid to humid climates (de-

sert to rainforest – moisture cline; FIG. 2; TABLE 1). Our study of bone histology in these extant species is the basis for understanding and interpreting histological patterns in fossils. As an example, we choose the bovid *Tragoportax gaudryi* from the upper Miocene of Piera (Catalonia, NE Spain), which is represented by abundant material in the collections of the ICP. We made thin sections of the diaphyses of right femora in both the extant and the fossil samples following standard procedures (García-Martínez et al., 2011).



FIG 2: Geographic distribution of the sample (circles corresponding to bovids; rhombus corresponding to cervids).

## Results and Discussion

Contrary to the general belief that mammalian bone is built of uninterrupted azonal tissue that does not provide insights into growth rates and other life history traits, we found that bovids with a juvenile period exceeding one year indeed have zonal bone in which the primary tissue is periodically interrupted by lines of arrested growth. Against this background we now can correctly interpret fossil large ruminants. Here, we reconstruct certain life history traits from the bone tissue pattern of *Tragoportax gaudryi*, such as age at sexual maturity and age at death, which are critical traits for paleo-demographical studies. Furthermore, we show that age at sexual maturity depends on sex in this *Tragoportax* population that helps distinguishing between males and females.

## Acknowledgements

We wish to thank R. García-Martínez for conducting the thin sections. This work was supported by the MICINN (M. Köhler, CGL-2008-06204/BTE). N. Marín-Moratalla holds a scholarship from MICINN (BES-2009-02641). X. Jordana holds a grant from the Juan de la Cierva Program of the MICINN (JCI-2010-08157).

## References

- Castanet, J., Curry Rogers, K., Cubo, J. & Boisard, J. (2000). Periosteal bone growth rates in extant ratites (ostriche and emu). Implications for assessing growth in dinosaurs. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de la vie* 323: 543-550.

- Chinsamy-Turan, A. (2005). *The Microstructure of Dinosaur Bone*. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press. 195 pp.
- Chinsamy, A. & Hillenius, W.J. (2004). Physiology of non-avian dinosaurs. In *The Dinosaurs 2<sup>nd</sup> Edition* (eds. D. B. Weishampel, P. Dodson, I. Osmolska), pp. 643-659. Berkeley: University of California Press.
- Chinsamy, A., Codorniu, L. & Chiappe, L. (2009). Palaeobiological Implications of the Bone Histology of *Pterodaustro guinazui*. *The Anatomical Record* 292: 1462-1477
- Currey, J.D. (2003). The many adaptations of bone. *Journal of Biomechanics* 36: 1487-1495.
- García-Martínez, R., Marín-Moratalla, N., Jordana, X. & Köhler, M. (2011). The ontogeny of bone growth in two species of dormice: reconstructing life history traits. *Comptes Rendus Palevol*: In press.
- Horner, J.R., de Ricqlès, A. & Padian, K. (2000). Long bone histology of the Hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: Growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(1): 115-129.
- Horner, J. R., de Ricqlès, A. & Padian, K. (1999). Variation in Dinosaur Skeletochronology Indicators: Implications for Age Assessment and Physiology. *Paleobiology* 25(3): 295-304.
- Köhler, M. (2010). Fast or slow? The evolution of life history traits associated with insular dwarfing. In *Islands and Evolutions*, 19 (eds. V. Pérez-Mellado and M<sup>a</sup>.M. Ramon.), pp. 261-279. Institut Menorquí de Recerca.
- Margerie, E. de, Cubo, J. & Castanet, J. (2002). Bone typology and growth rate: testing and quantifying 'Amprino's rule' in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Comptes Rendus Biologies* 325: 221-230
- Marín-Moratalla, N., Jordana, X., García-Martínez, R. and Köhler, M. (2011). Tracing the evolution of fitness components in fossil bovids under different selective regimes. *Comptes Rendus Palevol*: in press.
- Padian, K. & Horner, J.R. (2004). Dinosaur Physiology. In *The Dinosaurs 2<sup>nd</sup> Edition* (eds. D. B. Weishampel, P. Dodson & I. Osmolska), pp 660-670. Berkeley: University of California Press.
- Starck, J. M. & Chinsamy, A. (2002). Bone Microstructure and Developmental Plasticity in Birds and Other Dinosaurs. *Journal of Morphology* 254: 232-246.

# APORTACIONES DE LA BIOEROSIÓN A LA INTERPRETACIÓN PALEOAMBIENTAL DEL PLIOCENO TEMPRANO DEL ÁREA DE VILACOLUM (ALT EMPORDÀ)

Martinell, J.<sup>1</sup>, Molinu, A.R.<sup>1</sup> & Domènech, R.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departament d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, C/ Martí i Franqués s/n, 08028, Barcelona; jmartinell@ub.edu, annaritamolinu@hotmail.com, rosa.domenech@ub.edu

## Resumen

Los yacimientos de Els Olivets y Vilacolum representan la última fase sedimentaria marina del Plioceno temprano en la cuenca del Alt Empordà. El estudio conjunto de las trazas de macro y microbioerosión permite afinar en la interpretación de las condiciones ambientales en ese momento. La presencia de *Rophalia catenata* (una microperforación atribuida a clorófitas) indicaría que la lumachelita de *N. cochlear* del yacimiento de Vilacolum se habría depositado en un medio eufótico profundo.

**Palabras clave:** microbioerosión, macrobioerosión, Plioceno, paleoambientes

## Abstract

The Vilacolum and Els Olivets outcrops represent the last marine sedimentary phase of the early Pliocene in the Alt Empordà Basin. The joint study of the macro- and microbioerosion traces allows to refine the interpretation of environmental conditions at that moment. The presence of *Rophalia catenata* (a microboring attributed to Chlorophyta) indicates that the *N. cochlear* lumachelle of the Vilacolum outcrop would have deposited in a deep euphotic environment.

**Keywords:** microbioerosion, macrobioerosion, Pliocene, palaeoenvironments



## Introducción

Los depósitos marinos del Plioceno temprano (Zancleano) del NO del Mediterráneo son bien conocidos y han sido objeto de una exhaustiva investigación geológica y paleontológica. Entre ellos, la cuenca del Alt Empordà (NE de la Península Ibérica) es una de las más estudiadas (véase Agusti et al., 1990). La bioerosión es uno de los últimos ámbitos paleontológicos incluidos en el análisis de esta cuenca. Hasta el momento se ha tratado la macrobioerosión sobre substrato esquelético (Martinell & Domènech, 1986) y rocoso (Martinell & Domènech, 1995). En esta ocasión, se incorpora el análisis de las trazas de microbioerosión para completar la interpretación paleoambiental de los sedimentos pliocenos más modernos de la cuenca ampurdanesa.

Este tipo de trazas obedece a la actividad de microorganismos acuáticos endolíticos tan diversos como bacterias, cianobacterias, rodófitas, clorófitas y hongos. En general se trata de túneles micrométricos excavados en substrato calcáreo. También suelen incluirse en la categoría de microperforaciones algunas excavaciones producidas por esponjas, así como trazas de incrustación de foraminíferos. Estas trazas se conservan en especial en esqueletos de invertebrados (moluscos, braquiópodos, equínidos).

Una característica peculiar de las microperforaciones es que a menudo reproducen la morfología del productor, de manera que perforante y perforación se pueden asociar con una cierta confianza (Radtke, 1991) ya que, además, son grupos de baja tasa evolutiva. Por otra parte, los productores son organismos en general muy condicionados por el ambiente, convirtiéndolos en magníficos indicadores paleoambientales. La disponibilidad de luz ligada a la batimetría es uno de los principales factores que influyen en la distribución de los microendolitos y determina la composición de las comunidades de perforantes. También se utilizan como indicadores paleotermométricos y de paleosalinidad.

## Yacimientos estudiados

La investigación se ha centrado en los yacimientos de Vilacolum y Els Olivets (dentro del término municipal de Torroella de Fluvià),

donde afloran los sedimentos marinos fosilíferos pliocenos más modernos de la cuenca del Empordà (FIG. 1).

El yacimiento de Vilacolum (FIG. 2) se asienta sobre una intrusión traquítica de edad miocena de la que afloran hasta 3 m de roca. La serie pliocena se inicia con unas arcillas arenosas de unos 1,5 m de potencia que contienen algunos bloques traquíticos, fósiles de moluscos, cirrípedos, equínidos y

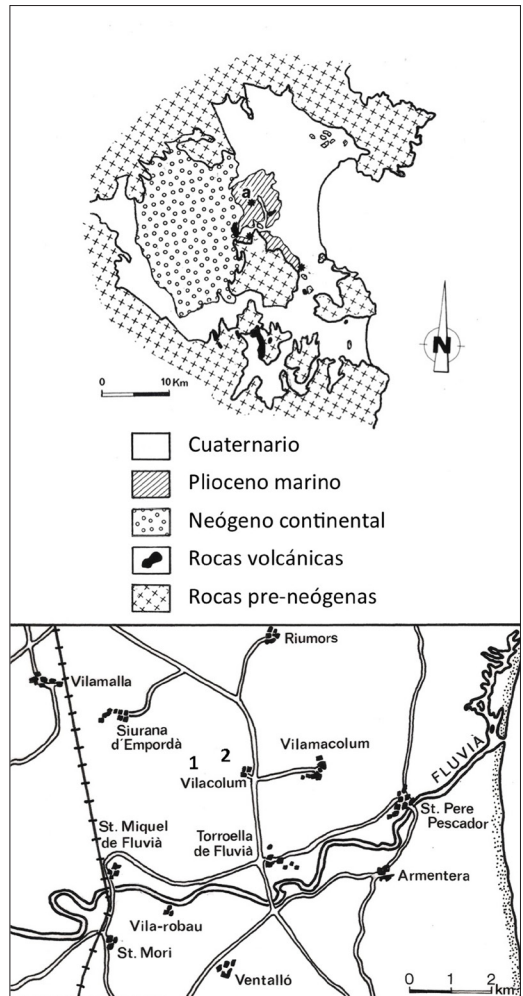


FIG. 1. Mapa geológico esquemático de la cuenca del Alt Empordà y situación geográfica de los afloramientos estudiados. 1: Els Olivets. 2: Vilacolum.

bioerosión. Por encima se encuentra una capa de arenas amarillas de entre 1 y 2 m de potencia, con un nivel rico en braquiópodos (*Terebratula terebratula*, *Megathyris detruncata* y *Megerlia truncata*) en la base y una lumaquela de ostras (*Neopycnodonte cochlear*) a techo. Martinell y Villalta (1977) recopilan el contenido fosilífero de este yacimiento conocido hasta entonces.

Els Olivets se situa a 1 km de distancia lineal del anterior y se dispone discordante sobre sedimentos paleógenos (areniscas y calizas). Aflora puntualmente en un área perimetral de 300 m<sup>2</sup> y está constituido por arenas amarillas (4 m de potencia aproximadamente) con intercalaciones discontinuas de conglomerados de entre 30 y 70 cm de potencia. Martinell & Domènech (1986) dieron a conocer este yacimiento, resaltado su importante contenido icnológico (*Entobia* spp., *Gastrochaenolites* isp., *Caulostrepsis* isp., etc.), que se utilizó para sugerir la existencia de dos fases de bioerosión y -en consecuencia- una oscilación del nivel del mar no detectada hasta el momento en esos niveles superiores del Zancleano.

### Material y métodos

La revisión de la actividad macrobioerosiva se ha llevado a cabo sobre numerosos esqueletos de moluscos (*N. cochlear*, *Ostrea lamellosa*, *Aequipecten scabrella*, *Hinnites ercolanianus*) y braquiópodos

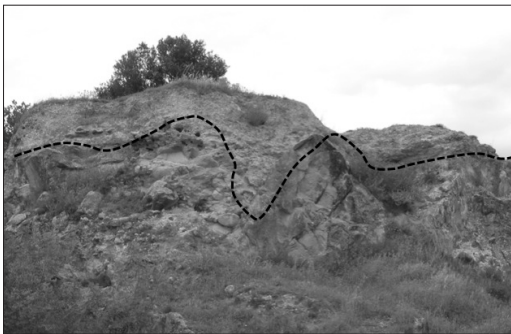


FIG. 2. Afloramiento de Vilacolum. La línea discontinua marca la separación entre el substrato traquítico y los sedimentos pliocenos.

(*T. terebratula*, *M. detruncata* y *M. truncata*), sobre cantos recolectados en ambos yacimientos y sobre el substrato calcáreo (calizas paleógenas y conglomerados pliocenos) que actuó como costa rocosa en algún momento del Zancleano. Martinell (1982), Martinell y Domènech (1986, 1995), Agustí et al. (1990) y Encinas y Martinell (1992) son algunos de los artículos publicados con anterioridad sobre macrobioerosión en estas localidades.

La principal aportación del estudio se refiere a la microbioerosión. En este caso, el material procede del yacimiento de Vilacolum del que se han analizado 82 muestras tomadas sobre 32 valvas de *N. cochlear*. Las muestras fueron seccionadas y tratadas para la obtención de moldes de resina de las microperforaciones en condiciones de vacío, que luego se han estudiado bajo el microscopio electrónico de rastreo. Se ha iniciado asimismo el análisis de muestras tomadas en valvas de braquiópodos, siguiendo el mismo procedimiento.

### Resultados preliminares

#### a) Els Olivets

El yacimiento de Els Olivets ya fue estudiado en gran parte por Martinell & Domènech (1986, 1995) desde el punto de vista icnológico, aunque se aportan ahora nuevos resultados para la macrobioerosión.

El substrato calcáreo paleógeno de este yacimiento está muy meteorizado, pero sobre él se distinguen algunas posibles trazas de bioerosión del tipo domichnion, como por ejemplo *Circolites* isp. y *Gastrochaenolites* isp. Sobre los conglomerados pliocenos se encuentra *Entobia* spp., *Gastrochaenolites lapidicus*, *G. torpedo*, *Maeandropolydora sulcans* y *Caulostrepsis taeniola* (domichnia). En los esqueletos de bivalvos incrustados sobre los conglomerados (*Hinnites ercolanianus*) cabe citar *Entobia* spp., *Maeandropolydora sulcans* y *Caulostrepsis taeniola* (domichnia) y *Centrichnus eccentricus* (fixichnion). Los cirrípedos, pectínidos, ostras y braquiópodos de las arenas presentan también trazas de bioerosión: *Entobia* spp., *Caulostrepsis taeniola*, *Leptichnus peristroma*, *Pinaceocladichnus* isp. y *Pennatichnus* isp. (domichnia); *Gnatichnus pentax* (pascichnion), *Gnatichnus pentax* (fixichnion) y *Oichnus parabono-*

*loides* (preadichnion). Martinell y Domènech (1986) identifican una oscilación del nivel marino intrazancleana a partir de la secuencia de perforación en los conglomerados

#### b) Vilacolum

El substrato traquítico sobre el que se asientan los materiales pliocenos de este yacimiento no presenta trazas de macrobioerosión ni de fijación, aunque sobre él se han identificado balanos incrustantes. Los esqueletos calcáreos de la parte inferior de la serie (*Isognomon* sp., pectínidos, etc.) presentan moldes de *Entobia* isp. La macrobioerosión sobre conchas de braquiópodos y de *N. cochlear* de Vilacolum está descrita en Martinell y Domènech (1986).

Referente a la macrobioerosión sobre conchas de *N. cochlear*, en este yacimiento se han identificado 27 icnotaxones, atribuibles a cianobacterias (4) clorófitas (6), hongos (7), foraminíferos (1), briozoos (1) y otros 8 de productores no identificados (FIGS. 3 y 4). Las microtrazas más abundantes son *Orthogonum lineare*, *Saccomorpha clava* y *Rhopalia catenata*.

#### Discusión y conclusiones preliminares

La taxonomía y diversidad de las trazas de macrobioerosión señala un ambiente deposicional

somero y de aguas claras en ambos yacimientos. La oscilación del nivel marino identificada en los conglomerados de Els Olivets no supondría un diferencia significativa en las condiciones ambientales durante los periodos de perforación.

Entre las microperforaciones de Vilacolum, sólo *Rhopalia catenata* (atribuida a clorófitas) se significa como indicador batimétrico en base a su presencia preferencial en la zona eufótica profunda. *Ichnoreticulina elegans*, otra microperforación de clorófitas, es rara en las muestras y su presencia se conoce actualmente en profundidades ya disfóticas. Los trazas cosmopolitas *O. lineare* (de productor desconocido) y *S. clava* (atribuida a hongos) aparecen casi siempre asociadas entre sí y son típicas -aunque no exclusivas- de la zona afótica. Las muy poco frecuentes trazas de cianobacterias, una mayor presencia de *R. catenata* y la más rara de *I. elegans* sugieren un paleoambiente eufótico profundo para el nivel de ostras de Vilacolum.

#### Agradecimientos

Agradecemos sinceramente al Dr. Max Wisshak (Universidad de Erlangen, Alemania) su maestría en el campo de la macrobioerosión. Esta comunicación es una contribución al proyecto CGL2010-15047 del Ministerio de Ciencia e Innovación.

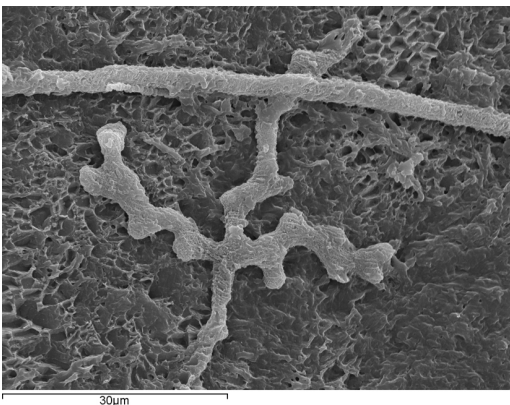


FIG. 3. Imagen SEM de *Ichnoreticulina elegans* en una valva de *N. cochlear*.

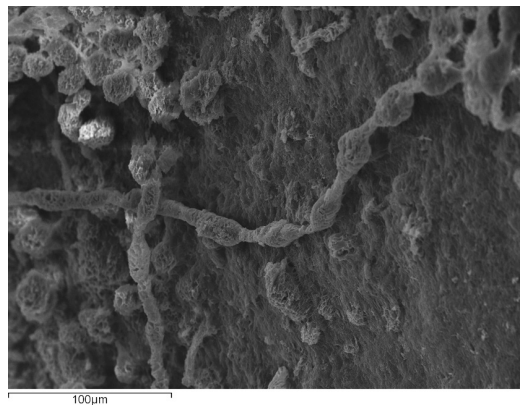


FIG. 4. Imagen SEM de *Rhopalia catenata* en una valva de *N. cochlear*.

## Referencias

- Agustí, J., Domènech, R., Julià, R. & Martinell, J. (1990). Evolution of the Neogene Basin of Empordà (NE Spain). *Paleontología i Evolució Mem. Esp.* 2: 251-268.
- Encinas, A. & Martinell, J. (1992). Braquiópodos del Plioceno del Empordà (Catalunya). *Actas del III Congreso Geológico de España I*: 501-505.
- Martinell, J. (1982). Echinoid bioerosion from the Pliocene of NE Spain. *Geobios* 15(2): 249-253.
- Martinell, J. & Domènech, R. (1986). Actividad bioerosiva en el Plioceno Marino del Empordà (Catalunya). *Paleontología i Evolució* 20: 247-251.
- Martinell, J. & Domènech, R. (1995). Bioerosive structures on the Pliocene rocky shores of Catalonia (Spain). *Revista Española de Paleontología* 10(1): 37-44.
- Martinell, J. & Villalta, J.F. de (1977). Revisión y nuevas aportaciones a la fauna del yacimiento pliocénico de Vilacolum, Girona. *Acta Geológica Hispánica XIII* (1-3): 26-28.
- Radke, G. (1991). Die mikroendolithischen Spurenfossilien im Alt-Tertiär West-Europas und ihre palökologische Bedeutung. *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg* 138: 184 pp.



# INTERNAL WAVES AS GENERATING MECHANISM FOR NUMMULITE ACCUMULATIONS: UPPER LUTETIAN OF AINSA BASIN, SOUTH CENTRAL PYRENEES

Mateu-Vicens, G.<sup>1</sup>, Pomar, L.<sup>1</sup> & Ferràndez-Cañadell, C.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Dept. Ciències de la Terra, Universitat de les Illes Balears, 07122, Palma; mateu.guillem@gmail.com, luis.pomar@uib.es

<sup>2</sup> Dept. Estratigrafia i Paleontologia i Geociències Marines, Universitat de Barcelona, Martí Franquès, 08028-Barcelona

## Resumen

Durante el Eoceno, los *Nummulites* formaron grandes acumulaciones (bancos) cuyo origen sigue siendo discutido. Los procesos deposicionales que produjeron las acumulaciones de *N. deshayesi* cerca de Santa María de Buil, en la cuenca de Ainsa (sur de los Pirineos), se han interpretado según la morfología de los bancos, el tipo de superficies de contacto, la distribución de estructuras sedimentarias, la forma, plana o globosa, de las conchas de los *Nummulites* y la presencia de otros componentes. Las acumulaciones de *Nummulites*, fruto de *mass flows*, presentan muy poca granoclasificación. Los *Nummulites* de concha globosa abundaban en ambientes someros, junto a abundantes nummulitoclastos, mientras que las formas planas proliferaban en zonas más profundas, con abundante fango. Intercalados entre los bancos nummulíticos, biostromas y *mounds* de corales con *Operculina*, *Discocyclusina* y *Asterocyclusina*, representan la acumulación *in situ* cerca del límite inferior de la zona fótica. Las ondas internas, causantes de los flujos de densidad, impactan con más intensidad en la zona intermedia de la plataforma que en zonas someras, determinando así la composición de los bancos.

**Palabras clave:** *Nummulites*, banco, ondas internas, Eoceno, Pirineos

## Abstract

During the Eocene *Nummulites* formed huge accumulations (banks) whose origin is still debated. The depositional processes that produced the *Nummulites deshayesi* banks near Santa María de Buil, in the Ainsa Basin (South Pyrenean Foreland Basin), are interpreted considering the banks shape, the type of bounding surfaces, the distribution of sedimentary textures, *Nummulites* test shapes and other associated skeletal components. Nummulitic banks, with very poor sediment sorting, accumulated from mass flows. *Nummulites* with globose test thrived in shallow environments with abundant nummulithoclasts, whereas those with flattened test thrived in deeper, clay-dominated settings. Interbedded with nummulitic banks, coral biostromes and mounds, bearing *Operculina*, *Discocyclusina* and *Asterocyclusina*, represent *in situ* accumulation near the base of the photic zone. Internal waves were the triggering mechanism of the density flows. Their impact is strongest in the midshelf region and weaker in shallow water, which explains the compositional character of the nummulitic banks.

**Keywords:** *Nummulites*, bank, internal waves, Eocene, Pyrenees

## Introduction

The larger foraminifera genus *Nummulites* was particularly diverse and abundant during Eocene times, forming huge accumulations, usually called “banks”, in the Tethyan region. The environments where these foraminifera thrived and the processes that led to such tests accumulations are not fully understood due to the absence of modern counterparts. The variability of facies and facies-architecture reflects the array of processes controlling the production and accumulation of the *Nummulites* tests. Nummulitic banks are monospecific to oligospecific and, in the north-eastern Tethys, they mostly correspond to the *Nummulites* gr. *perforatus*, which are variable in shape, from globular to flat. This variability implies that different *Nummulites*, both species and forms, lived in different settings and environmental conditions. Various authors (e.g. Serra-Kiel & Reguant, 1984; Racey, 2001; Jorry et al., 2005) highlighted the common features among nummulitic banks. Banks, formed by robust to flat *Nummulites* tests separate a back-bank environment with highly robust forms associated to porcellaneous foraminifera (e.g. *Alveolina*, *Orbitolites*, miliolids) from, deeper, fore-bank with flat *Nummulites* and large, flat rotaliins (*Assilina*, *Operculina*, *Discocyclina*).

Usually, nummulitic banks lack sedimentary structures. Despite some authors (e.g. Nemkov, 1962; Arni, 1965; Anketell and Mriheel, 2000) interpret this absence as indicative of autochthonous accumulation, Jorry et al. (2005) propose an alternative explanation based on porosity and density measurements of *Nummulites* tests. These authors suggest that tests with different sizes might present a similar hydrodynamic behaviour depending on their shape and bulk density, which hinders the granulometric sorting that, in turn, prevents the formation of any sedimentary structure. As recent nummulitids host diatoms as symbionts, light-availability might have been a major factor controlling the location of the *in situ* habitat of *Nummulites* (factory). Light determines the test shape of symbiont-bearing, large rotaliins. Based on observations (Pecheux, 1995) of modern nummulitids with marked shape variability (e.g. *Operculina ammonoides*), thick *Nummulites* specimens are adapted to shallow-water, well-illuminated environments, whilst flat-forms correspond to poor-light conditions. The aim of this work is to determine the origin of monospecific banks of *N. des-*

*hayesi*, cropping out near Santa María de Buil, in the Ainsa Basin. This species, showing great shape variability, belongs to the group of *N. perforatus*. These accumulations formed during a maximum flooding, within a deltaic context, near delta sand lobes.

## Methods

The studied outcrops are 700 m long and 50 m high, and provide a clean, almost-dip, section. Nummulitic deposits have been mapped onto outcrop photomosaics, with particular attention to the bank geometry, bounding surfaces and distribution of textures and components. Facies description was based on textures, composition and sorting. Facies were classified according to Embry and Klovan's (1971) nomenclature. For the *Nummulites*, special attention was paid to the test shape and size (large microspheric and small macrospheric forms). Up to seven stratigraphic sections were logged along dip, being used for thickness control and architecture reconstruction. Field observations were complemented with up to 40 thin sections to determine associated foraminifera and matrix grain size and composition. Based on integrative analysis of these data, lithosomes types were characterized.

## Results

### (a) Lithofacies

Eight facies have been described within the lithosomes: (1) *Nummulitic rudstone* that includes small macrospheric *N. deshayesi* and, spherical to lenticular microspheric specimens in a poorly-sorted packstone matrix with abundant nummulithoclasts, scarce echinoid fragments and rare planktonic foraminifers. Sedimentary structures are absent. (2) *Nummulitic floatstone with packstone matrix* contains very abundant *N. deshayesi*, macrospheric and spherical to lenticular microspheric specimens, with a poorly-sorted packstone matrix containing fragments of large rotaliins (*Assilina*, *Operculina*, *Discocyclina*, *Asterocyclina*, *Neorotalia*), small benthic foraminifera (epiphytics such as *Lobatula*, *Planorbulina*, discorbids and miliolids; bolivinids), rare planktonics, echinoid and bryozoan fragments, glauconite grains and quartz grains. (3)

Marly nummulitic floatstone contains macrospheric and flat microspheric *N. deshayesi* embedded in a poorly-sorted wackestone to packstone matrix that consists of clayish nummulithoclastic debris, small benthic and planktonic foraminifera, fragments of echinoids and bivalves, quartz grains and very rare glauconite granules. (4) *Fine-grained calcarenite* consists of a very-poorly sorted wackestone to packstone with some reworked large rotaliins (megalospheric *N. deshayesi*, *Operculina*, *Discocyclina*), nummulithoclasts, echinoid fragments, rare small benthic and planktonic foraminifera, abundant quartz grains and some glauconite granules. (5) *Coral biostromes*, locally bioherms occur interbedded with the nummulitic lithosomes consisting of coral colonies sparsely distributed within a poorly-sorted packstone matrix with abundant larger foraminifera (reworked megalospheric *N. deshayesi* and fragments of *Operculina*, *Discocyclina*, *Asterocyclina* and *Orbitolites*), encrusting foraminifera attached to coral fragments (*Victoriella*, *Fabiania*, *Acervulina*, *Solenomeris*, *Haddonina*), small benthics (epiphytic forms such as abundant *Lobatula*, *Sphaerogypsina*, *Planorbulina*, *Quinqueloculina*, very rare discorbids; and bolivinids), fragments of echinoids, molluscs and coral, rare red algae, very rare bryozoans, ostracods and decapods. (6) *Nummulitic floatstone with clay matrix* that consists of very abundant megalospheric forms and very flat microspheric specimens of *N. deshayesi* within a clay matrix containing large foraminifera (*Operculina*, *Discocyclina*, very rare *Alveolina*), small benthics (*Cibicidoides*, *Asterigerina*, *Planulina*, rare miliolids, very rare *Lobatula*), rare echinoid fragments and very rare solitary corals. (7) *Sandstones* occurring below and above the nummulitic lithosomes; the latter ones locally present wave ripples and hummocky cross-stratification. (8) *Clay*, bluish, structureless, with no bioclasts.

#### (b) Lithosomes

Four lithosome types have been recognised based on the recurrent facies associations within mappable units bounded by physical surfaces: (1) *R-type* lithosomes are wedge shaped and are composed by *nummulitic rudstone* passing basinward into *nummulitic floatstone with packstone matrix* that, in turn, passes into *fine-grained calcarenites* that pinch out basinward. (2) *MR-type* lithosomes are similar to *R-type* but matrix is richer in clay. *Nummulitic rudstone* passes up-section and down-dip into *nummu-*

*litic floatstone with packstone matrix*, which in turn passes into *marlynummulitic floatstones*. (3) *CW-type* lithosomes are clay wedges exclusively formed by *nummulitic floatstone in a clay matrix* lithofacies. (4) *CB-type* corresponds to strata exclusively formed by *coral biostrome* facies.

#### (c) Interpretation

*R-type* and *MR-type* lithosomes constitute a bank (*sensu* Arni, 1965), containing a mixture of flat and robust, spherical microspheric forms, somewhat reworked, which rules out autochthony/para-autochthony and indicates that mixed specimens correspond to different bathymetric zones. Additionally, the occurrence of abundant epiphytic foraminifera, along with planktonics, flat large rotaliins (*Assilina*, *Operculina*, *Discocyclina*, *Asterocyclina* and locally *N. millicaput*) is in agreement with the mixture of components from different settings. The absence of tractive structures, which excludes the action of bottom currents, the weak vertical and down-dip selection of *Nummulites* and the down-dip matrix segregation within the bank indicates mass-flow transport processes. Thus, in *R-type* lithosomes, matrix of *nummulitic rudstone* is very similar to the *fine-grained calcarenite* lithofacies that represents the more distal settling of components remobilized by mass flows. In the *MR-type* lithosomes, the increased clay content in the matrix and the increase of flatter microspheric *Nummulites* and a higher abundance of *Assilina*, *Operculina*, *Discocyclina* and *Asterocyclina* suggest a deeper provenance locus. The basinward pinch-out geometry and the absence of low-angle bedding excludes autochthony in *CW-type* lithosomes. Instead, these have been interpreted to result from mudflows remobilizing sediments from a deeper source than *R-* and *MR-type* lithosomes, which is consistent with the higher abundance of clay, flat microspheric *N. deshayesi*, large rotaliins and small benthic foraminifera associated to deep-water settings. *Coral biostromes (CB-type)* represent *in situ* production and accumulation as most coral skeletons are in living position. The abundance of *Operculina*, *Discocyclina* and *Asterocyclina*, along with red-algae fragments, indicates that production occurred in poor-light conditions. The mud-rich matrix and the absence of any sediment sorting point out that accumulation took place below storm wave base.



## Discussion

### (a) Carbonate factories

The existence of a shallow-water, sediment factory, corresponding to seagrass meadows, is inferred from indirect evidences such as the presence of epiphytic foraminifera, including permanently-attached genera such as *Planorbulina* and *Orbitolites*. At intermediate depth in mesophotic conditions, carbonate factory was dominated by *N. deshayesi*. Nummulitids are dominant at this depth, where light availability is optimal as it is enough for photosynthesis of algal symbionts and too low to cause photo-oxidative stress (Hallock, 1985). The deepest carbonate factory, in the meso-oligophotic zone, corresponds to corals, encrusted by red algae, large rotaliins associated to poor-light conditions and some encrusting foraminifera that indicate mesotrophic conditions.

### (b) The impact of internal waves

Internal waves (IWs) propagate along the strong density gradient (pycnocline) that separates two density-stratified water masses. In small interior seas, as in the Ainsa basin during the upper Lutetian, pycnoclines occur at shallow depths and they are strongly influenced by riverine discharge, fetch of the basin, wind regime and temperature changes. Large internal solitary waves (solitons) normally occur as groups of oscillations wherever water currents and stratification take place close to irregular topographies. Oscillations are non-sinusoidal, with predominant downward displacement, presenting largest amplitude (over 100 m) and longest crest length in the front. The impact of these solitons is stronger in the mid-shelf area and their effect on carbonate systems is due to the resulting temperature fluctuation that affects the carbonate-producing biota and due to water motion that affects sedimentation. These events are sporadic but large enough to episodically scour the seafloor and re-suspend bottom sediments. The strong and short upslope-downslope pulses and the associated turbulence produced by the IWs breaking on the sea floor may explain the characteristics of the different lithosomes. *Nummulites* transport was sporadic and exclusively downslope. Moreover, the low sorting and the scarce matrix segregation indicate mass-flow transport with weak suspension component. Sediment gravity

flows were sourced in mid-shelf areas with very minor contribution of shallower settings. The differences among R, MR and CW lithosomes respond to variations of the bathymetric position of the pycnocline and different amplitude of the IW.

## Conclusions

(1) The recurrent arrangement of the different lithofacies has permitted to identify four types of building block. (2) The compositional analysis reveals three sediment factories: a) the seagrass meadow in the euphotic zone, inferred from epiphytic foraminifers; b) a mesophotic factory inferred from the production of *Nummulites deshayesi* and other LBFs; c) coral biostromes encrusted by red algae and foraminifers in the meso-oligophotic zone. (3) Lithofacies and compositional analyses allowed the distinction between *in situ* and *ex situ* components. Only components produced in the meso-oligophotic factory, coral biostromes and mounds, and well-preserved tests of *Nummulites millecaput*, *Discocyclus* and encrusting foraminifers, are considered *in situ*. (4) Internal waves (IWs) are the mechanism invoked for these nummulitic lithosomes to form. IWs propagating along the pycnocline impinged the seafloor at the mesophotic zone (the zone for *Nummulites* to thrive) and brought the sediments into suspension, which settled down forming the R, MR and CW lithosomes.

## Acknowledgements

From J. Serra-Kiel, help in the field and interesting discussions are greatly acknowledged. We also thank A. Gallardo, A. Obrador, J.M. Carmona and M. Brandano for their assistance in the field. Funding from Spanish Grants CGL2005-00537, CGL2009-13254, and CGL2008-00809 is also acknowledged.

## References

- Anketell, J.M. & Mriheel, I.Y. (2000). Depositional environment and diagenesis of the Eocene Jdeir Formation, Gabes-Tripoli Basin, Western Offshore, Libya. *Journal of Petroleum Geology* 23: 425-447.
- Arni, P. (1965). L'évolution des Nummulitinae en tant que facteur de modification des dépôts

- littoraux. *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières* 32: 7-20.
- Embry, A.F. & Klovan, J.E. (1971). A Late Devonian reef tract on northeastern Banks Island, N.W.T. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology* 19: 730-781.
- Hallock, P. (1985). Why are larger foraminifera large? *Paleobiology* 14: 250-261.
- Jorry, S.J., Hasler, C.A. & Davaud, E. (2005). Hydrodynamic behaviour of carbonate grains: the nummulite example. In: *24th IAS Meeting of Sedimentology, abstract vol. p. 89*, Muscat, Oman.
- Nemkov, G.I. (1962). Remarks on the paleoecology of *Nummulites*. *Voprosi Mikropal* 6: 64-72.
- Pecheux, M.J.F. (1995). Ecomorphology of a recent large foraminifer, *Operculina ammonoides*. *Geobios* 28: 529-566.
- Racey, A. (2001). A Review of Eocene Nummulite accumulations: Structure, formation and reservoir potential. *Journal of Petroleum Geology* 24: 79-100.
- Serra-Kiel, J. & Reguant, S. (1984). Paleoecological conditions and morphological variations in monoespecific banks of *Nummulites*: an example. In *Benthos'83, 2nd International Symposium on Benthic Foraminifera*, pp. 557-563.



# AMMONOID EVOLUTION TRIGGERED BY PALAEOGEOGRAPHIC CHANGES: ORIGIN OF OXFORDIAN SUBFAMILY PASSENDORFERIINAE (SOUTHERN TETHYS)

Meléndez, G.<sup>1</sup>, Cusumano, A.<sup>2</sup>, D'Arpa, C.<sup>3</sup> & Di Stefano, P.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Dept. de Geología (Paleontología), Universidad de Zaragoza, Zaragoza (Spain); gmelende@unizar.es

<sup>2</sup> Dipartimento di Scienze della Terra e del Mare (Di.ST.e.M), Università degli Studi di Palermo, Palermo (Italy); antonio.cusumano@unipa.it, pietro.distefano@unipa.it

<sup>3</sup> Dipartimento di Scienze della Terra e del Mare (DiSTeM), Museo Geologico G.G. Gemmellaro, Palermo (Italy); cdarpa@unipa.it

## Resumen

La comparación de las sucesiones de ammonites del Jurásico Medio y Superior en Sicilia (Sciacca) y en la Cordillera Ibérica muestra que en Sicilia durante el Jurásico Medio las sucesiones de ammonoides presentan una proporción mayoritaria de taxones de Ammonitina típicamente submediterráneos enteramente comparables a los registrados en ese intervalo en la Cordillera Ibérica. Una situación similar se registra en el sector Subbético (Cordilleras Béticas, S España). A partir del Oxfordiense medio, las sucesiones de ammonites muestran una clara diferenciación, dominadas por taxones típicamente mediterráneos en Sicilia (Passendorferiinae) mientras que los grupos submediterráneos (Perisphintinae, Oppediidae) claramente mayoritarios en la Cordillera Ibérica son prácticamente inexistentes o muy minoritarios allí. Esta diferenciación biogeográfica se corresponde con la evolución paleogeográfica del Tethys Occidental a partir del límite Calloviense-Oxfordiense, generando la aparición de plataformas epioceánicas en el margen Sur del Tethys y activando la evolución divergente de los Passendorferiinae.

**Palabras clave:** Jurásico, biogeografía, Provincia Mediterránea, Provincia Submediterránea, Sicilia, Iberia

## Abstract

The comparison of Middle-Upper Jurassic ammonite successions in SW Sicily (Sciacca) and Iberia shows that, during the Middle Jurassic, besides some typical Mediterranean taxa, in Sicily as well as in the Betic Ranges (S Spain) ammonoid successions contain a higher share of typical Submediterranean taxa of Ammonitina, entirely comparable to those recorded in Epicontinental areas of Eastern Iberia. From middle Oxfordian onwards instead, ammonite successions show a clear taxonomic differentiation, being dominated in Sicily by typically Mediterranean taxa (Passendorferiinae) whilst typical Submediterranean groups (Perisphinctinae, Oppediidae) clearly dominant in the Iberian Range, are testimonial to non-existent there. Such biogeographic differentiation seems to match the palaeogeographic evolution of the Western Tethys from the Callovian-Oxfordian boundary onwards, originating the development of epioceanic platforms at the southern margin of Tethys and presumably triggering the divergence and evolution of Passendorferiinae.

**Keywords:** Jurassic, biogeography, Mediterranean Province, Submediterranean Province, Sicily, Iberia

## Introduction

Recent contributions to the study of the Jurassic pelagic successions in West Sicily have been carried out through the analysis of two new sections cropping out in the area of Sciacca (Agrigento Province), near the localities of Stretta Arancio and Contrada Capraria. These new data are added to those already known from Contrada Diesi, near Monte Magaggiaro, consisting of about 9 m of massive calcilutites (Buccheri Formation) spanning from Bathonian to Oxfordian, and followed by a 2,7 m thick sequence of stromatolitic and calcarenitic limestones of Kimmeridgian age, covered on top by Tithonian beds (Baldanza et al., 2002, D'Arpa & Meléndez, 2006). These deposits are part of the Monte Magaggiaro-Pizzo Telegrafo Unit, which belongs to a large tectonic unit located in the outer part of the Apennine-Magrebide chain. During the Mesozoic Era, this unit was a part of the Saccense Domain (Catalano & D'Argenio, 1982), an area palaeogeographically located along the southern margin of Tethys.

## Iberian Range

The studied Middle-Upper Jurassic ammonite successions from these sections have been compared with equivalent faunal sequences from NE Iberian (Aragonese) Platform, as recently described by Meléndez et al. (2007a, b). In this area, Middle Jurassic (Bathonian-Callovian) deposits form a thicker, terrigenous and carbonate sequence deposited on a shallow epicontinental platform. Ammonite associations have a clear Submediterranean character, including components of families Macrocephalitidae, Perisphinctidae, Opeiliidae, Tulitidae and Peltoceratinae. From middle Oxfordian onwards, ammonite successions show a similar Submediterranean character (Perisphinctinae, Ataxioceratinae, Euaspidoceratinae, Opeiliidae). Elements of more typical Mediterranean affinity (Passendorferiinae) are also common although less abundant, and include only adult macroconch (M) and microconch (m) individuals. More typically Mediterranean elements, such as components of suborders Phylloceratina and Lytoceratina, are virtually absent.

## Sections from SW Sicily

The sequence of Stretta Arancio crops out along the upper part of the cliffs of the canyon formed by the Carboj River. The studied succession, lying paraconformably on the dolomitic limestones pertaining to the Inici Formation (Lower Jurassic) consists of 5.5 m of gray-pink *Bositra* packstone-wackestone referable to Bathonian – lower Callovian. Earlier authors in this same area collected a Middle Jurassic (Bathonian-Callovian) ammonite succession of clear Submediterranean character: Francesco Bruno (1954) found one clear specimen of *Reineckeia*, whilst the collection of Mariano Gemmellaro (1919) after the updated revision carried out by the present authors (C.D'A; A.C.), has been shown to include common specimens of *Oxycerites neumayri*, *Oxycerites cf. subdiscus*, *Cadomites d'aubenyi*, *Dimorphinites* sp., *Homoeoplanulites* spp., *Procerites* spp., *Choffatia* spp., and some possible specimens of *Tulites* sp., in the area near Contrada Tardara, i.e., a succession entirely comparable to that referred by Page & Meléndez (2000) in the central, northern Iberian Range. This lower sequence is covered by a 40 cm massive bed of gray packstone with protoglobigerinids containing only rare specimens of *Sowerbyceras*, of Upper Jurassic (Oxfordian?) age. The sequence follows up with a 55 cm thick sequence of gray packstone limestones containing *Pictonia* cfr. *perornatula* Schneid, which supports a Kimmeridgian age for these strata. These deposits are covered by 40 cm of white micritic limestone with abundant calpionellids, Upper Tithonian-Lower Cretaceous in age. Upper Cretaceous *Globotruncana* limestones of "Scaglia" type follow upward.

The section named "Cava ex-Capraria", crops out along an abandoned quarry near the village of Sambuca di Sicilia (Agrigento Province). It comprises a 26 m thick sequence of Middle-Upper Jurassic, ammonite-rich limestones passing upwards into the upper Tithonian-Lower Cretaceous unit (marly limestones with calpionellids). Middle Jurassic deposits, at the lower part, form a 12 m thick sequence of gray *Bositra* limestones followed by 3.5 m of nodular limestones with protoglobigerinids (Upper Jurassic - Oxfordian) and only rare specimens of *Sowerbyceras* sp., a typical taxon spreading around the Mediterranean Province. Follows up about 10,5 m sequence of *Saccocoma* limestones (Kimmeridgian-Tithonian), which has yielded a rich ammonite association of lower Kimmeridgian age at the basal 2 m.

## Discussion

Preliminary data show that both Stretta Arancio and Cava ex-Capraria sections span the same stratigraphic range as that of Contrada Diesi, although the recorded units are generally thicker in Cava ex-Capraria than at Stretta Arancio and Contrada Diesi sections. Moreover, ammonite taxa found in the studied sequences from middle Oxfordian upwards, allow locate these sedimentary areas in the Mediterranean Palaeoprovince.

The analysed data also indicate the presence of a widespread stratigraphic gap spanning from middle Callovian to lower-middle, or even upper Oxfordian, and are comparable to those reported from Contrada Diesi where the stratigraphic gap is less expanded (D'Arpa & Meléndez, 2006) and with the successions of the Trapanese Domain, whose differences with the Saccense Domain – in terms of thickness of the different chronostratigraphic units, duration of the middle Callovian-lower Oxfordian stratigraphic gap, presence of Submediterranean ammonite taxa and specific diversity - are well known.

Differences in fossil content between the Middle and Upper Jurassic units in the studied Sicilian sections clearly indicate the palaeogeographic change from Submediterranean conditions, with clear affinities with South-European epicontinental platforms, to typically Mediterranean, as developed on epioceanic platforms along the southern margin of Tethys. Middle Oxfordian to early Kimmeridgian ammonite successions in East-Iberian epicontinental platform in turn, are dominated by representatives of Perisphinctinae, Oppeliidae and Ataxioceratinae, and a less important presence of Mediterranean *Passendorferiinae*. They clearly contrast with those from typically Mediterranean areas, where representatives of *Passendorferiinae* (genera *Passendorferia*, *Sequeirosia*, *Nebroditis*) are clearly dominant and representatives of Perisphinctinae and, partly, Ataxioceratinae are virtually absent or underrepresented, although quite often misinterpreted or misidentified (D'Arpa & Meléndez, 2006).

Both palaeobiological and biogeographical data point towards the subfamily *Passendorferiinae* as a separate group diverging from the main Perisphinctid stem and expanding throughout the

epioceanic platforms at the Callovian-Oxfordian transition interval and onwards. Geographic isolation and allopatric speciation would have been triggered by the progression of the alpine trough along the western Tethys, as currently admitted by recent palaeogeographic reconstructions. A similar, although reverse case could be admitted for the origin of subfamily Ataxioceratinae, a group initially derived from *Passendorferia* at the lowermost upper Oxfordian (Hypselum Chronozone) and becoming progressively restricted to proximal epicontinental platform environments.

## Final Remarks

As a typically nektonic to nekto-benthonic group, ammonoid evolution and distribution were mainly controlled by the development and evolution of marine platform environments and barriers to dispersal. In the case of Middle and Upper Jurassic, the origin, dispersion and evolution of different subfamilies of ammonite family Perisphinctidae clearly match the palaeogeographic evolution of Tethyan platforms as the progression of alpine oceanic rifting triggered the isolation of separate epioceanic and epicontinental platform environments in Western and Southern Tethys.

## Acknowledgements

This work is a part of the research projects: “Registro geológico de ciclos paleoambientales del Jurásico Medio en la Cordillera Ibérica” (CGL 2008-01273/BTE) and E17: “Patrimonio y Museo Paleontológico (221354- DGA, Aragón, Spain).

## References

- Baldanza, A., Cope, J.C.W., D'Arpa, C., Di Stefano, P., Marino, M.C., Mariotti, N., Nicosia, U., Parisi, G. & Petti, F.M. (2002). Quarry at Contrada Diesi-Section I (Early Jurassic-early Tithonian). In *General Field Trip Guidebook of the 6<sup>th</sup> International Symposium on the Jurassic System*. (ed. M. Santantonio), pp. 69-72. Palermo: Italy.
- Bruno, F. (1954). Su alcuni cefalopodi del Malm di Stretta d'Arancio (Sambuca). *Rivista Mineraria Siciliana* 25: 20-30.

- Catalano, R. & D'Argenio, B. (1982). Schema geologico della Sicilia. In *Guida alla Geologia della Sicilia occidentale. Guide Geologiche Regionali* (eds. R. Catalano & B. D'Argenio). *Memorie della Società Geologica Italiana*, Supplemento A, 24: 9-41.
- D'Arpa, C. & Meléndez, G. (2006). Oxfordian ammonites from Contrada Diesi (Sciaccà, Sicily) a historical locality studied by Gemmellaro. *Quaderni del Museo Geologico "G. G. Gemmellaro"* 9: 63-74.
- Gemmellaro, M. (1919). Sulla presenza del Kelloviano inferiore (Zona a *Macrocephalites macrocephalus* Schloth. sp.) della montagna della Tardàra, presso Menfi, in Sicilia. *Bollettino Società Scienze Naturali ed Economiche Palermo*: 29-31.
- Meléndez, G., Ramajo, J., Bello, J., D'Arpa, C., DiStefano, P., Fermeli, G., Karakitsios, V., Scherreicks, R. & Zargone, G. (2007a). Palaeogeographic and Palaeontologic event across the Tethys, in the Submediterranean and Mediterranean platforms at the Callovian-Oxfordian transition. In *XXIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Libro de Resúmenes*. (eds. J.C. Braga; A. Checa and M. Company), pp. 139-140. IGME, Universidad de Granada.
- Meléndez, G., Ramajo, J., Bello, J. & Page K.N. (2007b). Callovian and the Callovian - Oxfordian transition sedimentary record in NE Iberian Chain: Taphonomic analysis and palaeogeography. *Journal of Iberian Geology* 33(2): 156-178.
- Page, K.N. & Meléndez, G. (2000). Correlation of Late Bathonian ammonite faunas between England and North East Spain and a proposed standard zonation for the Upper Bathonian of Northern and Western Europe. In *Advances in Jurassic research 2000, Proc. 5<sup>th</sup> International Symposium on the Jurassic System. Geo-Research Forum 6* (eds. R.L. Hall and P.L. Smith), pp. 153-162. Vancouver, Canada.

# NUEVOS DATOS SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE MICROMAMÍFEROS EN EL MIOCENO SUPERIOR-PLEISTOCENO INFERIOR DE LA CUENCA DE GUADIX (SURESTE DE ESPAÑA)

Minwer-Barakat, R.<sup>1</sup>, García-Alix, A.<sup>2</sup>, Martín Suárez, E.<sup>3</sup> & Freudenthal, M.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona, España; raef.minwer@icp.cat

<sup>2</sup> Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra (IACT-CSIC-UGR). Universidad de Granada-Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Avda. de las Palmeras, 4, 18100, Granada, España; agalix@ugr.es

<sup>3</sup> Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Universidad de Granada, 18071 Granada, España; elvirams@ugr.es; mfreuden@ugr.es

## Resumen

En los últimos años, el estudio de distintas secciones en los depósitos continentales de la cuenca de Guadix (sureste de España) ha puesto de manifiesto la existencia de nuevos niveles con gran abundancia y diversidad de restos de micromamíferos (roedores e insectívoros). En concreto, en las secciones de Rambla de Chimeneas, Embalse del Negratín, Loma de las Yeguas y Tollo de Chiclana, se han identificado nueve yacimientos de micromamíferos con edades comprendidas entre el Turoliense superior (Mioceno Superior, MN13) y el Villanyiense superior (Pleistoceno Inferior, MN17), que han permitido la obtención de nuevos datos sobre la distribución de diferentes especies en esta cuenca. Los notables cambios observados en la composición de las faunas de micromamíferos desde los yacimientos más antiguos a los más modernos permitirán la definición formal de varias biozonas que incluirán, además de las localidades estudiadas, otros yacimientos de micromamíferos de la cuenca de Guadix.

**Palabras clave:** Rodentia, Lipotyphla, Cuenca de Guadix, Mioceno, Plioceno, Pleistoceno

## Abstract

In the last years, the study of different sections in the continental deposits of the Guadix Basin (Southwestern Spain) has evidenced the existence of several sites with a great abundance and diversity of small mammal remains (rodents and insectivores). Specifically, in the sections called Rambla de Chimeneas, Embalse del Negratín, Loma de las Yeguas and Tollo de Chiclana, nine micromammal localities have been discovered, ranging from the upper Turolian (upper Miocene, MN13) to the upper Villanyian (Lower Pleistocene, MN17), which have provided new data on the distribution of different species in this basin. The marked changes in the composition of the micromammal faunas from the oldest to the youngest sites will allow the formal definition of several biozones that will include, besides the studied localities, other micromammal sites from the Guadix Basin.

**Keywords:** Rodentia, Lipotyphla, Guadix Basin, Miocene, Pliocene, Pleistocene



## Introducción

Los yacimientos de mamíferos son abundantes en la cuenca de Guadix, cuyo relleno continental comprende desde el Mioceno terminal hasta el Pleistoceno Superior. Sin embargo, las secciones continuas no son frecuentes y no es fácil establecer correlaciones litoestratigráficas directas entre las distintas localidades. En este sentido, los yacimientos identificados en las secciones de Rambla de Chimeneas (RCH), Embalse del Negratín (NGR), Loma de las Yeguas (YEG) y Tollo de Chiclana (TCH) suponen una clara excepción, ya que se encuentran (salvo una localidad) en superposición estratigráfica. Así, la secuencia de yacimientos desde los más antiguos (RCH-3 y NGR-1) hasta los más modernos (TCH-10 y 10B) representa un registro bastante completo de la sucesión faunística desde el Turolense superior hasta el Villanyiense superior (Minwer-Barakat, 2005).

El estudio de los roedores e insectívoros de estas localidades ha permitido la identificación de más de 40 especies (tres de ellas nuevas), pertenecientes a 26 géneros y 10 familias diferentes (Minwer-Barakat et al., 2004, 2005, 2007, 2008a, b, c, 2009a, b, 2010; García-Alix et al., 2007, 2008). La descripción de estas faunas supone un notable incremento de los datos sobre la distribución de micromamíferos en esta cuenca: se han identificado especies anteriormente desconocidas en el área, se han puesto de manifiesto algunos problemas en la determinación de ciertos taxones y se ha evidenciado la imposibilidad de ubicar algunas localidades en los esquemas bioestratigráficos locales previos. Este aumento de datos es especialmente significativo para algunos intervalos como el Villanyiense inferior, cuyas faunas de micromamíferos eran muy poco conocidas en esta cuenca hasta el momento. Esta información permitirá la definición de nuevas biozonas, de acuerdo con las normas de la Guía Estratigráfica Internacional, que precisarán las biozonaciones locales propuestas con anterioridad (Agustí, 1986, Martín Suárez, 1988, entre otros). La figura 1 muestra el rango de distribución de las especies encontradas en los yacimientos estudiados, ordenados según su posición estratigráfica.

## El Turolense superior (MN13)

El Turolense superior (MN13) aparece bien representado en los yacimientos de Rambla de Chimeneas-3 y, especialmente, Negratín-1, que reúne el catálogo faunístico más completo de los yacimientos del Turolense descritos en la cuenca, incluyendo *Apodemus gudrunae*, *Occitanomys alcalai*, *Stephanomys dubari*, *Paraethomys meini*, *Ruscinomys* sp., *Apocricetus alberti*, *Debruijnimys almenarensis*, *Myocricetodon jaegeri*, *Eliomys* sp., *Atlantoxerus* sp., *Parasorex ibericus* y *Soricidae* indet. Este yacimiento representa la primera cita en la cuenca de la especie *D. almenarensis* y la primera mención en Europa de la especie africana *M. jaegeri*, dato que evidencia la entrada de *Myocricetodon* en Europa a través de un paso emergido en el área bético-rifeña al final del Turolense (Minwer-Barakat et al., 2009a).

Otros yacimientos de la MN13 descritos en la cuenca son los de Bacochas y Pino Mojón, única localidad junto con NGR-1 que ha proporcionado ejemplares de *Myocricetodon* (Sesé, 1989). Los niveles de NGR-1 y RCH-3 pueden correlacionarse con otros yacimientos españoles del final del Turolense superior en los que ya se registra la presencia de *P. meini*, como La Dehesa, Arquillo 4, Celadas 2, Crevillente 6, Librilla, Venta del Moro y La Alberca. Es especialmente destacable la correlación con otros niveles que también han librado restos de gerbílidos, como Zorreras 2B y 3A en la cuenca de Sorbas y los principales rellenos kársticos del Turolense superior español: Salobreña y Almenara-M.

## El Rusciniense inferior (MN14)

Este intervalo es el peor representado en la sucesión de yacimientos estudiada. Sólo la localidad de Yeguas es asignable a la MN14, con un catálogo faunístico compuesto por *Stephanomys cordii*, *Paraethomys meini*, *Apocricetus barrierei*, *Asoriculus gibberodon* y *Paenlimnoecus pannonicus*. En este mismo nivel, Soria y Ruiz Bustos (1991) identificaron previamente los taxones *Castillomys gracilis*, *P. meini* y *Trilophomys*. Algunos otros yacimientos de la cuenca con una edad equivalente son Gorafe A, 1 y 4; este último representa el nivel más rico de esta edad en el área (Martín-Suárez, 1988).



En estos niveles se documenta la primera aparición en la cuenca de *Trilophomys*, *A. gibberodon* y *P. pannonicus*; la presencia de esta última especie en varios de los niveles estudiados representa además su registro más meridional. Estos yacimientos son posteriores a la desaparición de las especies *Apodemus gudrunae*, *Apocricetus alberti* y *Myocricetodon jaegeri*, y anteriores a la llegada de los primeros arvicólidos a la cuenca.

Los yacimientos de Yeguas y Gorafe 1, 4 y A son posteriores a las localidades del comienzo del Rusciniense descritas en la cuenca de Granada (Purcal 4 y 13, Calicasas 3 y 5A), donde aún se registra la presencia de *Stephanomys dubari*, y tienen una edad similar a la de yacimientos clásicos como Alcoy, Caravaca, Peralejos E o La Gloria 4. La presencia de la especie *A. barrieri* permite correlacionar el yacimiento de Yeguas con localidades francesas como Celleneuve y Hautimagne.

### El Rusciniense superior (MN15)

En el área de estudio, el primer yacimiento del Rusciniense superior (MN15) es el de Tollo de Chiclana-1 (TCH-1), que ha librado restos de *Castillomys crusafonti*, *Apodemus atavus*, *Paraethomys meini*, *Stephanomys* sp., *Dolomys adroveri*, *Eliomys intermedius*, *Asoriculus gibberodon*, *Paenelimoecus pannonicus* y *Archaeodesmana elvirae*. Uno de los taxones de mayor valor bioestratigráfico es el arvicólido *D. adroveri*, que permite correlacionar este yacimiento de forma precisa con los niveles de Galera-C en la misma cuenca de Guadix, Orrios 3, 4, 7 y Villalba Alta 4 en la región de Teruel. Es también interesante la definición en este yacimiento de la especie de desmán *A. elvirae*, con una talla y unos rasgos morfológicos que permiten diferenciarla de todas las especies de *Archaeodesmana* descritas con anterioridad (Minwer-Barakat et al., 2008a).

Unos 15 m por encima de TCH-1 se encuentra el yacimiento de TCH-1B, el más rico de la secuencia estudiada, en el que se ha identificado una asociación de micromamíferos característica del final del Rusciniense, que incluye las especies *Stephanomys donnezani*, *Castillomys crusafonti*, *Apodemus atavus*, *Occitanomys brailioni*, *Rhagapodemus frequens*, *Mimomys hassiacus*, *Blancomys meini*, *Trilophomys vandeweerdii*, *Pliopetaurista pliocaenica*, *Eliomys intermedius*, *E. truci*, *Asoriculus gib-*

*berodon*, *Paenelimoecus pannonicus*, *Myosorex meini* y *Archaeodesmana brailioni*. Esta asociación faunística es muy similar a la del yacimiento kárstico de Moreda-1A, situado en el margen occidental de la cuenca de Guadix y que, junto con TCH-1B, representa la única cita del arvicólido *M. hassiacus* en el sur de España (Minwer-Barakat et al., 2008b). El yacimiento de TCH-1B supone también el registro más antiguo en la cuenca del sorícido *M. meini*, y la última aparición en el área de especies como *Archaeodesmana brailioni*, *Blancomys meini* y *Pliopetaurista pliocaenica*. Este yacimiento es correlacionable con las localidades de Gea 0, Escorihuela A y C en Teruel, donde también se encuentra la especie *M. hassiacus* junto con taxones típicamente ruscinienses, y con yacimientos europeos como Wölfersheim (Alemania), Weze (Polonia) e Ivanovce (Eslovaquia).

### El Villanyiense inferior (MN16)

El comienzo del Villanyiense viene marcado por la aparición del arvicólido de pequeña talla *Mimomys stehlini*. Las localidades de TCH-3 y 13 suponen sin duda el registro más completo de micromamíferos del Villanyiense inferior encontrado hasta el momento en la cuenca. En el nivel de TCH-3 se identifican *Stephanomys thaleri*, *S. minor*, *Castillomys crusafonti*, *Apodemus atavus*, *Mimomys stehlini*, *Kislangia ischus*, *Eliomys intermedius*, *Asoriculus gibberodon*, *Paenelimoecus pannonicus*, *Myosorex meini*, *Blarinoides aliciae*, *Archaeodesmana* sp., y *Talpinae* indet. En este nivel se constata la existencia de dos líneas distintas del género *Stephanomys*, representadas por las especies *S. minor* y *S. thaleri*, y se define la especie de sorícido *Blarinoides aliciae*, caracterizada por una talla netamente menor que la de *B. mariae*, la única especie de este género descrita con anterioridad (Minwer-Barakat et al., 2007).

El yacimiento de TCH-13 contiene piezas dentarias asignadas a *Stephanomys thaleri*, *S. minor*, *Castillomys crusafonti*, *Apodemus atavus*, *Micromys caesaris*, *Mimomys stehlini*, *Eliomys truci*, *Asoriculus gibberodon*, *Paenelimoecus pannonicus*, *Petenya hungarica*, *Desmaninae* indet y *Talpinae* indet. Tiene especial interés la definición de *M. caesaris*, que se interpreta como descendiente de la especie *M. praeminutus* del Rusciniense superior y como ancestro del actual

*M. minutus*. Por otra parte, este yacimiento representa la primera cita de la especie *P. hungarica* en la cuenca de Guadix y el registro más moderno conocido hasta la fecha de *E. truci*.

El catálogo faunístico de estos niveles es muy similar al de Zújar-11 en la propia cuenca de Guadix y también al del relleno kárstico de Moreda-1B, con una edad equivalente. La presencia de *M. stehlini* en los yacimientos de TCH-3 y 13 permite correlacionarlos con un buen número de localidades europeas como Concud Pueblo y Concud Estación en la región de Teruel, Balaruc 2 y Seynes en Francia, Hajnacka (Eslovaquia), Arondelli (Italia) y Osztramos 7 (Hungria). *Kislangia ischus*, presente en TCH-3, se ha encontrado también en otras localidades españolas como La Marmota 1 y 2, El Rincón 2 y Villarroya. En la sección de Valdeganga, las localidades más antiguas (Valdeganga 14 y 15), con *K. ischus* y *S. minor*, pueden correlacionarse con el yacimiento de TCH-3. Los restos de *Micromys* identificados en el yacimiento de Valdeganga 9b, algo más moderno pero aún correspondiente al Villanyiense inferior, se han asignado a la especie *Micromys caesaris* (ver Minwer-Barakat et al., 2008c), por lo que se supone que su edad es similar a la del nivel de TCH-13.

### El Villanyiense superior (MN17)

En la sección estudiada, el Villanyiense superior está representado en dos localidades en las que se ha reconocido la misma asociación faunística, formada por *Stephanomys balcellsii*, *Castillomys rivas*, *Micromys* sp., *Mimomys medasensis*, *Myosorex meini*, *Soricidae* indet. y *Desmaninae* indet. En estos yacimientos se produce la primera aparición en la cuenca de los muridos *S. balcellsii* y *C. rivas*. No se registran ya taxones que aparecían en los niveles del Villanyiense inferior, como *Mimomys stehlini*, *Kislangia ischus*, *Stephanomys minor*, *S. thaleri*, *Castillomys crusafonti* o *Paenelinnoecus pannonicus*.

La presencia de *M. medasensis* permite establecer una equivalencia de edad entre estos niveles y los de Galera-2, G y Cortes de Baza-1 en la cuenca de Guadix. Además, el catálogo faunístico de TCH-10 y 10B, con *M. medasensis* y *S. balcellsii*, es muy similar al de otras localidades españolas incluidas en la MN17, como Islas Medas, Almenara-1 y los niveles superiores de la sección de Valdeganga.

### Conclusiones

El estudio en los últimos años de los roedores e insectívoros procedentes de los yacimientos descubiertos en las secciones de Rambla de Chimeneas, Embalse del Negratín, Loma de las Yeguas y Tollo de Chiclana ha permitido un gran incremento en el conocimiento sobre las asociaciones de micromamíferos de la cuenca de Guadix entre el Turolense superior (MN13) y el Villanyiense superior (MN17). Los cambios observados en la composición de las faunas desde los yacimientos más antiguos a los más modernos son muy significativos y permitirán en un futuro la definición formal de varias biozonas para los depósitos continentales de esta cuenca.

### Agradecimientos

Este estudio ha sido financiado por los proyectos CGL2008-00325/BTE (Ministerio de Ciencia e Innovación), 'Consolider Ingenio 2010' (CSD 2006-00041), y el grupo RNM0190 de la Junta de Andalucía. A. García-Alix disfruta de un contrato Juan de la Cierva del Ministerio de Ciencia e Innovación.

### Referencias

- Agustí, J. (1986). Synthèse biostratigraphique du Pliocène de Guadix-Baza (Province de Granada, sud-est de l'Espagne). *Geobios* 19(4): 505-510.
- García-Alix, A., Minwer-Barakat, R., Martín Suárez, E. & Freudenthal, M. (2007). New data on Mio-Pliocene Sciuridae (Rodentia, Mammalia) from Southern Spain. *Comptes Rendus Palevol* 6: 269-279.
- García-Alix, A., Minwer-Barakat, R., Martín Suárez, E. & Freudenthal, M. (2008). Cricetidae and Gliridae (Rodentia, Mammalia) from the Miocene and Pliocene of Southern Spain. *Scripta Geologica* 136: 1-37.
- Martín Suárez, E. (1988). Sucesiones de micromamíferos en la Depresión de Guadix-Baza (Granada, España). Tesis Doctoral, Universidad de Granada. 241 pp.
- Minwer-Barakat, R. (2005). Roedores e insectívoros del Turolense superior y el Plioceno del sector central de la cuenca de Guadix. Tesis Doctoral, Universidad de Granada. 548 pp.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Martín Suárez, E. & Freudenthal, M. (2004). Arvicolidae (Rodentia)

- from the Pliocene of Tollo de Chiclana (Granada, SE Spain). *Geobios* 37: 619-629.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Martín Suárez, E. & Freudenthal, M. (2005). Muridae (Rodentia) from the Pliocene of Tollo de Chiclana (Granada, Southeastern Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 426-441.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Martín Suárez, E. & Freudenthal, M. (2007). *Blarinoidea aliciae* sp. nov., a new Soricidae (Mammalia, Lipotyphla) from the Pliocene of Spain. *Comptes Rendus Palevol* 6: 281-289.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A. & Freudenthal, M. (2008a). Desmaninae (Talpidae, Mammalia) from the Pliocene of Tollo de Chiclana (Guadix Basin, Southern Spain). Considerations on the phylogeny of the genus *Archaeodesmana*. *Geobios* 41: 381-398.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Martín Suárez, E. & Freudenthal, M. (2008b). The latest Ruscinian and early Villanyian Arvicolinae from southern Spain re-examined: Biostratigraphical implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 841-850.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Martín Suárez, E. & Freudenthal, M. (2008c). *Micromys caesaris*, a new murid (Rodentia, Mammalia) from the late Pliocene of the Guadix Basin, Southeastern Spain. *Journal of Paleontology* 82: 436-441.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Agustí, J., Martín Suárez, E. & Freudenthal, M. (2009a). The micro-mammal fauna from Negratín-1 (Guadix Basin, Southern Spain): new evidence of African-Iberian mammal exchanges during the Late Miocene. *Journal of Paleontology* 83: 854-879.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Martín Suárez, E. & Freudenthal, M. (2009b). Late Turolian micro-mammals from Rambla de Chimeneas-3: considerations on the oldest continental faunas from the Guadix Basin (Southern Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 251: 95-108.
- Minwer-Barakat, R., García-Alix, A., Martín Suárez, E. & Freudenthal, M. (2010). Soricidae (Soricomorpha, Mammalia) from the Pliocene of Tollo de Chiclana (Guadix Basin, Southern Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 535-546.
- Sesé, C. (1989). Micromamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la cuenca de Guadix-Baza (Granada). *Trabajos del Neógeno y Cuaternario* 11: 185-214.
- Soria, J. M. & Ruiz Bustos, A. (1991). Bioestratigrafía de los sedimentos continentales del sector septentrional de la Cuenca de Guadix, Cordilleras Béticas. *Geogaceta* 9: 94-96.

## DATACIÓN DE LOS NIVELES DE LA SECCIÓN DE TORRENT DE VALLPARADÍS (PLEISTOCENO INFERIOR-MEDIO, TERRASSA, BARCELONA) MEDIANTE EL ESTUDIO DE ROEDORES

Minwer-Barakat, R.<sup>1</sup>, Madurell-Malapeira, J.<sup>1</sup>, Alba, D.M.<sup>1</sup>, Aurell-Garrido, J.<sup>1,2</sup>, De Esteban-Trivigno, S.<sup>1</sup> & Moyà-Solà, S.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona, España; raef.minwer@icp.cat, joan.madurell@icp.cat, david.alba@icp.cat, josep.aurell@icp.cat, soledad.esteban@icp.cat

<sup>2</sup>Geoterna SL, C/Vila Cinca 112, 08208 Sabadell, Barcelona, Spain

<sup>3</sup>ICREA at the Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain; salvador.moya@icp.cat

### Resumen

En este trabajo se presentan los roedores fósiles de la sección de Torrent de Vallparadís (Terrassa, NE de España). Se han obtenido restos de roedores asignables a los géneros *Mimomys*, *Allophaiomys*, *Stenocranius*, *Iberomys*, *Microtus*, *Arvicola*, *Apodemus*, *Eliomys* e *Hystrix* en ocho niveles estratigráficos pertenecientes de esta sección. La presencia de distintas especies de roedores, junto con los datos magnetoestratigráficos disponibles, ha permitido una determinación precisa de la edad de cada nivel y una correlación detallada con otros yacimientos del Pleistoceno de España, en especial con los niveles de la Sierra de Atapuerca. La secuencia completa tiene una edad comprendida entre el Bihariense pre-Jaramillo (1,4-1,2 Ma) y el Toringiense inferior (menos de 0,6 Ma), constituyendo una de las secuencias más completas del Pleistoceno español.

**Palabras clave:** Rodentia, Arvicolinae, Pleistoceno, biocronología, Vallès-Penedès, España

### Abstract

Here we report the fossil rodents from the Torrent de Vallparadís section (Terrassa, NE Spain). Eight stratigraphic layers have yielded rodent remains, including representatives of the genera *Mimomys*, *Allophaiomys*, *Stenocranius*, *Iberomys*, *Microtus*, *Arvicola*, *Apodemus*, *Eliomys* and *Hystrix*. The presence of different rodent species, together with the available magnetostratigraphic data, allows a precise determination of the age of each layer and a detailed correlation with other Spanish Pleistocene sites, particularly those of the Sierra de Atapuerca. The complete studied sequence ranges from the pre-Jaramillo Biharian (1.4-1.2 Ma) to the early Toringian (less than 0.6 Ma), constituting one of the most complete sequences of the Spanish Pleistocene.

**Keywords:** Rodentia, Arvicolinae, Pleistocene, biochronology, Vallès-Penedès, Spain

## Introducción, contexto geológico y antecedentes

Los roedores son uno de los grupos de mamíferos con mayor interés estratigráfico durante el Pleistoceno. En concreto, los arvicolininos son muy útiles para realizar correlaciones bioestratigráficas, debido a su abundancia, amplia distribución geográfica y rápido ritmo evolutivo. Por estas razones, los arvicolininos se han usado para la subdivisión bioestratigráfica del Cuaternario (Fejfar & Heinrich, 1990; Fejfar et al., 1998; Cuenca-Bescós et al., 2010). Además, en las últimas décadas los estudios magnetoestratigráficos han permitido un progreso muy notable en la correlación de las divisiones bioestratigráficas basadas en roedores y las escalas cronoestratigráficas.

La sección compuesta de Vallparadís incluye los yacimientos paleontológicos de Cal Guardiola (CGR) y Vallparadís Estació (EVT), situados en las márgenes occidental y oriental, respectivamente, del Torrent de Vallparadís (Terrassa, Barcelona, NE de España). La sección se localiza en la cuenca del Vallès-Penedès, una cuenca neógena generada durante el rifting del Mediterráneo noroccidental cuyo relleno sedimentario, aparte de algunas secuencias marinas y transicionales del Mioceno Inferior y Medio, consiste principalmente en sedimentos clásticos neógenos y cuaternarios, correspondientes en su mayoría a depósitos aluviales (Cabrera & Calvet, 1990). Cal Guardiola y Vallparadís Estació incluyen varios niveles estratigráficos de origen aluvial. La sección de Cal Guardiola consiste en 7 m de sedimentos detríticos, mayoritariamente conglomerados correspondientes al depósito de flujos densos. En esta sección se han encontrado restos de roedores en los niveles denominados D1, D2, D3 y D5. La sección de Vallparadís Estació, con una potencia de 14 m, está compuesta por conglomerados, arenas y lutitas. Los niveles que han librado restos de roedores son los llamados EVT12, EVT10, EVT7 y EVT3.

El estudio exhaustivo de los yacimientos de Cal Guardiola y Vallparadís Estació ha resultado en un buen número de publicaciones que se ocupan del análisis de sus rasgos estratigráficos, magnetoestratigráficos y sedimentológicos, así como de la descripción de varios grupos de fósiles de su amplio catálogo faunístico, incluyendo primates, équidos y carnívoros, además de polen y otros restos vegetales (ver Madurell-Malapeira et al.,

2010 y referencias incluidas en este trabajo). Por otra parte, Martínez et al. (2010) describieron sueltas evidencias de actividad humana en su nivel 10 de la sección de Vallparadís (equivalente al nivel EVT7 en este trabajo), incluyendo industria lítica y marcas de corte en huesos de mamíferos, y mencionaron también la presencia de varias especies de roedores en ese nivel, pero sin aportar descripciones del material.

En este trabajo presentamos datos sobre los roedores identificados en varios niveles de la sección de Torrent de Vallparadís. Esta sección compuesta, con varios niveles en superposición estratigráfica, es muy apropiada para la calibración de datos bio- y magnetoestratigráficos y para la comparación con otros yacimientos del Pleistoceno, particularmente los de la Sierra de Atapuerca, una de las secciones más completas del Pleistoceno de Europa, con un registro de roedores muy abundante y diverso y un control paleomagnético bien establecido (Cuenca-Bescós et al., 2010 y referencias incluidas en ese trabajo).

## Los roedores de la sección de Vallparadís

El lavado-tamizado de los sedimentos de cada nivel de la sección compuesta de Torrent de Vallparadís llevó a la obtención de algunos restos de roedores que, a pesar de su escasez, han permitido la identificación de diez especies distintas. El material presentado en este trabajo está depositado en el Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont.

El grupo mejor representado es la subfamilia Arvicolinae. La especie más abundante es *Mimomys savini*, identificada en los niveles D2, D3, D5, EVT12, EVT10 y EVT7. En total se han recuperado 28 m1 de este arvicolino de gran talla, considerado el ancestro directo del género *Arvicola*, que incluye las actuales ratas de agua. El género *Allophaiomys* aparece representado por dos especies: el nivel D3 ha cedido dos m1 de *A. lavocati*, una especie que fue definida en Sima del Elefante (Atapuerca). En un nivel más moderno, D5, se han encontrado 4 m1 pertenecientes a *A. chalinei*, especie caracterizada por su gran talla, la anchura del complejo del anterocónido y el esmalte indiferenciado. Las especies *Stenocranius gregaloides* (identificada en EVT7), *Iberomys huescarensis* (presente en D5, EVT12, EVT10 y EVT7) y *Microtus* aff. *arvalidens* (en-

contrada en D5 y EVT3) se diferencian por el grado de asimetría entre las partes labial y lingual y por la morfología del anterocónido en los m1. *Arvicola mosbachensis*, representada por 5 m1 procedentes de EVT3, se caracteriza por la diferenciación negativa del esmalte y por la ausencia de raíces en los molares. La pérdida de las raíces marca precisamente el cambio de *M. savini* a *A. mosbachensis*, que define el límite Bihariense-Toringiense.

Aparte de los arvicolinos, el murino *Apodemus* cf. *sylvaticus* está representado por escasos molares en los niveles D1, D3 y D5, y es más abundante en EVT7, donde se han recuperado 43 molares. Su morfología dentaria es muy similar a la del actual ratón de campo (*A. sylvaticus*). El glirido *Eliomys quercinus* (lirón careto) aparece en los niveles D3, EVT12 y EVT7, siempre representado por escasas piezas dentarias. Por último, en D1, EVT12 y EVT7 se han encontrado restos del puercoespín *Hystrix refossa*, caracterizado por la gran talla y altura de la corona de los molares y premolares.

### Implicaciones biocronológicas

La presencia de distintas especies de roedores y los datos de paleomagnetismo de los que se disponía previamente han permitido inferir la edad de cada uno de los niveles de la sección compuesta de Torrent de Vallparadís, y correlacionarlos con otras localidades europeas (FIG. 1). En concreto, la similitud de las faunas de roedores de Torrent de Vallparadís y Sierra de Atapuerca permite una comparación precisa de los niveles diferenciados en estas dos secciones.

Los dos niveles más antiguos de la sección estudiada, D1 y D2, han proporcionado escasas piezas de *Apodemus* cf. *sylvaticus*, *Hystrix refossa* y *Miomys savini*. La presencia de esta última especie permite su asignación al Bihariense. En el nivel D3 se encuentran restos de *Allophaiomys lavocati*, especie identificada en Sima del Elefante y, de forma preliminar (*A. aff. lavocati*), en Fuentesnueva 3 y Barranco León D; la edad de estas localidades se estima entre 1,4 y 1,2 Ma (Cuenca-Bescós et al., 2010; Agustí et al., 2010). Por tanto, el nivel D3 puede asignarse a la biozona de *A. lavocati* definida por Cuenca-Bescós et al. (2010), que caracteriza las faunas ibéricas de micromamíferos del Bihariense pre-Jaramillo. Esta asignación es coherente con el paleomagnetismo inverso registrado en D1-D3.

Los restos de roedores son también escasos en EVT12 y EVT10, donde se identifican *M. savini*, *I. huescarensis*, *H. refossa* y *E. quercinus*. La presencia de *I. huescarensis* indica que estos niveles corresponden a la parte alta del Pleistoceno Inferior. La polaridad normal detectada en estos niveles permite asignarlos al subcrón Jaramillo, con una edad comprendida entre 1,07 y 0,99 Ma. Los niveles D5 y EVT7, mucho más ricos en restos de roedores, han librado una asociación de arvicolinos compuesta por *M. savini*, *I. huescarensis*, *S. gregaloides* (sólo presente en EVT7), *M. aff. arvalidens* y *A. chalinei* (las dos últimas especies sólo identificadas en D5). Además, se han encontrado otras especies con menor valor bioestratigráfico (*A. cf. sylvaticus*, *E. quercinus*, *H. refossa*). Esta asociación es muy similar a la de los niveles TD3-6 de Gran Dolina en Atapuerca (Cuenca-Bescós et al., 2010), que contienen la fauna más representativa del Pleistoceno Inferior de España. La presencia de *I. huescarensis* y *A. chalinei* permite también la correlación de D5 y EVT7 con Cueva Victoria, Almenara 3 y Huéscar 1, entre otros yacimientos. La polaridad inversa de estos niveles permite situarlos entre el techo del subcrón Jaramillo (0,99 Ma) y el límite Matuyama-Bruhnes (0,78 Ma), que coincide con el límite Pleistoceno Inferior-Medio. Los datos paleomagnéticos confirman la equivalencia de edad con los niveles TD3-6 de Atapuerca, también con polaridad inversa. Los niveles EVT12, 10, 7 y D5 pueden incluirse en la biozona de *A. chalinei* definida por Cuenca-Bescós et al. (2010), que se caracteriza por la asociación de *I. huescarensis*, *S. gregaloides*, *A. chalinei* y *M. savini*, además de otras especies no identificadas en los yacimientos estudiados. Sin embargo, como se ha explicado, los datos paleomagnéticos permiten detallar más la edad de estos niveles.

El nivel más moderno de la sección, EVT3, se asigna al Toringiense inferior por la presencia de *A. mosbachensis*. Tradicionalmente, el límite Bihariense-Toringiense se ha considerado marcado por el cambio de la especie *M. savini*, con raíces en los molares, a *A. mosbachensis*, sin raíces (Fejfar & Heinrich, 1990; Fejfar et al., 1998, entre otros). Esta hipótesis está soportada por la existencia de formas transicionales entre las dos especies en la localidad italiana de Isernia, datada en unos 0,6 Ma (Coltorti et al., 2005). Consecuentemente, asignamos al nivel EVT3 una edad menor de 0,6 Ma. La polaridad normal detectada en este nivel es coherente con esta interpretación.





## Conclusiones

En la sección de Torrent de Vallparadís se identifican restos de roedores en ocho niveles. Los dos más antiguos, D1 y D2, pueden atribuirse al Bihariense gracias a la presencia de *M. savini*. El nivel D3, con *A. lavocati* y polaridad magnética inversa, se asigna al cron Matuyama pre-Jaramillo, se correlaciona con Sima del Elefante y se incluye en la zona de *A. lavocati*, con una edad de entre 1,4 y 1,2 Ma. Los niveles EVT12, EVT10, EVT7 y D5, con *M. savini*, *I. huescarensis* y, en algunos niveles, *A. chalinei* y *S. gregaloides*, se incluyen en la zona de *A. chalinei*. EVT12 y EVT10, con polaridad normal, se asignan al subcrón Jaramillo (1,07-0,99 Ma), mientras que EVT7 y D5, con polaridad inversa, se sitúan entre el techo del subcrón Jaramillo y el límite Matuyama-Bruhnes (0,99-0,78 Ma), y se correlacionan con los niveles inferiores de Gran Dolina (TD3-TD6). Finalmente, la presencia de *A. mosbachensis* en EVT3 permite situar este nivel en el Toringiense inferior y asignarle una edad más reciente de 0,6 Ma.

## Agradecimientos

Este estudio ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación (CGL2008-00325/BTE, y RYC-2009-04533 concedida a D.M.A.) y la Generalitat de Catalunya (2009 SGR 754 GRC). Los trabajos de campo fueron financiados por Mútua de Terrassa, Diputació de Barcelona y Gestió d'Infraestructures, S.A., bajo la supervisión de la Generalitat de Catalunya. Agradecemos el trabajo de todas las personas implicadas en las excavaciones.

## Referencias

- Agustí, J., Blain, H.-A., Furió, M., de Marfá, R. & Santos-Cubedo, A. (2010). The early Pleistocene small vertebrate succession from the Orce region (Guadix-Baza Basin, SE Spain) and its bearing on the first human occupation of Europe. *Quaternary International* 223-224: 162-169.
- Cabrera, L. & Calvet, F. (1990). Sequential arrangement of the Neogene sedimentary record in the Vallès-Penedès and Valls-Reus half grabens, Iberian margins, NE Spain. *Terra Abstracts* 2: 1-110.
- Coltorti, M., Feraud, G., Marzoli, A., Peretto, C., Ton-That, T., Voinchet, P., Bahain, J.J., Minelli, A. & Thun-Hohenstein, U. (2005). New  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ , stratigraphic and paleoclimatic data on the Isernia La Pineta Lower Palaeolithic site, Molise, Italy. *Quaternary International* 131: 11-22.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J.M., Blain, H.-A., de Marfá, R., Galindo-Pellicena, M.A., Bennàsar-Serra, M.L., Melero-Rubio, M., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J.M. & Carbonell, E. (2010). Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quaternary International* 212: 109-119.
- Fejfar, O. & Heinrich W.-D. (1990). Muroid rodent biochronology of the Neogene and Quaternary in Europe. In *European Neogene Mammal Chronology* (eds E. H. Lindsay, V. Fahlbusch & P. Mein.), pp. 91-118. New York: Plenum Press.
- Fejfar, O., Heinrich, W.-D. & Lindsay, E.H. (1998). Updating the Neogene Rodent biochronology in Europe. In *The Dawn of the Quaternary* (eds T. Van Kolfschoten & P. L. Gibbard), pp. 533-554. Utrecht: Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen, 60.
- Madurell-Malapeira, J., Minwer-Barakat, R., Alba, D. M., Garcés, M., Gómez, M., Aurell-Garrido, J., Ros-Montoya, S., Moyà-Solà, S. & Berástegui, X. (2010). The Vallparadís section (Terrassa, Iberian Peninsula) and the latest Villafranchian faunas of Europe. *Quaternary Science Reviews* 29: 3972-3982.
- Martínez, K., García, J., Carbonell, E., Agustí, J., Bahain, J.J., Blain, H.-A., Burjachs, F., Cáceres, I., Duval, M., Falguères, C., Gómez, M. & Huguet, R. (2010). A new Lower Pleistocene archaeological site in Europe (Vallparadís, Barcelona, Spain). *Proceedings of the National Academy of Science* 107: 5762-5767.



# EL EXCEPCIONAL REGISTRO DE PRIMATES DEL EOCENO MEDIO DE SANT JAUME DE FRONTANYÀ (PIRINEOS ORIENTALES, NORESTE DE ESPAÑA)

Minwer-Barakat, R.<sup>1</sup>, Marigó, J.<sup>1</sup> & Moyà-Solà, S.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain; raef.minwer@icp.cat, judit.marigo@icp.cat

<sup>2</sup> ICREA at the Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain; salvador.moya@icp.cat

## Resumen

Descubierta en los años 90 del siglo pasado, la localidad de Sant Jaume de Frontanyà (Pirineos Orientales, provincia de Barcelona, Noreste de España) incluye varios niveles fosilíferos con una extraordinaria riqueza de restos de mamíferos del Robiaciense (Eoceno medio, MP14-15). Sin embargo, ha sido en los últimos dos años cuando estos fósiles se han empezado a estudiar de forma detallada. En concreto, el registro de primates en este yacimiento es excepcional, especialmente en los niveles llamados Sant Jaume de Frontanyà 3C y 3D. Estos niveles han librado las colecciones más ricas de la Península Ibérica del omomyido *Pseudoloris* y del adapiforme *Anchomomys*, que han permitido la definición de dos nuevas especies: *P. pyrenaicus* y *A. frontanyensis*. Además, aún quedan por estudiar restos de otros prosimios, que sin duda contribuirán a aumentar el conocimiento sobre la distribución de los distintos grupos de primates en Europa durante el Eoceno.

**Palabras clave:** Eoceno, Robiaciense, Primates, *Anchomomys*, *Pseudoloris*, Pirineos Orientales

## Abstract

The locality of Sant Jaume de Frontanyà (Eastern Pyrenees, province of Barcelona, Northeastern Spain) includes several fossiliferous levels with an extraordinary abundance of Robiacian (middle Eocene, MP14-15) mammal remains. Although the site is known since the 90s of the last century, the fossils have not been studied in detail until the last two years. More specifically, the primate record of this site is exceptional, especially in the levels Sant Jaume de Frontanyà 3C and 3D. These levels have yielded the richest collections known from the Iberian Peninsula of the omomyid *Pseudoloris* and the adapiform *Anchomomys*, which have allowed the description of two new species: *P. pyrenaicus* and *A. frontanyensis*. Other fossil prosimians from this locality, which are still unstudied, will surely improve the knowledge on the distribution of the different primate groups that inhabited Europe during the Eocene.

**Keywords:** Eocene, Robiacian, Primates, *Anchomomys*, *Pseudoloris*, Eastern Pyrenees

### Introducción, contexto geográfico y geológico

El yacimiento de Sant Jaume de Frontanyà (SJF), situado en la comarca del Berguedà (provincia de Barcelona), se localiza en las inmediaciones del municipio del mismo nombre, que con sus poco más de 30 habitantes ostenta el curioso record de ser el pueblo más pequeño de Cataluña. En contraste, este yacimiento paleontológico, que integra varios niveles fosilíferos en superposición estratigráfica, es uno de los más ricos de España en restos de mamíferos del Eoceno, sobre todo en lo que se refiere a restos de primates.

Desde un punto de vista geológico, el yacimiento se sitúa en la Unidad de Cadí (Pirineos Orientales), concretamente en la Formación Bellmunt, una unidad aluvial sinorogénica formada principalmente por lutitas, arenas y conglomerados, que también incluye niveles lacustres y palustres (Busquets et al., 1992). Las capas palustres corresponden a margas oscuras con un alto contenido en materia orgánica, formadas en las áreas topográficamente más deprimidas de la llanura de inundación de un sistema fluvial.

Se han hallado restos de vertebrados en varios de estos niveles palustres. Los más antiguos, llamados Sant Jaume de Frontanyà 3C y 3D, son también los más ricos en contenido fósil. El más bajo (SJF-3C) aparece separado de SJF-3D solamente por unos 50 cm de margocalizas. Esta proximidad estratigráfica y la similitud del contenido faunístico de estos niveles hace que se considere que su edad es, a efectos prácticos, la misma. En estos niveles se han identificado tres primates diferentes, que fueron descritos de forma preliminar por Moyà-Solà & Köhler (1993). El estudio exhaustivo de dos de ellos ha conducido a la definición de dos nuevas especies, como se explicará a continuación. Además de estos primates, se han recuperado abundantes restos de artiodáctilos, perisodáctilos, insectívoros, creodontos y roedores. Entre estos últimos, cabe destacar la reciente definición por Quer & Agustí (2010) de un nuevo género y especie: *Frontanyamys russelli*. La asociación faunística de estos niveles permite situarlos cerca del límite de las unidades MP14 y MP15 (Busquets et al., 1992; Moyà-Solà & Köhler, 1993; Antunes et al., 1997).

Por encima se sitúan los niveles denominados SJF-2 y SJF-1, siendo este último el más moderno

reconocido en la secuencia. La abundancia de restos en estos niveles es considerablemente menor que en SJF-3C y 3D; a pesar de ello, se han recuperado varias piezas dentarias aisladas de distintos grupos de mamíferos, que permiten asignar estos niveles a la unidad MP15 (Busquets et al., 1992; Antunes et al., 1997). SJF-1 ha cedido además una mandíbula de microchoerino que tiene un especial interés, como se explica en apartados posteriores.

### La nueva especie de omomyido *Pseudoloris pyrenaicus*

Los restos atribuidos al microchoerino *Pseudoloris* encontrados en SJF-3C y 3D representan la muestra más abundante del género descrita hasta la fecha en la Península Ibérica, incluyendo más de 80 piezas dentarias aisladas y algunos fragmentos de mandíbulas con varios dientes yugales. Se han identificado prácticamente todos los elementos dentarios, incluyendo algunas piezas apenas conocidas en otras especies del género, como los incisivos superiores e inferiores.

Esta muestra ha permitido la definición de una nueva especie, *Pseudoloris pyrenaicus*, caracterizada por su talla mediana, paracréstida ensanchada, ausencia de un paracónido diferenciado y cingúlido bucal bien desarrollado en los molares inferiores, hipoconúlido grande en los m3, paracónulo e hipocono reducidos en los M1 y M2 y ausentes en el M3 (Minwer-Barakat et al., 2010).

Esta nueva forma muestra características intermedias entre las especies más antiguas del género, *P. saalae* de Geiseltal-Obere Mittelkohle (MP13) y *P. isabena* de Capella (MP14), y la especie *P. parvulus*, identificada en varias localidades españolas y francesas del Eoceno medio y superior (MP16 y MP17). En concreto, la reducción progresiva del paracónido en los molares inferiores (*P. saalae* y *P. isabena* presentan un tubérculo bien diferenciado, *P. pyrenaicus* una paracréstida ensanchada y por último *P. parvulus* una paracréstida afilada) y el aumento de la talla de hipocono, paracónulo y metacónulo en los molares superiores, permiten la propuesta de una línea agenética constituida por *P. saalae*-*P. isabena*-*P. pyrenaicus*-*P. parvulus*, que evolucionó en el Eoceno medio-superior en Europa.

### El nuevo adapiforme *Anchomomys frontanyensis*

La muestra de *Anchomomys* de SJF-3C y 3D, con más de 200 piezas dentarias, es la más rica de este género encontrada hasta el momento en el mundo. La nueva especie *A. frontanyensis* se caracteriza por una talla mediana (mayor que la de *A. gaillardi* y menor que la de *A. pygmaeus*), hipocono pequeño, paracónulo y anterocíngulo reducidos en los molares superiores, m3 más pequeño que el m2, metacónido alto y agudo en los molares inferiores, y presencia de varias cúspides accesorias en el talónido de muchos m3 (Marigó et al., 2011).

La definición de esta especie en SJF, con una edad similar a la de la localidad francesa de Lissieu (MP14), en la que se registra la presencia de *A. gaillardi*, implica la existencia de un linaje de *Anchomomys* en la Península Ibérica independiente del existente en otras regiones de Europa. Así, este hallazgo demuestra que la evolución de este género es más compleja de lo que se había supuesto previamente.

Además, la amplia colección de SJF-3C y 3D ha permitido realizar un análisis filogenético que ha arrojado interesantes resultados. Además de compartir muchos rasgos morfológicos con los taxones incluidos en la tribu Anchomomyini (*Anchomomys*, *Periconodon*, *Buxella* y *Mazateronodon*), *A. frontanyensis* presenta caracteres comunes con los asiadapinos fósiles y con los actuales lemuriformes y lorisiformes. Éste puede ser un importante punto de partida para esclarecer las relaciones filogenéticas entre los adapiformes y los strepsirrhinos actuales, uno de los asuntos más debatidos en las últimas décadas (Godinot, 2006; Gingerich et al., 2010; Williams et al., 2010, entre otros).

### Otros primates de Sant Jaume de Frontanyà

El registro de primates en los niveles SJF-3C y 3D queda completado con la presencia de un adapiforme de gran talla, representado por varias piezas dentarias aisladas. Asignado de forma preliminar al género *Adapis* por Moyá-Solá & Köhler (1993), este taxón está aún pendiente de un estudio detallado. De confirmarse esta adscripción genérica, ésta sería la única mención de *Adapis* en la Península.

Por otra parte, en los niveles más modernos (SJF-1 y 2) se han encontrado varios restos asignables a la subfamilia Microchoerinae. Estos fósiles corresponden en su mayoría a piezas dentarias aisladas, pero en SJF-1 se ha recuperado además una mandíbula muy bien preservada con p4-m3 de un microchoerino de talla mediana aún por determinar a nivel genérico, pero probablemente correspondiente al género *Necrolemur*. Este hallazgo es especialmente importante habida cuenta de la escasez de citas de este género en la Península Ibérica. Además, se trataría de uno de los pocos registros de un representante de este género en un nivel fluvio-lacustre, ya que la mayoría de restos de *Necrolemur* proceden de rellenos de cavidades, con un control estratigráfico menos preciso.

### Conclusiones

El yacimiento de Sant Jaume de Frontanyà (Pirineos Orientales, Noreste de España), que incluye varios niveles estratigráficos superpuestos, cuenta con un registro excepcional de primates del Robiaciense (Eoceno medio, MP14-15). El estudio detallado de los restos procedentes de los niveles más antiguos (SJF-3C y 3D) ha llevado a la definición en los últimos años de dos especies nuevas, *Pseudoloris pyrenaicus* y *Anchomomys frontanyensis*, que representan las muestras más abundantes de sus respectivos géneros encontradas en la Península Ibérica (y, en el caso de *Anchomomys*, en todo el mundo).

En un futuro, el estudio de otros restos de primates, incluyendo un adapiforme de gran tamaño encontrado en SJF-3C, provisionalmente asignado a *Adapis*, y un microchoerino de talla mediana, probablemente adscribible a *Necrolemur*, procedente de SJF-1, contribuirán a un mejor conocimiento sobre la distribución de los diferentes grupos de primos en el Eoceno de la Península Ibérica.

### Agradecimientos

Este estudio ha sido financiado por el proyecto “Grandes simios fósiles (Hominoidea) del Mioceno del área mediterránea: origen, paleobiología y evolución”, HOPE, Ministerio de Educación y Ciencia, CGL2008-00325/BTE. J. Marigó cuenta con la ayu-

da de la Generalitat de Catalunya (beca predoctoral 2010B00176 y estancia 2010BE00758) además de una beca del SYNTHESYS Project (FR-TAF-80; <http://www.synthesys.info/>), financiada por la “European Community Research Infrastructure Action” bajo la FP6 “Structuring the European Research Area” Programme.

## Referencias

- Antunes, M.T., Casanovas, M.L., Cuesta, M.A., Checa, L., Santafé, J.V. & Agustí, J. (1997). Eocene mammals from Iberian Peninsula. In *Actes du Congrès BiochroM'97* (eds. J.P. Aguilar, S. Legendre & J. Michaux), pp. 337-352. Montpellier: École Pratique des Hautes Études Institut de Montpellier.
- Busquets, P., Ramos-Guerrero, E., Moyà-Solà, S., Agustí, J., Colombo, F., Checa, L. & Köhler, M. (1992). La Formación de Bellmunt (Unidad del Cadí, Pirineo oriental): aportaciones bioestratigráficas de los sistemas lacustres y palustres asociados. *Acta Geológica Hispánica* 27: 109-116.
- Gingerich, P.D., Franzen, J.L., Habersetzer, J., Hurum, J.D. & Smith, B.H. (2010). *Darwinius masillae* is a haplorhine. Reply to Williams et al., 2010. *Journal of Human Evolution* 59: 574-579.
- Godinot, M. (2006). Lemuriform Origins as Viewed from the Fossil Record. *Folia Primatologica* 77: 446-464.
- Marigó, J., Minwer-Barakat, R. & Moyà-Solà, S. (2011). New *Anchomomys* (Adapoidea, Primates) from the Robiacian (Middle Eocene) of northeastern Spain. Taxonomic and evolutionary implications. *Journal of Human Evolution* 60: 665-672.
- Minwer-Barakat, R., Marigó, J. & Moyà-Solà, S. (2010). A new species of *Pseudoloris* (Omomyidae, Primates) from the Middle Eocene of Sant Jaume de Frontanyà (Eastern Pyrenees, Spain). *American Journal of Physical Anthropology* 143: 92-99.
- Moyà-Solà, S. & Köhler, M. (1993). Middle Bartonian Locality with *Anchomomys* (Adapidae, Primates) in the Spanish Pyrenees: Preliminary Report. *Folia Primatologica* 60: 158-163.
- Quer, R. & Agustí, J. (2010). A new genus of rodents (Remyidae, Mammalia) from the Iberian Eocene. *Palaeontology* 53: 53-58.
- Williams, B. A., Kay, R. A., Kirk, E. C. & Ross, C. W. (2010). *Darwinius masillae* is a strepsirrhine. Reply to Franzen et al., 2009. *Journal of Human Evolution* 59: 567-573.

# LA TRANSGRESIÓN TETISIANA DEL APTIENSE INFERIOR TERMINAL: COMPARACIÓN ENTRE SU REGISTRO EN MÉXICO Y ESPAÑA Y RELACIÓN CON EL CICLO GLOBAL DE TERCER ORDEN AP4

Moreno-Bedmar, J.A.<sup>1</sup>, Bover-Arnal, T.<sup>2</sup>, Barragán, R.<sup>1</sup> & Salas, R.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, México, D.F., México; josepamb@geología.unam.mx, academicaigl@geología.unam.mx

<sup>2</sup> Dépt. de Géosciences, Université de Fribourg, 1700, Fribourg, Switzerland; telm.boverarnal@unifr.ch

<sup>3</sup> Dept. de Geoquímica, Petrologia i Prospecció Geològica, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, Martí i Franqués s/n, 08028, Barcelona, Spain; ramonsalas@ub.edu

## Resumen

Tanto en México como en España se registra una fuerte transgresión marina que se inicia en la parte alta del Aptiense inferior. En México esta transgresión empieza en la Zona *Dufrenoyia justinae*, mientras que en España se sitúa en la parte alta de la Zona *Dufrenoyia furcata*. La edad basal de esta transgresión tetisiana no concuerda con ninguno de los ciclos transgresivos/regresivos globales del Aptiense inferior. Dado que en España el ciclo transgresivo/regresivo global Ap3 está bien determinado por debajo de dicha transgresión, es posible correlacionar este evento con el ciclo Ap4, atribuido hasta ahora al Aptiense superior. Los datos de ammonioideos disponibles permiten corregir la edad basal de dicha transgresión y correlacionar el inicio del registro de ammonites de México con el ciclo global Ap4. En el Tetis occidental (América) la transgresión relacionada con el ciclo Ap4 corresponde al evento transgresivo más importante del Aptiense, mientras que en Tetis oriental (Europa), la transgresión más significativa se corresponde al ciclo anterior Ap3.

**Palabras clave:** México, España, transgresión marina, ciclo Ap4, Aptiense inferior, *Dufrenoyia*

## Abstract

An important marine transgression, which began in the uppermost part of the lower Aptian, is recorded in Mexico and Spain. In Mexico, this transgression begins in the *Dufrenoyia justinae* Zone, whereas in Spain, it starts at the top of the *Dufrenoyia furcata* Zone. The basal age of this Tethyan transgression does not correspond with any of the global lower Aptian transgressive/regressive cycles reported in the literature. In Spain, the global transgressive/regressive cycle Ap3 is well defined below this transgression. Consequently, it is possible to correlate this transgressive event with the Ap4 cycle, which has been commonly attributed to the upper Aptian. The available ammonoid data allows to correct the basal age of the transgression and to correlate the start of the ammonite record in Mexico with the global cycle Ap4. In the western Tethys (America), the transgression related to the Ap4 cycle corresponds to the most important Aptian transgressive event, whereas in the eastern Tethys (Europe), the most significant transgression corresponds to the one associated with the previous cycle Ap3.

**Keywords:** Mexico, Spain, marine transgression, cycle Ap4, lower Aptian, *Dufrenoyia*



## Introducción

En México la transgresión marina más importante del Aptiense se registra en la parte alta del Aptiense inferior, en la biozona de ammonites *Dufrenoyia justinae* (Barragán, 2001). Numerosos autores han documentado el inicio del registro de ammonioideos del Aptiense inferior en la base de materiales transgresivos que se sitúan sobre plataformas carbonatadas. Esta transgresión es bien conocida en México pero también en Estados Unidos, Colombia y Venezuela (Hill, 1893; Burckhardt, 1925; Young, 1974; Cantú-Chapa, C.M. 1976; Etayo-Serna, 1979; Cantú-Chapa, A. 1989; Arnaud et al., 2000; Barragán, 2001, entre otros) teniendo pues un carácter amplio dentro del Tetis

occidental. En la mayoría de estos países el registro de ammonioideos aptienses parece empezar con los niveles con dufrenoyias.

Esta transgresión no concuerda con ninguno de los ciclos transgresivos/regresivos existentes en el Aptiense inferior (Ap1-Ap3, Ogg & Ogg, 2006) que fueron definidos originalmente en Europa (Tetis oriental). Los dos primeros, Ap1 y Ap2, tienen lugar en la primera zona del Aptiense inferior *Deshayesites oglanlensis*, mientras que el último, Ap3, tiene lugar durante las zonas *Deshayesites forbesi*, *Deshayesites deshayesi* y *Dufrenoyia furcata*, correspondiendo a los niveles con dufrenoyias con el momento más regresivo del ciclo. Esto no concuerda en absoluto con el registro americano, donde existe claramente una fuerte transgresión en los niveles con dufrenoyias.

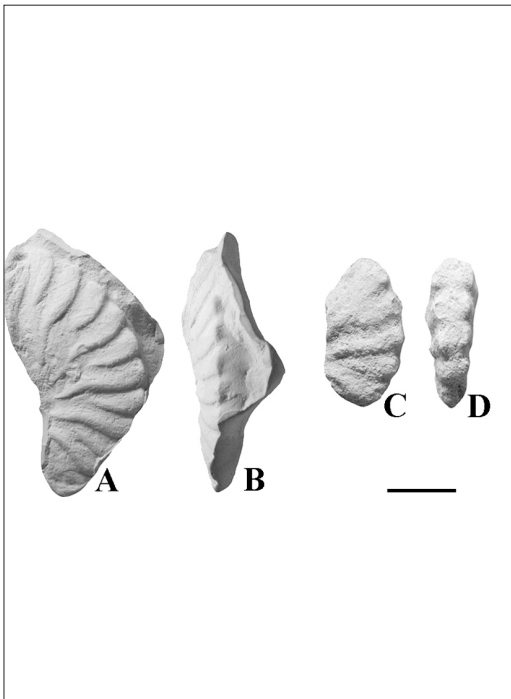


FIG. 1. A-B: *Dufrenoyia dufrenoyi*, ejemplar PUAB (Colecciones de Paleontología de la Universitat Autònoma de Barcelona) 88390, Mola de la Vila, subcuena de Morella, sector norte de la Cuenca de Maestrat. C-D: *Dufrenoyia dufrenoyi*, ejemplar PUAB 88391, Mola Garumba, subcuena de Morella. Escala gràfica: 1 cm.

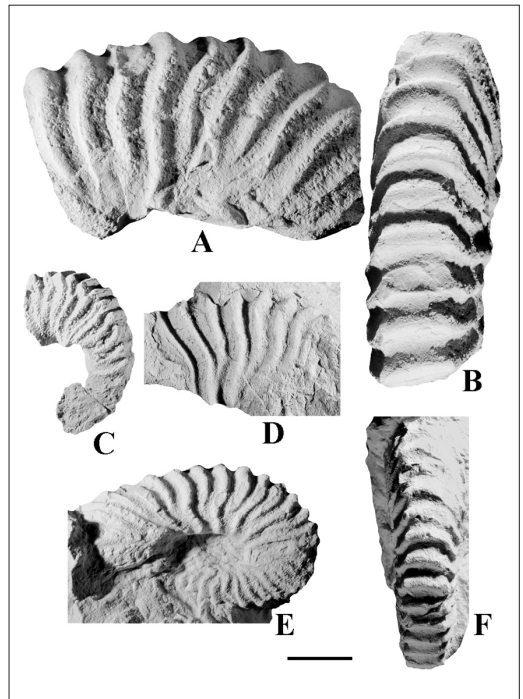


FIG. 2. A-B: *Dufrenoyia justinae*, PFZ 69.1. C: *Dufrenoyia justinae*, PFZ 67.8. D: *Dufrenoyia justinae*, PFZ 67.1. E-F *Dufrenoyia justinae*, PFZ 69.2. Estos ammonioideos están depositados en el Instituto de Geología de la UNAM (México DF) y proceden de los materiales basales de la Formación la Peña de la sección de la Presa Francisco Zarco (=PFZ), estado de Durango. Escala gràfica: 1 cm.

En este trabajo se compara esta transgresión con otra transgresión de la misma edad que tuvo lugar en la parte alta de la biozona *Dufrenoyia furcata* identificada recientemente en España. Esta comparación permite establecer analogías y diferencias entre estas dos transgresiones tetisianas.

### La transgresión en España

En la Cuenca Vasco-Cantábrica García-Mondéjar et al. (2009) identificaron la presencia de una transgresión marina en la base de la Formación Lareo reconociendo la presencia de dufrenoyias en estos niveles.

En el oeste de la Cuenca del Maestrat, Moreno-Bedmar (2010) identificó la presencia de una transgresión marina en la parte basal de la Formación Benassal, que coincide con la parte terminal de la Zona *Dufrenoyia furcata*. Actualmente se está estudiando esta misma transgresión y los mismos materiales, parte basal de la Formación Benassal, en el sector norte de la Cuenca de Maestrat habiéndose

se reconocido también la parte terminal de la Zona *Dufrenoyia furcata* mediante la presencia de la especie *Dufrenoyia dufrenoyi* (d'Orbigny, 1841), FIG. 1.

### La transgresión en México

En México la edad del inicio de esta transgresión se asigna a la zona de ammonites *Dufrenoyia justinae* (Barragan, 2001). La especie *Dufrenoyia justinae* fue descrita en Texas por Hill (1893); este taxón está ampliamente representado en México (FIG. 2).

### El ciclo global transgresivo/regresivo Ap4

Ni la transgresión registrada en México ni la registrada en España pueden correlacionarse con ninguno de los ciclos transgresivos/regresivos globales del Aptiense inferior, Ap1-Ap3, determinados por Ogg & Ogg (2006). En España el ciclo Ap3 ha sido ampliamente estudiado tratándose del evento transgresivo

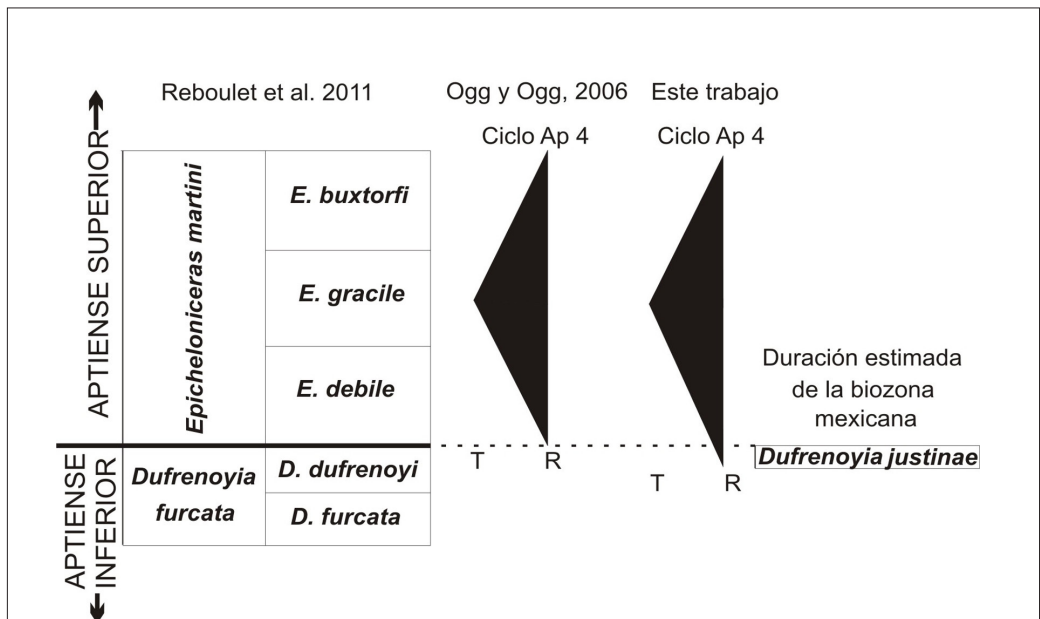


FIG. 3. Duración del ciclo Ap4 según Ogg & Ogg (2006), nueva propuesta sobre la edad basal del mismo respecto a la biozona mediterránea estándar de Reboulet et al. (2011) y estimación de la duración de la biozona mexicana *Dufrenoyia justinae*.

más importante de todo el Aptiense. Esta transgresión es tan importante que incluso su máximo transgresivo esta asociado al Evento Anóxico Oceánico 1a. Los materiales transgresivos reconocidos en España por encima de los materiales más regresivos del ciclo Ap3 (Formación Sarastarri en la Cuenca Vasco-Cantábrica y Formación Villarroya de los Pinares en la Cuenca del Maestrat) deben ser inequívocamente asignados al inicio del ciclo Ap4. Según Ogg y Ogg (2006) el ciclo Ap4 empieza en el Aptiense superior, Zona *Epicheloniceras martini*, pero en realidad dicha edad debe ser corregida iniciándose dicho ciclo en la parte alta de la biozona *Dufrenoyia furcata* (FIG. 3). Consecuentemente, la fuerte transgresión registrada en México, Estados Unidos, Colombia y Venezuela, que empieza con niveles de *dufrenoyias* debe ser asignada a la base del ciclo Ap4. En el Tetis occidental (América) el ciclo Ap4 es el evento transgresivo más fuerte del Aptiense. La zona mexicana de ammonites *Dufrenoyia justinae* ha sido correlacionada con la totalidad de la Zona *Dufrenoyia furcata* (Barragán-Manzo & Méndez-Franco, 2005) pero la correlación efectuada mediante el ciclo Ap4 permite señalar que en realidad ésta únicamente corresponde a la parte alta de la Zona *Dufrenoyia furcata* (FIG. 3).

### Conclusiones

El fuerte evento transgresivo que tuvo lugar en México y en todo el Tetis occidental (América) durante la parte alta del Aptiense inferior también ha sido identificado en España y se correlaciona con la base del ciclo global tetisiano Ap4.

Este evento transgresivo es el más fuerte del Aptiense en el Tetis occidental (América), mientras que en Tetis oriental (Europa) la transgresión más importante se corresponde al ciclo anterior Ap3.

Se constata que la zona mexicana de ammonites *Dufrenoyia justinae* equivale únicamente a la parte alta de la zona europea *Dufrenoyia furcata*.

### Referencias

- Arnaud, H., Arnaud-Vanneau, A., Bulot, L.G., Beck, C., Macsotay, O., Stephan, J.-F. & Vivas, V. (2000). Le Crétacé inférieur du Venezuela oriental: stratigraphie séquentielle des carbonates sur la transversale Casanay-Maturin (États de Anzoátegui, Monagas et Sucre). *Géologie Alpine* 76: 3-81.
- Barragán, R. (2001). Sedimentological and paleocological aspects of the Aptian transgressive event of Sierra del Rosario, Durango, northeast Mexico. *Journal of South American Earth Sciences* 14: 189-202.
- Barragán-Manzo, R. & Méndez-Franco, A.L. (2005). Towards a standard ammonite zonation for the Aptian (Lower Cretaceous) of northern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 22(1): 39-47.
- Burckhardt, C. (1925). Faunas del Aptiano de Nazas (Durango). *Instituto de Geología de México, Boletín* 45: 1-71.
- Cantú Chapa, C.M. (1976). Estratigrafía de la Formación La Peña (Aptiano Sup.) en el área de Monterrey, N. L. *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo* 8(4): 7-16.
- Cantú-Chapa, A. (1989). La Peña Formation (Aptian): a condensed limestone-shale sequence from the subsurface of NE Mexico. *Journal of Petroleum Geology* 12(1): 69-84.
- Etayo-Serna, F. (1979). Zonation of the Cretaceous of Central Colombia by Ammonites. *Publicaciones Geológicas Especiales del Ingeominas* 2: 1-186.
- García-Mondéjar, J., Owen, H.G., Raisossadat, N., Millán, M.I. & Fernández-Mendiola, P.A. (2009). The Early Aptian of Aralar (northern Spain): stratigraphy, sedimentology, ammonite biozonation, and OAE1, *Cretaceous Research* 30: 434-464.
- Hill, R.T. (1893). Paleontology of the Cretaceous formations of Texas-The invertebrate paleontology of the Trinity Division. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 8: 9-40.
- Moreno-Bedmar, J.A. (2010). Ammonites de l'Aptià inferior de la península Ibèrica. Biostratigrafia i aportacions a l'estudi del Oceanic Anoxic Event 1a. Universitat de Barcelona, 331 pp. (Tesis doctoral publicada en línea en: <http://www.tdx.cat/TDX-0316110-140631>).
- Ogg, J.G. & Ogg, G. (2006). Early Cretaceous (103-138 Ma timeslice). Update to: Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Smith, A.G., 2004. *A Geologic Time Scale*. Cambridge University Press, 589pp.
- Orbigny, A. d' (1841). Paléontologie française. Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de France. Terrains Crétacés. 1, Céphalopodes. Part II (1841) 121-430. Masson, Paris.
- Reboulet, S., Rawson, P.F., Moreno-Bedmar, J.A., Aguirre-Urreta, M.B., Barragán, R., Bogomolov, Y., Company, M., González-Arreola, C., Stoyanova, V.I., Lukeneder, A., Matrimon, B., Mitta, V., Randrianaly, H. & Vašíček, Z. (2011). Report on the 4 th International Meeting of the IUGS Lower Cretaceous Ammonite Working Group, the "Kilian Group" (Dijon, France, 30th August 2010). *Cretaceous Research*. In press.
- Young, K. (1974). Lower Albian and Aptian (Cretaceous) ammonite of Texas. *Geoscience and Man* 8: 175-228.

# LA ICNOESPECIE *GYROLITHES VIDALI* MAYORAL 1986 EN EL MIOCENO SUPERIOR DE LA FORMACIÓN PISCO (ICA, PERÚ): IMPLICACIONES PALEOAMBIENTALES

Muñiz, F.<sup>1</sup>, Esperante, R.<sup>2</sup> & Poma, O.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Área de Educación y Cultura, Ayuntamiento de Lepe, Plaza de España s/n, 21440, Lepe y Grupo de Investigación RNM16 “Tectónica y Paleontología” de la Univ. de Huelva, Huelva, España; [fmuniz@ayto-lepe.es](mailto:fmuniz@ayto-lepe.es)

<sup>2</sup> Geoscience Research Institute, Loma Linda, 92350, California, EEUU; [resperante@llu.edu](mailto:resperante@llu.edu)

<sup>3</sup> Universidad Peruana Unión, Carretera Central Km. 19, Ñaña, Lima, Perú; [opoma@upeu.edu.pe](mailto:opoma@upeu.edu.pe)

## Resumen

Se da a conocer un nuevo registro de la icnoespecie *Gyrolithes vidali* en las facies arenosas marinas del Mioceno superior de la Formación Pisco (Ica, Perú). Hasta la fecha, esta icnoespecie había sido citada únicamente para el Plioceno inferior de la Cuenca del Guadalquivir (Palos de la Frontera, Huelva, SO España). Se caracteriza por ser una madriguera vertical con un desarrollo en espiral con la galería basal ciega y fusiforme. El material de *G. vidali* estudiado se relaciona con la actividad de búsqueda de alimento y morada de crustáceos decápodos en un medio marino confinado de aguas someras.

**Palabras clave:** icnoespecie, *Gyrolithes vidali*, Mioceno Superior, Formación Pisco, Perú

## Abstract

A new record of the ichnospecies *Gyrolithes vidali* is reported from the Upper Miocene sandy marine facies (Pisco Formation, Ica, Peru). This ichnospecies had been cited only from the lower Pliocene of the Guadalquivir Basin (Palos de la Frontera, Huelva, SW Spain). It is characterized by a spiral development with a spindle-shape basal gallery. The *G. vidali* studied is related with the feeding and dwelling activity of decapod crustaceans in an enclosed shallow water marine embayment.

**Keywords:** ichnospecies, *Gyrolithes vidali*, Upper Miocene, Pisco Formation, Perú

## Introducción

El icnogénero *Gyrolithes* de Saporta se define como una madriguera vertical en espiral circular, regular, con trayectoria dextrorsa o sinextrorsa (Mayoral & Muñiz, 1995, 1998; Netto et al., 2007; Wetzel et al., 2010) y se interpreta como una estructura cuya trayectoria en espiral optimiza la explotación del sedimento para la obtención de nutrientes (Mayoral, 1986; Mayoral & Muñiz, 1998; Wetzel et al., 2010) por parte de la actividad de crustáceos decápodos.

Su distribución abarca desde el Cámbrico Inferior hasta la actualidad. Las estructuras en espiral descritas para el Paleozoico Inferior e incluidas en *Gyrolithes*, suelen ser de difícil asignación a decápodos como posibles organismos productores, mientras que las reconocidas para el Paleozoico Superior (Carbonífero y Pérmico) podrían relacionarse con la actividad de crustáceos eocáridos (Netto et al., 2007) en medios marino marginales. Por otro lado, *Gyrolithes* del Mesozoico y Cenozoico se pueden relacionar claramente con la actividad de crustáceos

decápodos del tipo (Gernant, 1972; Mayoral, 1986; Mayoral & Muñiz, 1995, 1998, entre otros). Wetzel et al. (2010) describen *Gyrolithes* en depósitos estuáricos del Holoceno de Vietnam y sugieren que fueron producidas por crustáceos talasínidos. Dworshak y Rodrigues (1997) describen en ambientes marinos actuales estructuras idénticas a *Gyrolithes* realizadas con la actividad del crustáceo laomediidae *Axianassa australis*. Por otra parte, también se han documentado madrigueras espirales asignables a *Gyrolithes* que son el resultado de la actividad de poliquetos capitélidos, maldánidos y nereidos en medios estuáricos (Buatois et al., 2005).

En el presente trabajo se da a conocer el primer registro del icnogénero *Gyrolithes* en el Neógeno de Perú y, en particular, se discuten las implicaciones paleoambientales de la presencia de la icnoespecie *Gyrolithes vidali* encontrada en el Mioceno Superior marino de la Formación Pisco (Ica, Perú) que, hasta la fecha, únicamente había sido citada en el Plioceno Inferior marino del sector suroccidental de la Cuenca del Guadalquivir (Palos de la Frontera, Huelva, SO España).

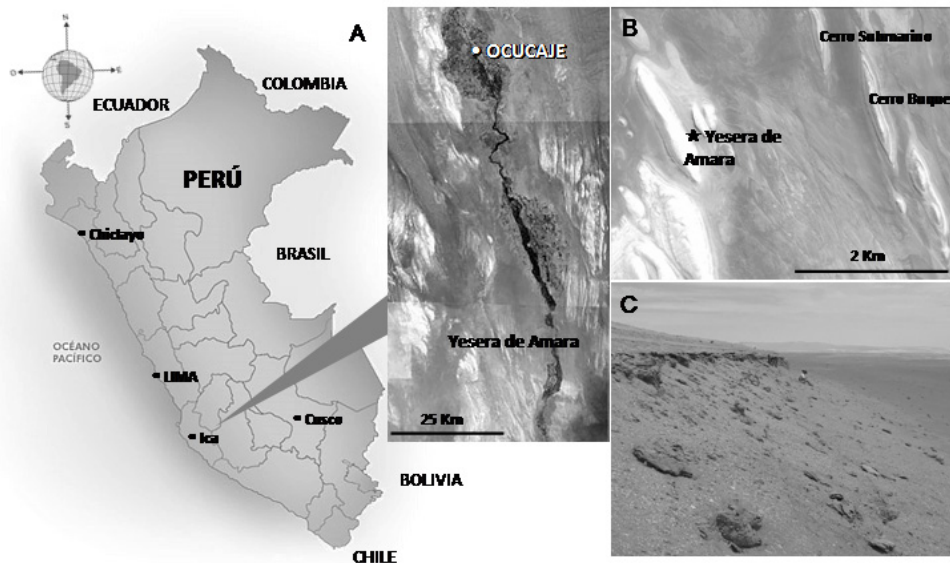


FIG. 1. Localización geográfica de la zona estudiada. A y B: vista aérea de la zona conocida como Yesera de Amara; C: vista general del yacimiento con *Gyrolithes vidali* (foto F. Muñiz).

### Material estudiado y metodología

Los ejemplares estudiados proceden del yacimiento situado en el área conocida como Cerro Yesera de Amara, a 20 Km al Sur de la localidad de Ocucaje, municipio de Ica, Sur de Perú (FIG. 1).

Desde el punto de vista geológico, la Formación Pisco consiste en sedimentos siliciclásticos de grano fino, principalmente arenas finas en las secuencias inferiores (donde se hallan los ejemplares de *Gyrolithes* estudiados, junto con los icnogéneros *Thalassinoides* y *Teichichnus*, por debajo de la unidad M2) y limos tobáceos y diatomáceos en las secuencias superiores con intercalaciones de ceniza volcánica, conglomerados biogénicos y nódulos de fosfato, con un grosor total de varios cientos de metros. Abundan las estructuras sedimentarias asociadas a eventos de gran energía, incluyendo estratificación cruzada de tipo *hummocky* y *mega-ripples*. Los contactos de las capas son en su mayoría netos y planos. La bioturbación es escasa en los niveles inferiores de arenisca, siendo más abundante en la capas suprayacentes de arenas y limos

y prácticamente ausente en los limos diatomáceos y diatomitas suprayacentes. Las capas de arenas y limos se caracterizan por su gran extensión lateral, y relativa uniformidad en grosor (Brand et al., 2011).

Para la terminología descriptiva se ha seguido a Mayoral (1986), Mayoral y Muñiz (1995, 1998) y Wetzel et al. (2010).

Icnogénero *Gyrolithes* de Saporta, 1884

*Gyrolithes vidali* Mayoral, 1986

FIG. 2

Diagnosis: *Gyrolithes* sin ramificaciones y con una cámara basal en la parte inferior del sistema.

Descripción: madrigueras verticales en espiral circular, con enrollamiento tanto dextrorso como sinextrorso (FIG. 2A y B) con su eje ligeramente desviado de la vertical. La sección transversal es de subcircular a subelipsoidal, el diámetro varía entre 3 y 4,5 cm, el número máximo de vueltas es de 4 y la longitud máxima observada

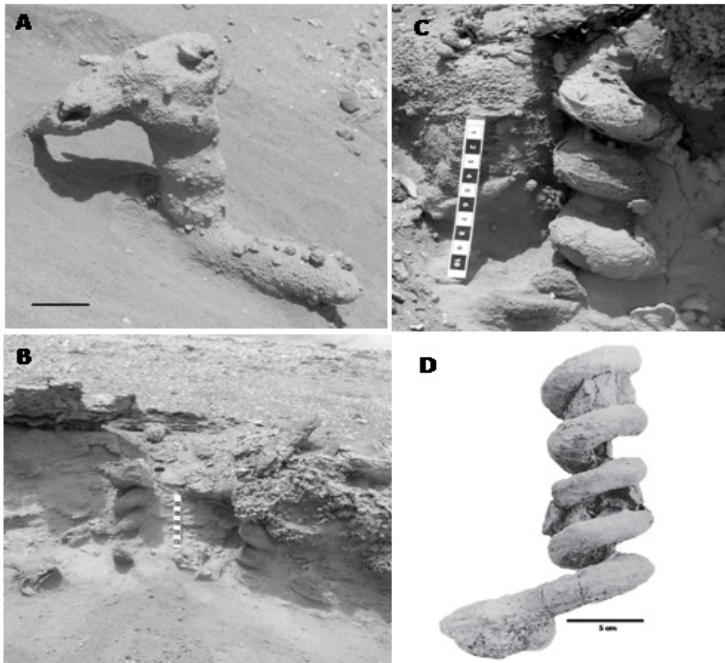


FIG. 2. A , B y C: ejemplares de *Gyrolithes vidali* estudiados en la Fm. Pisco (Perú) (Fotos F. Muñiz); D: Holotipo de *G. vidali* hallado en la Fm. Arenas de Huelva (SO España) (Tomado de Mayoral, 1986, fig. 5, pág. 219).

para la galería basal horizontal es de 12 cm, su terminación es ciega con morfología de huso o fusiforme. El diámetro espiral varía entre 5 y 10 cm y el espaciado intervuelta lo hace entre 1,5 y 3 cm, que ambos tienden a disminuir en sentido descendente, es decir, desde la primera vuelta hasta la última. Las paredes son lisas y no se observa con detalle la existencia de ornamentación, pues la mayoría de los ejemplares presentan una costra diagenética. El relleno es pasivo y de arenas finas.

### Discusión

Hasta la fecha, el icnogénero *Gyrolithes* incluye nueve icnoespecies (ver Mayoral & Muñiz, 1998, pág. 64), que Wetzel et al. (2010) agrupan tomando como criterios el revestimiento de las paredes, el sustrato donde fueron realizadas y la asociación con otros icnogéneros. En este sentido, diferencian aquellas icnoespecies que presentan paredes con un revestimiento con pellets, como *G. nodosus* o *G. ichnosp. indet.* (ver Mayoral & Muñiz, 1998), que aparecen en sustratos no cohesivos y en asociación con *Ophiomorpha*; y por otro lado, las icnoespecies con un revestimiento muy fino o sin él, por ejemplo, *G. marylandicus*, *G. vidali*, *G. variabilis* típicas de sustratos cohesivos (icnofacies de *Glossifungites*) y en algunos casos asociadas al icnogénero *Thalassinoides*. En los ejemplares estudiados, la presencia de una terminación ciega, a modo de cámara, en la galería basal del sistema hace que se relacionen con la icnoespecie *G. vidali*. La diferencia esencial con respecto a los ejemplares del Plioceno de la Fm. Arenas de Huelva (SO España) es la morfología final de la galería horizontal distal: en forma de huso (fusiforme) en los ejemplares de Perú (FIG. 2A), mientras que en los de Huelva se observa un notable ensanchamiento (FIG. 2D).

### Implicaciones paleoambientales preliminares

*Gyrolithes* ha sido interpretado como una mariguera típica de medios marginales (Gernant, 1972; Mayoral & Muñiz, 1995, 1998; Buatois et al., 2005; Netto et al., 2007; Wetzel et al., 2010, en-

tre otros) cuya morfología helicoidal representa una arquitectura especializada como adaptación a medios con fluctuaciones severas de salinidad (Buatois et al., 2005). Los ejemplares de *G. vidali* estudiados se asocian a niveles de arenas finas cuyas características litológicas, icnocoenosis y estructuras sedimentarias, sugieren un ambiente de deposición marino de aguas someras en una bahía protegida.

### Conclusión

Las características morfológicas de ejemplares de *Gyrolithes* permite asignarlas a la icnoespecie *G. vidali* asociadas a un medio marino somero confinado tipo bahía.

### Agradecimientos

Al Geoscience Research Institute de Loma Linda (California, USA), a la Universidad Peruana Unión, al Ayuntamiento de Lepe (Huelva) y al Grupo de Investigación RNM 316 "Tectónica y Paleontología" de la Universidad de Huelva.

### Referencias

- Brand, L., Urbina, M., Chadwick, A., DeVries, T. & Esperante, R. (2011). A high resolution stratigraphical framework for the remarkable fossil cetacean assemblage of the Miocene/Pliocene Pisco Formation, Perú. *Journal of South American Earth Sciences* 31: 414-425.
- Buatois, L.A., Gingras, M.K., Maceachern, J., Mángano, M.G., Zonneveld, J.-P., Pemberton, S.G., Netto, R.G. & Martin, A.J. (2005). Colonization of brackish-water systems through time: evidence from the trace-fossil record. *Palaos* 20: 321-347.
- Dworschak, P.C. & Rodrigues, S. De A. (1997). A modern analogue for the trace fossil *Gyrolithes*: burrows of the thalassinidean shrimp *Axianassa australis*. *Lethaia* 30: 41-52.
- Gernant, R.E. (1972). The paleoenvironmental significance of *Gyrolithes* (Lebensspur). *Journal of Paleontology* 46: 735-741.
- Mayoral, E. (1986). *Gyrolithes vidali* nov. icnosp. (Plioceno marino) en el sector Suroccidental

de la cuenca del Guadalquivir (área de Palos de la Frontera, Huelva, España). *Estudios Geológicos* 42: 211-223.

- Mayoral, E. & Muñiz, F. (1995). Nueva icnoespecie de *Gyrolithes* del Mioceno Superior de la cuenca de Guadalquivir (Lepe, Huelva). *Revista Española de Paleontología* 10: 190-201.
- Mayoral, E. & Muñiz, F. (1998). Nuevos datos icnotaxonómicos sobre *Gyrolithes* del Plioceno Inferior de la cuenca del Guadalquivir (Lepe, Huelva, España). *Revista Española de Paleontología* 13: 61-69.
- Netto, R.G., Buatois, L.A., Mángano, M.G., & Balistieri, P. (2007). *Gyrolithes* as a multipurpose burrow: An ethologic approach. *Revista Brasileira de Paleontología*, 10: 157-168.
- Wetzel, A., Tjallingii, R. & Stattegger, K. (2010). *Gyrolithes* in Holocene estuarine incised-valley fill deposits, offshore Southern Vietnam. *Palaios* 25: 239-246.





## ESTUDIO PRELIMINAR DE LOS GASTERÓPODOS CONTINENTALES DE URTIAGA, —DEBA, GIPUZKOA—(PLEISTOCENO SUPERIOR-HOLOCENO BASAL)

Murelaga, X.<sup>1</sup>, Larraz, M.<sup>2</sup>, Mugica, J.A.<sup>3</sup>, Suarez-Hernando, O.,<sup>1</sup> Rofes, J.<sup>1</sup> & Alonso-Olazabal, A.<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Universidad del País Vasco/EHU, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Apartado 644, E-48080, Bilbao; xabier.murelaga@ehu.es; juan.rofes@ehu.es; oiersuarez@gmail.com

<sup>2</sup> Universidad de Navarra, Facultad de Ciencias, Departamento de Zoología y Ecología, Apartado 177, E-31080; mlarraz@unav.es

<sup>3</sup> Universidad del País Vasco/EHU, Facultad de Letras Departamento de Geografía, Prehistoria y Arqueología (Vitoria-Gasteiz); joseantonio.mugica@ehu.es

<sup>4</sup> Universidad del País Vasco/EHU, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Mineralogía y Petrología, Apartado 644, E-48080, Bilbao; ainhoa.alonso@ehu.es

### Resumen

La cueva de Urtiaga es un yacimiento arqueológico que tiene un registro que comprende desde el Solutrense al Aziliense. En el yacimiento hay cientos de restos de moluscos marinos acumulados por consumo humano. En este trabajo se presenta la asociación de gasterópodos continentales formada por las especies *Xerosecta arigonis*, *Oxychilus* sp., *Discus rotundatus*, *Clausilia bidentata*, *Obscurella obscurum*, *Granaria braunii*, *Chondrina avenacea* y *Pomatias elegans*. Estos gasterópodos no fueron acumulados por consumo humano, dado su pequeño tamaño. Todas las especies representadas en el yacimiento son indicadoras de zonas húmedas y boscosas. Este hecho explicaría que los niveles más ricos y diversos coincidan con los del momento cálido y húmedo del Aziliense.

**Palabras clave:** Urtiaga, gasterópodos, Pleistoceno, Holoceno

### Abstract

The Urtiaga cave is an archaeological site with a record that covers from the Solutrean to the Azilian periods. There are hundreds of marine molluscs accumulated in the site, due to human consume. In this paper we present the association of continental gastropods that is constituted by the species *Xerosecta arigonis*, *Oxychilus* sp., *Discus rotundatus*, *Clausilia bidentata*, *Obscurella obscurum*, *Granaria braunii*, *Chondrina avenacea* and *Pomatias elegans*. Those gastropods were not accumulated by humans; given their small size, they were not used as food. All the species recorded at the site are indicators of humid and wooded zones. This fact would explain that the richest and most diverse levels coincide with the humid and warm moment of the Azilian.

**Keywords:** Urtiaga, gastropods, Pleistocene, Holocene

## Introducción

La cueva de Urtiaga se localiza en la ladera sur de Salbatoremendi (Deba), a 130 m.s.n.m. (FIG. 1). Este yacimiento fue excavado por Jose Miguel de Barandiarán entre los años 1928 y 1959 (Barandiarán, 1978). En los años 1986-87 se realizó un sondeo en el cuadro 13 (Mujika, 1993). De esta última intervención procede el material que se presenta en este trabajo. Restos de gasterópodos de origen marino (*Patella* sp. y *Monodonta*) son muy abundantes en el registro de Urtiaga, asociados sobre todo a los niveles Azilienses. Estos gasterópodos fueron transportados junto a otros organismos marinos, como bivalvos y erizos de mar, para su posterior consumo. Sin embargo, la asociación de gasterópodos continentales está compuesta por individuos de tamaño inferior al centímetro, por lo que no debieron ser transportados por los humanos al yacimiento. Los estudios de los restos de gasterópodos continentales asociados a yacimientos arqueológicos son muy escasos debido sobre todo a su pequeño tamaño y a que no están relacionados con la actividad humana.

La estratigrafía del yacimiento de Urtiaga, definida en las diferentes campañas de excavación efectuadas a lo largo del vestíbulo, está formada por 8 niveles (del A al H) y cubre un intervalo crono-cultural que va desde el Solutrense al Aziliense. En los tres primeros niveles (A, B y C) se han recuperado restos datados por C14 convencional en  $11,260 \pm 380$  BP y una serie de huesos humanos más modernos, concretamente del Calcolítico ( $4,290 \pm 110$  BP) y Edad del Bronce ( $3,475 \pm 110$ ,  $3,445 \pm 110$  y  $3,430 \pm 110$  BP) que provienen de enterramientos realizados en el sustrato Aziliense. En la base del nivel C se encuentran niveles sin alteración de épocas más modernas, con restos arqueológicos claramente del Aziliense. De estos se ha obtenido una datación de  $11,300 \pm 450$  BP.

En el nivel D hay restos de distintas ocupaciones del Magdaleniense, comenzando por el Magdaleniense medio en la base, datado en  $13,690 \pm 180$  BP, al que se superponen el Magdaleniense superior y final.

El nivel E se caracteriza por la ausencia de industria. Tiene un espesor de unos 30 cm.

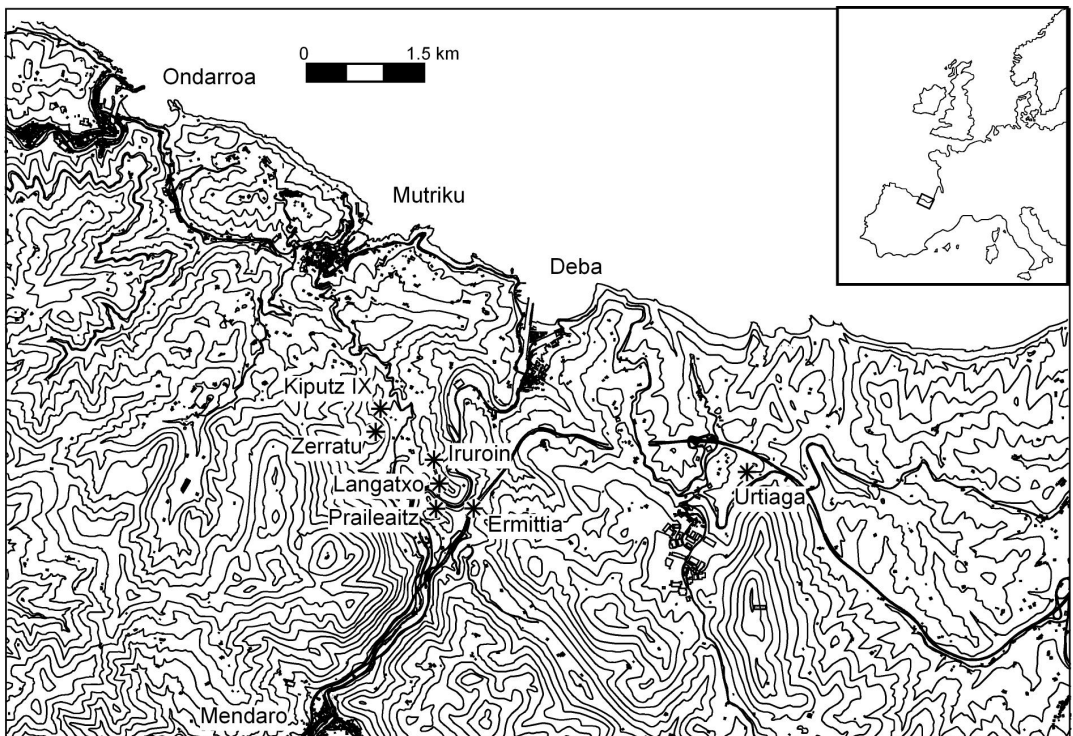


FIG. 1. Localización del yacimiento de Urtiaga.

En el nivel F se han diferenciado tres subniveles, dos de ellos de colores negruzcos. El superior presenta restos pertenecientes al Magdaleniense Inferior cantábrico y ha proporcionado dos fechas, una obtenida por C14 convencional ( $15,620 \pm 290$  BP) y la otra por AMS ( $15,530 \pm 70$  BP). En el nivel inferior se han obtenido por C14 convencional dos fechas atribuibles a una ocupación del Solutrense Superior en su fase terminal. Una procede de la parte superior del paquete ( $17,170 \pm 350$  BP) y la otra de la inferior ( $17,730 \pm 290$  BP).

El nivel G es prácticamente estéril, y el más antiguo, el nivel H, no presenta restos arqueológicos.

### Métodos

El material proviene del reavivado de perfil en el testigo que quedaba al fondo de la galería excavada o vestíbulo (cuadro 13), que fue realizado por uno de los firmantes en los años 1986-87. La extensión del sondeo fue de aproxi-

madamente  $1 \times 0,5$  m. El sedimento recogido fue lavado y tamizado utilizando como criba inferior la malla de 0,5 mm de luz. El material se encuentra en el Centro de Depósito de Patrimonio Arqueológico de Gipuzkoa.

### Sistemática

Se han identificado 333 individuos de gasterópodos continentales que han sido atribuidos a 8 especies pertenecientes a las familias Hygromiidae, Zonitidae, Discidae, Clausiliidae, Cyclophoridae, Chondrinidae y Pomatiasidae.

***Xerosecta arigonis*** (Schmit, 1855) (FIG. 2: 1 a y b). Es una especie xerotérmica que vive en suelos calcáreos, en zonas abiertas con vegetación de pradera, setos, matorrales, linderos de caminos y huertas. Actualmente se encuentra en toda la Península Ibérica. En Urtiaga su presencia se circunscribe a los niveles Azilienses (nivel C).

***Oxychilus* sp.** (FIG. 2: 2 a y b). Es frecuente en ambientes húmedos de bosques. Propio de zonas higrófilas, incluso en los primeros metros de cuevas. Su distribución actual es Holártica. En Urtiaga se encuentra en todos los niveles, pero es especialmente abundante en el nivel C.

***Discus rotundatus*** (Müller, 1774) (FIG. 2: 3 a y b). Es común en hayedos, robledales, encinares, jardines y roquedos. Frecuente en lugares húmedos, entre la hojarasca, cortezas, musgos, leña, huecos de árboles y bajo piedras. Tolerancia bajos niveles de calcio pero no la acidez del terreno. Aparece en los niveles C, D y F, siendo muy escaso el último. Se acumuló sobre todo en la base del nivel C y el techo del D.

***Clausilia bidentata*** (Ström, 1765) (FIG. 2: 4). Prefiere zonas sombrías y húmedas. Es menos frecuente en zonas secas. Se refugia en oquedades de rocas, entre cortezas de árboles, maderas en descomposición, musgos, e incluso en el suelo. Se encuentra en todos los niveles excepto en el E, pero al igual que los otros taxones abunda sobre todo en el nivel C.

***Obscurella obscurum*** (Draparnaud, 1805) (FIG. 2: 5). Es un taxón calcícola de zonas húmedas. Se encuentra entre las rocas cubiertas de musgos, roquedos con grietas y vegetación. Su distribución en el yacimiento de Urtiaga es similar a la de la especie anterior.

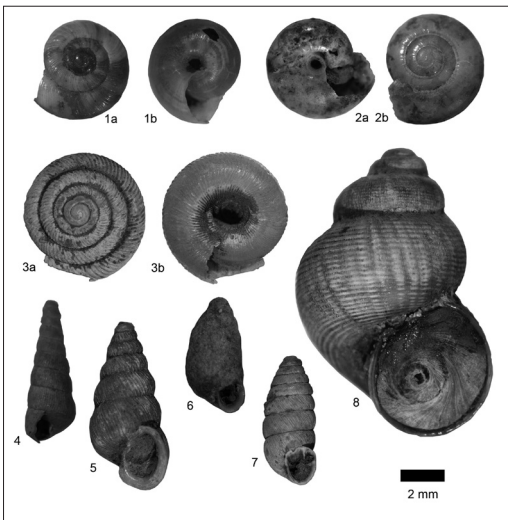


FIG. 2. *Xerosecta arigonis*, 1a, vista dorsal; 1b, vista ventral; *Oxychilus* sp., 2a, vista ventral; 2b, vista dorsal; *Discus rotundatus*, a, vista dorsal; b, vista ventral; *Clausilia bidentata*, 4, vista lateral; *Obscurella obscurum*, 5, vista lateral; *Granaria braunii*, 6, vista lateral; *Chondrina avenacea*, 7, vista lateral; *Pomatias elegans*, 8, vista lateral.

***Granaria braunii*** (Rossmässler, 1842) (FIG. 2: 6). Se trata de una especie que se localiza en lugares sombríos y un poco húmedos, entre las grietas de las rocas calizas o calizo-margosas, con materia vegetal en descomposición. Es muy escasa y solamente se ha identificado un individuo en el nivel C.

***Chondrina avenacea*** (Brugière, 1792) (FIG. 2: 7). Es una especie rupícola y calcícola que se encuentra entre repisas y oquedades de roquedos soleados con vegetación muscínea y de helechos. Al igual que en el taxón anterior solamente se ha encontrado un individuo en el nivel C.

***Pomatias elegans*** (Müller, 1774) (FIG. 2: 8). Se trata de una especie xerófila, calcícola, húmica y detritícola, que vive sobre suelos sueltos, no compactos y con fragmentos de roca caliza. Se le encuentra en viñedos, olivares, zonas de monte bajo (matorral) y bosque caducifolio, raramente en hayedo y también bajo piedras a pleno sol, y lugares frescos, en zonas secas, bordes de caminos, taludes, entre las plantas bajas, los bordes de arroyos (Larraz & Equísoain 1993). Solamente se ha encontrado un individuo en el nivel G.

### Conclusión

Se han identificado 8 especies que ecológicamente se encuentran asociadas a zonas húmedas. Por esta razón su abundancia está asociada sobre todo al nivel más cálido y húmedo del Aziliense y post-Aziliense. También se ha podido observar que en la zona central del depósito, del nivel C (del lecho 16 al 9) hasta el techo, se da un aumento progresivo en la cantidad de restos de gasterópodos, que puede estar asociado a un cambio hacia condiciones ambientales más benignas (mayor humedad y temperatura).

### Agradecimientos

Este estudio ha sido subvencionado por los proyectos Unesco 07/01, 09/01 y EHU10/32 de la Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea y el Proyecto HAR2008-03976/HIST del Ministerio de Ciencia e Innovación.

### Referencias

- Barandiarán, J.M. (1978). Exploración de la cueva de Urtiaga (Itziar). In *Obras Completas XII*, pp. 169-324. Bilbao.
- Mujika, J.A. (1993). La industria ósea del Paleolítico Superior y Epipaleolítico del Pirineo Occidental. Bilbao: Universidad de Deusto.
- Larraz, M.L. & Equísoain, J.J. (1993). Moluscos terrestres y acuáticos de Navarra (Norte de la Península Ibérica). *Publicaciones de la Universidad de Navarra (Serie Zoológica)* 23: 1-304.

## REGISTRO ISOTÓPICO DEL EVENTO ANÓXICO OCEÁNICO DEL APTIENSE INFERIOR (OAE 1A) EN RADIOLARITAS DEL SUBBÉTICO

O'Dogherty, L.<sup>1</sup>, Aguado, R.<sup>2</sup>, De Gea, G.<sup>3</sup> & Sandoval, J.<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Dpto. de Ciencias de la Tierra, Fac. Ciencias del Mar, Universidad de Cádiz, 11510, Puerto Real; lodogher@uca.es

<sup>2</sup> Dpto. de Geología, E.U.P. Linares, Universidad de Jaén, Alfonso X El Sabio 28, 23700, Linares; raguado@ujaen.es

<sup>3</sup> Dpto. de Geología, Facultad de Ciencias Experimentales, 23071, Jaén; gadegea@ujaen.es

<sup>4</sup> Dpto. de Estratigrafía y Paleontología, Universidad de Granada, 18071, Granada; sandoval@ugr.es

### Resumen

El registro del Aptiense en la cuenca pelágica Subbética es escaso y está afectado por discontinuidades. Sin embargo, en algunas áreas subsidentes del tránsito Subbético Externo-Subbético Medio se preserva un interesante registro sedimentario para esta edad. La Formación Carbonero está caracterizada por una potente sucesión de materiales pelágicos y hemipelágicos, que incluyen un potente intervalo de 'black shales' y radiolaritas. Este último intervalo representa la expresión local del Evento Anóxico Oceánico (OAE) 1a del Aptiense Inferior en la cuenca Subbética. Se ha realizado la caracterización bio-cronoestratigráfica (nanofósiles calcáreos y radiolarios) y quimioestratigráfica (isótopos de carbono) de la Fm Carbonero, con especial atención al intervalo anóxico. Esta caracterización ha permitido establecer una correlación detallada respecto a la sección de referencia de Cismon (Italia) y otras localidades del Tetis Occidental, a la vez que ha posibilitado la calibración cronoeestratigráfica indirecta de la zonación de radiolarios propuesta para este dominio.

**Palabras clave:** Aptiense, isótopos de carbono, radiolarios, nanofósiles calcáreos, bioestratigrafía

### Abstract

The Aptian record in the pelagic Subbetic Basin is usually scarce and affected by stratigraphic hiatuses. However, an interesting sedimentary record of rocks of this age is preserved in some subsiding areas located in the transition between the External and Median Subbetic. The Carbonero Formation is characterized by a thick succession of pelagic and hemipelagic materials, including a thick interval of black shales and radiolarites. This last interval is considered to be the local expression of the Aptian Oceanic Anoxic Event (OAE) 1a in the Subbetic Basin. A bio-chronostratigraphic (calcareous nannofossils and radiolarians) and chemostratigraphic (carbon-isotopes) characterization of the Carbonero Fm, with special attention to the anoxic interval, is presented. This characterization allows a detailed correlation with respect to the reference section of Cismon (Italy) and other locations of the Western Tethys, and permits of an indirect chronostratigraphic correlation of the radiolarian zonation proposed for this realm.

**Keywords:** Aptian, carbon-isotopes, radiolarians, calcareous nannofossils, biostratigraphy

## Introducción

Durante el Aptiense Inferior tiene lugar el desarrollo de un evento anóxico oceánico que se registra a escala mundial y que tiene un amplio desarrollo en numerosas áreas del Tetis occidental. Las facies bajo las que puede presentarse son muy diversas, pero comúnmente suelen caracterizarse por discretos intervalos de “black shale” con variable tasa de sedimentación o, en ocasiones, su registro viene representado por un intervalo condensado radiolarítico de marcado carácter esporpélico, acuñado como “Livello Selli” en Italia, o “Livello Selli” equivalente en otras áreas del Tetis (Coccioni et al., 1987).

## El Aptiense Inferior en cuenca Subbética

Los detalles de la estratigrafía del Aptiense Inferior son pobremente conocidos en la Zona Subbética, dada la naturaleza especialmente margosa de la mayoría de las sucesiones, la existencia frecuente de despegues tectónicos en estos niveles y la presencia ocasional de discontinuidades. En aquellas áreas donde afloran sucesiones continuas de estos niveles se reconoce la presencia de arcillas laminadas oscuras, ricas en materia orgánica. Estos niveles se generaron en condiciones anóxicas, coincidiendo con una crisis en el plancton (foraminíferos, nanoplancton calcáreo y radiolarios) que se relaciona con una expansión contemporánea en la zona de mínimo oxígeno acaecida durante el evento anóxico oceánico OAE-1a. Sin embargo, en las zonas transicionales del Subbético Medio-Externo al sur de la provincia de Jaén, este evento oceánico aparece como un potente intervalo radiolarítico en el que bioestratigráficamente (radiolarios y nanoplancton calcáreo) y quimioestratigráficamente ( $\delta^{13}C$ ,  $\delta^{18}O$ ) hemos podido caracterizar la expresión del evento anóxico OAE 1a en depósitos con fuerte carácter silíceo (Aguado et al., 1993; De Gea et al., 2008a, b).

## Discusión

El carácter dilatado de la sedimentación en estos surcos de transición hacia los umbrales pelágicos del Subbético Externo nos ha permitido establecer una correlación de detalle con la

sección de referencia establecida en el área de Cismon (Li et al., 2008, Malinverno et al., 2010). Hemos podido reconocer una amplia excursión negativa (intervalos C3 y C4 de Menegatti et al., 1998) propia de medios con una alta tasa de sedimentación y que indicaría una continuidad en el registro sedimentario (en oposición a la excursión de corta duración que se registra en Cismon). Esta fuerte anomalía negativa coincide con el inicio de la crisis en nannocónidos. Además de estos resultados, nuestras investigaciones nos han permitido establecer una precisa calibración cronoestratigráfica indirecta de las zonas de radiolarios propuestas para el Tetis occidental (O’Dogherty, 1994; O’Dogherty & Guex, 2002) mediante la utilización de la quimioestratigrafía isotópica de carbono.

## Agradecimientos

Este estudio forma parte de los resultados obtenidos en el Proyecto de Investigación CGL2008-00533/BTE, financiado por la DGI (Dirección General de Investigación) y por Grupo de Investigación RNM-373 (Junta de Andalucía).

## Referencias

- Aguado, R., Molina, J.M. & O’Dogherty, L. (1993). Bioestratigrafía y litoestratigrafía de la Formación Carbonero (Barremiense-Albiense?) en la transición Externo-Subbético Medio. *Cuadernos de Geología Ibérica* 17: 325-344.
- Coccioni, R., Nesci, O., Tramontana, M., Wezel, C.F. & Moretti, E. (1987). Descrizione di un livello guida ‘Radiolaritico-Bituminoso-Ittiolitico’ alla base delle Marne a Fucoidi nell’Appennino Umbro-Marchigiano. *Bolletino della Società Geologica Italiana* 106: 183-192.
- De Gea, G.A., Aguado, R., Castro, J.M., Molina, J.M., O’Dogherty, L. & Ruiz-Ortiz, P.A. (2008a). Lower Aptian Subbetic organic-rich facies, radiolarites, and associated deposits: the local expression of Oceanic Anoxic Event 1a (Carbonero Formation, southern Spain). *Cretaceous Research* 29: 861-870.
- De Gea, G.A., Aguado, R. & Castro, J.M. (2008b). Variaciones en el registro isotópico del carbono en dos secciones de edad Aptiense inferior en la zona de transición entre el Subbético Externo y el Subbético Medio (Cordilleras

- Béticas, Provincia de Jaén). *Geogaceta* 44: 191-194.
- Li, Y.X., Bralower, T.J., Montañez, I.P., Osleger, D.A., Arthur, M.A., Bice, D.A., Herbert, T.D., Erba, E. & Premoli Silva, I. (2008). Toward an orbital chronology for the early Aptian Oceanic Anoxic Event (OAE1a, ~120 Ma). *Earth and Planetary Science Letters* 271: 88-100.
- Malinverno, A., Erba, E. & Herbert, D. (2010). Orbital tuning as an inverse problem: Chronology of the early Aptian oceanic anoxic event 1a (Selli Level) in the Cismon APTICORE. *Paleoceanography* 25: PA2203, doi:10.1029/2009PA001769.
- Menegatti, A.P., Weissert, H., Brown, R.S., Tyson, R.V., Farrimond, P., Strasser, A. & Caron, M. (1998). High resolution  $\delta^{13}\text{C}$ -stratigraphy through the early Aptian "Livello Selli" of the Alpine Tethys. *Paleoceanography* 3: 530-545.
- O'Dogherty, L. (1994). Biochronology and Paleontology of Mid-Cretaceous Radiolarians from Northern Apennines (Italy) and Betic Cordillera (Spain). *Mémoires de Géologie (Lausanne)* 21: 1-415.
- O'Dogherty, L. & Guex, J. (2002). Rates and pattern of evolution among Cretaceous radiolarians; relations with global paleoceanographic events. In *Micropaleontology of radiolarians: Proceedings of Interrad IX* (eds. E. Carter, P. Whalen & F. Mekik). pp. 1-22. Micropaleontology Press.





## AVISPAS (INSECTA: HYMENOPTERA) DEL ÁMBAR DEL CRETÁCICO INFERIOR (ALBIENSE) DE ESPAÑA

Ortega-Blanco, J.<sup>1</sup>, Delclòs, X.<sup>1</sup> & Soriano, C.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Departament d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, Martí i Franquès s/n, 08028, Barcelona (Spain); j.ortegablanco@ub.edu, xdelclos@ub.edu

<sup>2</sup> European Synchrotron Radiation Facility, Grenoble, 38000, France; carmen.soriano@esrf.fr

### Resumen

El contenido de himenópteros en el ámbar de España es uno de los más diversos y abundantes del mundo. La mayoría pertenece a grupos de avispas de tamaño inferior a 3 mm (hasta 0,4 mm), por ello sólo se preserva en ámbar. Estos organismos vivieron en un momento clave de la evolución de los insectos y de importantes cambios en los ecosistemas terrestres, en el que las angiospermas empezaban a dominar todo el planeta, con el consiguiente cambio en las comunidades de artrópodos asociadas. Se han estudiado más de 340 ejemplares pertenecientes a 23 familias distintas, siendo 3 de ellas nuevas y algunas de registro muy escaso. La importancia de los himenópteros fósiles descubiertos en yacimientos de ámbar de España reside en la cantidad de caracteres morfológicos primitivos que muestran, y por lo tanto, en la información que aportan a los estudios filogenéticos, paleobiogeográficos y sistemáticos.

**Palabras clave:** insectos, Himenópteros, ámbar, Cretácico Inferior, Albiense

### Abstract

The Spanish amber fossil hymenoptera record has risen as one of the most diverse and abundant of the world. The major portion belongs to groups of parasitoid wasps with a body length below 3 mm (until 0.4 mm). For this reason, amber is the only way to preserve their rests. These organisms lived in a key moment of the evolution of insects and during important changes in terrestrial ecosystems, when angiosperms began to dominate worldwide, with the consequent changes in the arthropod communities associated. More than 340 specimens have been studied. They belong to 23 different families, 3 of them new families, and some others of very scarce record. The importance of the fossil hymenoptera discovered in Spanish amber outcrops lays in the amount of primitive morphologic characters that they show, then the amount of information supplied for phylogenetic, paleobiogeographic and systematic studies.

**Keywords:** insects, Hymenoptera, amber, Lower Cretaceous, Albian

## Introducción

Los himenópteros son un orden de insectos que incluye a abejas, avispas y hormigas, si bien podría afirmarse que todas ellas son en realidad avispas con distintas modificaciones (Grimaldi & Engel, 2005). En la actualidad, ya sea como polinizadores, plagas, fuente de alimento, biocontroladores de plagas, etc., tienen una relación tan directa con los humanos que hace imprescindible conocer todo lo posible sobre el grupo. El origen de éste orden y su evolución, especialmente el parentesco de los grupos más primitivos con taxones de otros órdenes, es todavía desconocido. También queda mucho por descubrir sobre los grupos de himenópteros parasitoides, insectos de un elevado interés económico, difícilmente estudiables en vida debido a su minúsculo tamaño, muchas veces inferior a los 5 mm.

Hymenoptera es el orden de artrópodos más abundante en las inclusiones de ámbar, posición

disputada solo por los dípteros en algunos yacimientos (Peñalver & Delclòs, 2010). Hasta el momento, salvo contadas excepciones, los himenópteros parasitoides fósiles se encuentran como inclusiones en ámbar (Rasnitsyn & Qicke, 2002; Grimaldi & Engel, 2005). El ámbar de España con bioinclusiones se encuentra asociado a la Formación Escucha que tiene alrededor de 110 millones de años (Delclòs et al., 2007; Peñalver & Delclòs, 2010). Precisamente éste es un periodo en el que la flora sufrió grandes cambios a nivel global, pasando de ecosistemas dominados por gimnospermas a otros dominados por las angiospermas (Labandeira, 2006). Éste es un período en el que aparecen las familias de himenópteros modernos, lo que también sucede en muchos otros grupos de insectos, y dado que los yacimientos ambaríferos de esta edad son muy escasos, cabía esperar que la asociación de ejemplares a encontrar en el ámbar de España fuera única.

Suborden "Symphyta"			
Superfam. <b>Siricoidea</b>	Fam. Anaxyelidae		(1 especimen)
Suborden Apocrita			
Superfam. <b>Megalyroidea</b>	Fam. Megalyridae		(9 especimenes)
	Fam. Maimetshidae		(8 especimenes)
Superfam. <b>Evanioidea</b>	Fam. Evaniidae		(7 especimenes)
Superfam. <b>"Proctotrupeidea"</b>	Fam. Diapriidae		(2 especimenes)
	Fam. Nov.		(2 especimenes)
Superfam. <b>Cynipoidea</b>	Fam. Cynipidae		(1 espécimen)
Superfam. <b>Mymarommatoidea</b>	Fam. Alavarommatidae		(2 especimenes)
	Fam. Gallorommatidae		(4 especimenes)
	Fam. Mymarommatidae		(6 especimenes)
Superfam. <b>Serphitoidea</b>	Fam. Serphitidae		(4 especimenes)
Superfam. <b>Platygastroidea</b>	Fam. Platygastridae		(164 especimenes)
Superfam. <b>Ceraphronoidea</b>	Fam. Stigmaphronidae		(9 especimenes)
	Fam. Radiophronidae		(9 especimenes)
Superfam. <b>Ichneumonoidea</b>	Fam. Braconidae		(2 especimenes)
"Clado" <b>Aculeata</b>	Fam. Bethyidae		(3 especimenes)
	Fam. Embolemidae		(1 espécimen)
	Fam. Falsiformicidae		(9 especimenes)
	Fam. Sphecidae		(4 especimenes)
	Fam. Chrysididae		(2 especimenes)
	Fam. Scolebythidae		(2 especimenes)
	Fam. Plumariidae?		(1 espécimen)
	Fam. Mutillidae?		(1 espécimen)

TABLA 1: Principales familias de avispas encontradas en ámbar español y nº de especímenes estudiados en el trabajo.

## Métodos

Hasta ahora y dependiendo de los yacimientos, el ámbar en España se ha recuperado y excavado manualmente, con maquinaria pesada y con agua a presión (Peñalver & Delclòs, 2010, Peñalver et al., 2011). Para separar el ámbar del sedimento se aprovecha su flotabilidad debido a su baja densidad, y se procede al pulido de las piezas con bioinclusiones. Una vez pulidas se introducen al vacío en resina e-poxy, que una vez seca es tallada y pulida. Debido a la enorme variabilidad morfológica de Hymenoptera, los estudios se plantean según familias identificadas. Se realiza un estudio morfológico externo de los fósiles a través de la preparación de ámbar y en ocasiones, si se dispone de suficiente información, se realiza un análisis cladístico (Ortega-Blanco et al., 2010; Peñalver et al., 2010).

Durante los últimos dos años se han realizado también algunas reconstrucciones 3D de muy alta resolución gracias a la microtomografía de rayos X

en contraste de fase realizada en el sincrotrón de Grenoble (ESRF). Es una técnica no destructiva que permite el estudio de caracteres externos e internos de los ejemplares contenidos en el ámbar (FIG. 1), no visualizables muchas veces con técnicas ópticas tradicionales (Soriano et al., 2010).

## Familias de Hymenoptera reconocidas en el ámbar de España

Hymenoptera se divide tradicionalmente en los subórdenes “Symphyta” y Apocrita, que a su vez se subdivide en los dos siguientes grupos sin rango taxonómico: “Parasítica” (la mayoría de los ejemplares contenidos en el ámbar español) y Aculeata (TABLA 1).

Los resultados completos de los estudios se presentan en Ortega-Blanco et al. (2008, 2009, 2010, 2011a, b, c, d, in press), Peñalver et al. (2010) y Perrichot (2009).

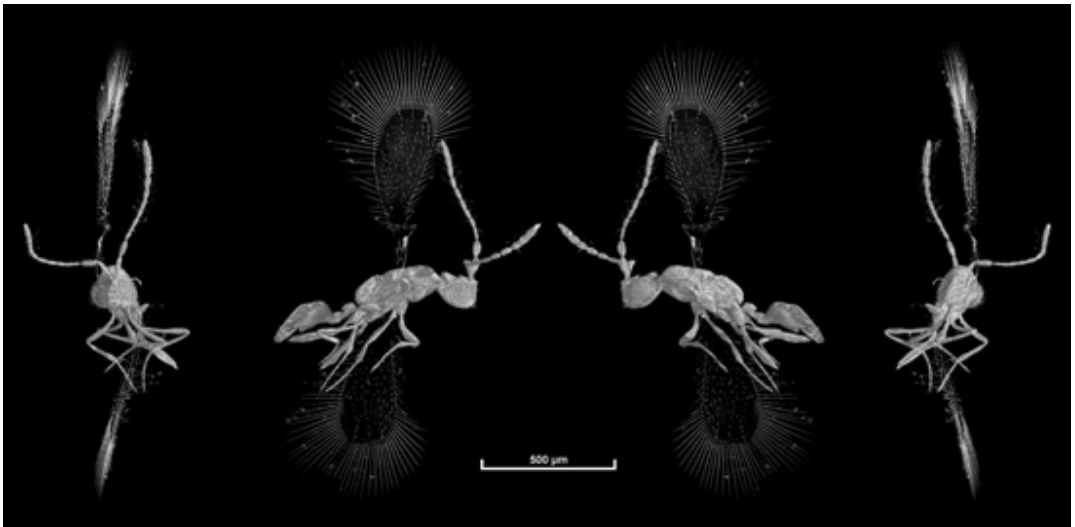


FIG. 1. Reconstrucción mediante microtomografía de alta resolución del espécimen MCNA 12630, *Galloromma alavaensis* (ESRF Grenoble).

## Conclusión

El contenido del orden Hymenoptera en el ámbar de España se asemeja moderadamente a algunos de los escasos yacimientos del mundo de características similares (Alaska, Canadá, Francia, Líbano, Myanmar, Nueva Jersey y Siberia), aunque presenta una serie de características únicas. Esto es lo que cabría esperar por tener una asociación tan singular de formas primitivas y derivadas debido a la edad de éste ámbar que coincide con el dominio de las angiospermas a nivel global. Algunos de los datos más relevantes aportados por los himenópteros del ámbar del Cretácico de España son:

1.- Presentan una diversidad y abundancia moderadamente altas. Más de 340 ejemplares han sido estudiados aunque queda por identificar una cantidad semejante proveniente de las últimas excavaciones realizadas. Se calcula que hay más de 1000 restos de himenópteros preservados en el ámbar de España.

2.- Se han reconocido tres familias nuevas: Alavarommatidae, Radiophronidae y otra que será presentada próximamente. La última solo cuenta con tres ejemplares a nivel mundial, y tiene una morfología tan única que es difícil incluirla incluso en una superfamilia conocida. Las otras dos familias nuevas son de una gran importancia para futuros estudios filogenéticos ya que son formas muy primitivas. Alavarommatidae es una forma intermedia entre dos superfamilias, por lo que se sugiere que posiblemente tendrán que fusionarse, aunque será tras el estudio cladístico cuando se confirme o rechace finalmente esta hipótesis (Ortega-Blanco et al., 2010, 2011a, b; Engel et al., en preparación).

3.- Presencia de tres familias infrecuentes en el registro fósil: Anaxyelidae, Braconidae y Embolemidae, siendo el anaxiélido y el embolémido los primeros registros en ámbar Mesozoico. El registro de Braconidae en el Mesozoico también es muy escaso. Se han hallado dos ejemplares en el ámbar de España de las subfamilias Protorhyssalinae y Aphidiinae, si bien el hallazgo de Aphidiinae es especialmente destacable por haber permitido reconsiderar el origen paleogeográfico de la subfamilia. Se creía que el origen de Aphidiinae era Gondwánico por encontrarse las formas más primitivas en el hemisferio sur en la actualidad. Sin embargo, el hecho de haber encontrado un fósil con características tan

primitivas en lo que fue Lawrentia, hace reconsiderar esta hipótesis (Ortega-Blanco et al., 2008, 2009, 2011a, b).

4.- Abundancia extrema de estigmafrónidos. Se han encontrado 51 ejemplares que es más que los que se tenían recolectados en todo el mundo (7 especies nuevas de 5 géneros distintos). Aunque el dato más anecdótico es la ausencia total de este grupo en el ámbar de Francia, de edad y características muy similares al de España. Lamentablemente, aún no se pueden asegurar las causas de este hecho, pues bien puede deberse a cuestiones ecológicas, paleogeográficas (insularidad en el Albiense) o tafonómicas (Ortega-Blanco et al., en prensa).

## Agradecimientos

Nuestro agradecimiento por su colaboración al Museo de Ciencias Naturales de Álava (Vitoria-Gasteiz), a la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel Dinópolis, y a la Cueva El Soplao (Santander), que se extiende a todos los investigadores que han participado en el estudio de los himenópteros del ámbar de España: A. Rasnitsyn, A. Nel, C. Soriano, D. Bennett, E. Peñalver, M. Engel, R. Pérez de la Fuente, R. McKellar y V. Perrichot. Los estudios se realizaron en el marco de una tesis doctoral gracias a una beca FPI del Ministerio de Ciencia y Tecnología de España asociada al proyecto CGL2005-00046.

## Referencias

- Delclòs, X., Arillo, A., Barrón, E., Soriano, C., López del Valle, R., Bernárdez, E., Corral, C. & Ortuño, V. (2007). Fossiliferous amber deposits from the Cretaceous (Albian) of Spain. *Comptes Rendus Palevol* 6: 135-149.
- Grimaldi, D.A. & Engel, M.S. (2005). *Evolution of Insects*. Cambridge: Cambridge University Press. 755 pp.
- Labandeira, C.C. (2006). The four phases of plant-arthropod associations in deep time. *Geologica Acta* 4: 409-438.
- Ortega-Blanco, J., Rasnitsyn, A.P. & Delclòs, X. (2008). First record of anaxyelid woodwasps (Hymenoptera: Anaxyelidae) in Lower Cretaceous Spanish Amber. *Zootaxa* 1937: 39-51.

- Ortega-Blanco, J., Bennett, D.J., Delclòs, X. & Engel, M.S. (2009). A primitive Aphidiinae Wasp in Albian Amber from Spain and Northern Hemisphere Origin for the subfamily (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 82(4): 273-282.
- Ortega-Blanco, J., Rasnitsyn, A.P. & Delclòs, X. (2010). A new family of ceraphronoid wasps from Early Cretaceous Álava Amber, Spain. *Acta Palaeontologica Polonica* 55(2): 265-276.
- Ortega-Blanco, J., Delclòs, X., Peñalver, E. & Engel, M.S. (2011a). Serphitid Wasps in Early Cretaceous Amber from Spain (Hymenoptera: Serphitidae). *Cretaceous Research* 32: 143-154.
- Ortega-Blanco, J., Peñalver, E., Delclòs, X. & Engel, M.S. (2011b). False fairy wasps in Early Cretaceous Amber from Spain (Hymenoptera: Mymarommatoidea). *Palaeontology* 54(3): 511-523.
- Ortega-Blanco, J., Delclòs, X. & Engel, M.S. (2011c). The wasp family Embolemidae in Early Cretaceous amber from Spain (Hymenoptera: Chrysidoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society* 84(1): 36-42.
- Ortega-Blanco, J., Delclòs, X. & Engel, M.S. (2011d). A Protorhyssaline Wasp in Early Cretaceous Amber from Spain (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 84(1): 51-57.
- Ortega-Blanco, J., Delclòs, X. & Engel, M.S. (en prensa). Diverse Stigmaphronid Wasps In Early Cretaceous Amber From Spain (Hymenoptera: Ceraphronoidea: Stigmaphronidae) DOI information: 10.1016/j.cretres.2011.05.004.
- Peñalver, E. & Delclòs, X. (2010). Spanish Amber, in *Biodiversity of Fossils in Amber from the Major World Deposits* (eds. D. Penney), pp. 236-270. Manchester, U.K.: Siri Scientific Press.
- Peñalver, E., Ortega-Blanco, J., Nel, A. & Delclòs, X. (2010). Mesozoic Evaniidae (Insecta: Hymenoptera) in Spanish Amber: Reanalysis of the Phylogeny of the Evanioidea. *Acta Geologica Sinica* (English Edition), 84(4): 809-827.
- Peñalver, E., Najarro, M., Rosales, I., López del Valle, R., Pérez de la Fuente, R. & Delclòs, X. (2011). El ámbar de Rábago / El Soplao. In *El Soplao: una ventana a la ciencia subterránea* (ed. Durán, J.J), pp. 147-151. Santander: El Soplao S.L., Consejería de Cultura, Turismo y Deporte del Gobierno de Cantabria.
- Perrichot, V. (2009). Long-Tailed Wasps (Hymenoptera: Megalyridae) from Cretaceous and Paleogene European amber. *Paleontological Contributions* 1: 1-35.
- Rasnitsyn, A.P. & Quicke, D.L.J. (2002). *History of Insects*. Dordrecht, Boston and London: Kluwer Academic Publishers, 517 pp.
- Soriano, C., Archer, M., Azar, D., Creaser, P., Delclòs, X., Godthelp, H., Hand, S., Jones, A., Nel, A., Néraudeau, D., Ortega-Blanco, J., Pérez-de la Fuente, R., Perrichot, V., Saupe, E., Solórzano-Kraemer, M. & Tafforeau, P. (2010). Synchrotron X Ray Imaging of inclusions in amber. *Comptes Rendus Palevol* 9: 361-368.



# ANÁLISIS DE LA CICLICIDAD EN SEDIMENTOS DEL MESSINIENSE DEL TESTIGO MONTEMAYOR-1 (CUENCA DEL GUADALQUIVIR, SO DE ESPAÑA)

Pérez-Asensio, J.N.<sup>1</sup>, Aguirre, J.<sup>1</sup>, Civis, J.<sup>2</sup> & Schmiedl, G.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, Avenida Fuentenueva s/n, 18002, Granada, España; jnoel@ugr.es, jaguirre@ugr.es

<sup>2</sup> Departamento de Geología, Universidad de Salamanca, c/Parque s/n, 37008, Salamanca, España; civis@usal.es

<sup>3</sup> Departamento de Geociencias, Universidad de Hamburgo, c/Bundesstrasse 55, 20146, Hamburgo, Alemania; gerhard.schmiedl@uni-hamburg.de

## Resumen

El análisis preliminar de la ciclicidad en sedimentos del Messiniense del testigo Montemayor-1 (Cuenca del Guadalquivir, SO de España) permite establecer ciclos relacionados con parámetros orbitales y ciclos de mayor frecuencia. Las variaciones cíclicas observadas en el  $\delta^{18}\text{O}$  desde 6,15 Ma hacia edades más modernas parecen estar controladas por cambios glacioeustáticos globales relacionados con la oblicuidad y la precesión. Antes de 6,15 Ma la influencia de factores locales o regionales explica la ausencia de ciclos. El inicio de la crisis de salinidad Messiniense pudo tener una cierta influencia glacioeustática ya que coincide con el estadio glacial TG32. La alta abundancia de *Uvigerina peregrina* en épocas glaciales indica una alta productividad en las épocas más frías durante el Messiniense. Por último, los ciclos de la abundancia relativa de *Brizalina spathulata* están controlados por cambios relativos del nivel del mar relacionados con la excentricidad y ciclicidades de frecuencias superiores a las de Milankovitch, de 14-15 y 12 ka.

**Palabras clave:** Cuenca del Guadalquivir, Messiniense, ciclicidad, crisis de salinidad, parámetros orbitales

## Abstract

The preliminary analysis of the cyclicity in Messinian sediments of the Montemayor-1 core (Guadalquivir Basin, SW Spain) allows us to establish cycles related to orbital parameters and higher frequency cycles. The variations observed in the benthic  $\delta^{18}\text{O}$  from 6.15 Ma upwards seem to be controlled by global glacioeustatic fluctuations related to obliquity and precession. Before 6.15 Ma the influence of local or regional factors accounts for the absence of an evident cyclicity. The onset of the Messinian salinity crisis appears to be partially glacioeustatic in origin, since it coincides with the glacial stage TG32. The high abundance of *Uvigerina peregrina* during the colder stages points to a high productivity during glacial stages. Finally, the cycles observed in the relative abundance of *Brizalina spathulata* are controlled by relative sea-level changes associated with the eccentricity and higher-frequency cycles; 14-15 and 12 ka.

**Keywords:** Guadalquivir Basin, Messinian, cyclicity, salinity crisis, orbital parameters



## Introducción

La Cuenca del Guadalquivir (SO de España) es una cuenca de antepaís elongada según una dirección ENE-OSO. El testigo continuo Montemayor-1, localizado en el margen noroccidental de la Cuenca del Guadalquivir cerca del pueblo de Moguer (Huelva), incluye sedimentos marinos del relleno de la cuenca que abarcan desde el Tortonense superior (ca. 7,4 Ma) hasta el Plioceno inferior (ca. 5,4 Ma). (Larrasoña et al., 2008). Por lo tanto, contiene sedimentos depositados antes, durante y después de la crisis de salinidad Messiniense (CSM) en el Mediterráneo. El registro continuo y la localización del testigo en la Cuenca del Guadalquivir, la cual estaba bien conectada con el Atlántico, permiten analizar cambios cíclicos globales durante el Messiniense.

Los objetivos de este trabajo son: 1) analizar la ciclicidad en sedimentos del Messiniense del testigo Montemayor-1; 2) intentar establecer la correlación de los ciclos con cambios en parámetros orbitales; y 3) contextualizar los resultados obtenidos con la CSM.

## Métodos

Se ha estudiado un intervalo de 140 m del testigo Montemayor-1 que incluye sedimentos del Messiniense. A partir del esquema temporal del testigo establecido mediante datación magnetobioestratigráfica (Larrasoña et al., 2008) y la identificación del estadio glacial TG22 definido por Shackleton et al. (1995), se ha realizado un modelo de edad para el tramo estudiado.

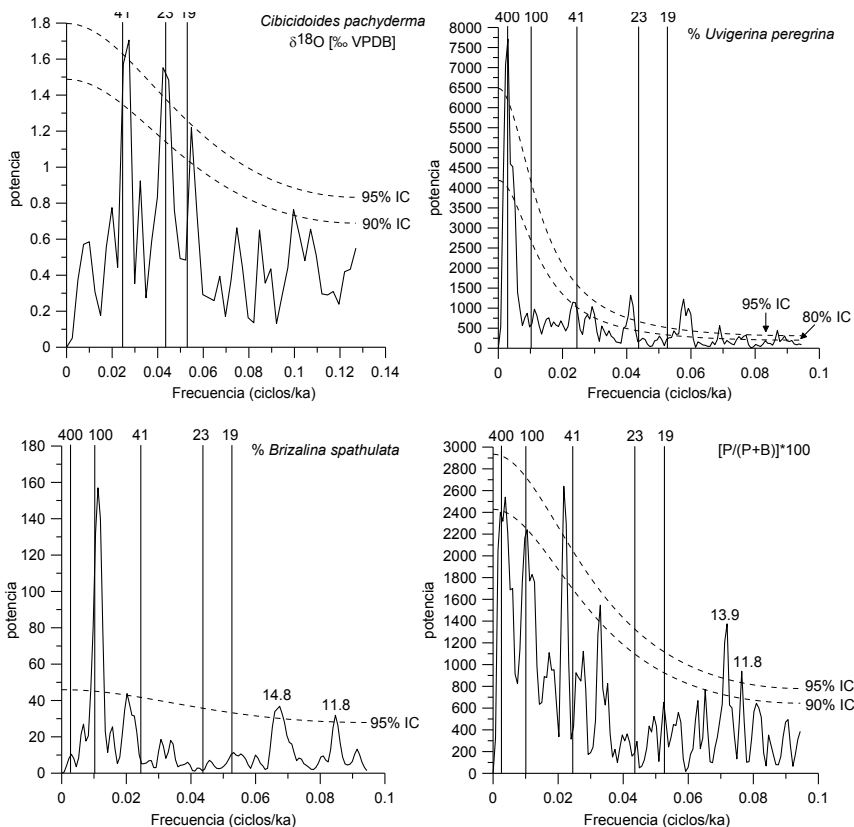


FIG. 1. Análisis espectrales de las abundancias relativas de *Uvigerina peregrina* y *Brizalina spathulata*, de la relación P/B y del  $\delta^{18}\text{O}$ . IC: intervalo de confianza.

Un total de 255 muestras tomadas cada 50 cm han sido analizadas para determinar las abundancias relativas de los foraminíferos bentónicos *Uvigerina peregrina* y *Brizalina spathulata*, y la relación entre foraminíferos planctónicos y bentónicos (relación P/B). Así mismo, se han analizado los isótopos estables de oxígeno en conchas del foraminífero bentónico *Cibicidoides pachyderma*. El análisis espectral ha sido realizado con el programa PAST mediante el método REDFIT.

Además se ha utilizado la curva isotópica del  $\delta^{18}\text{O}$  medido en *Cibicidoides wuellerstorfi* del testigo 1085 del ODP (SE Atlántico) (Vidal et al., 2002) como referencia global.

## Resultados

El análisis espectral del  $\delta^{18}\text{O}$  muestra ciclos de 40 y 23 ka con un intervalo de confianza (IC) del 95%, y ciclos muy cercanos a 19 ka con un IC del 90%. La abundancia relativa de *U. peregrina* tiene una ciclicidad de 400 ka con un IC del 95% y de 41 ka con un IC del 80%. La abundancia relativa de *B. spathulata* y la relación P/B muestran ciclos de 100 ka y de aproximadamente 14-15 y 12 ka con un IC del 90%. Además, la relación P/B también exhibe una ciclicidad de 400 ka con un IC del 90% (FIG. 1).

La curva isotópica del  $\delta^{18}\text{O}$  revela fluctuaciones cíclicas a partir de 6,15 Ma, las cuales coinciden con las variaciones del  $\delta^{18}\text{O}$  del testigo de referencia. La curva de regresión sinusoidal con un periodo de 40 ka permite identificar los estadios glaciales TG32 y TG22 de Shackleton et al. (1995). El estadio glacial TG32 coincide con la CSM (FIG. 2).

Los máximos de abundancia de *U. peregrina* coinciden con los valores más altos de la curva suavizada del  $\delta^{18}\text{O}$  a partir de 6,15 Ma (FIG. 3). La relación entre las curvas suavizadas de la abundancia relativa de *B. spathulata* y del  $\delta^{18}\text{O}$  no es evidente ya que esta especie comienza a ser abundante cuando no hay datos isotópicos. Los máximos de abundancia de *U. peregrina* coinciden con mínimos de *B. spathulata* (FIG. 3).

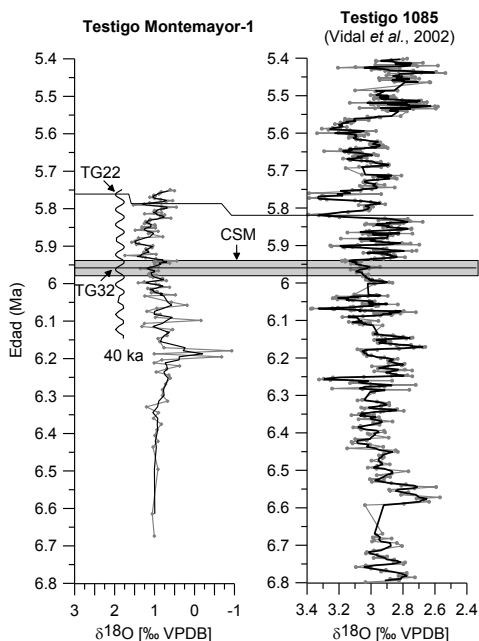


FIG. 2. La gráfica de la izquierda representa la curva isotópica ( $\delta^{18}\text{O}$  en foraminíferos bentónicos) del testigo de Montemayor-1 y la correspondiente curva de regresión sinusoidal con un periodo de 40 ka. La gráfica de la derecha muestra la curva isotópica ( $\delta^{18}\text{O}$ ) del testigo 1085 (Vidal et al., 2002). Las curvas suavizadas (línea negra) se han calculado con la media móvil de los 3 puntos más cercanos. CSM: Crisis de salinidad Messiniense. TG22 y TG32: estadios glaciales.

## Discusión

La curva del  $\delta^{18}\text{O}$  del testigo Montemayor-1 muestra una tendencia paralela a la curva isotópica de referencia global a partir de 6,15 Ma hacia épocas más recientes (FIG. 2). Esto sugiere que las variaciones en la curva isotópica observadas en el testigo están controladas por variaciones glacioeustáticas globales. En este periodo, la curva isotópica muestra fluctuaciones cíclicas con periodos de 40, 23 y 19 ka (FIGS. 1, 2). Estos ciclos también se han observado en sedimentos coetáneos del margen atlántico de Marruecos donde se han interpretado como cambios en el

volumen de hielo global controlados por variaciones en la insolación en regiones polares relacionadas con la oblicuidad (41 ka) (Hodell et al., 1994). En esta área también se han detectado ciclos de 23 y 19 ka controlados por la precesión que explican la ciclicidad sedimentaria observada y se utilizan para datar con métodos astrocronológicos (Krijgsman et al., 2004). El registro isotópico previo a 6.15 Ma en Montemayor-1 y en el testigo de referencia 1085 muestran tendencias diferentes (FIG. 2). Esto podría indicar la influencia de factores locales o regionales en los sedimentos del testigo Montemayor-1.

Los datos isotópicos indican que la CSM coincide con el estadio glacial TG32, lo que sugiere una influencia glacioeustática para dicho evento (FIG. 2).

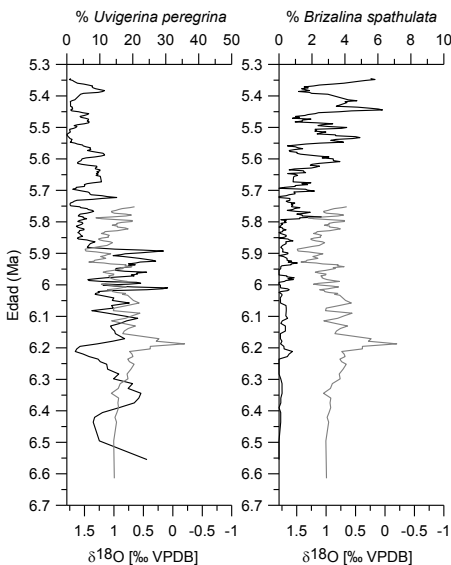


FIG. 3. Comparación entre las abundancias relativas de *Uvigerina peregrina* y *Brizalina spathulata* (línea negra) con la curva isotópica del  $\delta^{18}\text{O}$  (línea gris) del testigo de Montemayor-1. Todas las curvas han sido suavizadas con la media móvil de los 3 puntos más cercanos.

La abundancia relativa de *U. peregrina*, al igual que la curva isotópica, revela ciclos relacionados con la oblicuidad (FIG. 1). Esta especie muestra máximos de abundancia coincidiendo con épocas glaciales indicando que la productividad es mayor en las épocas más frías (FIG. 3). En sedimentos del Cuaternario del margen continental del Atlántico sudoriental también se ha observado una mayor productividad durante épocas glaciales (Schmiedl & Mackensen, 1997). Por el contrario, no se puede establecer una relación directa entre la curva isotópica y la abundancia relativa de *B. spathulata* ya que no disponemos de datos isotópicos en el intervalo donde esta especie muestra su máxima abundancia (FIG 3). Esta especie no está controlada por los mismos factores que *U. peregrina* debido a que ambas especies parecen mostrar tendencias opuestas (FIG. 3). *B. spathulata* podría estar relacionada con variaciones relativas del nivel del mar controladas por la excentricidad (100 ka) y por ciclos de alta frecuencia con periodos en torno a 14-15 y 12 ka. Estos ciclos se observan tanto en la relación P/B como en la abundancia relativa de *B. spathulata* (FIG. 1). Además, el control de la excentricidad en las variaciones relativas del nivel del mar queda reforzado por la presencia de ciclos de 400 ka en la relación P/B (FIG. 1).

## Conclusiones

Los sedimentos del Messiniense del testigo Montemayor-1 (Cuenca del Guadalquivir, SO de España) muestran ciclicidades relacionadas con parámetros orbitales y ciclos de mayor frecuencia. A partir de 6,15 Ma en adelante, la curva isotópica del  $\delta^{18}\text{O}$  parece mostrar cambios glacioeustáticos globales relacionados con la oblicuidad y la precesión. La ausencia de ciclos antes de 6,15 Ma podría indicar influencia de factores locales o regionales. La CSM coincide con el estadio glacial TG32, lo que muestra una influencia glacioeustática. La productividad es mayor en épocas glaciales debido a la alta abundancia de *Uvigerina peregrina* en épocas glaciales. Por último, las variaciones cíclicas en la abundancia relativa de *Brizalina spathulata* están controladas por cambios relativos del nivel del mar relacionados con la excentricidad y ciclicidades de mayor frecuencia, de 14-15 y 12 ka.

## Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por los proyectos CGL2010-20857/BTE y CGL2009-11539/BTE del Ministerio de Ciencia e Innovación de España, y el Grupo de Investigación RNM-190 de la Junta de Andalucía. JNPA ha sido financiado por una beca F.P.U. del Ministerio de Educación de España.

## Referencias

- Hodell, D.A., Benson, R.H., Kent, D.V., Boersma, A. & Rakic-El Bied, K. (1994). Magnetostratigraphic, biostratigraphic, and stable isotope stratigraphy of an Upper Miocene drill core from the Salé Briqueterie (northwestern Morocco): A high-resolution chronology for the Messinian stage. *Palaeoceanography* 9: 835-855.
- Krijgsman, W., Gaboardi, S., Hilgen, F.J., Iaccarino, S., de Kaenel, E. & van der Laan, E. (2004). Revised astrochronology for the Ain el Beida section (Atlantic Morocco): No glacio-eustatic control for the onset of the Messinian Salinity Crisis. *Stratigraphy* 1: 87-101.
- Larrasoaña, J.C., González-Delgado, J.A., Civis, J., Sierro, F.J., Alonso-Gavilán, G. & Pais, J. (2008). Magnetobiostratigraphic dating and environmental magnetism of Late Neogene marine sediments recovered at the Huelva-1 and Montemayor-1 boreholes (lower Guadalquivir basin, Spain). *Geo-Temas* 10: 1175-1178.
- Schmiedl, G. & Mackensen, A. (1997). Late Quaternary paleoproductivity and deep water circulation in the eastern South Atlantic Ocean: Evidence from benthic foraminifera. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 130: 43-80.
- Shackleton, N.J., Hall, M.A. & Pate, D. (1995). Pliocene stable isotope stratigraphy of site 846. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* 138: 337-355.
- Vidal, L., Bickert, T., Wefer, G. & Röhl, U. (2002). Late Miocene stable isotope stratigraphy of SE Atlantic ODP Site 1985: Relation to Messinian events. *Marine Geology* 180: 71-85.



## NUEVOS ESTUDIOS SOBRE LAS ARAÑAS DEL ÁMBAR DEL CRETÁCICO INFERIOR DE ESPAÑA

Pérez-de la Fuente, R.<sup>1</sup>, Saupe, E.E.<sup>2</sup>, Selden, P.A.<sup>2</sup>, Soriano, C.<sup>3</sup> & Delclòs, X.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Dept. Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, Martí i Franquès, s/n, 08028, Barcelona, Spain; perezdelafuente@ub.edu, xdelclos@ub.edu

<sup>2</sup> Paleontological Institute & Department of Geology, University of Kansas, Lindley Hall, 1475 Jayhawk Boulevard, Lawrence, KS, 66045, USA; eesaup@ku.edu, selden@ku.edu

<sup>3</sup> European Synchrotron Radiation Facility - X-Ray Imaging Group, 6, rue Jules-Horowitz, 38000, Grenoble, France; csoriano@esrf.fr

### Resumen

Los últimos hallazgos de arañas en ámbar del Albiense (Cretácico inferior) de España han revelado datos adicionales sobre la filogenia, paleobiogeografía y paleobiología de algunos grupos. La superfamilia Palpimanoidea muestra una diversidad significativa, como indican varios ejemplares emparentados con las familias actuales Huttoniidae y Mecysmaucheniidae, respectivamente. Asimismo, el estudio de nuevos ejemplares de la familia extinta Lagonomegopidae ha incrementado sustancialmente el conocimiento sobre este enigmático grupo de arañas. Por último, se han estudiado arañas pertenecientes a la familia Oonopidae, usando en parte la microtomografía por contraste de fase mediante radiación sincrotrón. La mayoría de estos hallazgos corresponderá a los registros formalmente descritos más antiguos de los taxones mencionados, mostrando la importancia científica de los yacimientos de ámbar españoles.

**Palabras clave:** ámbar, Cretácico inferior, Albiense, España, Araneae

### Abstract

The latest spider findings in the Albian (Lower Cretaceous) amber from Spain have revealed additional data about the phylogeny, palaeobiogeography, and palaeobiogeography of some groups. The superfamily Palpimanoidea exhibits significant diversity, as is pointed out by several specimens related to the recent families Huttonidae and Mecysmaucheniidae, respectively. Moreover, the study of new specimens of the extinct family Lagonomegopidae has substantially increased the knowledge about this enigmatic group of spiders. Finally, spiders belonging to the family Oonopidae have been studied, partially using synchrotron X-ray phase contrast microtomography. Most of these findings will correspond to the oldest formally described records for the mentioned taxa, showing the scientific importance of the Spanish amber outcrops.

**Keywords:** amber, Early Cretaceous, Albian, Spain, Araneae

Las arañas (O. Araneae) del ámbar del Cretácico inferior de España (Albiense, hace unos 110 Ma), pese a representar una parte relevante de las colecciones de los yacimientos de Peñacerrada I y II (Burgos y Álava, respectivamente) y San Just (Teruel), habían sido hasta la fecha muy poco estudiadas (Peñalver & Delclòs, 2010). Tan sólo dos arañas del yacimiento de Peñacerrada II han sido descritas: el lagonomegópido *Burlagonomegops alavensis* Penney, 2006 y el araneido *Mesozygiella dunlopi* Penney & Ortuño, 2006 (Penney, 2006; Penney & Ortuño, 2006). El estudio de la paleodiversidad del yacimiento de El Soplao (Cantabria), tras su descubrimiento (Najarro et al., 2009), sirvió de promotor de los estudios que a continuación se resumen, los cuales vienen a incrementar significativamente el conocimiento de la paleodiversidad araneológica ibérica.

Se han reconocido varios ejemplares pertenecientes a la superfamilia Palpimanoidea, que constituyen el registro más antiguo en ámbar del grupo. Los palpimanoideos más antiguos conocidos proceden de los yacimientos de compresión del Jurásico de China, si bien sus afinidades taxonómicas concretas son inciertas (Selden et al., 2008). Este grupo suele caracterizarse por presentar unas setas ensanchadas en el margen interno de los quelíceros, o *peg teeth*, que actúan a modo de dientes (Forster & Platnick, 1984) (FIGS. 1.1, 1.2). Un género y especie indeterminado procedente del ámbar Campaniense de Canadá fue descrito a partir de varios ejemplares incompletos, asignándose a la familia Huttoniidae Simon, 1893 (Penney & Selden, 2006). Actualmente, los huttónidos están representados por un sólo género restringido a Nueva Zelanda (Paquin et al., 2010). En el ámbar de Peñacerrada I se han reconocido tres nuevos palpimanoideos relacionados con este grupo, dos de los cuales serán próximamente descritos como nuevos géneros y especies. Otro de los palpimanoideos descubierto en el ámbar de Peñacerrada I comparte muchos de sus caracteres con las especies de la familia Mecysmaucheniidae Simon, 1895 (FIG. 1.1), hoy en día de distribución austral disjunta al hallarse en Nueva Zelanda y en el Sur de Chile y Argentina (Platnick, 2010). El fósil, pese a hallarse incompleto, presenta gran similitud con *Archaeomecys arcantiensis* Saupe & Selden, 2009 (FIG. 1.2), descrito en el ámbar del Albiense superior de Archingeay (Francia), y considerado Mecysmaucheniidae con caracteres primitivos, como por ejemplo la presencia de más de dos hi-

leras (Saupe & Selden, 2009). No obstante, tanto los palpimanoideos fósiles estudiados como algunos de los ya descritos muestran una serie de peculiaridades morfológicas que difieren significativamente de los grupos actuales. Este hecho ha motivado el desarrollo de un análisis filogenético cladístico de la superfamilia Palpimanoidea. Para la matriz se usaron 44 caracteres morfológicos sobre 16 taxones, con representación tanto fósil como actual, correspondientes a las familias Archaeidae Koch & Berendt, 1854, Huttoniidae, Mecysmaucheniidae, †Micropalpimanidae Wunderlich, 2008, Palpimanidae Thorell, 1870, †Spatiatoridae Petrunkevitch, 1942, y Stenochilidae Thorell, 1873, más la vigente subfamilia Lacunaucheniinae Wunderlich, 2008. Los resultados obtenidos ofrecen nuevas hipótesis filogenéticas para determinar la posición sistemática de los nuevos taxones fósiles, así como la reclasificación de alguno de los taxones fósiles existentes.

Se han reconocido también nuevas arañas de la familia †Lagonomegopidae Eskov & Wunderlich, 1995, considerada como perteneciente a Palpimanoidea por la presencia de *peg teeth*, entre otras características (Eskov & Wunderlich, 1995). Un lagonomegópido clasificado en el género *Burlagonomegops* Penney, 2005 ya fue descrito del ámbar de Peñacerrada II (Penney, 2006) (FIG. 1.3). Estas arañas, estrictamente cretácicas, destacan por presentar dos ojos anómalamente agrandados en posición anterolateral (FIG. 1.4). El grupo ha aparecido también en los ámbares del Cretácico inferior de Jordania y Myanmar, y del Cretácico superior de Nueva Jersey, Siberia y Canadá, mostrando una amplia distribución paleobiogeográfica durante el Cretácico. Curiosamente, siguen sin conocerse los machos de este grupo, puesto que todos los hallazgos se atribuyen a hembras o a individuos juveniles. De los ámbares de Peñacerrada I, San Just y El Soplao, se describirán próximamente cuatro ejemplares que representan dos nuevos géneros (uno de ellos a partir de dos nuevas especies), así como una nueva especie atribuible al género *Lagonomegops* Eskov & Wunderlich, 1995. Algunos caracteres de singularidad taxonómica mostrados por los nuevos ejemplares permiten el establecimiento de nuevas hipótesis acerca de la posición filogenética de †Lagonomegopidae dentro de Palpimanoidea, actualmente controvertida (Penney, 2011). Tras estos nuevos hallazgos, el ámbar de España reúne la mayor diversidad en este grupo de arañas.

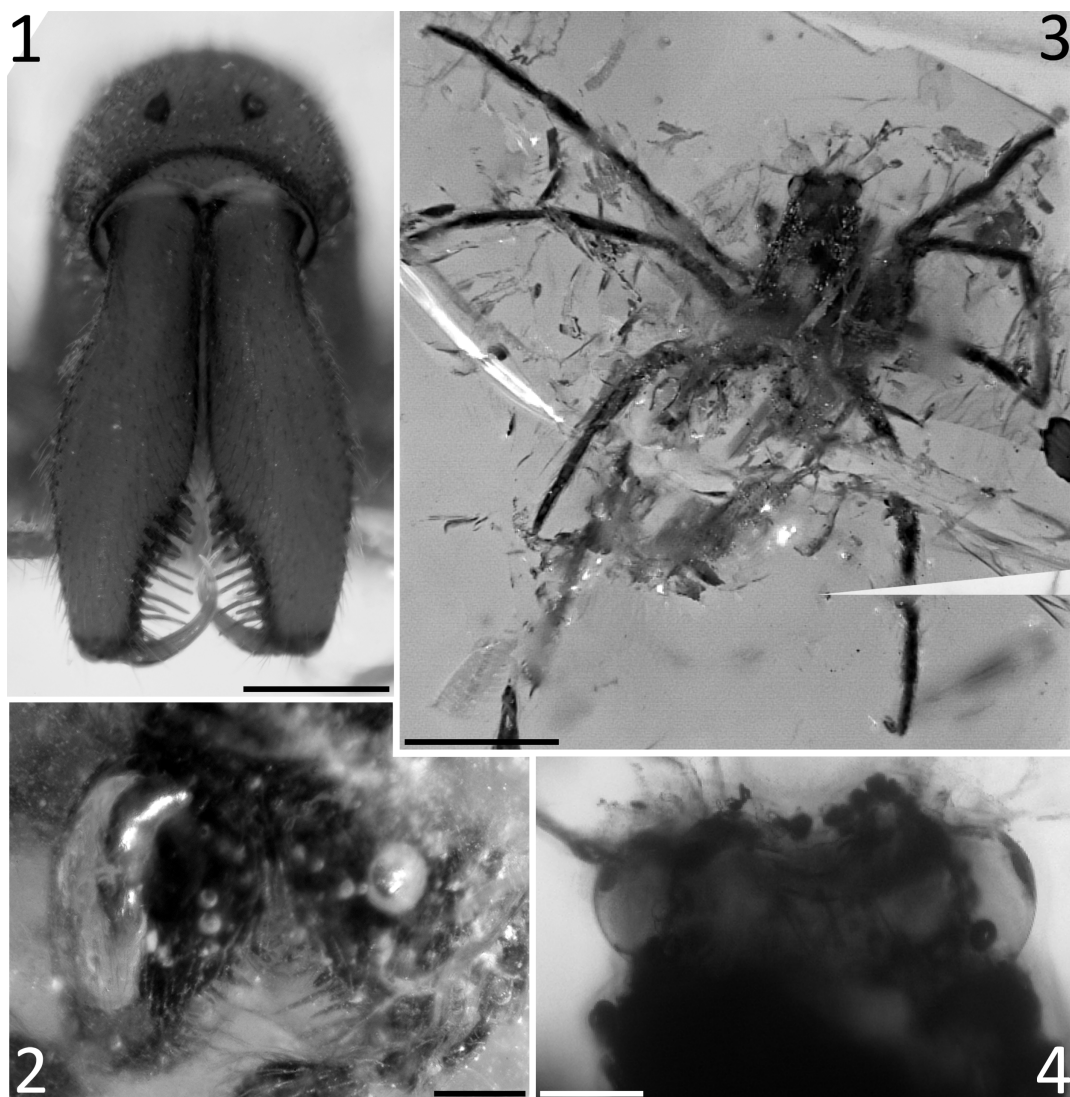


FIG. 1. Algunas arañas (actuales y cretácicas) estudiadas en las investigaciones aquí presentadas. 1) Prosoma en vista frontal de *Mecysmauchenius eden* Forster & Platnick, 1984 (*Mecysmaucheniidae*, Chile), mostrando los potentes *peg teeth* de diversa longitud en el extremo interno distal de los quelíceros. 2) Prosoma en vista frontal de *Archaemecys arcantiensis* Saupe & Selden, 2009. Ámbar de Archingeay (Francia). Compárese con la subfigura 1.1. 3) Habitus dorsal de *Burlagonomegops alavensis* Penney, 2006 (*Lagonomegopidae*). Ámbar de Peñacerrada I (Burgos). 4) Prosoma en vista anteroventral de *Burlagonomegops alavensis*, mostrando los dos grandes ojos situados en proyecciones frontolaterales característicos de la familia *Lagonomegopidae*. (Escala: 1 = 0.5 mm; 2 y 4 = 0.1 mm; 3 = 1 mm. Imágenes obtenidas a partir de sucesivos planos focales. Autores: 1 y 2 por EES, 3 y 4 por RPF).



Finalmente, otro grupo de arañas estudiado es el de la familia Oonopidae Simon, 1890. Se trata de un grupo de pequeñas arañas relativamente diverso (más de 500 especies actuales), haploginas, escribeladas, con seis ojos y dos uñas tarsales situadas en un oniquio prominente (Jocqué & Dippenaar-Shoeman, 2006). Presentan hábitos nocturnos y una distribución mundial, aunque eminentemente tropical y subtropical, ocupando una gran variedad de hábitats que comprenden tanto el estrato vegetativo como el suelo (PBI, 2010). Se ha reconocido una nueva especie atribuible al género *Orchestina* Simon, 1882 en el ámbar de El Soplao, así como dos hembras adicionales indeterminadas a nivel específico en los ámbares de Peñacerrada I y San Just, sin los caracteres sexuales necesarios para el establecimiento de nuevas especies (Saupe et al., 2011). Estos hallazgos corroboran la antigüedad del linaje afín al género *Orchestina*, y corresponden al registro formalmente descrito más antiguo de la familia a día de hoy. Para el estudio de alguno de los ejemplares se ha utilizado por primera vez en arañas fósiles la técnica de microtomografía por contraste de fase mediante radiación sincrotrón, llevada a cabo en la *European Synchrotron Radiation Facility* en Grenoble (Francia). Además de las posibilidades que esta técnica ha venido demostrando para el estudio de bioinclusiones en ámbar (Tafforeau et al., 2006; Soriano et al., 2010), en este caso particular ha resultado especialmente útil para resolver estructuras anatómicamente intrincadas, como los pedipalpos masculinos que son de gran importancia taxonómica.

### Agradecimientos

Estos estudios forman parte del proyecto de Tesis de RPF, financiado por una beca APIF de la UB. Los resultados son una contribución al Proyecto CGL2008-00550/BTE “El ámbar del Cretácico de España: un estudio multidisciplinar” del Ministerio de Ciencia e Innovación. Una Beca de la Fundación Agustí Pedro i Pons otorgada a RPF ha contribuido a llevar a cabo estos estudios. Agradecimientos al Museo de Ciencias Naturales de Álava (Vitoria-Gasteiz), la Fundación Conjunto Paleontológico Dinópolis (Teruel) y La Cueva/Territorio “El Soplao” (Cantabria) por facilitar el estudio de los ejemplares.

### Referencias

- Eskov, K.Y. & Wunderlich, J. (1995). On the spiders from Taimyr ambers, Siberia, with the description of a new family and with general notes on the spiders from the Cretaceous resins (Arachnida: Araneae). *Beiträge zur Araneologie* 4: 95-107.
- Forster, R.R. & Platnick, N.I. (1984). A review of the Archaeid spiders and their relatives, with notes on the limits of the superfamily Palpimanoidea (Arachnida, Araneae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 178(1): 1-106.
- Jocqué, R. & Dippenaar-Shoeman, A.S. (2006). *Spider families of the world*. Tervuren: Royal Museum for Central Africa. 336 pp.
- Najarro, M., Peñalver, E., Rosales, I., Pérez-de la Fuente, R., Daviero-Gomez, V., Gomez, B. & Delclòs, X. (2009). Unusual concentration of Early Albian arthropod bearing amber in the Basque-Cantabrian Basin (El Soplao, Cantabria, Northern Spain): Palaeoenvironmental and palaeobiological implications. *Geologica Acta* 7(3): 363-387.
- Paquin, P., Vink, C.J. & Dupérré, N. (2010). *Spiders of New Zealand*. Annotated family key & species list. Lincoln, New Zealand: Manaaki Whenua Press. 188 pp.
- PBI (Planetary Biodiversity Inventory). (2010). Oonopidae. <http://research.amnh.org/oonopidae/projectdescription/projectdescription.php>.
- Penney, D. (2006). The oldest lagonomegopid spider, a new species in Lower Cretaceous amber from Álava, Spain. *Geologica Acta* 4(3): 377-382.
- Penney, D. (2011). Grandoculidae: a new fossil spider family from the Upper Cretaceous of Canada. *Bulletin of the British arachnological Society* 15(5): 179-180.
- Penney, D. & Ortuño, V. M. (2006). Oldest true orb-weaving spider (Araneae: Araneidae). *Biology Letters* 2: 447-450.
- Penney, D. & Selden, P. (2006). First fossil Huttoniidae (Arthropoda: Chelicerata: Araneae) in Late Cretaceous Canadian amber. *Cretaceous Research* 27: 442-446.
- Peñalver, E. & Delclòs, X. (2010). Spanish Amber. In *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits* (ed. D. Penney), pp. 236-270. Manchester: Siri Scientific Press.
- Platnick, N.I. (2010). The world spider catalog, version 11.0. New York: American Museum of Natural History. Online at <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>.

- Saupe, E.E. & Selden, P.A. (2009). First fossil Mecysmaucheniidae (Arachnida, Chelicerata, Araneae), from Lower Cretaceous (uppermost Albian) amber of Charente-Maritime, France. *Geodiversitas* 31(1): 49-60.
- Saupe, E.E., Pérez-de la Fuente, R., Selden, P.A., Delclòs, X., Tafforeau, P. & Soriano, C. (2011). New *Orchestina* (Simon 1882) (Oonopidae, Araneae) from Cretaceous ambers of Spain and France: First spiders imaged using phase-contrast X-Ray Synchrotron microtomography. *Paleontology*. In press.
- Selden, P.A., Dying, H. & Dong, R. (2008). Palpimanoid spiders from the Jurassic of China. *The Journal of Arachnology* 36: 306-321.
- Soriano, C., Archer, M., Azar, D., Creaser, P., Delclòs, X., Godthelp, H., Hand, S., Jones, A., Nel, A., Néraudeau, D., Ortega-Blanco, J., Pérez-de la Fuente, R., Perrichot, V., Saupe, E., Solórzano-Kraemer, M. & Tafforeau, P. (2010). Synchrotron X Ray Imaging of inclusions in amber. *Comptes Rendus Palevol* 9(6-7): 361-368.
- Tafforeau, P., Boistel, R., Boller, E., Bravin, A., Brunet, M., Chaimanee, Y., Cloetens, P., Feist, M., Hozowska, J., Jaeger, J.J., Kay, R.F., Lazzari, V., Marivaux, L., Nel, A., Nemoz, C., Thibault, X., Vignaud, P. & Zabler, S. (2006). Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. *Applied Physics A: Materials Science & Processing* 83: 195-202.



## VENTAJAS DEL USO DE TOMOGRAFÍA COMPUTARIZADA EN EL ESTUDIO DE LA ANATOMÍA CRANEAL INTERNA EN HOMINOIDEOS

Pérez de los Ríos, M.,<sup>1</sup> Alba, D.M.<sup>1</sup> & Moyà-Solà, S.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona; miriam.perez@icp.cat, david.alba@icp.cat

<sup>2</sup> ICREA en el Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona; salvador.moya@icp.cat

### Resumen

La aplicación de nuevas metodologías no invasivas como la tomografía computarizada es de gran utilidad a la hora de obtener imágenes de gran resolución de la arquitectura craneal interna de primates fósiles (senos paranasales, turbinales, conducto nasolacrimal o relación premaxila-paladar). La identificación y descripción de estas estructuras se ha realizado durante muchos años, en las formas actuales, mediante secciones del cráneo, un método generalmente no aplicado en Paleontología. Sin embargo, durante las últimas décadas, se ha generalizado la aplicación de técnicas no invasivas, ya que no afectan a la conservación de los especímenes. En el caso de los primates fósiles, ello ha permitido estudiar varios caracteres internos con elevado potencial filogenético que en el pasado no se habían podido considerar. En este trabajo se ilustra la utilidad de tales caracteres mediante el estudio del hominoideo fósil *Pierolapithecus catalaunicus*.

**Palabras clave:** tomografía computerizada, Hominoideos, filogenia, senos paranasales, arquitectura nasal

### Abstract

The application of non-invasive methodologies such as computed tomography is very useful for obtaining high-resolution images of the internal cranial architecture of fossil primates (paranasal sinuses, turbinals, nasolacrimal duct or the premaxilla-palate relationship). The identification and description of these structures has been done for a long time, in the extant forms, by sectioning the cranium, a method generally not applicable in Paleontology. Nevertheless, during the last decades, the application of non-invasive techniques has become widespread, given that they do not affect the conservation of the specimens. Regarding fossil primates, this has enabled the study of several internal features with a high phylogenetic potential, which could not have been taken into account in the past. In this work, the utility of such features is illustrated by the study of the fossil hominoid *Pierolapithecus catalaunicus*.

**Keywords:** computed tomography, Hominoids, phylogeny, paranasal sinuses, nasal architecture

## Antecedentes

Las cavidades internas del cráneo de los primates han sido estudiadas desde la década de 1940, centrándose principalmente en la comprensión de los mecanismos respiratorios de los humanos (Cave & Haines, 1940; Negus, 1956). Sin embargo, el interés tanto por el funcionamiento y la anatomía de la cavidad nasal como por las pneumatizaciones paranasales, también denominadas senos paranasales (Koppe et al., 1999), ha recobrado importancia gracias al desarrollo de nuevas técnicas no invasivas (como la tomografía computarizada). Además, la posibilidad de identificar estructuras informativas desde un punto de vista filogenético (Hershkovitz, 1977; Rae & Koppe, 2004; Rossie, 2008) hace de ellas una importante herramienta a la hora de discutir hipótesis o teorías basadas exclusivamente en la morfología externa de los especímenes.

## Evolución de la metodología

Durante la primera mitad del siglo XX, la metodología más habitual para observar la arquitectura nasal y paranasal de los primates se basaba en seccionar los especímenes (Cave & Haines, 1940). No obstante, es evidente que esta metodología tiene una aplicación muy limitada en paleontología, puesto que implica una destrucción parcial del fósil. A partir de los años 1980-1990, se comenzaron a aplicar técnicas médicas—radiografías y tomografías computarizadas (TACs) de baja resolución—para identificar y cuantificar la importancia y funcionalidad de estas estructuras en formas actuales (Lund, 1988; Koppe & Nagai, 1997) y en algunos homínidos fósiles (Wind, 1984). Pese a eso, no fue hasta finales del siglo XX y comienzos del XXI cuando se comenzó a desarrollar esta técnica para distinguir y examinar estas cavidades en fósiles (Sporer & Zonneveld, 1999; Spoor et al., 2000), principalmente en los especímenes más próximos a la línea evolutiva del ser humano. Posteriormente, la aplicación de la tomografía computarizada comenzó a extenderse a otros primates fósiles (Rossie et al., 2002; Rae et al., 2007; Zalmout et al., 2010), hasta el punto de que hoy casi constituye una metodología rutinaria y ampliamente utilizada en Paleoprimatología.

## Discusión y conclusiones

La evolución en el ámbito médico de la tomografía computarizada y su aplicación, con técnicas de mayor calidad, en el ámbito industrial, han sido claves para su extensión a la Paleontología. La observación de las cavidades internas de los primates ha llevado a la identificación de algunos caracteres de gran potencial filogenético (Rossie, 2008) que se están describiendo en los estudios más recientes de especies fósiles del Mioceno (Moyà-Solà et al., 2009; Zalmout et al., 2010; Pérez de los Ríos et al., 2010). Algunas estructuras, como los turbinales, debido a su fragilidad, se conservan de forma muy puntual. Pese a ello, se han podido observar en fósiles como *Pierolapithecus*, donde se preservan casi *in situ* unidos a la espina nasal. Por otra parte, en fósiles bien conservados, sin deformaciones o degradación, las estructuras internas con un valor filogenético contrastado (senos paranasales o morfología nasolabial) (Nakatsukasa & Kunimatsu, 2009) no son visibles a simple vista. Sin embargo, gracias a las técnicas no invasivas su descripción se puede realizar de una forma muy precisa, como en el caso de *Pierolapithecus catalaunicus*, un hominoideo del Mioceno hallado en Can Mata (Cuenca del Vallès-Penedès, NE España). En este espécimen, que posee un esplanocráneo en buenas condiciones de preservación, se ha identificado la extensión del seno maxilar, llegando hasta la zona etmoidal, así como la ausencia de seno frontal (Pérez de los Ríos et al., 2010). Además, otros caracteres previamente descritos, como la relación de la premaxila con el paladar (Moyà-Solà et al., 2004), han podido ser reevaluados gracias al uso de estas técnicas.

La realización de TACs en otros cráneos de primates del Mioceno en un buen estado de conservación, sin gran deformación ósea y con la cavidad nasal rellena de sedimento (*Afropithecus*, *Morotopithecus*, *Turkanapithecus*, *Ouranopithecus* o *Ankarapithecus*), permitiría describir en hominoideos fósiles varios caracteres, como por ejemplo la posición y desarrollo de los turbinales, o la orientación del conducto nasolacrimal, ayudando así a establecer la polaridad de estos caracteres a lo largo de la evolución de este grupo. Por otra parte, gracias a estas técnicas, se podrían revisar las descripciones relativas a la presencia/ausencia y extensión de los diferentes senos paranasales. El objetivo principal debería consistir en incorpo-

rar estos caracteres en análisis filogenéticos rigurosos, y determinar así con mayor certeza su valor filogenético, que es distinto según diferentes autores (Begun, 1992; Shoshani et al., 1996). El estudio de los senos paranasales y de la interrelación de estas pneumatizaciones con el resto de las estructuras nasales en primates fósiles podría aportar nuevas hipótesis sobre su funcionalidad y evolución, alimentando así un debate que aún sigue abierto (Márquez, 2008; Keir, 2009).

### Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Educación y Ciencia (CGL2008-00325/BTE, BES-2009-020612 a M.P.R., y RYC-2009-04533 a D.M.A.) y la Generalitat de Catalunya (Grup de Paleoprimatologia i Paleontologia Humana, 2009 SGR 754, GRC). Queríamos agradecer también los valiosos comentarios del Dr. Raef Minwer-Barakat Requena que han ayudado a mejorar este trabajo.

### Referencias

- Begun, D.R. (1992). Miocene fossil hominids and the chimp-human clade. *Science* 257: 1929-1933.
- Cave, A.J.E. & Haines, R. W. (1940). The paranasal sinuses of the Anthropoid Apes. *Anatomy* 74: 493-523.
- Hershkovitz, P. (1977). Living New World monkeys (Platyrrhini). Chicago: University of Chicago Press. 1117 pp.
- Keir, J. (2009). Why do we have paranasal sinuses? *The Journal of Laryngology & Otology* 123: 4-8.
- Koppe, T. & Nagai, H. (1997). Growth pattern of the maxillary sinus in the Japanese macaque (*Macaca fuscata*): reflections on the structural role of the paranasal sinuses. *Journal of Anatomy* 190: 533-544.
- Koppe, T., Nagai, H. & Rae, T.C. (1999). Factors in the evolution of the Primate pneumatic cavities: Possible roles of the paranasal sinuses. In *The paranasal sinuses of higher primates: Development, function, and evolution* (eds. T. Koppe, H. Nagai and K. W. Alt), pp. 151-175. Berlin: Quintessence Publishing.
- Lund, V.J. (1988). The Maxillary Sinus in the Higher Primates. *Acta Otolaryngol (Stochkh)* 105: 163-171.
- Márquez, S. (2008). The paranasal sinuses: The last frontier in craniofacial biology. *The anatomical Record* 261: 1350-1361.
- Moyà-Solà, S., Köhler, M., Alba, D.M., Casanovas-Vilar, I. & Galindo, J. (2004) *Pierolapithecus catalaunicus*, a new Middle Miocene great ape from Spain. *Science* 306: 1339-1344.
- Moyà-Solà, S., Alba, D.M., Almécija, S., Casanovas-Vilar, I., Köhler, M., De Esteban-Trivigno, S., Robles, J.M., Galindo, J. & Fortuny, J. (2009) A unique Middle Miocene European hominoid and the origins of the great ape and human clade. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 106: 9601-9606.
- Nakatsukasa, M. & Kunitatsu Y. (2009) *Nacholapithecus* and its importance for understanding hominoid evolution. *Evolutionary Anthropology* 18: 103-119.
- Negus, V. (1956). The air-conditioning mechanism of the nose. *British Medical Journal* 18: 367-371.
- Pérez de los Ríos, M., Moyà-Solà, S., Alba, D.M. & Fortuny, J. (2010). Taxonomic and phylogenetic implications of the cranial morphology of *Pierolapithecus catalaunicus* (Primates: Homiidae) [Abstract]. *Primate Research* 26 suppl.: 41.
- Rae, T.C. & Koppe, T. (2004). Holes in the head: Evolutionary interpretations of the paranasal sinuses in Catarrhines. *Evolutionary Anthropology* 13: 211-223.
- Rae, T.C., Röhrer-Ertl, O., Wallner, C.-P. & Koppe, T. (2007). Paranasal pneumatization of two Late Miocene colobines: *Mesopithecus* and *Libypithecus* (Cercopithecidae: Primates). *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 768-771.
- Rossie, J.B. (2008). The Phylogenetic Significance of Anthropoid Paranasal Sinuses. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 291(11): 1485-1498.
- Rossie, J.B., Simons, E.L., Gauld, S.C. & Rasmussen, D.T. (2002) Paranasal sinus anatomy of *Aegyptopithecus*: Implications for hominoid origins. *Proceedings of the National Academy of Science, U.S.A.* 99(2): 8454-8456.
- Shoshani, J., Groves, C.P., Simons, E.L. & Gunnell, G. (1996). Primate phylogeny: Morphological versus molecular results. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5(1): 102-154.
- Spoor, F. & Zonneveld, F. (1999). Computed tomography-based three-dimensional imaging of hominid fossils: Features of the Broken Hill 1. Wadjak 1, and SK 47 crania. In *The paranasal sinuses of higher primates: Development,*

*function, and evolution* (eds. T. Koppe, H. Nagai and K. W. Alt), pp. 207-226. Alt. Berlin: Quintessence Publishing.

- Spoor, F., Jeffery, N. & Zonneveld, F. (2000). Using diagnostic radiology in human evolutionary studies. *Journal of Anatomy* 197: 61-76.
- Wind, J. (1984) Computerized X-ray tomography of fossil hominid skulls. *American Journal of Physical Anthropology* 63: 265-282.
- Zonneveld, F. (2010). Applications and pitfalls of CT-based 3-D imaging of hominid fossils. In: *Three-dimensional imaging in paleoanthropology and prehistoric archaeology* (eds. B. Marfat and H. Delingette) 1049: 5-9. Oxford, British Archaeological Report International Series.
- Zalmout, I.S., Sanders, W.J., MacLatchy, L., Gunnell, G., Al-Mufarreh, Y.A., Ali, M.A., Nasser, A.-A.H., Al-Masary, A.M., Al-Sobhi, S.A., Nadhra, A.O., Matari, A.H., Wilson, J.A. & Gingerich, P.D. (2010). New Oligocene primate from Saudi Arabia and the divergence of apes and Old World monkeys. *Nature* 466, 360-365.

## CONTEXTUALIZACIÓN ECOLÓGICA DE LOS OSOS DE LAS CAVERNAS MEDIANTE EL ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES

Pérez-Rama, M.<sup>1</sup>, Grandal-D'Anglade, A.<sup>1</sup>, Baryshnikov, G.F.<sup>2</sup> & Fábregas Valcarce, R.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Instituto Universitario de Geología “Isidro Parga Pondal” Universidade da Coruña, Edificio de Servicios Centrales de Investigación, Campus de Elviña s/n. 15071, A Coruña; mperezr@udc.es, xeauroa@udc.es

<sup>2</sup> Zoological Institute, Russian Academy of Science, Universitetskaya nab., 1, 199034 St. Petersburg, Rusia; ursus@zin.ru

<sup>3</sup> Grupo de Estudos para a Prehistoria do Noroeste (GEPN), Dpto de Historia I, Universidade de Santiago de Compostela, Praza da Universidade, nº 1, 15782, Santiago de Compostela; ramon.fabregas@gepn.eu

### Resumen

Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  pertenecientes a los tejidos óseos de *Ursus spelaeus* en relación a los de otras especies faunísticas en los yacimientos europeos indican una dieta herbívora. El bajo valor de  $\delta^{15}\text{N}$  respecto a otros herbívoros, hace suponer un consumo preferente de alimentos con un  $\delta^{15}\text{N}$  especialmente bajo, como pueden ser las plantas fijadoras de nitrógeno. El  $\delta^{13}\text{C}$  de las muestras permite pensar que los lípidos, con  $\delta^{13}\text{C}$  bajo, podrían ser un recurso importante para los osos de las cavernas, ya que depende de las grasas almacenadas para sobrevivir durante el invierno. Cuando es posible comparar yacimientos geográficamente próximos en épocas distintas, se aprecia una tendencia en los herbívoros a mostrar valores  $\delta^{15}\text{N}$  más altos en climas más cálidos, una tendencia que se invierte en los osos de las cavernas.

**Palabras clave:** osos de las cavernas, dieta,  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$

### Abstract

The position occupied by  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values belonging to the bone tissues of *Ursus spelaeus* in relation to values from other animal species in European deposits indicates an herbivorous diet. The low value of  $\delta^{15}\text{N}$  respect to other herbivores, suggests that food resources with a  $\delta^{15}\text{N}$  particularly low, such as nitrogen fixing plants, are used preferently. The  $\delta^{13}\text{C}$  of the samples suggests that lipids, with  $\delta^{13}\text{C}$  low, could be an important resource for the cave bear, as it depends on stored fat to survive in winter. When it is possible to compare geographically close sites at different times, it exists a trend in herbivores  $\delta^{15}\text{N}$  showing higher values in warmer climates, a trend that is reversed in the cave bear.

**Keywords:** cave bears, diet,  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$



## Introducción

Los osos de las cavernas que pasaban los meses más fríos en hibernación poseen un ambiente bastante estable, a salvo de los extremos térmicos estacionales, lo que facilita la conservación de las moléculas orgánicas de sus restos óseos (Collins et al., 2002), permitiendo su extracción y posterior análisis. De estos componentes orgánicos, la proteína más abundante es el colágeno. El análisis de isótopos estables en colágeno es una herramienta útil en Paleontología para conseguir realizar reconstrucciones de la dieta y el metabolismo de los organismos estudiados, ya que los distintos procesos y mecanismos biológicos dejan su huella en la relación de isótopos ligeros y pesados en los tejidos debido al fraccionamiento isotópico.

## Material y métodos

Los datos presentados proceden del análisis de la fauna del yacimiento de Medvezhiya (Norte de los Urales, Rusia) y de cérvidos encontrados en las excavaciones que se están realizando en la sección de la Entrada de Cova Eirós. Asimismo, se han usado los datos de distintas cuevas europeas disponibles en la literatura. Los yacimientos de Aldene y Mialet están situados en el sur de Francia. La antigüedad de Aldene es de menos de 250.000 años, mientras que Mialet corresponde al Würmiense (Bocherens et al., 1994). De la cueva de Scladina, en Bélgica, se han usado los datos referidos al nivel 1A, de unos 40.000 años de antigüedad (Bocherens et al., 1997) y al nivel 4, de unos 80.000 años de antigüedad (Bocherens et al., 1999). Las cuevas de Liñares y Eirós se encuentran en puntos muy próximos en el Noroeste de la Península Ibérica. La fauna de Liñares, de alrededor de 40.000 años de antigüedad, ha sido analizada por Vila-Taboada et al. (1999). Los restos de cova Eirós se sitúan en un periodo entre hace 30.000 y 36.000 años calBP (Pérez-Rama et al., en prensa). La relación detallada de las muestras de *Ursus spelaeus* de Cova Eirós se puede encontrar en Pérez-Rama et al. (2011). Los huesos de *Homo neanderthalensis* de la cueva de Vindija, en Croacia tienen una edad aproximada de unos 33.000 años. La fauna analizada procede tanto de ese mismo nivel como de otro ligeramente más antiguo (Richards et al., 2000). En cada yacimiento, en el caso de que hubiese datos referidos a fauna de distintas cronologías, sólo se han agrupado entre sí animales con

una cronología similar. Sólo se han empleado datos de colágeno óseo de individuos adultos, descartando a los juveniles y a las muestras dentales, para evitar el efecto de la lactancia materna (Fogel et al., 1989; Bocherens et al., 1994). La comparación de los datos de *Ursus spelaeus* con los de otras especies coetáneas con un tipo de dieta conocido, permite dar contexto a la información referente a los osos de las cavernas, ayudando a conseguir una adecuada interpretación de sus valores isotópicos.

## Resultados y discusión

En la gráfica de dispersión de cada yacimiento (FIG. 1, FIG. 2) se puede observar que existe una tendencia general en los osos de las cavernas a presentar valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  relativamente bajos, si los comparamos con los de las faunas contemporáneas de la misma zona.

Una de las posibles explicaciones para esto podemos buscarla en la dieta. Existe un fraccionamiento de entre un 3 y un 5‰ para el  $\delta^{15}\text{N}$  entre los tejidos del animal y los valores de su dieta, y alrededor de un 1‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$ , por lo que las proporciones isotópicas de estos dos elementos en los tejidos tienen relación con la posición que ocupa ese animal a lo largo de la cadena trófica (Schoeninger & DeNiro, 1984; Bocherens & Drucker, 2003). Observando los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en *Ursus spelaeus*, podemos ver que son más bajos (Aldene, Liñares, Scladina 4 y Vindija) o coincidentes (Eirós, Medvezhiya, Mialet y Scladina 1A) con los de los herbívoros de la misma zona. El rango de valores para los herbívoros de Eirós se sitúa entre 2,8 y 5,0‰, dentro del de *Ursus spelaeus*, entre 2,9 y 6,1‰. Lo mismo ocurre en Medvezhiya (*Ovibos moschatus*: 3,6‰; *Bison priscus*: 2,5‰; *Ursus spelaeus*: 2,5-4‰) y Scladina 1A (*Megalocerus giganteus*: 4‰; *Ursus spelaeus*: 3,7-6‰). En Mialet, el rango en *Ursus spelaeus* va de 0,8 a 4,4‰, mientras que los herbívoros se sitúan entre 3,8 y 5,8‰, lo que los sitúa en valores ligeramente superiores al oso de las cavernas. En lo que respecta al  $\delta^{13}\text{C}$ , en 4 de las cuevas (Liñares, Medvezhiya, Mialet y Scladina 1A) se pueden ver valores claramente inferiores en *Ursus spelaeus* que en herbívoros, mientras que en otras 4, sus rangos se solapan: Aldène (*Equus caballus*: -20,9‰, *Ursus spelaeus*: -21,3-20,5‰), Eirós (cérvidos: -21,1-20,3‰; *Ursus spelaeus*: -22,0-20,0‰), el nivel 4 de Scladina (herbívoros: -25,1-21,8‰ *Ursus spe-*

*laeus*: -23,6-23,0‰) y Vindija (herbívoros: -22,0‰, *Ursus spelaeus*: -22,1‰). En todos los yacimientos, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de osos de las cavernas son claramente inferiores a los de animales carnívoros, o incluso a taxones como los cánidos, con una alimentación más variada y mayor tendencia al omnivorismo.

Estos resultados confirman el herbivorismo de *Ursus spelaeus*, ya señalado por otros autores, en base a datos de isótopos estables (Bocherens et al., 1994), y características dentales y morfología mandibular (Kurtén, 1976; Rabeder, 1999; Grandal-d'Anglade, 2010). Richards et al. (2008), sugirieron una alimentación omnívora de los osos de las cavernas al estudiar los datos isotópicos en el yacimiento de Peştera cu Oase, concluyendo que sus valores de  $\delta^{15}\text{N}$  eran demasiado altos para animales herbívoros. Sin embargo, esta conclusión es debatible si tenemos en cuenta la amplia variación que existe incluso entre herbívoros de la misma especie, no sólo entre distintas zonas, sino incluso en la misma zona en cronologías distintas. En Peştera cu Oase sería necesario conocer los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de la fauna herbívora contemporánea antes de poder asumir omnivorismo por parte de los osos de las cavernas.

Las diferencias en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  entre herbívoros y osos de las cavernas hacen suponer la existencia de diferencias metabólicas y/o de dieta. En cuanto a la dieta, los valores con frecuencia más bajos en el  $\delta^{15}\text{N}$  en *Ursus spelaeus* podrían explicarse por un elevado consumo de plantas fijadoras de N, como sugirieron Vila-Taboada et al. (2001), plantas con un  $\delta^{15}\text{N}$  especialmente bajo.

Otro factor que podría influir en los resultados aquí expuestos es el especial metabolismo de los úrsidos durante el invierno. Durante la hibernación los osos dependen de sus grasas almacenadas, con bajo  $\delta^{13}\text{C}$  (Tieszen & Boutton, 1989) y realizan un reciclaje de N que subiría los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en sus tejidos. Este efecto sería mayor en épocas más frías, con hibernaciones más prolongadas (Pérez-Rama et al, en prensa), lo que explica los valores comparativamente altos de los *Ursus spelaeus* de Eirós y el nivel 1A de Scladina, que por su cronología se encuadran en una época más fría, respecto a Liñares y al nivel 4 de Scladina. En herbívoros, debido probablemente a la mayor actividad microbiana en el suelo con temperaturas más altas, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  aumentan en las épocas cálidas (Drucker et al., 2003). Esta tendencia, contraria a la que existe en osos de las cavernas, ayuda también a explicar las diferencias en las distintas cuevas entre los valores de herbívoros y *Ursus spelaeus*.

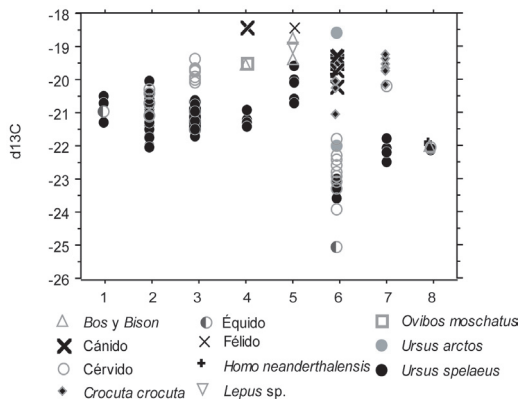


FIG. 1. Gráfica de dispersión de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en la fauna de los yacimientos tratados en este trabajo. 1 – Aldène, 2 – Eirós, 3 – Liñares, 4 – Medvezhiya, 5 – Mialet; 6 – Scladina 4, 7 Scladina 1A, 8 – Vindija.

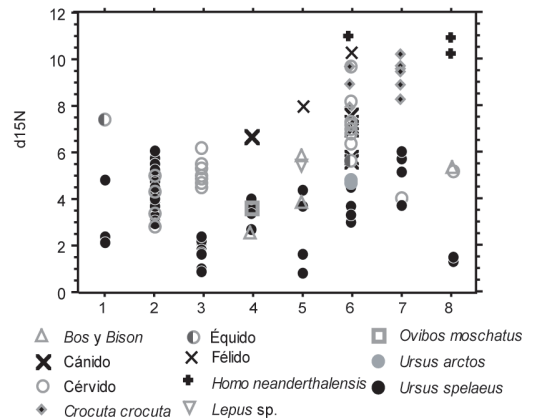


FIG. 2. Gráfica de dispersión de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en la fauna de los yacimientos tratados en este trabajo. 1 – Aldène, 2 – Eirós, 3 – Liñares, 4 – Medvezhiya, 5 – Mialet; 6 – Scladina 4, 7 Scladina 1A, 8 – Vindija.

## Conclusiones

Los valores bajos de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en *Ursus spelaeus*, comparados con los de otras especies de la misma población, confirman una dieta herbívora, probablemente con una mayor preferencia que otros herbívoros por el consumo de plantas fijadoras de N. El especial metabolismo del oso de las cavernas durante la época invernal también dejaría su huella en la proporción isotópica de N y C en el colágeno óseo, resultando en valores bajos de  $\delta^{13}\text{C}$  por el uso de las reservas lipídicas durante el invierno y una tendencia a un aumento en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en los periodos con menor temperatura. Esta tendencia se invierte en herbívoros que no realizan hibernación, debido al aumento de la actividad microbiana en suelo con temperaturas más altas.

## Agradecimientos

Este trabajo es una contribución a los proyectos de investigación 10PXIB162125PR de la Xunta de Galicia y HAR2010-21786 del CYCIT y forma parte de la Tesis doctoral de M. P. R.

## Referencias

- Bocherens, H. & Drucker, D. (2003). Trophic level isotopic enrichments for carbon and nitrogen in collagen: case studies from recent and ancient terrestrial ecosystems. *International Journal of Osteoarchaeology* 13: 46-53.
- Bocherens, H., Fizet, M. & Mariotti, A. (1994). Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry: implications for Pleistocene bears. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107: 213-225.
- Bocherens, H., Billiou, D., Patou Mathis, M., Bonjean, D., Otte & M. Mariotti, A. (1997). Paleobiological implications of the isotopic signatures ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ) of the fossil mammal collagen in Scladina cave (Sclayn, Belgium). *Quaternary Research* 48: 370-380.
- Bocherens, H., Billiou, D., Mariotti, A., Patou-Mathis, M., Otte, M., Bonjean, D. & Toussaint, M. (1999). Palaeoenvironmental and Palaeodietary Implications of Isotopic Biogeochemistry of Last Interglacial Neanderthal and Mammal Bones in Scladina Cave (Belgium). *Journal of Archaeological Science* 26: 599-607.
- Collins, M.J., Nielsen-Marsh, C.M., Hiller, J., Smith, C.I., Prigodich, R.V., Wess, T.J., Csapò, J., Millard, A.R. & Turner-Walker, G. (2002). The survival of organic matter in bone: a review. *Archaeometry* 44: 8-94.
- Drucker, D., Bocherens, H., Bridault, A. & Billiou, D. (2003). Carbon and nitrogen isotopic composition of red deer (*Cervus elaphus*) collagen as a tool for tracking palaeoenvironmental change during the Late-Glacial and Early Holocene in the northern Jura (France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195: 375-388.
- Fogel, M.L., Tuross, N. & Owsley, D.W. (1989). Nitrogen isotope tracers of human lactation in modern and archaeological populations. *Annual report of the Director. Geophysical Laboratory. Carnegie Institute of Washington 1988-1989*: 111-116.
- Grandal-d'Anglade, A. (2010). Bite force of the extinct Pleistocene Cave Bear *Ursus spelaeus* ROSENMÜLLER from Europe. *Comptes Rendus Palevol* 9(1-2): 31-37.
- Kurtén, B. (1976). The Cave bear story. Life and death of a vanished animal, New York: Columbia University Press. 163 pp.
- Pérez-Rama, M., Fernández-Mosquera, D. & Grandal-d'Anglade, A. (2011). Recognizing growth patterns and maternal strategies in extinct species using stable isotopes: the case of the Cave Bear *Ursus spelaeus* Rosenmüller, *Quaternary International* doi: 10.1016/j.quaint.2010.09.009. In press.
- Pérez-Rama, M., Fernández Mosquera, D. & Grandal-d'Anglade, A. (2011). Effects of hibernation on the stable isotope signatures of adult and neonate cave bears. *Quaternaire*. In press.
- Rabeder, G. (1999). Die Evolution des Höhlenbärengebisses. *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften* 11: 1-101.
- Richards, M.P., Pettit, P.B., Trinkaus, E., Smith, F.H., Paunovic, M. & Karavanic, I. (2000). Neandertal diet at Vindija and Neandertal predation: The evidence from stable isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 97(13): 7663-7666.
- Richards, M.P., Pacher, M., Stiller, M., Quiles, J., Hofreiter, M., Constantin, S., Zilhão, J. & Trinkaus, E. (2008). Isotopic evidence for omnivory among European cave bears: Late Pleistocene *Ursus spelaeus* from the Pesteră cu Oase, Romania. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 105: 600-604.
- Schoeninger, M.J. & DeNiro, M.J. (1984). Nitrogen and carbon isotopic composition of bone colla-

- gen from marine and terrestrial animals, *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48: 625-639.
- Tieszen, L.L. & Boutton, T.W. (1989). *Stable carbon isotopes in terrestrial ecosystem research*. In *Stable isotopes in ecological research* (eds. PW Rundel, JR Ehleringer and KA Nagy), pp 167-195. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- Vila-Taboada, M., Fernández-Mosquera, D., López-González, F., Grandal-d'Anglade, A. & Vidal-Romaní, J. R. (1999). Paleocological implications inferred from stable isotopic signatures ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) in bone collagen of *Ursus spelaeus* ROS.-HEIN. *Cadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe* 24: 73-87.
- Vila-Taboada, M., Fernández-Mosquera, D. & Grandal-d'Anglade, A. (2001). Cave bear's diet: a new hypothesis based on stable isotopes. *Cadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe* 26: 431-439.



## RESULTADOS PRELIMINARES DEL ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES ( $\delta^{18}\text{O}$ Y $\delta^{13}\text{C}$ ) Y DE FORAMINÍFEROS PLANCTÓNICOS DEL SONDEO DE SHUQULAK (MISSISSIPPI)

Pérez-Rodríguez, I.<sup>1</sup>, Arz, J.A.<sup>1</sup>, Lees, J.A.<sup>2</sup>, Robinson, S.<sup>2</sup>, Arenillas, I.<sup>1</sup> & Bown, P.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ciencias de la Tierra (Paleontología) e Instituto Universitario de Investigación en Ciencias Ambientales de Aragón (IUCA), Universidad de Zaragoza, C/ Pedro Cerbuna 12, E-50009, Zaragoza; irenepr@unizar.es, josearz@unizar.es, ias@unizar.es

<sup>2</sup>Department of Earth Sciences, University College London, Gower Street, London WC1E 6BT, Reino Unido; j.lees@ucl.ac.uk, stuart.robinson@ucl.ac.uk, p.bown@ucl.ac.uk

### Resumen

Se ha realizado un estudio bioestratigráfico y paleoambiental del Campaniense-Maastrichtiense inferior en el sondeo de Shuqulak (Mississippi), basado en foraminíferos planctónicos e isótopos estables del oxígeno ( $\delta^{18}\text{O}$ ) y del carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ). Se han reconocido 5 biozonas (desde la Zona de *Globotruncanita elevata* hasta la de *Gansserina gansseri*), y varios eventos isotópicos que coinciden con cambios en las abundancias relativas de los foraminíferos planctónicos.

**Palabras clave:** Cretácico Superior, bioestratigrafía, isótopos estables, reconstrucción paleoambiental

### Abstract

A biostratigraphic and palaeoenvironmental study of the Campanian-lower Maastrichtian in the Shuqulak borehole (Mississippi) has been conducted based on planktic foraminifera and oxygen ( $\delta^{18}\text{O}$ ) and carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) stable isotopes. We have recognized 5 biozones (from *Globotruncanita elevata* to *Gansserina gansseri* Zones) and several isotopic events coinciding with turnovers in planktic foraminiferal relative abundances.

**Keywords:** Upper Cretaceous, biostratigraphy, stable isotopes, paleoenvironmental reconstruction

## Introducción

El Cretácico Superior en el estado de Mississippi (EE.UU.) consta de depósitos muy completos, ricos en fósiles y sin complicaciones estructurales (Puckett, 2005), por lo que es una excelente zona para llevar a cabo estudios estratigráficos integrados detallados. En este trabajo hemos estudiado un sondeo extraído en Shuqulak (al Este de dicho estado) que está formado por 161,2 metros de margas blancas y beige pertenecientes a la Formación Demopolis. Estos sedimentos fueron depositados en una plataforma abierta, y por lo general somera, que bordeaba la parte norte del Golfo de México.

## Métodos

### (a) Foraminíferos planctónicos

Para el estudio cuantitativo de las asociaciones de foraminíferos planctónicos, las muestras se prepararon mediante el método clásico del levigado (disgregadas con agua oxigenada al 10%, lavadas con tamices para separar la fracción mayor de 100 micras, y secadas al horno a menos de 50 °C). Posteriormente se obtuvieron muestras representativas utilizando un microcuarteador y se determinaron alrededor de 300 ejemplares en cada una de ellas. Finalmente se revisó el residuo para identificar las especies menos frecuentes.

### (b) Isótopos estables

Como paso previo al análisis isotópico, las muestras se perforaron mediante un pequeño taladro para obtener polvo fino. Este polvo se introdujo en unas cápsulas que se colocaron en un soporte para la combustión dentro de un analizador de elementos; el gas emitido se purificó para analizarlo a través de un espectrómetro de masas.

## Resultados y conclusiones

El estudio bioestratigráfico ha permitido datar estos materiales como pertenecientes al Campaniense-Maastrichtiense inferior, identificándose 5 biozonas de foraminíferos planctónicos: Zonas de

*Globotruncanita elevata* (parte), *Globotruncana ventricosa*, *Globotruncanita calcarata*, *Globotruncana aegyptiaca* y *Gansserina gansseri* (parte). Del estudio cuantitativo se concluye que, en comparación con otras localidades de la misma edad, la diversidad no es demasiada elevada. Se han obtenido los siguientes valores promedio de diversidad: riqueza específica  $S = 20,4$ ; dominancia de Simpson  $D=0,18$ ; heterogeneidad de Shannon  $H = 2,14$  y equitabilidad  $J = 0,71$ . El índice planctónicos/bentónicos (P/B) tiene un valor medio del 54%, oscilando ampliamente entre valores del 28% al 93%.

Los géneros dominantes son *Heterohelix* y *Globigerinelloides*, cuya suma de frecuencias presenta un promedio del 72%. Las especies más abundantes son *Heterohelix globulosa* (28% de media), *Globigerinelloides praerihillensis* (17%) y *Rugoglobigerina rugosa* (10%). Todas estas especies son generalistas, por lo que su abundancia y dominancia parecen indicar aguas más bien eutróficas.

La curva del  $\delta^{13}\text{C}$  muestra una tendencia general hacia valores cada vez más bajos (desde 1,3‰ hasta 0,5‰ aproximadamente). En la parte inferior del Campaniense se observan fluctuaciones importantes en los valores isotópicos que sugieren un intervalo de tiempo bastante inestable desde el punto de vista paleoambiental. Le sigue una etapa isotópicamente más estable que ronda valores de 1,4‰. Hacia el techo del Campaniense se registran los valores más bajos del  $\delta^{13}\text{C}$ , los cuales disminuyen hasta 0,2‰. La curva del  $\delta^{18}\text{O}$  tiende hacia valores más altos a lo largo del intervalo estudiado (desde -2,7‰ hasta -1,7‰ aproximadamente).

Esta tendencia se ve interrumpida puntualmente por 5 picos negativos con valores próximos a -3‰. Estos eventos isotópicos coinciden con el apogeo de especies oportunistas del género *Guembelitria*, estos apogeos están asociados a eventos de gran estrés paleoambiental (Keller y Pardo, 2004).

## Agradecimientos

Este trabajo está financiado por el proyecto CGL2007-63724/BTE del Ministerio de Educación y Ciencia y por el Departamento de Educación y Ciencia Aragón (DGA grupo E05). Irene Pérez Rodríguez disfruta de una beca FPI (BES-2008-006773) financiada por el Ministerio de Educación y Ciencia.

### Referencias

- Keller, G. & Pardo, A. (2004). Disaster opportunists Guembelitrinidae: index for environmental catastrophes. *Marine Micropaleontology* 53: 83-116.
- Puckett, T.M. (2005). Santonian-Maastrichtian planktonic foraminiferal and ostracode biostratigraphy of the northern Gulf Coastal Plain, USA. *Stratigraphy* 2(2): 117-146.





# CORRELACIÓN BIOMAGNETOESTRATIGRÁFICA DEL CAMPANIENSE SUPERIOR-MAASTRICHTIENSE DE ZUMAIA (GIPUZKOA) E INTERÉS CRONOESTRATIGRÁFICO

Pérez-Rodríguez, I.<sup>1</sup>, Lees, J.A.<sup>2</sup>, Larrasoaña, J.C.<sup>3</sup>, Arz, J.A.<sup>1</sup> & Arenillas, I.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Ciencias de la Tierra (Paleontología) e Instituto Universitario de Investigación en Ciencias Ambientales de Aragón (IUCA), Universidad de Zaragoza, C/ Pedro Cerbuna 12, E-50009, Zaragoza; irenepr@unizar.es, josearz@unizar.es, ias@unizar.es

<sup>2</sup> Department of Earth Sciences, University College London, Gower Street, London WC1E 6BT, Reino Unido; j.lees@ucl.ac.uk

<sup>3</sup> Instituto Geológico y Minero de España, C/ Manuel Lasala 44, 9ºB, 50006, Zaragoza; jc.larra@igme.es.

## Resumen

Se ha realizado un estudio bioestratigráfico detallado del Campaniense superior-Maastrichtiense de Zumaia (Guipuzkoa), especialmente de los límites Campaniense/Maastrichtiense y Maastrichtiense inferior/superior, basado en nuevos datos de foraminíferos planctónicos y nanofósiles calcáreos. Además, se ha establecido la magnetoestratigrafía de la mitad inferior de la sección estudiada. Hemos reconocido 6 zonas de foraminíferos planctónicos (desde la Zona de *Rugoglobigerina rotundata* hasta la de *Pseudoguembelina hariaensis*), 8 zonas de nanofósiles calcáreos (desde la Zona UC16 a la UC20d<sup>TP</sup>) y 2 zonas de polaridad correspondientes a los Cronos C31r y C31n.

**Palabras clave:** bioestratigrafía, foraminíferos planctónicos, nanofósiles calcáreos, magnetoestratigrafía

## Abstract

A detailed biostratigraphic study of the upper Campanian-Maastrichtian at Zumaia (Gipuzkoa), especially of the Campanian/Maastrichtian and lower/upper Maastrichtian boundaries, has been carried out based on new planktic foraminiferal and calcareous nannofossil data. In addition, the magnetostratigraphy of the lower part of the studied section has been established. We have recognized 6 planktic foraminiferal zones (from *Rugoglobigerina rotundata* to *Pseudoguembelina hariaensis* Zones), 8 calcareous nannofossil zones (from UC16 to UC20d<sup>TP</sup> Zones) and 2 polarity zones equivalent to Chrons C31r and C31n.

**Keywords:** biostratigraphy, planktonic foraminifera, calcareous nannofossils, magnetostratigraphy

## Introducción

El Cretácico más alto de la sección de Zumaia (Guipuzkoa) está compuesto por potentes sedimentos hemipelágicos ricos en fósiles. La sección es mundialmente conocida por su excelente exposición, continuidad sedimentaria y alta tasa de sedimentación. Su importancia cronoestratigráfica ha sido ampliamente reconocida, siendo estratotipo de varios pisos del Paleoceno, sección auxiliar del límite Cretácico/Paleógeno (Molina et al., 2009) y considerada como una de las secciones estratigráficas de referencia a tener en cuenta en la próxima elección del límite Maastrichtiense inferior-superior (Odin, 1996).

El Cretácico Superior de Zumaia ha sido ya objeto de varios estudios multidisciplinarios, destacando trabajos sobre estratigrafía (Wiedmann, 1988), ammonites e inocerámidos (MacLeod & Orr, 1993; Ward & Kennedy, 1993), foraminíferos (Lamolda, 1983; Arz & Molina 2002), nanofósiles calcáreos (Burnett et al., 1992a; Lamolda & Gorostidi, 1994) e isótopos estables del carbono y del oxígeno (Paul & Lamolda, 2007).

Con la finalidad de mejorar el conocimiento de la cronoestratigrafía del intervalo Campaniense superior-Maastrichtiense, se ha correlacionado en Zumaia las escalas bioestratigráficas con foraminíferos planctónicos y nanofósiles calcáreos y la escala magnetoestratigráfica.

## Resultados

El estudio bioestratigráfico ha permitido identificar 6 biozonas de foraminíferos planctónicos: Zonas de *Rugoglobigerina rotundata*, *Contusotruncana contusa*, *Planoglobulina acervulinoides*, *Racemiguembelina fructifera*, *Abathomphalus mayaroensis* y *Pseudoguembelina hariensis*. Además, se han identificado 8 biozonas de nanofósiles calcáreos: Zonas UC16?, UC17, UC18, UC19, UC20a<sup>TP</sup>, UC20b<sup>TP</sup>, UC20c<sup>TP</sup> y UC20d<sup>TP</sup>.

La señal paleomagnética en gran parte del Maastrichtiense superior está alterada, por lo que únicamente se han obtenido datos válidos para el Campaniense superior y el resto del Maastrichtiense. En este intervalo se han identificado dos zonas de polaridad, identificadas como C31r y C31n.

## Discusión y conclusiones

### (a) Límite Campaniense/Maastrichtiense

El dato de primer registro (DPR) del foraminífero planctónico *Contusotruncana contusa*, uno de los marcadores oficiales propuestos en el estratotipo del límite Campaniense/Maastrichtiense (C/M) de Tercis (Francia), se sitúa 35,8 metros sobre la base de la unidad 2 de Wiedmann (1988) descrita en Zumaia.

En Tercis, el límite C/M se situó entre los datos de último registro (DUR) de los nanofósiles calcáreos *Eiffellithus eximius* y *Uniplanarius trifidus* (= *Quadrum trifidum*), siendo este último el marcador oficial dentro de la escala bioestratigráfica de nanofósiles calcáreos. En Zumaia se han registrado ejemplares que podrían ser asignados a *U. trifidus*, aunque se encuentran muy recristalizados y su correcta identificación no es segura. Además, el orden de estos dos biohorizontes de nanofósiles calcáreos aparece en Zumaia invertido con respecto a Tercis, por lo que probablemente no son marcadores guía aplicables en Zumaia. Sin embargo, es posible situar el límite a partir del trabajo realizado por Burnett et al. (1992b), en el que se recopilan datos de diferentes localidades (la mayoría de Europa y EE.UU.) para correlacionar la escalas bioestratigráficas de macro- y microfósiles.

Basándonos en esta correlación, y tomando como referencia los ammonites marcadores oficiales propuestos en Tercis (la DUR de *Nostoceras hyatti* y la DPR *Pachydiscus neubergicus*), localizamos el límite C/M entre los DUR de los nanofósiles calcáreos *Tranolithus orionatus* y *Broinsonian parca constricta*. Estos biohorizontes-guía se han identificado en Zumaia, permitiendo situar el límite C/M entre 29 y 31 metros sobre la base de la unidad 2 de Wiedmann.

Según este estudio, el límite C/M se situaría en Zumaia en C31r. Por el contrario, Odin (2001) propuso, tras la correlación del estratotipo de límite de Tercis con las secciones de Bottaccione (Italia) y Krons Moor (Alemania), que el límite C/M se situaba en C32n2n. Para aclarar estas discrepancias, será necesario buscar nuevas secciones que permitan precisar la correlación entre las diferentes escalas bioestratigráficas, y entre éstas y la escala magnetoestratigráfica.

## (b) Límite Maastrichtiense inferior/superior

La sección de Zumaia es candidata para albergar el estratotipo del límite Maastrichtiense inferior/superior, el cual todavía no ha sido oficialmente definido. En este trabajo se proponen como posibles futuros marcadores cronoestratigráficos de este límite los DPR del foraminífero planctónico *Racemiguembelina fructifera* y del nanofósil calcáreo *Lithraphidites quadratus*, así como el cambio de polaridad magnética C31r/C31n.

### Agradecimientos

Este trabajo está financiado por el proyecto CGL2007-63724/BTE del Ministerio de Educación y Ciencia y por el Departamento de Educación y Ciencia Aragonés (DGA grupo EO5). Irene Pérez Rodríguez disfruta de una beca FPI (BES-2008-006773) financiada por el Ministerio de Educación y Ciencia.

### Referencias

- Arz, J.A. & Molina, E. (2002). Bioestratigrafía y Cronoestratigrafía con foraminíferos planctónicos del Campaniense superior y Maastrichtiense de latitudes templadas y subtropicales (España, Francia y Tunicia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte* 224: 161-195.
- Burnett, J.A., Kennedy, W.J. & Ward, P.D. (1992a). Maastrichtian nannofossil biostratigraphy in the Biscay region (south-western France, northern Spain). *Newsletters on Stratigraphy* 26(2): 145-155.
- Burnett, J.A., Hancock, J.M., Kennedy, W.J. & Lord, A.R. (1992b). Macrofossil, planktonic foraminiferal and nannofossil zonation at the Campanian/Maastrichtian boundary. *Newsletters on Stratigraphy* 27(3): 157-172.
- Lamolda, M.A. (1983). Biostratigraphie du Maastrichtien basco-cantabrique; ses foraminifères planctoniques. *Géologie Méditerranéenne* 10: 121-126.
- Lamolda, M.A. & Gorostidi, A. (1994). Nanoflora y acontecimientos del tránsito Cretácico-Terciario. Una visión desde la región Vasco-cantábrica. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología* 7(1): 54-58.
- MacLeod, K.G. & Orr, W.N. (1993). The taphonomy of Maastrichtian inoceramids in the Basque Region of France and Spain and the pattern of their decline and disappearance. *Paleobiology* 19: 235-250.
- Molina, E., Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A., Galla, N., Grajales-Nishimura, M., Murillo-Muñeón, G. & Zaghbib-Turki, D. (2009). The Global Boundary Stratotype Section and Point for the base of the Danian Stage (Paleocene, Paleogene, "Tertiary", Cenozoic): auxiliary sections and correlation. *Episodes* 32(2): 84-95.
- Odin, G.S. (1996). Definition of a global Boundary Stratotype Section and Point for the Campanian/Maastrichtian boundary. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 66, (supplement): 111-117.
- Odin, G.S. (2001). The Campanian–Maastrichtian Stage Boundary: Characterisation at Tercis les Bains (France) and Correlation with Europe and other Continents. Amsterdam: Elsevier. 881 pp.
- Paul, C.R.C. & Lamolda, M.A. (2007). Carbon and oxygen stable isotopes in the Maastrichtian of the Basque Country, N. Spain. *Cretaceous Research* 28: 812-820.
- Ward, P.D. & Kennedy, W.J. (1993). Maastrichtian ammonites from the Biscay Region (France, Spain). *Journal of Paleontology Memoir* 34: 1-58.
- Wiedmann, J. (1988). The basque coastal sections of the K/T boundary – A key to understanding "mass extinctions" in the fossil record. *Revista Española de Paleontología* n° ext.: 127-140.



## IS THE CORTICAL THICKNESS OF THE FEMORAL NECK A DIAGNOSTIC TRAIT FOR INFERRING BIPEDALISM?

Pina, M.<sup>1</sup>, Alba, D.M. <sup>1</sup>, Alméjida, S.<sup>1,2</sup> & Moyà-Solà, S.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, Edifici ICP, Campus de la UAB s/n, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain; marta.pina@icp.cat, david.alba@icp.cat

<sup>2</sup> Department of Vertebrate Paleontology, American Museum of Natural History and NYCEP, 79 St and Central Park West, New York, NY 10024, USA; salmecija@amnh.org

<sup>3</sup> ICREA at Institut Català de Paleontologia and Unitat d'Antropologia Biològica (Departament BABVE), Universitat Autònoma de Barcelona, Edifici ICP, Campus de la UAB s/n, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona; salvador.moya@icrea.cat

### Resumen

Tradicionalmente, el grosor del hueso cortical en el cuello del fémur se ha relacionado con el tipo de locomoción, distinguiendo a bípedos de otros grupos. En este trabajo se analiza la relación entre el grosor de la cortical superior e inferior del cuello del fémur, así como la relación de este grosor con la masa corporal. Se ha podido observar que distinguir claramente el bipedismo de otros tipos locomotores es sólo posible cuando las comparaciones se restringen a los hominoideos, puesto que estos se solapan notablemente con los primates cuadrúpedos. Por lo tanto, es necesario realizar análisis adicionales para inferir el bipedismo habitual en los primeros supuestos homínidos, tales como *Orrorin*, para los cuales se desconoce el componente arborícola de su locomoción.

**Palabras clave:** locomoción, bipedismo, grosor del hueso cortical, cuello del fémur

### Abstract

Cortical thickness of the femoral neck has been traditionally related to locomotion types, distinguishing bipeds from other groups. Here we analyze the relationship between superior and inferior cortex in the femoral neck, as well as their relationship relative to body mass. We conclude that a clear-cut distinction of bipeds from other locomotor groups is only possible when comparisons are restricted to hominoids, because the former largely overlap with quadrupedal primates. Hence, additional analyses would be required for inferring habitual bipedalism in early putative hominins such as *Orrorin*, for which the proportion of arboreal behaviors is unknown.

**Keywords:** locomotion, bipedalism, cortical thickness, femoral neck

## Introduction

Lovejoy (1988) first noted that the cortical thickness of the femoral neck is related to locomotion in hominoids, being useful for distinguishing bipeds from other locomotor groups. Since then, several works have been focused on this topic (e.g., Rafferty, 1998; Ohman et al., 1997; Demes et al., 2000, Lovejoy et al., 2002), trying to associate this feature to positional behaviors in primates. Any primate species display several postural and locomotor behaviors that require specific muscular and skeletal adaptations that, in turn, reflect their locomotor repertoire (Martin, 1990). Extant hominoids (apes and humans) are characterized by a set of postcranial features that reflect their very specialized positional behaviors. Basically all they share an orthograde bodyplan, which is functionally associated to both vertical climbing and suspensory behaviors (Ward, 2007). Besides specific external morphological adaptations to locomotor behaviors, the internal structure of the bone also reflects positional behaviors, since both cortical and trabecular bone are sensitive to mechanical stresses and vary according to the locomotor requirements of the animal (Lovejoy, 1988; Rafferty, 1998; Scherf, 2008), hence being ecophenotypic to a large extent. Whereas cortical bone microstructure does not change according to mechanical stresses, its amount and distribution throughout the bone are significantly modified according to the preferential directions of bending stresses. This is particularly clear-cut in the femoral neck, which acts as a cantilever beam (Aiello & Dean, 1990). The aim of this work therefore consists in testing the consistency of cortical bone distribution in the femoral neck of primates, in order to evaluate its reliability as a proxy for inferring locomotion types amongst fossil primates.

## Material and Methods

Two metrical variables of cortical thickness in the femoral neck (in mm) were evaluated, superior (SUP) and inferior (INF) cortical thickness, because it is considered that the relationship between these variables is functionally related to locomotor behaviors (Rafferty, 1998). Mean species values for a wide array of extant primates (separately for males and females when avail-

able) were therefore compiled from the literature and unpublished data (Rafferty, 1998; Demes et al., 2000; Matsumura et al., 2010a; Owen Lovejoy, pers. comm. to S.M.S.). As a first approximation, a dimensionless shape index (the ratio SUP/INF) was computed. However, in order to evaluate size-scaling effects, we further relied on bivariate allometric comparisons between both variables, as well as between each of these variables vs. body mass (BM, in kg). Mean values of BM were also taken from literature (Ruff, 1988; Rafferty, 1998; Demes et al., 2000; Matsumura et al., 2010a). The three metrical variables were logarithmically transformed (with natural logarithms, ln) and regressed against each other by through lineal regression (least-squares method). Allometric grade shifts between different primate subgroups were tested by means of analysis of covariance (ANCOVA). Additional differences between locomotor subgroups were further investigated by computing allometric residuals: bipeds, arboreal suspensory taxa, knuckle-walkers (also suspensory to some extent), generalized quadrupeds, slow-climbers, and vertical-clingers-and-leapers. Differences in the mean values for the index and residuals between the several subgroups were tested by means of analysis of variance (ANOVA) and post-hoc comparisons (Bonferroni method), being further depicted by means of boxplots. Statistical computations were made using the SPSS v.15.0 statistical package.

## Results

The relationship between SUP and INF amongst primates as a whole is highly significant ( $p < 0.001$ ) and displays a slight positive allometry (slope 1.224, 95% confidence interval 1.083-1.366). ANCOVA results indicate that ape and non-hominoid primate regressions do not significantly differ regarding the allometric slope, but show significant differences with regard to the intercept ( $p < 0.001$ ), with apes displaying higher SUP relative to INF than other primates once size-scaling effects are taken into account. It can be therefore concluded that the slight positive allometry of the all-primate regression artifactually results from the allometric grade shift and larger BM of apes. Accordingly, hominoids were omitted from the allometric regression emplo-

yed as the baseline to compute intrinsic allometric residuals (RES) of SUP vs. INF. However, it should be noted that isometry could not be rejected for the resulting non-hominoid primate regression (which is significant at  $p < 0.001$ ), so that the index SUP/INF can be reliably employed as a size-free variable for measuring the intrinsic proportions of cortical neck thickness. With regard to the relationship between cortical thicknesses relative to BM, apes, non-hominoid primates and primates as a whole all display similarly negative allometric relationships for both SUP and INF vs. BM, with all regressions being significant at  $p < 0.001$ . In this particular instance, ANCOVA results indicate that apes do not significantly differ from other primates regarding either allometric slope or intercept, so that extrinsic residuals of cortical thickness vs. BM were computed on the basis of the all-primate regressions. Given that most differences between the various primate subgroups were found to be related to relative SUP vs. BM, below only the allometric residuals for SUP vs. BM (RESBM) are reported. It should be however noted that the fact that both SUP and INF show a similar relationship relative to BM explains why the relationship between SUP and INF is roughly isometric.

The results for intrinsic proportions of femoral neck cortical thickness are virtually the same irrespective of whether indices (SUP/INF) or residuals (RES) are employed, whereas extrinsic proportions (RESBM) yield slightly different results. On the basis of intrinsic proportions, suspensory taxa (atelids, hylobatids and orangutans) and, especially, knuckle-walkers (African apes) display on average a thicker superior cortical thickness relative to the inferior one, whereas bipeds (humans) display just the opposite condition (although with a substantial overlap with generalized quadrupeds and slow-climbing taxa). ANOVA results confirm that there are significant differences between the several groups, regarding both SUP/INF ( $F=31.866$ ,  $p < 0.001$ ) and RES ( $F=26.681$ ,  $p < 0.001$ ), although post-hoc comparisons indicate that the bipedal humans do not significantly differ from either quadrupedal or slow-climbing taxa. When body-size scaling effects are taken into account by relying on extrinsic proportions (RESBM), humans overlap even more extensively with other primates (particularly quadrupeds and slow-climbers), to the exception of suspensory and knuckle-walking species.

## Discussion

The distribution of cortical thickness in the femoral neck is thought to be related to locomotor activities amongst primates (Rafferty, 1998; Demes et al., 2000). The relationship between superior and inferior cortical thickness is probably ecophenotypic to a large extent, since previous studies have shown that the cortex varies between captive and wild chimpanzees (Matsumura et al., 2010b), supporting the reliability of this feature for making paleobiological inferences in fossil primates. As yet, however, the analysis of the distribution of the cortical thickness in the femoral neck has been mainly focused on humans and early hominins. These taxa display an anisotropic distribution of cortical thickness, with the superior cortex being thinner than the inferior one (Ohman et al., 1997; Demes et al., 2000; Lovejoy et al., 2002). Such distribution is related to the smaller gluteal muscles (*minimus* and *medius*), which in humans act as abductors of the hip and, consequently, are responsible of the femoral neck stresses (tension and compression). In addition, bending stresses are considerably reduced on the superior half of the human femoral neck, thereby reducing the need for a thick cortex on this area (australopiths and early humans display the same morphology than modern humans; Aiello & Dean, 1990; Demes et al., 2000; Pickford et al., 2002). Surprisingly, quadrupedal primates display a very similar distribution of the cortical thickness of the femoral neck (superiorly thinner), probably due to specific loading patterns (Scherf, 2008). On the contrary, the cortical thickness distribution of great apes sharply contrasts with that of humans. In particular, the superior cortex in the former is thicker along the whole femoral neck. Consequently, the SUP/INF ratio of cortical thickness in African apes and orangutans is higher and uniform along the neck (Ohman et al., 1997). Given that the cortical bone is weaker in tension than in compression, the distribution of bending stresses in a cantilevered beam such as the femoral neck (superiorly tensioned and inferiorly compressed) dictates that cortical bone in the superior portion of the femoral neck must be abundant in great apes due to the particular situation of their gluteal muscles (Lovejoy, 1988; Ohman et al., 1997). As such, the hominin condition must be interpreted as a response to the much more specific loading pattern



imposed by habitual bipedal locomotion, which is characterized by hip abduction in order to control pelvic inclinations (Ohman et al., 1997).

Our results indicate that locomotor primate subgroups significantly differ with regard to the relative distribution between SUP and INF cortical thickness of the femoral neck. Thus, generalized quadrupeds, slow-climbers and, to a lesser extent, vertical-clingers-and-leapers, are similar to each other, and intermediate between bipedal humans and arboreal suspensory/knuckle-walking taxa. Similar results are obtained irrespective of whether intrinsic or extrinsic proportions are examined. Differences between apes and non-hominoid primates, or between suspensory taxa (either arboreal or semi-terrestrial) and non-suspensory taxa, are functionally attributable to differences in the patterns of loading stresses experience in the hip joint that depends on the habitual type of locomotion (Scherf, 2008). To sum up, our results reveal that stress directions in the femoral neck of bipeds and quadrupeds are highly similar, so that the several metrics examining the relative distribution of cortical thickness in the femoral neck should be interpreted with great care when making locomotor inferences in fossil primates. Terrestrial obligated bipeds such as modern humans can be reliably distinguished from all extant apes (which are suspensory to a large degree), since the latter show relatively thicker superior cortices. However, it should be taken into account that the locomotor apparatus of hominoids evolved in a mosaic fashion (Alba et al., 2010), with extinct taxa displaying combinations of locomotor types unknown amongst living hominoids, as clearly shown by the putative stem hominid *Pierolapithecus* (Almécija et al., 2009). Hence, additional evidence would be required in order to unambiguously infer habitual bipedalism in early hominins, such as *Orrorin* and *Ardipithecus*, which might have combined arboreal and terrestrial behaviors to some unknown extent.

## Conclusions

Depending on their locomotor repertoire, primate species experience different stresses at the femoral neck, which is reflected in different distributional patterns between superior and inferior cortical thickness. Such differences can be easily quantified by means of dimensionless indices and allometric residuals, enabling to readily

distinguish the bipedal modern humans from extant apes and other primates that are suspensory to some degree. Nevertheless, it should be taken into account that bipeds and non-suspensory taxa (mainly quadrupeds and slow-climbers) do not appreciably differ to this regard, suggesting that additional sources of anatomical evidence would be required in order to confidently assess the degree of bipedalism practiced by early hominins.

## Acknowledgements

We thank J.C. Ohman and C.O. Lovejoy for allowing us to use their data. This work has been supported by the Spanish Ministerio de Ciencia e Innovación (CGL2008-00325/BTE, and RYC-2009-04533 to D.M.A.) and the Generalitat de Catalunya (2009 SGR 754 GRC, and BP-A 00226 to S.A.).

## References

- Aiello, L.C. & Dean, C. (1990). The Hominoid Femur. In *An Introduction to Human Evolutionary Anatomy* (eds. L.C. Aiello, and C. Dean), pp. 457-482. London: Academic Press.
- Alba, D.M., Almécija, S. & Moyà-Solà, S. (2010). Locomotor inferences in *Pierolapithecus* and *Hispanopithecus*: Reply to Deane and Begun (2008). *Journal of Human Evolution* 59: 143-149.
- Almécija, S., Alba, D.M. & Moyà-Solà, S. (2009). *Pierolapithecus* and the functional morphology of Miocene ape hand phalanges: Paleobiological and evolutionary implications. *Journal of Human Evolution* 57: 284-297.
- Demes, B., Jungers, W.L. & Walker, C. (2000). Cortical bone distribution in the femoral neck of strepsirrhine primates. *Journal of Human Evolution* 39: 367-379.
- Lovejoy, C.O. (1988). Evolution of Human Walking. *Scientific America* 259: 118-125.
- Lovejoy, C.O., Meindl, R.S., Ohman, J.C., Heiple, K.G. & White, T.D. (2002). The Maka Femur and Its Bearing on the Antiquity of Human Walking: Applying Contemporary Concepts of Morphogenesis to the Human Fossil Record. *American Journal of Physical Anthropology* 119: 97-133.
- Martin, R.D. (1990). *Primate Origins and Evolution. A phylogenetic reconstruction*. Princeton: Princeton University Press. 804 pp.
- Matsumura, A., Gunji, H., Takahashi, Y., Nishida, T. & Okada, M. (2010a). Cross-Sectional Morphology of the Femoral Neck of Wild Chimpanzees. *International Journal of Primatology* 31: 219-238.

- Matsumura, A., Nakamura, T., Gunji, H., Takahashi, Y., Nishida, T. & Okada, M. (2010b). Regional differences in cortical thickness of the femoral neck in chimpanzees [Abstract]. *Primate Research Suppl.* 26: 148.
- Ohman, J.C., Krochta, T.J., Lovejoy, C.O., Mensforth, R.P. & Latimer, B. (1997). Cortical Bone Distribution in the Femoral Neck of Hominoids: Implications for the Locomotor of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology* 104: 117-131.
- Pickford, M., Senut, B., Gommery, D. & Treil, J. (2002). Bipedalism in *Orrorin tugenensis* revealed by its femora. *Comptes Rendus Palevol* 1: 191-203.
- Rafferty, K.L. (1998). Structural design of the femoral neck in primates. *Journal of Human Evolution* 34: 361-383.
- Ruff, C. (1988). Hindlimb articular surface allometry in hominoidea and *Macaca*, with comparisons to diaphyseal scaling. *Journal of Human Evolution* 17: 687-714.
- Scherf, H. (2008). Locomotion-related Femoral Trabecular Architectures in Primates - High Resolution Computed Tomographies and Their Implications for Estimations of Locomotor Preferences of Fossil Primates. In *Anatomical Imaging* (eds. H. Endo, and R. Frey), pp. 39-59. Tokio: Springer.
- Ward, C.V. (2007). Postcranial and Locomotor Adaptations of Hominoids. In *Handbook of paleoanthropology* (eds. W. Henke, and I. Tattersal), pp. 1011-1030. Heidelberg: Springer Verlag.



## MORFOESTRUCTURA DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *SIDEROLITES* LAMARCK, 1801 S. *CALCITRAPOIDES* LAMARCK, 1801 Y S. *CATALUNIENSIS* WANNIER, 1980

Robles, R.<sup>1</sup>, Vicedo, V.<sup>1</sup>, Villalonga, R.<sup>1</sup> & Caus, E.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Unitat de Paleontologia, Departament de Geologia, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona; Raquel.Robles@campus.uab.cat, Vicent.Vicedo@campus.uab.cat, Raquel.Villalonga@campus.uab.cat, Esmeralda.Caus@uab.cat

### Resumen

Se han caracterizado dos especies del género *Siderolites*, *S. calcitrapoides* y *S. cataluniensis*, en base a la geometría del sistema de canales, y la presencia o ausencia de un conjunto de mallas laterales.

**Palabras clave:** macroforaminífero, Siderolitinae, *Siderolites*, Cretácico superior

### Abstract

Two species of the *Siderolites* genus, *S. calcitrapoides* and *S. cataluniensis*, have been characterized. They are based on the geometry of the cannal system or the presence or absence of lateral meshes.

**Keywords:** larger Foraminifera, Siderolitinae, *Siderolites*, Late Cretaceous

## Introducción

El género *Siderolites* fue definido por Lamarck, 1801 (especie tipo: *S. calcitrapoides*) del Maastrichtense, Maastricht (Holanda) y caracterizado como “conchas con puntas divergentes en forma de radio”. Un siglo después, Douvillé (1906) describió dos nuevas especies: *S. vidali* del Campaniense de la localidad Pirenaica de Pobla de Segur (Santa Magdalena) y *S. denticulatus* de la misma localidad de *S. calcitrapoides*. El mismo autor, Douvillé (1910) definió una nueva variedad de *Siderolites* procedente de la localidad de Royan (N de Burdeos, Francia) como *S. vidali minor*. Arni (1932) definió la especie *S. heraclea* de Pindos (Grecia) a la que atribuyó una edad Senoniense. En 1939, Finlay reunió el género *Siderolites* y *Arnaudiella* Douvillé, 1906, en la subfamilia Siderolitinae.

Smout (1955) creó el género *Pseudosiderolites* para designar las formas descritas por Douvillé como *S. vidali*. Este autor reunió bajo el género *Siderolites* los morfotipos con estructurales radiales o espinas, mientras que las formas lenticulares y/o abombadas sin espinas las incluyó en *Pseudosiderolites*. A partir de este trabajo, numerosos autores citan la presencia de Siderolitinae en trabajos paleontológicos y/o estratigráficos; sin embargo, el empleo de uno u otro género no siempre responde a las características definidas por Smout (1955).

Los trabajos de Wannier (1980, 1983) marcaron un avance importante en el conocimiento de esta subfamilia, ya que describió detalladamente las características estructurales que diferencian los géneros *Arnaudiella*, *Pseudosiderolites* y *Siderolites*. Definió además un nuevo género, *Praesiderolites* (especie tipo: *Praesiderolites douvillei*) característico del intervalo de tiempo Santoniense-Campaniense, y una nueva especie de *Siderolites*: *S. cataluniensis* del Maastrichtense del norte de Talarn (Cuenca de Tremp, Lleida).

En este trabajo se revisa el género *Siderolites* y sus especies: *S. calcitrapoides* y *S. cataluniensis*, poniendo de manifiesto las diferencias estructurales entre ellas. Además se establecen las características de la subfamilia Siderolitinae Finlay, 1939.

## Material y métodos

La revisión se basa en abundante material procedente de Maastricht (Holanda) para *S. calcitrapoides* y Talarn (Lleida, España) para *S. calcitrapoides* y

*S. cataluniensis*. Las muestras comprenden rocas disgregables y no disgregables. De las primeras se han obtenido especímenes aislados, bien conservados, que han permitido la observación de las características externas así como la realización de numerosas secciones orientadas. De las muestras no disgregables se han obtenido láminas delgadas donde los especímenes muestran orientación aleatoria. El conjunto ha permitido la obtención de modelos de la estructura en 3D de cada una de las especies.

## Resultados

### (a) Subfamilia Siderolitinae Finlay, 1939

Los Siderolitinae son foraminíferos lamelar-perforados, de morfología lenticular simétrica con una quilla bien marcada y/o espinas bien desarrolladas de diferente espesor en el plano ecuatorial. En la superficie de la concha los apilamientos de lamelas forman relieves concéntricos (pústulas) que disminuyen de tamaño hacia los bordes. Las cámaras adultas tienen una disposición planispiral involuta. Presentan un esqueleto suplementario formado por un sistema de canales envolvente que dibuja un retículo tridimensional que puede dar lugar a “camarillas laterales”. El sistema de canales envolvente, más o menos complejo, se puede componer de un sistema de canales marginales, dos canales espirales, dos canales umbilicales verticales y canales intraseptales; en ocasiones, desarrollan mallas laterales. El sistema de canales envolvente se hace visible principalmente en el género *Siderolites* en la superficie de la concha en forma de múltiples orificios pequeños que rodean las pústulas.

### (b) Género *Siderolites* Lamarck 1801

Para la descripción del género *Siderolites* véase Wannier (1980 y 1983).

### ***Siderolites calcitrapoides* Lamarck 1801 (FIG. 1: B, D y E).**

Concha abombada y lenticular con periferia redondeada donde se desarrollan de 2 a 7 grandes espinas. La superficie de la concha contiene numerosas pústulas concéntricas que hacia las espinas tienden a ser longitudinales. El diámetro medio del prolóculo varía entre 70 y 100  $\mu\text{m}$ . Se cuenta de media más de 7 cámaras en la primera vuelta, alrededor de 8 en la segunda, más de 10 en la tercera y más de 12 en

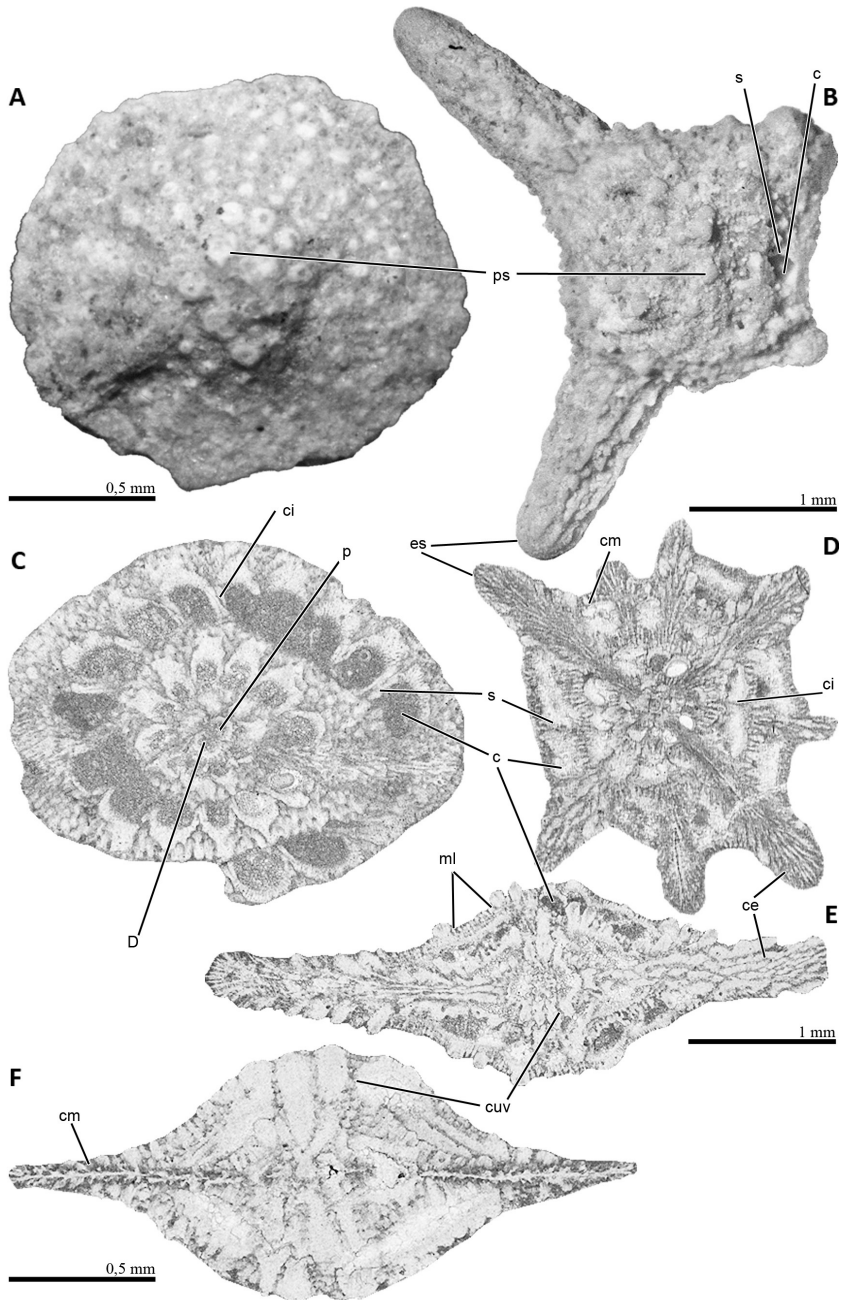


FIG. 1. A, C y F, *S. cataluniensis*: A) Vista externa, se observan las pústulas con su disposición radial y disminución de tamaño hacia la periferia; C) Sección subecuatorial donde se observa las ramificaciones arborescentes de los canales intraseptales; F) Sección subaxial obsérvase los canales marginales con morfología simétricas; B, D y E, *S. calcitrapoides*: B) Vista externa con las espinas (dos de ellas seccionadas) y las pústulas dispuestas de manera, aparentemente, caótica; C) Sección ecuatorial; E) Sección subaxial. D: Deuteroconcha; c: cámara; ce: canales ecuatoriales; ci: canales intraseptales; cm: canales marginales; cuv: canales umbilicales verticales; es: espinas; ml: sistema de mallas laterales; p: Protoconcha; ps: pústulas; s: septo.

la cuarta vuelta. El interior de la concha contiene un sistema de canales envolvente muy complejo que se puede apreciar en diferentes secciones. En la sección ecuatorial se observa un crecimiento planispiral con espinas en la periferia y, en el interior de ellas canales ecuatoriales anastomosados. A la vez, las cámaras se rodean por canales intraseptales, que enlazan con los canales marginales y, perpendicularmente a estos, conectan con los canales ecuatoriales, que adquieren un gran desarrollo en las espinas. En la sección axial, se observa las espinas con los canales ecuatoriales anastomosados, canales umbilicales verticales entre las pústulas y el sistema de mallas laterales.

*S. calcitrapoides* está presente, además de en la localidad tipo (Maastricht), en sedimentos de edad Campaniense superior-Maastrichtiense inferior del Pirineo; sin embargo, los especímenes de ambas localidades no presentan ningún tipo de diferencia.

#### ***Siderolites denticulatus* Douvillé 1906**

Esta especie no ha sido encontrada en los sedimentos pirenaicos por lo que no se ha incluido en esta revisión. Para las características estructurales de *S. denticulatus* véase Wannier 1980 y 1983.

#### ***Siderolites cataluniensis* Wannier, 1980 (FIG. 1: A, C y F)**

Concha lenticular abombada con periferia circular y quilla más o menos desarrollada. El diámetro exterior medio de la concha adulta es alrededor de 2,5 mm y en la superficie contiene numerosas pústulas concéntricas, dispuestas radialmente y que disminuyen de tamaño hacia la periferia. El diámetro medio del prolóculo es de 53,6 µm. Se cuentan de 7-9 cámaras en la primera vuelta, de 13-17 en la segunda y más 20 en la tercera. El sistema de canales envolvente presenta, en sección ecuatorial, canales intraseptales que comunican con un sistema de canales ramificado y arborescente, los cuales envuelven la cámara y comunican con el exterior. En sección axial, los sucesivos canales marginales aparecen muy marcados en el plano ecuatorial, lo que da lugar a una morfología simétrica. Los canales umbilicales verticales son ramificados.

La ausencia de espinas o un borde dentado permite diferenciarlo externamente de *S. calcitrapoides* y *S. denticulatus*, respectivamente. Internamente se diferencia de *S. calcitrapoides* por la ausencia de un sistema de mallas laterales y canales ecuatoriales. Una ramificación arborescente de los canales intraseptales y los canales umbilicales verticales hace aumentar el grosor de la concha, que es mayor que en

*S. calcitrapoides*. La especie *S. cataluniensis* se ha encontrado únicamente en la Cuenca Pirenaica (Campaniense superior- Maastrichtiense inferior).

#### **Conclusiones**

Se han establecido las diferencias morfoestructurales entre dos especies del género *Siderolites*: *S. calcitrapoides* y *S. cataluniensis*. El primero está caracterizado por una concha lenticular con desarrollo de espinas y canales ecuatoriales. Las espinas presentan canales ecuatoriales anastomosados. Por el contrario, *S. cataluniensis* se distingue por una quilla bien marcada, un mayor desarrollo de los canales marginales con morfología simétrica y canales umbilicales ramificados.

#### **Agradecimientos**

Este trabajo se ha realizado con la financiación del Ministerio de Ciencia e Innovación, proyecto CGL2009-08371.

#### **Referencias**

- Arni, P. (1932). Ein neue *Siderolites* Spezies (*S. heraclea*) (aus dem Senom von Eregli an der kleinasiatischen Schwarzmeerküste) und Versuch einer Bereinigung der Gattung. *Eclogae Geologicae Helvetica* 25: 199-222.
- Douvillé, H. (1906). Évolution et echaînement des Foraminifères. *Bulletin de la Société Géologique de France* 4(6): 588-602.
- Douvillé, H. (1910). La craie et le Tertiaire des environs de Royan. *Bulletin de la Société Géologique de France* 4(10): 51-61.
- Finlay, H.J. (1939). New Zealand Foraminifera: Key species in stratigraphy. *Transactions of the Royal society of New Zealand* 69(3): 309-329.
- Lamarck, J.B. (1801). *Système des animaux sans vertèbres*. Paris: The Autor. 432 pp.
- Smout, A.H. (1955). Reclassification of the Rotaliidae (Foraminifera) and two new Cretaceous forms resembling *Elphidium*. *J. Washington Acad. Sci.* 45: 201-210.
- Wannier, M. (1980). La structure des *Siderolites*, foraminifères du Crétacé supérieur. *Eclogae Geologicae Helvetica* 73(3): 1009-1029.
- Wannier, M. (1983). Evolution, biostratigraphie et systématique des *Siderolites* (foraminifères). *Revista Española de Micropaleontología* 15(1): 5-37.

# PRIMER REGISTRO DE AVETOICHNUS LUISAE UCHMAN & RATTAZZI, 2011 EN LA PENÍNSULA IBÉRICA: IMPLICACIONES PALEOAMBIENTALES

Rodríguez-Tovar, F.J.<sup>1</sup>, Uchman, A.<sup>2</sup> & Molina, E.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, E-18002 Granada, España; fjrtovar@ugr.es

<sup>2</sup> Institute of Geological Sciences, Jagiellonian University, PL-30-063, Cracovia, Polonia; alfred.uchman@uj.edu.pl

<sup>3</sup> Departamento de Ciencias de la Tierra, IUCA, Universidad de Zaragoza, E-50009, Zaragoza, España; emolina@unizar.es

## Resumen

Recientemente, el icnogénero *Avetoichnus* y su correspondiente icnoespecie tipo *Avetoichnus luisae* Uchman & Rattazzi, 2011 han sido definidos en base, fundamentalmente, a registros cenozoicos de Italia y Polonia. Se trata de una traza horizontal o subhorizontal, compleja, con una estructura helicoidal (espiral) atravesada en su parte central por un tubo simple, recto o ligeramente curvado. *Avetoichnus* es considerada como una traza compleja de cultivo/trampa (*agrichnia*) no grafoglíptica, generada probablemente por poliquetos (anélidos) y en menor medida por enteropneustos (hemiscordados). En este trabajo se describe material complementario procedente de sedimentos del Paleoceno y Eoceno del Norte de España (perfiles de Zumaia y Gorrondatxe), que representa el primer registro de esta icnoespecie en la Península Ibérica. Los ejemplares estudiados se ajustan a los rasgos del material tipo de la icnoespecie, de manera que pueden ser de gran interés para completar su caracterización.

**Palabras clave:** *Avetoichnus luisae*, Paleoceno, Eoceno, Zumaia, Gorrondatxe

## Abstract

Recently, the new ichnogenus *Avetoichnus* and the corresponding type icnoespecies *Avetoichnus luisae* Uchman & Rattazzi, 2011 were defined mainly based on cenozoic specimens from Italy and Poland. *Avetoichnus lusitae* is a complex trace fossil, horizontal or subhorizontal, with helical spiral string around a simple, straight or slightly curved core. The structure is interpreted as a non-graphoglyptid *agrichnion* generated probably by polychaetes, and less probably by enteropneusts. Here we describe complementary occurrences of Paleocene and Eocene sediments from the North of Spain (Zumaia and Gorrondatxe sections), representing the first record of this icnoespecies in the Iberian Peninsula. The studied specimens accord with the features of the type material from the icnoespecies, revealing its interest to complement the definition of the type icnoespecies.

**Keywords:** *Avetoichnus luisae*, Paleocene, Eocene, Zumaia, Gorrondatxe



## Introducción

Recientemente ha sido descrita e interpretada una nueva traza fósil, el icnogénero *Avetoichnus* y su especie tipo *Avetoichnus luisae* (Uchman & Rattazzi, 2011) a partir de registros en sedimentos profundos del dominio Alpino. La traza ocurre en materiales cenozoicos, con un rango estratigráfico entre el Paleoceno terminal y el Oligoceno inferior, y ha sido registrada, fundamentalmente, en secciones de los Apeninos (Italia) y Cárpatos (Polonia), aunque de manera preliminar se ha mencionado su registro puntual en otras localidades del Norte de España y Norte de Turquía. En este trabajo se describe el primer registro de *Avetoichnus luisae* en la Península Ibérica, su localización, relación con las facies y contexto deposicional.

### *Avetoichnus luisae* Uchman & Rattazzi, 2011

La nueva icnoespecie *Avetoichnus luisae* hace referencia a una traza compleja, de pequeño tamaño, horizontal a subhorizontal, que se enrolla alrededor de un tubo simple recto o ligeramente curvado (Uchman & Rattazzi, 2011). Posee una longitud superior, en la mayoría de los casos, a 25 mm pero raramente excede de los 42 mm, y mayoritariamente una anchura entre 2 y 4 mm. Aparece como dos filas de puntos ovales o circulares (diámetro de 1 a 2.5 mm) distribuidos en posición alternante a lo largo de un eje central, horizontal a subhorizontal, recto o ligeramente curvado. Esta disposición representa la sección de una traza horizontal helicoidal cuyas vueltas se distancian 2-3 mm. El número de vueltas en la espira es de 6 a 10, y excepcionalmente supera las 20.

La nueva icnoespecie se ha propuesto a partir del estudio de 21 especímenes procedentes de sedimentos cenozoicos (Paleoceno terminal y el Oligoceno inferior) de los Apeninos (Italia) y los Cárpatos (Polonia), así como de observaciones complementarias puntuales en el Norte de España y Norte de Turquía. Se reconoce fundamentalmente en superficies de los materiales finos de capas turbidíticas o en lutitas o en la transición entre arenas turbidíticas y lutitas. De acuerdo con la asociación de trazas con las que se registra y sus relaciones de corte puede interpretarse como una traza perteneciente a un nivel (*tier*) medio similar al ocupado por *Planolites* y *Palaeophycus* y más somero que el ocupado por *Chondrites* y *Trichichnus*.

Aparece junto con trazas propias de las icnofacies de *Nereites*, típicas de ambientes batiales. La comparación con trazas similares permite asignar como su probable productor a poliquetos (anélidos) y en menor medida a enteropneustos (hemiacordados). Su interpretación funcional no es sencilla aunque se propone un comportamiento de cultivo/trampa (*agrichnia*) en respuesta a la alta competición por el alimento existente en ambientes profundos durante el Paleógeno (Uchman & Rattazzi, 2011).

### *Avetoichnus luisae* en la Península Ibérica

Varios ejemplares de *Avetoichnus luisae* han sido registrados, por primera vez, en la Península Ibérica, en los perfiles de Zumaia y Gorrondatxe (Norte de España). La sección de Zumaia (N43°17.98', W002°15.63'), está formada por una sucesión continua de sedimentos desde el Santoniense hasta la parte superior del Eoceno inferior, caracterizada en el intervalo del límite Paleoceno/Eoceno por una alternancia rítmica de calizas hemipelágicas, y calizas margosas y margas, con numerosas intercalaciones de finas capas de turbiditas.

Los sedimentos correspondientes al Paleoceno superior y Eoceno inferior se depositaron en áreas alejadas de costa de la Cuenca Pirenaica, cerca del límite entre los ambientes batial medio e inferior, a unos 1000 m de profundidad (Rodríguez-Tovar et al., 2011). La sección de Gorrondatxe (N43°23', W003°01') está compuesta por una sucesión del Eoceno inferior-medio, de 700 m de espesor, caracterizada por depósitos carbonatados hemipelágicos, entre los que se intercalan intervalos turbidíticos de diferente espesor (Rodríguez-Tovar et al., 2009, 2010). Durante el Eoceno el área fue parte de un estrecho golfo marino abierto hacia el noroeste al Océano Atlántico con una profundidad de unos 1500 m.

En el perfil de Zumaia se han estudiado 4 ejemplares; 3 reconocidos en el afloramiento y uno en sección pulida. Se han recolectado, fundamentalmente, a techo de una capa margoso-calcárea de carácter turbidítico, en la parte superior del Paleoceno, justo debajo del límite Paleoceno/Eoceno (Rodríguez-Tovar et al., 2011). Se trata de trazas horizontales, rectas, helicoidales, con una anchura entre 0,35 y 5 mm y al menos 25 mm de longitud, registradas como zigzags densamente espaciados cuyas vueltas se distancian entre 1.5

y 3,5 mm (figuras 4C y D en Rodríguez-Tovar et al., 2011). Se han diferenciado entre 6 y 8 vueltas helicoidales en 20 mm. Aparece asociada a abundantes *Planolites*, *Chondrites* y *Thalassinoides*, aunque ocasionalmente también se reconocen *Zoophycos* y *Scolicia*.

En el perfil de Gorrondatxe se han reconocido 3 ejemplares directamente en el afloramiento, a techo de capas margosas turbidíticas del Ypresien superior (Eoceno inferior) cerca del límite Ypresien/Luteciense. Se registran como estructuras horizontales, rectas, helicoidales, con una anchura de 2,5-3,5 mm, compuestas de puntos ovales en posición alternante, densamente espaciados, con un diámetro de 1,5 mm (*Helicodromites* isp. en figuras 5G y H en Rodríguez-Tovar et al., 2010). Al menos una docena de vueltas helicoidales se reconocen en una distancia de 20 mm. En este perfil se asocia a una gran diversidad de trazas fósiles típicas de las icnofacies de *Nereites* (Rodríguez-Tovar et al., 2009, 2010).

### Conclusión

Los primeros ejemplares de *Avetoichnus luisae* registrados en la Península Ibérica (perfiles de Zumaia y Gorrondatxe, Norte de España) poseen características en el rango de las diagnósticas de la nueva especie, definida, fundamentalmente, con ejemplares procedentes de los Apeninos (Italia) y Cárpatos (Polonia). Se trata de trazas horizontales, rectas, helicoidales, con una anchura entre 2,5 y 5 mm, compuestas de puntos ovales en posición alternante, densamente espaciados, con un diámetro de 1,5 mm. Se han diferenciado entre 6 y 12 vueltas helicoidales en una distancia de 20 mm. Se registra en capas margosas y margoso calcáreas de carácter turbidítico, de edad Paleoceno superior – Eoceno inferior, asociada a trazas típicas de las icnofacies de *Nereites*; el contexto ecológico y deposicional es similar al interpretado para la especie tipo. Estos datos suponen un registro complementario, de gran interés, para completar la caracterización de *Avetoichnus luisae*.

### Agradecimientos

La investigación de F.J. Rodríguez-Tovar ha sido financiada a través de los proyectos CGL2005-01316/BTE, CGL2008-03007/CLI y RNM-

3715, y del grupo RNM-178. E. Molina ha recibido soporte económico del proyecto CGL2007-63724/BTE, y A. Uchman de los fondos de la Jagiellonian University.

### Referencias

- Rodríguez-Tovar, F.J., Uchman, A., Payros, A., Orue-Etxebarria, X., Apellaniz, E. & Molina, E. (2009): Ichnological analysis through the Ypresian/Lutetian boundary interval at the Gorrondatxe section. In *The Ypresian/Lutetian Transition in the Gorrondatxe Beach (Getxo, Western Pyrenees): Review, Recent Advances and Future Prospects* (eds. X. Orue-Etxebarria, A. Payros, F. Caballero, E. Molina, E. Apellaniz and G. Bernaola), pp. 165-171. Bilbao.
- Rodríguez-Tovar, F.J., Uchman, A., Payros, A., Orue-Etxebarria, X., Apellaniz, E. & Molina, E. (2010). Sea-level dynamics and palaeoecological factors affecting trace fossil distribution in Eocene turbiditic deposits (Gorrondatxe section, N Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 285: 50-65.
- Rodríguez-Tovar, F.J., Uchman, A., Alegret, L. & Molina, E. (2011). Impact of the Paleocene-Eocene Thermal Maximum on the macrobenthic community: Ichnological record from the Zumaia section, northern Spain. *Marine Geology* 282: 178-187.
- Uchman, A. & Rattazzi, B. (2011). The new complex helical trace fossil *Avetoichnus luisae* igen. n. et isp. n. from the Cainozoic deep-sea sediments of the Alpine realm: a non-graphoglyptid mid-tier agrichnion. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* 260: 319-330.



## EL REPRESENTANTE MÁS ANTIGUO DEL GÉNERO NESIOTITES (MAMMALIA, SORICIDAE) EN LAS ISLAS BALEARES, MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL

Rofes, J.<sup>1,2</sup>, Bover, P.<sup>3,4</sup>, Cuenca-Bescós, G.<sup>2</sup> & Alcover, J.A.<sup>3,4</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias de la Tierra, Universidad del País Vasco. Calle Sarrienea s/n, 48940, Leioa, España; juan.rofes@ehu.es

<sup>2</sup> Grupo Aragosaurus, Área de Paleontología, Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, 50009, Zaragoza, España; cuencag@unizar.es

<sup>3</sup> Institut Mediterrani d'Estudis Avançats, Cr Miquel Marqués 21, 07190 Esporles, Mallorca, Islas Baleares, España; jaalcover@imedea.uib-csic.es, perebover@imedea.uib-csic.es

<sup>4</sup> Research Associate, Division of Vertebrate Zoology/Mammalogy, American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street, 10024, New York, USA

### Resumen

Se describe el sorícido más antiguo de las Islas Baleares (Plioceno inicial), que resulta ser también el más antiguo representante del género *Nesiotites* conocido hasta la fecha. Fue hallado en una brecha fosilífera cercana al Caló d'en Rafelino (Mallorca). La nueva especie combina caracteres dentales primitivos con un gran tamaño relativo, y forma parte del conjunto faunístico que llegó a Mallorca durante la Crisis de Salinidad del Mesiniense.

**Palabras clave:** nueva especie, Caló d'en Rafelino, Mallorca, Plioceno, Crisis de Salinidad del Mesiniense

### Abstract

We describe the earliest soricid from the Balearic Islands (earliest Early Pliocene), which also happens to be the earliest representative of the genus *Nesiotites* known to date. It comes from a fossiliferous bone breccia near to Caló d'en Rafelino (Mallorca). The new species combines primitive dental traits with a relatively large size, and it integrates the faunal assemblage that arrived to Mallorca during the Messinian Salinity Crisis.

**Keywords:** new species, Caló d'en Rafelino, Mallorca, Pliocene, Messinian Salinity Crisis

## Introducción

El género *Nesiotites* fue erigido en 1945 por Dorothea M. A. Bate para incluir tres especies de musarañas (Mammalia, Soricidae) del Pleistoceno Tardío: *Nesiotites hidalgo* Bate, 1945, de Mallorca y Menorca, *N. corsicanus* Bate, 1945, de Córcega, y *N. similis* (Hensel 1855) de Cerdeña.

Reumer (1979) describió *Nesiotites ponsi*, del Plioceno Tardío de Mallorca, que se diferencia de *N. hidalgo* por su pequeño tamaño y por la presencia de cuarto antemolar en todos los individuos. Pons-Moyà y Moyà-Solà (1980) describieron *Nesiotites meloussae*, del Pleistoceno Temprano de Menorca, postulando la existencia de un linaje independiente en esta isla. Reumer (1982) rechazó la existencia de tal linaje y consideró *N. meloussae* como un nombre válido para su previamente descrito *N. ex interc. ponsi-hidalgo*, del Pleistoceno Temprano de Mallorca. Esta especie ha sido referida también como *Nesiotites aff. ponsi* por Alcover et al., (1981) y otros autores. La opinión más generalizada es considerar *Nesiotites* como un derivado insular de *Asoriculus gibberodon* Petényi, 1864 (Esu & Kotsakis 1980; Reumer, 1984; Masini & Sarà 1998; Pons-Monjo et al., 2010). Siguiendo a Van der Made (1999) y Van der Geer et al. (2010), mantenemos *Nesiotites* como un género restringido a las Islas Baleares. *Nesiotites similis* y *N. corsicanus* serán referidos como *Asoriculus similis* y *A. corsicanus* de aquí en adelante.

## Yacimiento

La brecha fosilífera de la que procede el resto estudiado se localiza en la costa oeste de Mallorca, cerca del Caló d'en Rafelino, en el municipio de Manacor. La evidencia estratigráfica y paleontológica indica una cronología del Plioceno Temprano (Bover et al., 2010). La fauna de mamíferos (Bover et al., 2008, 2010; Quintana et al., 2010), en concreto, sugiere que la colonización ocurrió durante la Crisis de Salinidad del Mesiniense (5,6-5,32 Ma *sensu* Krijgsman et al., 1999). El conjunto faunístico de Caló d'en Rafelino no ha sido previamente registrado en Mallorca. Además del soricido aquí estudiado, este yacimiento contiene restos de otros cuatro mamíferos, varios reptiles, un ave y algunos dientes de pez (Bover et al., 2010; Bailon et al., 2010; Quintana et al., 2010).

## Material y métodos

El espécimen se extrajo de la brecha fosilífera mediante un tratamiento de ácido acético, y fue posteriormente consolidado. En lo que se refiere a la nomenclatura anatómica y las medidas seguimos los criterios de Reumer (1984) y Rabeder (1972). Para el análisis morfométrico se utilizó el programa estadístico PAST v2.01 (Hammer et al., 2001).

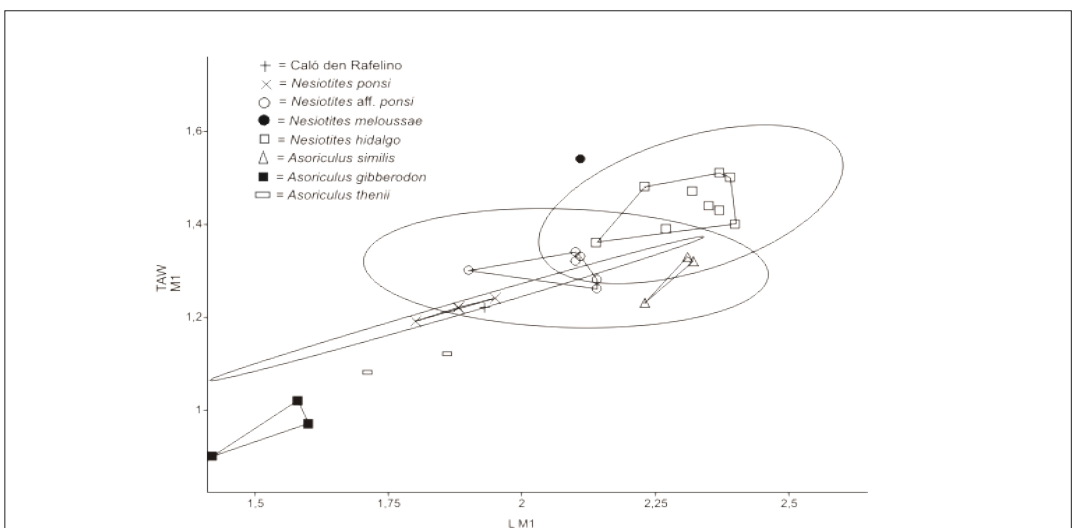


FIG. 1. Análisis bivariante de las medidas L y TAW del m1.

## Descripción

Se trata de una especie de *Nesiotites* con dimensiones dentales cercanas a las de *N. ponsi*, pero con cuerpo mandibular tan grande como el de *N. aff. ponsi*. A diferencia de *N. ponsi*, *N. aff. ponsi* y *Asoriculus similis*, no tiene cúspides accesorias en las crestas oblicuas del primer y segundo molares, característica que asemeja esta forma a *A. gibberodon*. La cúpula y la cresta sobre la cuenca posterolingual del p4 (ausentes en *A. gibberodon*) no son tan conspicuas como en *N. aff. ponsi* o *N. hidalgo*. Los cíngulos labial y lingual de los dientes inferiores son, comparativamente, más anchos y más pronunciados que en el resto de especies de *Nesiotites*. El cíngulo labial de los molares inferiores (al igual que en *A. gibberodon*) no es tan ondulado como en *N. ponsi*, *N. aff. ponsi* y *N. hidalgo*. Los dientes tienen pigmento anaranjado en la punta de las coronas. El foramen mentoniano está ligeramente más adelantado que en el resto de especies de *Nesiotites*.

## Morfometría

### (a) Medidas (mm)

Lp4 = 1,46, Wp4 = 1,01, Lm1 = 1,93, TRWm1 = 1,1, TAWm1 = 1,22, Lm2 = 1,72, TRWm2 = 1,16, TAWm2 = 1,1, Lm3 = 1,29, Wm3 = 0,73, Lm1-m3 = 4,68, Hm1 = 1,93, Hm2 = 1,79.

### (b) Análisis morfométrico

Elementos incluidos en el análisis: m1, m2, m3 y el cuerpo mandibular. Medidas usadas como variables: largo (L), anchura del talónido (TAW), para los molares inferiores; altura (H) para la mandíbula. Se ha comparado el espécimen de Caló d'en Rafelino (CDR, de aquí en adelante) con todas las especies de *Nesiotites* y *Asoriculus* que tienen estas medidas disponibles en colecciones de referencia (Institut Mediterrani d'Estudis Avançats, Universidad de Zaragoza), y en la literatura.

La figura 1 (FIG.1) muestra los resultados del análisis bivariante llevado a cabo con las medidas L y TAW del m1. El espécimen de CDR cae muy cerca del polígono que incluye los especímenes disponibles de *Nesiotites ponsi*. También dentro de la elipse del 95% de confianza de *Nesiotites aff. ponsi*, pero relativamente lejos del polígono de este taxón.

El análisis de componentes principales (PCA) (FIG. 2) llevado a cabo con las medidas de los dientes inferiores y la mandíbula (Lm1, TAWm1, Hm2 y Lm1-m3) muestra mayor afinidad morfométrica entre el espécimen de CDR y *N. aff. ponsi*, que entre aquel y *N. ponsi*, a pesar de caer dentro de las elipses del 95% de confianza de ambos.

Los resultados combinados de los análisis bivariante y multivariante (PCA) son consistentes con la asignación del espécimen de CDR a una nueva especie, cercana en dimensiones dentales a *Nesiotites ponsi*, pero con tamaño mandibular comparable al de *N. aff. ponsi*.

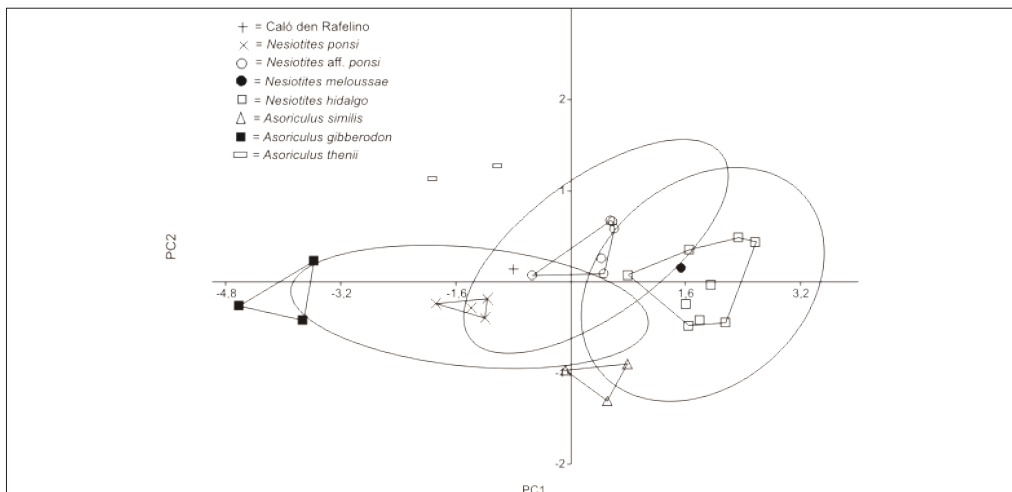


FIG. 2. Análisis de componentes principales (PCA) mostrando la contraposición de los elementos 1 y 2. Las medidas de los dientes inferiores y la mandíbula usadas son: Lm1, TAWm1, Hm2 y Lm1-m3.

## Discusión y conclusiones

Los caracteres morfológicos del espécimen de Caló d'en Rafelino son, en nuestra opinión, suficientes para diferenciarlo de las especies de *Nesiotites* descritas hasta hoy. El aspecto general de los dientes inferiores no difiere demasiado del típico de *Nesiotites*, pero presenta ciertos rasgos que lo relacionan más cercanamente con *Asoriculus gibberodon*, su supuesto ancestro, que cualquier otro representante del género. Por lo tanto, el sorícido de CDR sería el más antiguo representante del género *Nesiotites* registrado hasta la fecha.

El espécimen de CDR combina caracteres dentales primitivos con un tamaño relativamente grande. Estas dimensiones son mayores que las esperadas para una forma intermedia entre *A. gibberodon* y *N. ponsi*.

Además de este nuevo sorícido, el conjunto faunístico de Caló d'en Rafelino incluye a los primeros representantes de los géneros *Myotragus* e *Hypolagus* (*M. palomboi* y *H. balearicus*, respectivamente) de las Islas Baleares, junto con un nuevo género y especie de cricétido y una especie de glírido, ambos aún por describir (Bover et al., 2008, 2010; Quintana et al., 2010). Todos estos taxones endémicos muestran los efectos de la insularidad en mayor o menor medida. El tamaño relativamente grande y las peculiaridades morfológicas del espécimen de CDR no son una excepción. El conjunto faunístico de este depósito representa la evidencia más temprana de la fauna que llegó a Mallorca durante la Crisis de Salinidad del Mesiniense.

## Agradecimientos

Juan Rofes tiene un contrato post doctoral "Juan de la Cierva" del Ministerio de Ciencia e Innovación. Pere Bover tiene un contrato JAE-DOC (CSIC) del programa "Junta para la Ampliación de Estudios". Esta comunicación está incluida en el Proyecto CGL2010-17889 de la Dirección general de Investigación (Ministerio de Educación y Ciencia). Gracias al Proyecto Atapuerca, CGL2009-12703-C03-03, del Ministerio de Ciencia e Innovación; y a los Proyectos UNESCO 07/01, 09/01 y EHU10/32 de la Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, por la ayuda económica prestada.

## Referencias

- Alcover, J.A., Moyà-Solà, S. & Pons-Moyà, J. (1981). *Les quimeres del passat. Els vertebrats fòssils del Pliocè-Quaternari de les Balears i Pitiüses*. Palma de Mallorca: Moll. 261 pp.
- Bailon, S., Bover, P., Quintana, J. & Alcover, J.A. (2010). First fossil record of *Vipera Laurenti* 1768 "Oriental vipers complex" (Serpentes: Viperidae) from the Early Pliocene of the Western Mediterranean islands. *Comptes Rendus Palevol* 9: 147-154.
- Bate, D.M.A. (1945). Pleistocene shrews from the larger Western Mediterranean Islands. *The Annals and Magazine of the Natural History Series* 11: 738-769.
- Bover, P., Quintana, J. & Alcover, J.A. (2008). Three islands, three worlds: Paleogeography and evolution of the vertebrate fauna from the Balearic Islands. *Quaternary International* 182: 135-144.
- Bover P., Quintana, J. & Alcover, J.A. (2010). A new species of *Myotragus* Bate, 1909 (Artiodactyla, Caprinae) from the Early Pliocene of Mallorca (Balearic Islands, western Mediterranean). *Geological Magazine* 147: 871-885.
- Esu, D. & Kotsakis, T. (1980). Paleobiogeografia dei vertebrati e dei molluschi continentali del Terziario e del Quaternario della Sardegna. *Lavori della Società Italiana di Biogeografia* 8: 53-82.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Version 2.01. *Palaentologia Electronica* 4(1): 9p, 3.76 MB.
- Hensel, R.F. (1855). Beiträge zur Kenntnis fossiler Säugetiere Insectenfresser und Nagetiere der Diluvialformation. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 7: 458-501.
- Krijgsman, W., Hilgen, F.J., Raffi, I., Sierro, F.J. & Wilson, D.S. (1999). Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature* 400: 652-655.
- Masini, F. & Sarà, M. (1998). *Asoriculus burgioi* sp. nov. (Soricidae, Mammalia) from the Monte Pellegrino faunal complex (Sicily). *Acta Zoologica Cracoviensia* 41: 111-124.
- Petényi, S.J. (1864). A beremendi mézskobánya természetrajz és öslénytanilag leírva. *Hátrahagyott Munkái Magyar Tudományos Akademia* 1: 35-81.
- Pons-Monjo, G., Furió, M. & Moyà-Solà, S. (2010). The genus *Nesiotites* (Soricidae, Insectivora, Mammalia) in the Balearic Islands: state of the art. *Ci-daris* 30: 253-258.
- Pons-Moyà, J. & Moyà-Solà, S. (1980). Nuevo representante del género *Nesiotites* Bate, 1944; *Nesioti-*

- tes *meloussae* nov. sp. (Insectivora. Soricidae) de los rellenos cársticos del Barranc de Binigaus (Es Mercadal, Menorca). *Endins* 7: 53-56.
- Quintana, J., Bover, P., Alcover, J.A., Agustí, J. & Bailon, S. (2010). Presence of *Hypolagus* Dice, 1917 (Mammalia, Lagomorpha) in the Neogene of the Balearic Islands (Western Mediterranean): Description of *Hypolagus balearicus* nov. sp. *Geobios* 43: 555-567.
- Rabeder, G. (1972). Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundshheim (Niederrösterreich). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 76: 375-474.
- Reumer, J.W.F. (1979). On two new micromammals from the Pleistocene of Mallorca. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B* 82: 473-482.
- Reumer, J.W.F. (1982). Some remarks on the fossil vertebrates from Menorca, Spain. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B* 85: 77-87.
- Reumer, J.W.F. (1984). Ruscinian and Early Pleistocene Soricidae. *Geological Survey Professional Paper* 565: 1-74.
- Van der Made, J. (1999). Biogeography and stratigraphy of the Mio-Pleistocene mammals of Sardinia and the description of some fossils. In *Elephants have a snorkel! Papers in honour of Paul Y. Sondaar* (eds. J.W.F. Reumer & J. De Vos). *Deinsea* 7: 337-360.
- Van der Geer, A., Lyras, G., De Vos, J. & Dermitzakis, M. (2010). *Evolution of island mammals. Adaptation and extinction of placental mammals on Islands*. London: Wiley-Blackwell.





# INTERPRETACIONES PRELIMINARES SOBRE LA LOCOMOCIÓN DE *ANCHOMOMYS FRONTANYENSIS* (ADAPOIDEA, PRIMATES) A PARTIR DEL ESTUDIO MORFOLÓGICO DEL PRIMER METATARSO

Roig, I.<sup>1</sup> & Moyà-Solà, S.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona; imma.roig@icp.cat

<sup>2</sup> ICREA a l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona; salvador.moya@icp.cat

## Resumen

Se ha analizado el proceso peroneal del primer metatarso de *Anchomomys frontanyensis* (Adapoi-dea, Primates) a fin de inferir su locomoción. *Anchomomys* posee un proceso muy bien desarrollado y proporcionalmente grande, tal y como aparece en muchos prosimios actuales. Nuestros resultados muestran que la longitud del proceso de *Anchomomys* podría estar relacionada con su pequeño tamaño (120 g) y la presencia de un pie prensor con gran capacidad para la abducción del hálux. Además, su grosor podría indicar cierta actividad de salto, aunque en menor frecuencia. En conclusión, de acuerdo con la morfología del primer metatarso, y a pesar del pequeño tamaño de *Anchomomys*, parece que su patrón de locomoción fue parecido al que hoy encontramos en prosimios generalistas, como algunos lémures actuales.

**Palabras clave:** *Anchomomys*, Adapoidea, proceso peroneal, comportamiento locomotor

## Abstract

We perform an analysis of the peroneal process of the first metatarsal of *Anchomomys frontanyensis* (Adapoi-dea, Primates) in order to infer its locomotor behavior. *Anchomomys* possesses a first metatarsal with a well-developed and proportionally large peroneal process like most living prosimians. The long peroneal process of *Anchomomys* may be related to its small body size (120 gr.) and to the presence of a grasping foot with a high degree of hallucal abduction. The thickness of the peroneal process may indicate some leaping activity, although in a lower frequency. Concluding, according to the morphology of the first metatarsal and in spite of its very small size, *Anchomomys* locomotor behavior may be similar to the generalist pattern of extant lemurs.

**Keywords:** *Anchomomys*, Adapoidea, peroneal process, locomotor behavior

## Introducción

Estudios recientes (Jacobs et al., 2009) revelan que, entre los prosimios, la presencia de un proceso peroneal bien desarrollado en el primer metatarso podría estar relacionada con el hecho de tener un elevado grado de abducción del hálux, sugiriendo así que un incremento del brazo de palanca para el músculo peroneo lateral largo en un pie con una gran abducción fisiológica del hálux resulta efectivo en movimientos de eversión y para resistir la inversión (Boyer et al., 2007). Del mismo modo, también indica la existencia de un comportamiento locomotor trepador-saltador actuando como punto de apoyo para reducir la tensión que actúa en la articulación entocuneiforme-primer metatarso en el momento de reposo justo después del salto (Szalay & Dagosto, 1988). En términos generales, la longitud relativa del proceso peroneal tiene mayor correlación con el ángulo de abducción fisiológica y la masa corporal, mientras que el grosor del proceso tiene mayor correlación con la frecuencia de salto. *Anchomomys fron-*

*tanyensis* es un pequeño primate adapoideo del Eoceno Medio (MP14-15, Robiaciense medio), encontrado en el yacimiento de Sant Jaume de Frontanyà 3C (Barcelona, España; Marigó et al., 2011). Este pequeño primate poseía un primer metatarso muy bien desarrollado, con un proceso peroneal proporcionalmente largo, de forma similar a la que encontramos en los prosimios actuales. En este trabajo se ha realizado el análisis del proceso peroneal del primer metatarso de *Anchomomys*, siguiendo la metodología de Jacobs et al. (2009), a fin de poder inferir algunos aspectos del comportamiento locomotor de este pequeño primate.

## Materiales y métodos

Para llevar a cabo el estudio morfométrico del proceso peroneal, se utilizó una base de datos que incluye 3 adapoideos, 4 omómidos, 8 lorísidos, 13 lemúridos, 36 antropoideos (de los cuales 20 son platirrinios, 9 catarrinos y 5 homínidos), 2 társidos y una tupaya. La muestra total de primates consis-

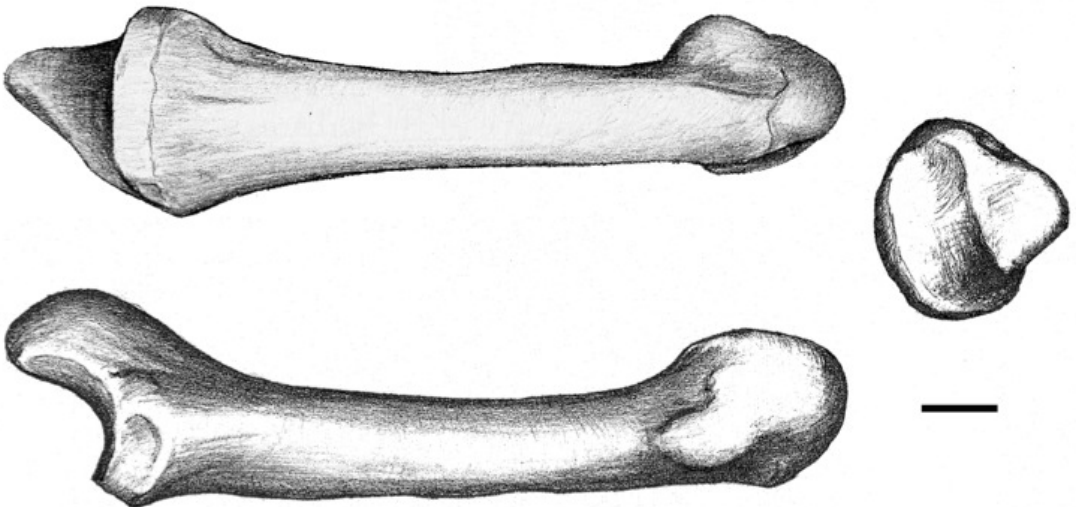


FIG. 1. Dibujo del primer metatarso derecho de *Anchomomys frontanyensis* (IPS7710) del yacimiento de Sant Jaume de Frontanyà 3C. Arriba: vista plantar; abajo: vista medial; derecha: vista proximal. Escala: 1mm. Dibujo original: Marta Palmero.

te en 180 individuos, 73 de los cuales fueron directamente medidos; los datos de los 107 restantes fueron obtenidos de la base de datos de Jacobs et al. (2009). En la muestra de adapoideos se incluyó un único metatarso entero (IPS7710) (FIG.1) y 5 fragmentos proximales (IPS7716, 7697, 7721, 7738, 7805) de *Anchomomys frontanyensis* de Sant Jaume de Frontanya 3C. Se tomaron 5 medidas lineares de cada metatarso, para poder obtener el grosor relativo del proceso peroneal (RPT) y la longitud del proceso peroneal (RPL). RPT y RPL se calcularon dividiendo las medidas lineares de anchura y longitud del proceso entre la media geométrica de las cinco variables lineares. El ángulo entre la superficie articular proximal y la base medial del eje del primer metatarso también fue tomado como una aproximación de la abducción fisiológica del hálux (Boyer et al., 2007). La masa corporal de *Anchomomys* se infirió recientemente en 120 g (Moyà-Solà et al., enviado). El resto de masas corporales se obtuvieron de Smith & Jungers (1997) y de Fleagle (1999). Se caracterizaron también 6 categorías locomotoras descritas por Jacobs et al. (2009) basadas en la frecuencia rela-

tiva de salto, con respecto a otros modos de locomoción. Dada la diferencia de tamaño muestral de cada grupo considerado en este estudio, se llevó a cabo un análisis de estadística no paramétrica, usando el programa estadístico Statistica 9.

## Resultados

Las diferencias en RPT y RPL entre los distintos grupos locomotores y filogenéticos fueron testadas usando el test no paramétrico de Kruskal-Wallis (TABLA 1). Además, los coeficientes de correlación no paramétricos (rho de Spearman) se llevaron a cabo con RPT, RPL y la frecuencia de salto, el ángulo de abducción fisiológica y la masa corporal entre los diferentes grupos filogenéticos (TABLA 2).

Los resultados del test de Kruskal-Wallis (TABLA 1) muestran que sólo en los antropoideos existe una diferencia significativa entre los grupos locomotores para RPL. Sin embargo, los prosimios son el único grupo filogenético analizado que no evidencia diferencias significativas entre los distintos grupos locomotores para RPT. En los

	RPL			RPT		
	g.l	c <sup>2</sup>	p	g.l	c <sup>2</sup>	p
Lorísidos	3	5,867	0,118	3	8,000	0,046*
Lemúridos	2	0,258	0,879	2	7,635	0,022*
Prosimios	3	5,433	0,143	3	6,244	0,100
Antropoideos	2	12,273	0,002*	2	12,273	0,002*
Todos los taxones	5	2,882	0,718	5	37,185	0,000*

TABLA 1. Resultados del test de Kruskal-Wallis para la distinción entre grupos locomotores para cada taxón. \*Correlación significativa a un nivel de  $p < 0,05$ .

	Frecuencia de salto				Ángulo de abducción fisiológica				Masa corporal			
	RPL		RPT		RPL		RPT		RPL		RPT	
	N	rho	N	rho	N	rho	N	rho	N	rho	N	rho
Lorísidos	8	0,771*	8	0,719*	8	0,790*	8	0,970*	8	-0,407	8	-0,587
Lemúridos	13	0,079	13	0,934*	12	-0,195	12	0,236	13	-0,835*	13	0,204
Prosimios	30	-0,081	30	0,543*	23	0,440*	23	0,024	29	-0,640*	29	-0,019
Antropoideos	36	0,523*	36	-0,591*	32	-0,416*	32	0,502*	26	0,403*	26	-0,353
Todos los taxones	67	-0,110	67	-0,522*	56	0,208	56	0,694	55	-0,394*	55	-0,383*

TABLA 2. Coeficientes de correlación (rho de Spearman) para todos los grupos filogenéticos. \*Correlación significativa a un nivel de  $p < 0,05$ .

lorísidos, el grupo de los saltadores muestra un proceso peroneal relativamente más grueso, seguido por los saltadores intermedios y los generalistas; mientras que el grupo de los cuadrúpedos lentos muestra un menor grosor del proceso peroneal. En lemúridos, el proceso más grueso es evidente en el grupo de los generalistas; en cambio el grupo de los saltadores muestra un proceso menos grueso. Los antropoideos muestran un grosor mayor en el grupo de los saltadores. Cuando se analizan todos los taxones conjuntamente, el grupo de los saltadores intermedios es el que posee procesos más gruesos.

El análisis de los coeficientes de correlación (TABLA 2) muestra que RPL se correlaciona positivamente con la frecuencia del salto en lorísidos y antropoideos; la correlación con el ángulo de abducción fisiológica es positiva en lorísidos y prosimios, pero negativa en antropoideos; y finalmente, la correlación con la masa corporal es negativa en lemúridos y prosimios. Además, RPT muestra una correlación positiva con la frecuencia del salto en lorísidos, lemúridos y prosimios, y negativa en antropoideos y “todos los taxones” (cuando estos son considerados en conjunto); la correlación con el ángulo de abducción fisiológica es positiva en lorísidos, antropoideos y “todos los taxones”; y finalmente la correlación con la masa corporal resulta negativa en “todos los taxones”.

### Discusión

El hecho de que sólo los antropoideos discriminen entre grupos locomotores cuando se analiza RPL, se debe a que este grupo filogenético está compuesto tanto por platirrininos como por catarrininos, y eso incluye especies con una elevada arborealidad y por lo tanto, con mayor necesidad de abducción del hállex, frente a especies que pasan la mayor parte del tiempo en el suelo y que, por lo tanto, no tienen esa necesidad. Además, la diferencia de tamaños de las especies que componen este grupo (monos frente a simios) evidencia también la relación alométrica de RPL con la masa corporal, de manera que a medida que el tamaño corporal aumenta, la longitud del proceso disminuye. Por otro lado, los prosimios son el único grupo taxonómico que no evidencia diferencias significativas entre los grupos locomotores cuando se tiene en cuenta RPT,

y eso se debe a que el grupo incluye especies fósiles (adapoideos y omómidos), cuyo comportamiento locomotor se interpreta como parecido al de los lorísidos en algunos casos y al de los lemúridos en otros, y eso dificulta la distinción entre los grupos locomotores. Por otro lado, el hecho de que en el resto de grupos filogenéticos (como los de los lorísidos o lémures) sí que se discrimine entre grupos locomotores para RPT, y que además este parámetro sea mayor en los grupos con mayor frecuencia de salto, nos permite evidenciar la relación entre la frecuencia del salto y el grosor del proceso peroneal.

### Conclusiones

Nuestro análisis confirma los resultados previos de Jacobs et al. (2009), de acuerdo con los cuales la longitud relativa del proceso peroneal se correlaciona significativamente con el ángulo de abducción fisiológica y con la masa corporal. Al mismo tiempo, el grosor relativo del proceso, en general, se correlaciona positivamente con la presencia de un modo de locomoción trepadora-saltadora (es decir, con la frecuencia de salto).

Conforme a los resultados de este estudio, podemos establecer la fuerte relación entre la robustez del proceso peroneal de *Anchomomys frontanyensis* y su comportamiento locomotor. Así pues, el largo proceso de *Anchomomys* se debe a su pequeño tamaño (120 g) y la presencia de un pie prensor con un elevado grado de abducción del hállex. Del mismo modo, el grosor del proceso también podría indicar la presencia de cierta actividad saltadora, aunque en menor frecuencia, lo cual sugeriría una pérdida de la especialización en el salto. En resumen, nuestros resultados nos indican un carácter generalista en el comportamiento locomotor de *Anchomomys frontanyensis*, que se asemejaría al de algunos lemúridos generalistas actuales, como por ejemplo *Cheirogaleus*.

### Agradecimientos

Este estudio ha sido posible gracias al Ministerio Español de Ciencia e Innovación (CGL2008-00325/BTE), y el Departament d'Innovació, Universitats i Empresa de la Generalitat de Catalunya (Grup de Paleoprimatologia i Paleontolo-

gia Humana, 2009 SGR 754, GRC). También queremos agradecer a Eulàlia Garcia por facilitarnos el acceso al material de comparación a su cargo, a Marta Palmero por sus dibujos, Judit Marigó y Raef Minwer-Barakat por su colaboración.

## Referencias

- Boyer, D.M., Patel, B.A., Larson, S.G. & Stern, J.T. (2007). Telemetered electromyography of peroneus longus in *Varecia variegata* and *Eulemur rubriventer*: implications for the functional significance of a large peroneal process. *Journal of Human Evolution* 53: 119-134.
- Fleagle, J.G. (1999). *Primate Adaptation and Evolution*. San Diego: Academic Press. 596 pp.
- Jacobs, R. L., Boyer, D. M. & Patel, B. A. (2009). Comparative functional morphology of the primate peroneal process. *Journal of Human Evolution* 57: 721-731.
- Marigó, J., Minwer-Barakat, R. & Moyà-Solà, S. (2011). New *Anchomomys* (Adapoidea, Primates) from the Robiacian (Middle Eocene) of northeastern Spain. Taxonomic and evolutionary implications. *Journal of Human Evolution* 60: 665-672.
- Moyà-Solà, S., Köhler, M., Alba, D.M. & Roig, I. (enviado). Calcaneal proportions in primates and locomotor inferences in *Anchomomys* and other Palaeogene euprimates. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Smith, R.J. & Jungers, W.L. (1997). Body mass in comparative primatology. *Journal of Human Evolution* 32: 523-559.
- Szalay, F. S. & Dagosto, M. (1988). Locomotor adaptations as reflected on the humerus of Paleogene primates. *Folia Primatologica* 34: 1-45.



## REPTILES MARINOS (ICHTHYOPTERYGIA, PLESIOSAURIA, THALATTOSUCHIA) DEL JURÁSICO DE ASTURIAS

Ruiz-Omeñaca, J.I.<sup>1</sup>, Piñuela, L.<sup>1</sup> & García-Ramos, J.I.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), 33328, Colunga, y Departamento de Geología, Universidad de Oviedo, C/Jesús Arias de Velasco s/n, 33005, Oviedo; jgruiz@unizar.es, lpinuela@geol.uniovi.es, jcgramos@geol.uniovi.es

### Resumen

Asturias presenta el mejor registro de reptiles marinos del Jurásico de España. Los fósiles proceden de diversos afloramientos costeros de Villaviciosa, Colunga y Ribadesella. Se han recuperado restos de ictiosaurios, plesiosaurios y cocodrilos talatosuquios en el Jurásico Inferior (formaciones Gijón y Rodiles; Hettangiense-Sinemuriense y Pliensbachiense, respectivamente), y de plesiosaurios, talatosuquios y tortugas plesioquélidas en el Jurásico Superior (formaciones Tereñes y Lastres; Kimmeridgiense). En este trabajo se presenta una relación de los restos que se conservan en el Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), con asignaciones en su mayoría preliminares.

**Palabras clave:** Hettangiense-Sinemuriense, Pliensbachiense, Kimmeridgiense, ictiosaurios, plesiosaurios, cocodrilos

### Abstract

Asturias, in the north of the country, has the best record of Jurassic marine reptiles of Spain. The fossils come from various coastal outcrops in Villaviciosa, Colunga and Ribadesella municipalities. There have been recovered remains of ichthyosaurs, plesiosaurs and thalattosuchian crocodiles in the Lower Jurassic (Gijón and Rodiles formations; Hettangian-Sinemurian and Pliensbachian, respectively), and of plesiosaurs, thalattosuchians and plesiochelyid turtles in the Upper Jurassic (Tereñes and Lastres formations, Kimmeridgian). This paper presents an account of the remains that are housed at the Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), with assignments mostly preliminary.

**Keywords:** Hettangian-Sinemurian, Pliensbachian, Kimmeridgian, ichthyosaurs, plesiosaurs, crocodiles



## Introducción

Asturias fue la primera zona de España donde se citaron restos fósiles de reptiles marinos. Guillermo Schulz, en su obra *Descripción geológica de Asturias*, citó “partes del esqueleto y aletas de un *Plesiosauro*, cuyas vértebras mayores llegan a seis centímetros de diámetro” procedentes de Villaviciosa (entre el Puntal y Tazones; Schulz, 1858: 108). Schulz situó el hallazgo en el Lías, y concretamente procedería de la Formación Rodiles (probablemente Zona Jamesoni, Pliensbachense inferior; Pereda Suberbiola et al., 2010). Era la primera cita de un reptil marino en la Península Ibérica, pues los primeros fósiles portugueses fueron publicados por Henri Émile Sauvage en 1897-1898 (véase Bardet et al., 2008a).

Tuvo que pasar más de un siglo para la siguiente cita de un fósil de reptil marino en Asturias: Suárez Vega mencionó en 1974 “vértebras (¿cervicales?) de un *Ichthyosaurus*” en el Jurásico Inferior de Santa Mera (Villaviciosa, Formación Rodiles, Zona Jamesoni; Suárez Vega, 1974: 65). A partir de la segunda mitad de la década de 1990 empezaron a recuperarse de forma sistemática restos de vertebrados jurásicos (incluidos reptiles marinos) en las prospecciones y excavaciones que el equipo de la Universidad de Oviedo, actualmente en el Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), realiza desde entonces en los acantilados de Villaviciosa, Colunga y Ribadesella. Resultado de esta actividad es una colección de restos de reptiles marinos del Jurásico Inferior (formaciones Gijón y Rodiles) y Jurásico Superior (Kimmeridgiense, formaciones Tereñes y Lastres) que forma parte de los fondos del MUJA, que permanece en su mayor parte sin publicar, y de la que se hace una enumeración en este trabajo.

## El registro fósil de reptiles marinos jurásicos en Asturias

Por el momento se han recuperado restos óseos de reptiles marinos en cuatro formaciones: Gijón, Rodiles, Tereñes y Lastres (García-Ramos & Gutiérrez Claverol, 1995). Pertenecen a tres grupos sistemáticos distintos: ictiosaurios (*Ichthyopterygia*), plesiosaurios (*Plesiosauria*) y cocodrilos (*Thalattosuchia*).

Además, en las formaciones Tereñes y Lastres hay abundantes restos de tortugas plesioquélidas

(*Eucryptodira*: *Plesiochelyidae* indet.) que aunque no netamente pelágicas, sí que vivieron en ambientes marinos litorales. Hay un centenar de piezas inventariadas. El material está siendo objeto de estudio, por lo que no se tiene en cuenta en este trabajo, y sólo una primera aproximación al mismo ha sido publicada (Pérez-García et al., 2010).

Geográficamente, los fósiles proceden de yacimientos situados en (de W a E):

- Villaviciosa: acantilados de Aranzón y La Tuerwa (parroquia de Quintueles), acantilados de El Pielgu y Arroyo de la Escalera (parroquia de Quintes), playa de España (parroquia de Villaverde), acantilados de Oles, acantilados de Tazones, El Puntal (parroquia de San Martín del Mar), y playa de Rodiles, acantilados de Punta de Rodiles, ensenada de la Conejera (Villar) y acantilados de Santa Mera (parroquia de Selorio);

- Colunga: acantilados de El Sable, La Bizarrera, Cabo Lastres y Luces (parroquia de Lastres), playa de Lastres, y playa de La Griega y acantilados de Huerres (parroquia de San Juan de Duz); y

- Ribadesella: acantilados de Tereñes (parroquia de Leces), y acantilados de La Atalaya y Arbidel (parroquia de Ribadesella).

### (a) Formación Gijón

El único resto descubierto es una vértebra pectoral de plesiosaurio [MUJA-0655] procedente del miembro superior de la Formación Gijón (Hettangiense inferior-Sinemuriense Superior basal) en la Ensenada de la Conejera, descrito y figurado como *Plesiosauroida* indet. (Ruiz-Omeñaca et al., 2009).

### (b) Formación Rodiles

Todos los restos de esta formación se han encontrado en niveles del Miembro Santa Mera, y casi todos pertenecientes a la Zona Jamesoni (Pliensbachense inferior). Además hay algunos ejemplares encontrados en bloques rodados, sin control bioestratigráfico.

Los ictiosaurios están representados por varias vértebras articuladas pertenecientes a una colección privada (citados por García-Ramos et al., 2002a: 158) que no han sido nunca descritas ni figuradas, y por unas mandíbulas articuladas, que conservan parte de la dentición (MUJA-1020), procedentes de Santa Mera, aún sin describir (García-Ramos et al., 2006: 108). Además, como datos inéditos se citan MUJA-1402, un conjunto

de 5 falanges de la aleta asociadas procedentes de Huerres, y MUJA-3856, un centro vertebral de la playa de Lastres.

Los restos de plesiosaurio citados por Schulz en El Puntal, mencionados más arriba, no fueron figurados y el material está perdido, por lo que su asignación es problemática (Pereda Suberbiola et al., 2010). Las vértebras de ictiosaurio mencionadas por Suárez Vega están actualmente depositadas en el MUJA, al igual que el resto de su colección sobre el Jurásico de Asturias. Son arcos neurales dorsales de un ejemplar juvenil que no pertenecen a un ictiosaurio sino a un plesiosaurio y que podrían proceder de la misma localidad y nivel que el ejemplar MUJA-0518 (Pereda Suberbiola et al., 2010), e incluso pertenecer al mismo individuo, ya que su tamaño coincide con el tamaño de los dos centros dorsales descritos por Bardet et al. (2008b). MUJA-0518 es un esqueleto juvenil procedente de Santa Mera, descrito como *Plesiosauroidea* indet., que conserva ocho centros vertebrales, siete arcos neurales, 16 costillas y ocho gastralia, el húmero, ilion y fémur derechos, un pubis y tres huesos indeterminados (posiblemente el otro el ilion y dos huesos epipodiales). Es el espécimen de plesiosaurio más completo encontrado en España (Bardet et al., 2008b). Hay algunos nuevos restos de plesiosaurios, inéditos: MUJA-0075, un centro vertebral de Lucas, y MUJA-3867, varias vértebras asociadas de Punta de Rodiles.

Además, en esta formación hay evidencias de talatosuquios, representados por tres dientes aislados de Santa Mera y playa de Rodiles, citados por primera vez en este trabajo, y asignados a *Thalattosuchia* indet. [MUJA-3890] y *Teleosauridae* indet. [MUJA-1285, MUJA-3889]. MUJA-3890 es, por el momento, el único resto de vertebrado encontrado en los niveles toarcienses del Miembro Santa Mera.

#### (c) Formación Tereñes

Se ha recuperado una treintena de dientes de plesiosaurio, procedentes de El Sable, playa de Lastres, La Griega y Tereñes. Un estudio preliminar, basado en los ejemplares disponibles en ese momento (13) los asignó a *Plesiosauroidea* indet. (Ruiz-Omeñaca et al., 2007) y dos de ellos [MUJA-1230 y MUJA-1245] procedentes de Tereñes han sido figurados por Ruiz-Omeñaca y Bermúdez-Rochas (2010: fig. 34). No hay por el momento evidencias de restos postcraneales de plesiosaurios en esta formación.

Los restos de cocodrilos marinos son relativamente frecuentes. Se han recuperado sus fósiles en los yacimientos de La Bizarrera, Cabo Lastres, playa de Lastres, La Griega, Tereñes y La Atalaya. Un cráneo, varios restos postcraneales (vértebras, osteodermos) y un esqueleto parcial articulado han sido figurados (García-Ramos & Gutiérrez Claverol, 1995: fig. 6.12; García-Ramos et al., 2000: 24; 2002a: 127; 2006: 102), pero permanecen sin describir. Destacan entre todos ellos dos piezas, procedentes de La Griega: MUJA-0269, un esqueleto parcial articulado, y MUJA-1275, la parte proximal de un cráneo, aún dentro de la matriz. El estudio de dientes aislados ha permitido reconocer tres morfologías, asignadas a *Thalattosuchia* indet., cf. *Machimosaurus* sp. y *Dakosaurus* sp. (Ruiz-Omeñaca et al., 2007, 2010). Hay un total de 35 dientes, de los que han sido figurados tres: MUJA-1922, de La Griega (cf. *Machimosaurus* sp.: García-Ramos et al., 2000: 25, 2002b: 128, 2006: 103); MUJA-1004, de La Griega (*Dakosaurus* sp.: Ruiz-Omeñaca et al., 2010: fig. 1); y MUJA-1243, de Tereñes (*Thalattosuchia* indet.: Ruiz-Omeñaca & Bermúdez-Rochas, 2010: fig. 35).

#### (d) Formación Lastres

El primer talatosuquio de Asturias, un esqueleto postcranial parcial procedente de La Atalaya [actualmente MUJA-1274], fue descrito por Martínez et al. (1995, posteriormente figurado en García-Ramos et al., 2002b: 128). A pesar de que se ha figurado más material de talatosuquios de esta formación, concretamente una vértebra de La Escalera [MUJA-1917] y dos osteodermos de La Atalaya [MUJA-1920, 1921] (García-Ramos et al., 2002b: 127; 2006: 103), el material permanece aún sin describir. Como dato inédito, se ha registrado la presencia de tres dientes de cf. *Machimosaurus* sp. en Puerto de Tazones, La Escalera y Aranzón [MUJA-1293, 1298, 3708, respectivamente].

### Conclusión

Varias formaciones jurásicas de Asturias (formaciones Gijón y Rodiles del Jurásico Inferior, y formaciones Tereñes y Lastres del Jurásico Superior) han proporcionado numerosos restos de reptiles marinos (ictiosaurios, plesiosaurios, cocodrilos y tortugas) cuyo estudio en los próximos

años puede arrojar interesantes conclusiones, ya que este tipo de reptiles son, por el momento, muy escasos en España.

### Agradecimientos

El equipo de investigación del MUJA ([www.dinoastur.com](http://www.dinoastur.com)) está subvencionado por el Protocolo de colaboración CN-04-226 entre la Consejería de Cultura y Turismo del Principado de Asturias y la Universidad de Oviedo. Este trabajo es una contribución al proyecto CGL2010-16447/BTE del Ministerio de Ciencia e Innovación.

### Referencias

- Bardet, N., Fernández, M., García-Ramos, J.C., Pereda Suberbiola, X., Piñuela, L., Ruiz-Omeñaca, J.I. & Vincent, P. (2008b). A juvenile plesiosaur from the Pliensbachian (Lower Jurassic) of Asturias, Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 258-263.
- Bardet, N., Pereda Suberbiola X. & Ruiz-Omeñaca, J.I. (2008a). Mesozoic marine reptiles from the Iberian Peninsula. In VII Congreso Geológico de España, Las Palmas de Gran Canaria, 14-18 julio, 2008 (eds. F.J. Pérez Torrado & M.C. Cabrera Santana). *Geo-Temas* 10: 1245-1248.
- García-Ramos, J.C. & Gutiérrez Claverol, M. (1995). La cobertera mesozoico-terciaria. In *Geología de Asturias* (eds. C. Aramburu & F. Bastida), pp. 81-94. Gijón: Trea.
- García-Ramos, J.C., Aramburu, C., Piñuela, L. & Lires, J. (2000). La Costa de los Dinosaurios. Colunga-Ribadesella-Villaviciosa. Rutas por el Jurásico de Asturias. Oviedo: Consejería de Educación y Cultura del Principado de Asturias. 33 pp.
- García-Ramos, J.C., Lires, J. & Piñuela, L. (2002b). *Dinosaurios. Rutas por el Jurásico de Asturias*. Lugones: La Voz de Asturias. 204 pp.
- García-Ramos, J.C., Piñuela Suárez, L. & Lires Corbal, J. (2002a). Asturias; la costa de los dinosaurios. In *Patrimonio Geológico de Asturias, Cantabria y País Vasco* (ed. R. Nucho del Rivero), pp. 156-171, 213. Madrid: Enresa.
- García-Ramos, J.C., Lires, J. & Piñuela, L. (2006). *Atlas del Jurásico de Asturias*. Oviedo: Nobel. 225 pp.
- Martínez, R.D., García-Ramos, J.C. & Ibáñez Sarmiento, I. (1995). El primer Crocodylia (Mesosuchia: Teleosauridae) del Jurásico Superior de Asturias, España. *Naturalia patagónica. Ciencias de la Tierra* 3: 93-95.
- Pereda Suberbiola, X., Ruiz-Omeñaca, J.I., Bardet, N., Piñuela, L. & García-Ramos, J.C. (2010). Wilhelm (Guillermo) Schulz and the earliest discoveries of dinosaurs and marine reptiles in Spain. In *Dinosaurs and other extinct saurians: A historical perspective* (eds. R.T.J. Moody, E. Buffetaut, D. Naish and D.M. Martill), pp. 155-160. London: The Geological Society (Geological Society Special Publication 343).
- Pérez-García, A., Murelaga, X., García-Ramos, J.C., Piñuela, L. & Ruiz-Omeñaca, J.I. (2010). Las tortugas del Kimmeridgiense (Jurásico Superior) de Asturias (España). In *Comunicaciones del V Congreso del Jurásico de España. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA)*, Colunga, 8-11 de septiembre de 2010 (eds. J.I. Ruiz-Omeñaca, L. Piñuela & J.C. García-Ramos), pp. 192. Colunga: Museo del Jurásico de Asturias.
- Ruiz-Omeñaca, J.I. & Bermúdez-Rochas, D.D. (2010). Vertebrados fósiles (restos directos). In *V Congreso del Jurásico de España. Guía de campo (excursión B). Las sucesiones litorales y marinas restringidas del Jurásico Superior. Acantilados de Tereñes (Ribadesella) y de la playa de La Griega (Colunga)*. (eds. J.C. García-Ramos & C. Aramburu), pp. 47-50. Colunga: Museo del Jurásico de Asturias.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L., García-Ramos, J.C., Bardet, N. & Pereda-Suberbiola, X. (2007). Dientes de reptiles marinos (Plesiosauroidea y Thalattosuchia) del Jurásico Superior de Asturias. In *XXIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Caravaca de la Cruz, 3-6 de octubre de 2007. Libro de resúmenes* (eds. J.C. Braga, A. Checa & M. Company), pp. 204-205. Granada: Instituto Geológico y Minero de España y Universidad de Granada.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Bardet, N., Piñuela, L., García-Ramos, J.C. & Pereda-Suberbiola, X. (2009). El fósil de plesiosaurio (Sauropterygia) más antiguo de la Península Ibérica: una vértebra del Hettangiense-Sinemuriense de Asturias. *Geogaceta* 46: 79-82.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L. & García-Ramos, J.C. (2010). *Dakosaurus* sp. (Thalattosuchia: Metriorhynchidae) en el Kimmeridgiense de Colunga (Asturias). In *Comunicaciones del V Congreso del Jurásico de España. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA)*, Colunga, 8-11 de septiembre de 2010 (eds. J.I. Ruiz-Omeñaca, L. Piñuela & J.C. García-Ramos), pp. 193-199. Colunga: Museo del Jurásico de Asturias.
- Schulz, G. (1858). Descripción geológica de Asturias (Descripción geológica de la Provincia de Oviedo). Madrid: Imprenta y Librería de Don José González. 138 pp.
- Suárez Vega, L.C. (1974). Estratigrafía del Jurásico de Asturias. *Cuadernos de Geología Ibérica* 3: 1-368.

# SOLVING AN OLD DISPUTE: ANATOMICAL DIFFERENCES BETWEEN THE EUROPEAN MIOCENE CHEVROTAINS *DORCATHERIUM CRASSUM* LARTET, 1839 AND *DORCATHERIUM NAUI* KAUP & SCHOLL, 1834 (MAMMALIA, RUMINANTIA, TRAGULIDAE)

Sánchez, I.M.<sup>1</sup>, Quiralte, V.<sup>1</sup> & Morales, J.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, C/ José Gutiérrez Abascal 2, 28006, Madrid (Spain); israelms@mncn.csic.es, vickyq@mncn.csic.es, mcnm166@mncn.csic.es

## Resumen

Se discuten una serie de diferencias anatómicas dentales y poscraneales entre *Dorcatherium crassum* y *Dorcatherium nauti*. Estas diferencias aclaran aspectos acerca de la taxonomía de ambas formas y sugieren que se trata de especies diferentes. Los molares inferiores de *D. nauti* muestran una bunoselenodoncia avanzada, con crístidas más desarrolladas y cúspides más planas que las de *D. crassum*, además de un pliegue *Dorcatherium* reducido. Ambas formas se diferencian también en la configuración anatómica de la articulación inter-metacarpal proximal entre los metacarpianos centrales (Mc III y Mc IV): mientras que *D. crassum* presenta una articulación que es casi totalmente ligamentosa, *D. nauti* desarrolla un complejo sistema de bloqueo proximal formado por foseas y procesos, además de la articulación ligamentosa que queda restringida a la parte distal del área inter-metacarpal proximal. Por ello concluimos que ambas formas se pueden considerar especies diferentes.

**Palabras clave:** Anatomía, *Dorcatherium*, Mioceno, Tragulidae

## Abstract

Dental and postcranial anatomical differences between *Dorcatherium crassum* and *Dorcatherium nauti* are discussed, shedding light on the taxonomy of both forms and pointing to a non-conspecific status of these taxa. The lower cheek teeth of *D. nauti* show enhanced bunoselenodonty (more developed cristids and flatter main cusps than *D. crassum*) with reduced *Dorcatherium*-fold. Also, the lower premolar row in *D. crassum* is shortened relative to the molar row if compared with *D. nauti*. Finally, both forms are well differentiated in the anatomical configuration of the proximal inter-metacarpal articulation area between the central metacarpals (Mc III and Mc IV): *D. crassum* shows an almost totally ligamentous articulation, whereas *D. nauti* has a complex inter-locking mechanism of pits and processes in addition to the ligamentous articulation, which is restricted to the distal part of the proximal inter-metacarpal area. Thus we conclude that both forms constitute separate species.

**Keywords:** Anatomy, *Dorcatherium*, Miocene, Tragulidae

## Introduction

Tragulids are non-pecoran ruminants which include the smallest living cetartiodactyls (see e.g., Janis, 1984; Gentry et al., 1999; Sánchez et al., 2010). They are the more basal representatives of the extant Ruminantia (Hassanin & Douzery, 2003; Marcot, 2007) and as such they are less advanced than living pecorans in almost all of their physiological and morphological features (Métais et al., 2001; Rössner, 2007). They survive as Old World tropical relics: the genera *Moschiola* and *Tragulus* in Asia (India and Sri Lanka, and Southeast Asia and the Philippines respectively) and the monotypic water chevrotain *Hyemoschus* in Africa, from Sierra Leona to Uganda (Nowak, 1999; Rössner, 2007). The Tragulidae belong to an ancient radiation of basal ruminants (the paraphyletic ‘Tragulina’ or ‘Traguloidea’) which is composed by successive sister-groups to the Pecora. ‘Traguloids’ were quite common during the Paleogene (Métais & Vislobokova, 2007), but all of them except the tragulids became extinct before the Neogene. The late Eocene *Archaeotragulus* from Thailand is the most basal tragulid and the only Paleogene record of the clade (Métais et al., 2001; Rössner, 2007). Tragulids reappear in the fossil record with a extraordinary diversity in the early Miocene of Africa, South Asia and Europe (see e.g. Whitworth, 1958; Mein, 1989; Mein & Ginsburg, 1997; Gentry et al., 1999; Ginsburg et al., 2001; Pickford, 2001, 2002; Quiralte et al., 2008; Sánchez et al., 2010). From this moment on, tragulids dispersed throughout the Old World, being *Dorcatherium* (FIG. 1) one of the most successful of the Miocene forms (Rössner, 2007; Sánchez et al., 2010).

*Dorcatherium nauti* (type species of the genus) and *D. crassum* are two of the more important European tragulids. The former has been recorded from the Late Miocene, whereas *D. crassum* spans from latest early to late Middle Miocene. Despite biochronological and anatomical divergences, several authors repeatedly synonymized both forms in the past (Theinius, 1952; Hünemann, 1983; Fahlbusch, 1985; Gentry et al., 1999), whereas several others sustained the opposite point of view (Mottl, 1961; Ginsburg, 1968; Moyà-Solà, 1981; Rössner, 2010). The comparisons between the type material of *D. nauti* from Eppelsheim (for more detailed information about this material see Rössner, 2010 and Sánchez et al., 2010) as well as some material from Spain, and *D. crassum* from Sansan (France) allow us to clarify the anatomical differences between both forms. The aim of the paper is to discuss these differences in the context of the taxonomical status of *D. crassum* and *D. nauti*.

## Materials and methods

We have studied the type material of *Dorcatherium nauti*, curated by the Natural History Museum (London), including the complete skull and mandible BMNH M40432 originally studied and figured by Kaup (1839: pl. 23a and pl. 23b). This specimen belongs to the type series from Eppelsheim (Germany), but the holotype of *D. nauti* (Kaup, 1839; pl. 23) is lost, and the only available cast stored in the NHM is nearly useless for comparison purposes. We have used also additional material of *D. nauti* (specially postcranial) from Los Valles de Fuentidueña (Spain) curated by the Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC (Madrid, Spain). Finally, we have studied the type series of *D. crassum* from Sansan (France) curated by the Muséum National d’Histoire Naturelle in Paris (France).

## Descriptions and discussion

The lower cheek teeth of *D. crassum* and *D. nauti* could be defined as bunoselenodont, since their main cuspids are broad-based and thus are very different from that of the truly selenodont tragulids as *Afrotragulus*, *Yunnanotherium* and the extant Asian forms (see Sánchez et al., 2010 for a comparison). However, *D. nauti* presents more developed cristids than *D. crassum*, both in length and height (enhanced ‘selenodonty’), and somewhat flatter main cusps. One of the main characters that describe the enhanced development of the cristids in *D. nauti* is the morphology

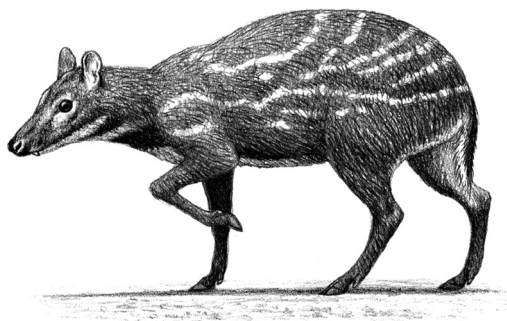


FIG. 1. Life reconstruction of an adult male *Dorcatherium*. Illustration by Mauricio Antón.

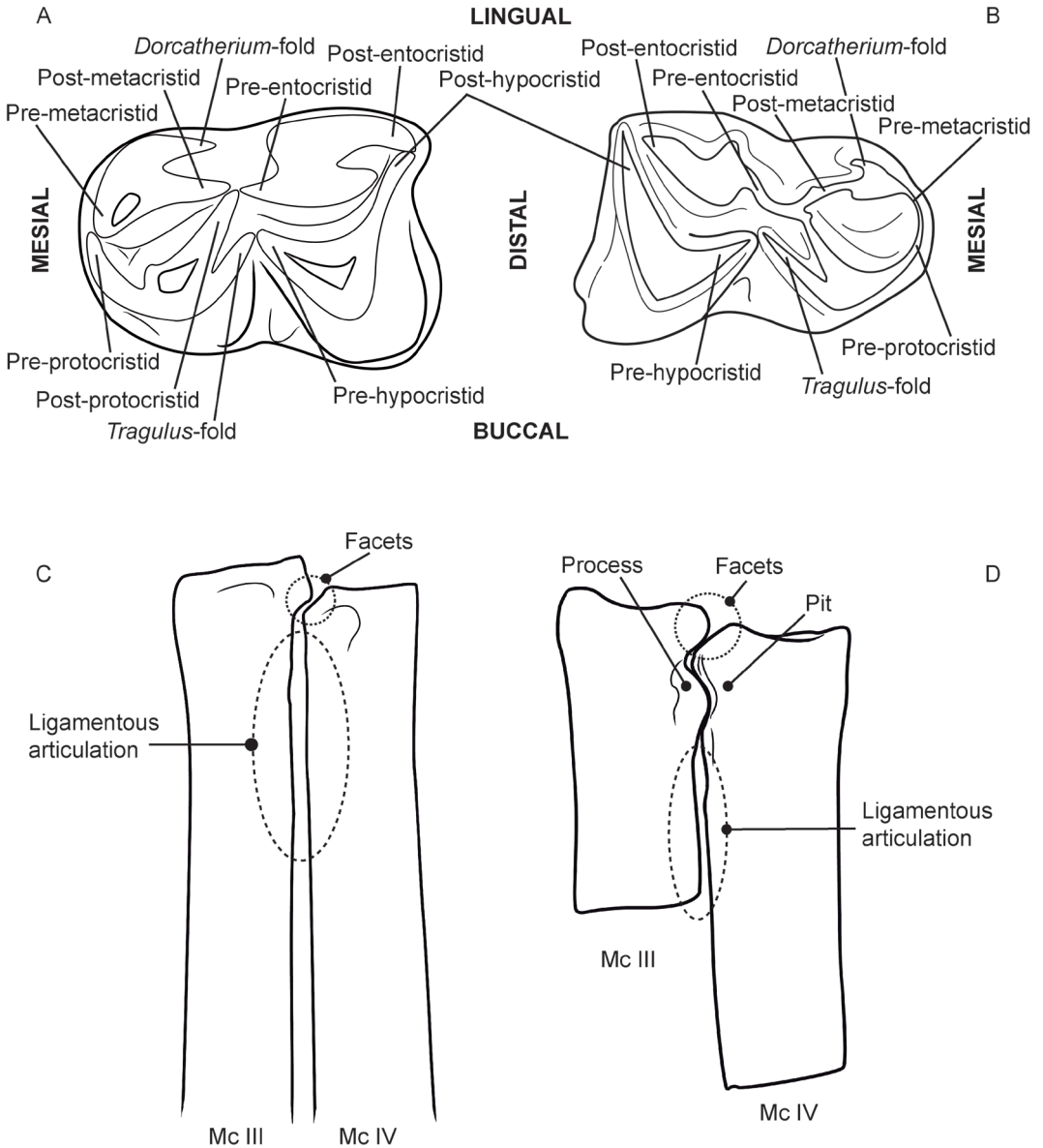


FIG. 2. Anatomical comparisons (lower cheek teeth and proximal articulation of metacarpals III and IV) between *Dorcatherium crassum* from Sansan and *Dorcatherium nauti* from Eppelsheim (type locality). Drawings are not to scale. A. Sa-9950 (holotype of *D. crassum*), drawing of left m2 in occlusal view. B. BMNH M40432 (Eppelsheim), *D. nauti*, m2 of the right hemimandible in occlusal view. C. Drawing of Sa-2397, left metacarpal III and Sa-2398, left metacarpal IV of *D. crassum* (Sansan) in dorsal view, showing the lack of inter-locking mechanism in their proximal articulation. D. Drawing of B3118, left metacarpal III and 4554, left metacarpal IV of *D. nauti* from Los Valles de Fuentidueña (Spain) in dorsal view, showing their proximal articulation area and the presence of an inter-locking mechanism. Besides this, the usual facets and ligament attachment areas are also present.

of the post-entocristid. *Dorcatherium nauti* has a well-developed cristid with a very clear sharp edge. However, in *D. crassum* this cristid does not present a sharp edge, but a distinct valley or long shallow pit. Other features of the occlusal surface of the lower molars allow a good distinction between both species (FIG. 2). *Dorcatherium crassum* has an elongated well-developed *Dorcatherium*-fold that attains the same length as the post-protocristid. However, *D. nauti* shows a reduced, (short or very short) *Dorcatherium*-fold that never surpasses the middle length of the post-metacristid. This feature is more developed in *D. nauti* from Eppelsheim (type locality), which shows a very reduced *Dorcatherium*-fold, than in some of the other *D. nauti* populations (e.g. Los Valles de Fuentidueña; Morales & Soria, 1981) which present a *Dorcatherium*-fold that extends to the middle length of the post-metacristid. Finally, compared with *D. nauti* the lower premolar row of *D. crassum* is reduced relative to the molar row. This difference is significant and not random ( $p < 0.05$ ) (FIG. 3).

Regarding the postcranial skeleton, the main differences between *D. crassum* and *D. nauti* correspond to the morphology of the proximal inter-metacarpal articulation between the Mc III and Mc IV (FIG. 2). In *Dorcatherium crassum* the

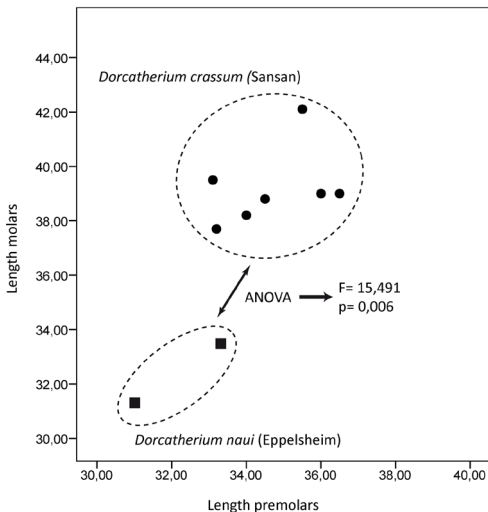


FIG. 3 . Bi-plot diagram showing the length of the lower premolar row versus the length of the lower molar row in *Dorcatherium crassum* and *D. nauti*, with the results of the performed ANOVA test. Compared with *D. nauti*, *D. crassum* shows a significantly reduced ( $p < 0.05$ ) lower premolar row.

proximal inter-metacarpal area is flat, with a well-developed ligamentary scarf that runs along the proximal third of both metacarpals. Thus, apart from the presence of the proximal facets, the articulation of these bones in *D. crassum* is exclusively ligamentous. However, *D. nauti* shows a complex inter-locking mechanism (very similar to that of extant *Hyemoschus*) which consists in a proximal triangular-shaped pit in the Mc III that articulates with its corresponding Mc IV process. Distal to this a pit in the Mc IV articulates with a process in the Mc III. And restricted to the distal part of the proximal inter-metacarpal area the scarf for the inter-metacarpal ligament is well marked. So the proximal Mc III-Mc IV articulation in *D. nauti* consists of the proximal facets, the inter-locking mechanism and the ligamentous articulation, very different from the far more simple system of proximal facets plus ligamentous articulation present in *D. crassum*.

## Conclusions

The anatomical comparisons between the lower cheek teeth and available postcranial skeleton of the extinct tragulids *Dorcatherium crassum* and *Dorcatherium nauti* show a wide set of differences between them. Albeit both species are bunodont selenodont tragulids, the lower molars of *D. nauti* show extensive differences with *D. crassum*, displaying an enhanced 'selenodontology' with more developed cristids and reduced accessory folds such as the *Dorcatherium*-fold. Moreover, the morphology of the proximal articulation between Mc III and Mc IV is dramatically different between both taxa. Therefore we consider *D. crassum* and *D. nauti* as separate species.

## Acknowledgements

We are grateful to Philippa Brewer (NHM) and Christine Argot (MNHN) for facilitating access to the collections under their care. We thank Mauricio Antón (MCNM-CSIC) for giving us permission to include his illustration of *Dorcatherium* in this work. IMS acknowledges a CSIC JAE-Doc contract co-funded by the FSE. This study is part of the research projects CGL2008-05813-CO2-01 and CGL2010-21672/BTE, MICINN (Spanish Government), and the Research Group CAM-UCM 910607.

## References

- Fahlbusch, V. (1985). Säugetierreste (*Dorcatherium*, *Steneofiber*) aus der Miozänen Braunkohle von Wackersdorf/Oberpfalz. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* 25: 81-94.
- Gentry, A. W., Rössner, G. E. & Heizmann, E. P. J. (1999). Suborder Ruminantia. In *The Miocene Land Mammals of Europe* (eds. G. E. Rössner and K. Heissig), pp. 225-258. München: Verlag Dr. F. Pfeil.
- Ginsburg, L. (1968). Une faune de Mammifères dans l'Helvétien marin de Sos (Lot-et-Garonne) et de Rimbez (Landes). *Mémoires de la Société Géologique de France* 147: 67-69.
- Ginsburg, L., Morales, J. & Soria, D. (2001). Les Ruminantia (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène des Bugti (Balouchistan, Pakistan). *Estudios Geológicos* 57: 155-170.
- Hassanin, A. & Douzery, E. J. P. (2003). Molecular and morphological phylogenies of Ruminantia and the alternative position of the Moschidae. *Systematic Biology* 52: 206-228.
- Hünemann, K. A. (1983). *Dorcatherium* (Mammalia, Artiodactyla, Tragulidae), das fossile Hirschferkel von Feuerthalen/Flurlingen (Kt. Zürich) bei Schaffhausen und seine Lagerstätte. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen* 32: 1-20.
- Janis, C. M. (1984). Tragulids as living fossils. In *Living Fossils* (eds. N. Eldredge & S. M. Stanley), pp. 87-94. New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo: Casebooks in Earth sciences.
- Kaup, J. J. (1832-39). Description d'ossements fossiles de mammifères inconnus jusqu'à présent, qui se trouvent au Muséum grand-ducal du Darmstadt. (ed. J.G. Heyer). 91-103. Darmstadt Part. V.
- Kaup, J. J. & Scholl, J. B. (1834). Verzeichniss der Gypsabgüsse von den ausgezeichnetsten urweltlichen Thierresten des Grossherzoglichen Museum zu Darmstadt, 2 edition. Darmstadt.
- Lartet, É. (1839). Nouvelles espèces fossiles découvertes dans le département du Gers. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 9: 166.
- Marcot, J. D. (2007). Molecular phylogeny of terrestrial artiodactyls. Conflicts and resolution. In *The Evolution of Artiodactyls* (eds. D. R. Prothero & S. E. Foss), pp. 4-18. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Mein, P. (1989). Updating of MN zones. In *European Neogene Mammal Chronology* (eds. E. H. Lindsay, V. Fahlbusch and P. Mein), pp. 73-90. New York, London: NATO ASI Series 180.
- Mein, P. & Ginsburg, L. (1997). Les mammifères du gisement miocène inférieur de Li Mae Long, Thailand: systematique, biostratigraphie et palaeoenvironnement. *Geodiversitas* 19: 783-844.
- Métais, G. & Vislobokova, I. (2007). Basal Ruminants. In *The Evolution of Artiodactyls* (eds. D. R. Prothero & S. E. Foss), pp. 189-212. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Métais, G., Chaimanee, Y., Jaeger J. J. & Ducrocq, S. (2001). New remains of primitive ruminants from Thailand: evidence of the early evolution of the Ruminantia in Asia. *Zoologica Scripta* 30: 231-248.
- Morales, J. & Soria, D. (1981). Los artiodáctilos de Los Valles de Fuentidueña, (Segovia). *Estudios Geológicos* 7: 477-501.
- Moyà-Solà, S. (1981). Revisión del género *Dorcatherium* Kaup, 1833 (Mammalia, Ruminantia, Tragulidae) de las cuencas miocénicas catalanas. *Bull. Inst. Paleont. Sabadell* 11: 55-59.
- Mottl, M. (1961). Die *Dorcatherien* (Zwerghirsche) der Steiermark. *Mitt. Mus. Bergbau, Geologie und Technik am Landesm. Joanneum Graz* 22: 21-71.
- Nowak, R. M. (1999). *Walker's Mammals of the World*. Sixth Edition, Volume II. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press. 1936 pp.
- Pickford, M. (2001). Africa's smallest ruminant: a new tragulid from the Miocene of Kenya and the biostratigraphy of East African Tragulidae. *Geobios* 34: 437-447.
- Pickford, M. (2002). Ruminants from the Early Miocene of Napak, Uganda. *Annales de Paléontologie* 88: 85-113.
- Quiralte, V., Sánchez, I. M., Morales, J. & Pickford, M. (2008). Tragulidae (Artiodactyla, Ruminantia) from the Lower Miocene of the Sperrgebiet, Southern Namibia. *Memoir of the Geological Survey of Namibia* 20: 387-396.
- Rössner, G. E. (2007). Family Tragulidae. In *The Evolution of Artiodactyls* (eds. D. R. Prothero & S. E. Foss), pp. 213-220. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Rössner, G. E. (2010). Systematics and palaeoecology of Ruminantia (Artiodactyla, Mammalia) from the Miocene of Sandelzhausen (southern Germany, Northern Alpine Foreland Basin). *Paläontol. Z* 84: 123-162.
- Sánchez, I. M., Quiralte, V., Morales, J. & Pickford, M. (2010). A new genus of tragulid ruminant from the early Miocene of Kenya. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 177-187.
- Thenius, E. (1952). Die Säugetierfauna aus dem Torton von Neudorf an der March (CSR). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 96: 27-136.
- Whitworth, T. (1958). Miocene ruminants of East Africa. *Fossil Mammals of Africa* 15: 1-50.





# ESTRATIGRAFÍA ISOTÓPICA DEL BAJOCIENSE SUPERIOR-CALLOVIENSE (JURÁSICO) EN SIERRAS DE LÚGAR Y CORQUE: SUBBÉTICO EXTERNO, REGIÓN DE MURCIA

Sandoval, J.<sup>1</sup>, O'Dogherty, L.<sup>2</sup>, Bill, M.<sup>3</sup> & Aguado, R.<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Dpto Estratigrafía y Paleontología, Universidad de Granada, 18002, Granada, Spain; sandoval@ugr.es

<sup>2</sup> Dpto. Ciencias de la Tierra; CASEM, 11510, Puerto Real, Spain; luis.odogherty@uca.es

<sup>3</sup> Center for Isotope Geochemistry, Lawrence Berkeley National Laboratory, CA 94720, Berkeley; mbill@lbl.gov

<sup>4</sup> Dpto de Geología, Universidad de Jaén, Alfonso X EL Sabio 28, 23700, Linares, Spain; raguado@ujaen.es

## Resumen

Se presenta la estratigrafía isotópica de carbono en dos secciones estratigráficas bien datadas pertenecientes al umbral pelágico del dominio Subbético Externo (zonas externas de la Cordillera Bética). Ambas secciones son características para el intervalo Bajociense Superior-Caloviense de este umbral. Discontinuidades estratigráficas con hiatos de duración variable, “hardgrounds”, ooides de Fe y Mn, costras ferruginosas, diques neptúnicos, etc., son frecuentes en el intervalo Bathoniense Medio-Caloviense, donde las facies dominantes son calizas nodulosas. Aunque en este tipo de facies la condensación extrema es común, el registro estratigráfico y los abundantes ammonoideos que contienen permiten una cronoestratigrafía detallada. Los valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$  realizados sobre la masa de roca carbonatada presentan variaciones significativas con dos intervalos de fuertes fluctuaciones próximos a los límites Bajociense Inferior/Superior y Bathoniense/Caloviense. Estos intervalos coinciden a su vez con importantes renovaciones en las asociaciones de ammonoideos y con cambios en los tipos de microfacies.

**Palabras clave:** Jurásico Medio, isótopos de carbono, ammonites, microfacies, Bioestratigrafía

## Abstract

A carbon-isotope stratigraphy based on a high-resolution sampling and well ammonite-dated is reported from two sections located in the pelagic swell of the External Subbetic palaeogeographic domain (External Zones of the Betic Cordillera, southern Spain). They represent the typical Upper Bajocian-Callovian sections of the External Subbetic epioceanic swell. Discontinuities with hiatuses of variable duration, submarine “hardgrounds”, Fe-Mn ooids, limonite crusts, neptunian dykes, etc., occur in the Middle Bathonian-Callovian interval. Extreme condensation episodes are common and the stratigraphic record allows a consistent and accurate ammonite chronostratigraphy. The upper Bajocian-Callovian  $\delta^{13}\text{C}$  values of bulk carbonates show evident fluctuations, especially near the Lower/Upper Bajocian and Bathonian/Callovian boundaries. These two intervals coincide with major ammonite turnover and with changes in microfacies.

**Keywords:** Middle Jurassic, carbon-isotope; ammonites, microfacies, Biostratigraphy

## Introducción

El interés por el estudio de los cambios isotópicos de carbono, las causas que los provocaron, y su relación con otros eventos de tipo biótico y/o abiótico, han levantado el interés de muchos investigadores desde la década de los ochenta del siglo pasado. En este sentido se han realizado gran número de trabajos para el Jurásico del Tetis occidental, muchos de los cuales están relacionados con el evento anóxico del Toarciense inferior (T-OAE) o con la excursión positiva del  $\delta^{13}\text{C}$  que aparece en el Oxfordiense. Aparte de los trabajos relacionados con los eventos anteriores existen otros de interés más general. En este sentido, a partir de datos obtenidos en Jurásico Medio en la Cuenca Subbética y comparando la diversidad y las renovaciones de ammonoideos y abundancia de nannofósiles y radiolarios con las curvas de  $\delta^{13}\text{C}$  se obtuvieron interesantes conclusiones donde se muestra que existe una estrecha relación entre el ciclo del carbón y la evolución orgánica (O'Dogherty et al., 2006; Aguado et al., 2008; Sandoval et al., 2008). Las secciones estratigráficas del Jurásico Medio del umbral Subbético Externo de la parte oriental de la Cordillera Bética (entonces no estudiadas) muestran condiciones óptimas para completar y confirmar los resultados allí obtenidos.

## Material y metodología de los análisis

Se han estudiado un total de 116 muestras (51 de Sierra de Lúgar y 65 de Sierra del Corque), que cubren el intervalo comprendido entre la parte terminal del Bajociense Inferior y el Calloviense, para el análisis de sus isótopos de carbono ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb.}}$ ). Los análisis se han realizado sobre masa de roca carbonatada; calizas, margocalizas (> 80 %  $\text{CO}_3\text{Ca}$ ) o nódulos de calizas nodulosas intercalados en margas. Aunque muchos autores han preferido utilizar restos fósiles (especialmente belemnites, braquiópodos o bivalvos) para análisis isotópicos, la fracción fina de los carbonatos, formada por diferentes componentes biogénicos, representa una mezcla más homogénea para obtener información adecuada de los eventos ambientales que se sucedieron (Nunn et al., 2009). Se han estudiado los ammonoideos recogidos nivel a nivel y se han realizado láminas delgadas en cada uno de los niveles compactos, para poder analizar la evolución de las microfácies.

## Las secciones estudiadas: Estratigrafía y Bioestratigrafía

La Sierra de Lúgar está situada en el sector oriental del Subbético Externo. La sección analizada está a unos 6 km al noroeste del pueblo de Fortuna y a 1 km al oeste de la carretera que une Fortuna con la Garrapacha (coordenadas MGRS 30SXH592309). Sobre esta sección existen estudios estratigráficos previos de Azema (1977), Seyfried (1978) y Mangold (1979). Sandoval y Checa (2002) analizaron las concentraciones fósiles ligadas a las discontinuidades mayores que aparecen en la sección. La sección de Sierra del Corque está situada aproximadamente 5 km al noreste de Sierra de Lúgar y 6 km al norte de Fortuna (coordenadas MGRS; 33SXH639338). Existen trabajos estratigráficos previos de Azema (1977), Seyfried (1978) y de Checa y Sequeiros (1990). Las dos secciones estudiadas son muy similares entre sí y, por tanto, solo representamos la de Sierra de Lúgar (FIG. 1). En ambas secciones el Bajociense Inferior está formado por calizas micríticas grises, a veces con nódulos de sílex, con pequeñas intercalaciones de margas o margocalizas. Estas calizas acaban en una discontinuidad sobre la que aparecen dos niveles condensados con ammonites de la parte inferior del Bajociense Superior. Sobre éstos se sitúan calizas grises con sílex que pasan progresivamente a margocalizas y calizas nodulosas con intercalaciones margosas y/o arcillosas que pueden contener nódulos calcáreos. En el intervalo Bathoniense Medio-Calloviense existen discontinuidades estratigráficas con hiatos de duración variable, "hardgrounds", ooides ferruginoso-magnesianos, costras de la misma naturaleza y diques neptúnicos. Los ammonoideos son muy abundantes, especialmente en el Bajociense terminal, gran parte del Bathoniense y en el Calloviense (FIG. 1). Las microfácies son de wackestones o packstones con radiolarios y bivalvos de concha fina (*Bositra*) como elementos dominantes; los primeros dominan en el Bajociense Inferior y los segundos en el Bajociense Superior, Bathoniense y Calloviense, en donde pueden ser frecuentes los foraminíferos planctónicos (protoglobigerinidos).

## Resultados isotópicos

Los valores del  $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb.}}$  del intervalo Bajociense Superior/Calloviense de las sierras de Lúgar (FIG. 1) y Corque presentan fluctuaciones significativas. Los

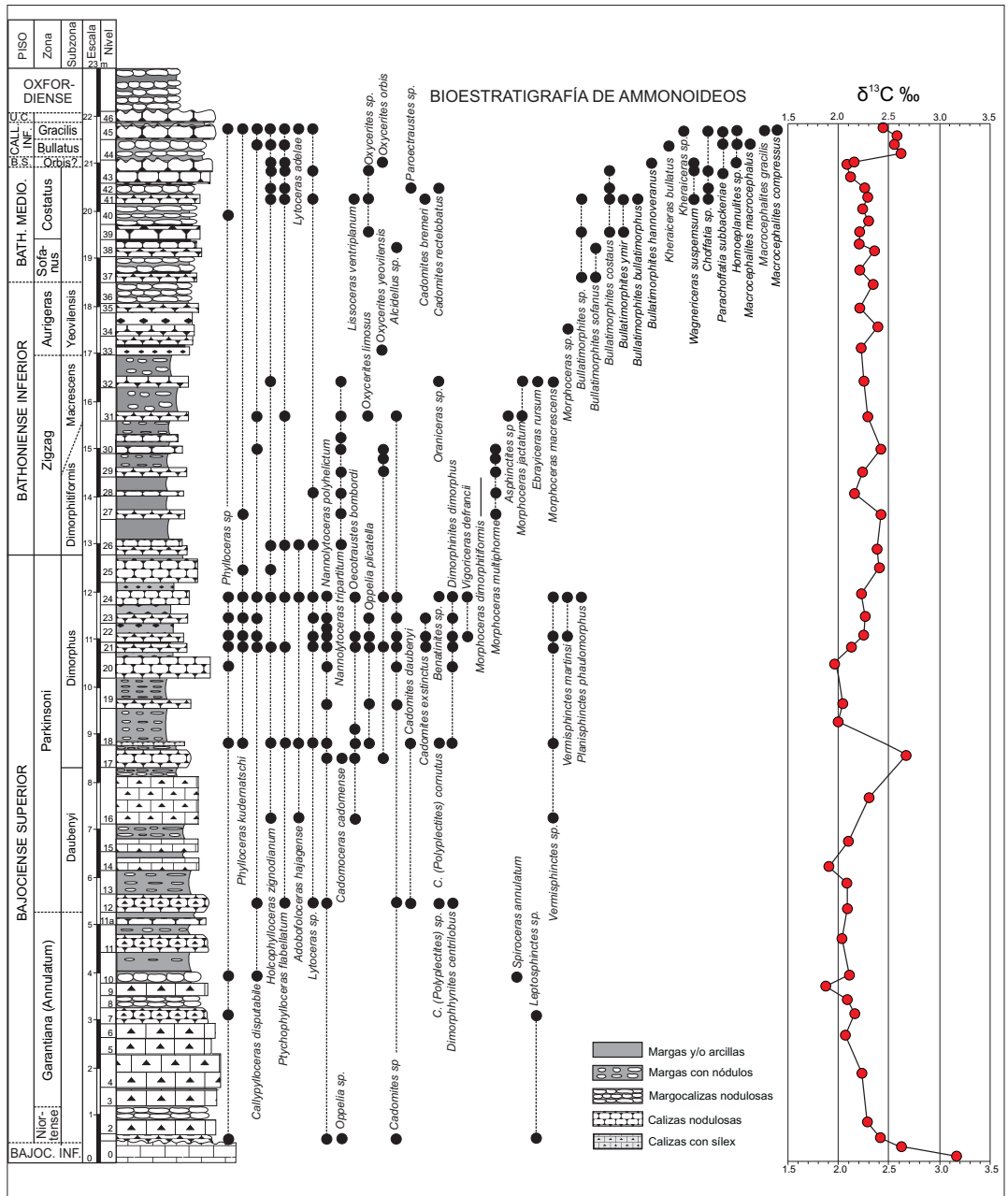


FIG. 1. Sucesión litológica, distribución de ammonites y curva de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$  de la sección de Sierra de Lúgar 1, Fortuna, Murcia.

valores máximos de  $\delta^{13}\text{C}$  (~3.5 ‰) se alcanzan en el Bajociense Inferior y los mínimos (~2 ‰) en el Bajociense Superior y cerca del límite Bathoniense/Calloviense. Durante el Bajociense terminal-Bathoniense Medio la curva del  $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$  se mantiene casi constante (~2.2–2.4 ‰). Estos resultados son muy similares a los obtenidos por O’Dogherty et al. (2006) en el Subbético Externo del sector central de la Cordillera.

En el caso concreto de la evolución de los ammonoideos, la aparición de formas extremadamente simples en relación con sus ancestrales, como son los heteromorfos del Jurásico Medio (Spirococeratidae y Parapatoceratidae), tuvo lugar en momentos de gran estrés ecológico coincidiendo con bajadas importantes del nivel del mar y fuertes fluctuaciones del  $\delta^{13}\text{C}$ .

**Discusión: variaciones de  $\delta^{13}\text{C}$ , renovaciones de ammonoideos y cambios de nivel del mar**

O’Dogherty et al. (2006), entre otros, muestran la estrecha relación que existe entre variaciones relativas del nivel del mar, cambios del  $\delta^{13}\text{C}$  y renovaciones y diversidad de ammonoideos. Los estudios del intervalo Bajociense-Calloviense de las sierras de Corque y Lúgar confirman esas conclusiones. En la figura 2, modificada a partir de O’Dogherty et al. (2006) y de nuevos datos obtenidos en este trabajo, se puede observar que los intervalos de baja diversidad de ammonoideos coinciden con bajadas relativas del nivel del mar y con valores relativamente bajos del  $\delta^{13}\text{C}$ .

**Conclusión**

Los valores y variaciones de  $\delta^{13}\text{C}$  en Bajociense Superior-Calloviense del Subbético Externo oriental se correlacionan con los obtenidos en otros puntos de la Cordillera Bética y del Tetis Occidental. La comparación entre eventos bióticos (diversidad y renovaciones de ammonoideos) con la curva de valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y con las variaciones relativas del nivel del mar muestra una estrecha relación entre los tres tipos de eventos. Esto soporta la idea que las perturbaciones en el ciclo del carbono reflejan cambios ambientales rápidos y que, por lo tanto, estos cambios están directa o indirectamente relacionados con la evolución orgánica.

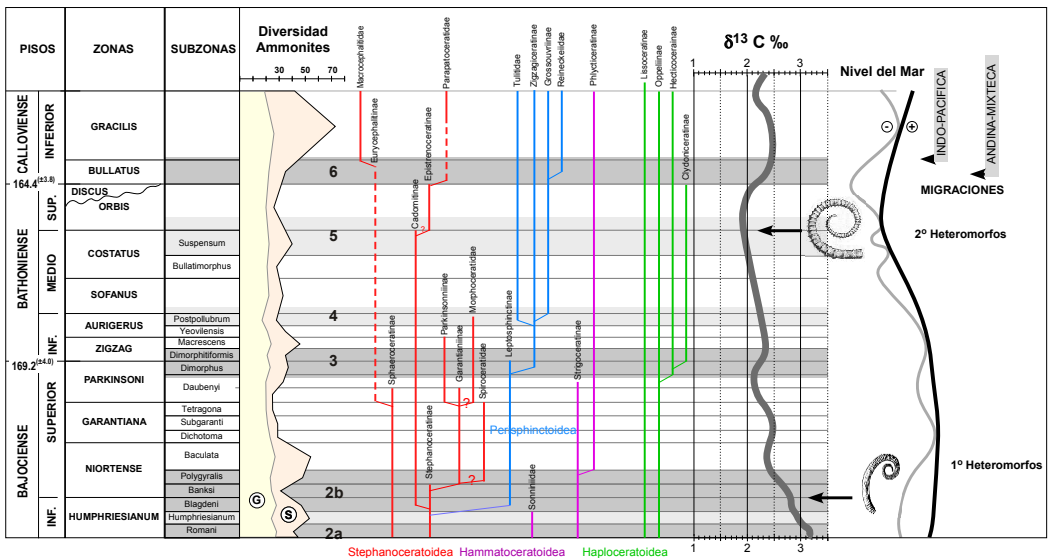


FIG. 2. Diversidad de géneros (G) y especies (S) de ammonites con indicación de los principales eventos evolutivos, comparada con la curva de cambios de nivel del mar y con la curva de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ . Las bandas horizontales grises (2a-6) se corresponden con las renovaciones de ammonites mayores (gris intenso) y menores (gris claro). Las dos apariciones de ammonites heteromorfos relacionadas con épocas de estrés ecológico coinciden con bajadas relativas del nivel del mar y con valores bajos del  $\delta^{13}\text{C}$  [modificado de O’Dogherty et al. (2006)].

## Agradecimientos

El estudio es parte de los resultados del Proyecto de Investigación CGL2008-00533/BTE (DGI) y del Grupo de Investigación RNM-373 (Junta de Andalucía).

## Referencias

- Aguado, R., O'Dogherty, L. & Sandoval, J. (2008). Fertility changes in surface waters during the Aalenian (mid Jurassic) of the Western Tethys as revealed by calcareous nannofossils and carbon-cycle perturbations. *Marine Micropaleontology* 68: 268-285.
- Azema, J. (1977). Étude Géologique des Zones Externes des Cordillères Bétiques aux confins des provinces d'Alicante et de Murcie (Espagne). Thesis, Université Paris VI, 396 pp.
- Checa, A. & Sequeiros, L. (1990). New data on the Lower Oxfordian from the Subbetic Zone (Betic Range, S.E. Spain). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza* 2: 153-160.
- Mangold, C., (1979). Le Bathonien de l'est du Subbétique (Espagne du Sud). *Cuadernos de Geología* 10: 271-281.
- Nunn, E. V., Price, G. D., Hart, M. B., Page, K. N. & Leng, M. J. (2009). Isotopic signals from Callovian–Kimmeridgian (Middle–Upper Jurassic) belemnites and bulk organic carbon, Staffin Bay, Isle of Skye, Scotland. *Journal of the Geological Society* 166: 633-641.
- O'Dogherty, L., Sandoval, J., Bartolini, A., Bruchez, S., Bill, M. & Guex, J. (2006). Carbon-isotope stratigraphy and ammonite faunal turnover for the Middle Jurassic in the southern Iberian palaeomargin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 239: 311-333.
- Sandoval, J. & Checa, A. (2002). Taphonomy of cephalopods concentrations in the Jurassic of the Subbetic. In *Currents Topics on Taphonomy and Fossilization* (eds. M. de Renzi et al.), pp. 223-230. Ayunt. de Valencia.
- Sandoval, J., O'Dogherty, L., Aguado, R., Bartolini, A., Bruchez, S. & Bill, M. (2008). Aalenian carbon isotope-stratigraphy: Calibration with ammonite, radiolarian and nannofossils events in the Western Tethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 267: 115-137.
- Seyfried, H. (1978). Der subbetiche Jura von Murcia (Südost-Spanien). *Geologisches Jahrbuch* 29: 3-201.



# REVISIÓN DE LA BIOSTRATIGRAFÍA DE CARÓFITAS DEL LÍMITE EOCENO-OLIGOCENO DE LA CUENCA DEL EBRO

Sanjuan, J.<sup>1</sup> & Martín-Closas, C.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departament d'Estratigrafia, Paleontologia y Geociències marines, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, 08028, C/ Martí i Franquès, s/n, Barcelona; josepsanjuan@ub.edu, cmartinclosas@ub.edu

## Resumen

Se revisa la biozonación mediante carófitas a partir de un muestreo sistemático de las sucesiones de facies transicionales y continentales del Eoceno superior-Oligoceno inferior del sector norte oriental de la Cuenca del Ebro. Como resultado, las distribuciones cronoestratigráficas de algunas especies han sido ampliadas, lo que conlleva una modificación de la biozonación mediante carófitas en la Cuenca del Ebro. Se describe por primera vez la biozona de *Harrisichara vasiformis-tuberculata* en las facies transicionales de la Formación Sant Boi. En las facies continentales suprayacentes de la Formación Artés se ha establecido el límite inferior de la superzona de *Harrisichara tuberculata* y se ha ampliado la biozona de *Stephanochara vectensis* hasta mas allá del límite Eoceno-Oligoceno establecido mediante la biozonación de mamíferos (yacimiento de Santpedor, MP 21). También se ha definido la nueva subzona local de *Nodosochara jorbae*. Esta subzona substituye la biozona local de *Sphaerochara labellata* definida por autores anteriores.

**Palabras clave:** carófitas, biozonación, biozona, Eoceno, Oligoceno

## Abstract

A revision of the charophyte biozonation from the transitional and continental Upper Eocene-Lower Oligocene facies in the north eastern part of the Ebro Basin is performed through an intensive sampling. The new data allows us to enlarge the chronostratigraphic range of some species and consequently, to modify charophyte biozones in the Ebro Basin. The *Harrisichara vasiformis-tuberculata* biozone has been first reported in the transitional Sant Boi Formation. The overlying continental Artés Formation records the base of the *Harrisichara tuberculata* superzone. To the top of this formation, the *Stephanochara vectensis* biozone has been enlarged to include the Eocene-Oligocene boundary and the basal part of the Rupelian. This is supported by its occurrence above the classical mammal site of Santpedor (MP-21). Moreover, a new local subzone called *Nodosochara jorbae* has been defined. It substitutes the local biozone *Sphaerochara labellata* defined by previous authors.

**Keywords:** charophytes, biozonation, biozone, Eocene, Oligocene



## Introducción

Los depósitos no marinos del sector norte oriental de la Cuenca del Ebro han sido poco estudiados biostratigráficamente. Los primeros trabajos biostratigráficos mediante carófitas se centraron en el sector de Igualada (Rosell et al., 1966) y en el sector del Lluçanès (Colom et al., 1970). En la década de los años setenta del siglo pasado se definieron algunas unidades continentales muy generalizadas en la cuenca del Ebro oriental y proporcionaron dataciones preliminares mediante carófitas. Anadón y Feist (1981) dataron y subdividieron por primera vez las secuencias del margen oriental de la Cuenca del Ebro del Tanetiense al Bartoniense. Los estudios biostratigráficos prosiguieron en el Priaboniense, Oligoceno y Mioceno de la zona central de la Cuenca (Choi, 1989). El conjunto de trabajos realizados permitió elaborar una biozonación local. Anadón et al. (1992) establecieron 19 biozonas de carófitas representadas en 5 áreas de estudio situadas al este de la Cuenca desde el Paleoceno superior al Mioceno inferior. Posteriormente Feist et al. (1994) establecieron 9 biozonas basadas en carófitas del Eoceno superior- Mioceno inferior.

## Metodología

Se estudiaron algunas secciones clásicas y otras inéditas del Lluçanès (Sant Boi de Lluçanès, Sobremunt, Sant Bartomeu del Grau, Oristà y Santa Maria d'Oló), Moià, Santpedor y Rubió. Estas secciones han sido muestreadas sistemáticamente con el fin de obtener resultados biostratigráficos relevantes. La preparación de los microfósiles se ha realizado según los métodos habituales en micropaleontología (lavado, tamizado de las muestras, triado mediante lupa binocular y estudio mediante microscopio óptico y electrónico de rastreo). Para el estudio taxonómico se ha realizado un análisis biométrico de 100 girogonitos así como de los caracteres apicales, basales y ornamentales de cada especie y población a destacar.

## Resultados

### (a) Biozona de *Harrisichara vasiformis-tuberculata*

**Definición:** Corresponde a la biozona europea de *Harrisichara vasiformis-tuberculata* (FIG. 1). Ri-

veline et al. (1996) define esta biozona como un intervalo entre la última presencia de *Gyrogona tuberosa* y la primera aparición de *Harrisichara tuberculata*.

**Especies significativas:** Las especies presentes en la Formación Sant Boi son *Harrisichara vasiformis-tuberculata*, *Harrisichara lineata*, *Nodosochara jorbae*, *Chara subcylindrica*, *Chara* sp.1, *Gyrogona* sp. y *Lamprothamnium* sp. (FIG. 2, A-C y G-I). La presencia de *Nodosochara jorbae* Choi 1989, dentro de la Formación Sant Boi ha permitido ampliar la parte inferior de su rango biostratigráfico, hasta ahora, restringido a la biozona de *Stephanochara vectensis*.

**Representación en la Cuenca del Ebro:** En la cuenca del Ebro (sector oriental) el intervalo comprendido en esta biozona está representado por la Formación Sant Boi recientemente definida por Sanjuan et al. (2011). Esta biozona equivale a la Biozona local 11 de Anadón et al (1992) y a la biozona local 1 de Feist et al., (1994) (biozona indefinida) (FIG. 1). Ambos trabajos definen esta biozona como un intervalo correspondiente a depósitos marinos que no ha proporcionado restos de carófitas excepto *Harrisichara lineata* en el yacimiento de El Perers o "El Parés" (Colom et al., 1970). El muestreo sistemático de nuevas secciones correlacionables lateralmente al yacimiento de el Perers ha permitido hallar las especies *Harrisichara vasiformis-tuberculata* y *Nodosochara jorbae*.

### (b) Superzona *Harrisichara tuberculata*

**Definición:** Comprende el rango total de distribución de *Harrisichara tuberculata* (Priaboniense superior-Rupeliense inferior). Según Riveline et al. (1996) esta superzona incluye las biozonas europeas de *Stephanochara vectensis* y *Stephanochara pinguis* las cuales no siempre se pueden distinguir en el registro estratigráfico.

**Especies significativas:** En esta superzona se encuentran las especies *Harrisichara tuberculata*, *Nodosochara jorbae*, *Lychnothamnus longus*, *Sphaerochara labellata*, *Stephanochara* aff. *vectensis*, *Gyrogona caelata*, *Rhabdochara stockmansii*, *Niteilopsis* (T.) *meriani* y *Chara* sp.1 (FIG. 2 D-L).

**Representación en la Cuenca del Ebro:** En las secciones estudiadas únicamente se ha localizado el límite inferior de la biozona, que se encuentra en la base de la Formación Artés. Según Anadón et al. (1992), *Harrisichara tuberculata* aparece en la biozona local 12 (*Sphaerochara labellata*) y desapa-

rece en la biozona local 14 (*Nitellopsis* (T.) *meriani*). Feist et al. (1994) cita la primera aparición de *H. tuberculata* en la biozona local 2 (*Sphaerochara labellata*) y su desaparición en la biozona local 4 (*Stephanochara pinguis*).

(b. 1) Biozona de *Stephanochara vectensis*

**Definición:** Riveline et al. (1996) definen esta biozona como el intervalo entre la primera presencia de *Harrisichara tuberculata* y la desaparición de *Stephanochara vectensis*. En las series estudiadas la distribución de la especie supera el límite Eoceno-Oligoceno y se prolonga hasta el Rupeliense inferior (FIG. 2), como indica su presencia en estratos superiores al nivel de vertebrados de Santpedor (MP21, Oligoceno inferior). En consecuencia en este trabajo se propone redefinir la biozona para incluir el rango total de *Stephanochara vectensis* (FIG. 1). La población tipo de *Stephanochara vectensis* (Isla de Wight, Inglaterra) presenta una gran variabilidad intraespecífica que dificulta su caracterización, por lo que sería conveniente revisar los holotipos y paratipos depositados en el Natural History Museum de Londres para confirmar que las

poblaciones de la Cuenca del Ebro realmente corresponden a esta especie.

**Especies significativas:** En la Formación Artés *Stephanochara* aff. *vectensis* está asociada a *Harrisichara tuberculata*, *Rhabdochara stockmansii*, *Lychnothamnus longus* y *Chara* sp.1. En la parte basal de la biozona, se han hallado *Nodosochara jorbae*, *Sphaerochara labellata*, *Gyrogona caelata* y *Nitellopsis* (T.) *meriani* (FIG. 2 D-L).

**Representación en la cuenca de la Cuenca de l'Ebro.** Este intervalo corresponde a la totalidad de la Formación Artés en el sector norte oriental de la cuenca. La distribución de *Stephanochara vectensis* es continua y reconocible a lo largo de las secciones. La biozona de *Stephanochara vectensis* corresponde a las biozonas locales 12 (*Sphaerochara labellata*) y 13 (*Stephanochara vectensis*) de Anadón et al. (1992) y 2 (*Sphaerochara labellata*) y 3 (*Stephanochara vectensis*) de Feist et al. (1994) (FIG. 1). Cabe destacar que ambos trabajos dividieron la biozona europea de *Stephanochara vectensis* en dos biozonas locales:

Biozona local de *Sphaerochara labellata*: intervalo entre las apariciones de *Sphaerochara labellata* y de *Lychnothamnus longus*. El muestreo siste-

Edad		Biozonas de carófitas europeas (Riveline et al., 1996)	Biozonas de carófitas local (Cuenca del Ebro) (Feist et al., 1994)	Biozonas de carófitas (Cuenca del Ebro) PRESENTE TRABAJO	Asociaciones de carófitas (Cuenca del Ebro) PRESENTE TRABAJO	Litoestratigrafía (sector norte oriental Cuenca del Ebro)
OLIGOCENO	RUPELLEENSE	Rhabdochara major		Indefinida		
		Harrisichara tuberculata	Stephanochara pinguis	Stephanochara pinguis	<i>H. tuberculata</i> , <i>L. longus</i> <i>Chara</i> sp.	
EOCENO	PRIABONIENSE	Harrisichara tuberculata	Stephanochara vectensis	Stephanochara vectensis	<i>St. aff. vectensis</i> , <i>Rh. stockmansii</i> , <i>L. longus</i> , <i>H. tuberculata</i> , <i>Gy. caelata</i> , <i>Chara</i> sp.	Formación Artés
			Sphaerochara labellata		<i>N. jorbae</i> ; <i>St. aff. vectensis</i> <i>N (T) meriani</i> , <i>Sph. labellata</i> , <i>Rh. stockmansii</i> , <i>L. longus</i> , <i>H. tuberculata</i> , <i>Gy. caelata</i> , <i>Chara</i> sp.	
		Harrisichara vasiformis-tuberculata	Indefinida	Harrisichara vasiformis-tuberculata	<i>H. vasiformis-tuberculata</i> , <i>H. lineata</i> , <i>N. jorbae</i> , <i>Gyrogona</i> sp., <i>Lamprothamnium</i> sp., <i>Chara</i> sp.	Formación Sant Boi
		Gyrogona tuberosa				Formación Sant Martí Xic
	BART.	Psilochara repanda				

FIG. 1. Comparación entre las biozonaciones de carófitas de Riveline et al. (1996), la biozonación local propuesta por Feist et al. (1994) y la biozonación propuesta en este trabajo para el intervalo Priaboniense–Rupeliense inferior.

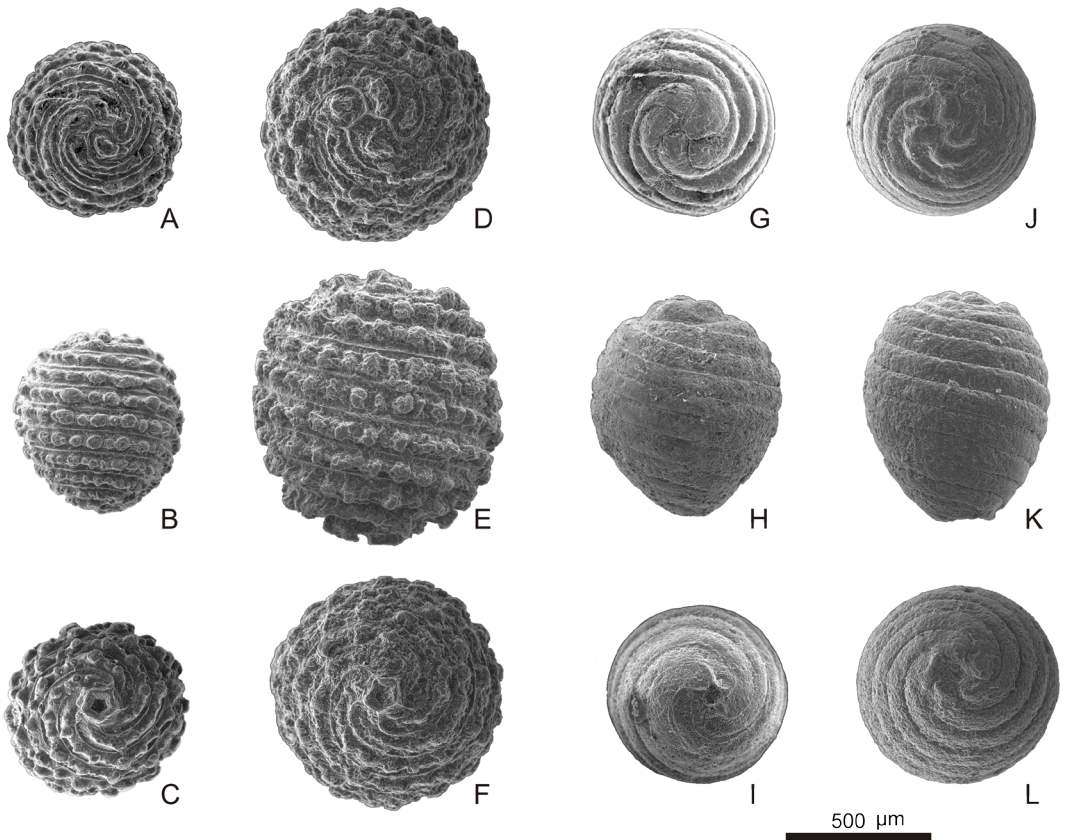


FIG. 2. Carófitas de la Formación Sant Boi (A-C) y de la Formación Artés (D-L) en el sector Norte Oriental de la Cuenca del Ebro. A-C, *Harrisichara vasiformis-tuberculata*; A) vista apical, B) vista lateral, C) vista basal. D-F, *Harrisichara tuberculata*; D) vista apical, E) vista lateral, F) vista basal. G-I, *Nodosochara jorbae*; G) vista apical, H) vista lateral, I) vista basal. J-L, *Stephanochara* aff. *vectensis*; J) vista apical, K) vista lateral, L) vista basal.

mático de nuevas secciones al noreste de la cuenca (Torre Casanova) pone en duda la definición de esta biozona ya que se ha observado la presencia de *L. longus* en niveles estratigráficamente inferiores a los de *Sphaerochara labellata*.

Biozona local de *Stephanochara vectensis*: intervalo entre las apariciones de *Lychnothamnus longus* y la primera presencia de *Nitellopsis* (*T.*) *meriani*. El muestreo sistemático de las secciones de Torre Casanova, Moià y Santpedor ha permitido observar *Nitellopsis* (*T.*) *meriani* asociada a las especies *Sphaerochara labellata* y *Nodosochara jorbae*, lo que pone en duda igualmente la validez de esta biozona local.

#### (b.1.1) Subzona local de *Nodosochara jorbae*

**Definición:** Intervalo entre la primera aparición de *Harrisichara tuberculata* y la última presencia de *Nodosochara jorbae* (FIG. 1). Esta subzona local corresponde a la parte inferior de la biozona europea de *Stephanochara vectensis* de Riveline et al. (1996). También corresponde, al menos en parte, a la biozona local de *Sphaerochara labellata* de Anadón et al. (1992) y Feist et al. (1994). Sin embargo, como se ha explicado en el párrafo anterior, su definición no se corresponde con los datos actuales.

**Especies significativas:** *Harrisichara tuberculata*, *Nodosochara jorbae*, *Lychnothamnus longus*, *Sphaerochara labellata*, *Stephanochara* aff. *vectensis*, *Gyrogona caelata*, *Rhabdochara stockmansii*, *Nitellopsis* (T.) *meriani* y *Chara* sp.1 (FIG. 2 D-L).

**Representación en la Cuenca del Ebro:** El intervalo de esta subzona corresponde a niveles situados en la base de la Formación Artés. *Sphaerochara labellata* también se encuentra en el intervalo descrito y es significativa ya que es una especie característica de la parte inferior de la biozona europea de *Stephanochara vectensis*. Sin embargo, *Sphaerochara labellata* es una especie restringida desde un punto de vista faunal y se desarrolla únicamente en ambientes lacustres permanentes como los representados por las calizas de Moia. Por el contrario, *Nodosochara jorbae* se distribuye en todo tipo de facies, tanto lacustres permanentes, lacustres temporales, llanura de inundación y ambientes salobres. Este euritipismo, junto a su repentina desaparición, hacen de esta una especie excelente para establecer una subzona dentro de la biozona de *Stephanochara vectensis*.

### Conclusiones

Los nuevos datos florísticos procedentes de secciones inéditas en el sector norte oriental de la Cuenca del Ebro han permitido atribuir a las facies transicionales (Formación Sant Boi) la biozona de *Harrisichara vasiformis-tuberculata*. En las facies continentales (Formación Artés) se ha establecido el límite inferior de la superzona de *Harrisichara tuberculata*, la biozona de *Stephanochara vectensis*, (Priaboniense superior-Rupeliense inferior) y la subzona local de *Nodosochara jorbae*.

### Agradecimientos

Este trabajo es una contribución del proyecto INTERBIOSTRAT CGL2008-00809 del Ministerio Español de Ciencia e Innovación. Los autores expresan su agradecimiento a Elisenda Costa y Miguel Garcés por su contribución a la elaboración de las secciones en el área de Moia y Rubió.

### Referencias

- Anadón, P. & Feist, M. (1981). Charophytes et Biostratigraphie du Paléogène inférieur du bassin de l'Ebre oriental. *Paleontographica*, B, 178: 143-168.
- Anadón, P., Cabrera, L., Choi, S.J., Colombo, F., Feist, M. & Saez, A. (1992). Biozonación del Paleógeno continental de la zona oriental de la Cuenca del Ebro mediante carófitas: implicaciones en la biozonación general de carófitas de Europa occidental. *Acta Geológica Hispanica* 27: 69-94.
- Choi, S.J. (1989). Les Charophytes du Bassin Potassique Catalan (Nord-Est de l'Espagne) à la limite Eocène- Oligocène. *Paléobiologie continentale* 26: 1-67, 16 lam.
- Colom, G., Via, L. & Reguant, S. (1970). Hallazgo de *Harrisichara lineata* Grambast en el yacimiento del Parés (Sant Boi del Lluçanès, Vic). *Acta Geológica Hispanica* 5(3): 65-66.
- Feist, M., Anadón P., Cabrera L., Choi, S.J., Colombo, F. & Sáez M. (1994). Upper Eocene-Lowermost Miocene charophyte in the Ebro Basin (Spain). Contribution to the charophyte biozonation in Western Europe. *Newsletter Stratigraphy* 30(1): 1-32.
- Riveline, J., Berger, J.-P., Feist, M., Martín-Closas, C., Schudack, M. & Soulié-Marsche, I. (1996). European Mesozoic-Cenozoic charophyte biozonation. *Bulletin de la Société Géologique de France* 167(3): 437-468.
- Rosell, J., Julià, R. & Ferrer, J. (1966). Nota sobre la estratigrafía de unos niveles con carófitas existentes en el tramo rojo de la base de Eoceno al S. se los Catalánides (provincia de Barcelona). *Acta Geológica Hispanica* 1: 17-20.
- Sanjuan, J., Martín-Closas, C., Serra-Kiel, J. & Gallardo, H. (2011). Stratigraphy and biostratigraphy (charophytes) of the marine-terrestrial transition in the Upper Eocene of the NE Ebro basin (Catalonia, Spain). *Geologica acta*. Numero doi: 101344/1050000017.



## NUEVAS APORTACIONES DE LOS MICROVERTEBRADOS DEL COMPLEJO CÁRSTICO DE ALMENARA-CASABLANCA (CASTELLÓN, ESPAÑA)

Santos-Cubedo, A.<sup>1</sup>, Furió, M.<sup>2</sup>, Blain, H.-A.<sup>3</sup>, Agustí, J.<sup>4</sup>, Sevilla, P.<sup>5</sup> & De Marfà, R.<sup>6</sup>

<sup>1</sup> Grup Guix. C/ Santa Lucía, 75, E-12540, Vila-real, Castellón; santos.cubedo@gmail.com

<sup>2</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont. Edifici ICP, Campus de la Universitat Autònoma de Barcelona, E-08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona; marc.furio@icp.cat

<sup>3</sup> Institut Català de Paleoeologia Humana i Evolució Social (IPHES), Universitat Rovira i Virgili (URV), Campus Catalunya, Avinguda Catalunya 25, E-43005, Tarragona; hablain@iphes.cat

<sup>4</sup> ICREA. Institut Català de Paleoeologia Humana i Evolució Social (IPHES), Universitat Rovira i Virgili (URV), Campus Catalunya, Avinguda Catalunya 25, E-43005, Tarragona; jordi.agusti@icrea.es

<sup>5</sup> Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas (UCM) e Instituto de Geología Económica (CSIC), C/ José Antonio Novais 2, E-28040 Madrid; psevilla@geo.ucm.es

<sup>6</sup> Departament d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Universitat de Barcelona, c/ Martí i Franquès s/n, E-08028, Barcelona; de\_marfa@hotmail.com

### Resumen

El complejo cárstico de Almenara-Casablanca (ACB) está formado por diez rellenos, cuatro de los cuales han proporcionado extensas colecciones de microvertebrados fósiles: ACB-M (límite Mioceno-Plioceno), ACB-4 (Plioceno Superior), ACB-1 (inicio del Pleistoceno Inferior) y ACB-3 (finales del Pleistoceno Inferior). En los últimos años, las listas faunísticas del complejo cárstico se han actualizado, permitiendo un alto grado de precisión en la estimación de algunas condiciones paleoambientales. Este trabajo sintetiza las aportaciones más relevantes derivadas del estudio de pequeños mamíferos, reptiles y anfibios fósiles de este complejo durante los últimos 10 años.

**Palabras clave:** microvertebrados, Mioceno, Plioceno, Pleistoceno

### Abstract

The Almenara-Casablanca karst complex (ACB) comprises ten infillings, four of which have yielded an abundant material of microvertebrate fossils: ACB-M, dated from the Miocene-Pliocene transition, ACB-4, of Late Pliocene age, ACB-1, of earliest Pleistocene age, and ACB-3 of late Early Pleistocene. The faunal lists of the karst complex have been updated in the recent years, thus leading to notably precise inferences of palaeoenvironmental conditions. A synthesis of the main results obtained from the study of the small mammal, reptile and amphibian fossils of this karst complex in the last 10 years is presented in this paper.

**Keywords:** small vertebrates, Miocene, Pliocene, Pleistocene

## Introducción

Las excavaciones llevadas a cabo en los años 80 en el complejo de Almenara-Casablanca y las posteriores campañas esporádicas de lavado-tamizado de sedimento (Agustí et al., 2011; Furió et al., 2005), resultaron en una extensa colección de fósiles de pequeños vertebrados que quedó almacenada en el Institut de Paleontologia M. Crusafont (Gusi, 2005). Desde el año 2000, gran parte de este material de pequeños vertebrados fósiles ha sido estudiado por los autores de este trabajo. Además, en el año 2004 se llevó a cabo una nueva excavación en el yacimiento de ACB-4, aumentando así la colección. La lista faunística de roedores, lagomorfos, insectívoros, quirópteros, escamosos y anuros del complejo se ha ido actualizando respecto a las publicadas por Gil y Sesé (1984, 1985) y Agustí y Galobart (1986) tras las primeras excavaciones. Los artículos publicados en la última década (Agustí et al., 2009, 2011; Bailon & Blain 2007; Blain, 2009; Blain et al., 2007, 2010; Furió & Mein, 2008; Furió & Santos-Cubedo, 2009; Furió et al., 2005, 2007, 2010; Madurell-Malapeira et al., 2009; Santos-Cubedo et al., 2007; Sevilla & Furió, 2010) han puesto de manifiesto la importancia paleoecológica y bioestratigráfica que, por abundancia, estado de preservación y rango temporal, pueden adquirir estos fósiles. En los siguientes apartados se proporciona el listado faunístico actualizado de cada localidad y lo que ello ha aportado en ambos campos.

## Situación geográfica y geológica

El complejo cárstico de Almenara-Casablanca se encuentra a unos treinta km al norte de Valencia, cerca de la localidad castellonense de Almenara. Los yacimientos se sitúan en una cantera abandonada donde antiguamente se explotaron calizas mesozoicas. La zona corresponde a un área elevada conocida como la Muntanyeta Blanca que geológicamente pertenece a la Sierra de Espadán (sector oriental de la Cordillera Ibérica). Las coordenadas UTM donde se localiza el complejo son: 30S7394404 (FIG. 1).

## Listado faunístico actualizado de ACB

ACB-M (MN13, Messiniense, Mioceno Superior,): *Myocricetodon jaegeri*, *Calomyscus* sp., *Debruijnimys almenarensis*, *Pseudomeriones abbreviatus*, *Ruscinomys lasallei*, *Apocricetus alberti*, *Blancomys* sp., *Eliomys truci*, *Apodemus gudrunae*, *Occitanomys* cf. *adroveri*, *Castillomys crusafonti*, *Paraethomys meini*, *Stephanomys ramblensis*, *Parasorex* cf. *ibericus*, *Blarinella* cf. *europaea*.

ACB-4 (MN16, Piacenziense, Plioceno Superior): *Prolagus* cf. *calpensis*, *Kislangia* aff. *cappettai*, *Stephanomys* gr. *minor*, *Apodemus* sp., *A.* aff. *mystacinus*, *Eliomys* aff. *intermedius*, *Desmana inflata*, *Talpa* cf. *fossilis*, *Myosorex meini*, *Deinsdorfia doukasi*, *Sorex minutus*, *Myotis* sp. 1, *M. myotis*, *M.*

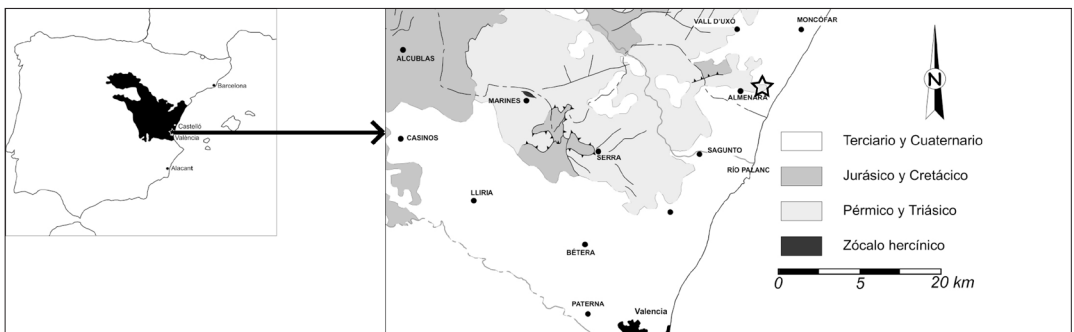


FIG. 1. Localización geológica del complejo cárstico Almenara-Casablanca (más datos en Madurell-Malapeira et al., 2009).

nattereri, *M. emarginatus*, *Plecotus* sp., *Eptesicus* sp., *Pipistrellus* sp., *Miniopterus* sp., *M. schreibersii*, *Rhinolophus ferrumequinum*, *R. euryale*, *R. hipposideros*, Agamidae indet., *Dopasia* sp., *Tarentola* sp., *Timon* cf. *lepidus*, Lacertidae indet., *Blanus cinereus*, *Coronella girondica*, *Malpolon monspessulanus*, *Vipera latasti*, cf. *Discoglossus* sp., *Pelobates* cf. *cultripes*, *Pelodytes* cf. *punctatus*, *Bufo bufo*, *Pelophylax* sp.

ACB-1 (MN17, Gelasiense, Pleistoceno Inferior): *Prolagus calpensis*, *Oryctolagus* sp., *Mimomys tornensis*, *M. medasensis*, *Kislangia gusii*, *Stephanomys progressus*, *Apodemus* cf. *mystacinus*, *Castillomys crusafonti*, *Eliomys quercinus*, *Sciurinae* indet., *Talpa* cf. *fossilis*, *Desmana* aff. *inflata*, *Myosorex meini*, *Sorex* sp., *S. minutus*, *Beremendia fissidens*, *Petenya hungarica*, *Myotis* sp. I, *Myotis* sp. II, *M. nattereri*, *M. myotis*, *Miniopterus* sp., *M. schreibersii*, *Rhinolophus ferrumequinum*, *R. euryale*, *R. hipposideros*, Agamidae indet., *Dopasia* sp., *Tarentola* sp., *Chalcides* cf. *bedriagai*, *Timon* cf. *lepidus*, Lacertidae indet., *Blanus cinereus*, *Natrix maura*, *Coronella girondica*, *Rhinechis scalaris*, *Malpolon monspessulanus*, *Vipera latasti*, cf. *Discoglossus* sp., *Pelodytes* cf. *punctatus*, *Bufo bufo*, *Pelophylax* sp.

ACB-3 (Calabriense, Pleistoceno Inferior): *Prolagus calpensis*, *Oryctolagus* sp., *Eliomys quercinus helleri*, *Allocricetus bursae duraciensis*, *Castillomys rivas*, *Apodemus flavicollis*, *A. mystacinus*, *Mimomys* aff. *savini*, *Allophaiomys chalinei*, *Iberomys* aff. *huescarensis*, *Pliomys episcopalis*, *Crocidura* sp., *Sorex* cf. *araneus*, *Neomys* sp., *Myotis blythi*, Chiroptera indet., *Blanus cinereus*, *Chalcides* cf. *bedriagai*, Lacertidae indet., *Natrix natrix*, *Malpolon monspessulanus*, *Coronella girondica*, *Rhinechis scalaris*, *Vipera latasti*, cf. *Discoglossus* sp., *Pelobates cultripes*, *Pelodytes* cf. *punctatus*, *Bufo* cf. *viridis* s.l., *B. bufo*, *B. calamita*, *Pelophylax* cf. *perezii*.

### Bioestratigrafía

El yacimiento de ACB-M cuenta con los registros fósiles más antiguos de varios inmigrantes africanos, tales como *Myocricetodon jaegeri* y *Debruijnimys almenarensis*, cuya presencia puede ser explicada en función de la Crisis de Salinidad del Messiniense y la extensión hacia el norte de las áreas subdesérticas del norte de África. Otros elementos de la microfauna de ACB-M, como *Calomyscus* sp. o *Pseudomeriones abbreviatus* son

de afinidades asiáticas e indican así mismo condiciones subdesérticas. Los rellenos de ACB-1 y ACB-4 son de particular importancia en el caso de los quirópteros, ya que documentan un periodo escasamente representado en lo que se refiere al registro de estos mamíferos en la Península Ibérica. En ambos casos se encuentran, junto con especies actuales, algunas especies extinguidas que no están representadas en los yacimientos de edad ligeramente posterior, por lo que probablemente representan los últimos registros de estos taxones (Sevilla & Furió, 2010). Asimismo, al tamizar el sedimento de la excavación del 2004, el yacimiento de ACB-4 proporcionó el fósil más antiguo atribuible a un tejón del género *Meles* en Eurasia (Madurell-Malapeira et al., 2009). El yacimiento de ACB-3 cuenta con el registro fósil más antiguo de *Neomys* (Furió, 2007). Además, con la reciente descripción de unos 500 restos atribuibles al sapo verde *Bufo viridis* procedentes del yacimiento de Cueva Victoria (Pleistoceno Inferior final, Murcia), el único ilion de ACB-3 que hasta ahora había sido identificado a nivel de género (*Bufo* sp., Blain, 2005, 2009) puede ser reconsiderado como grupo *Bufo viridis* (Blain et al., 2010). Por lo tanto, ésta podría representar, junto con Cueva Victoria (aproximadamente 1,1 Ma, Blain et al., 2008), una de las últimas citas de la especie en la Península Ibérica, donde actualmente está ausente. En el registro fósil, el grupo *B. viridis* tiene una distribución más occidental que en la actualidad, estando presente en el Plioceno y probablemente el Mioceno Inferior de España y Francia.

### Paleoecología

El dominio de myocricetodontinos y gerbillidos en el yacimiento de ACB-M y la baja diversidad de insectívoros, sugiere la presencia de condiciones subdesérticas ligadas a la extensión de los ecosistemas norteafricanos hacia el norte, asociados a la Crisis de Salinidad del Messiniense. También destaca la diversidad de múridos presentes en el yacimiento. En lo que respecta a los yacimientos del Plioceno, ACB4 cuenta con la presencia de ánguidos (*Dopasia* sp.), y musarañas de dientes pigmentados (*Sorex minutus*, *Deinsdorfia doukasi*), lo que sugiere condiciones ambientales más húmedas que las actuales. Las temperaturas medias anuales se estiman en 17,1 +/- 1,5°C (según



método MCR en Blain, 2009) y las precipitaciones medias anuales en 711 +/-229 mm. Los topos excavadores sugieren la existencia de subsuelos con un grado de humedad más bien constante, y la especie de desmán la presencia de aguas abiertas en las cercanías. Los quirópteros vespertilionidos, pese a su escasa representación, son indicadores de la existencia de áreas boscosas más o menos desarrolladas en las inmediaciones, hecho apoyado por la presencia de dos especies de múridos del género *Apodemus*. En el caso de ACB1, los mismos métodos de estimación paleoambiental en base a la herpetofauna estiman una temperatura media anual de 16,5 +/- 2,4°C y precipitaciones de 794 +/-184 mm anuales. La asociación de insectívoros sugiere la existencia de unas condiciones ambientales locales parecidas a las de ACB4. En ACB3, el análisis MCR de la paleoherpetofauna indica un enfriamiento respecto a los yacimientos más antiguos, con una estimación de las temperaturas medias anuales entorno a los 14,9 +/- 3,6°C y una precipitación media anual de 683 +/- 125 mm. Los sorcidos presentes en esta localidad están dominados en un 90% por el género *Crociodura*, propio de ambientes secos y más bien cálidos, aunque el hallazgo de *Sorex* y *Neomys* apunta a la existencia de picos puntuales de humedad y la presencia de aguas cercanas. La presencia de dos especies de múridos del género *Apodemus* y en especial de la especie *A. flavicollis* sugiere la existencia de áreas boscosas más o menos desarrolladas en las inmediaciones.

### Conclusión

El complejo cárstico Almenara-Casablanca representa una de las áreas con mayor número de especies fósiles de vertebrados por yacimiento que se conocen para el intervalo que va desde el Mioceno Superior hasta el Pleistoceno Inferior. Nuevos estudios sobre material recuperado en anteriores campañas han permitido conocer mejor los fósiles presentes en los rellenos arcillosos del complejo. La sucesión de yacimientos de Almenara-Casablanca se ha convertido de esta manera en un lugar clave para comprender la evolución de pequeños vertebrados del Plioceno-Pleistoceno de la Península Ibérica, y complementa así los datos faunísticos de otros yacimientos de edad similar.

### Agradecimientos

Los autores quieren agradecer la ayuda prestada a Joan Madurell, Francesc Gusi y Carmen Olaria, así como la colaboración del ayuntamiento de Almenara, el SIAP y el Grup Guix de Vila-real. El presente trabajo forma parte de los proyectos SGL2009-7896 y CGL2008-00325/BTE del Ministerio de Ciencia e Innovación y de los proyectos SGR2009-324 y PIPH-2009 SGR 754 de la Generalitat de Catalunya.

### Referencias

- Agustí, J. & Galobart, À. (1986). La sucesión de micromamíferos en el complejo cárstico de Casablanca (Almenara, Castellón): problemática biogeográfica. *Paleontologia i Evolució* 20: 57-62.
- Agustí, J., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G. & Bailon, S. (2009). Climate forcing of first hominid dispersal in Western Europe. *Journal of Human Evolution* 57(6): 815-821.
- Agustí, J., Santos-Cubedo, A., Furió, M., De Marfà, R., Blain, H.-A., Oms., O. & Sevilla, P. (2011). The late Neogene-early Quaternary small vertebrate succession from the Almenara-Casablanca karst complex (Castellón, Eastern Spain): Chronologic and paleoclimatic context. *Quaternary International* (2010): doi:10.1016/j.quaint.2010.11.016.
- Bailon, S. & Blain, H.-A. (2007). Faunes de reptiles et changements climatiques en Europe occidentale autour de la limite Plio-Pléistocène. *Quaternaire* 18(1): 55-63.
- Blain, H.-A. (2005). Contribution de la paléoherpétofaune (Amphibia & Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen d'Espagne. Tesis Doctoral, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. 402 pp.
- Blain, H.-A. (2009). Contribution de la paléoherpétofaune (Amphibia & Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen d'Espagne. *Treballs del Museo de Geologia de Barcelona* 16: 39-170.
- Blain, H.-A., Bailon, S. & Agustí, J. (2007). Anurans and squamate reptiles from the latest early Pleistocene of Almenara-Casablanca-3 (Castellón, East of Spain). Systematic, climatic and environmental considerations. *Geodiversitas* 29(2): 269-295.

- Blain H.-A., Bailon S. & Agustí J. (2008). Amphibians and squamate reptiles from the latest early Pleistocene of Cueva Victoria (Murcia, southeastern Spain, SW Mediterranean): Paleobiogeographic and paleoclimatic implications. *Geologica Acta* 6(4): 345-361.
- Blain, H.-A., Gibert, L. & Ferràndez-Cañadell, C. (2010). First report of a green toad (*Bufo viridis sensu lato*) in the Early Pleistocene of Spain: paleobiogeographical and paleoecological implications. *Comptes Rendus Palevol* 9(8): 487-497.
- Furió, M. (2007). Los insectívoros (Soricomorpha, Erinaceomorpha, Mammalia) del Neógeno superior del Levante Ibérico. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Barcelona. 299 pp.
- Furió, M. & Mein, P. (2008). A new species of *Deinsdorfia* (Soricidae, Insectivora, Mammalia) from the Pliocene of Spain. *Comptes Rendus Palevol* 7: 347-359.
- Furió, M. & Santos-Cubedo, A. (2009). On fossil postcranial bones of Neogene and Quaternary Insectívoros (Eulipotyphla, Mammalia), with some remarks to the material from Almenara-Casablanca 1 (Castelló, Spain). *Paleolusitana* 1: 183-188.
- Furió, M., Santos-Cubedo, A., Blain, H.-A., Blaya-Martí, E., Casanovas-Vilar, D., Martínez-Alba, D. & Madurell-Malapeira, J. (2005). Síntesis sobre las faunas fósiles del complejo cársico de Almenara-Casablanca (Castellón). In *Miscelánea Paleontológica* (eds. G. Meléndez, C. Martínez-Pérez, S. Ros, H. Botella & P. Plasencia), pp. 27-286. Zaragoza: Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza 6.
- Furió, M., Santos-Cubedo, A., Minwer-Barakat, R. & Agustí, J. (2007). Evolutionary history of the african soricid *Myosorex* (Insectivora, Mammalia) out of Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 273(4): 1018-1032.
- Furió, M., Agustí, J., Mouskhelishvili, A., Sanisidro, Ó. & Santos-Cubedo, A. (2010). The paleobiology of the extinct venomous shrew *Beremendia* (Soricidae, Insectivora, Mammalia) in relation to the geology and paleoenvironment of Dmanisi (Early Pleistocene, Georgia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(3): 928-942.
- Gil, E. & Sesé, C. (1984) Micromamíferos del nuevo yacimiento Villafranquiense de Casablanca I (Almenara, Castellón). *Estudios Geológicos* 40: 83-89.
- Gil, E. & Sesé, C. (1985). Micromamíferos (Insectivora, Rodentia y Lagomorpha) del nuevo yacimiento de Villafranquiense de Casablanca B (Almenara, Prov. de Castellón). *Estudios Geológicos* 41: 495-501.
- Gusi, F. (2005). Roedores, Monos, Caballos y Ciervos. Faunas fósiles de Casa Blanca-Almenara de 5 a 1 millones de años (Castellón). In *Colección de Prehistoria y Arqueología Castellonenses. Castelló de la Plana: Servei d'Investigacions Arqueològiques i Prehistòriques*, Diputació de Castelló. 296 pp.
- Madurell-Malapeira, J., Santos-Cubedo, A. & Marmi, J. (2009). Oldest european occurrence of *Meles* (Mustelidae, Carnivora) from the middle Pliocene (MN16) of Almenara-Casablanca-4 karstic site (Castellón, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29(3): 961-965.
- Santos-Cubedo, A., Ginés, V., Furió, M., Madurell, J. & Agustí, J. (2007). Els mamífers fòssils d'Almenara. *Nostra Terra* 2: 18-19.
- Sevilla, P. & Furió, M. (2010). The Plio-Pleistocene bat fossils of the Almenara-Casablanca Complex: Getting closer to a modern assemblage. *Volume of Abstracts of the 15th International Bat Research Conference, Prague, 23-27 Aug. 2010*: 283.



## VOLUMEN ENDOCRANEAL EN *HOMO*: IMPLICACIONES TAXONÓMICAS

Serrano Ramos, A.<sup>1</sup>, Jiménez-Arenas, J.M.<sup>2</sup> & Esquivel Guerrero, J.A.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Master de Arqueología. Dpto. de Prehistoria y Arqueología, Universidad de Granada, Campus de Cartuja, s/n 18071, Granada; alisera@correo.ugr.es

<sup>2</sup> Dpto. de Prehistoria y Arqueología, Universidad de Granada, Campus de Cartuja, s/n 18071, Granada; jumajia@ugr.es, esquivel@ugr.es

### Resumen

El tamaño del cerebro es una de las características que se han utilizado para caracterizar al género *Homo* y distinguirlo del resto de homínidos. Igualmente, se ha propuesto que los neandertales presentan, en promedio, un tamaño del cerebro mayor que el de los humanos anatómicamente modernos. Los objetivos de este estudio son: (1) evaluar estadísticamente el cambio en el volumen endocraneal de diferentes taxones del género *Homo* y (2) estudiar el grado de solapamiento existente entre los distintos taxones, con especial atención a neandertales y humanos anatómicamente modernos. De los resultados obtenidos se concluye que, salvo para el caso de neandertales y humanos anatómicamente modernos, el volumen endocraneal es un buen discriminante taxonómico y temporal, y que los neandertales tienen el cerebro más pequeño que los humanos modernos pleistocenos aunque mayor que el de los humanos modernos actuales.

**Palabras clave:** tamaño del cerebro, solapamiento, test de Lubischew, neandertales, humanos anatómicamente modernos

### Abstract

Brain size is one of the features for characterizing the genus *Homo* and distinguishing it from the rest of hominins. Likewise, it has been proposed that neanderthals have on average, a bigger brain than anatomically modern humans. The objectives of our study are: (1) evaluate statistically the changes in the endocranial volume of the different taxa of the genus *Homo* and (2) study the existing overlap between the different taxa, with special attention to neanderthals and anatomically modern humans. From the results we can conclude that, with an exception for neanderthals and anatomically modern humans, endocranial volume is a good taxonomic and temporary discriminatory, and that neanderthals do have smaller brains than anatomically modern Pleistocene humans, although bigger than current modern humans.

**Keywords:** brain size, overlapping, Lubischew's test, neanderthals, anatomically modern humans

## Introducción

Con mayor o menor grado de aceptación, la encefalización del género *Homo* ha sido un aspecto muy recurrente en la investigación sobre evolución humana. Diversos aspectos (más o menos discutidos) permiten distinguir al género *Homo* de otros homínidos fósiles (vg. los australopithecinos): una reducción del aparato masticatorio y un incremento del tamaño (tanto relativo como absoluto) del cerebro (McHenry, 1982; Kappelman, 1996; McHenry & Coffing, 2000), la morfología de la mano (Moyà-Solà et al., 2008) y la capacidad para fabricar útiles de piedra tallada (Wood & Collard, 1999; Elton et al., 2001).

Probablemente, el incremento de la masa cerebral fuese acompañado de importantes reorganizaciones internas de diferentes áreas del cerebro, aunque lamentablemente éstas no quedan reflejadas en el registro fósil y tan sólo disponemos de los endocráneos (Jiménez-Arenas, 2007). A partir del registro fósil, el cambio más destacable viene determinado por el incremento del tamaño del cerebro. Así, en los últimos dos millones y medio de años, el volumen endocraneal se ha visto triplicado en términos absolutos y doblado en términos relativos (McHenry, 1982; Bailey & Geary, 2009).

Los objetivos del presente estudio son (1) evaluar estadísticamente el cambio en el volumen endocraneal de diferentes taxones del género *Homo* y (2) estudiar el grado de solapamiento existente entre los distintos taxones, con especial atención a neandertales y humanos anatómicamente modernos.

## Materiales y métodos

Los datos de los volúmenes endocraneales (EV; en cc.) de individuos adultos han sido obtenidos de la literatura (Ruff et al., 1997; De Miguel & Hennerberg, 2001; Ash & Gallup, 2007). La muestra utilizada incluye un alto número de observaciones (N=214). Cuando se encontraron diversas mediciones del EV para un mismo individuo se calculó el promedio. Para las comparaciones se han creado seis grupos: habilinos (*hab*) –que comprende a *Homo habilis*, *H. rudolfensis* y la población de *Dmanisi*-, erectinos del Pleistoceno inferior (*erectPI*) –

que incluye a *H. ergaster* y *H. erectus*-, erectinos del Pleistoceno medio (*erectPM*) –que abarca a *H. erectus*, *H. rhodesiensis*, *H. heidelbergensis* y *H. mauritanicus*-, neandertales (*neand*) y humanos anatómicamente modernos (*ham*). Dentro de éstos se ha contado con dos poblaciones diferentes una del Pleistoceno (*hamp*) y otra de indígenas norteamericanos (*Pecos*).

Los valores considerados en este estudio son el número de observaciones (N), el promedio ( $\bar{x}$ ), la desviación típica (S) y el coeficiente de variación (CV) calculado como

$$\left(\frac{S}{\bar{x}} \cdot 100\right)$$

Para contrastar la hipótesis de qué poblaciones son iguales o diferentes entre los distintos grupos se ha utilizado un método para analizar la varianza, el ANOVA junto al test *post hoc* de Bonferroni cuando se rechaza la hipótesis nula, el cual utiliza pruebas t-Student para realizar comparaciones por pares entre las medias de los grupos de grupos controlando la tasa de error global para corregir el nivel crítico y dando lugar a una matriz que indica si las medias de los grupos son significativamente diferentes.

Para evaluar el solapamiento entre los individuos de los diferentes grupos se ha utilizado la prueba de Lubischew. Ésta, que se basa en la prueba t-Student, permite evaluar el grado de solapamiento entre las distribuciones muestrales de dos poblaciones y, con ello, determinar qué capacidad tiene dicha variable de discriminar entre ambas (Lubischew, 1962). El coeficiente de discriminación (K) se calcula siguiendo la fórmula:

$$K = (\bar{x}_a - \bar{x}_b) / 2S_x^2$$

donde  $\bar{x}_a$  y  $\bar{x}_b$  son las medias de la variable X en las dos muestras comparadas (a y b) y  $S_x^2$  es la varianza conjunta para ambas muestras. Dado que el porcentaje de clasificaciones erróneas a partir de la variable X (es decir, el solapamiento entre las muestras) es aproximadamente la probabilidad de que una desviada normal exceda el valor

$$R = \sqrt{K} / 2$$

cuanto mayor sea K mejor será el carácter X a la hora de discriminar.

## Resultados

En la tabla 1 se presentan los resultados de los análisis estadísticos descriptivos. Los promedios se incrementan desde *hab* hasta *neand*. Sin embargo, el promedio de este último grupo es ligeramente inferior al de los *hamP* aunque mayor que el de *Pecos*. Por otra parte, el grupo que despliega mayor heterogeneidad es *hab* puesto que ha proporcionado el mayor valor para el CV. Como se refleja en la tabla 2, se rechaza la hipótesis nula de igualdad de medias entre los grupos, y el test de Bonferroni proporciona que todas las medias dos a dos son significativamente distintas entre sí excepto las correspondientes a *neand* y *hamP*. Por último, en la tabla 3 se observa que el % de solapamiento en el EV tiende a aumentar hasta que alcanza un máximo para la pareja *neand/hamP* (43,25%) (Tabla 3). Por otra parte, el porcentaje de solapamiento es mayor entre *Pecos/neand* que entre *Pecos/hamP*.

	N	$\bar{X}$	S	CV
<i>hab</i>	11	635,36	90,56	14,25
<i>erectPI</i>	16	894,31	84,66	9,46
<i>erectPM</i>	41	1150,59	152,90	13,28
<i>neand</i>	25	1425,40	174,38	12,23
<i>amhP</i>	92	1472,74	138,33	9,39
<i>Pecos</i>	29	1308,38	122,99	9,40

TABLA 1: Estadísticos descriptivos de cada uno de los grupos analizados en el presente estudio.

<i>erect PI</i>	<i>erect PM</i>	<i>neand</i>	<i>ham P</i>	<i>Pecos</i>	
*	*	*	*	*	<i>hab</i>
	*	*	*	*	<i>erect PI</i>
		*	*	*	<i>erect PM</i>
			ns	*	<i>neand</i>
				*	<i>hamP</i>

TABLA 2: Valores de P obtenidos con el test de Bonferroni. Leyenda, \*: significativa; ns: no significativa.

<i>hab/erectPI</i>	
N	27
R	1,49
Solapamiento %	6,81
Discriminación %	93,19
<i>erectPI/erectPM</i>	
N	57
R	0,93
Solapamiento %	17,62
Discriminación %	82,38
<i>erectPM/neand</i>	
N	66
R	0,85
Solapamiento %	19,8
Discriminación %	80,2
<i>neand/hamP</i>	
N	116
R	0,17
Solapamiento %	43,25
Discriminación %	56,75
<i>neand/Pecos</i>	
N	54
R	0,39
Solapamiento %	34,83
Discriminación %	65,17
<i>hamP/Pecos</i>	
N	120
R	0,62
Solapamiento %	26,76
Discriminación %	73,24

TABLA 3: Resultados del test de Lubischeck.

## Discusión

Se aprecia un claro incremento en el volumen endocraneal en los diferentes taxones del género *Homo* hasta alcanzar el máximo tamaño con los individuos del Pleistoceno Superior. El porcentaje de solapamiento indica que se trata de una buena variable para distinguir taxones con una razonable fiabilidad, salvo para el caso de neandertales y humanos modernos. Por tanto, el cambio de tamaño en el volumen endocraneal implica un componente taxonómico, pero también temporal puesto que los erectinos (ver Jiménez-Arenas et al., 2011 para una puesta al día sobre la taxonomía en el género *Homo*) se dividen en dos grupos claramente diferenciados, los del Pleistoceno

inferior y los del Pleistoceno medio, lo cual es consistente con estudios previos (vg. Rightmire, 2004).

Tradicionalmente se ha considerado que los neandertales presentaban volúmenes endocraneales mayores que los de los humanos anatómicamente modernos (Stringer, 1992; Holliday, 2008). Los resultados de este estudio indican que esa afirmación hay que tomarla con cautela puesto que puede estar relacionada con las particularidades de las muestras utilizadas. Así las cosas, los humanos modernos actuales presentan cerebros cuyo tamaño es significativamente menor que el de los neandertales (aunque también respecto a sus congéneres fósiles). Por el contrario, los pleistocenos no. ¿Cuál puede ser la explicación? La influencia de dos genes que, relacionados con la disminución del tamaño del cerebro, podría ser parte de esta reducción a lo largo de los últimos 37.000 y 5.000 años: el MCPH1 (Evans et al., 2004; Evans et al., 2005) y el ASPM (Mekel-Bobrov et al., 2007).

### Agradecimientos

Los autores agradecen a C.B. Ruff su generosidad al facilitarnos sus datos para este estudio.

### Referencias

- Ash, J. & Gallup, G.G. (2007). Brain size, intelligence, and paleoclimatic variation. In *Mating Intelligence: Sex, Relationships and the Mind's Reproductive System* (eds. Geher, G. & Miller, G.), pp. 311-333. Lawrence Erlbaum Associates.
- Bailey, D.H. & Geary, D.C. (2009). Hominid brain evolution. Testing climatic, ecological and competition models. *Human Nature* 20: 67-79.
- De Miguel, C. & Hennerberg, M. (2001). Variation in hominid brain size: How much is due to the method? *Homo* 52: 3-58.
- Elton, S., Bishop, L.C. & Wood, B. (2001). Comparative context of Plio-Pleistocene hominin brain evolution. *Journal of Human Evolution* 41: 1-27.
- Evans, P.D., Anderson, J.R., Vallender, E.J., Choi, S.S. & Lahn, B.T. (2004). Reconstructing the evolutionary history of Microcephalin, a gene controlling human brain size. *Human Molecular Genetics* 13: 1139-1145.
- Evans, P.D., Gilbert, S.L., Mekel-Bobrov, N., Vallender, E. J., Anderson, J.R., Vaez-Azizi, L.M., Tishkoff, S.A., Hudson, R.R. & Lahn, B.T. (2005). Microcephalin, a gene regulating brain size, continues to evolve adaptively in humans. *Science* 309: 1717- 1720.
- Holliday, T.W. (2008). Neanderthals and modern human: an example of a mammalian syngameon? In *Neanderthal Revisited: New Approaches and Perspectives* (eds. Havarti, K and Harrison), pp. 281-298. Springer.
- Jiménez Arenas, J.M. (2007) Structural relationships between hard and soft endocranial structures in humans and apes. In *International Russian-Swiss Scientific Seminar on Physical Anthropology: Reconstruction and Modelling in Physical Anthropology* (eds. E. Godina and C.P.E. Zollikofer), p. 15. Institut of Anthropology (University of Moscow) & Institut of Anthropology (University of Zurich).
- Jiménez-Arenas, J.M., Pérez-Claros, J.A. & Palmqvist, P. (2011). A probabilistic approach to the craniometric variability of the genus *Homo* and inferences on the taxonomic affinities of the first human population dispersing out of Africa. *Quaternary International*. En prensa.
- Kappelman, J. (1996): The evolution of body mass and relative brain size in fossil hominid. *Journal of Human Evolution* 30: 243-276.
- Lubischew, A.A. (1962). On the use of discriminant function in taxonomy. *Biometrics* 18: 455-477.
- McHenry, H.M. (1982). The pattern of human evolution. *Annual Review of Anthropology* 11: 151-173.
- McHenry, H.M. & Coffing, K. (2000). *Australopithecus to Homo: Transformations in Body and Mind*. *Annual Review of Anthropology* 29: 125-146.
- Mekel-Bobrov, N., Posthuma, D., Gilbert, S.L., Lind, P., Gosso, M.F., Luciano, M., Harris, S.E., Bates, T.C., Polderman, T.J., Whalley, L.J., Fox, H., Starr, J.M., Evans, P.D., Montgomery, G.W., Fernandes, C., Heutink, P., Martin, N.G., Boomsma, D.I., Deary, I.J., Wright, M.J., de Geus, E.J. & Lahn, B.T. (2007). The ongoing adaptative evolution of ASPM and Microcephalin is not explain by increased intelligence. *Human Molecular Genetics* 16: 600-608.
- Moyà-Solà, S., Kohler, M., Alba, D.M. & Almecija, S. (2008). Taxonomic attribution of the Olduvai Hominid 7 manual remains and the functional interpretation of hand morphology in robust australopithecines. *Folia Primatologica*, 79: 215-250.
- Rightmire, G.P. (2004). Brain size and encephalization in early to mid Pleistocene *Homo*. *American Journal of Physical Anthropology* 12: 109-123.
- Ruff, C.B. Trinkaus, E. & Holliday T.W. (1997). Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo*. *Nature* 387: 173-176.
- Stringer, C.B. (1992). Evolution of early humans. In *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution*. (eds. S. Jones, R. Martin, & D. Pilbeam). Cambridge: Cambridge University Press.
- Wood, B. & Collard, M. (1999). The human genus. *Science* 284: 65-71.

## EL ÁMBAR DEL CRETÁCICO INFERIOR DE ESPAÑA: SU ESTUDIO MEDIANTE LUZ SINCROTRÓN

Soriano, C.<sup>1</sup>, Delclòs, X.<sup>2</sup>, Ortega-Blanco, J.<sup>2</sup>, Pérez-de la Fuente, R.<sup>2</sup>, Saupe, E.E.<sup>3</sup> & Tafforeau, P.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> European Synchrotron Radiation Facility - X-Ray Imaging Group, 6, rue Jules-Horowitz, 38000, Grenoble, France; csoriano@esrf.fr, tafforeau@esrf.fr

<sup>2</sup> Dept. Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, Martí i Franquès, s/n, 08028, Barcelona, Spain; xdelclos@ub.edu, j.ortegablanca@ub.edu, perezdelafuente@ub.edu

<sup>3</sup> University of Kansas, 66045, Lawrence-Kansas, USA; eesaube@ku.edu

### Resumen

En los últimos dos años se han estudiado inclusiones paleobiológicas preservadas en ámbar de yacimientos del Cretácico inferior de España, usando técnicas de imagen basadas en la propagación de contraste de fase mediante rayos-X sincrotrón en la European Synchrotron Radiation Facility (ESRF) en Grenoble (Francia). Se explica brevemente la técnica y los protocolos utilizados para la detección y representación virtual no destructiva de las inclusiones en el ámbar, así como los últimos resultados del proyecto del ámbar español en la ESRF, ilustrando la creciente utilidad de la microtomografía por contraste de fase de la radiación sincrotrón.

**Palabras clave:** ámbar, Cretácico inferior, sincrotrón, contraste de fase, reconstrucción 3D, microtomografía

### Abstract

Over the past two years, paleobiological inclusions preserved in the Early Cretaceous amber samples from Spain have been imaged in 3D and studied using Synchrotron X-Ray propagation phase contrast based imaging techniques at the European Synchrotron Radiation Facility (ESRF) in Grenoble (France). A brief description of the techniques and protocols used for detecting and non-destructive image of amber inclusions is provided. The latest results from the Spanish amber project at the ESRF are given, illustrating the increasing utility of X-ray Synchrotron phase contrast microtomography.

**Keywords:** amber, Early Cretaceous, synchrotron, phase contrast, 3D reconstruction, microtomography



## Introducción

El ámbar es el resultado de la fosilización de las resinas de diferentes tipos de árboles, que van desde el Carbonífero hasta el Holoceno. Los depósitos con ámbar hallados en España datan en su mayoría del Cretácico (Barremiense – Maastrichtiense), aunque todos los que contienen bioinclusiones pertenecen al Albiense (Delclòs et al., 2007, Peñalver & Delclòs, 2010). A causa de la preservación excepcional de organismos en el ámbar, estos Konservat-Lagerstätten (yacimientos de preservación excepcional) permiten el estudio de una parte significativa de los ecosistemas boscosos de la época. Varios estudios han demostrado que también es posible obtener información de las partes blandas de los ejemplares incluidos en la resina (Poinar & Hess, 1982; Grimaldi et al., 1994; Penney et al., 2007; Soriano et al., 2010). No obstante, el acceso a esas estructuras, muchas de ellas internas, hasta el momento implicaba la destrucción de los ejemplares (Grimaldi et al., 1994; Martínez-Delclòs et al., 2004).

La transparencia del ámbar varía enormemente entre los diferentes yacimientos y entre muestras de un mismo yacimiento. Los ámbares del Cretácico de España no suelen presentar una buena transparencia debido a impurezas o a procesos de oxidación o hidratación (Martínez-Delclòs et al., 2004), incluso cuando el material está preparado, por lo que a veces no es fácil el estudio de las bioinclusiones con métodos ópticos convencionales (microscopio óptico, MEB o confocal). En otros casos el ámbar es completamente opaco, por lo que su estudio es imposible. De hecho, durante muchos años se interpretó que el ámbar opaco no contenía bioinclusiones por corresponder a un proceso de oxidación o hidratación que destruía los organismos preservados dentro de la resina. En 2006, Tafforeau et al. (2006) describieron una nueva técnica para el estudio del ámbar opaco, utilizando la microtomografía por contraste de fase mediante radiación sincrotrón para detectar y reconstruir la anatomía de los animales y plantas preservados dentro del ámbar opaco del Cretácico inferior francés. Posteriormente el método fue optimizado por Lak et al. (2008), estableciendo las bases para la aplicación al estudio de las bioinclusiones del ámbar. Soriano et al. (2010) detallan la metodología utilizada en la ESRF para el estudio de los ámbares, así como los primeros resultados obtenidos con el sincrotrón en diferentes ámbares, con edades que oscilan del Cretácico inferior al Terciario.

## Métodos

Utilizando fuentes de luz sincrotrón de tercera generación (como la ESRF), es posible obtener un haz de rayos X parcialmente coherente, debido al pequeño tamaño del origen y la gran distancia entre el origen y la muestra. Como resultado de esta coherencia parcial, las superficies de la muestra crean patrones de interferencias que se propagan en el espacio, siendo posible detectar el contraste mejorado de las superficies de la muestra incrementando la distancia entre la muestra y el detector (efecto de propagación de contraste de fase). Esta técnica permite no solo la detección de bioinclusiones en muestras opacas o semiopacas, sino también la completa reconstrucción anatómica de estos animales y plantas. Una vez detectada la inclusión, se realiza una tomografía (utilizando típicamente 1.500-2.000 proyecciones sobre 180 grados de rotación), adaptando la energía y distancia muestra-detector a las características de la muestra (resolución variable desde 0,28 micrones). Los datos se reconstruyen utilizando algoritmos adaptados a microtomografía local (PyHST, ESRF). El volumen reconstruido se segmenta utilizando regiones de interés manuales mediante el programa VGStudioMax (Volume Graphics, Germany).

## Resultados

Debido a que la técnica fue inicialmente diseñada para estudiar el ámbar opaco del Cretácico de Francia (el 80% de su total), y a que el proyecto está activo desde 2006, los resultados sobre el ámbar francés son más numerosos. En los últimos dos años y gracias a los proyectos ec703 y ec537, financiados por la ESRF, se han escaneado un total de 100 ejemplares de insectos y arácnidos del ámbar español, principalmente coleópteros, avispa y arañas.

Más del 50% de los coleópteros de los yacimientos de ámbar español han sido tomografiados, incluyendo dos ejemplares de curculiónidos (FIG. 1.1), elatéridos, cucújidos, estafilínidos, escítidos, adéridos, etc. Gracias a la utilización de la disección virtual, se ha podido reconstruir la genitalia de muchos de estos ejemplares, lo que ha posibilitado el estudio sistemático detallado de las nuevas formas. En muchos casos, se ha podido reconocer y reconstruir parte de la anatomía interna de estos ejemplares, como alas posteriores escondidas.

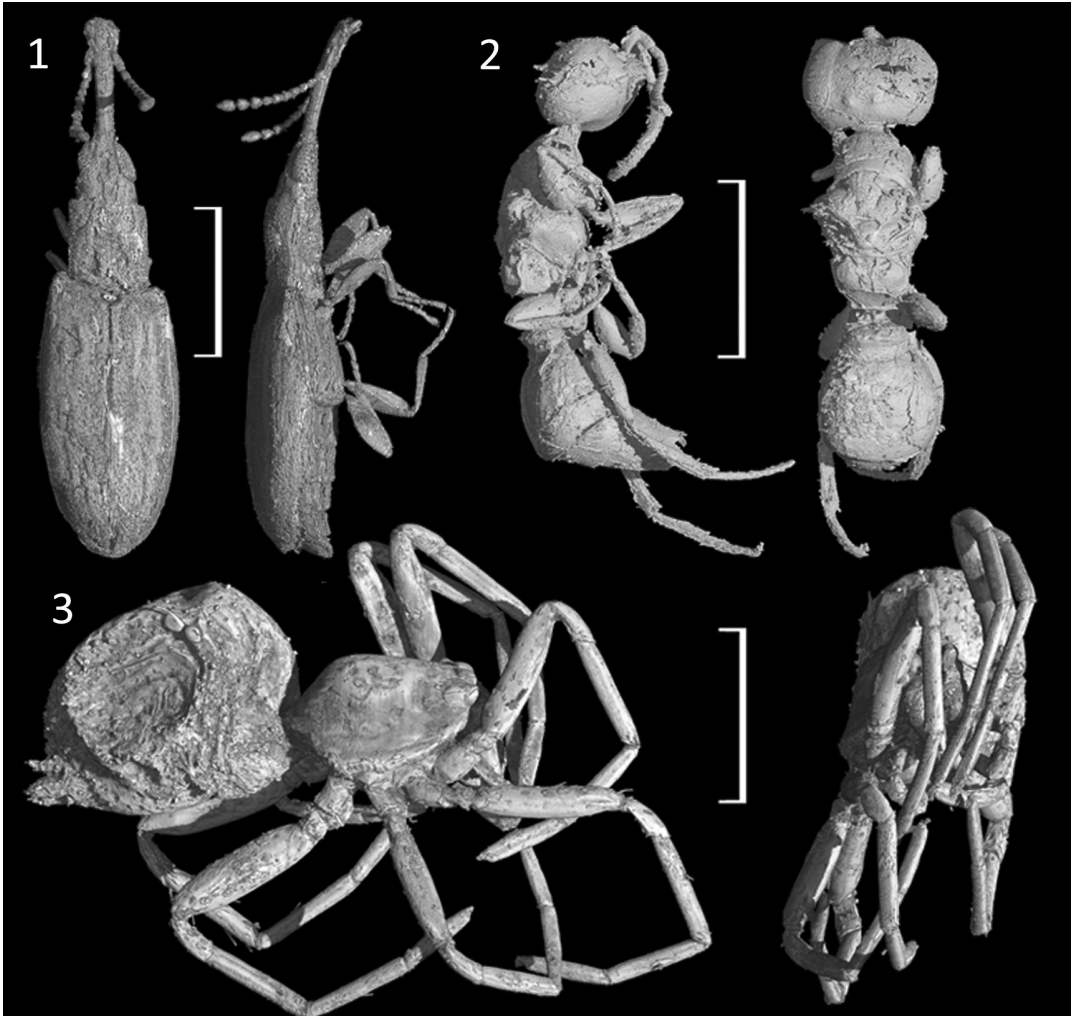


FIG. 1. Reconstrucciones tridimensionales de artrópodos del ámbar del Cretácico inferior español utilizando microtomografía por contraste de fase en la ESRF (Grenoble). 1 – Curculiónido (Nemonychidae) del yacimiento de San Just (Teruel), aspecto general; CPT-4106 Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel – Dinópolis, tamaño de voxel 1,4  $\mu\text{m}$ . 2 – Avispa de la familia Falsiformicidae (sp. nov.) del yacimiento de Peñacerrada I (Álava); MNCN-12578b Museo de Ciencias Naturales de Álava, tamaño de voxel 0,56  $\mu\text{m}$ . 3 – Araña de la familia Oonopidae (*Orchestina* sp.), del yacimiento de San Just (Teruel); CPT-4100 Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel – Dinópolis, tamaño de voxel 1,4  $\mu\text{m}$ . Escala 500  $\mu\text{m}$ .

didadas bajo los élitros en los escarabajos, la estructura interna de los ojos compuestos, o restos momificados de musculatura.

Se ha escaneado varios himenópteros para resolver diversos problemas clave de algunos grupos (FIG. 1.2). En las avispas más diminutas, las mymarommatoideas, se hará un estudio comparativo de la ornamentación de los escleritos, detalle que escapa a la resolución de la microscopía óptica convencional, así como de otros caracteres minúsculos pero de gran importancia como el calcar, de solo 0,02 mm. También se comprobará la existencia o ausencia de membrana postoccipital, carácter que puede considerarse interno al quedar recogido dentro de la cabeza. Por otra parte, los dos únicos ejemplares de esfécidos y un posible cinipoideo están preservados en ámbar muy oscuro o con muchas inclusiones que anulan la visibilidad de ciertas partes importantes para el estudio, por lo que la disección virtual de la pieza permitirá el estudio de estos fósiles. La utilización de esta técnica con ejemplares problemáticos, como el caso de la exclusión del radiofrónido *Microcostaphron parvus* fuera de la familia Stigmaphronidae, por falta de capacidad de observación de algunos caracteres con la óptica convencional, permitirá obtener una visión lateral de las coxas posteriores, y reafirmar su posición filogenética dentro de la familia Radiophronidae. Éstos, entre otros, son algunos de los problemas que podrá resolver la reconstrucción tridimensional de alta resolución de los himenópteros del ámbar de España.

En lo que respecta a arañas, la nueva técnica ha permitido el estudio en profundidad de un ejemplar hembra perteneciente a la familia Oonopidae y clasificado en el género *Orchestina*, procedente del ámbar de San Just en Teruel (Saupe et al., 2011) (FIG. 1.3), que presenta los fémures de las patas posteriores ensanchados, adaptados al salto. Aunque el ejemplar se presenta en un ámbar transparente, la técnica ha permitido examinar virtualmente con detalle aquellas partes inaccesibles al microscopio óptico como los quelíceros y los colmillos, o caracteres ventrales como las gnato Coxas, el labio y el esternón. Además, ha permitido reconocer las hileras medias, de reducido tamaño y normalmente ocultas entre los dos otros pares de hileras. Otras bioinclusiones de arañas españolas han sido escaneadas, aunque falta finalizar su segmentación.

## Conclusiones

La utilización de tomografías mediante luz sincrotrón se está convirtiendo rápidamente en una de las técnicas más potentes para el estudio de numerosos grupos de fósiles, incluyendo las inclusiones en ámbar. Desde su primera aplicación en este tipo de materiales en 2006, se han tomografiado más de 1000 inclusiones en ámbares procedentes de los principales yacimientos ambarígenos del mundo. En los dos años de su aplicación en ámbares españoles, la tomografía por contraste de fase ha resultado en el mejor conocimiento anatómico de los ejemplares, así como en el descubrimiento de estructuras internas, que hasta ahora habían pasado inadvertidas utilizando métodos ópticos convencionales.

## Agradecimientos

Nuestro agradecimiento a Jose Baruchel, Elodie Boller, Tamzin Lafford y otros compañeros de las líneas ID19 y BM05 por su apoyo y asistencia a lo largo de estos años. A los directores del Museo de Ciencias Naturales de Álava (Vitoria-Gasteiz), de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel Dinópolis, y de la Cueva El Soplao (Santander), por facilitar el estudio de ejemplares. Los estudios se realizaron en el marco de los proyectos CGL2005-00046 y CGL2008-00550 del Ministerio de Ciencia y Tecnología y de la ESRF ec703 y ec537.

## Referencias

- Delclòs, X., Arillo, A., Barrón, E., Soriano, C., López del Valle, R., Bernárdez, E., Corral, C. & Ortuño, V. (2007). Fossiliferous amber deposits from the Cretaceous (Albian) of Spain. *Comptes Rendus Palevol* 6: 135-149.
- Grimaldi, D., Bonwich, E., Delannoy, M. & Doberstein, S. (1994). Electron microscopic studies of mummified tissues in amber fossils. *American Museum Novitates* 3097: 1-31.
- Lak, M., Néraudeau, D., Nel, A., Cloetens, P., Perrichot, V. & Tafforeau, P. (2008). Phase contrast X-ray Synchrotron imaging: opening access to fossil inclusions in opaque amber. *Microscopy and Microanalysis* 14: 251-259.
- Martínez-Delclòs, X., Briggs, D.E.G. & Peñalver, E. (2004). Taphonomy of insects in carbonates and amber. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203: 19-64.

- Penney, D., Dierick, M., Cnudde, V., Masschaele, B., Vlassenbroeck, J., van Hoorebeke, L. & Jacobs, P. (2007). First fossil Micropholcommatidae (Araneae), imaged in Eocene Paris amber using X-ray computed tomography. *Zootaxa* 1623: 47–53.
- Peñalver, E. & Delclòs, X. (2010). Spanish Amber. In *Biodiversity of Fossils in Amber from the Major World Deposits* (ed. D. Penney), pp. 236-270. Manchester: Siri Scientific Press.
- Poinar, G.O. & Hess, R. (1982). Ultrastructure of 40-million-years-old insect tissue. *Science* 215: 1241-1242.
- Saupe, E.E., Pérez-de la Fuente, R., Selden, P.A., Delclòs, X., Tafforeau, P. & Soriano, C. (2011). New *Orchestina* (Simon 1882) (Oonopidae, Araneae) from Cretaceous ambers of Spain and France: First spiders imaged using phase-contrast X-Ray Synchrotron microtomography. *Paleontology*. (En prensa).
- Soriano, C., Archer, M., Azar, D., Creaser, P., Delclòs, X., Godthelp, H., Hand, S., Jones, A., Nel, A., Néraudeau, D., Ortega-Blanco, J., Pérez-de la Fuente, R., Perrichot, V., Saupe, E., Solórzano-Kraemer, M. & Tafforeau, P. (2010). Synchrotron X Ray Imaging of inclusions in amber. *Comptes Rendus Palevol* 9: 361-368.
- Tafforeau, P., Boistel, R., Boller, E., Bravin, A., Brunet, M., Chaimanee, Y., Cloetens, P., Feist, M., Hozzowska, J., Jaeger, J.-J., Kay, R.F., Lazzari, V., Marivaus, L., Nel, A., Nemoz, C., Thibault, X., Vignaud, P. & Zabler, S. (2006). Applications of X-ray Synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. *Applied Physics A: Materials Science & Processing* 83: 195-202.



# TOMOGRAFÍA POR CONTRASTE DE FASE MEDIANTE RADIACIÓN SINCROTRÓN: UNA REVOLUCIÓN PARA LA PALEONTOLOGÍA

Soriano, C.<sup>1</sup>, Delclòs, X.<sup>2</sup> & Tafforeau, P.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> European Synchrotron Radiation Facility, 38000, Grenoble, France; csoriano@esrf.fr, tafforea@esrf.fr

<sup>2</sup> Dept. d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, Martí i Franquès, s/n, 08028, Barcelona, Spain; xdelclos@ub.edu

## Resumen

En los últimos años, la tomografía por contraste de fase se ha convertido en una técnica relativamente habitual a la hora de estudiar material fósil. Aun así, los microtomógrafos convencionales presentan importantes limitaciones a la hora de tomografiar material de pequeño o gran tamaño, así como fósiles de altas densidades. Este tipo de inconvenientes no existen en el caso de la microtomografía mediante radiación sincrotón, técnica desarrollada y aplicada principalmente en la *European Synchrotron Radiation Facility* en Grenoble, Francia, donde fósiles de virtualmente todas las edades y orígenes han sido estudiados.

**Palabras clave:** rayos X, sincrotón, 3D, tomografía

## Abstract

In the last years, the propagation phase contrast tomography has been a relatively common technique in the study of fossils. Nevertheless, the conventional microtomographic machines have important flaws when dealing with very small or big samples, as well as with very dense materials. This kind of flaws is absent in the Synchrotron radiation microtomography, technique developed and mainly applied in the European Synchrotron Radiation Facility in Grenoble, France, where fossils from all over the world and from all ages are being studied.

**Keywords:** X-rays, synchrotron, 3D, tomography

Después de más de dos siglos de estudios paleontológicos, los fósiles todavía tienen muchos secretos que revelarnos. En muchos casos, el estudio de los caracteres morfológicos externos no son suficientes, sino que se necesita tanto la anatomía interna como la externa para poder reconstruir fielmente la forma de vida del organismo original. Por otra parte, en ocasiones es necesario un estudio a diferentes escalas, desde la histología hasta la reconstrucción anatómica general.

El trabajo paleontológico basado en la aplicación de microtomografías mediante radiación sincrotrón permite realizar reconstrucciones virtuales tridimensionales al nivel de detalle que precise cada fósil. Este método revela estructu-

ras anatómicas internas del fósil, con una precisión y sensibilidad incomparable a otras técnicas. Por tanto, permite el estudio de fósiles que no pueden ser estudiados mediante microtomografías convencionales, ya sea debido al alto grado de mineralización o al bajo contraste de absorción (Tafforeau et al., 2006).

En los últimos años, el aumento de las técnicas de imagen por contraste de fase han supuesto una pequeña revolución en la paleontología, revelando estructuras invisibles hasta ahora utilizando técnicas de absorción. Estas técnicas parecen ser tan poderosas, que hoy en día el 90% de las tomografías de fósiles realizadas en la ESRF utilizan el efecto de propagación de contraste de fase, in-

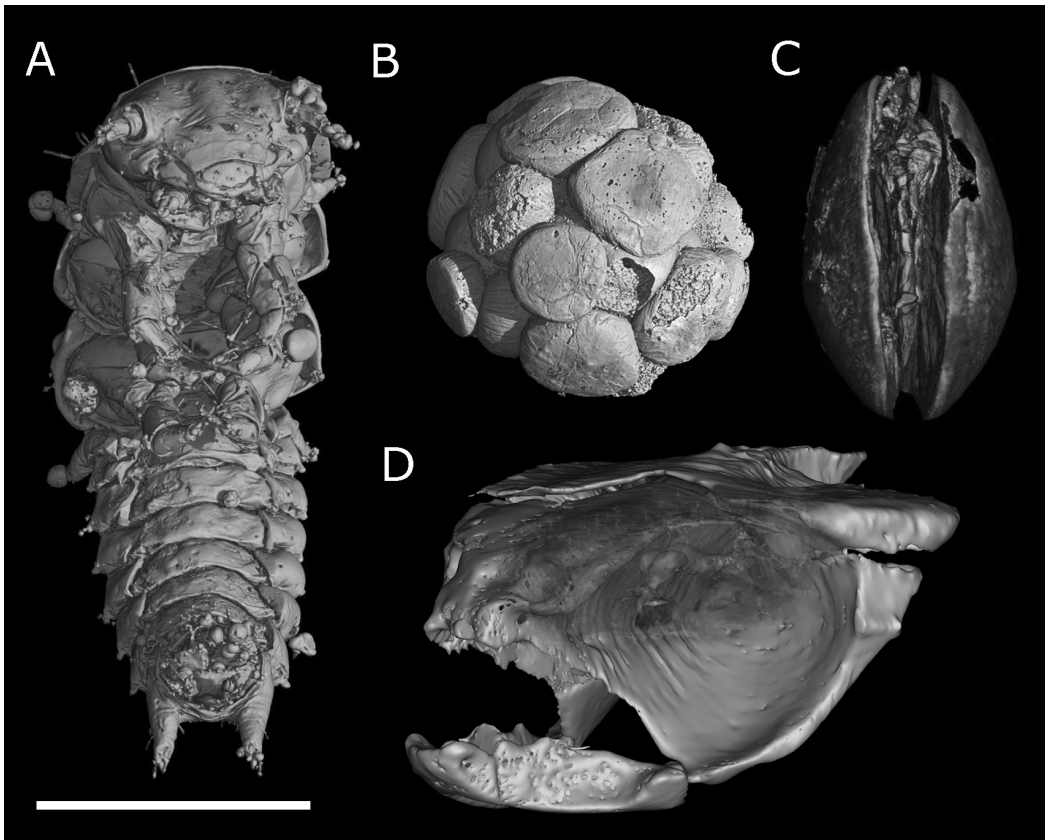


FIG. 1. Ejemplos de fósiles tomografiados mediante propagación de contraste de fase (A, B) y holotomografía (C, D) en la ESRF. A – Larva de coleóptero del ámbar del Cretácico inferior de Francia, tamaño de voxel  $0,56\mu$ . B – Embrión microscópico del Precámbrico de China, tamaño de voxel  $0,7\mu$ . C – Ostrácodo del Cretácico inferior de Brasil, tamaño de voxel  $0,7\mu$ . D – Cráneo de pez (*Iniopterygidae*) del Triásico de Estados Unidos, mostrando la anatomía del cerebro del animal, tamaño de voxel  $1,4\mu$ . Escala  $0,5$  mm.

cluyendo la detección e identificación de insectos atrapados en ámbar (FIG. 1A), patrones de desarrollo dental en homínidos, representación virtual de fósiles microscópicos (FIG. 1B), el estudio embriológico de huevos fósiles de vertebrados, descubrir el funcionamiento del aparato bucal de los ammonoideos, o aportar nuevos datos sobre los enigmáticos conodontos y su modo de vida, entre otros (Tafforeau & Smith, 2008; Chen et al., 2009; Soriano et al., 2010; Goudemand et al., 2011; Kruta et al., 2011).

Recientemente, se ha realizado un nuevo paso en las técnicas de imagen mediante radiación sincrotrón, utilizando la holotomografía en muestras densas y complejas. Esta técnica permite obtener datos de más calidad y nueva información sobre las muestras, que no estaba disponible utilizando solamente con la detección de superficies por contraste de fase. Su aplicación ha llevado recientemente al descubrimiento del único cerebro fósil conocido en el registro (FIG. 1C), o el estudio del comportamiento sexual de crustáceos fósiles (FIG. 1D) (Matzke-Karasz et al., 2009; Pradel et al., 2009).

Aunque hoy en día esta técnica es una de las más poderosas y de mayor sensibilidad para el estudio no destructivo de los fósiles, las posibilidades técnicas ofrecidas por las fuentes de luz sincrotrón evolucionan rápidamente, especialmente dentro de la escala temporal de la paleontología.

## Referencias

- Chen, J.-Y., Bottjer, D.J., Li, G., Hadfield, M.G., Gao, F., Cameron, A. R., Zhang, C.-Y., Xian, D.-C., Tafforeau, P., Liao, X. & Yin, Z.-J. (2009). Complex embryos displaying bilateral characters from Precambrian Duoshantou phosphate deposits, Weng'an, Guizhou, China. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 106(45): 19056-19060.
- Goudemand, N., Orchard, M.J., Urdy, S., Bucher, H. & Tafforeau, P. (2011). Synchrotron-aided reconstruction of the conodont feeding apparatus and implications for the mouth of the first vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 108(21): 8720-8724.
- Kruta, I., Landman, N., Rouget, I., Cecca, F. & Tafforeau, P. (2011). The role of ammonites in the Mesozoic marine food web revealed by jaw preservation. *Science* 331(6013): 70-72.
- Matzke-Karasz, R., Smith, R.J., Symonova, R., Miller, C.G. & Tafforeau, P. (2009). Sexual intercourse involving giant sperm in Cretaceous ostracode. *Science* 324: 1535.
- Pradel, A., Langer, M., Maisey, J., Geffard-Kuriyama, D., Cloetens, P., Janvier, P. & Tafforeau, P. (2009). Skull and brain of a 300 million-year-old chimaeroid fish revealed by synchrotron holotomography. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 106(13): 5224-5228.
- Soriano, C., Archer, M., Azar, D., Creaser, P., Delclòs, X., Godthelp, H., Hand, S., Jones, A., Nel, A., Néraudeau, D., Ortega-Blanco, J., Pérez-de la Fuente, R., Perrichot, V., Saupe, E., Solórzano-Kraemer, M. & Tafforeau, P. (2010). Synchrotron X Ray Imaging of inclusions in amber. *Comptes Rendus Palevol* 9: 361-368.
- Tafforeau, P. & Smith, T.M., (2008). Nondestructive imaging of hominoid dental microstructure using phase contrast X-ray synchrotron microtomography. *Journal of Human Evolution* 54(2): 272-278.
- Tafforeau, P., Boistel, R., Boller, E., Bravin, A., Brunet, M., Chaimanee, Y., Cloetens, P., Feist, M., Horszowska, J., Jaeger, J.-J., Kay, R.F., Lazzari, V., Marivaux, L., Nel, A., Nemoz, C., Thibault, X., Vignaud, P. & Zabler, S. (2006). Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. *Applied Physics A, Materials Science & Processing* 83: 195-202.





## ¿SOBRE ANIMALES VIVOS O MUERTOS? EDRIOASTEROIDEOS COMO EPIBIONTES

Sumrall, C.D.<sup>1</sup> & Zamora, S.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Department of Earth and Planetary Sciences, University of Tennessee, Knoxville TN 37996-1410, USA

<sup>2</sup>Department of Palaeontology, The Natural History Museum, London SW7 5BD, UK; samuel@unizar.es

### Resumen

Los edrioasteroideos son un grupo de equinodermos paleozoicos con hábitos incrustantes obligatorios. En los casos más comunes estos organismos aparecen fijados a suelos endurecidos o pavimentos de conchas, pero algunos ejemplos recientemente estudiados sugieren que los edrioasteroideos fueron epibiontes en muchos casos, apareciendo en ocasiones asociados a especies determinadas en posibles ejemplos de comensalismo. No está claro si existe algún tipo de beneficio por parte de los edrioasteroideos a la hora de adoptar este estilo de vida, pero el movimiento o la capacidad de filtrar en niveles superiores de la columna de agua pueden estar entre las causas más probables.

**Palabras clave:** Edrioasteroideos, Paleozoico, epibiontes

### Abstract

Edrioasterid echinoderms are obligate encrusters that inhabited a variety of environments during the Paleozoic. Typically, they are thought of as encrusters of hardgrounds and shell pavements, but many examples have recently come to light of edrioasteroids encrusting as epibionts. Several edrioasteroid species are known only as epibionts on specific species suggesting a commensal relationship. It is not clear what, if any, benefit edrioasteroids gain from epibiotic attachment, but feeding higher in the water column and in some cases mobility are possibilities.

**Keywords:** Edrioasteroids, Palaeozoic, epibionts

## Introducción

Los edrioasteroideos son un grupo de equinodermos extinto, de vida sésil, que proliferó en los mares del Paleozoico. Durante el Cámbrico estos organismos se fijaban directamente sobre el sustrato marino y se pensaba que sólo durante la transición Cámbrico-Ordovícico empezaban a fijarse a restos esqueléticos y otros tipos de sustratos (Sumrall et al., 2006).

La reciente descripción de los miembros más antiguos del orden Isorophida en nuestro país pone de manifiesto que ya durante el Cámbrico estos equinodermos eran capaces de fijarse sobre restos de otros organismos, adelantando esta estrategia de vida millones de años antes (Zamora & Smith, 2010). Multitud de ejemplos muestran que, a partir del Ordovícico, la colonización sobre restos esqueléticos fue bastante habitual y en algunas ocasiones se llega a especular sobre la posibilidad de que se fijaran sobre animales vivos, representando ejemplos de epibiosis.

En este sentido, se ha revisado el registro mundial de edrioasteroideos con el fin de buscar ejemplos en los que estos animales pudieran haberse fijado sobre animales vivos. Entre los casos poco probables o dudosos se encuentran edrioasteroideos sobre conchas de braquiópodos, nautiloideos, tallos de crinoideos o bivalvos (Bell, 1976; Sumrall & Zamora, 2011). Casos más probables de edrioasteroideos fijados sobre organismos vivos incluyen: i. colonias de estos organismos sobre caparazones de trilobites en los que nunca se afecta a las articulaciones (Prokop, 1965); ii. edrioasteroideos fijados a conularias gigantes colonizando los cuatro lados de la conularia por igual (Sumrall & Zamora, 2011); iii. fijaciones a otros equinodermos que permanecen perfectamente articulados (Sumrall, 2000; Sumrall & Zamora, in press).

## Conclusión

En ningún caso se observan malformaciones en los individuos a los que colonizan descartándose casos de parasitismo. En base a las evidencias observadas, el comensalismo o la simbiosis son las relaciones más probables entre los edrioasteroideos y los animales que colonizaron. Seguramente estos edrioasteroideos obtuvieron venta-

jas por adoptar estas estrategias de vida, como la capacidad de filtración en niveles más altos de la columna de agua o el movimiento.

## Agradecimientos

This work is a contribution to the Project Consolider MURERO number CGL2006-12975/BTE from MEC and partially financed by Gobierno de Aragón. S.Z. acknowledges a postdoctoral fellowship from the Ministerio de Educación of Spain.

## Referencias

- Bell, B. M. (1976). A Study of North American Edrioasteroidea. New York State Museum Memoir 21, 476 pp.
- Prokop, R. (1965). *Argodiscus hornyi* gen. n. et sp. (Edrioasteroidea), Z Českého Středního Ordoviku. *Casopis Národního Muzea - Oddíl Přírodovědný* 134: 30-34.
- Sumrall C. D. (2000). The biological implications of an edrioasteroid attached to a pleurocystitid rhombiferan. *Journal of Paleontology* 74: 67-71.
- Sumrall, C. D., Sprinkle, J. & Bonem, R. M. (2006). An edrioasteroid-dominated echinoderm assemblage from a Lower Pennsylvanian marine conglomerate in Oklahoma. *Journal of Paleontology* 80: 229-244.
- Sumrall C. D. & Zamora S. (2011). Ordovician edrioasteroids from Morocco: Faunal exchanges across the Rheic Ocean. *Journal of Systematic Palaeontology*. In press.
- Sumrall C. D. & Zamora S. (in press). New data on edrioasteroids from the Upper Ordovician of Morocco. *Special Papers in Palaeontology*.
- Zamora, S. & Smith, A. B. (2010). The oldest isorophid edrioasteroid (Echinodermata) and the evolution of attachment strategies in Cambrian edrioasteroids. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 487-494.

# VERTEBRAL REMAINS OF *HISPANOPITHECUS LAIETANUS* (PRIMATES: HOMINIDAE) FROM THE LATE MIOCENE OF CAN LLOBATERES 2 (CATALONIA, NE IBERIAN PENINSULA)

Susanna, I.<sup>1</sup>, Alba, D.M.<sup>1</sup>, Almécija, S.<sup>1,2</sup> & Moyà-Solà, S.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Cerdanyola del Vallès, Spain; ivette.susanna@icp.cat, david.alba@icp.cat

<sup>2</sup> Dept. of Vertebrate Paleontology, American Museum of Natural History and NYCEP, USA; sergi.almecija@icp.cat

<sup>3</sup> ICREA at the ICP, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Spain; salvador.moya@icp.cat

## Resumen

Se presenta una descripción e interpretación funcional de los especímenes vertebrales del gran antropomorfo *Hispanopithecus laietanus* (Primates: Hominidae) del Mioceno Superior (9,6 Ma) de Can Llobateres 2 (Cuenca del Vallès-Penedès, NE de la Península Ibérica). Estos especímenes incluyen vértebras torácicas y lumbares parciales, correspondientes al esqueleto parcial IPS18800. A pesar de la retención de algunos caracteres plesiomórficos compartidos con los monos pronógrados y los hominoideos basales, *Hispanopithecus* comparte otros caracteres derivados con los grandes antropomorfos actuales, que son indicativos de posturas erectas del tronco. En conjunto, la morfología vertebral de este taxón concuerda bien con otros elementos postcraneales, que indican un plan corporal ortógrado semejante al de los hominoideos modernos. La ortogradía también ha sido documentada en el gran antropomorfo del Mioceno Medio de la misma cuenca *Pierolapithecus catalaunicus*. Aunque aún quedan incertidumbres filogenéticas sobre estos driopitecinos europeos del Mioceno, la ausencia de indudables adaptaciones ortógradas en el pongino asiático *Sivapithecus* plantea serias dudas sobre la homología de estas características entre los hilobátidos y los homínidos, e incluso entre los ponginos y los homininos.

**Palabras clave:** *Hispanopithecus*, Hominidae, vértebras, ortogradía, Mioceno Superior

## Abstract

A description and functional interpretation of the vertebral specimens of the Late Miocene (9.6 Ma) great ape *Hispanopithecus laietanus* (Primates: Hominidae) from Can Llobateres 2 (Vallès-Penedès Basin, NE Iberian Peninsula) are provided. These specimens consist of partial thoracic and lumbar vertebrae, corresponding to the partial skeleton IPS18800. Despite the retention of some plesiomorphic features shared with pronograde monkeys and stem hominoids, *Hispanopithecus* shares a set of derived features with extant great apes, which are indicative of upright trunk postures. Overall, the vertebral morphology of this taxon agrees well with other postcranial elements, indicating a modern hominoid-like, orthograde bodyplan. Orthograde has been also documented in the Middle Miocene (11.9 Ma) putative stem hominid *Pierolapithecus catalaunicus* from the same basin. Although phylogenetic uncertainties still remain regarding these Miocene European dryopithecines, the lack of unambiguous orthograde adaptations in the Asian pongine *Sivapithecus* raises serious doubts on the homology of these features between hylobatids and hominids, and even between pongines and hominines.

**Keywords:** *Hispanopithecus*, Hominidae, vertebrae, orthograde, Late Miocene

## Introduction

A partial skeleton of *Hispanopithecus laietanus*, corresponding to a male individual (IPS18800), and with an estimated body mass of 39 kg (Moyà-Solà et al., 2009), is available from the late Vallesian (Late Miocene, 9.6 Ma) of Can Llobateres 2 (Vallès-Penedès Basin, NE Iberian Peninsula) (Moyà-Solà & Köhler, 1996). This skeleton represents the earliest simultaneous record of an orthograde bodyplan and orang-like suspensory adaptations in hominoid evolution (Moyà-Solà & Köhler, 1996; Köhler et al., 2001, 2002; Almécija et al., 2007), although its vertebral remains have never been described in detail. The preliminary description provided here, together with comparisons to other taxa, allows us to make some additional inferences on the positional behavior and the associated postcranial bodyplan of *Hispanopithecus*.

## Materials and methods

(a) Studied material: A partial thoracic vertebra, three partial lumbar vertebral bodies, three partial neural arches of lumbar vertebrae and other small fragments, corresponding to the partial male skeleton IPS18800 from Can Llobateres 2 (Moyà-Solà & Köhler, 1996), with an estimated age of 9.6 Ma (MN9, late Vallesian, Late Miocene; Casanovas-Vilar et al., 2011). All these specimens are housed at the Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont in Sabadell (Spain).

(b) Description: The lumbar specimens show the following features: relatively long vertebral body, with some vertebral wedging; lack of ventral keel; mediolaterally wide and dorsoventrally shallow vertebral body surface; apparently caudally-oriented neural process, with a caudal origin; root of the transverse process clearly originating from the pedicle, with a coplanar orientation. The thoracic vertebral body, in turn, displays a very dorsally situated costal fovea and a dorsal origin and orientation of the transverse process.

## Discussion

### (a) Level determination in lumbar region

The three available lumbar vertebral bodies correspond to a first or second lumbar vertebra, a

mid-lumbar vertebra of indeterminate level, and a penultimate lumbar vertebra. For the three available neural arches of lumbar vertebrae, the level is indeterminate. The number of the lumbar vertebrae is variable among extant primates species, although living hominoids as a group are characterized by a reduction of the number of thoracic and lumbar segments (Pilbeam, 2004). This is attributable to the fact that hominoids lack the main structural complex that, in cercopithecids, supports the arch of the vertebral column (Filler, 1981). Thus, Old World monkeys generally display on average seven lumbar vertebrae, hylobatids and humans possess five, and great apes even less (four on average in *Pongo*, and three or four in *Pan* and *Gorilla*, although *Pan paniscus* may display up to five; Pilbeam, 2004; McCollum et al., 2010). The more or less accentuated reduction of lumbar segments in extant hominoids is related to their orthograde bodyplan, characterized among others by a broad and shallow thorax with a stiffened lumbar region. On the basis of the available material, a number of four to five lumbar vertebrae, as it is common in extant great apes, can be tentatively inferred for *H. laietanus*.

### (b) Morphologic comparisons and locomotor inferences

The lumbar vertebral specimens of *Hispanopithecus laietanus* display some plesiomorphic features, such as relatively long vertebral body with some vertebral wedging, as in extant pronograde monkeys and proconsulids (Ward, 1993; Ward et al., 1993). However, the lumbar vertebrae of *H. laietanus* already show a set of synapomorphies with the extant orthograde great apes, including: lack of ventral keel; mediolaterally wide and dorsoventrally shallow vertebral body surface; caudally-oriented neural process with a caudal origin; and root of transverse process clearly originating from the pedicle, with a coplanar orientation. All of these features are indicative of upright trunk postures, thus confirming that this taxon possessed an orthograde bodyplan. The single available thoracic vertebra of *H. laietanus* further displays several derived features of extant great apes, including the very dorsally situated costal fovea on the vertebral body, as well as the dorsal origin and orientation of the transverse process. These features imply a ventral position of the spinal column relative to the thorax, thus allowing us to infer

that the latter was broad and shallow, like in extant hominoids. Overall, the vertebral morphology of *H. laietanus* agrees well with other postcranial elements (Moyà-Solà & Köhler, 1996; Köhler et al., 2002; Almécija et al., 2007), indicating the possession of a modern hominoid-like, orthograde bodyplan, which has been also documented in the Middle Miocene ape (11.9 Ma) *Pierolapithecus catalaunicus* from the same basin (Moyà-Solà et al., 2004, 2005; Almécija et al., 2009; Alba et al., 2010; Susanna et al., 2010a, 2010b).

(c) The evolution of the locomotor apparatus in crown hominids

Although the African Early Miocene ape *Morotopithecus* already shows a vertebral morphology compatible with orthograde (Sanders & Bodenbender, 1994), this taxon apparently displayed a higher number of lumbar segments than extant hominoids (Nakatsukasa, 2008). Additional remains from other anatomical regions would be required in order to confidently infer an orthograde bodyplan for *Morotopithecus*, so that, *Pierolapithecus* and *Hispanopithecus* first unambiguously record orthograde, in spite of retaining adaptations to powerful-grasping palmigrady, and the former further lacking specific adaptations to suspensory behaviors (Moyà-Solà et al., 2004, 2005; Almécija et al., 2007, 2009; Alba et al., 2010). *Pierolapithecus* is generally interpreted as a stem hominid (Moyà-Solà et al., 2004, 2005) and *Hispanopithecus* has been proposed as a stem pongine (Moyà-Solà & Köhler, 1993, 1995; Köhler et al., 2001), although other authors consider both taxa to be stem hominines (Begun, 2007, 2009, 2010). These phylogenetic uncertainties notwithstanding, the retention of palmigrady-related features in both taxa, together with the lack of suspensory and undoubted orthograde features in the pongine *Sivapithecus* (Madar et al., 2002), clearly show that the last common ancestor of crown hominids must have been much more primitive than inferred on the basis of extant taxa alone (Alba & Moyà-Solà, 2009; Alba et al., 2010). Not only suspensory adaptations must have independently evolved between hylobatids and hominids (Moyà-Solà et al., 2004, 2005; Alba et al., 2010), but it is even conceivable that orthograde might be homoplastic between hylobatids, pongines and hominines (Alba & Moyà-Solà, 2009), particularly if the two latter clades independently evolved, in Asia and Africa res-

pectively, from similar pronograde kenyanapithecine ancestors (Casanovas-Vilar et al., 2011).

## Conclusions

The study of the vertebral remains of *H. laietanus* permits us to tentatively infer the presence of four to five lumbar segments, as it is common in extant great apes, further clearly showing the presence of several modern hominoid-like features functionally related to orthograde. Hence, the vertebral morphology of *Hispanopithecus* agrees well with the orthograde bodyplan with suspensory behaviors previously inferred for this taxon. Additional data and phylogenetic analyses would be required in order to test the homology of orthograde between the several lineages of crown hominoids, although high levels of homoplasy are undoubtedly involved.

## Acknowledgements

This work has been supported by the Spanish Ministerio de Ciencia e Innovación (CGL2008-00325/BTE, and RYC-2009-04533 to D.M.A.) and the Generalitat de Catalunya (2009 SGR 754 GRC, and BP-A 00226 to S.A).

## References

- Alba, D.M. & Moyà-Solà, S. (2009). The origin of the great-ape-and-human clade (Primates: Hominidae) reconsidered in the light of recent hominoid findings from the Middle Miocene of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia, Spain). *Paleolusitana* 1: 75-83.
- Alba, D.M., Almécija, S. & Moyà-Solà, S. (2010). Locomotor inferences in *Pierolapithecus* and *Hispanopithecus*: Reply to Deane and Begun (2008). *Journal of Human Evolution* 59: 143-149.
- Almécija, S., Alba, D.M., Moyà-Solà, S. & Köhler, M. (2007). Orang-like manual adaptations in the fossil hominoid *Hispanopithecus laietanus*: first steps towards great ape suspensory behaviours. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 2375-2384.
- Almécija, S., Alba, D.M. & Moyà-Solà, S. (2009). *Pierolapithecus* and the functional morphology of Miocene ape hand phalanges: Paleobiological and evolutionary implications. *Journal of Human Evolution* 57: 284-297.

- Begun, D.R. (2007). Fossil record of Miocene hominoids. In *Handbook of paleoanthropology* (eds. W. Henke & I. Tattersall), pp. 921-977. Heidelberg: Springer.
- Begun, D.R. (2009). Dryopithecins, Darwin, de Bonis, and the European origin of the African apes and human clade. *Geodiversitas* 31: 789-816.
- Begun, D.R. (2010). Miocene hominids and the origins of the African apes and humans. *Annual Review of Anthropology* 39: 67-84.
- Casanovas-Vilar, I., Alba, D.M., Garcés, M., Robles, J.M. & Moyà-Solà, S. (2011). Updated chronology for the Miocene hominoid radiation in Western Eurasia. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 108 (14) 5554-5559.
- Filler, A.G. (1981). Anatomical specializations in the hominoid lumbar region. *American Journal of Physical Anthropology* 54: 218.
- Köhler, M., Moyà-Solà, S. & Alba, D.M. (2001). Eurasian hominoid evolution in the light of recent *Dryopithecus* findings. In *Phylogeny of the Neogene hominoid primates of Eurasia* (eds. L. de Bonis, G. D. Koufos & P. Andrews), pp. 192-212. Cambridge: Cambridge University Press.
- Köhler, M., Alba, D.M., Moyà-Solà, S. & MacLatchy, L. (2002). Taxonomic affinities of the Eppelsheim femur. *American Journal of Physical Anthropology* 119: 297-304.
- Madar, S.I., Rose, M.D., Kelley, J., MacLatchy, L. & Pilbeam, D. (2002). New *Sivapithecus* postcranial specimens from the Siwaliks of Pakistan. *Journal of Human Evolution* 42: 705-752.
- McCollum, M.A., Rosenman, B.A., Suwa, G., Meindl, R.S. & Lovejoy, C.O. (2010). The vertebral formula of the last common ancestor of African apes and humans. *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)* 314B: 123-134.
- Moyà-Solà, S. & Köhler, M. (1993). Recent discoveries of *Dryopithecus* shed new light on evolution of great apes. *Nature* 365: 543-545.
- Moyà-Solà, S. & Köhler, M. (1995). New partial cranium of *Dryopithecus* Lartet, 1863 (Hominoidea, Primates) from the upper Miocene of Can Llobateres, Barcelona, Spain. *Journal of Human Evolution* 29: 101-139.
- Moyà-Solà, S. & Köhler, M. (1996). A *Dryopithecus* skeleton and the origins of great ape locomotion. *Nature* 379: 156-159.
- Moyà-Solà, S., Köhler, M., Alba, D.M., Casanovas-Vilar, I. & Galindo, J. (2004). *Pierolapithecus catalaunicus*, a new Middle Miocene great ape from Spain. *Science* 306: 1339-1344.
- Moyà-Solà, S., Köhler, M., Alba, D.M., Casanovas-Vilar, I. & Galindo, J. (2005). Response to comment on “*Pierolapithecus catalaunicus*, a new Middle Miocene great ape from Spain”. *Science* 308: 203d.
- Moyà-Solà, S., Köhler, M., Alba, D.M., Casanovas-Vilar, I., Galindo, J., Robles, J.M., Cabrera, L., Garcés, M., Almécija, S. & Beamud, E. (2009). First partial face and upper dentition of the Middle Miocene hominoid *Dryopithecus fontani* from Abocador de Can Mata (Vallès-Penedès Basin, Catalonia, NE Spain): Taxonomic and phylogenetic implications. *American Journal of Physical Anthropology* 139: 126-145.
- Nakatsukasa, M. (2008). Comparative study of Moroto vertebral specimens. *Journal of Human Evolution* 55: 581-588.
- Pilbeam, D. (2004). The anthropoid postcranial axial skeleton: Comments on development, variation, and evolution. *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)* 302B: 241-267.
- Sanders, W.J. & Bodenbender, B.E. (1994). Morphometric analysis of lumbar vertebra UMP 67-28: Implications for spinal function and phylogeny of the Miocene Moroto hominoid. *Journal of Human Evolution* 26: 203-237.
- Susanna, I., Alba, D.M., Almécija, S. & Moyà-Solà, S. (2010a). The lumbar vertebrae of the Middle Miocene stem great ape *Pierolapithecus catalaunicus* (Primates: Hominoidea). *American Journal of Physical Anthropology* S50: 227.
- Susanna, I., Alba, D.M., Almécija, S. & Moyà-Solà, S. (2010b). Las vértebras lumbares del gran simio antropomorfo basal del Mioceno medio *Pierolapithecus catalaunicus* (Primates: Hominoidea). *Cidaris* 30: 311-316.
- Ward, C.V. (1993). Torso morphology and locomotion in *Proconsul nyanzae*. *American Journal of Physical Anthropology* 92: 291-328.
- Ward, C.V., Walker, A., Teaford, M.F. & Odhiambo, L. (1993). Partial skeleton of *Proconsul nyanzae* from Mfangano Island, Kenya. *American Journal of Physical Anthropology* 90: 77-111.

## NUEVOS DATOS SOBRE LOS FORAMINÍFEROS HOLOCENOS DE LA ALBUFERA DE VALENCIA

Usera, J.<sup>1</sup> & Alberola, C.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Geología, Universidad de Valencia, Dr. Moliner, 50, 46100, Burjasot, Valencia; Juan.usera@uv.es; Carmen.alberola@uv.es

### Resumen

Se estudian los foraminíferos del Holoceno procedentes de dos sondeos realizados en la zona central sumergida de la Albufera de Valencia. Se han procesado un total de 38 muestras tomadas desde los 3 cm de profundidad del sedimento hasta los 101 cm, en intervalos de 2 cm aproximadamente, para poder obtener una alta precisión en cuanto a la evolución de las poblaciones de foraminíferos bentónicos en esta zona. La asociación encontrada es la característica de aguas salobres, donde domina *Ammonia beccarii tepida* (Cushman), *Haynesina germanica* (Ehrenberg) y *Elphidium excavatum* (Terquem). La presencia de algunas especies de Miliolina, como *Miliolinella eburnea* (D'Orbigny), indica cambios en la salinidad dentro de la cuenca.

**Palabras clave:** foraminíferos, Holoceno, Albufera de Valencia, España

### Abstract

The Holocene foraminifers proceeding from two cores realized in the central plunged zone of the Albufera de Valencia are studied. A total of 38 samples taken from 3 cm depth of the sediment, to 101 cm, in intervals of approximately 2 cm, have been processed, in order to obtain a high precision for the evolution of the populations of benthic foraminifera in this zone. The identified association is characteristic of salt waters, dominated by *Ammonia beccarii tepida* (Cushman), *Haynesina germanica* (Ehrenberg) and *Elphidium excavatum* (Terquem). The presence of some Miliolina species, such as *Miliolinella eburnea* (D'Orbigny), indicates changes in the salinity in the basin.

**Keywords:** foraminifera, Holocene, Albufera de Valencia, Spain



## Introducción

La Albufera de Valencia es una laguna litoral de aproximadamente 28 km<sup>2</sup> de extensión y una profundidad media de 160 cm (Rosselló, 1995).

Aunque actualmente la comunicación con el mar abierto se realiza de forma restringida a través de tres golos o canales (Pujol, Perellonet, Perelló), en sus orígenes esta comunicación fue mucho más amplia, como atestiguan los restos de foraminíferos de tipo litoral que aparecen en la base de otros sondeos realizados en los márgenes de esta Albufera (Usera et al., 2007).

Durante el Holoceno, la formación de una serie de restingas paralelas a la costa (Ruiz & Carmona, 2005; Santisteban et al., 2009) favoreció la retención de las aguas de tipo continental y la formación de una laguna litoral que queda bien definida a partir del máximo Flandriense y datada en anteriores sondeos en 6.600 B.P.

Los nuevos ambientes favorecieron el establecimiento de comunidades de aguas salobres de moluscos, diatomeas, ostrácodos, foraminíferos, etc. (Margalef & Mir, 1973; Robles et al., 1985; Usera & Mateu, 1995; Usera et al., 1990; 2007) que dominaron hasta finales del siglo XVII, momento en el cual, según la información cartográfica de la época, la comunicación del lago de la Albufera con el mar queda restringida a un pequeño canal situado al sur de la misma (Rosselló, 1995; Ruiz & Carmona, 2005).

Con el estudio de dos nuevos sondeos, hemos pretendido precisar el momento en el cual se produce este mayor aislamiento de las aguas de la Albufera y la consiguiente disminución de salinidad, mediante el análisis de las asociaciones de foraminíferos y su dinámica ecológica.

## Métodos

El material de donde proceden los foraminíferos fósiles de este estudio fue extraído mediante una perforadora a pistón en la proximidad de la pequeña isla de L'Antina, situada al oeste del lago de la Albufera. El primero de los sondeos, denominado C-1L, pretende completar el estudio de un sondeo anterior (Usera et al., 2007) en su base, llegándose en este caso a una profundidad de 101 cm. El segundo, denomina-

do C-2L, se ha realizado en las proximidades del anterior y se estudia en su totalidad, que abarca desde los 4,7 cm hasta los 103 cm.

El espesor muestreado fue de 2 cm y la secuencia de muestreo continua. De esta manera se han obtenido 38 muestras que se han lavado utilizando únicamente agua templada para no desagregar las formas de foraminíferos aglutinados y utilizando un tamiz de malla de 0,063 micras.

Una vez separados los individuos de cada una de las especies se procedió a su contaje y cálculo de valores de rarefacción (Raup, 1975) para conocer la representatividad del número de individuos por especie, y al análisis estadístico para obtener diversos índices de diversidad y riqueza de especies (Magurran, 1988; Margalef, 1974; Fischer et al., 1943). En algunos casos, se aumentó el número de individuos separados para realizar cálculos estadísticos sobre la frecuencia de formas macrosféricas frente a microséricas, con el fin de determinar el tipo de estrategia seguido por las poblaciones, o el sentido de enrollamiento de las especies trocoespiraladas.

## Análisis de datos

### Sondeo Centro 1-L

Continuación del denominado como Antina (Usera et al., 2007), abarca desde los 71 cm hasta los 101 cm de espesor de sedimento. Los primeros centímetros son muy pobres en restos, identificándose *Ammonia beccarii tepida* (Cushman), *Elphidium excavatum* (Terquem), *Haynesina germanica* (Ehrenberg), *Trichohyalus aguayoi* (Bermúdez) y *Miliolinella eburnea* (D'Orbigny), junto con el ostrácodo *Cyprideis torosa* (Jones).

A partir del centímetro 26, el número de caparazones de foraminíferos y ostrácodos se hace más frecuente, añadiéndose una especie del género *Bolivina* y el miliólido *Triloculina rotunda* (Lamarck) que parece indicar una cierta influencia del régimen litoral de las proximidades. Entre los ostrácodos, la asociación está formada por *Cyprideis torosa* (Jones) y *Loxocochoa elliptica* Brady. A partir de los 81 cm aparece *Aubignyna perlucida* (Heron-Allen & Earland), lo que parece confirmar un régimen de aguas salobres mesohalinas o polihalinas.

## Sondeo Centro 2-L

Comprende desde los 3 cm de profundidad del sedimento hasta los 102 cm.

La asociación en la parte más profunda está formada por *Ammonia beccarii tepida* (Cushman), *Elphidium excavatum* (Terquem), *Haynesina germanica* (Ehrenberg), *Quinqueloculina* sp. 1, *Bolivina* sp. 1 y *Miliolinella eburnea* (D'Orbigny), junto con los ostrácodos *Cyprideis torosa* (Jones) y *Loxococha elliptica* Brady. A partir del nivel de 84 cm, se añade la especie *Aubignyna perlucida* (Heron-Allen & Earland) y a partir de la profundidad de 49 cm, la especie *Triloculina rotunda* D'Orbigny. Esta especie va siendo progresivamente más abundante, detectándose en el nivel 35-33 cm la presencia de nuevas formas litorales como *Miliolinella circularis* (Bornemann), *Adelosina laevigata* D'Orbigny y *Triloculina oblonga* (Montagu). En el nivel 14-12 cm vuelven a recuperarse las condiciones ambientales anteriores y se produce el aumento proporcional en el número de ejemplares de *Ammonia beccarii tepida* (Cushman), *Elphidium excavatum* (Terquem), *Haynesina germanica* (Ehrenberg) y *Miliolinella eburnea* (D'Orbigny), siendo entonces las formas litorales muy escasas y con evidentes muestras de alteración superficial en sus caparazones.

## Conclusiones

La evolución del lago de la Albufera de Valencia está íntimamente ligada a la formación de las barras litorales que se han ido formando en esta zona desde el Holoceno. Es en el Holoceno superior cuando se constituye la actual albufera y las asociaciones de foraminíferos responden al aislamiento progresivo del mar y a la continentalización de las aguas. En los dos sondeos estudiados se mantiene una asociación de tipo polihalino que es desestabilizada, en el caso del sondeo Centro-2L, por aportes de materiales litorales, que arrastran caparazones de especies estenohalinas. Las diversidades son siempre bajas, como corresponde a una laguna de aguas salobres, y solo se ven modificadas por las esporádicas entradas de foraminíferos de aguas litorales en los niveles intermedios o superiores del sondeo.

## Agradecimientos

Este trabajo ha sido parcialmente financiado por el Proyecto CGL2009-12229 (subprograma BOS) del Ministerio de Ciencia e Innovación.

## Referencias

- Fisher, R. A., Corbett, A. S. & Williams, C. B. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 12: 42-58.
- Magurran, A. E. (1988). Diversidad ecológica y su medición. Barcelona: Vedral. 200 pp.
- Margalef, R. (1974). Ecología. Barcelona: Ediciones Omega. 951 pp.
- Margalef, R. & Mir, M. (1973). Indicadors de canvis de salinitat en els sediments de l'Albufera de Valencia. *Treballs de la Societat Catalana de Biologia* 32: 111-117.
- Raup, D. (1975). Taxonomic diversity estimation using rarefaction. *Paleobiology* 1: 333-342.
- Robles, F., Collado, M.A. & Borredá, V. (1985). Variaciones de la fauna de moluscos en la Albufera de Valencia: implicaciones paleogeográficas. In *Geomorfología litoral y Cuaternario. Homenaje a Juan Cuerda*, pp. 123-133. Universidad de Valencia.
- Roselló, V.M. (1995). L'Albufera de Valencia. Publicacions de l'Abadía de Molserrat. 190 pp.
- Ruiz, J.M. & Carmona, P. (2005). La llanura deltaica de los ríos Júcar y Turia y la Albufera de Valencia. In: *Geomorfología litoral i Cuaternari* (eds. J. F. Mateu & E. Sanjaume), pp. 399-418. Universidad de Valencia.
- Santisteban, C., Marco-Barba, J. & Miracle, M.R. (2009). La evolución Holocena de la Albufera de Valencia. *Geogaceta* 46: 99-102.
- Usera, J., Alberola, C. & Brito, J.M. (2007). Foraminíferos holocenos de tres sondeos de la Albufera de Valencia (Valencia, España). *Resúmenes XII Reunión nacional de Cuaternario*, Ávila 2007: 83-84.
- Usera, J., Faura, M. & Arco, Y. (1990). Foraminíferos cuaternarios de las fases de colmatación de la Albufera de Valencia. *Resúmenes de comunicaciones VI Jornadas de Paleontología*, Granada: 61.
- Usera, J. & Mateu, G. (1995). Foraminíferos cuaternarios en el País Valenciano. Pp. 245-250. Universidad de Valencia, Asociación española para el estudio del Cuaternario.



# PALEOBIOGEOGRAFÍA ECOLÓGICA DE LAS CAROFITAS EN EL LÍMITE CAMPANIENSE-MAASTRICHTIENSE DE LAS CUENCAS SURPIRENAICAS

Villalba-Breva, S.<sup>1</sup> & Martín-Closas, C.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departament d'Estrigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Universitat de Barcelona, 08028, Barcelona; sheilavillalbabreva@ub.edu, cmartinclosas@ub.edu

## Resumen

La flora de carofitas del “Garumniense Gris” de las cuencas de Àger, Tremp y Vallcebre está constituida por girogonitos de *Feistiella malladae*, *Peckichara cancellata*, *P. sertulata*, *Microchara cristata*, *M. parazensis*, *Platychara caudata*, *P. turbinata* y *Dughiella obtusa*, y utrículos de *Clavator brachycerus*. Esta flora pertenece a la biozona europea de *Peckichara cancellata* (Campaniense superior–Maastrichtiense inferior). Desde el punto de vista de la paleoecología, en la cuenca de Àger son típicas las asociaciones de carofitas de medios lacustres, mientras que en las cuencas de Tremp y Vallcebre las asociaciones lacustres van acompañadas de asociaciones monoespecíficas de porocaráceas, propias de medios salobres. La presencia de asociaciones típicamente lacustres en el Garumniense Gris de la cuenca de Àger en comparación con floras más salobres de cuencas más septentrionales sugiere que la Cuenca Surpirenaica presentó una polaridad de facies norte-sur, superpuesta a la polaridad ya conocida este-oeste, durante el inicio de la sedimentación continental del Cretácico Superior.

**Palabras clave:** carofitas, paleoecología, paleogeografía, Cuenca Surpirenaica, Cretácico Superior

## Abstract

The charophyte flora from the “Grey Garumnian” of the Àger, Tremp and Vallcebre basins provided gyrogonites of *Feistiella malladae*, *Peckichara cancellata*, *P. sertulata*, *Microchara cristata*, *M. parazensis*, *Platychara caudata*, *P. turbinata* and *Dughiella obtusa*, and utricles of *Clavator brachycerus*. This charophyte assemblage belongs to the European *Peckichara cancellata* zone (Late Campanian–Early Maastrichtian). From a palaeoecological point of view, the charophyte assemblages from the Àger Basin indicate freshwater conditions whilst the coeval assemblages from the Vallcebre and Tremp basins contain homogeneous assemblages of porocharacean, which are more characteristic of brackish water conditions. This result suggests that the South Pyrenean Basin displayed a South to North facies polarity, superimposed to the well-know East-West polarity, at the beginning of its Late Cretaceous continentalization.

**Keywords:** charophytes, palaeoecology, palaeogeography, South Pyrenean Basin, Late Cretaceous

## Introducción

El conocimiento actual de la taxonomía y la bioestratigrafía de las carofitas del Cretácico Superior de los Pirineos estaba extremadamente focalizado en la identificación del límite Cretácico-Terciario. El objetivo principal de este estudio es ampliar este conocimiento en la base del registro del Cretácico Superior continental (Garumniense Gris), caracterizando la flora de carofitas del límite Campaniense-Maastrichtiense de las cuencas de Àger, Tremp y Vallcebre.

## Metodología

Se estudiaron tres columnas estratigráficas representativas de los depocentros de las tres cuencas estudiadas: La Maçana, Barranc de la Posa y Fumanya, en las cuencas de Àger, Tremp y Vallcebre respectivamente. Estas tres columnas fueron analizadas desde un punto de vista estratigráfico, sedimentológico, de microfacies de carbonatos y bioestratigráfico (carofitas). Para ello se realizó un muestreo sistemático. Los girogonitos y utrículos de carofitas se obtuvieron de decenas de muestras de margas según los métodos habituales en micropaleontología (levigados y triado bajo lupa binocular) y posteriormente se estudiaron mediante microscopía óptica y electrónica. También se prepararon decenas de láminas delgadas, de 2,5x5 cm y unas 30 µm de grosor, de muestras de roca cortadas paralela y perpendicularmente a la estratificación. Todas las muestras se encuentran depositadas en la colección de carofitas del Departamento de Estratigrafía, Paleontología y Geociencias Marinas, Universidad de Barcelona.

## Resultados

### (a) Cuenca de Àger

El Garumniense Gris de la Cuenca de Àger (Fm. La Maçana) está formado por margas e intercalaciones de calizas con carofitas con un característico bandeado de wackestones gris claro y packstones de color gris oscuro.

1) Las margas contienen ostrácodos, gasterópodos y restos de carofitas. Dentro de estos últimos, las muestras estudiadas han proporcionado

una flora de carofitas compuesta por dos tipos de talo (*Charaxis* y *Clavatoraxis*) y un número importante de fructificaciones: girogonitos de *Feistiella malladae*, *Microchara cristata*, *M. parazensis*, *Dughiella obtusa*, *Peckichara cancellata*, *P. sertulata*, *Platychara caudata* y *P. turbinata*, y utrículos de *Clavator brachycerus* (= *Septorella brachycera*). Desde un punto de vista bioestratigráfico, la asociación de carofitas está dominada por *C. brachycerus* y *P. cancellata*. De acuerdo con la biozonación de Feist (en Riveline et al., 1996) esta asociación corresponde a la biozona de *Peckichara cancellata* (Campaniense superior-Maastrichtiense inferior). Desde un punto de vista paleoecológico, las asociaciones dominadas por carofitas del género *Peckichara* parecen estar limitadas a facies lacustres (Massieux et al., 1987).

2) Las calizas de color gris claro muestran dos tipos de asociaciones de carofitas. (1) Wackestones de talos de *Clavatoraxis microcharophorus*, asociados a pequeños girogonitos atribuidos al género *Microchara*. Esta facies se atribuye al depósito dentro de un prado de *Clavatoraxis-Microchara*, por debajo de la acción de las olas. (2) Wackestones laminados con talos de *Charaxis* y girogonitos atribuidos principalmente a *Peckichara*. Esta facies está relacionada con el depósito de restos parautóctonos de un prado de *Charaxis-Peckichara*.

3) Las calizas de color gris oscuro muestran sólo un tipo de asociación de carofitas. Ésta consiste en abundantes fragmentos de talos de *Munieria grambasti* y utrículos de *Clavator brachycerus*. Esta facies se atribuye a los restos transportados de un prado de *Munieria-Clavatoráceas* depositados en los bordes de lagos bajo la influencia de las olas.

### (b) Cuenca de Tremp

El Garumniense Gris de la Cuenca de Tremp (Fm. La Posa) está formado por una alternancia de margas, margocalizas, lignitos y calizas con carofitas.

1) Las margas y margocalizas contienen ostrácodos, bivalvos, restos de plantas y de carofitas. La flora de carofitas encontrada está constituida por girogonitos de *Feistiella malladae*, *Microchara cristata* y *Peckichara sertulata*. Desde un punto de vista paleoecológico abundan las asociaciones mono-específicas de carofitas formadas por *Feistiella malladae*. La existencia de

asociaciones homogéneas de porocaráceas es indicativa de agua salobre (Mojon, 1989).

2) Los lignitos forman horizontes de menos de 20 cm de espesor. Estas capas de lignito no presentan marcas de raíces en sus bases, lo cual sugiere que son resultado de la acumulación de materia orgánica detrítica.

3) Las calizas contienen abundantes talos de *Clavatoraxis microcharophorus* y pequeños girogonitos de caráceas, probablemente correspondientes a *Microchara*. Esta facies se atribuye al depósito dentro de un prado de *Clavatoraxis-Microchara*, por debajo la acción de las olas.

### (c) Cuenca de Vallcebre

El Garumniense Gris está formado por una alternancia de margas ricas en materia orgánica, lignitos y calizas con carofitas.

1) Las margas contienen gasterópodos, bivalvos, restos de plantas y de carofitas. Los girogonitos encontrados corresponden a *Feistiella malladae*, *Peckichara cancellata* y *Microchara cristata*. Desde un punto de vista bioestratigráfico, la asociación de carofitas está dominada por *P. cancellata*. Como en la Cuenca de Àger, esta asociación corresponde a la biozona de *Peckichara cancellata*, correlacionada en Vallcebre con el magnetocron C31r (Maastrichtiense inferior, Oms et al., 2007).

2) Los lignitos pueden ser de dos tipos según su origen: autóctonos o parautóctonos. Los primeros forman niveles de hasta 10 cm de espesor y se observan marcas de raíces en sus bases, mientras que los segundos pueden alcanzar grosores de 1,5 m y con continuidad lateral de más de 1 km, pero no presentan marcas de raíces en las bases.

3) Las calizas muestran cuatro tipos de asociaciones de carofitas: (1) Wackestones de girogonitos de porocaráceas pertenecientes a *Feistiella malladae* asociados a talos de tipo *Charaxis* y girogonitos de *Platychara*. Esta facies está relacionada con el depósito de un prado de *Feistiella* en los márgenes de un lago salobre. (2) Wackestones-packstones de talos de *Clavatoraxis microcharophorus* en conexión anatómica con girogonitos de *Microchara* sp., recientemente descritos por Villalba-Breva & Martín-Closas (2011). Esta facies se atribuye al depósito dentro de un prado de *Clavatoraxis-Microchara*, por debajo de la acción de las olas. (3) Packstones laminados de talos de *Charaxis* asociados a girogonitos de *Peckichara*.

Esta facies está relacionada con el depósito de restos parautóctonos de un prado de *Charaxis-Peckichara*. (4) Packstones de talos fragmentados de *Munieria grambasti*, asociados con algunos talos de *Charaxis* y girogonitos de caráceas. Esta facies se atribuye a los restos transportados de un prado de *Munieria* depositados en los bordes del lago bajo la influencia de las olas.

### Discusión

Estos resultados indican que durante el límite Campaniense-Maastrichtiense la sedimentación en la Cuenca de Àger estaba organizada en cientos de ciclos de somerización lacustre. Las secuencias de relleno de lago gradan desde facies lacustres profundas (margas), pasando por facies marginales de lago bien iluminadas y con vegetación dominada por prados de caráceas (calizas gris claro), hasta facies de margen de lago dominadas por prados de clavatoráceas (calizas gris oscuro). En cambio, en las cuencas de Tresp y Vallcebre, la sedimentación estaba organizada en decenas de ciclos que muestran una transición desde depósitos salobres (margas y calizas con *Feistiella malladae*) hasta facies lacustres (calizas con *Clavatoraxis*, *Charaxis* o *Munieria*).

Así mismo, las facies de Àger también son distintas de las de las otras cuencas al presentar una mayor proporción de clavatoráceas y una mayor diversidad de caráceas, pero una menor proporción de porocaráceas. Esto es atribuible a las condiciones estrictamente de agua dulce de la Fm. La Maçana en la Cuenca de Àger, en contraste con las condiciones transicionales del Garumniense Gris en las cuencas de Tresp y Vallcebre.

### Conclusiones

Las diferencias en el registro sedimentario y la flora de carofitas de las cuencas de Àger, Tresp y Vallcebre son importantes desde un punto de vista paleogeográfico, puesto que muestran que la Cuenca Surpirenaica presentaba una polaridad de facies sur-norte, durante el límite Campaniense-Maastrichtiense. Las facies más lacustres se encontraban situadas al sur mientras que en las cuencas más septentrionales predominaron las condiciones salobres. Esta po-

laridad de facies se asemeja a la que presentaron las cuencas surpirenaicas durante el Cretácico Inferior. Sin embargo, en el Cretácico Superior la polaridad norte-sur está superpuesta a la ya conocida polaridad este-oeste, relacionada con el relleno de la Cuenca Pirenaica y con la rotación antihoraria de la placa Ibérica.

### Agradecimientos

Este trabajo es una contribución al proyecto INTERBIOSTRAT CGL2008-00809/BTE del Ministerio de Ciencia e Innovación. S. V.-B. tiene una beca del Comisionado para Universidades e Investigación del Departamento de Innovación, Universidades y Empresa de la Generalitat de Catalunya y del Fondo Social Europeo.

### Referencias

- Massieux, M., Rey, J. & Vilatte, J. (1987). Sur l'âge maastrichtien de l'affleurement de la Rouquette (Commune de Paraza, Minervois). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 123: 151-157.
- Mojon, P-O. (1989). Polymorphisme écophénotypique et paléoécologique des Porocharacées (Charophytes) du Crétacé basal (Berriasien) du Jura Franco-Suisse. *Revue de Paléobiologie* 8(2): 505-524.
- Oms, O., Dinarès-Turell, J., Vicens, E., Estrada, R., Vila, B., Galobart, À. & Bravo, A. M. (2007). Integrated stratigraphy from the Vallcebre Basin (southeastern Pyrenees, Spain): New insights on the continental Cretaceous-Tertiary transition in southwest Europe. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 255: 35-47.
- Riveline, J., Berger, J-P., Feist, M., Martín-Closas, C., Schudack, M. & Soulié-Marsche, I. (1996). European Mesozoic-Cenozoic charophyte biozonation. *Bulletin de la Société Géologique de France* 167(3): 454-468.
- Villalba-Breva, S. & Martín-Closas, C. (2011). A characean thallus with attached gyrogonites and associated fossil charophytes from the Maastrichtian of the Eastern Pyrenees (Catalonia, Spain). *Journal of Phycology* 47: 131-143.

## BUILDING ARMS IN CAMBRIAN PELMATOZOANS

Zamora, S.<sup>1</sup> & Smith, A.B.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Department of Palaeontology, The Natural History Museum, London SW7 5BD, UK; samuel@unizar.es

### Resumen

Se reconstruye un nuevo grupo de pelmatozoos del Cámbrico medio a partir de escáner CT. Los fósiles han sido encontrados en rocas del oeste Gondwánico (España y Francia). Los apéndices alimenticios en este grupo muestran una nueva morfología y sugieren que su origen es a partir de la prolongación del cuerpo (teca) tal y como sucede en los crinoideos actuales.

**Palabras clave:** Cámbrico, pelmatozoos, equinodermo

### Abstract

A new group of pelmatozoan echinoderms from the middle Cambrian rocks of West Gondwana is reconstructed with aid of CT scan. Feeding appendages (arms) in these animals are especially interesting and display a novel morphology suggesting these structures arose as direct continuation of the body (theca) in a similar way than modern crinoids.

**Keywords:** Cambrian, pelmatozoan, echinoderm



## Introduction

The Cambrian is a critical period for understanding the origins and earliest diversification of echinoderms (Swalla & Smith, 2008; Smith, 2008; Dornbros, 2008; Zamora, 2010). By the Middle Ordovician all five of the extant classes are easily distinguishable and display at least some crown group apomorphies. However, tracing the ancestry of these clades back into the early Ordovician and Cambrian has proved to be problematic. This is especially true of the stalked crinoids, the most primitive of the five major extant classes.

A number of undisputed crinoids first appear at or close to the base of the Ordovician (Ubaghs, 1969; Guensburg & Sprinkle, 2003, 2007, 2009; Guensburg, 2010). These all possess uniserial feeding appendages that are true arms; that is to say, they have a central lumen that is directly connected to the theca and presumably carried coelomic extensions of the body cavity, as in all living crinoids. However, unlike all later crinoids these also have enclosed biserial flooring plates in their arms.

The Cambrian antecedents to this well-defined clade, however, remain disputed, with some workers favouring a blastozoan ancestry (Ausich, 1997, 1998, 1999) and others an edrioblastoid ancestry (Guensburg & Sprinkle, 2001, 2007, 2009). Both hypotheses have weaknesses. Blastozoans are a

diverse and probably paraphyletic group of stalked echinoderms with feeding appendages, termed brachioles, that generally lack any direct connection to the body and are therefore assumed to lack body coelomic extensions (Guensburg et al., 2010), while edrioblastoids lack free feeding appendages and are thought to be stalked edriosterooids (Smith & Jell, 1990).

A key question is whether any blastozoan group ever possessed true arms resembling those of crinoids (Clausen et al., 2009; Guensburg et al., 2010). Unfortunately all blastozoans are extinct and so soft tissue reconstruction has to be based on secondary evidence, principally whether the appendage has a large lumen in direct continuity with the main body chamber.

In some derived blastozoans, such as sphaerontid diploporites, there was clearly no direct connection between appendages and interior of the theca. In others, such as pleurocystitids and the Cambrian *Ubaghsicystis*, the situation is less clear-cut, as appendages are small but attach close to the mouth to facets that are not dissimilar in their size and morphology to those of crinoids. To complicate the situation, it may be that having appendages with a large body coelom extension is primitive for stalked echinoderms, as the single feeding appendage of solutes has an enormous lumen that connects directly to the body cavity (Daley, 1996; Jefferies, 1990).

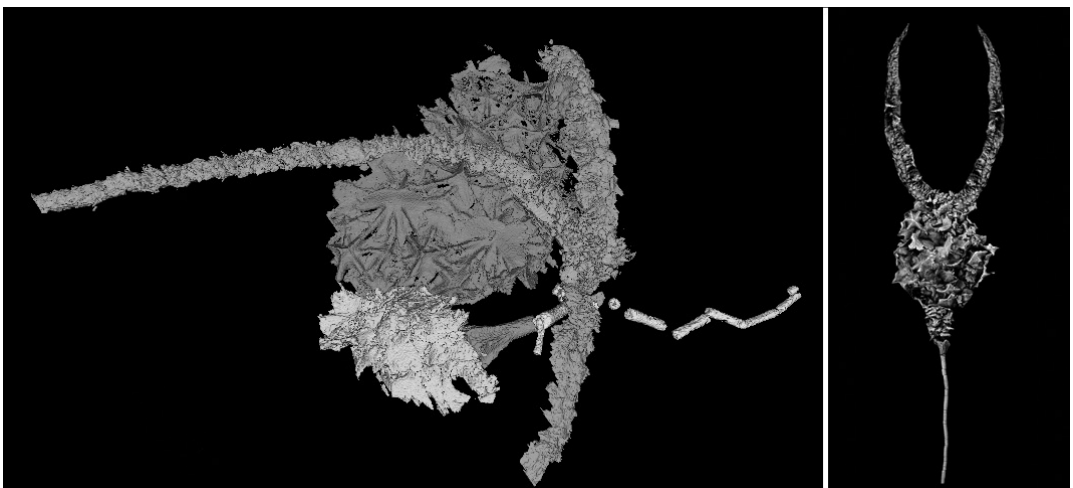


FIG. 1: CT scan and reconstruction of a new Cambrian pelmatozoan from Spain. The reconstruction is based on several latex casts from different specimens.

## Conclusion

Here we describe a new family of primitive stalked blastozoan echinoderms from the earliest Middle Cambrian of southwestern Europe which shows the most unexpected arm structure. A CT scan reconstruction (FIG. 1) shows that arms arise as thecal extensions of the body, and demonstrates unambiguously for the first time that arms are not unique to crinoids. Critically we have found that moving from proximal to distal along the length of a single feeding appendage of our new animal plating changes from that of a polyplated arm with large lumen and uniserial intercalated elements (as in crinoids) to that of a brachiola with biserial flooring plates and proportionally smaller lumen (as in blastozoans). This find suggests that all free appendages in pelmatozoans may have arisen just once and, like arthropods, may simply display high levels of phenotypic plasticity in the way its skeleton is constructed.

## Acknowledgements

This work is a contribution to the Project Consolider MURERO number CGL2006-12975/BTE from MEC and partially financed by Gobierno de Aragón. S.Z. acknowledges a postdoctoral fellowship from the Ministerio de Educación of Spain.

## References

- Ausich, W.I. (1997). Calyx plate homologies and early evolutionary history of the Crinoidea. *Paleontological Society Special Papers* 3: 289-304.
- Ausich, W.I. (1998). Early phylogeny and subclass division of the Crinoidea (phylum Echinodermata). *Journal of Paleontology* 72: 499-510.
- Ausich, W.I. (1999). Origin of crinoids. In *Echinoderm Research 1998* (eds. M. D. Candia Carnevali & F. Bonasoro), pp. 237-242. Rotterdam: A.A. Balkema.
- Clausen, S., Jell, P., Legrain, X. & Smith, A.B. (2009). Pelmatozoan arms in the Middle Cambrian: bridging the gap between brachioles and brachials?. *Lethaia* 42: 283-296.
- Daley, P. (1996). The first solute which is attached as an adult: a Mid-Cambrian fossil from Utah with echinoderm and chordate affinities. *Zoological Journal of the Linnean Society* 117: 405-440.
- Dornbos, S.Q. (2008). Tiering history of early epifaunal suspension-feeding echinoderms. In *Echinoderm Paleobiology* (eds W. I. Ausich & G. D. Webster), pp. 132-143. Bloomington: Indiana University Press.
- Guensburg, T.E. (2010). *Alphacrinus* new genus and origin of the disparid clade. *Journal of Paleontology* 84: 1209-1216.
- Guensburg, T.E. & Sprinkle, J. (2001). Earliest crinoids: new evidence for the origin of the dominant Paleozoic crinoids. *Geology* 29: 131-134.
- Guensburg, T.E. & Sprinkle, J. (2003). The oldest known crinoids (early Ordovician, Utah) and a new crinoid plate homology system. *Bulletin of American Paleontology* 364: 1-43.
- Guensburg, T. E. & Sprinkle, J. (2007). Phylogenetic implications of the Protocrinoidea: Blastozoans are not ancestral to crinoids. *Annales de Paléontologie* 93: 277-290.
- Guensburg, T.E. & Sprinkle, J. (2009). Solving the mystery of crinoid ancestry: new fossil evidence of arm origin and development. *Journal of Paleontology* 83: 350-364.
- Guensburg, T.E., Mooi, R., Sprinkle, J., David, B. & Lefebvre, B. (2010). Pelmatozoan arms from the mid-Cambrian of Australia: bridging the gap between brachioles and brachials? Comment: there is no bridge. *Lethaia* 43: 432-440.
- Jefferies, R.P.S. (1990). The solute *Dendrocystoides scoticus* from the upper Ordovician of Scotland and the ancestry of chordates and echinoderms. *Palaeontology* 33: 631-679.
- Smith, A.B. (2008). Deuterostomes in a twist: the origins of a radical new body plan. *Evolution & Development* 10: 493-503.
- Smith, A.B. & Jell, P.A. (1990). Cambrian echinoderms from north-western Queensland and the origin of starfishes. *Memoirs of the Queensland Museum* 28: 715-778.
- Swalla, B.J. & Smith, A.B. (2008). Deciphering deuterostome phylogeny: molecular, morphological and palaeontological perspectives. *Proceedings of the Royal Society of London B* 363: 1557-1568.
- Ubaghs, G. (1969). *Aethocrinus moorei* Ubaghs, n. gen., n. sp., le plus ancien crinoïde dicyclique connu. *University of Kansas Paleontological Contributions* 38: 1-25.
- Zamora, S. (2010). Middle Cambrian echinoderms from North Spain show echinoderms diversified earlier in Gondwana. *Geology* 38: 507-510.





# **CONFERENCIA DE CLAUSURA**



## ESTIMACIÓN PALEOHISTOLÓGICA DEL METABOLISMO TÉRMICO EN LOS VERTEBRADOS TETRÁPODOS. PATRONES DE EVOLUCIÓN

Cubo, J.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>University Pierre & Marie Curie – Paris VI, Research team Biomineralizations, 4 Pl Jussieu BC 19, 75005 Paris, France; jorge.cubo\_garcia@upmc.fr

### Resumen

Desde sus orígenes a finales del primer cuarto del siglo XIX, la paleohistología de vertebrados ha contribuido notablemente al desarrollo de la paleobiología. En efecto, si los estudios sobre la morfología de los restos esqueléticos de vertebrados extintos han sido principalmente realizados por especialistas en sistemática interesados en la clasificación y la reconstrucción de las relaciones de parentesco entre taxones, el análisis de la estructura histológica de los mismos ha tenido como principal objetivo la inferencia paleobiológica. Esta inferencia paleobiológica se ha centrado principalmente en estimar determinados parámetros funcionales (e.g. biomecánicos, metabólicos), y del ciclo vital (edad de adquisición de la madurez sexual, longevidad) de vertebrados extintos. Los objetivos de esta presentación incluyen describir el marco de trabajo de la disciplina paleohistológica y analizar su potencial tratando un caso práctico: la contribución de la paleohistología al conocimiento de la evolución del metabolismo térmico en los arcosaurios. Concretamente, testaremos la hipótesis según la que el último ancestro común de este clado era endotermo y los cocodrilos secundariamente ectotermos. Las predicciones derivadas de esta hipótesis (sobre la tasa metabólica de arcosaurios extintos) serán confrontadas con las tasas metabólicas estimadas paleohistológicamente para esos taxones. Aunque la disciplina cuenta con casi dos siglos de historia, el primer simposium internacional de paleohistología ha tenido lugar recientemente (en julio de 2011) en el Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont en Sabadell. Este simposium tendrá continuidad en Bozeman (Montana, USA), donde el Museum of the Rockies organizará el segundo simposium en 2013. Estas reuniones bienales constituyen un foro privilegiado para presentar inferencias paleobiológicas obtenidas usando técnicas paleohistológicas, y ayudan a desarrollar el potencial de estas disciplinas.

**Palabras clave:** paleohistología, paleobiología, metabolismo térmico, arcosaurios

## **Abstract**

Ever since the origin of vertebrate paleohistology by the end of the first quart of the XIX century, this discipline has greatly contributed to the development of paleobiology. While the morphological study of skeletal elements of extinct vertebrates has mainly concerned systematists interested on the classification and the reconstruction of phylogenetic relationships among taxa, the histological study of these fossils has been centered on the paleobiological inferences. These last studies deal with the inference of functional parameters (biomechanical, metabolic) and life history traits (age at sexual maturity, longevity) of extinct vertebrates. This presentation is aimed at describing the framework, and analyzing the potential, of paleohistology using the evolution of thermometabolism in archosaurs as a case study. More precisely, we will test the hypothesis that the last common ancestor of archosaurs was endotherm, and extant crocodiles secondarily ectotherms. Predictions derived from this hypothesis (on the metabolic rates of extinct archosaurs) will be compared with the metabolic rates estimated for these taxa using paleohistology. Although paleohistology has almost two centuries of history, the first international symposium on paleohistology took place recently (on July 2011) at the Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont in Sabadell. This first symposium will be followed by a second one organized by the Museum of the Rockies in Bozeman (Montana, USA) in 2013. These biennial meetings constitute an excellent forum to present paleobiological inferences obtained using paleohistology, and will contribute to the development of the great potential of these disciplines.

**Keywords:** paleohistology, paleobiology, thermometabolism, archosaurs



**SIMPOSIOS  
PICG**





## Proyectos Participantes

PICG 587: “Of Identity, Facies and Time, the Ediacaran (Vendian) Puzzle”

PICG 596: “Climate change and biodiversity patterns in the Mid-Paleozoic (Early Devonian to Late Carboniferous)”





## MUREROPODIA: AN EARLY CAMBRIAN XENUSIAN FROM THE MURERO BIOTA (NE SPAIN)

Gámez Vintaned, J.A.<sup>1</sup>, Liñán, E.<sup>2</sup> & Zhuravlev, A.Yu.<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> Depto. de Geología, Universitat de València, c/Dr. Moliner 50, E-46100 Burjassot, Spain; gamez@unizar.es

<sup>2</sup> Área y Museo de Paleontología-IUCA, Depto. de Ciencias de la Tierra, Fac. de Ciencias, Universidad de Zaragoza, Pedro Cerbuna 12, E-50009 Zaragoza, Spain; linan@unizar.es, andrey@unizar.es

<sup>3</sup> Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Pyzhevskiy pereulok 7, Moscow 119017, Russia; ayzhur@mail.ru

### Resumen

*Mureropodia apae* es un xenúsido de talla grande del Cámbrico inferior de Murero (NE de España). Porta varios pares de lobópodos cortos y anchos, así como una larga probóscide tubular; carece de toda diferenciación en sus miembros y de ornamentación en su tronco. Se proporciona una descripción morfológica e interpretación funcional de los rasgos del taxón. De acuerdo con las adaptaciones anatómicas que presenta, *Mureropodia* parece situarse en la línea morfofuncional de xenúsidos de la que debieron de originarse los cefalorrincos basales infáunicos.

**Palabras clave:** *Mureropodia*, Xenusia, Ecdysozoa, Cámbrico, Murero, España

### Abstract

*Mureropodia apae* is a large fusiform xenusian from the lower Cambrian of Murero (NE Spain). It bears several pairs of stubby lobopods and a long tubular proboscis, lacking any morphological limb differentiation and trunk ornamentation. Both morphological description and functional interpretation of the features of this taxon are given. According to its anatomical adaptations, *Mureropodia* may belong to the morphofunctional lineage of xenusians that gave rise to infaunal stem-group cephalorhynchans.

**Keywords:** *Mureropodia*, Xenusia, Ecdysozoa, Cambrian, Murero, Spain

## Introduction

The Xenusia (class Xenusia; phylum Tardipolypoda) were a highly morphologically heterogeneous group, which includes vermiform lobopod-bearing animals with diverse cuticular elements, different muscular body systems, and variously differentiated head region. Over 20 genera of these soft-bodied creatures are known in the early Cambrian – middle Silurian interval; they are ubiquitous elements of almost each lower Palaeozoic Lagerstätte and their microscopic phosphatized sclerites are widespread in lower – middle Cambrian strata. However, even the anterior – posterior orientation of these animals is still disputable and, therefore, each new find of such a body fossil provides us with crucial information on the ecdysozoan origins and relationships. Thus, the recent description of *Mureropodia apae* Gámez Vintaned et al., 2011, a new early Cambrian xenusian from the Murero Biota, sheds light on the evolution of this clade. The aims of this work are the detailed description of this new specimen, its palaeobiological interpretation and the discussion of its phylogenetical position.

## Geological setting, age and preservation

The only specimen of *Mureropodia* (deposited in the collection of Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza, Spain, with repository number MPZ 2009/1241) is preserved as a horizontally spread compression in massive, non-laminated greenish gray siltstone, and replicated with chlorite imparting the fossil a dark greenish glitter. It derives from the base of the level RV1/5 (*Protolenus jilocanus* Zone, upper Bilbilian Stage, uppermost lower Cambrian; i.e., Cambrian Series 2, Stage 4) of the upper Valdemiedes Formation, which crops out along the Rambla de Valdemiedes 1 (RV1) section near the village of Murero (80 km to the southwest of Zaragoza, Aragón, NE Spain), in the Cadenas Ibéricas. The depositional environment is interpreted as a low-to-moderate energy, relatively warm water open sublittoral shelf.

It is suggested that soft tissues have been preserved in the Murero Lagerstätte through rapid postmortem mineralization by authigenic clay minerals (Gámez Vintaned et al., 2009), and it is also the case in *Mureropodia*. Energy-dispersive X-ray spectroscopy reveals a presence of both carbon

and phosphorus in the *Mureropodia* integument but the carbon content is higher. Because these elements are absent from the surrounding matrix, originally carbonaceous-phosphate composition of the cuticle is implied.

## Morphological description

*Mureropodia apae* is a large fusiform xenusian (incomplete specimen; length preserved is 86 mm, the trunk width is up to 18.5 mm) bearing several pairs of stubby lobopods (five of them are preserved). The head bears a long, slightly arcuate, tubular proboscis 22 mm in length (width varies from 4.0 mm at the tip to 4.7 mm at the midpoint, and to 6.5 mm abutting the trunk/proboscis junction; FIG. 1a). It lacks any morphological limb differentiation and trunk ornamentation. The genus differs from the closest morphologically *Paucipodia* Hou et al. (2004) by a distinct proboscis, a rather smooth body surface lacking annulation, a reverse limb length/trunk width ratio (from 0.92 to 0.26, with a mean of 0.47, against 1.3-2.5), and by a fusiform rather than cylindrical body shape (Gámez Vintaned et al., 2011).

In *Mureropodia*, the anteriormost part of the proboscis bears a long slender, slightly curling, outgrowth running rearward (FIG. 1a, f). The lower terminal area of the proboscis has a different preservation possessing a clear microrelief and showing diverse types of microstructures, including various pores, facet-like polygonal microplates (FIG. 1d), and pectinate structures. Some minute pores appear on the slender long outgrowth projecting rearward and are organized in rows running obliquely to it and parallel to the proboscis margin (FIG. 1h). A curved pointed claw-like sclerite occurs in the lower area of the proboscis about its midpoint (FIG. 1g).

The trunk is fusiform and tapers anteriorly. Both the proboscis and the trunk bear a system of fine transverse and longitudinal, closely spaced, ridges conferring the fossil a regular reticulated surface pattern. Transverse ridges are 0.075-0.125 mm across; in some areas, they are closely packed, without intervening spaces. Two types of longitudinal ridges are present differing by their width; the thicker are sparse, 0.25-0.50 mm across and are more common on the anterior part of the specimen and near the limbs. The finer ridges are 0.075-0.150 mm across. Longitudinal and transverse ridges are visible on the surface of the fossil but also within

the trunk, underneath the outermost layer (0.085 mm in thickness) of the integument, in areas where the integument is flaked off. A finer reticulated surface pattern is formed by thin ridges at the proboscis tip (FIG. 1b); under SEM, such ridges reveal fine transverse striation.

The trunk bears five stubby, triangular to elliptical in outline, limbs of similar lobopod type (LL1-LL5). They are slightly directed forward. The length of limbs (5.50-4.50 mm) and the distance between them (11.8-9.2 mm) decrease progressively to the rear. The tips of the limbs are moderately pointed. Crossing of thick longitudinal and transversal ridges are visible on all limbs, impar-

ting them a telescopic structure. LL2 is terminated with four curved claws (FIG. 1c). Claws are triangular in outlines, flattened laterally, posteriorly directed, and pointed upward. Claw length is 0.30 mm; width at their base, 0.10-0.15 mm; spacing of 0.20-0.21 mm.

The proximal and middle posterior side of LL2 also bears threadlike slim outgrowths-Appendiculi of 0.09-0.15 mm in length, 0.05 mm in width at the base; spacing of about 0.12-0.16 mm; they also appear to present on the proximal and middle posterior side of LL4 and LL5. Somewhat similar outgrowths (but bigger) are at the tip and ventral surface of the proboscis.

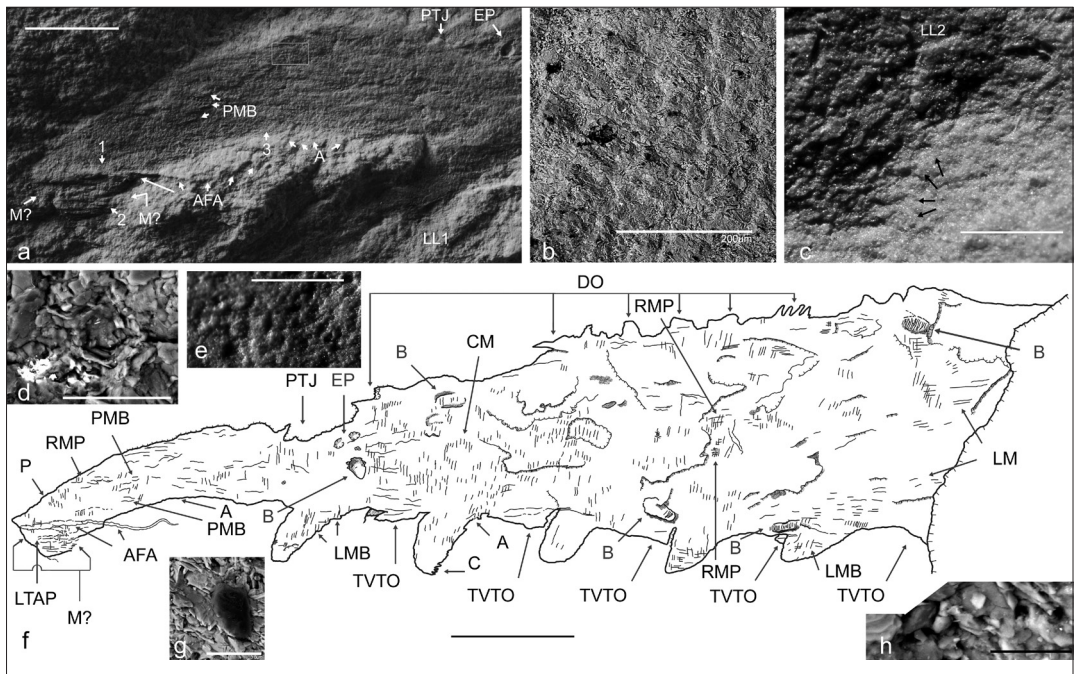


FIG. 1. *Mureropodia apae* Gámez Vintaned et al., 2011, MPZ 2009/1241. (a) Proboscis and left lobopod 1. Inset: enlargement in "e". Arrow labelled 1: position of "b"; 2: position of "d"; 3: position of "g". (b) SEM micrograph (secondary electrons) of thinner reticulate musculature near the proboscis tip (marked 1 in "a"). (c) Detail of claws (arrowed) and interwoven muscle fibers in left lobopod 2 tip. (d) Polygonal cuticular areoles near the proboscis tip (2 in "a"). (e) Dermal papillae at the upper margin of the mid proboscis (inset in "a"). (f) Camera lucida drawing of the specimen (lighting from NW is simulated). (g) SEM micrograph (backscattered electrons) of carbonaceous curved, pointed claw-like sclerite at the lower margin of the mid proboscis (3 in "a"). (h) Row of minute pores on the antenniform frontal appendage. Lighting in others: from N (a, c), and W (e). Scale bar = 5 mm (a), 0.2 mm (b), 1 mm (c, e), 0.02 mm (d), 1 cm (f), 0.03 mm (g), 0.01 mm (h). Key: A, appendiculi; AFA, antenniform frontal appendage; B, microburrows; C, claws; CM, circular muscle bundles; DO, dorsal outgrowths; EP, edriasteroid plates; LL1-LL5, left lobopods; LM, longitudinal muscle bundles; LMB, lobopod muscle bundles; LTAP, lower triangular area of the proboscis; M?, mouth?; P, proboscis; PMB, longitudinal proboscis muscle bundles; PTJ, proboscis/trunk junction; RMP, reticulated muscular pattern; TVTO, triangular ventral trunk outgrowths.

Triangular ventral trunk outgrowths develop just ahead of each limb from LL2 to LL5 (plus the non-preserved LL6). They show thicker longitudinal ridges and give the ventral side of the trunk the appearance to be tilted rearward on those places. Some dorsal outgrowths of the trunk are observed, imparting the fossil a rugged appearance (FIG. 1f).

Dermal papillae are preserved on some areas of the proboscis, lobopods, and the trunk. They range from 0.100 to 0.250 mm across, and are rounded to elliptical in outlines (FIG. 1e). Smaller papillae (0.040-0.070 mm across) are present at the proboscis tip.

### Remarks

The studied flattened compression shows proboscis and, thus, is interpreted as the anterior part of a xenusian body including the head and anterior trunk area (FIG. 1f). The proboscis however is not a simple tubular organ alike those of *Xenusion* and *Paucipodia*. The long slender, slightly curling, outgrowth resembles antenniform frontal appendages of some other xenusians, namely, *Hadranax* and *Luolishania*.

Facet-like polygonal microplates at the lower terminal area of the proboscis (FIG. 1d) resemble cuticular microplates of onychophorans as well as areoles of nematomorphs. The pore canals penetrating the frontal part of the proboscis can be interpreted as sensory structures alike those of tardigrades and various extinct and extant vermiform ecdysozoans. Pectinate structures observing on the tip of the proboscis can be interpreted as pharyngeal teeth alike those of cephalorhynch worms and some xenusians.

The fine regular reticulated pattern of the surface of *Mureropodia* including the trunk, the proboscis, and lobopods is interpreted as distinct transverse (circular) and longitudinal fibers of a dermatomuscular sac similar to that present in modern cephalorhynch worms as well as in some Cambrian xenusians. Even thicker longitudinal ridges of *Mureropodia* (0.25-0.50 mm), which are seen on its anterior part (FIG. 1a), can represent muscle bundles of a retractor-protractor muscle system of the proboscis, as it occurs in modern priapulids and fossil palaeoscolecids (Zhuravlev et al., 2011). On

the contrary, muscles which are preserved at the very tip of the proboscis are much thinner than any other muscles of *Mureropodia*. Possibly, these were muscles regulating movement of antenniform appendages.

Peripheral muscular sacs are observed in lobopods of *Mureropodia*, allowing them a telescopic movement. Besides, lobopods reveal a limb musculature consisting of thick bundles of muscle both in the triangular ventral outgrowths and also running down into the limb, possibly, from the body wall. The triangular ventral outgrowths themselves can represent second, smaller, branches of appendages. These branches are better expressed in front of L2-L5.

Noteworthy, that claws of *Mureropodia* match closely to those of modern onychophorans.

It is also noteworthy, that a structure similar in size and morphology to claws are observed around the midpoint of the proboscis. This claw-like structure is also comparable with sensory-locomotory organs of cephalorhynchs, which are scalids. Such scalids would be useful if the proboscis is retractile. This suggestion is supported by the observation on the presence of retractor-protractor muscle system (see above).

Some features of the fossil are difficult for an interpretation. Thus, a position of the mouth opening can be suggested only because there are two probable openings on the tip of the proboscis. The first of them is located terminally on the tip, the second one occurs antero-ventrally (FIG. 1a).

The fossil reveals several full relief knobs and voids on its surface. Some stellate voids certainly represent edrioasteroid plates (FIG. 1a). Other voids and knobs are elongate and show faint transverse ridges (FIG. 1f); they resemble microburrows (0.50 to 1.45 mm across, up to 2.80 mm in length) and their restriction to the fossil area can be explained by scavenging activity.

### Conclusions

What *Mureropodia* adds to our knowledge about xenusians is an unusual lobopod length/body width ratio (0.26-0.92; among all other xenusians, this coefficient is well above 1.0). This reveals that the animal hardly was able to walk on the bottom surface. Possibly, it could use the

limbs for anchoring the body by terminal claws either to the substrate or even within the sediment during wormlike crawling. A well-developed dermomuscular sac of circular and longitudinal muscular systems, a probably retractile proboscis, and the absence of any rigid integument structures (sclerites, annulations) fit such an interpretation.

The Xenusia represented the common ancestral group from which all other ecdysozoan clades originated (Zhuravlev et al., 2011). These morphologically heterogeneous animals, which crawled with their lobopods along the bottom, might give rise to four morphofunctional lineages of ecdysozoans, namely, to cephalorhynch worms (via *Facivermis*-type forms) by adaptation for burrowing with proboscis; to tardigrades (via *Hadranax*-like forms) by adaptation for interstitial habitat; to onychophorans (via *Jianshanopodia*-type forms) by adaptation to walking lifestyle with muscular appendages; and to anomalocaridids (via *Kerygmachela*-type forms) by adaptation to swimming with lateral flaps in the pelagic realm. *Mureropodia* may therefore have occupied a position in the first of the mentioned lineages, and its anatomical adaptations illustrate the morphofunctional path followed towards the appearance of infaunal ecdysozoans.

### Acknowledgements

This is a contribution to the projects: Consolider CGL2006-12975/BTE (“MURERO”; Ministerio de Educación y Ciencia – FEDER-EU, Spain), Grupo Consolidado E-17 (“Patrimonio y Museo Paleontológico”; Gobierno de Aragón), ACI2009-1037 (Ministerio de Ciencia e Innovación, Spain), and IGCP 5387 (“Of Identity, Facies and Time, the Ediacaran (Vendian) Puzzle”). JAGV received financial support from the Ministerio de Ciencia e Innovación of Spain (“Juan de la Cierva” contract, ref. JCI-2009-0519). AZ benefited from the grants MI042/2006, Departamento de Ciencia, Tecnología y Universidad (Gobierno de Aragón) and Programa Europa XXI de Estancias de Investigación (CAI-CONAI+D) 2010. Ms I. Pérez Urresti (MEC-European Social Fund-Universidad de Zaragoza) assisted with some of the drafting. Mr Ignacio Tacchini Ciudad (Instituto de Carboquímica, CSIC, Zaragoza) took the SEM micrographs.

### References

- Gámez Vintaned, J.A., Liñán, E., Zhuravlev, A.Yu., Bauluz, B., Gozalo, R., Zamora, S. & Esteve, J. (2009). The preservation of the Cambrian Murero biota in the Mesones Group, Cadenas Ibéricas, Spain. In *International Conference on the Cambrian Explosion. Walcott 2009. Abstract Volume* (eds. M.R. Smith, L.I. O'Brien & J.-B. Caron), pp. 32-33. Toronto: The Burgess Shale Consortium.
- Gámez Vintaned, J.A., Liñán, E. & Zhuravlev, A.Yu. (2011). A new early Cambrian lobopod-bearing animal (Murero, Spain) and the problem of the ecdysozoan early diversification. In *Evolutionary Biology-Concepts, Biodiversity, Macroevolution and Genome Evolution* (ed. P. Pontarotti), pp. 193-219. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Zhuravlev, A.Yu., Gámez Vintaned, J.A. & Liñán, E. (2011). The Palaeoscolecida and the evolution of the Ecdysozoa. *Palaeontographica Canadiana* 31: in press.





# LA DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA DE *ANCYRODELLOIDES CARLSI* (CONODONTA, DEVÓNICO INFERIOR) EN EL PIRINEO CENTRAL ESPAÑOL Y SUS IMPLICACIONES GLOBALES

Valenzuela-Ríos, J.I.<sup>1</sup> & Calvo, H.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Geología, Universitat de València, C/Dr. Moliner 50, 46100 Burjasot; jose.i.valenzuela@uv.es, hecalsan@alumni.uv.es

## Resumen

La distribución estratigráfica de *Ancyrodelloides carlsi* coincide completamente con la de *Icriodus angustoides bidentatus* en los Pirineos. El comienzo de *A. carlsi* se solapa con el final de *I. transiens*. *A. carlsi* llega a coexistir con *Lanea eoeleanorae* pero se extingue antes de la entrada de *A. transitans*. Los registros pirenaicos indican que la aparición de *A. carlsi* tuvo lugar en el Lochkoviense inferior y que su distribución comprende un estrecho intervalo que cruza el límite Lochkoviense inferior/medio.

**Palabras clave:** Lochkoviense, conodontos, Pirineos Centrales Españoles, *Ancyrodelloides carlsi*

## Abstract

The Pyrenean range of *Ancyrodelloides carlsi* is the same as the range of *Icriodus angustoides bidentatus*. The entry of *A. carlsi* overlaps the last record of *I. transiens*. The upper range of *A. carlsi* overlaps with *Lanea eoeleanorae* but disappears before the entry of *A. transitans*. The Pyrenean records show that *A. carlsi* enters in the lower Lochkovian and that its stratigraphic range comprises a narrow interval spanning the lower/middle Lochkovian boundary.

**Keywords:** Lochkovian, conodonts, Spanish Central Pyrenees, *Ancyrodelloides carlsi*

## Introducción

*Ancyrodelloides carlsi* es un taxón relativamente frecuente en las principales regiones europeas de facies algo profundas (mixtas a pelágicas), aunque también se ha registrado en las facies néritas de la Cordillera Ibérica (Carls & Gandl, 1969). En las primeras destacan los hallazgos en los Pirineos Centrales Españoles, los Alpes Cárnicos, Frankenwald y Bohemia.

La especie fue definida en la sección Baen, en los Pirineos Centrales Españoles (Boersma, 1973) y es precisamente en esta región donde se han registrado numerosos hallazgos en capas sucesivas, lo que permite conocer mejor su distribución estratigráfica, que se limita a una parte del Lochkoviense.

El objetivo de este trabajo es acotar la distribución estratigráfica de *A. carlsi* en los Pirineos Centrales Españoles y evaluar el potencial de este taxón para correlaciones suprarregionales.

## Material

El material estudiado aquí procede de tres secciones en el Pirineo Central Español que se sitúan entre los ríos Noguera Pallaresa y Segre, estas secciones son Gerri 1.1, Segre 1 y Baen y su precisa localización, descripción litológica y contenido paleontológico está descrito en varios trabajos, entre los que destacan los de Boersma (1973), Valenzuela-Ríos (1990, 1994a, b), Valenzuela-Ríos y Murphy (1997), Murphy y Valenzuela-Ríos (1999). Estas tres secciones fueron muestreadas en detalle y su contenido en conodontos permite acotar con precisión la distribución de *A. carlsi* con respecto a otros conodontos índice utilizados en correlaciones globales.

## Resultados

### (a) Sección Baen

La sección Baen corresponde a la localidad tipo donde se describió la especie; sin embargo, no es posible identificar la capa en la que se registró el holotipo. En esta sección los registros de *A. carlsi* comprenden desde la capa 10 a la 19. El registro más bajo (capa 10) coincide con el registro local más alto de *Icriodus transiens*. *I. angustoides biden-*

*tatus* tiene el mismo rango estratigráfico en esta sección que *A. carlsi*. En la capa 15 se registran los primeros ejemplares de *Lanea*.

### (b) Sección Gerri 1.1

*A. carlsi* se registra únicamente en la capa 11. En esta capa coincide con el único registro de *I. a. bidentatus* y con el registro más alto de *I. transiens*. Por encima, en la capa 12 hace su aparición *Lanea omoalpha*. Estos registros son compatibles con los de Baen, si bien el rango en Gerri es más incompleto. Los registros de Gerri podrían corresponder a los equivalentes del nivel 10 en Baen.

### (c) Sección Segre 1

En la sección Segre 1 *A. carlsi* se registra únicamente en la capa 1, junto con *I. a. bidentatus* (también registro único) y con "*Ozarkodina*" *planilingua* y especies del género *Lanea*, *L. omoalpha* y *L. eoeleanorae*. Estos registros en Segre 1 podrían correlacionarse con los correspondientes a la parte alta de los hallazgos de Baen (por encima de la capa 15).

## Conclusiones

Los registros consistentes de *A. carlsi* en tres secciones en los Pirineos Centrales Españoles muestran el rango más completo y continuo de este taxón a nivel mundial. *A. carlsi* se originaría en la parte superior del Lochkoviense inferior y se extinguiría dentro de la parte inferior del Lochkoviense medio, antes de la entrada de *A. transitans*. Su primer registro parece coincidir localmente con el último registro de *I. transiens* y su último registro se solapa con *L. eoeleanorae* pero no alcanza a coincidir con *A. transitans*. La distribución de *I. a. bidentatus* es completamente coincidente con la de *A. carlsi* en las tres secciones estudiadas.

## Agradecimientos

Este trabajo representa una contribución al PICG 596 "Climatic change and biodiversity patterns in the Mid-Palaeozoic" y ha sido parcialmente subvencionado por la AvH, la AECl 2009-1037 del MICINN y el proyecto CGL2011-24775 del MICIN.

## Referencias

- Boersma, K.T.H. (1973). Devonian and Lower Carboniferous conodont biostratigraphy, Central Spanish Pyrenees. *Leidse Geologische Mededelingen* 49: 303-377
- Carls, P. & Gandl, J. (1969). Stratigraphie und Conodonten des Unter-Devons der Östlichen Iberischen Ketten (NE-Spanien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 12(2): 155-218.
- Murphy, M.A. & Valenzuela-Rios, J.I. (1999). *Lanea* new genus, lineage of Early Devonian conodonts. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* 37(2/3): 321-334.
- Valenzuela-Rios, J.I. (1990). Lochkovian Conodonts and Stratigraphy at Gerri de la Sal (Pyrenees). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 118: 53-63.
- Valenzuela-Rios, J.I. (1994a). Conodontos del Lochkoviense y Praguense (Devónico Inferior) del Pirineo Central español. *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza* 5: 178 pp.
- Valenzuela-Rios, J.I. (1994b). The Lower Devonian conodont *Pedavis pesavis* and the *pesavis* Zone. *Lethaia* 27(3): 199-207.
- Valenzuela-Rios, J.I. & Murphy, M. A. (1997). A new zonation of middle Lochkovian (Lower Devonian) conodonts and evolution of *Flajsella* n. gen (Conodonts). In *Paleozoic Sequence Stratigraphy and Biogeography: Studies in Honor of J. Granville ("Jess") Johnson* (eds. G. Klapper, M.A. Murphy and J.A. Talent), pp. 131-144. Memoir of the Geological Society of America Special Paper, 321.



## ¿ES LA SECUENCIA DE CONODONTOS LOCHKOVIENSES (DEVÓNICO INFERIOR) DEL PIRINEO CENTRAL ESPAÑOL LA MEJOR DEL MUNDO?

Valenzuela-Ríos, J.I.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Geología, Universitat de València, C/Dr. Moliner 50, 46100 Burjasot; jose.i.valenzuela@uv.es

### Resumen

El contenido en conodontos de cinco secciones del Pirineo Central Español permite la subdivisión detallada del Piso Lochkoviense y su correlación global. Esta secuencia es estándar para el Lochkoviense medio y superior. La secuencia del Lochkoviense inferior es peor conocida y parece estar más restringida espacialmente. El límite inferior del Lochkoviense medio se define mediante la entrada de *Lanea omoalpha* y el límite inferior del Lochkoviense superior mediante la entrada de *Masaraella pandora* beta. El Lochkoviense inferior se caracteriza por componentes del grupo de *Icriodus woschmidti*-*I. angustoides* y, en la parte superior, por la entrada de *Ancyrodelloides carlsi*. El Lochkoviense medio se caracteriza por la evolución de las distintas especies de los géneros *Lanea*, *Ancyrodelloides*, *Flajsella* y el comienzo de *Kimognathus*. El Lochkoviense superior se caracteriza por la evolución de *Masaraella* y de las especies del grupo *Pedavis robertoi-gilberti*.

**Palabras clave:** Lochkoviense, conodontos, Pirineos Centrales Españoles

### Abstract

Conodonts from five sections in the Spanish Central Pyrenees permits the detailed subdivision of the Lochkovian Stage and its global correlation. The Pyrenean sequence is standard for the middle and upper Lochkovian. In contrast, the lower Lochkovian sequence is less known and seems to be spatially restricted. The lower boundary of the middle Lochkovian is defined by the entry of *Lanea omoalpha*. The lower boundary of the upper Lochkovian is defined by the entry of *Masaraella pandora* beta. The lower Lochkovian is characterized by members of the *Icriodus woschmidti*-*I. angustoides* group, and in the upper part, the entry of *Ancyrodelloides carlsi* is noteworthy. The middle Lochkovian is characterized by the evolution of the genera *Lanea*, *Ancyrodelloides* and *Flajsella*, and the beginning of *Kimognathus*. The evolution of *Masarella* and species of the *Pedavis robertoi-gilberti* group characterized the upper Lochkovian.

**Keywords:** Lochkovian, conodonts, Spanish Central Pyrenees

## Introducción

La subdivisión y correlación suprarregional de los materiales devónicos marinos se ha venido apoyando en las últimas décadas fundamentalmente en las sucesiones de conodontos. Los numerosos trabajos llevados a cabo en las principales regiones europeas, norteamericanas, asiáticas, norteafricanas y australianas han permitido la elaboración de una detallada escala zonal de conodontos, sobre la que se basa tanto la subdivisión en Series y Pisos del Sistema Devónico como su actual subdivisión en subpisos. Uno de los pisos donde la subdivisión está en estado menos avanzado es el Piso Lochkoviense (Devónico Inferior). La base del Piso Lochkoviense coincide con la base del Devónico y su techo con la base del suprayacente Piso Praguense.

El propósito de este trabajo es analizar la secuencia de conodontos del Lochkoviense del Pirineo Central Español y valorar su potencial para la subdivisión y correlación global.

## Material

El material estudiado aquí procede de cinco secciones seleccionadas del Pirineo Central Español que se sitúan entre los ríos Noguera Pallaresa y Segre, estas secciones son Gerri 1.1, Gerri 1.2, Compte-1, Segre 1 y Baen y su precisa localización, descripción litológica y contenido paleontológico está descrito en varios trabajos, entre los que destacan los de Boersma (197), Valenzuela-Ríos (1990, 1994a, b), Valenzuela-Ríos y Murphy (1997), Murphy y Valenzuela-Ríos (1999) y Valenzuela-Ríos et al. (2005). Estas cinco secciones fueron muestreadas en detalle y su contenido en conodontos permite el establecimiento de una de las subdivisiones estratigráficas más detalladas a nivel mundial, que se comenta a continuación.

## Resultados

La secuencia de conodontos obtenida comprende desde el Lochkoviense inferior (según Valenzuela-Ríos & Murphy, 1997) hasta el límite Lochkoviense/Praguense.

### (a) Lochkoviense inferior

Los niveles más bajos de la secuencia contienen *Icriodus woschmidti* en las secciones Gerri 1.1 y Compte-1. En la primera sección, su asociación con lóbolitos de *Scyphocrinites* fue interpretada por Valenzuela-Ríos (1990, 1994a) como una indicación de la proximidad del límite Silúrico/Devónico. Por encima sigue el descendiente de *I. woschmidti*, *I. transiens* al que se le asocian posteriormente *I. angustoides bidentatus* e *I. ang. angustoides*. En la parte superior del Lochkoviense inferior y coincidente con la entrada de *I. a. bidentatus* se registra *Ancyrodelloides carlsi*. La secuencia (y asociación) *I. transiens*, *I. a. bidentatus* y *A. carlsi* se registra también en la sección Baen.

### (b) Lochkoviense medio

El indicador bioestratigráfico del Lochkoviense medio es *Lanea omoalpha*. La entrada de este taxón se registra con precisión en las secciones Gerri 1.1, Baen y Compte-1, mientras que en las secciones Gerri 1.2 y Segre 1 su registro corresponde a una parte más alta de su distribución, ya que aparece junto con su descendiente, *L. eoeleanorae*; la secuencia de *Lanea* se completa con la entrada secuencial de *L. eleanorae* y *L. telleri*. Junto con *Lanea*, *Ancyrodelloides* es otro género que caracteriza y permite una subdivisión detallada y correlación del Lochkoviense medio. La secuencia observada en las secciones pirenaicas consta de los siguientes taxones: *A. transitans*, *A. trigonicus*, *A. kuscheri*, *A. cruzae*, *A. murpyi*, *A. sequeirosi* y *A. asymmetricus*. Otro género característico del Lochkoviense medio, que tiene una distribución estratigráfica muy limitada, pero con una gran distribución mundial a pesar de la escasez de ejemplares es *Flajsella*; este género se registra en las secciones Gerri 1.1, Gerri 1.2 y Segre 1; está representado en estas secciones por los registros secuenciales de tres de sus especies *F. schulzei*, *F. stygia* y *F. streptostygia*. Completa la caracterización bioestratigráfica del Lochkoviense medio dos especies del género *Kimognathus*, *K. delta* y *K. limbacarinatus*, que permiten, también, correlaciones intercontinentales detalladas.

## (c) Lochkoviense superior

El indicador bioestratigráfico del Lochkoviense superior es *Masaraella pandora* beta. La entrada de este taxón se registra en las secciones Gerri 1.1, y Segre 1; en Gerri 1.2 su primer registro no corresponde al más bajo al hacerlo junto con *M. pandora* gamma. En Compte-I solo se ha registrado hasta ahora *M. pandora* gamma cuyo rango comienza ligeramente por encima del rango del taxón índice. La subdivisión del Lochkoviense superior se basa en la entrada secuencial de *Pedavis gilberti* dentro del grupo *robertoi-gilberti*. Este grupo se ha registrado en todas las secciones excepto en Baen.

### Conclusión

La secuencia de conodontos del Pirineo Central Español es una de las más completas y variadas del mundo, comparable a la de Nevada (Estados Unidos) y posiblemente mejor, en su conjunto, que las secuencias tradicionales europeas de los Alpes Cárnicos y Bohemia. Además la presencia conjunta de taxones considerados como característicos de facies neríticas junto con aquellos de facies pelágicas, permite una comparación y calibración directa de ambas facies.

### Agradecimientos

Este trabajo representa una contribución al PICG 596 "Climatic change and biodiversity patterns in the Mid-Palaeozoic " y ha sido parcialmente subvencionado por la AvH, la AECI 2009-107 del MICINN y el proyecto CGL2011-24775 del MICIN.

### Referencias

- Boersma, K.T.H. (1973). Devonian and Lower Carboniferous conodont biostratigraphy, Central Spanish Pyrenees. *Leidse Geologische Mededelingen* 49: 303-377
- Carls, P. & Gandl, J. (1969). Stratigraphie und Conodonten des Unter-Devons der Östlichen Iberischen Ketten (NE- Spanien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 12(2): 155-218.
- Murphy, M.A. & Valenzuela-Rios, J.I. (1999). *Lanea* new genus, lineage of Early Devonian conodonts. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* 37(2/3): 321-334.
- Valenzuela-Rios, J.I. (1990). Lochkovian Conodonts and Stratigraphy at Gerri de la Sal (Pyrenees). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 118: 53-63.
- Valenzuela-Rios, J.I. (1994a). Conodontos del Lochkoviense y Praguense (Devónico Inferior) del Pirineo Central español. *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza* 5: 178 pp.
- Valenzuela-Rios, J.I. (1994b). The Lower Devonian conodont *Pedavis pesavis* and the *pesavis* Zone. *Lethaia* 27(3): 199-207.
- Valenzuela-Rios, J.I., Liao, J.-C., Martínez-Pérez, C., Castelló, V. & Botella, H. (2005). Datos preliminares sobre los conodontos y restos de peces del Lochkoviense (Devónico Inferior) de Compte-I (Valle del Noguera Pallaresa, Pirineos). In J.A. Gámez, E. Liñán y J. I. Valenzuela-Ríos; (eds.), *Memorias de las VIII Jornadas Aragonesas de Paleontología: "La cooperación Internacional en la Paleontología española. Homenaje al Profesor Peter Carls"*. 131-145. Institución Fernando el Católico, Zaragoza.
- Valenzuela-Rios, J.I. & Murphy, M. A. (1997). A new zonation of middle Lochkovian (Lower Devonian) conodonts and evolution of *Flajsella* n. gen (Conodonta). In *Paleozoic Sequence Stratigraphy and Biogeography: Studies in Honor of J. Granville ("Jess") Johnson* (eds. G. Klapper, M.A. Murphy and J.A. Talent), pp. 131-144. *Memoir of the Geological Society of America Special Paper*, 321.





## THE MAÏDER BASIN CARBONATE BUILDUPS – SHELTER FOR THE LAST *IVDELINIA* COMMUNITY (LOWER GIVETIAN, MIDDLE DEVONIAN, MOROCCO)

Franchi, F.<sup>1</sup>, Schemm-Gregory, M.<sup>2</sup> & Klug, C.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Dipartimento di Scienze della Terra e Geologico Ambientali, Università di Bologna, via Zamboni 67, I-40126 Bologna, Italy; fulvio.franchi2@unibo.it

<sup>2</sup> Centro de Geociências e Departamento de Ciências da Terra, Universidade de Coimbra, Largo Marquês de Pombal, P-3000-272 Coimbra, Portugal; mena\_schemm@gmx.de

<sup>3</sup> Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Karl-Schmid-Strasse 4, CH-8006 Zürich, Switzerland; chklug@pim.uzh.ch

### Resumen

El estudio y la descripción de la fauna bentónica obtenida en el estudio del origen y desarrollo de montículos arrecifales de morfología cónica del Devónico Medio de la Cuenca Maïder (Anti-Atlas de Marruecos), permite la revisión y el conocimiento de braquiópodos previamente descritos. Se puede indentificar una nueva especie del braquiópodos pentaméridos del género *Ivdelinia* en la fauna del Aferdou el Mrakib reef mound. Esta especie representa la más joven de *Ivdelinia*. También se realiza una interpretación sobre su posible ambiente paleoecológico.

**Palabras clave:** *Ivdelinia*, braquiópodos, Givetiense Inferior, Marruecos

### Abstract

The description and study of the benthic fauna recently collected from the Middle Devonian carbonate buildups of the Mader basin in the eastern Anti-Atlas of Morocco permitted the revision and knowledge of previously described brachiopods from this area. Within the brachiopod fauna from the Aferdou el Mrakib reef mound we could identify a new species of the pentamerid genus *Ivdelinia*. It represents the youngest *Ivdelinia* species. Its palaeoecological environment is discussed.

**Keywords:** *Ivdelinia*, brachiopoda, Lower Givetian, Morocco

## Introduction

A number of ancient carbonate buildups occurring in different sizes, lithologies, biotic compositions, geotectonic settings, and ages are being increasingly recognized in the geological record. Within the frame of the origin and development of Devonian cone-shaped carbonate mounds cropping out in the Mader basin (Anti-Atlas of Morocco), intensive fossil material was collected.

The flanks of the Aferdou El Mrakib reef mound consist of layers of grey to dark grey crinoidal wackestones to floatstones with abundant and almost monospecific lenses of pentamerid brachiopods of the genera *Ivdelinia* and *Devonogypha*. Previous studies have shown that these layers belong to Lower Givetian strata, still without official formation name (e.g., Kaufmann, 1998; Klug et al., 2009).

## *Ivdelinia*

*Ivdelinia* was hitherto only reported from Early to Middle Devonian time with highest diversity during the Eifelian. Careful comparison with *Ivdelinia* taxa from the Russian Platform, Central Europe, Alaska and the Canadian Arctic Islands have shown that the material studied belongs to a new species (e.g., Andronov, 1961, Sapelnikov, 1985, Jux, 1969, Brice, 1982, Blodgett et al., 1999). It differs from the hitherto known *Ivdelinia* taxa in the form of the sulcus and fold and the number of ribs (Franchi et al., in review).

## Palaeoenvironment

Field observations suggest that brachiopods belonging to *Atrypa*, *Isorthis*, and *Camarotoechia* filled specific ecologic niches related to methane seepage/low temperature hydrothermalism. At the mounds core facies brachiopods form monospecific accumulations; they also include atrypid taxa which are known in cold seep environmental setting during the Paleozoic. *Ivdelinia* is regarded as living in individuals rich nests, partially buried with the umbo into the sediment and with the anterior margin in an almost upright position. We conclude that the environmental conditions of the Mader basin carbonates buildups prevent the extinction of *Ivdelinia* at the Eifelian/Givetian boundary interval. Study on microfacies has shown that besides dark layered micrite and red micrite with pisoids also neptunian dike cements occur. These neptunian dikes that cut across the mounds may have significantly contribu-

ted to the carbonate buildups development because they were an easy way for the methane to reach the seafloor as suggested by depleted  $\delta^{13}\text{C}$ . Some of these facies also show strong  $\delta^{18}\text{O}$  isotopic depletion due to a water temperature at approximately 45°C which suggests low temperature hydrothermal activity.

## Acknowledgements

The Moroccan colleagues of the Ministère de l'Énergie et des Mines (Rabat and Midelt) benignly provided permits for the field work and for the export of samples. This research is part of FF PhD project financially supported by the MIUR-PRIN program "Comparative geomicrobiology of the mounds in the Moroccan Sahara: implications for Mars astrobiology". Field work by CK was supported by the Swiss National Science foundation (Project number 200021-113956/1, 200020-25029, and 200020-132870). This is a contribution to the IGCP 596 Project "Climate Change and biodiversity Patterns in the Mid-Paleozoic".

## References

- Andronov, S.M. (1961). Nekotrye predstaviteli semeistva Pentameridae iz devonskikh otlozhenii okrestnostei g. Severoural'ska. *Trudy Geologicheskogo Instituta, Akademiya Nauk SSSR* 55: 1-136. [In Russian.]
- Blodgett, R.B., Rohr, D.M. & Boucot, A.J. (1999). Late links among some Alaskan accreted terranes and Siberia based on megafossils. *Geological Society of America Special Paper* 360: 327-290.
- Brice, D. (1982). Brachiopodes du Dévonien inférieur et moyen des formations de Blue Fiord et BVirid Fiored des îles Arctiques Canadiennes. *Geological Survey of Canada Bulletin* 26: 1-75.
- Franchi, F., Schemm-Gregory, M. & Klug, C. (in review). A new species of *Ivdelinia* Andronov, 1961 and its palaeoecological and palaeobiogeographical implications (Morocco, Givetian). *Bulletin of Geosciences*.
- Jux, U. (1969). Pentameriden aus dem Bergischen Devon. *Palaeontographica, Abteilung A* 132(1): 55-93.
- Kaufmann, B. (1998). Facies, stratigraphy and diagenesis of Middle Devonian reef and mud-mounds in the Mader (Eastern Anti-Atlas, Morocco). *Acta Geologica Polonica* 48: 43-106.
- Klug, C., Schulz, H. & De Baets, K. (2009). Red trilobites with green eyes from the Early Devonian of the Tafilalt (Morocco). *Acta Palaeontologica Polonica* 54: 117-12.
- Sapelnikov, V.P. (1985). Sistema i straigraficheskoe znachenie brachiopod podotriada Pentamerida. Moscow: Nauka. 206 pp. [In Russian.]

## THE BRACHIOPOD FAUNA OF THE LOWER DEVONIAN MEATFOOD GROUP (SOUTHERN DEVON, UNITED KINGDOM)

Schemm-Gregory, M.<sup>1</sup>, Page, K.<sup>2</sup> & Border, M.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Centro de Geociências, Universidade de Coimbra, Largo Marquês de Pombal, P-3 000-272 Coimbra, Portugal; Mena.Schemm-Gregory@dct.uc.pt

<sup>2</sup> University of Plymouth, Drake Circus, Plymouth, Devon, PL4, 8AA, UK; Kevin.page@plymouth.ac.uk

<sup>3</sup> English Riviera European and Global Geopark, Roebuck House, Abbey Road, Torquay, Devon, TQ2 5DP, UK; m.border@englishrivierageopark.org.uk

### Resumen

En el marco de la revisión de la fauna de braquiópodos de Devon (Inglaterra), se recolectaron fósiles de varios afloramientos del Grupo Meatfood. El estudio de los braquiópodos según aspectos modernos sugiere una edad de Siegeniense hasta Emsiense inferior. Precursores filogenéticos de esa fauna se encuentran en el Dominio de América Oriental y sugieren un intercambio de la fauna entre este dominio y el Renohercinico durante el intervalo del límite Siegeniense/Emsiense.

**Palabras clave:** braquiópodos, Grupo Meatfood, bioestratigrafía, paleobiogeografía, Devónico Inferior, Devon

### Abstract

Within the frame of the revision of the Devonian brachiopods from Devon, the Meatfood Group at the southern coast of Devon has been sampled. The study of the brachiopod fauna under modern palaeontological aspects suggests a Siegenian to Early Emsian age. Phylegentic forerunners of these brachiopods are found in the Eastern Americas Realm and suggest a faunal Exchange between the Renohercynian and the Eastern Americas Realm during the Siegenian/Emsian boundary interval.

**Keywords:** brachiopoda, Meatfood Group, biostratigraphy, palaeobiogeography, Lower Devonian, Devon

## Introduction

The County of Devonshire in south-west England was the inspiration for the establishment of the Devonian Period. Some of the classical outcrops of Devonian strata are situated on the coast of Devon including in the English Riviera Geopark in Torbay. It is, therefore, remarkable that the exact stratigraphical and palaeobiogeographical assignment of parts of the sequence, especially the Lower Devonian strata of the region, are still a matter of debate. Brachiopods, especially spiriferids, are important and virtually the only correlative tools available for the neritic Lower Devonian facies which dominates in the area. Exact systematic assignments are therefore essential to answer the open questions concerning palaeobiogeographical and biostratigraphical affinities.

The revision of the brachiopod fauna of southern Devon can shed new light on these issues. As a first step, historical collections, including those of Davidson (1864, 1865) and Evans (1985), in the Natural History Museum in London have been studied. In addition, new sampling has been possible and several classical Devonian brachiopod-yielding outcrops at the coast of Devon have been re-collected, and recent material collected by others in the area also examined. In particular, the study focused on the Meadfoot Group which is considered to be of Siegenian to Emsian age (Leveridge et al., 2003). The rocks of this unit consist of shales, siltstones, and sandstones. Fossil material occurs in lenses and is mostly preserved as moulds, however, and often tectonically highly deformed.

## Fauna and Palaeobiogeography

The fauna sampled is highly diverse, the majority consists of chonetid brachiopods which occur often in almost monospecific layers. Spiriferids, orthids, rhynchonellids, and strophomenids are found, but only very few specimens of terebratulids. The assemblage fauna consists of *Pleurodictyum*, tentaculitids, crinoids, rare gastropods, and extremely rare

fragmentary trilobites. The brachiopods suggest a Siegenian to Early Emsian age and are closely related to faunas described from the Rheinisches Schiefergebirge (Germany).

It is interesting to note in the Meadfoot Group, phylogenetic forerunners of taxa occurring in the Gaspé Peninsula (Canada) and also the Appalachian Mountains (USA). The latter confirms the faunal exchange between the Rhenohercynian and the Eastern Americas Realm around the Siegenian/Emsian boundary interval (Schemm-Gregory, 2008a, b).

## Acknowledgements

The visit of M.S.-G. was financed by the Palaeontographical Society Research Fund.

This is a contribution to the IGCP Project 596 "Climate Change and biodiversity Patterns in the Mid-Paleozoic".

## References

- Davidson, T. (1864). A monograph of British Devonian Brachiopoda. *Palaeontographical Society Part 6(1)*: 1-56.
- Davidson, T. (1865). A monograph of British Devonian Brachiopoda. *Palaeontographical Society Part 6(2)*: 57-131.
- Evans, K.M. (1985). The brachiopod fauna of the Meadfoot Group (Lower Devonian) of the Torbay area, south Devon. *Geological Journal 20(2)*: 81-90.
- Leveridge, B.E., Scrivener, R.C., Goode, A.J.J. & Merriman, R.J. (2003). Geology of Torquay district. *Sheet description of the British Geological Survey, 1: 50,000 Series Sheet 50 Torquay (England and Wales)*.
- Schemm-Gregory, M. (2008a). New interpretations of the phylogeny of delthyridoid spiriferids (Brachiopoda, Lower and Middle Devonian). *Bulletin of Geosciences 83(4)*: 401-448.
- Schemm-Gregory, M. (2008b). A new terebratulid brachiopod species from the Siegenian (middle Lower Devonian) of the Dra Valley, Morocco. *Palaeontology 51(4)*: 793-806.

# PRIMEROS DATOS SOBRE LA PRESENCIA DE CONODONTOS DEL EMSIENSE (DEVÓNICO INFERIOR) EN EL COMPLEJO MALÁGUIDE DE LA PROVINCIA DE GRANADA

Navas-Parejo, P.<sup>1</sup>, Martín-Algarra, A.<sup>1</sup> & Martínez-Pérez, C.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Universidad de Granada, Avda. Fuentenueva s/n, 18071 Granada; png@ugr.es, agustin@ugr.es

<sup>2</sup> Departamento de Geología, Universitat de València, C/Dr. Moliner, 50. 46100 Burjassot (Valencia); Carlos.Martinez-Perez@uv.es

## Resumen

El Paleozoico de la Cordillera Bética aflora casi exclusivamente en las Zonas Internas y suele estar formado por rocas metamórficas en la mayoría de los casos. Por ello, las dataciones en estos terrenos son muy escasas y, en su mayor parte, se han obtenido en los afloramientos occidentales del Complejo Maláguide. Con la presente nota se da a conocer el primer nivel fosilífero con conodontos del Paleozoico maláguide en su sector central (Zona de Cogollos Vega). Este nivel de calizas ha proporcionado la primera datación con conodontos del Emsiense (Devónico Inferior) de la provincia de Granada. Pese a que no se han encontrado niveles de calizas alabeadas en los alrededores, dado que este banco se encuentra en serie y no es un bloque redepositado, debe ocupar una posición estratigráfica equivalente a alguno de los niveles calcáreos de la parte intermedia de la Formación Santi Petri.

**Palabras clave:** conodontos, Emsiense, Complejo Maláguide

## Abstract

The Paleozoic terrains of the Betic Cordillera crop out almost exclusively in the Internal Domain. They are mostly made up of metamorphic rocks. Therefore time-controls by means of fossils are scarce and they have been obtained mainly in the western outcrops of the Malaguide Complex. In this paper we report the first bed with conodonts of the central Malaguide Complex (Cogollos Vega Zone). This limestone level yields the first conodonts of Emsian age (Lower Devonian) in the province of Granada. Although we have not found *calizas alabeadas* in the surrounding area and because this level crops out in sequence and it is not a reworked block, it could be stratigraphically equivalent to any of the calcareous beds that are common in the middle parts of the Santi Petri Formation.

**Keywords:** conodonts, Emsian, Malaguide Complex

## Introducción

El Complejo Maláguide constituye la unidad tectónica superior de la pila de mantos de corrimiento que conforma las Zonas Internas de la Cordillera Bética. Aflora desde las proximidades del Estrecho de Gibraltar hasta la provincia de Murcia, coincidiendo con el contacto entre las Zonas Internas y las Zonas Externas (FIG. 1A).

En la serie estratigráfica del Complejo Maláguide predominan los terrenos del Paleozoico (Grupo Piar: Martín-Algarra, 1987), que son recubiertos en discordancia por los del Triásico (Formación Saladilla: Roep, 1972). La estratigrafía de detalle del Paleozoico maláguide es aún poco conocida, en parte a causa de la complejidad de la estructura tectónica, pero también debido a la notable uniformidad de las facies terrígenas paleozoicas y a la discontinuidad lateral de las escasas y delgadas intercalaciones carbonatadas existentes. Éstas, además, muestran un variado espectro de facies, desde marinas someras a hemipelágicas y pelágicas, y han proporcionado fósiles de diversos horizontes del Silúrico a la base del Carbonífero Superior, a menudo en forma de clastos redepositados en formaciones conglomeráticas paleozoicas (Martín-Algarra et al., 2004).

El objetivo de la presente nota es dar a conocer el primer hallazgo de conodontos en el Complejo Maláguide de la provincia de Granada, lo que permite una primera correlación del Paleozoico de este sector con las sucesiones mejor conocidas de otros sectores.

### Estratigrafía del Paleozoico maláguide en la Zona de Cogollos Vega

El complejo llamado originalmente “Bético de Málaga”, definido en el sector occidental de la Cordillera Bética (Blumenthal, 1927) y posteriormente denominado Complejo Maláguide (Durand-Delga, 1968), fue reconocido por primera vez en la región al NE de Granada por Blumenthal (1928). Este complejo aflora a lo largo de una franja de terrenos predominantemente paleozoicos y triásicos que Blumenthal y Fallot (1935) denominaron Zona de Cogollos Vega (FIG. 1B) y que corresponde al afloramiento más extenso del Complejo Maláguide en la provincia de Granada.

Según García-Dueñas y Navarro-Vilá (1976) y Navarro-Vilá y García-Dueñas (1980) la litoestra-

tigrafía de la sucesión paleozoica de la Zona de Cogollos Vega estaría definida por la presencia de las siguientes asociaciones de facies, que de más antigua a más moderna son: a) pizarras satinadas con niveles cuarcíticos y de conglomerados de cantos estirados; b) pelitas, grauvacas y conglomerados con intercalaciones de calizas alabeadas; y c) pelitas, grauvacas y conglomerados, que se pueden correlacionar, respectivamente, con las formaciones Morales, Santi Petri y Almogía del Grupo Piar (Martín-Algarra, 1987). Previamente, en las proximidades del Cortijo de Florencia, Foucault & Paquet (1971) identificaron horizontes silíceos negros (liditas) correlacionables con la Formación Falcoña (Herbig, 1983), que están intensamente replegados y aparecen recubiertos en discordancia por conglomerados y arenas rojas del Triásico, lo que les permitió demostrar que los terrenos del Paleozoico maláguide también fueron afectados por deformaciones hercínicas. Finalmente, Herbig (1984) reconoció además la existencia de diversos afloramientos del Conglomerado Marbella. Los clastos carbonatados de esta última formación han sido recientemente muestreados y estudiados de forma sistemática por Heekeren (2003), quien ha identificado en ellos diversos tipos de facies marinas someras y pelágicas, algunas de ellas con fósiles del Devónico y del Carbonífero.

Las observaciones que aquí se presentan han sido realizadas en la transversal del sector de Las Mimbres, al S y SW del Tajo del Despeñadero. En este sector los terrenos del Paleozoico están representados predominantemente por pizarras pardo-oliváceas con niveles delgados (centimétricos a decimétricos) de areniscas grauváquicas con estructuras sedimentarias que ponen de manifiesto su carácter turbidítico.

En el seno de estas pizarras oliváceas de grano fino que afloran a lo largo de una pequeña barranquera entre suelos a unos 500 m al WNW de la Fuente de los Potros, y al que se accede por la vereda que se dirige hacia la Acequia del Fardes desde el paraje conocido como las Mimbres, aparece un nivel carbonatado discontinuo, del cual una muestra recogida (06A-60) ha proporcionado la fauna de conodontos que a continuación se describe. Se trata de un paquete de calizas grises azuladas, de alrededor de un metro de espesor y constituido por varios estratos calcáreos separados por lechos pizarrosos. El banco aparece aislado entre pizarras oliváceas aunque en sus proximidades aparecen también restos derrubidos de liditas.

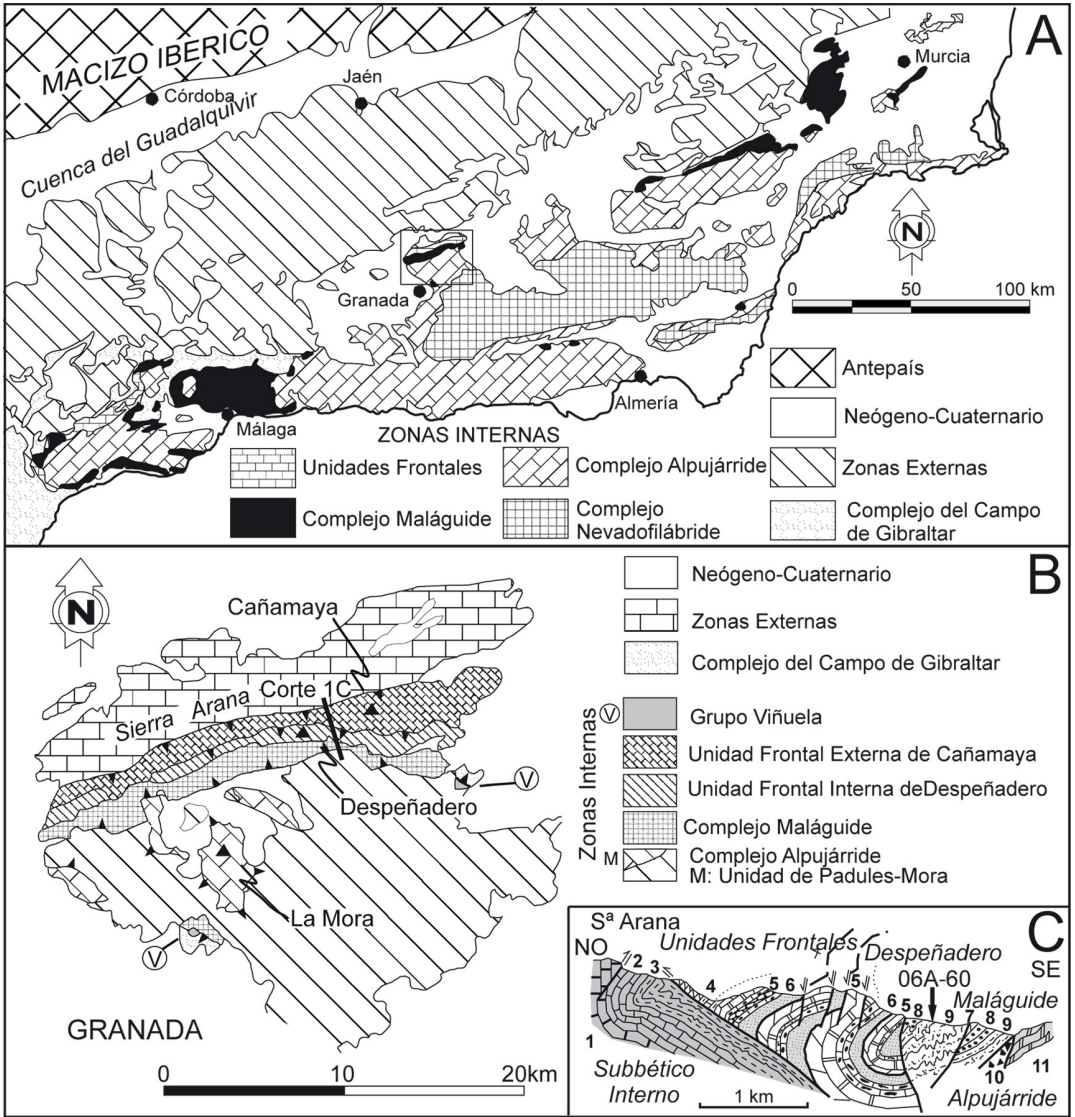


FIG. 1. A. Esquema geológico general de la Cordillera Bética. B. Esquema tectónico de la región al NE de Granada. La banda de Complejo Maláguide corresponde a la denominada Zona de Cogollos Vega. C. Corte geológico ilustrativo de la estructura del contacto entre las Zonas Internas y las Zonas Externas en el sector central de la Zona de Cogollos Vega.



Aunque su continuidad lateral no ha podido ser confirmada en las inmediaciones del afloramiento, y hasta la fecha no han podido ser observados niveles comparables en otros puntos de la Zona de Cogollos Vega, este nivel carbonatado corresponde con seguridad a un antiguo nivel estratigráfico intercalado entre la sucesión de pizarras, que ha sido severamente tectonizado, y puede excluirse que se trate de un bloque redepositado dentro de las pizarras.

### Resultados

Se han disuelto 1,375 Kg de estas calizas (muestra 06A-60) mediante una disolución de ácido fórmico al 10%. La muestra ha proporcionado 4 elementos  $P_1$  de *Criteriognathus steinhornensis* (Ziegler, 1956) y dos ejemplares conformes de *Pseudooneotodus beckmanni* (Bischoff & Sannemann, 1958). *Criteriognathus steinhornensis* se caracteriza por presentar dos lóbulos laterales claramente asimétricos y con un contorno de redondeado a sub-cuadrado (FIG. 2).

*Pseudooneotodus beckmanni* está representado por elementos conformes con una cúspide recurvada y con un surco en la parte anterior de modo que en vista lateral se aprecia una pequeña joroba. La presencia de estas especies permite asignar este nivel al Emsiense, el último piso del Devónico Inferior.

### Conclusiones

1) Se ha localizado el primer nivel fosilífero con conodontos del Paleozoico maláguide de la provincia de Granada, en la Zona de Cogollos Vega.

2) Este nivel ha proporcionado la primera datación con conodontos del Emsiense (Devónico Inferior) de la provincia de Granada.

3) Pese a que no se han encontrado niveles de calizas alabeadas en los alrededores, dado que este banco se encuentra en serie y no es un bloque redepositado, debe ocupar una posición estratigráfica equivalente a alguno de los niveles calcáreos de la parte intermedia de la Formación Santi Petri.

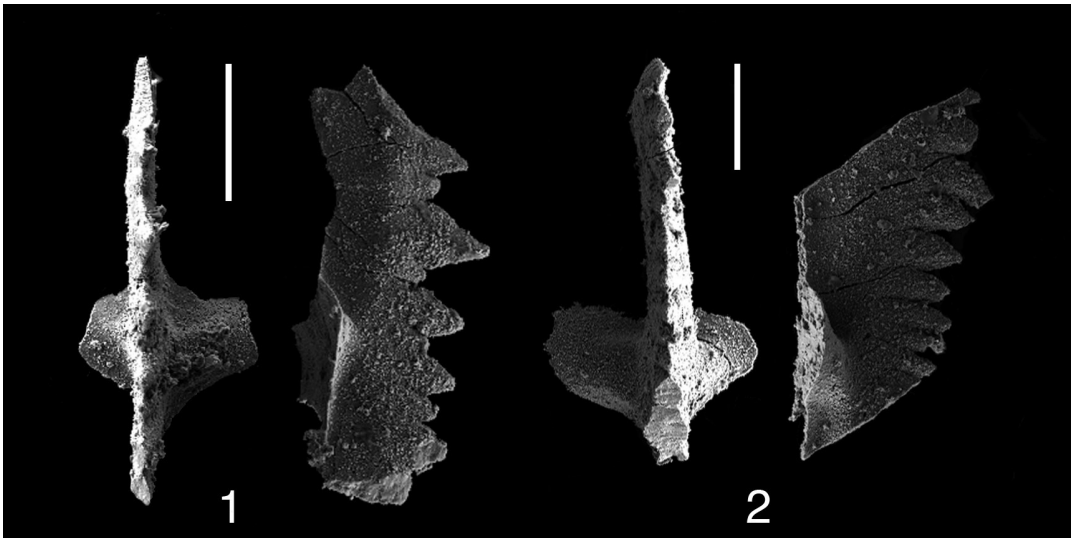


FIG. 2. Lámina de conodontos. Las escalas gráficas equivalen a 200  $\mu\text{m}$ . 1. Elemento  $P_1$  de *Criteriognathus steinhornensis* (Ziegler, 1956). Izquierda: vista superior; derecha: vista lateral. Ejemplar: 06A-60-4. 2. Elemento  $P_1$  de *Criteriognathus steinhornensis* (Ziegler, 1956). Izquierda: vista superior; derecha: vista lateral. Ejemplar: 06A-60-1.

## Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto CGL2009-09249 del Ministerio de Ciencia e Innovación, por la AEI 2009-1037 del MICINN y es una contribución al PICG 596 “*Climate change and biodiversity patterns in the Mid-Palaeozoic (Early Devonian to Late Carboniferous)*”.

## Referencias

- Blumenthal, M. (1927). Versuch einer tektonischen Gliederung der Betischen Cordilleren van Central und Südwest Andalusien. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 20: 487-592.
- Blumenthal, M. (1928). L'existence du Betique de Malaga dans la région de Grenade. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 187: 1059-1062.
- Blumenthal, M. & Fallot, P. (1935). Observations géologiques sur la Sierra Arana entre Grenade et Guadix. *Memorias de la Sociedad Española de Historia Natural* XVII: 1-74.
- Durand Delga, M.M. (1968). Coup d'oeil sur les unités Malaguides des Cordillères Bétiques (Espagne). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 266: 190-193.
- Foucault, A. & Paquet, J. (1971). La structure de l'ouest de la Sierra Arana (prov. de Grenade, Espagne). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 271: 16-19.
- García-Dueñas, V. & Navarro-Vilá, F. (1976). Alpujarrides, Málagauides et autres unités allochtones au Nord de la Sierra Nevada (Cordillères Bétiques, Andalousie). *Bulletin de la Société Géologique de France* 18: 641-648.
- Heekeren O. (2003). Karbonatmikrofazielle, sedimentologische und stratigraphische Untersuchungen im Karbon-Flysch der Zone von Cogollos Vega (Betische Kordillere, Südspanien). Diplomarbeit Geol. Institut der Universität zu Köln, *Lehrstuhl für Paläontologie und Historische Geologie*. 127 pp.
- Herbig, H.G. (1983). El Carbonífero de las Cordilleras Béticas. En *Carbonífero y Pérmico de España* (ed. Martínez-Díaz), pp. 343-356. Madrid.
- Herbig, H.G. (1984). Reconstruction of a lost sedimentary realm – The Limestone Boulders in the Carboniferous of the Malaguides (Betic Cordillera, Southern Spain). *Facies* 11: 1-108.
- Martín-Algarra, A. (1987). Evolución geológica alpina del contacto entre las Zonas Internas y las Zonas Externas de la Cordillera Bética. Tesis Universidad de Granada, Publicación del Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Granada. 1171 pp.
- Martín-Algarra, A., Rodríguez-Cañero, R., O'dogherty, L., Sánchez-Navas, A. & Ruiz-Cruz, M.D. (2004). Estratigrafía. Paleozoico ¿y más antiguo? (Grupo Piar). En *Geología de España* (ed. J.A. Vera), pp. 401-404. Madrid: SGE-IGME.
- Navarro-Vilá, F. & García-Dueñas, V. (1980). Mapa y memoria explicativa de la Hoja nº 1010 (La Peza) del mapa geológico nacional a escala 1:50.000. 8 pp. Madrid: IGME.
- Roep, T.B. (1972). Stratigraphy of the Permo-Triassic Saladilla Formation and its tectonic setting in the Betic of Málaga (Vélez-Rubio region, SE Spain). *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 75: 223-247.



## SUCESIÓN DE POLYGNÁTIDOS (CONODONTOS) DE LA ZONA NOTHOPERBONUS (EMSIENSE, DEVÓNICO INFERIOR) EN LOS PIRINEOS CENTRALES ESPAÑOLES

Martínez-Pérez, C.<sup>1</sup> & Valenzuela-Ríos, J.I.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Geología, Universitat de Valencia, C/ Doctor Moliner 50, 46100 Burjassot, Valencia, España; Carlos.Martinez-Perez@uv.es, Jose.I.Valenzuela@uv.es

### Resumen

El estudio de cinco secciones pirenaicas de edad Emsiense ha proporcionado una importante sucesión de especies de conodontos del género *Polygnathus* que puede usarse para reconocer los límites de diferentes biozonas de aplicación global. De entre los taxones más relevantes destacan: *Polygnathus excavatus*, *P. gronbergi*, *P. nothoperbonus*, *P. mashkovae*, *P. laticostatus* y *P. luciae*. Esta sucesión ha permitido identificar las biozonas *excavatus*, *nothoperbonus* y *laticostatus*. Asimismo, el primer registro de *P. mashkovae* permite subdividir la Zona *nothoperbonus* en las Subzonas *nothoperbonus* Inferior y Superior. Además, la sucesión de conodontos registrada corrobora la encontrada en otras regiones de Europa (noroeste de Francia y sur de Italia), norte de África (Marruecos), Asia central, Australia y Norte América (Alaska, Nevada y Canadá).

**Palabras clave:** conodontos, Devónico Inferior, Emsiense, Zona *nothoperbonus*, Pirineos Centrales Españoles

### Abstract

The study of five Pyrenean sections of Emsian age has yielded an important succession of conodont species belonging to the genus *Polygnathus* that can be used for identifying basal boundaries of globally recognized biozones. Amongst the most relevant records, the following stand out: *Polygnathus excavatus*, *P. gronbergi*, *P. nothoperbonus*, *P. mashkovae*, *P. laticostatus* and *P. luciae*. This conodont succession has allowed the identification of the *excavatus*, *nothoperbonus* and *laticostatus* Zones. In addition, the entry of *P. mashkovae* permits the subdivision of the *nothoperbonus* Zone into Lower and Upper *nothoperbonus* subzones. The conodont succession herein described is corroborated by the same conodont successions registered in other regions of Europe (north-western France and southern Italy), North Africa (Morocco), Central Asia, Australia, and North America (Alaska, Nevada and Canada).

**Keywords:** conodonts, Lower Devonian, Emsian, *nothoperbonus* Zone, Spanish Central Pyrenees

## Introducción

Los conodontos han sido habitualmente utilizados para subdividir las rocas del Devónico en biozonas. De acuerdo con esto, la sucesiva aparición de diferentes especies del género *Polygnathus* ha sido ampliamente utilizada como base para el establecimiento de la biozonación del Emsiense que es compleja, y por lo tanto, el número de propuestas es elevado (ver, por ejemplo, Klapper & Johnson, 1975; Klapper, 1977; Weddige & Ziegler, 1977; Lane & Ormiston, 1979; Yolkin et al., 1994; Bardashev et al., 2002). Aquí seguimos básicamente la propuesta de Yolkin et al. (1994) para el Emsiense inferior con las siguientes biozonas: *kitabicus*, *excavatus*, *nothoperbonus* y *laticostatus* que se definen con la entrada del taxón nominal.

En este trabajo nos centramos en la Zona *nothoperbonus* que fue definida originalmente por Yolkin et al. (1994) con la entrada del taxón *P. nothoperbonus*, biozona que es prácticamente equivalente a la Zona *gronbergi* de Klapper & Johnson (1975) (ver discusión en Mawson, 1995; Martínez-Pérez et al., 2011). Por lo tanto, los objetivos del presente trabajo son: discutir brevemente los hallazgos más relevantes alrededor de la Zona *nothoperbonus*, valorar su utilidad para una posible subdivisión de la misma y comprobar su aplicabilidad en otras regiones.

## Material

Los conodontos estudiados aquí proceden de las siguientes secciones en los Pirineos Centrales Españoles: La Guardia de Ares (LGA y LGA-XI), Compte-I top (CP-I top), Villech IB (Vi-IB) y Baliera 6 (Bal 6). Su situación geográfica precisa se puede ver en Martínez-Pérez (2010), quien además realiza una descripción detallada de estas secciones.

## Resultados

Las secciones mencionadas han proporcionado una importante sucesión de especies de conodontos del género *Polygnathus* que ha podido utilizarse para reconocer los límites de las principales biozonas del Emsiense. Esta sucesión ha permitido identificar la biozona *excavatus*, con la primera aparición de su taxón índice *P. excavatus*, así como las biozonas *nothoperbonus* y *laticosta-*

*tus* con sus respectivos taxones índices *P. nothoperbonus* y *P. laticostatus*.

La Zona *nothoperbonus*, como se ha mencionado arriba, es prácticamente equivalente a la Zona *gronbergi*. Bultynck (1989) propone la subdivisión de la Zona *gronbergi* utilizando la primera aparición de un nuevo taxón que el mismo describe (*P. catherinae*). Sin embargo, como Martínez-Pérez et al. (2011) discuten, existen algunos problemas con la definición de esta nueva especie, y por consiguiente con la subdivisión propuesta por Bultynck (*op. cit.*). Según Martínez-Pérez et al. (2011), el taxón que Bultynck (1989) utiliza para tal subdivisión es en realidad *P. mashkovae* s.s. Considerando la propuesta original de Bultynck (1989) para subdividir la Zona *gronbergi* en inferior y superior y atendiendo a la sucesión de conodontos observada en los Pirineos, donde *P. mashkovae* s.s. (ni *P. catherinae* ni *P. mashkovae* *sensu* Bultynck, 1989) tiene su primera aparición de forma recurrente en la parte media de la Zona *nothoperbonus*, proponemos la utilización de este taxón para subdividir la Zona *nothoperbonus* en inferior y superior. Esta subdivisión se ve apoyada por las sucesiones de conodontos encontradas en otras regiones como Francia (Bultynck, 1989), Marruecos (Bultynck & Hollard, 1980) e Italia (Navas-Parejo *com. pers.*).

Además de los taxones anteriormente comentados, cabe subrayar la aparición, dentro de la Zona *nothoperbonus*, de *P. luciae* (Martínez-Pérez et al., 2011), cuyos primeros registros se producen en la parte inferior de la subzona *nothoperbonus* inferior.

## Conclusiones

La sucesión de conodontos emsienses identificada en los Pirineos, corrobora las sucesiones registradas en otras regiones como Alaska (Lane & Ormiston, 1979) y Nevada (Klapper & Johnson, 1975) en Norte América, Noroeste de Francia (Bultynck, 1989), Asia Central (Yolkin et al., 1994) y Australia (Mawson, 1987, 1995), permitiendo una correlación detallada con estas regiones durante el Emsiense.

Se propone la subdivisión de la Zona *nothoperbonus* en dos subzonas, inferior y superior, cuyo límite se identifica mediante la entrada de *P. mashkovae* s.s. Esta subdivisión puede aplicarse a sucesiones de otras regiones perigondwánicas.

## Agradecimientos

Este trabajo es una contribución al PICG 596 “Climate change and biodiversity patterns in the Mid-Palaeozoic (Early Devonian to Late Carboniferous)” y ha sido parcialmente subvencionado por la AECL 2009-1037 del MICINN y el proyecto CGL2011-24775 del MICIN.

Weddige, K. & Ziegler, W. (1977). Correlation of Lower/Middle Devonian boundary beds. *Newsletters on Stratigraphy* 6: 67-84.

Yolkin, E.A., Weddige, K., Izokh, N.G. & Erina, M.V. (1994). New Emsian conodont zonation (lower Devonian). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 168: 139-157.

## Referencias

- Bardashev, I.A., Weddige, K. & Ziegler, W. (2002). The phylomorphogenesis of some Early Devonian platform conodonts. *Senckenbergiana lethaea* 82(2): 375-451.
- Bultynck, P. (1989). Conodonts from the La Grange Limestone (Emsian), Armorican Massif, north-western France. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 117: 173-203.
- Bultynck, P. & Hollard, H. (1980). Distribution comparée de conodontes et goniatites dévoniens des plaines du Dra, du Mâder et du Tafilalt (Maroc). *Aardkundige Mededelingen* 1: 1-73.
- Klapper, G. & Johnson, D.B. (1975). Sequence in the conodont genus *Polygnathus* in the lower Devonian at Lone Mountain, Nevada. *Geologica et Palaeontologica* 9: 65-97.
- Klapper, G. (1977). Lower and Middle Devonian conodont sequence in central Nevada. In M.A. Murphy, W.B.N. Berry, C.A Sandberg (eds.), *Western North America: Devonian. Riverside Campus Museum Contribution, University of California* 4: 33-54.
- Lane, H.R. & Ormiston, A.R. (1979). Siluro-Devonian biostratigraphy of the Salmontrout River Area, east-central Alaska. *Geologica et Palaeontologica* 1: 9-96.
- Martínez-Pérez, C. (2010). Conodontos del Emsiense (Devónico Inferior) del Pirineo Central Español. Doctoral thesis. Universitat de València, 376 pp. (inédita).
- Martínez-Pérez, C. , Valenzuela-Ríos, J.I., Navas-Parejo, P., Liao, J.-C. & Botella, H. (2011). Emsian (Lower Devonian) Polygnathids (Conodont) succession in the Spanish Central Pyrenees. *Journal of Iberian Geology* 37(1): 45-64.
- Mawson, R. (1987). Early Devonian Conodont faunas from Buchan and Bindi, Victoria, Australia. *Palaeontology* 30(2): 251-297.
- Mawson, R. (1995). Early Devonian polygnathid conodont lineages with special reference to Australia. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 182: 389-398.



## EVALUACIÓN DE LA SUCESIÓN DE CONODONTOS GIVETIENSES (DEVÓNICO MEDIO) DEL PIRINEO CENTRAL ESPAÑOL EN EL CONTEXTO INTERNACIONAL

Liao, J.-C.<sup>1,2</sup>, Valenzuela-Ríos, J.I.<sup>2</sup> & Gouwy, S.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense, c/ Antonio Novais 2, 28040 Madrid

<sup>2</sup> Departamento de Geología, Universitat de València, C/Dr. Moliner 50, 46100 Burjasot; jau.liao@uv.es, jose.i.valenzuela@uv.es

<sup>3</sup> Department of Geological Sciences, University of Missouri-Columbia, 101 Geological Sciences building, 65211 Columbia, Missouri (USA); sofiegouwy@yahoo.com

### Resumen

El contenido en conodontos de cinco secciones del Pirineo Central Español permite la subdivisión detallada del Piso Givetiense y su correlación global reconociéndose todas las zonas y subzonas estándar. Los registros pirenaicos refuerzan la propuesta oficial de subdivisión del Givetiense en tres subpisos. El límite inferior del Givetiense, y por tanto del Givetiense Inferior, se define con la entrada de *Polygnathus hemiansatus*. El límite inferior del Givetiense Medio se define mediante la aparición de *Polygnathus rhenanus*. Dentro del Givetiense Medio se da una radiación del género *Tortodus*. El Givetiense Superior se define con la entrada de *Schmidtognathus hermanni*; dentro de este subpiso se produjo una radiación del género *Schmidtognathus* que está parcialmente registrada en las secciones pirenaicas.

**Palabras clave:** Givetiense, conodontos, Pirineos Centrales Españoles

### Abstract

Conodonts from five sections in the Spanish Central Pyrenees permits the detailed subdivision of the Givetian Stage and its global correlation. All the standard zones and subzones are recognized. The Pyrenean records support the official proposal regarding the Givetian subdivision into three substages. The lower boundary of Givetian and, consequently, of the Lower Givetian is defined by the entry of *Polygnathus hemiansatus*. The lower boundary of the Middle Givetian is defined by the appearance of *Polygnathus rhenanus*. Within the Middle Givetian a radiation of the genus *Tortodus* took place. The Upper Givetian is defined by the entry of *Schmidtognathus hermanni*. An Upper Givetian global radiation of the genus *Schmidtognathus* is partially recorded in the Pyrenean sections.

**Keywords:** Givetian, conodonts, Spanish Central Pyrenees



## Introducción

En el año 2007 la Subcomisión Internacional de Estratigrafía del Devónico (SDS) definió formalmente, mediante la votación de sus Miembros Titulares, los límites inferiores del Givetiense Medio y del Givetiense Superior. Esta decisión supone la subdivisión del Givetiense en tres subpisos cuyos límites están definidos por conodontos índices. El comienzo del Givetiense Inferior coincide con el comienzo del Givetiense y se define mediante la entrada del taxón *Polygnathus hemiansatus*. El límite inferior del Givetiense Medio coincide con la base de la zona de conodontos *varcus/rhenanus* que se define con la entrada de *P. rhenanus*. El comienzo del Givetiense Superior coincide con la base de la zona de conodontos *hermanni*, que se define con la entrada del taxón *Schmidtognathus hermanni*. La rápida evolución y amplia dispersión de los distintos taxones de conodontos givetienses permiten una subdivisión más detallada de estos subpisos y su correlación global. Los trabajos que permitieron a la SDS elaborar esta propuesta formal de subdivisión del Givetiense no contemplaron los afloramientos españoles, debido a que no se conocían las secuencias de conodontos pirenaicas con el suficiente detalle.

El propósito de este trabajo es, por lo tanto, presentar la secuencia de conodontos del Givetiense del Pirineo Central Español y evaluar su potencial en el contexto internacional.

## Material

El material estudiado aquí procede de cinco secciones seleccionadas del Pirineo Central Español que se sitúan entre los ríos Esera y Segre, estas secciones son Renanué, Compte, La Guardia d'Ares, La Guardia d'Ares I y Villech. Su precisa localización, descripción litológica y contenido paleontológico se describen en varios trabajos, entre los que destacan los de Boersma (1973), Liao et al. (2001), Liao & Valenzuela-Ríos (2008) y Gouwy (2010). Estas cinco secciones fueron muestreadas en detalle y su contenido en conodontos permite tanto el reconocimiento de la subdivisión zonal estándar de conodontos para el Givetiense, como la elaboración de modelos eustáticos locales (Liao et al., 2008) y el acotamiento de eventos glo-

bales (Liao et al., 2010). La sección La Guardia d'Ares I se limita a la parte alta del Givetiense y su transición al Frasnense.

## Resultados

La secuencia de conodontos obtenida comprende el Givetiense completo con reconocimiento de todas las zonas estándar.

### (a) Givetiense Inferior

El indicador bioestratigráfico del comienzo del Givetiense es *Polygnathus hemiansatus*; este taxón es a su vez el indicador del comienzo del Givetiense Inferior y de la zona homónima. Su precisa localización se ha registrado en la sección Renanué (Liao et al., 2008). En las otras secciones no se ha encontrado el registro más bajo de este taxón, pero su posición se puede acotar en un intervalo estrecho por la presencia de otros taxones. La siguiente zona de conodontos es la Zona *timorensis*, cuyo límite inferior se define e identifica por la entrada del taxón nominal *P. timorensis*. Esta zona se ha identificado en todas las secciones estudiadas, excepto en la sección La Guardia d'Ares I.

### (b) Givetiense Medio

El indicador bioestratigráfico del Givetiense Medio es *P. rhenanus*, que a su vez es el taxón índice de la Zona *rhenanus/varcus*. La entrada de este taxón se registra con precisión en las secciones Renanué y Compte. En las otras secciones la zona se reconoce parcialmente (por encima de su base) o se aproxima por la asociación de conodontos.

La siguiente zona, *ansatus*, se define por la entrada de *P. ansatus* y se reconoce en todas las secciones. Esta zona está representada por una potencia mayor que las demás zonas en todas las secciones, que podría indicar una duración temporal también más larga. Además de varios taxones de *Polygnathus*, esta zona se caracteriza en su parte superior por una relativa radiación del género *Tortodus*.

Por encima de la Zona *ansatus* se dispone la Zona *semialternans/latifossatus*; esta zona tiene dos índices "*Ozarkodina semialternans*" y *P. latifossatus*, cuyas apariciones son levemente dia-

crónicas, siendo el primer taxón ligeramente más antiguo. En las secciones Compte y Villech esta zona está muy bien representada, e incluye los taxones índices. En el resto de secciones su identificación parcial se realiza mediante asociaciones de conodontos y posición de los estratos por encima y debajo de las zonas supra e infrayacentes bien reconocidas.

### (c) Givetiense Superior

El indicador bioestratigráfico del Givetiense Superior es *S. hermanni* que a su vez es el taxón índice de la zona homónima. La Zona *hermanni* se suele subdividir en dos subzonas mediante la entrada de *P. cristatus ectypus*. Este taxón se registra en secuencia en varias secciones pirenaicas, permitiendo una subdivisión de la zona y su correlación detallada con otras secuencias mundiales.

Por encima de la Zona *hermanni* sigue la Zona *disparilis* definida por la entrada del taxón *Klapperina disparilis*. Tradicionalmente esta zona también se puede subdividir en dos partes mediante la entrada de *P. dengleri*. Los registros en las secciones pirenaicas permiten reconocer esta subdivisión en las secciones Compte, La Guardia d'Ares y Villech.

En el conjunto de estas dos zonas (*hermanni* y *disparilis*) se registra una pequeña radiación del género *Schmidtognathus*, que apoya las correlaciones suprarregionales detalladas.

La última zona del Givetiense, Zona *norrisi*, se define mediante la entrada de *Skelethognathus norrisi*; este característico taxón se registra en todas las secciones estudiadas y permite la identificación de este corto intervalo en el final del Givetiense y, junto con la secuencia suprayacente, identificar con precisión el límite Givetiense/Frasniense en las secciones pirenaicas.

### Conclusión

La secuencia de conodontos givetiense registrada en cinco secciones del Pirineo Central Español es una de las más completas y variadas del mundo. El registro sucesivo de taxones índice de conodontos permite el reconocimiento de todas las zonas y subzonas estándar y apoya la propuesta oficial de la SDS referente a la subdivisión del Givetiense en tres subpisos. La presencia de otros taxones de

amplia distribución geográfica y rápida evolución permite correlaciones detalladas con las principales secuencias en otras regiones relevantes.

### Agradecimientos

Este trabajo representa una contribución al PICG 596 "Climatic change and biodiversity patterns in the Mid-Palaeozoic" y ha sido parcialmente subvencionado por la AEI 2009-1037 del MICINN y el proyecto CGL2011-24775 del MICIN.

### Referencias

- Boersma, K.T.H. (1973). Devonian and Lower Carboniferous conodont biostratigraphy, Central Spanish Pyrenees. *Leidse Geologische Mededelingen* 49: 303-377
- Gouwy, S. (2010). Middle Devonian conodonts from the northwestern margin of Gondwana. Unpublished Ph. D. Thesis, Univerità di Modena e Reggio Emilia and Universitat de València. 199 pp.
- Liao, J.-C., Königshof, P., Valenzuela-Ríos, J.I. & Schindler, E. (2008). Depositional environment interpretation and development of the Renanué section (Upper Eifelian- Lower Frasnian; Aragonian Pyrenees, N. Spain). *Bulletin of Geosciences* 83(4): 481-490.
- Liao, J.-C. & Valenzuela-Ríos, J.I. (2008). Givetian and early Frasnian conodonts from the Compte Section (Middle-Upper Devonian, Spanish Central Pyrenees). *Geological Quarterly* 52(1): 37-54.
- Liao, J.-C., Valenzuela-Ríos, J.I. & Gouwy, S. (2010). Givetian (Middle Devonian) Goevent at the Villech section (Spanish Central Pyrenees). En *Goevents, Geological Heritage, and the Role of the IGCP* (Marcos A. Lamolda et al. eds.). Caravaca 15<sup>th</sup>-18<sup>th</sup> September 2010: 139-140. Ayuntamiento de Caravaca de la Cruz. Spain
- Liao, J.-C., Valenzuela-Ríos, J.I. & Rodríguez, S. (2001). Descripción de los conodontos del Givetiense y Frasniano inferior (Devónico) de Renanué. (Pirineos Aragoneses). *Coloquios de Paleontología* 52: 13-45.



## CONSIDERACIONES ACERCA DE *LOCHRIEA GLABER* (WIRTH, 1967), CONODONTO DEL CARBONÍFERO, A PARTIR DE MATERIAL DE NAVARRA

Blanco-Ferrera, S.<sup>1</sup> & Sanz-López, J.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Facultad de Geología, Universidad de Oviedo, 33005, Oviedo; silvia.blanco@geol.uniovi.es

<sup>2</sup> Facultade de Ciencias, Universidade da Coruña, 15008, A Coruña; jasanz@udc.es

### Resumen

Se estudian los conodontos del Miembro Baserdi en el Macizo de Alduides-Quinto Real (Pirineos) que junto a las asociaciones de ammonoideos previamente conocidas son correlacionadas con el Kinderscoutiense-Marsdeniense inferior (Piso Bashkiriense, Pensilvánico, Carbonífero). El estudio de una gran cantidad de elementos P1 de *Gnathodus glaber* indica que esta especie corresponde al género *Lochriea*, mientras que se discute sus diferencias con otros géneros, así como su distribución estratigráfica y paleogeográfica conocida.

**Palabras clave:** conodontos, *Lochriea*, Carbonífero, Pirineos

### Abstract

Conodonts of the Baserdi Member from Alduides-Quinto Real Massif (Pyrenees) have been studied. They, together with the previously known ammonoid associations, are correlated with the Kinderscoutian-lower Marsdenian (Bashkirian Stage, Pennsylvanian, Carboniferous). The study of a great number of *Gnathodus glaber* P1 elements allows their assignation to the genus *Lochriea*. Differences with other genera are discussed. Furthermore, its stratigraphic and known palaeogeographic distribution is analyzed.

**Keywords:** conodonts, *Lochriea*, Carboniferous, Pyrenees

## Introducción

*Gnathodus glaber* Wirth, 1967 es una especie descrita por primera vez a partir de 26 elementos P1 en el macizo navarro de Alduides-Cinco Villas (Pirineos occidentales). La especie procede de capas del Miembro Baserdi (Formación Iraty). El miembro está formado por capas de calizas de color negro con un alto porcentaje de arcilla, frecuentemente laminadas y en ocasiones con granoclasificación positiva. Estas capas están intercaladas entre lutitas y margas, que proporcionan restos de cefalópodos, crinoides, bivalvos, gasterópodos, briozoos, braquiópodos y plantas. Los ammonioideos fueron correlacionados con los del Subpiso regional inglés Kinderscoutiense (Bashkiriense inferior, Pensilvánico, Carbonífero; Kullmann, 1973), hecho que estaba de acuerdo con la asociación de conodontos descrita por Wirth (1967). La especie *G. glaber* ha sido incluida en ocasiones en los géneros *Gnathodus*, *Idiognathoides*, *Lochriea*, *Paragnathodus*, e incluso podría ser incluida en *Neolochriea* por lo que parece conveniente una revisión de la misma a partir de nuevo material procedente del área en donde fue inicialmente descrita.

## Material

Se han estudiado 14,4 kilogramos procedentes de 10 muestras de calizas y dolomías del Miembro Baserdi en la cantera de Azcárate, el valle de Urkilo, el pico Saioa, Olaberri y Lantz. Se han obtenido 673 elementos P1 de *Gnathodus glaber*, asociados con abundantes elementos de *Idiognathoides corrugatus* e *I. macer*. La abundancia de otras especies de conodontos es mucho menor, pero indican una diversidad más alta que la anteriormente descrita por Wirth (1967): *Declinognathodus* cf. *lateralis*, *Declinognathodus* sp. A, *Hindeodus* sp., *Idiognathoides attenuatus*, *I.* cf. *tuberculatus*, *I.* cf. *lanei*, *Neognathodus symmetricus*, *N. higginsi*, y escasos elementos reelaborados de *Lochriea* y *Gnathodus*. La asociación es representativa de la Zona de *I. macer* del Kinderscoutiense pirenaico, correlación que está de acuerdo con la del Nivel de Asturreta realizada por Kullmann y Delvolvé (1985; Zona de ammonioideos R<sub>13</sub>2). Dicho horizonte se encuentra próximo a la muestra NA-46 en la parte inferior del miembro, mientras que el resto de las muestras estudiadas proceden de capas situadas por encima del mismo. La presencia de un

fragmento de *Idiognathodus* (muestra NA-33) indica una edad Marsdeniense para las capas altas del miembro, por correlación con las asociaciones de Bélgica e Inglaterra.

## Resultados

Wirth (1967) señalaba como caracteres diagnósticos de los elementos P1 de *Gnathodus glaber* a su plataforma lisa con un contorno triangular. Sin embargo, los elementos de menor talla tienen un contorno elíptico y una carena que sobresale por delante del final dorsal de la plataforma (FIG. 1A-B), de manera semejante a los ejemplares de *Lochriea commutata*. El contorno triangular está presente en los elementos de talla mayor, en donde la anchura máxima de la plataforma se alcanza en la mitad ventral. La longitud menor y la anchura mayor de la mitad rostral produce una plataforma asimétrica (FIG. 1C-D). Además, la carena está compuesta por dientes simples, que pueden estar expandidos lateralmente en los elementos de un cierto tamaño, hasta formar unas crestas transversales amplias con forma de “v” abierta, con su ápice dirigido hacia el final dorsal (FIG. 1E-G). Algunos elementos tienen una carena que decrece gradualmente en altura hacia este final dorsal (FIG. 1C), mientras que en otros lo hace abruptamente y en escalón antes del margen de la plataforma (FIG. 1F).

*Gnathodus glaber* es una especie incluida en *Paragnathodus* por algunos autores, un sinónimo más moderno del género *Lochriea*. Su inclusión dentro de *Lochriea* nos parece correcta, ya que muestra la cavidad basal amplia y expandida lateralmente y una carena casi central y con dientes simples que pueden estar expandidos lateralmente. Además, los ejemplares de menor talla indican la relación de la especie con *Lochriea commutata*. Sin embargo, la carena simple sin desarrollo de parapetos la excluye de los géneros *Gnathodus* e *Idiognathoides*. Otra cuestión es su relación con el género *Neolochriea* del Bashkiriense, que es similar en morfología y derivado de *Lochriea*. De hecho, las diferencias conocidas entre ambos géneros son escasas y algunas de las señaladas como diagnósticas por Mizuno (1997), como la plataforma dorsal, larga y apuntada, están presente en ambos géneros. En nuestra opinión, el carácter diagnóstico más reseñable en *Neolochriea* no fue indicado como tal: presencia de una fila de nódulos en el lado caudal que está más o menos diferen-

ciada de la carena, o bien a ambos lados de la misma. Este carácter presente en todas las especies de *Neolochriea* falta claramente en *L. glaber*. Otros elementos del aparato conodontal son sólo conocidos para *Lochriea*. El estudio de los elementos ramiformes en las muestras estudiadas ha permitido tan sólo reconocer dos elementos M, un S4, y un P2 de *Lochriea* en la muestra NA-32 (en la muestra con un mayor número de conodontos y asociados a 498 elementos P1 de *L. glaber*). No obstante, no podemos asegurar que todos los elementos pertenezcan al aparato de *L. glaber*, ya que también hemos obtenido dos elementos reelaborados de *Lochriea multinodosa* y *L. cf. ziegleri*.

### Discusión sobre la distribución de *L. glaber*

El género *Lochriea* tuvo su diversificación a partir de una especie cosmopolita y con una amplia distribución paleoecológica (*L. commutata*). Varias especies ornamentadas de aguas profundas aparecieron durante el Viseense superior y el Serpukhoviense, en relación con episodios de profundización registrados en las cuencas de antepaís variscas. El género restringe su presencia al final del Misisípico para desaparecer poco después del inicio del Bashkiriense. *L. glaber* indica un efecto Lázaro para el género, con su retorno en el Bashkiriense inferior (Kinderscoutiense-Mardsdeniense al menos), en una etapa de cambio

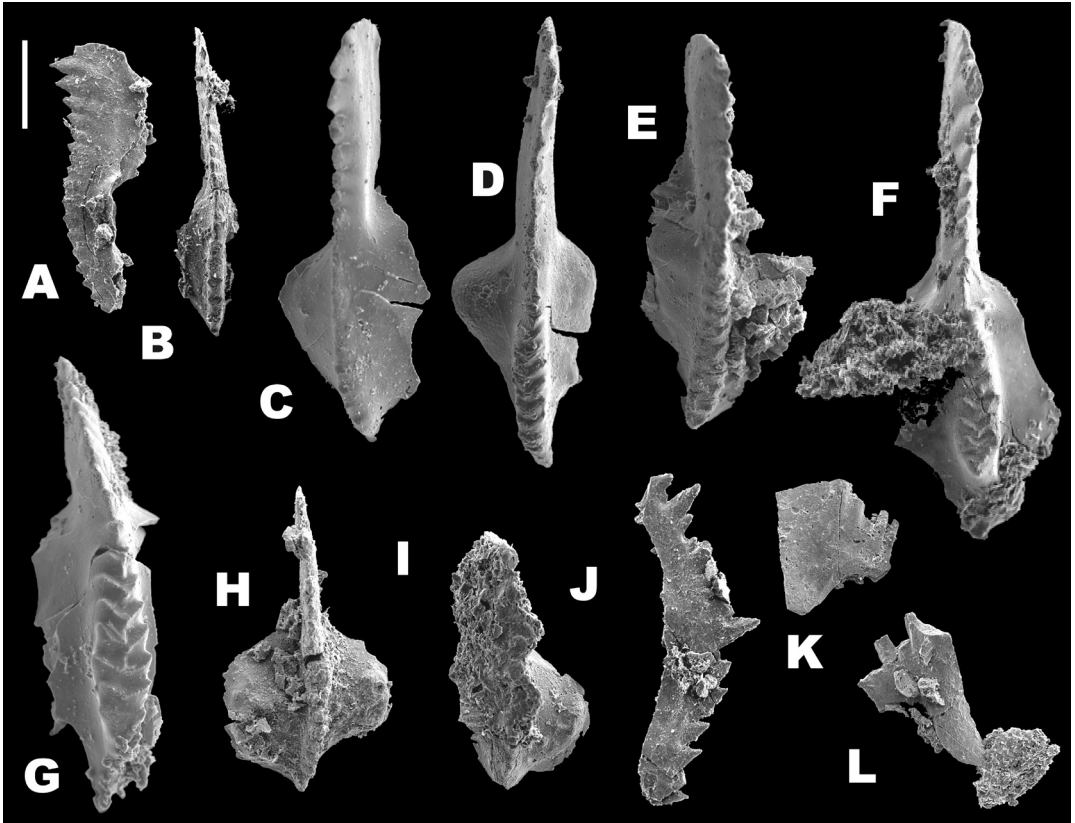


FIG. 1. A-G, elementos P1 de *Lochriea glaber* (Wirth, 1967), x60, escala gráfica 200  $\mu$ m; A-B y E (muestra NA-32); C, F-G (muestra NA-43), D (NA-31). H, elemento P1 de *Lochriea multinodosa* (Wirth, 1967), muestra NA-32. I, elemento P1 de *Lochriea cf. ziegleri* Nemirovskaya, Perret y Meischner, 1994, muestra NA-32. J, elemento P2 de *Lochriea* sp., muestra NA-32. K-L, elementos M de *Lochriea* sp., muestra NA-32.

paleogeográfico en las cuencas variscas del norte de la península Ibérica. Su presencia coincide con una profundización de las extensas rampas carbonatadas desarrolladas en el antepaís (formaciones Iraty y Barcaliente), justo en los inicios de una etapa de subsidencia diferencial mayor que incrementará los aportes siliciclásticos y en la que se desarrollaron plataformas carbonatadas con taludes inclinados. Higgins (1981) consideraba a *L. glaber* como una especie pelágica cuya distribución geográfica estaba confinada al sur de un área europea emergida que constituye el límite septentrional de la cadena Alpina, mientras que su distribución no se extendía al norte, en el reino Subvarisco. Desde entonces y a los hallazgos de este taxón en los Pirineos, los Alpes y los Balcanes deben añadirse las montañas Cantábricas y la Cadena Costera Catalana (Menéndez-Álvarez, 1991; Sanz-López et al., 2000), así como los de otras partes de la “provincia” Eurasiática u océanos del Tetís, tales como los Urales meridionales (*G. commutatus* según Einor et al., 1979; *N. hisaharui* según Kulagina et al., 2001) y Australia (*Gnathodus* sp. según Palmieri, 1969).

En cambio, las especies de *Neolochriea* tienen una distribución sólo conocida en las faunas de aguas someras y en las calizas resedimentadas desde los complejos arrecifales sobre montes volcánicos submarinos de Japón, y aparecieron probablemente derivados de *L. commutata* ya desde el Bashkiriense inferior más antiguo (Subpiso Alportense según Mizuno, 1997), excepto un hallazgo sin ilustrar en Norte América (Lane et al., 1999), en los márgenes del océano Panthalassa.

## Conclusión

*Gnathodus glaber* es una especie que es incluida en el género *Lochriea*. La especie parece haber sido una forma pelágica y abundante en las facies de aguas profundas del Bashkiriense inferior, constituyendo el retorno de un género que parecía haberse extinguido al inicio del Bashkiriense.

## Agradecimientos

Este trabajo es una contribución del proyecto CGL-2009-09109 del Ministerio de Ciencia y Tecnología, y el Fondo Europeo de Desarrollo Regional (FEDER) y es una contribución al PICG 596 “Climate change and biodiversity patterns in the Mid-Palaeozoic (Early Devonian to Late Carboniferous)”.

## Referencias

- Einor, O.L., Brazhnikov, N.E., Vassilyuk, N.P., Gorak, S.V., Dunaeva, N.N., Kireeva, G.D., Kotchetkova, N.M., Popov, A.B., Potievskaya, P.D., Reitlinger, E.A., Rotai, A.P., Sergeeva, M.T., Teteryuk, V.K., Fissunencko, O.P. & Furdy, R.S. (1979). The lower-middle Carboniferous boundary. En *The Carboniferous of the U.S.S.R.* (eds. R.H. Wagner, A.C. Higgins and S.-V. Meyen), pp. 61-81. Yorkshire Geological Society Occasional Publications 4.
- Higgins, A.C. (1981). The distribution of conodonts in relation to the paleogeography of late Viséan-Namurian time. En *Microfossils from recent and fossil shelf seas* (eds. J.W. Neale and M.D. Brasier), pp. 37-51. Ellis Horwood Limited, Chichester.
- Kulagina, E.I., Pazukhin, V.N., Kochetova, N. M., Sintsyna, Z.A. & Kochetova, N.N. (2001). Stratotipicheskie i opornye razrezy Bashkirskogo yarusa carbona Yuzhnogo Urala. Ufa, Gilem, for 2000. 139 pp.
- Kullmann, J. (1973). Los goniatites del Devónico superior y del Carbonífero de los Pirineos Occidentales de España. *Boletín Geológico y Minero de España* 84: 93-100.
- Kullmann, J. & Delvolvé, J.J. (1985). Goniatites du Namurien des Pyrénées occidentales françaises. Implications stratigraphiques et paléogéographiques. *Geobios* 18: 47-67.
- Lane, H.R., Brenckle, P.L., Baesemann, J.F. & Richards, B. (1999). The IUGS boundary in the middle of the Carboniferous: Arrow Canyon, Nevada, USA. *Episodes* 22: 272-283.
- Menéndez-Álvarez, J.R. (1991). Conodontos del Carbonífero Inferior y Medio de la Cordillera Cantábrica. Tesis doctoral, Universidad de Oviedo. 293 pp (inérita).
- Mizuno, Y. (1997). Conodont faunas across the Mid-Carboniferous boundary in the Hina Limestone, Southwest Japan. *Paleontological Research* 1: 237-259.
- Palmieri, V. (1969). Upper Carboniferous conodonts from limestones near Murgon, south-east Queensland. *Geological Survey of Queensland Publication 341, Palaeontological Papers* 17: 1-27.
- Sanz-López, J., Melgarejo, J.-C. & Crimes, P.T. (2000). Stratigraphy of Lower Cambrian and unconformable Lower Carboniferous beds from the Valls unit. *Compte Rendus Académie des Sciences Paris* 330: 147-153.
- Wirth, M. (1967). Zur Gliederung des höheren Paläozoikums (Givet-Namur) im Gebiet des Quinto Real (Westpyrenäen) mit Hilfe von Conodonten. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 127: 179-244.







## ÍNDICE DE AUTORES

### A

Abella, J.	21
Acosta, C.A.	151
Aguado, R.	75, 273, 349
Aguirre, J.	283
Agustí, J.	361
Alba, D.M.	207, 249, 295, 313, 383
Alberola, C.	387
Alcalá, L.	25, 211
Alcover, J.A.	327
Almécija, S.	313, 383
Alonso-Olazabal, A.	269
Álvarez Herrera, J.	47
Andrés, M.	39
Araujo, R.	107
Arenillas, I.	29, 305, 309
Arriaga, M.E.	35
Arz, J.A.	29, 83, 305, 309
Aurell-Garrido, J.	207, 249
Azanza, B.	39, 117, 121

### B

Badiola, A.	89
Bardet, N.	83
Barragán, R.	259
Baryshnikov, G.F.	299
Baudin, F.	75
Belaústegui, Z.	43
Belinchón, M.	101
Bennàssar, M.	201
Bernardos, L.B.	47
Bill, M.	349
Blain, H.-A.	201, 361
Blanco-Ferrera, S.	439
Bolet, A.	51, 59
Border, M.	423
Botella, H.	147
Bover, P.	327
Bover-Arnal, T.	259
Bown, P.	305

### C

Calonge, A.	55
Calvo, H.	413
Canudo, J.I.	89
Cartanyà, J.	59
Casinos, A.	63
Castillo, C.	47
Caus, E.	35, 319
Cerdeño, E.	67
Civis, J.	283
Coccioni, R.	75
Colmenar, J.	71
Combina, A.M.	67
Company, M.	75
Corbí, H.	167
Coronado, I.	79
Corral, J.C.	83
Cubo, J.	401
Cuenca-Bescós, G.	89, 327
Cusumano, A.	239

### D

D'Arpa, C.	239
De Esteban-Trivigno, S.	93, 97, 125, 249
De Gea, G.	273
De Marfà, R.	361
De Renzi, M.	3, 101
Deconinck, J.F.	75
Delclòs, X.	277, 289, 371, 377
Delgado-Huertas, A.	163
Delvene, G.	107, 113
DeMiguel, D.	39, 93, 117, 121, 125
Di Stefano, P.	239
Domènech, R.	227
Domingo, M.S.	21

**E**

Esperante, R.	263
Espílez, E.	211
Esquivel Guerrero, J.A.	367
Esteve, J.	129, 131
Evans, S.E.	51, 133

**F**

Fabre, J.	211
Fábregas Valcarce, R.	299
Fenero, R.	137
Fermeli, G.	55
Ferràndez-Cañadell, C.	143, 233
Ferrandiz-Rovira, M.	197
Ferrón, H.G.	147
Fortuny, J.	59, 93, 97, 125, 215
Franchi, F.	421
Freudenthal, M.	243
Frijia, G.	35
Frontalini, F.	75
Furió, M.	361

**G**

Gaete, R.	157
Galobart, À.	59, 151, 157, 215
Gámez Vintaned, J.A.	407
García-Alix, A.	163, 243
García-Forner, A.	185
García-Ramos, D.A.	167
García-Ramos, J.I.	339
García-Talavera, F.	133
García-Vázquez, A.	173
Gasca, J.M.	89, 179
Gibert, J.M. de	43
Gibert, L.	143
Gil, L.	215
Giusberti, L.	75
González Fortes, G.M.	173
González-Mateos, J.	197
González-Pardos, M.	185
Gouwy, S.	435
Grandal-D'Anglade, A.	173, 299

**H**

Hernández-Martínez, R.	197
Hernández-Ruiz, T.	197
Hughes, N.C.	129, 131

**J**

Jiménez-Arenas, J.M.	367
Jones, M.E.H.	133
Jordana, X.	189, 193, 223

**K**

Klug, C.	421
Köhler, M.	97, 189, 193, 223

**L**

Laguarta Ortas, S.	107
Larrasoña, J.C.	309
Larraz, M.	269
Lees, J.A.	305, 309
Liao, J.-C.	435
Liñán, E.	407
Llenas, M.	197
López-García, J.M.	201
Lorente, M.	211

## M

Madurell-Malapeira, J.	197, 207, 249
Mampel, L.	211
Manzanares, E.	147
Marcé-Nogué, J.	93, 125, 215
Marigó, J.	219, 255
Marín-Moratalla, N.	189, 193, 223
Marmi, J.	157
Márquez-Aliaga, A.	147, 185
Martín-Algarra, A.	425
Martín-Closas, C.	355, 391
Martín-González, E.	47, 133
Martín Suárez, E.	163, 243
Martinell, J.	227
Martinez, M.	75
Martínez-Pérez, C.	425, 431
Mateu-Vicens, G.	233
Meléndez, G.	55, 239
Menéndez, S.	107
Minwer-Barakat, R.	219, 243, 249, 255
Moiroud, M.	75
Molina, E.	137, 323
Molinu, A.R.	227
Montoya, P.	21
Morales, J.	21, 117, 121, 343
Moreno-Azanza, M.	89
Moreno-Bedmar, J.A.	259
Moyà-Solà, S.	207, 219, 249, 255, 295, 313, 333, 383
Mugica, J.A.	269
Munt, M.C.	113
Muñiz, F.	263
Murelaga, X.	269

## N

Navas-Parejo, P.	425
Nebelsick, J.H.	43
Nebot, M.	197

## O

O'Dogherty, L.	75, 273, 349
Oms, O.	157
Ortega-Blanco, J.	277, 371

## P

Page, K.	423
Parente, M.	35
Pellenard, P.	75
Pereda-Suberbiola, X.	83
Pérez-Asensio, J.N.	283
Pérez-de la Fuente, R.	289, 371
Pérez de los Ríos, M.	295
Pérez-Rama, M.	299
Pérez-Ramos, A.	101
Pérez-Rodríguez, I.	29, 305, 309
Pesquero, M.D.	25
Petruzzelli, M.	59
Pina, M.	313
Piñuela, L.	339
Pla, C.	147
Pladevall, C.	197
Poma, O.	263
Pomar, L.	233
Pujos, F.	67

## Q

Quintana, J.	193
Quiralte, V.	343

**R**

Rawson, P.F.	75
Riera, V.	157
Riquier, L.	75
Riyahi, S.	193
Robinson, S.	305
Robles, R.	319
Rodríguez, S.	79
Rodríguez-Tovar, F.J.	323
Rofes, J.	269, 327
Roig, I.	333
Romero, G.	75
Ruiz-Omeñaca, J.I.	339

**S**

Sagarra, A.	59
Salas, R.	259
Salesa, M.J.	25
Sánchez, I.M.	343
Sánchez-Pinto, L.	133
Sandoval, J.	75, 273, 349
Sanjuan, J.	355
Santos-Cubedo, A.	361
Sanz-López, J.	439
Saupe, E.E.	289, 371
Schemm-Gregory, M.	421, 423
Schmiedl, G.	283
Selden, P.A.	289
Sellés, A.G.	59, 157
Serrano Ramos, A.	367
Sevilla, P.	361
Smith, A.B.	395
Solà, E.	59
Soriano, C.	277, 289, 371, 377
Suarez-Hernando, O.	269
Sumrall, C.D.	381
Susanna, I.	197, 383

**T**

Tafforeau, P.	371, 377
Tavera, J.M.	75

**U**

Uchman, A.	323
Usera, J.	387

**V**

Valenciano, A.	21
Valenzuela-Ríos, J.I.	413, 417, 431, 435
Vera, B.	67
Vicedo, V.	35, 319
Vila, B.	151, 157
Vilà-Vinyet, J.	143
Villalba-Breva, S.	391
Villalonga, R.	319
Villas, E.	71
Vizcaíno, D.	71

**W**

Weissert, H.	75
--------------	----

**Z**

Zamora, S.	129, 131, 381, 395
Zhuravlev, A.Yu.	407







**ICP**<sup>R</sup>

Institut Català de Paleontologia  
Miquel Crusafont

## Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont

Campus de la UAB  
Mòdul ICP (Espina B3 bis parell)  
Universitat Autònoma de Barcelona  
08193 Bellaterra (Cerdanyola del Vallès)  
Barcelona

Tel. 93.586.83.37



[www.icp.cat](http://www.icp.cat)